

# BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

botanique  
biologie et écologie  
végétales  
phytochimie

4<sup>e</sup> SERIE T. 1 1979 N° 2

Paru le 30 juin 1979

BULLETIN  
du  
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeurs : Pr<sup>es</sup> 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 (année 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>os</sup> 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, n<sup>os</sup> 1 à 356 ; Sciences de la Terre, n<sup>os</sup> 1 à 70 ; Botanique, n<sup>os</sup> 1 à 35 ; Écologie générale, n<sup>os</sup> 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, n<sup>os</sup> 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 et phytochimie — C : Sciences de la Terre, géologie et paléontologie. 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 1979

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 640 F.

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

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

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

**SOMMAIRE**

N. HALLÉ. — Essai de phyllotaxie dynamique interprétée comme primitive.....	71
M. GUÉDÈS. — Remarques sur le Mémoire de N. Hallé.....	91
A. COUTÉ et G. TELL. — Ultrastructure de la paroi de quatre espèces de <i>Pediastrum</i> Meyen (Chlorococcales, Hydrodictyaceae).....	97
P. TIXIER. — Bryophytes exotiques (IV). Les Mousses et les limites du domaine des océans Indien et Pacifique.....	107
F. RAMIANDRASOA-LUONG, P. JÖSSANG, J. CARBONNIER et D. MOLHO. — Réduction de la transpiration de la feuille d'orge sous l'effet d'un tranquillisant : le largactil	127



## Essai de phyllotaxie dynamique interprétée comme primitive

par Nicolas HALLÉ \*

(Suivi de : « *Remarques sur le Mémoire de N. Hallé* », par M. GUÉDÈS \*, p. 91-94.)

**Résumé.** — L'étude des trames phyllotaxiques denses permet de reconnaître des caractères dynamiques faisant appel à de faibles variations de l'angle de divergence ; ces caractères sont reconnus comme primitifs. Des modèles articulés fournissent une nouvelle méthode géométrique d'appréciation de l'angle idéal de divergence et permettent de comprendre le mécanisme juvénile ou primitif de passage d'une disposition phyllotaxique à une autre. Cette méthode complète l'appareil de démonstration de C. DE CANDOLLE qui présente les caractères d'une phyllotaxie évoluée sans possibilités de torsions corrélatives aux allongements et aux accroissements en diamètre, mais aussi sans liens satisfaisants avec les données ontogéniques. Des remarques subséquentes de M. GUÉDÈS concilient les idées neuves de l'auteur avec les vues classiques.

**Abstract.** — Study of dense phyllotactic lattices shows dynamic characters associated with slight variations of the angle of divergence ; those characters are taken to be primitive. Articulated models are helpful to devise a new method of approximation of the golden section or limit angle of divergence and to understand a primitive transitional mechanism between phyllotactic patterns. This method completes C. DE CANDOLLE's demonstration apparatus showing an advanced or steady phyllotaxy with no torsions correlated with stem lengthening and widening, and also with no satisfying links with ontogenetic data. Subsequent remarks by M. GUÉDÈS reconcile author's new ideas with classical views.

Notre propos est d'aborder la phyllotaxie d'une façon assez inhabituelle. Délaissant les développements mathématiques et algébriques chers aux frères BRAVAIS (1837, 1839) ou à LEIGH (1972), nos observations sont fondées sur une méthode empirique et font apercevoir des aspects nouveaux plus faciles à mettre en évidence sur des trames denses que sur des rameaux grêles ; les trames denses nous serviront donc de point de départ, à l'encontre de la plupart des manuels de Botanique qui initient à la phyllotaxie à partir de rameaux grêles à feuilles espacées comme ceux des Hêtre, Chêne, Prunier, Pêcher, Amandier, Bouleau, etc., (voir LINDLEY, 1835 ; RICHARD, 1852 ; VAN TIEGHEM, 1884 ; CHODAT, 1911 ; COSTANTIN in VAN TIEGHEM, 1918, et une foule d'autres auteurs) ; moins nombreux sont ceux qui partent de la pomme de Pin (EMBERGER, 1961). Or nous estimons que les cas d'apparente simplicité sont les plus difficiles à interpréter. Au contraire quand les feuilles sont à la fois nombreuses et serrées, formant une trame phyllotaxique dense, tout nous induit à penser que l'arrangement des feuilles présente des ressemblances avec celui de leur propre stade ontogénique. Des travaux comme ceux de CORNER (1949) ou de F. HALLÉ et OLDEMAN (1970), incitent aussi à considérer de telles trames comme primitives. Lors de l'apparition, au cœur du bourgeon, des primordiums foliaires, ceux-ci ont des dispositions presque tou-

\* Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue de Buffon 75005 Paris.

jours jointives dont les phénomènes de croissance ont pour effet de modifier, occasionnellement de perturber, l'arrangement. Notre point de vue est donc, de prime abord, que les arrangements phyllotaxiques les plus denses sont aussi les plus compréhensibles.

Dans un précédent travail nous avons montré que l'analyse fine de l'apex du cône de Pin maritime par la méthode des aires parastiques continues (N. HALLÉ, 1979a et b) enrichit la théorie de la spirale génératrice de BRAUN (1831, 1835) en montrant certains aspects du passage d'un type phyllotaxique à un autre. Sans faire appel ici à une telle méthode topologique, mais à des mesures angulaires et à des essais sur modèles expérimentaux articulés, tout en laissant les analyses de bourgeons terminaux à leurs spécialistes, nous proposons une nouvelle approche dynamique du problème.

## I. CARACTÈRES DES TRAMES PHYLLOTAXIQUES DENSES

### 1. Définitions

A cause de l'emploi particulier de divers termes pratiques, il convient de présenter à notre façon quelques définitions préliminaires.

Une *trame* est la surface d'un axe ou tige semée d'insertions foliaires. On l'étudie déroulée en plan (fig. 1) ou, éventuellement, en éléments de plans obtenus par découpage afin de respecter les angles des mailles. Les projections et les diagrammes sont trompeurs lorsqu'ils ne respectent pas les angles des mailles.

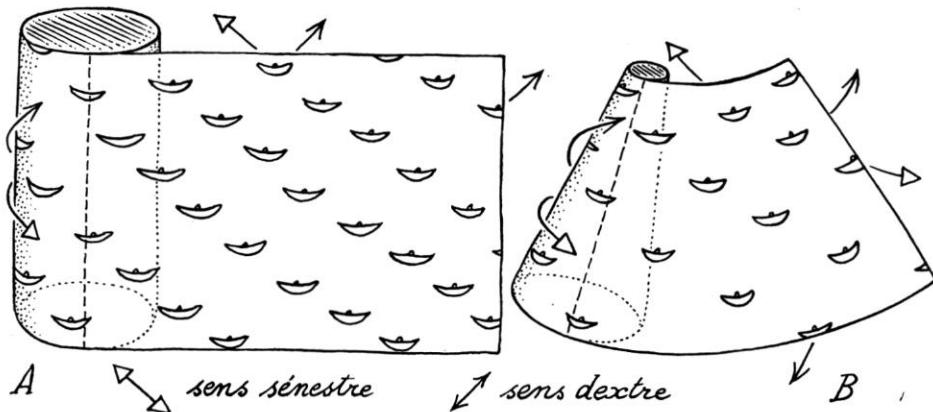


FIG. 1. — Trames phyllotaxiques présentées en plan et schématiquement : A, à partir d'une tige cylindrique ; B, à partir d'une tige conique.

Une *parastique* est une ligne qui souligne un arbitraire alignement oblique d'insertions foliaires schématisées par des points (au niveau des nœuds au sens d'ARNAL, 1962). Les parastiques sont appelées aussi spirales secondaires car chacune n'intéresse qu'une fraction des insertions foliaires. La même trame permet toujours de tracer des parastiques dextres (en vue externe, du bas à gauche, vers le haut à droite, voir A. DE CANDOLLE, 1880 : 201) et des parastiques sénestres (du bas à droite, vers le haut à gauche).

La *spirale génératrice* dite aussi primaire ou fondamentale s'aligne sur la totalité des insertions en une spirale parfois très serrée. Dans chaque cas elle peut être considérée comme dextre ou comme sénestre, l'une des possibilités étant un tracé par le plus court chemin, l'autre par un chemin plus long en sens inverse. Nous donnons la préférence à la voie courte, comme il est d'usage.

*Orthostiques* : Entre les plus redressées des parastiques dextres et les plus redressées des parastiques sénestres, on peut parfois trouver un alignement d'insertions foliaires rigoureusement longitudinal ou vertical, parallèle à l'axe des tiges cylindriques ou ligne de plus grande pente des tiges coniques, il s'agit d'une orthostique. Faute de pouvoir certifier la rigueur des alignements qui les définissent, les orthostiques sont parfois de faibles approximations d'un intérêt douteux (fig. 2C).

Un *verticille* est un alignement transversal ou horizontal passant, en cercle fermé, par deux ou plus de deux insertions : on peut préciser verticille dimère, trimère, etc. Les verticilles se situent dans des plans perpendiculaires aux orthostiques. Les arrangements phyllotaxiques comportant des verticilles ne seront pas étudiés dans cet essai (fig. 2C).

Un *système de parastiques* se compose d'un ensemble régulier, faisant le tour d'une tige

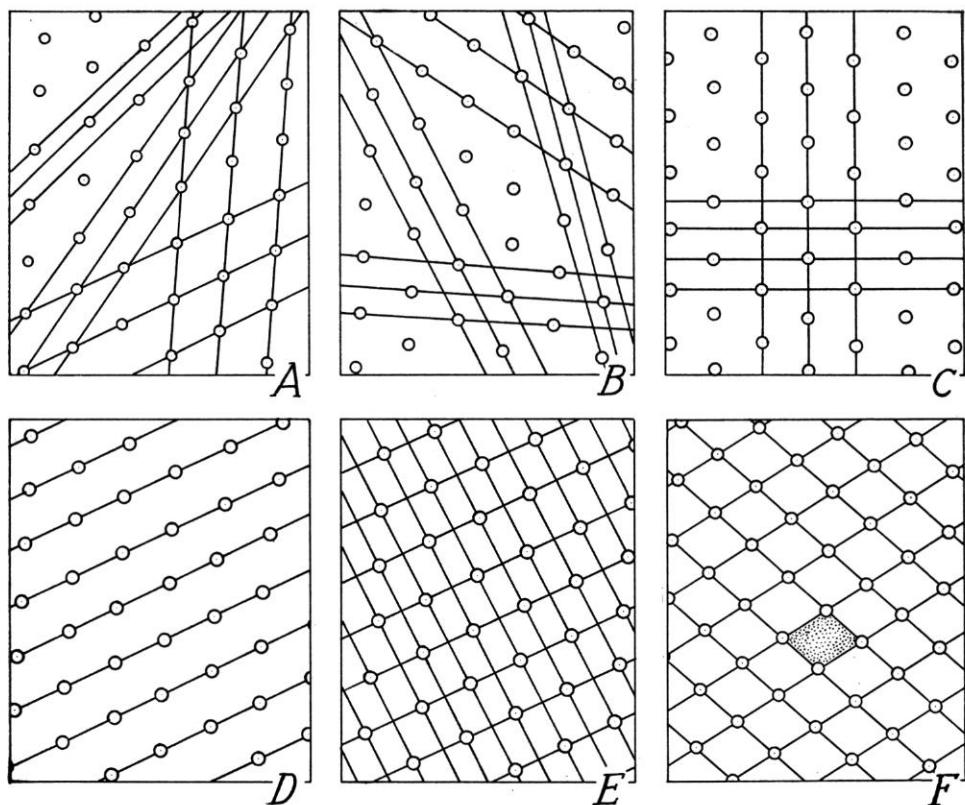


FIG. 2. — Schémas phyllotaxiques (les ronds situent les insertions foliaires) : A, quelques parastiques dextres ; B, quelques parastiques sénestres ; C, orthostiques (verticales) et verticilles (horizontaux) ; D, système de parastiques ; E, fausse grille ; F, grille normale avec maille normale.

et joignant toutes les feuilles, de parastiques « parallèles » de même sens et de même ordre (fig. 2D). L'expression s'emploie classiquement dans le sens que nous préférons réserver au terme de grille (voir ci-après).

*L'ordre d'une parastique* correspond au nombre total des parastiques du système auquel elle appartient à un niveau donné.

Une *fausse grille* est la figure obtenue par superposition de deux systèmes de parastiques où certains croisements ne correspondent pas à des insertions foliaires (fig. 2E).

Une *grille* est une trame sur laquelle sont tracés deux systèmes de parastiques qui ne se coupent que sur des insertions foliaires, et sur la totalité d'entre elles, entre deux niveaux donnés (fig. 2F).

Une *maille* est l'élément graphique simple d'une grille ; les mailles sont des quadrillatères aux diagonales égales (rectangles, carrés) ou inégales (parallélogrammes, losanges) ; aux côtés égaux (carrés, losanges), égaux par paires (rectangles, parallélogrammes) ou inégaux en dehors des zones homogènes privilégiées les plus favorables à l'étude. Les ensembles homogènes de mailles forment des grilles de différents types, parmi lesquelles les grilles anormales sont à distinguer en premier pour mieux les éviter.

## 2. Grilles anormales

Elles diffèrent des grilles normales décrites ci-dessous en ce que leurs mailles ne sont pas les plus courtes (mesurer la plus grande diagonale) parmi toutes celles que l'on peut tracer (exemples fig. 3A : b, d et f). Si les deux systèmes de parastiques sont de même sens, soit dextres soit sénestres, on a des grilles anormales obliques, dextres ou sénestres (ex. fig. 3A : c, e et g).

## 3. Grilles normales

Ce sont des grilles qui satisfont aux deux conditions suivantes : les mailles sont les plus courtes (mesurer la plus grande diagonale) que l'on puisse tracer ; l'un des systèmes de parastiques est dextre, l'autre est sénestre. A ces deux conditions, on constate que les angles de ces mailles normales sont compris entre  $60^\circ$  et  $120^\circ$ , et que leurs côtés s'écartent de l'horizontale, comme de la verticale suivant des angles supérieurs à  $15^\circ$ . Dans la figure 3A, a est une maille normale ; ses deux paires de côtés parallèles déterminent les systèmes de parastiques d'une grille normale. Les grilles normales ont parfois des mailles carrées (fig. 3B), plus rarement des mailles approximativement rectangulaires (fig. 3C).

## 4. Grilles de transition

Ce sont des grilles normales à mailles losangiques formées de deux demi-mailles qui sont des triangles équilatéraux, d'où le nom de mailles équilatérales. Dans ce cas des mailles semblables peuvent être tracées en remplaçant un des systèmes de parastiques par un autre disposé à  $60^\circ$  du premier. Les mailles obtenues sont homologues de celles du premier cas.

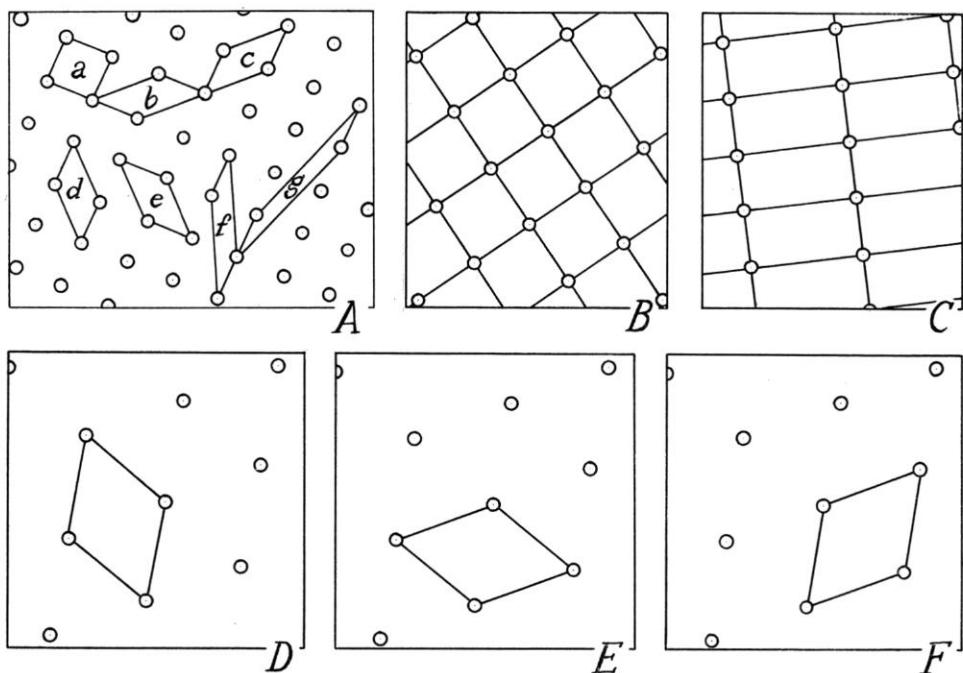


FIG. 3. — Schémas phyllotaxiques : A, exemples de mailles (a, maille normale ; b, d, f, mailles anormales ; c, g, mailles anormales dextres) ; B, mailles carrées ; C, mailles rectangulaires ; D, maille équilatérale dressée ; E, maille équilatérale couchée ; F, maille anormale dextre : D, E et F ont la même trame équilatérale de base.

Mais dans l'un des deux cas on a des losanges dits *couchés*, dans l'autre des losanges *dressés*, suivant que la plus grande diagonale forme un angle de moins de  $45^\circ$  ou de plus de  $45^\circ$  avec l'horizontale (fig. 3 D et E). Nous serons amené à montrer que cette alternative permet de comprendre le mécanisme de passage d'un modèle phyllotaxique à un autre.

Aux deux grilles de transition homologues on peut encore comparer un modèle anormal ayant ses deux systèmes de parastiques de même sens. La figure 3F s'obtient à partir de la même trame que 3D et 3E.

## II. LES VARIABLES DES TRAMES PHYLLOTAXIQUES

### 1. Les ordres de parastiques

Si l'on examine un grand nombre de grilles normales, carrées ou non, on constate que dans chaque cas, parmi les parastiques des deux systèmes, les moins redressées sont les moins nombreuses, les plus redressées les plus nombreuses. Comme SCHIMPER (1830), comme BRAUN (1831) et avec les nombreux auteurs qui les ont imités ou suivis, on trouve avec une constance spéciale et très remarquable, chez de très nombreuses Phanérogames, les ordres

de parastiques suivants qui, combinés en grilles normales, donnent deux grandes séries de modèles suivant le sens dextre (D) ou sénestre (S) de la spirale génératrice (voie courte).

MODÈLES DEXTRES

1 (D) & 2 (S)  
2 (S) & 3 (D)  
3 (D) & 5 (S)  
5 (S) & 8 (D)  
8 (D) & 13 (S)  
13 (S) & 21 (D)  
21 (D) & 34 (S)  
34 (S) & 21 + 34 (D)  
55 (D) & 34 + 55 (S), etc.

MODÈLES SÉNESTRES

1 (S) & 2 (D)  
2 (D) & 3 (S)  
3 (S) & 5 (D)  
5 (D) & 8 (S)  
8 (S) & 13 (D)  
13 (D) & 21 (S)  
21 (S) & 34 (D)  
34 (D) & 21 + 34 (S)  
55 (S) & 34 + 55 (D), etc.

REMARQUES : La spirale génératrice, ou système 1, est dextre ou sénestre, suivant les individus ou suivant les différentes pousses d'un même individu. Comme elle n'est pas toujours facile à suivre, notamment dans les trames denses, il est important de remarquer qu'elle est toujours de même sens que les parastiques d'ordre 3, 8, 21, 55 (etc.) et à l'inverse des parastiques d'ordre 2, 5, 13, 34 (etc.).

Le tableau ci-dessus montre que toute trame se réfère à un modèle ; que tout modèle est proche d'un autre modèle plus simple ; qu'entre deux modèles proches il y a en commun un système de parastiques. Ainsi de proche en proche, suivant un processus que nous matérialiserons plus loin, toute trame se rattache de façon simple et logique aux trames les plus simples, généralement celles des plantules, de l'espèce considérée.

## 2. Théorie des billes

Au sommet d'une tige, le méristème terminal donne naissance à des ébauches de feuilles ou primordiums foliaires qui sont visibles à la dissection sous forme de très petites bosses hémisphériques presque toujours étroitement juxtaposées. C'est la croissance de la tige, simultanément transversale et longitudinale, qui déterminera leur distribution macroscopique ultérieure. En pratique, ces primordiums paraissent se comporter entre eux comme des billes lâchées en une suite continue, du haut d'un plan incliné sur un lot de billes déjà stabilisées par des contacts réciproques. On observe que l'arrangement final est, soit très stable et « équilatéral » (fig. 4A), soit relativement stable et en « carré » (fig. 4B). Les schémas d'arrangements C à F, figure 4, montrent en C, D et E la réalisation de dispositions stables, et aussi conformes à la loi d'alternance, qui semblent bien refléter la réalité des trames à l'état d'ébauches ; c'est ainsi que paraissent s'organiser au stade ontogénique les grilles normales équilatérales. Cette disposition paraît préférable à celle obtenue dans la figure 4F dont l'équilibre est instable, qui ne respecte pas la loi d'alternance et que l'on n'observe pas dans les méristèmes.

La stabilisation des billes vers la droite dans la figure 4D ou vers la gauche dans la figure 4E, reflète encore très exactement les difficultés pour la plante à « placer » ses feuilles suivant un angle idéal de divergence ou  $\gamma$  qui, pour deux feuilles successives de la spirale

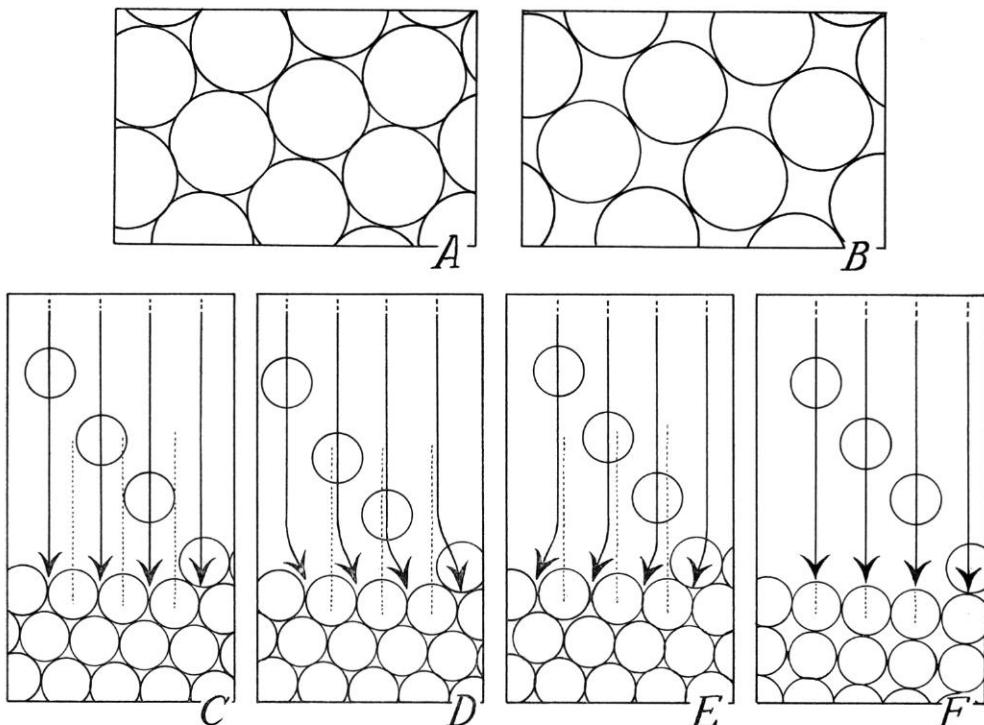


FIG. 4. — Théorie des billes : A, disposition équilatérale ; B, disposition en carré ; C, stabilisation immédiate et rigoureuse des billes ; D, stabilisation des billes après décalage vers la droite ; E, stabilisation avec décalage vers la gauche ; F, disposition en carré avec équilibre instable non conforme à la loi d'alternance.

génératrice, est d'environ  $137^{\circ}5$ . Dans le cas schématisé par la figure 4C, l'angle idéal est trouvé d'emblée dans la position la plus stable, ce qui est rare ; dans les cas 4D et 4E, il y a stabilisation dans des positions respectivement moins ouvertes ou plus ouvertes que l'angle idéal. Cette sorte d'ajustement angulaire est présenté ainsi par A. CUÉNOD (1954) : « la consigne angulaire persiste, mais par une sorte d'opportunisme pour ne pas superposer trop immédiatement un organe à un autre, l'angle de divergence se modifie tout en restant la norme générale ». Il n'est pas impossible en outre que des rapports existent entre cette recherche de stabilisation phyllotaxique et les phénomènes de nutation et de circumnutation (DUTROCHET, 1843 ; VAN TIEGHEM, 1884).

### 3. Grilles équilibrées

De la précédente théorie on peut déduire que les grilles parfaitement équilibrées sont les grilles normales équilatérales. Or cette disposition réalisée lors de l'ontogénie peut persister, si la croissance longitudinale de la tige est équilibrée par une croissance proportionnelle en diamètre. Et c'est en effet ce que l'on observe chez des pachycaules, Cycadacées, Palmiers, et divers représentants les plus primitifs des modèles architecturaux décrits par

F. HALLÉ et OLDEMAN (1970). Dans les autres cas, à partir d'ébauches foliaires en trame homogène, une croissance longitudinale variable ou rythmée, en dysharmonie avec la croissance en diamètre, produit en fin de croissance des trames variables, par exemple les unes serrées, les autres lâches tout au long d'une même tige, avec disparition progressive de toutes les mailles équilatérales primitives.

Ces divers faits incitent à penser qu'un arrangement phyllotaxique dont la trame permet de tracer une grille normale équilatérale est un arrangement fondamental propre à éclairer les dispositions diverses qui en dérivent.

#### 4. Grilles normales en équilibre instable

Revenons à la figure 4F où l'équilibre instable est un défi à la loi d'alternance, il s'agit d'une situation exactement intermédiaire entre les figures 4E et 4D, situation qui correspond à ce que nous avons appelé grille carrée. Une légère torsion dextre ou sénestre ( $\gamma \pm \varepsilon$ ) permet à une maille équilatérale dressée de se transformer successivement en maille carrée puis en maille équilatérale couchée. Dans un système que l'on peut qualifier de primitif, les mailles peuvent varier, comme le montre la figure 5, autour des positions instables C et C' et la rigueur des angles, notamment ceux qui sont notés sur la figure, est un gage du caractère primitif (= peu perturbé) de la trame dense. La méthode qui suit, des modèles articulés, permettra de montrer que B est l'homologue de D en système dextre (ou sénestre), et que B' est l'homologue de D' dans le système inverse.

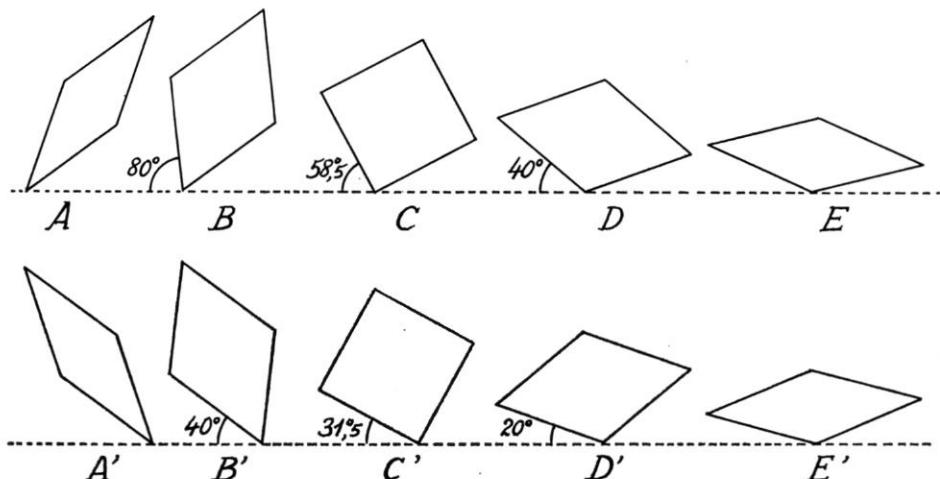


FIG. 5. — Déformation progressive des mailles en système dynamique dextre ou sénestre (A-E) et en système inverse (A'-E'). Les angles correspondent aux positions-clé (mailles équilatérales ou carrées) qui révèlent le caractère primitif de la trame, parce que non modifié par les modalités de la croissance.

### III. LES MODÈLES ARTICULÉS

Dans deux précédentes notes nous avons montré que les cônes de Pins présentent plusieurs zones qui partagent la trame phyllotaxique au niveau apparent des écussons.

Afin d'expliquer le mécanisme de passage d'une zone à l'autre, et pour montrer la continuité d'un phénomène qui pourrait apparaître comme discontinu (si l'on s'en tient à l'étude des aires parastiques continues), des montages expérimentaux d'intérêt plus général ont été réalisés.

### 1. Montage phyllotaxique 8 & 13, exemple pratique

Le matériel consiste en languettes de carte raide : soit 13 languettes de  $270 \times 6$  mm, et 8 languettes de  $420 \times 6$  mm. Des perforations sont faites au poinçon tous les 25 mm, soit 10 perforations sur les languettes de 27 cm et 16 sur celles de 42 cm. L'assemblage consiste à réaliser une couronne déformable (voir fig. 7, 8, 12) qui est composée de languettes

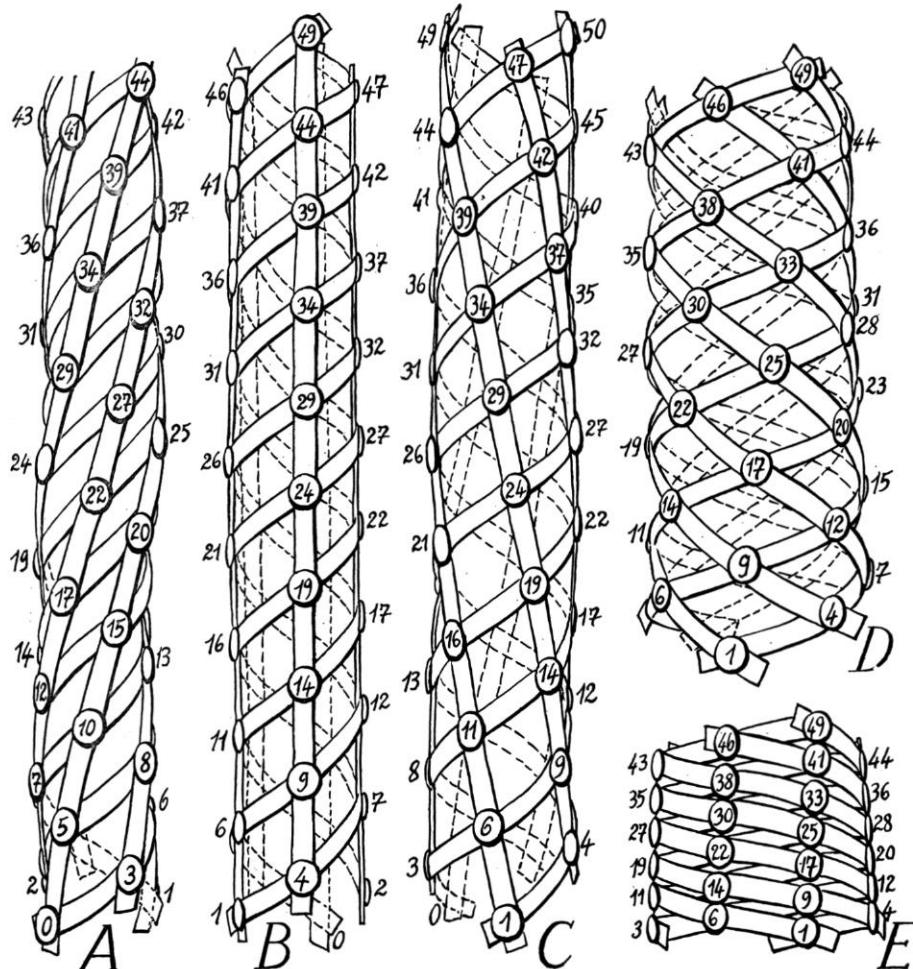


FIG. 6. — Modèle phyllotaxique dextre 3 et 5 et sa variation : A, pandaniforme ; B, avec 5 orthostichies ; C, à mailles équilatérales dressées ; D, à mailles équilatérales couchées ; E, céréiforme.

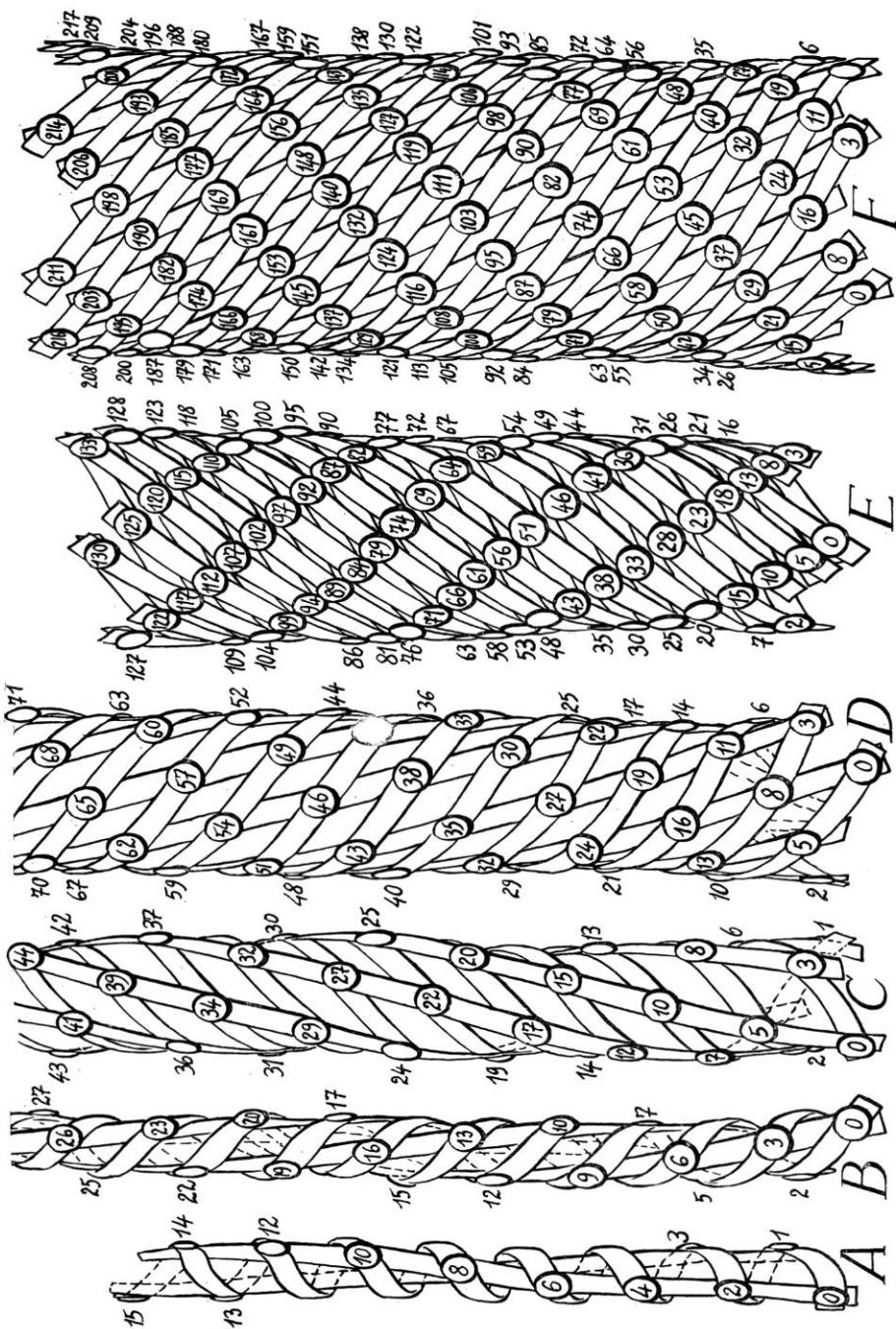


FIG. 7. — Variantes pandaniformes chez des modèles phyllotaxiques dextres de la série de Schimper : A, modèle 1 & 2 ; B, modèle 2 & 3 ; C, modèle 3 & 5 ; D, modèle 5 & 8 ; E, modèle 8 & 13 ; F, modèle 13 & 21. On remarque que A, C, et E ont des mailles anormales dextres, et que B, D et F ont des mailles anormales sénestres.

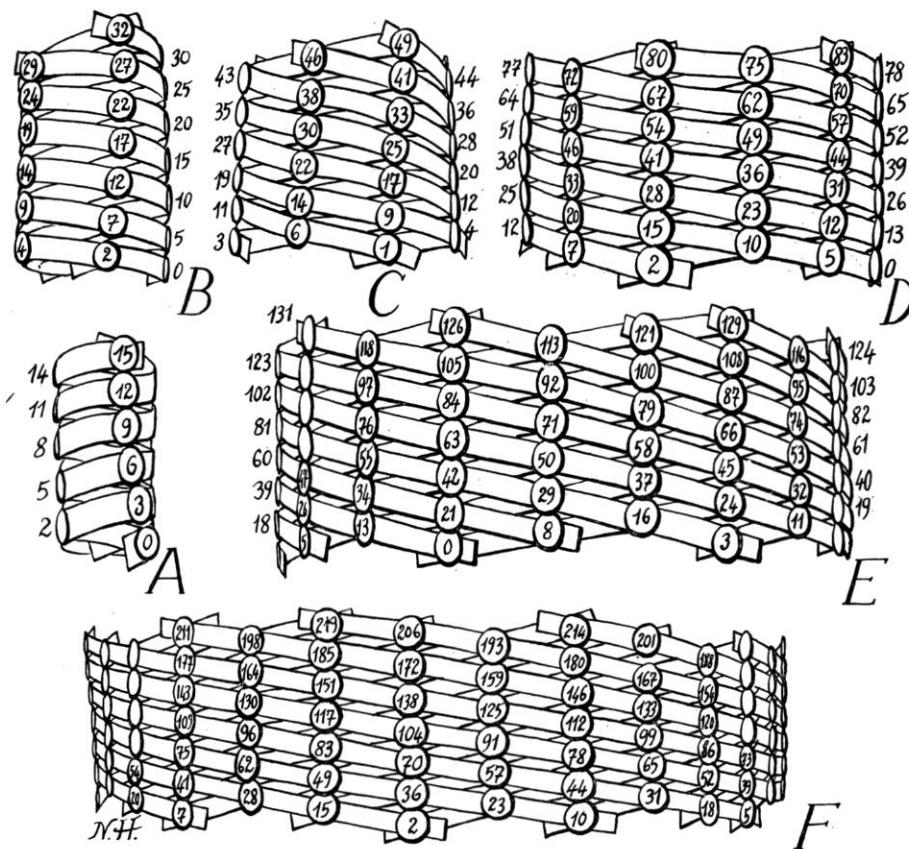


FIG. 8. — Variantes céréiformes chez des modèles phyllotaxiques dextres de la série de Schimper: A, modèle 1 & 2; B, modèle 2 & 3; C, modèle 3 & 5; D, modèle 5 & 8; E, modèle 8 & 13; F, modèle 13 & 21.

matérialisant des parastiques, 13 dans un sens, 8 dans l'autre. Le montage est effectué avec des punaises à dessin à pointe de section ronde; chaque pointe est retenue par un petit prisme de liège, chaque punaise s'identifiant à une insertion foliaire de trame dense. La grille réalisée est à géométrie variable car les mailles, montées en carré, sont transformables en losanges. Les parastiques d'ordre 13 sont les plus redressées; celles d'ordre 8 ont été choisies dextres pour que la spirale génératrice (voie courte) soit dextre. Toutes les inclinaisons que peuvent prendre les aires parastiques continues ou discontinues des cônes de Pins sont réalisables avec un tel modèle.

Des modèles 13 & 21, 5 & 8, 3 & 5, 2 & 3 et 1 & 2 sont construits de la même façon. La planche 6 montre les variations d'un modèle 3 & 5 dextre. On voit successivement: A, grille anormale oblique dextre; B, grille anormale avec 5 orthostiques; C, grille de transition à mailles dressées; (on peut ajouter ici J de la planche 11, grille normale à mailles carrées); D, grille de transition à mailles couchées; E, variante dite céréi forme.

La planche 7 montre différents modèles, à spirale génératrice dextre, de grilles anormales obliques à mailles dextres (A, C, E) ou sénestres (B, D, F): A, modèle 1 & 2; B,

modèle 2 & 3 ; C, modèle 3 & 5 ; D, modèle 5 & 8 ; E, modèle 8 & 13 ; F, modèle 13 & 21. De telles structures, non rares chez les Monocotylédones, peuvent être qualifiées de *pandiformes* ; elles sont particulièrement typiques chez *Pandanus halloorum* B. C. Stone, de l'île Mallicolo.

La planche 8 montre différents modèles (spirale génératrice dextre) de grilles anormales à mailles couchées : A, modèle 1 & 2 ; B, modèle 2 & 3 ; C, modèle 3 & 5 ; D, modèle 5 & 8 ; E, modèle 8 & 13 ; F, modèle 13 & 21. De telles structures, fréquentes chez des plantes grasses, peuvent être qualifiées de *céréiformes*, du nom des *Cereus* ou *Cactus* cierges, et font apparaître des orthostiques matérialisées par des côtes de la tige.

## 2. Variation de l'angle de divergence

Prenons un modèle 8 & 13 à mailles carrées ; étirons-le avec torsion dans le sens des parastiques dextres d'ordre 8 ; les parastiques 13 sont finalement disposées en orthostiques et il est alors aisé de calculer l'angle de divergence correspondant à cette disposition, on a :

$$x = \frac{360^\circ \times 5}{13} = 138^\circ,46 \text{ (au centième de degré près).}$$

Quand le même modèle est à la fois élargi et raccourci, avec torsion en sens inverse, on obtient une grille anormale à mailles couchées ; il se dessine alors de nouvelles parastiques très redressées, presque des orthostiques, qui partagent la couronne en  $8 + 13 = 21$  bandes longitudinales. Un tassement plus complet du modèle, non pratiquement réalisable, aboutirait à l'obtention de 21 orthostiques. Dans cette position les angles de divergence seraient

sensiblement plus petits :  $x' = \frac{360 \times 8}{21} = 137^\circ,14$ . Or cet angle limite est très aisément

obtenu avec un modèle 13 & 21. On a ainsi :

avec un modèle 8 & 13 ...  $x > \gamma > x'$   
— 13 & 21 ...  $x' < \gamma < x''$   
— 21 & 34 ...  $x'' > \gamma > x'''$ , etc.

Dans chaque modèle, la moyenne des deux valeurs obtenues donnerait ainsi une approximation de l'« angle d'or » ou  $\gamma$ , soit pour le modèle 8 & 13 :  $\frac{138^\circ,46 + 137^\circ,14}{2} = 137^\circ,8$  avec une « fourchette » de  $1^\circ,3$ . Le tableau qui suit donne pour chaque modèle une valeur moyenne approchée de  $\gamma$ .

Cas n°	Modèle	Nb. d'ortho- stiques en position étirée	Angle de divergence * supr (+) ou infr (—) à γ	Fourchette *		Moyenne *
				Fourchette *	> γ # γ	
1	1 & 2	2	180 (+)	60	150	
2	2 & 3	3	120 (—)	24		132
3	3 & 5	5	144 (+)	9	139,5	
4	5 & 8	8	135 (—)	3,4615		136,7307
5	8 & 13	13	138,4615 (+)	1,3187	137,8021	
6	13 & 21	21	137,1428 (—)	0,5042		137,3949
7	21 & 34	34	137,6470 (+)	0,1925	137,5508	
8	34 & 55	55	137,4545 (—)	0,0735		137,4913
9	55 & 89	89	137,5280 (+)	0,0280	137,5114	
10	89 & 144	144	137,5 (—)	0,0107		137,5053
11	144 & 233	233	137,5107 (+)	0,0040	137,5086	
12	233 & 377	377	137,5066 (—)	0,0015		137,5074
13	377 & 610	610	137,5081 (+)	0,0005		137,5077
14	610 & 987	987	137,5075 (—)	0,0002		137,5077
15	987 & 1 597	1 597	137,5078 (+)	0,0000		137,5077

\* En degrés avec décimales.

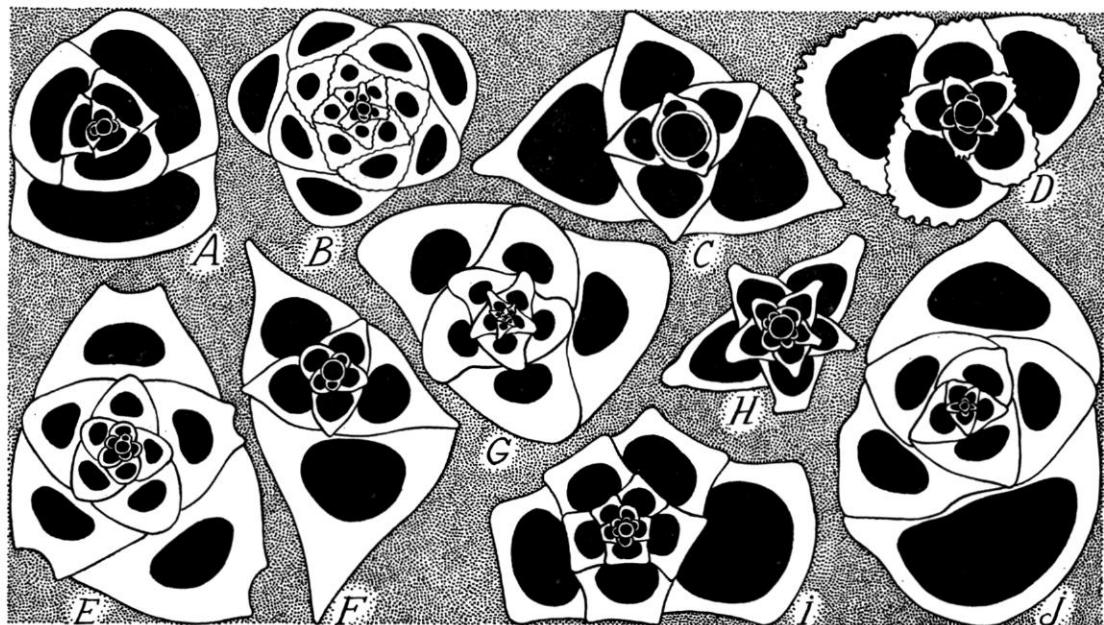


FIG. 9. — Coupes transversales de Foraminifères Miliolidae (d'après SCHLUMBERGER) : A, *Triloculina marioni* Schlumb., 0,8 mm, 128° ; B, *Pentellina douvillei* Schlumb., 1,2 mm, 138° ; C, *Adelosina laevigata* d'Orb., 1,3 mm, 142° ; D, *Quinqueloculina undulata* d'Orb., 0,68 mm, 142° ; E, *Pentellina chalmasi* Schlumb. 0,4 mm, 143° ; F, *Adelosina bicornis* W. et J., 0,3 mm, 143° ; G, *Quinqueloculina seminulum* Linné, 0,7 mm, 143° ; H, *Q. stelligera* Schlumb., 0,2 mm, 143° ; I, *Q. rugosa* d'Orb., 0,5 mm, 144° ; J, *Q. vulgaris* d'Orb., 1,3 mm, 144°. — La dimension est celle de la plus grande longueur de la coupe. L'angle d'insertion des loges est mesuré à partir des 6 ou 8 plus grandes loges.

Les quatre premiers cas du tableau ci-dessus se rapportent à des modèles de faible densité foliaire, cas de beaucoup de nos plantes modernes. Les fourchettes sont alors larges et l'angle de divergence s'accommode de solutions très ouvertes comme  $180^\circ$  ou  $144^\circ$ , réalisées facilement avec les modèles 1 & 2 ou 3 & 5, ou plus fermées comme  $120^\circ$  et  $135^\circ$ , qui s'obtiennent avec les modèles 2 & 3 ou 5 & 8. A partir du 13<sup>e</sup> cas, les fourchettes sont si étroites qu'une valeur de  $137^\circ$ , 5077 (=  $137^\circ 30' 27''$ , 72) est une approximation extrêmement fine de l'angle d'or  $\gamma$  habituellement présenté par la méthode classique des fractions continues.

Il est intéressant de comparer ces dispositions phyllotaxiques à l'arrangement des loges que l'on observe chez certains Foraminifères. Les angles de divergence des loges sont souvent de  $180^\circ$  chez *Spiroloculina* et *Polymorphina*, de  $144^\circ$  chez *Quinqueloculina* et *Guttulina*, de  $120^\circ$  chez *Cruciloculina* et *Triloculina*. Divers genres de Miliolidae ayant des angles de divergence des loges compris entre  $128^\circ$  et  $148^\circ$ , nous y avons recherché des valeurs proches de  $137^\circ$ , sans grand succès reconnaissons-le : les angles les plus fréquents sont  $142^\circ$  à  $144^\circ$  ; sur plusieurs dizaines d'espèces, un seul cas montra  $138^\circ$  (fig. 9B), les mesures

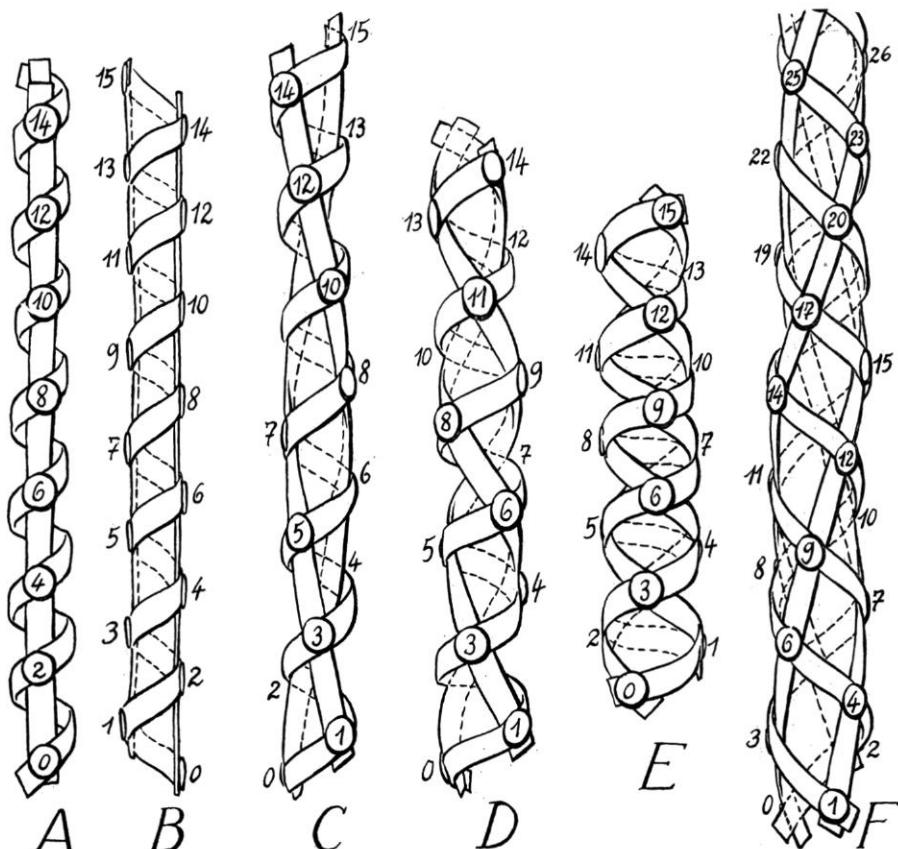


FIG. 10. — Passage d'un modèle phyllotaxique dextre à un autre dans la série principale de Schimper (voir texte p. 85) : A-E, modèle 1 & 2 ; F, modèle 2 & 3

étant prises sur les belles figures de SCHLUMBERGER (1886, 1893, 1905). On note aussi que les tests de certaines espèces ont une disposition en spire trochoïde variant progressivement avec l'âge, tandis que d'autres montrent un brusque changement d'angle à la fin de la période de jeunesse. Nous sommes redéposables à Mme Y. LE CALVEZ, du Laboratoire de Micropaléontologie du Muséum, d'informations sur ce sujet qui, malgré son intérêt, aurait été peu étudié (cf. CUSHMAN & OSAWA, 1930).

### 3. Continuité entre les modèles articulés

Les planches 10 à 12 (détails A à S) montrent le mode de passage d'un modèle à l'autre, des plus pauvres en parastiques articulées aux plus riches (tous avec spirale génératrice dextre) : A à E figurent différentes positions d'un modèle 1 & 2 ; en A et B les orthostiques sont d'ordre 2, l'angle de divergence est 180° ce qui correspond à des feuilles distiques, la spirale d'ordre 1 (génératrice) pourrait aussi bien être inversée et alors sénestre, les mailles sont équilatérales dressées ; en C, les mailles sont intermédiaires entre les équilatérales et les carrées ; en D, les mailles sont carrées ; en E, elles sont équilatérales couchées et homologues de celles de F : on le constate en comparant par exemple E9-10-11-12 et F9-10-11-12 (numéros des nœuds sur les fig. E et F).

Vues F à H figurant différentes positions d'un modèle 2 & 3 : F (voir E) a des mailles équilatérales dressées ; G a des mailles carrées ; H a des mailles équilatérales couchées homologues de I : on le constate en comparant par exemple H9-11-12-14 à I11-13-14-16.

Vues I à K figurant un modèle 3 & 5 : I (voir H) a des mailles équilatérales dressées ; J a des mailles carrées ; K a des mailles équilatérales couchées homologues de L : comparer par exemple K17-22-25-30 et L18-23-26-31.

L à N figurent un modèle 5 & 8 : L (voir K) a des mailles équilatérales dressées ; M a des mailles carrées ; N a des mailles équilatérales couchées homologues de O : comparer N0-5-8-13 et O0-5-8-13.

O à Q figurent un modèle 8 & 13 : O (voir N) a des mailles équilatérales dressées ; P a des mailles carrées ; Q a des mailles équilatérales couchées homologues de R : comparer Q16-24-29-37 et R18-26-31-39.

R et S appartiennent à un modèle 13 & 21 : R (voir Q) a des mailles équilatérales dressées ; la forme à mailles carrées a été omise entre R et S ; S est à mailles équilatérales couchées homologues d'un modèle d'ordre supérieur présentant des mailles équilatérales dressées.

Le passage à des modèles de plus en plus riches en parastiques peut se poursuivre suivant le même mécanisme, suivant les termes de la série de Fibonacci, sans modifications autres que celles qui découlent d'éventuelles altérations.

**REMARQUES :** Bien que de modèles différents, E et F ont un même diamètre ; il en est respectivement de même de H et I, de K et L, N et O, Q et R. Ainsi l'accroissement progressif en diamètre se fait, dans chaque modèle, entre la forme à mailles équilatérales dressées et la forme à mailles équilatérales couchées. Le relai des liaisons parastiques n'implique pas de variation de diamètre dans les conditions de notre démonstration. Si l'on veut caractériser une trame quelconque par deux séries de parastiques, les principales, l'une dextre et l'autre sénestre, les trames carrées ou subcarrées (intermédiaires entre les formes équilatérales) ne fournissent qu'une solution ; les trames équilatérales, les trames pandaniformes et les trames céréiformes se prêtent toutes à deux solutions.

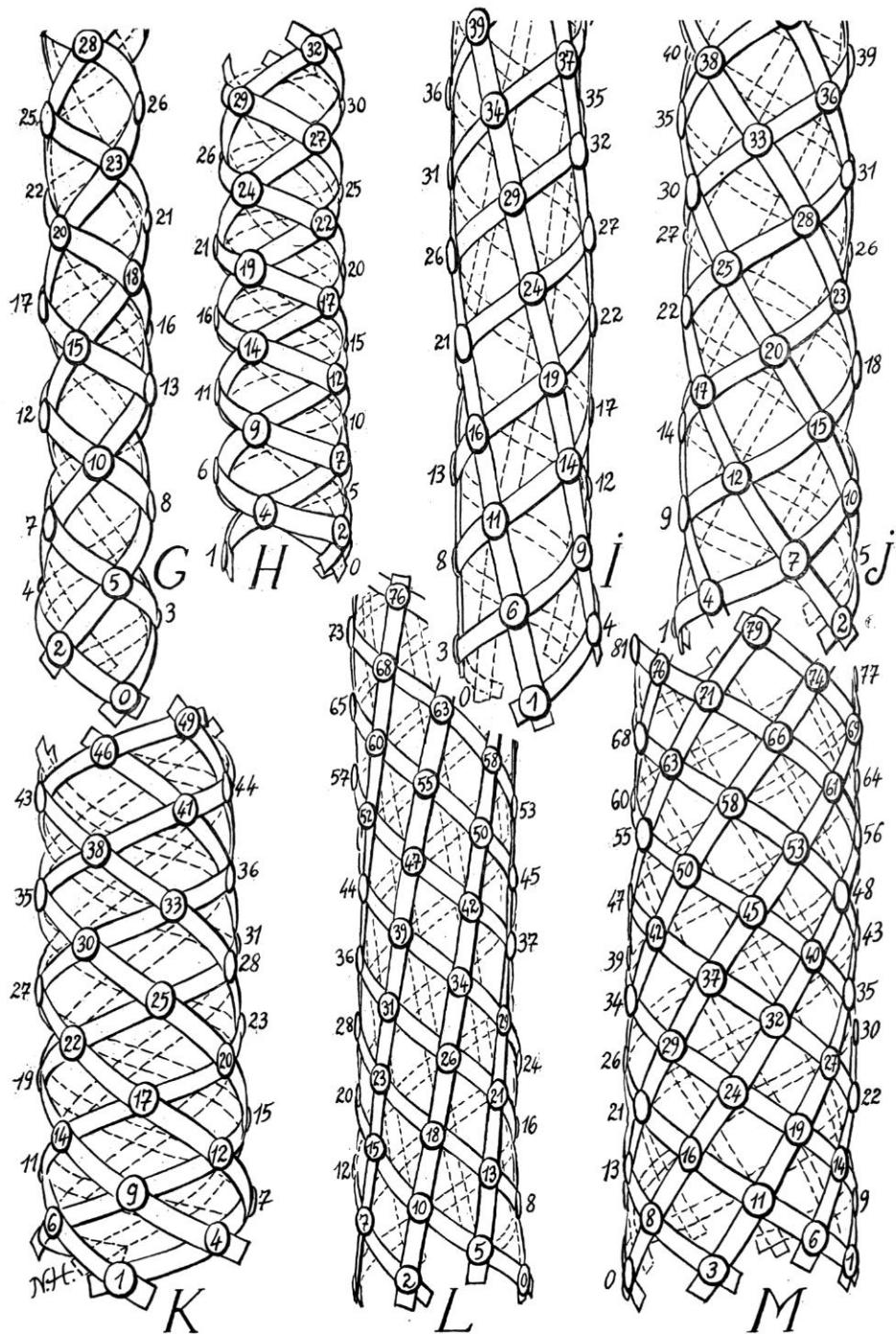


FIG. 11. — Suite de la figure 10 : G-H, modèle 2 & 3 ; I-K, modèle 3 & 5 ; L-M, modèle 5 & 8.

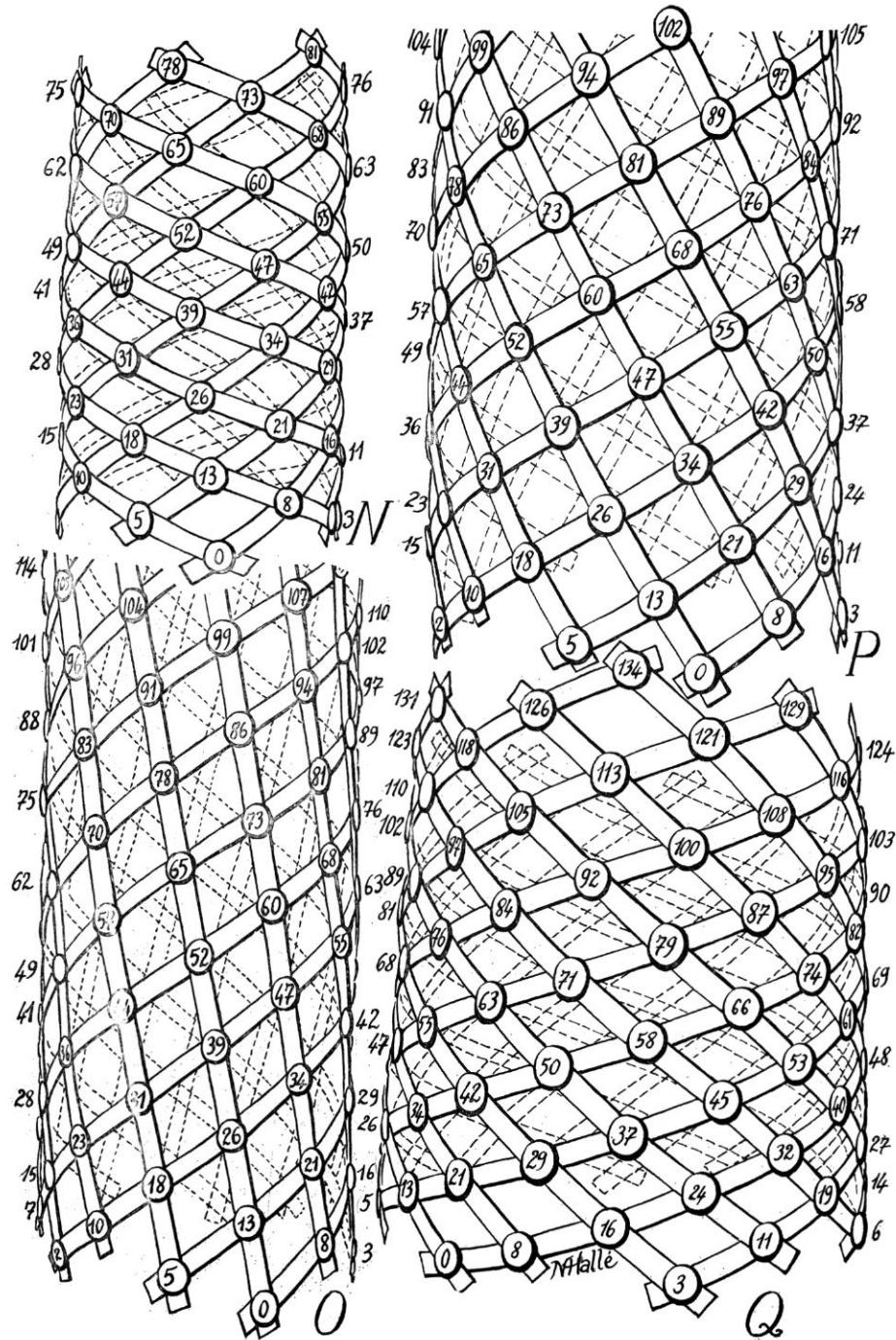


FIG. 12. — Suite des figures 10 et 11 ; N, modèle 5 & 8 ; O-Q, modèle 8 & 13.

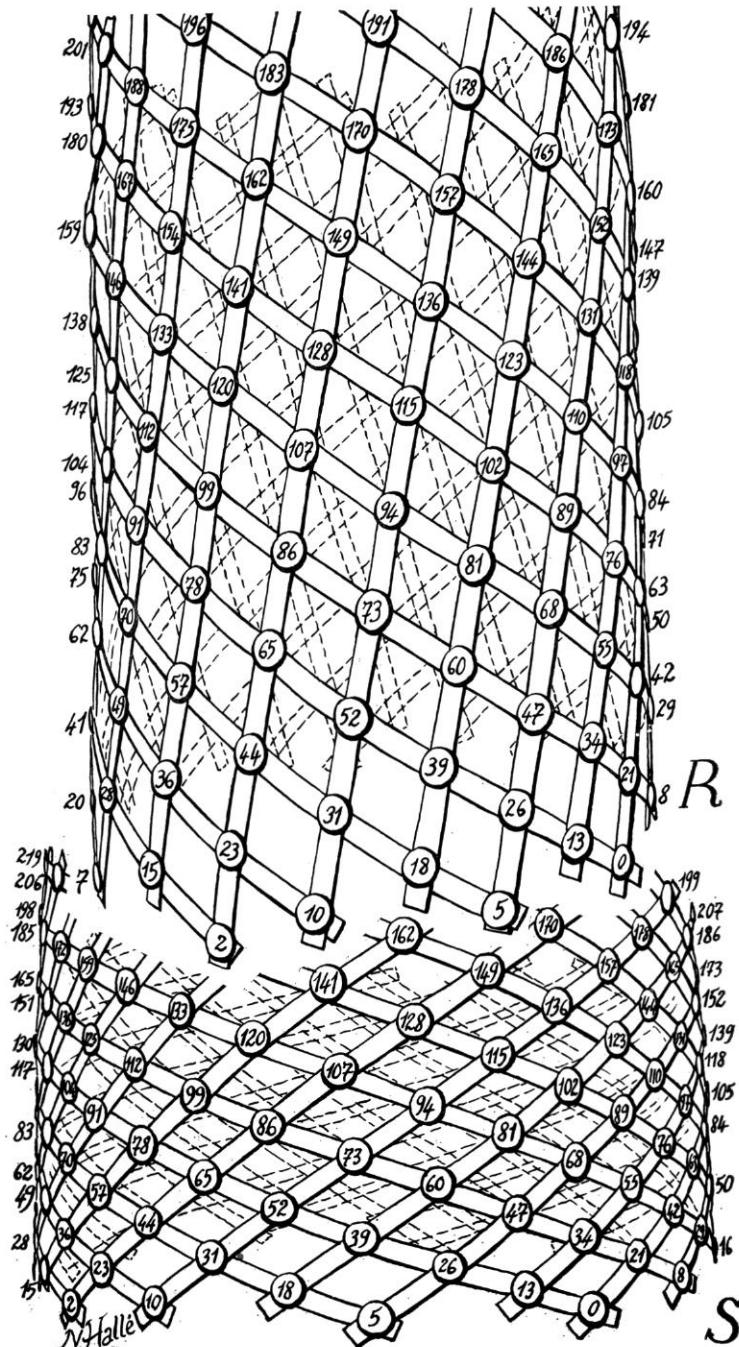


FIG. 13. — Suite des trois figures précédentes : R et S, modèle 13 & 21.

#### 4. Causes d'altération

Pour tous les cas figurés ci-dessus, il serait très facile et présentement superflu de citer des exemples concrets ; et ceux-là n'épuiseraient pas, et de loin, les possibilités des arrangements phyllotaxiques. Jusqu'ici tous nos modèles se référaient à la série de Fibonacci qui constitue la série principale de Schimper ( $1/2, 1/3, 2/5, 3/8$  etc. selon la notation classique que nous préférons remplacer par  $1 \& 2, 2 \& 3, 3 \& 5, 5 \& 8$ , etc.). Or, comme on le sait, des arrangements différents découlent souvent de modifications de la série principale. On en trouve notamment l'origine dans la fusion de deux primordiums foliaires ou au contraire dans le dédoublement d'un primordium. On en connaît de nombreux cas. Nous nous arrêterons seulement à celui du curieux cône de Pin que voici : un lot parfaitement normal de fruits de *Pinus pinaster* Ait., de modèle  $8 \& 13$  en zone 1 (N. HALLÉ, 1979) contenait un cône anormal isolé, de modèle  $11 \& 18$  en zone 1 (région inférieure à moyenne). Cela nous paraît révéler en amont, c'est-à-dire vers la base de l'axe porteur, un vraisemblable dédoublement de primordium d'où découlerait la référence à une série secondaire de Schimper :  $1/3, 1/4, 2/7, 3/11, 5/18$ , etc. En outre, en aval, dans son tiers supérieur, le même cône présente deux autres remarquables anomalies, rares pour un cône de *Pinus* quoique classiques comme modifications chez nombre de parastiques foliaires ; ce sont des bifurcations de parastiques révélées avec précision par des confluences d'écaillles et accompagnées de « fasciations » de graines (fig. 14). Ainsi, qu'une anomalie en amont entraîne par régulation d'autres en aval, cela n'a rien d'étonnant avec un mécanisme aussi « typé » que celui présenté par nos modèles articulés : hypothèse d'explication qui nous paraît trouver un

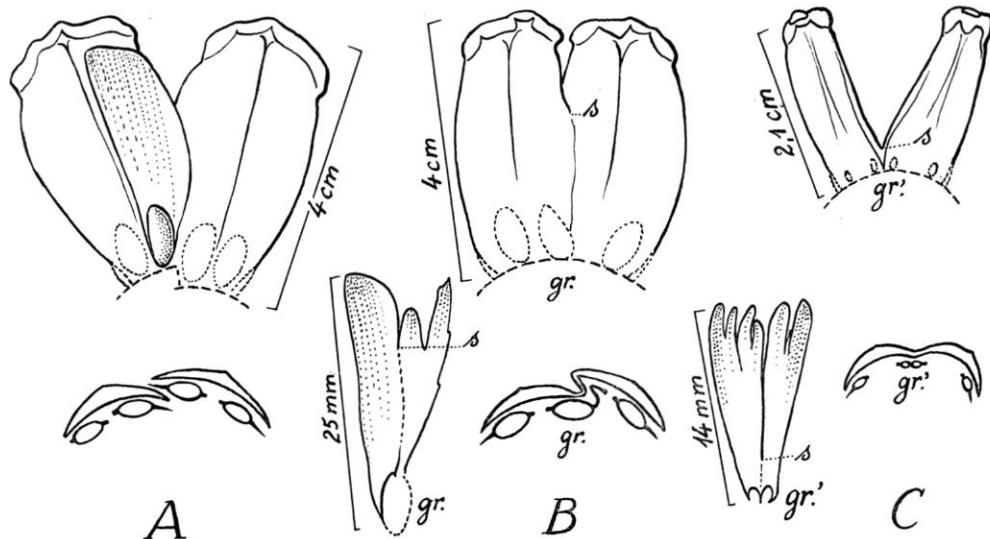


FIG. 14. — Couples d'écaillles de *Pinus pinaster* Ait. vues par la face adaxiale et schémas de coupes transversales : A, cas normal avec une graine en place ; B, première anomalie et graine à aile double ; C, seconde anomalie et graine double ; s, niveau supérieur de soudure.

appui dans un travail de LEIGH (1972) dont voici la principale conclusion adaptée de l'américain : « un angle constant de 137°,5 assure une régulière distribution des feuilles autour de la tige à chaque étape de la croissance. Un angle différent pourrait produire une plus égale distribution à une étape donnée, mais aux dépens de chevauchements excessifs ultérieurs ». Or, dans les séries qui sont autres que la principale de Schimper, les angles de divergence sont très différents : environ 100° avec un modèle 11 & 18 !

#### IV. CONCLUSIONS

La phyllotaxie théorique de C. DE CANDOLLE illustrée par son appareil de démonstration (1895), peut être qualifiée d'évoluée ou de stabilisée, voire statique en ce qu'elle refuse à l'axe toute possibilité de torsion si faible soit-elle, et cela ne correspond pas à la réalité ; elle nous paraît cependant exprimer assez bien la phase morphologique finale déjà fixée par la vascularisation de la tige : elle s'accompagne tantôt d'allongements qui étirent les grilles, tantôt de croissances notables en diamètre qui les écrasent ; elle nie tout ajustement des angles de divergence. En ce dernier point elle ignore une aptitude essentielle de la phase juvénile du développement (voir les fourchettes des cas 1 à 5 du tableau p. 83).

Il semble que notre nouvelle méthode des modèles articulés illustre au contraire une phase primitive et dynamique de la phyllotaxie, éclairant d'un jour nouveau le stade juvénile des arrangements foliaires, précisément avant la stabilisation définitive liée aux structures vasculaires internes. Nos modèles cylindriques et observés latéralement complètent utilement les coupes transversales de bourgeons et les représentations par diagrammes. La nécessité de légères torsions de l'axe, ou au moins de sa région apicale, est déduite des mouvements de nos modèles. Si les énormes bourgeons multifoliés des pachycaules se suffisent de torsions pratiquement nulles, comme le montrent bien les fourchettes des cas 11 à 15 (tabl. p. 83), d'autres structures primitives extrêmes, pandaniformes ou céréiformes, impliquent au contraire, plus qu'une aptitude, des performances en matière de « libration ». Même lorsqu'elle est de faible amplitude, cette dernière est nécessaire à toute fixation ultérieure d'orthostiques d'intérêt éventuellement spécifique.

Notre explication de la phyllotaxie se caractérise aussi, tant par une certaine fixité de triangulation entre les ébauches foliaires ou les feuilles, que par la possibilité de relais entre jeux de parastiques prioritaires d'ordre différent. Une illustration approchée du phénomène pourrait être suggérée par un mobile spatial n'échappant à l'attraction d'un système astral que pour se plier à celle d'un autre système. Chez certaines plantes qualifiées de primitives des dispositions foliaires en trames équilatérales denses dépourvues d'orthostiques, perpétuent certaines des plus remarquables particularités de fossiles du Carbonifère (F. HALLÉ et OLDEMAN, 1970 : 135-142). Les structures primitives à trames denses nous paraissent éclairer beaucoup les structures plus modernes de nos plantes à fleurs. Un mécanisme uniforme assurant la production des ébauches foliaires, et suivi d'une phase de plasticité angulaire, par phyllotaxie dynamique, suffit, nous semble-t-il, à expliquer, avec le jeu des altérations, tous les arrangements ultérieurs, malgré leur diversité, en modèles non verticillés, et même certains cas parmi ces derniers.

Les superpositions foliaires souvent recherchées systématiquement à la suite de BRAUN exemple : EICHLER, *Mart. Fl. Bras.*, 4 (1), tab. 111, 1863), ne méritent souvent pas la consi-

dération qu'on leur accorde. Ainsi un modèle articulé 8 & 13 peut donner, en mailles normales, des superpositions aussi variées que 13, 21, 34, 47, 55, 60, 73, 76 orthostiques. Il n'y a aucune raison de fixer avec **DE CANDOLLE** le nombre des orthostiques à 55 plutôt qu'à 21 ou 13, pour n'étudier comme seules variables que les longueurs et les diamètres des rameaux.

Notre méthode empirique et pratique, bien que comportant encore certains aspects hypothétiques, dépasse beaucoup la méthode statique de **C. DE CANDOLLE**. Il semble que confrontée finement aux faits ontogéniques qui ne sont pas de notre spécialité, elle se prêtera, malgré la disgrâce actuelle et sans doute passagère de la phyllotaxie classique en France, à des enrichissements qui permettront de mieux connaître les plantes.

## REMARQUES SUR LE MÉMOIRE DE N. HALLÉ

par Michel GUÉDÈS

Le travail de **N. HALLÉ** est inspiré d'idées neuves formées au contact direct de certains faits. Il est mené indépendamment des conceptions de la plupart des théoriciens, et même de la plupart des autres observateurs. Par là il évite la lourdeur de trop de productions savantes, mais il semble utile de placer ses résultats dans la perspective de l'ensemble des données phyllotaxiques, trop rarement exposées de nos jours au lecteur français.

Il n'est plus douteux depuis les observations de **CHURCH** (1901, 1920) et de **HIRMER** (1931, 1934) que dans la plupart des cas de phyllotaxie spiralée, les orthostiques n'existent pas dans le bourgeon dont naît la tige. Comme le voulaient les **BRAVAIS** (1837), les feuilles des tiges à phyllotaxie spiralée sont « curviséries ». Les orthostiques, considérées dans le bourgeon, sont en fait des spires ou des hélices très redressées, qui assez souvent deviennent des génératrices de la tige après que celle-ci se soit allongée. Il y a cinq de ces spires dans le cas de la phyllotaxie quinconcielle usuelle (fig. 15A) où l'angle de divergence est classiquement considéré comme valant  $2/5$  de circonférence, soit  $144^\circ$ . Ces spires ou hélices n'ont rien à voir bien entendu avec les hélices foliaires multiples envisagées par **L. PLANTEFOL** et son école. Celles-ci sont des parastiques de contact. Dans le cas de la phyllotaxie quinconcielle on peut tracer deux de ces parastiques dans un sens et trois dans l'autre, et l'un ou l'autre de ces deux ensembles est alors choisi, arbitrairement il faut le dire, comme ayant la valeur d'hélices foliaires « génétiques ».

S'il n'y a point d'orthostiques vraies, c'est que l'angle de divergence n'est pas en réalité une fraction rationnelle de la circonférence. Les mesures de **CHURCH** et de **HIRMER**, puis celles de **FUJITA** (1937, 1939, 1964) et de **LEIGH** (1972) ont confirmé que les valeurs des angles de divergence observées dans les phyllotaxies diverses sont au moins en moyenne extrêmement proches de la valeur limite de la série de Fibonacci à laquelle appartient la fraction qui *semble* caractériser la phyllotaxie de la tige allongée. Une tige de phyllotaxie quinconcielle, considérée à l'état de bourgeon, montre des angles de divergence de  $137$  à  $138^\circ$ , bien voisins de la limite de la série  $1/2, 1/3, 2/5, 3/8 \dots$  à laquelle appartient la fraction  $2/5$ . Cette limite est de  $137^\circ 30'$  environ. La phyllotaxie  $3/8$  appartient à la même série,

et l'angle de divergence y est le même au niveau du bourgeon apical. Chez les Conifères, où la phyllotaxie relève de fractions appartenant à des séries secondaires, les valeurs des angles de divergence sont pareillement très proches des limites des séries en question. Là encore, les BRAVAIS avaient vu juste.

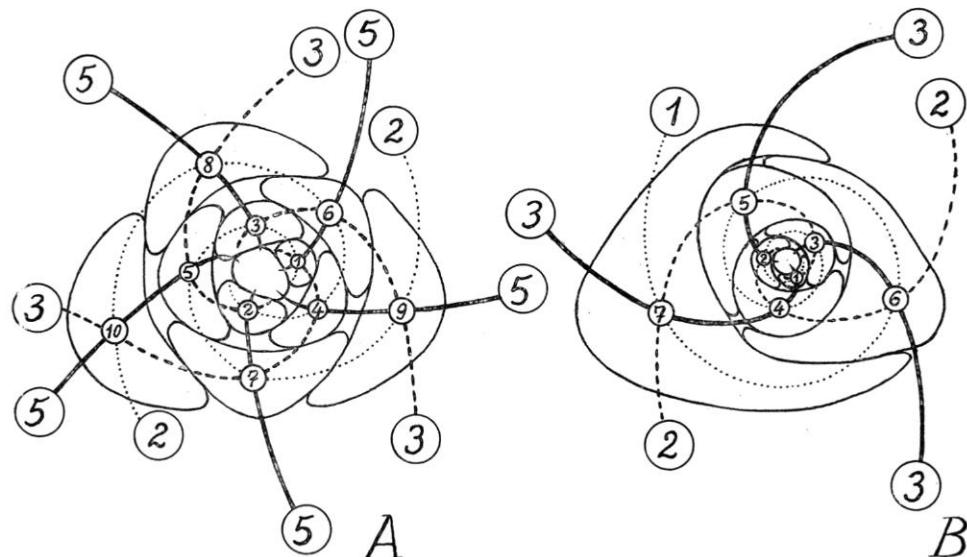


FIG. 15. — Coupes transversales de bourgeons apicaux (contours d'après ITERSON, 1907, in SNOW, 1955) : A, *Jasminum fruticans* L., parastiques de contact d'ordre 2 et 3 (traits pointillés et interrompus), et 5 spirostiques (traits continus) ; B, *Bellis perennis* L., parastiques de contact d'ordre 1 et 2 (traits pointillés et interrompus), et 3 spirostiques (traits continus). — Nota : lors de l'allongement des tiges, les spirostiques deviennent des orthostiques plus ou moins nettes.

En somme, la phyllotaxie d'une tige à feuilles curvisériées ne peut nullement être caractérisée par son angle de divergence, qui est identique dans de vastes ensembles de phyllotaxies différentes. Elle doit plutôt l'être, comme le proposa CHURCH (1901), par le nombre de parastiques de contact que l'on peut reconnaître dans le bourgeon apical, ou sur la tige allongée en considérant les rapports des segments foliaires. Le nombre de ces parastiques dans les deux sens dénote la densité de la disposition des ébauches foliaires et des feuilles, c'est-à-dire le résultat des relations qui existent entre leur taille, la rapidité de leur formation et l'accroissement diamétral et longitudinal de l'apex durant celle-ci.

N. HALLÉ considère donc à très juste titre que les orthostiques proprement dites sont d'un intérêt douteux, et utilise une caractérisation en termes de parastiques, mais il faut bien voir qu'il ne s'agit pas de celle à laquelle CHURCH nous a accoutumés.

Dans une phyllotaxie quinconcielle, on décèle nous l'avons dit deux parastiques de contact dans un sens et trois dans l'autre, auxquelles correspondent cinq spirostiques, qui deviennent éventuellement cinq orthostiques sur la tige allongée (fig. 15A). Dans la notation de HALLÉ, au contraire, au système de 2 & 3 parastiques correspondent 3 orthostiques, parce que ces dernières sont obtenues artificiellement par l'allongement d'un modèle arti-

culé au cours duquel elles naissent par redressement des parastiques d'ordre 3. A ce moment, dans la tige à 3 orthostiques ainsi construite, on peut déceler une parastique de contact dans un sens, c'est la spirale unique, et deux dans l'autre.

Il est essentiel de souligner que l'étude directe des bourgeons menée par bien des auteurs depuis le début de ce siècle, montre qu'une tige à 5 orthostiques apparaît en fait à partir d'un bourgeon de  $2 + 3$  parastiques, qui présente aussi 5 spirostiques (fig. 15A). La nature elle-même nous indique que l'allongement de la tige redresse plus ou moins les 5 spirostiques en orthostiques, mais *ne parvient point* à transformer en orthostiques les parastiques d'ordre 3. Le cas d'une tige à 3 orthostiques est connu. Il se voit par exemple chez la Pâquerette (*Bellis perennis* L., fig. 15B) mais alors, *déjà dans le bourgeon*, on ne peut tracer que  $1 + 2$  parastiques, et on décèle trois spirostiques.

La notation de HALLÉ se concilie pourtant facilement avec la notation classique. Au lieu de considérer les deux systèmes usuels de parastiques de contact ( $2 + 3$  dans le cas de la phyllotaxie quinconciale), il utilise le nombre le plus élevé de ces parastiques (3) et celui des spirostiques qui se transforment en orthostiques plus ou moins nettes. C'est ainsi qu'on peut rendre compte de sa manière d'écrire qu'à une tige possédant  $3 + 5$  « parastiques » correspondent 5 orthostiques, alors qu'il en correspond classiquement 8.

Lorsque N. HALLÉ envisage un tassement de ses modèles, qui pourrait correspondre à un accroissement diamétral important de la tige non accompagné d'accroissement longitudinal, il voit sur son modèle à  $8 + 13$  « parastiques » apparaître 21 spirostiques, qui sont presque des orthostiques. Il arrive ainsi à la notation classique, dans laquelle, à la phyllotaxie  $13/21$  correspondent 21 orthostiques, et  $8 + 13$  parastiques de contact.

Il semble cependant que la phyllotaxie définitive de la tige soit toujours presque réalisée dans le bourgeon et ne soit modifiée que par son allongement plus ou moins marqué, qui peut faire apparaître des orthostiques à partir des spirostiques. Les formations caulinaires déprimées verticalement naissent de points végétatifs déjà déprimés sur lesquels les phylloemes apparaissent dans une position très voisine de leur position finale. La genèse d'orthostiques par tassement ne semble pas être un processus naturel.

En ce qui concerne le mode d'approximation de la valeur de l'angle limite de divergence, on remarquera que la méthode de HALLÉ revient à déterminer les valeurs des angles d'une série de Fibonacci, soit la principale  $1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, 8/21 \dots$ , qui se rapprochent évidemment de plus en plus de la limite en question. Elle revient à remarquer ensuite que les angles successifs de la série prennent des valeurs qui sont alternativement plus grandes et plus petites que la limite. Comme enfin les différences entre deux angles consécutifs vont s'affaiblissant, la moyenne de leurs valeurs est de plus en plus proche de la limite lorsqu'on considère des couples d'angles consécutifs plus avant dans la série, et elle en est plus proche que ces angles eux-mêmes. Cette moyenne est alternativement elle aussi plus grande et plus faible que la limite lorsqu'on la forme entre couples consécutifs.

Il n'existe pas, semble-t-il, d'argument solide pour attribuer une réalité physiologique aux parastiques de contact, quoiqu'on ait gratifié certaines d'un rôle « génétique » dont à juste titre on privait la spirale unique. Ce sont plutôt les orthostiques des plantes à feuilles rectisériées, et probablement les spirostiques dont elles proviennent chez les plantes à feuilles curvisériées, qui reflètent le véritable travail morphogénétique de l'apex. Celui-ci consiste, même chez les Phanérogames, à empiler, pour constituer la tige et les feuilles, des cellules descendant des deux à quatre initiales apicales de chaque histogène. Ces initiales

peuvent être remplacées de temps en temps par certaines de leurs filles, ou par des filles des initiales des histogènes adjacents, mais leur fonctionnement est généralement stable durant de longues périodes. Il est révélé par l'étude des tiges chimères chez lesquelles une ou plusieurs initiales sont mutées, ainsi que par conséquent les secteurs de tiges qui en proviennent. Ces organes révèlent que les descendants de deux initiales adjacentes servent souvent à former une seule et même feuille, dans laquelle la limite entre tissus normaux et mutés demeure remarquablement tranchée. Les observations essentielles sur ce sujet, trop peu connues, sont celles de H. DERMEN et de ses collaborateurs : elles ont été brièvement passées en revue dans un opuscule récent (GUÉDÈS, 1979). Les orthostiques des plantes à feuilles rectisériées, et probablement les spirostiques de celles à feuilles curvisériées, sont donc d'un intérêt morphogénétique considérable.

On peut signaler pour finir que les faits décrits par N. HALLÉ à propos des écailles doubles de pins s'inscrivent parmi toute une série de données classiques concernant les phyllomes doubles qui peuvent se présenter dans la région de transition entre zones de phyllotaxie différente d'une même tige (voir par exemple LOISEAU, 1969 ; BUGNON, 1973-1974). L'apex peut former une feuille double lorsque, après en avoir formé deux dans un certain secteur, il se dispose à n'en former plus qu'une en cet endroit, ou lorsque, après en avoir formé une, il se prépare à en produire deux dans cette même région, c'est-à-dire lorsque la phyllotaxie devient plus dense ou plus lâche. Le plus souvent, le phyllome double correspond à deux phyllomes qui, dans la position phyllotaxique passée ou à venir, ne sont pas formés conséutivement par l'apex. Un cas particulier remarquable, et connu depuis fort longtemps, est l'union partielle des deux feuilles des verticilles dimères de tiges à phyllotaxie opposée-décussée, préludant au passage de celle-ci à la phyllotaxie alterne-distique.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARNAL, C., 1962. — La notion de nœud. *Bull. Soc. bot. Fr.*, Mém. 1962 : 104-111.
- BRAUN, A., 1831. — Vergleichende Untersuchungen über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen ... *Nova Acta phys.-med. Acad. Caesar. Leop. Carol. Nat. Cur.*, **15** : 199-401.
- 1835a. — Dr. Carl Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung ... *Flora*, **18** : 145-160, 161-176, 177-191.
- 1835b. — Nachträgliche Erläuterungen zu meinem Aufsatz ... über Dr. Schimper's Vorträge. *Flora*, **18** : 736-756.
- BRAVAIS, L., et A., 1837. — Essai sur la disposition des feuilles curvisériées. *Annls Sc. nat., Bot.*, 2<sup>e</sup> sér., **7** : 42-110.
- 1839. — Essai sur la disposition des feuilles rectisériées. *Annls Sc. nat., Bot.*, 2<sup>e</sup> sér., **12** : 5-41, 65-77.
- BUGNON, F., 1973-1974. — Sur la diversité dans l'organisation des bourgeons axillaires des feuilles doubles ... *Bull. scient. Bourgogne*, **29** : 17-26.
- CANDOLLE, A. DE, 1880. — La phytographie ... Paris.
- CANDOLLE, C. DE, 1895. — Nouvelles considérations sur la phyllotaxie. *Archs Sci. phys. nat.*, Genève : 27 p., tab. 2.
- CHODAT, R., 1911. — Principes de Botanique, 2<sup>e</sup> éd. Genève.
- CHURCH, A. H., 1901. — On the relation of phyllotaxis to mechanical laws. London.

- 1920. — On the interpretation of phenomena of phyllotaxis. Oxford bot. Mem. 6, réimpr. New York, Hafner, 1968.
- CORNER, E. J. H., 1949. — The durian theory, or the origin of the modern tree. *Ann. Bot., N. S.*, **13** : 367-414.
- CUÉNOD, A., 1951. — Du rôle de la feuille dans l'édification de la tige. *Bull. Soc. Sci. nat. Tunis.*, **4** : 3-45.
- 1954. Les vraies spirales « foliaires » génératrices de la souche, de la tige et de la fleur. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **101** : 207-213.
- CUSHMAN, J. A., et Y. OSAWA, 1930. — A monograph of the foraminiferal family Polymorphinidae recent and fossil. *Proc. nat. Mus. Smithsonian Inst.*, **77** : 1-185.
- DUTROCHET, H. J., 1843. — Des mouvements révolutionnaires spontanés. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **17** : 989.
- EMBERGER, L., 1960. — Les végétaux vasculaires, 1. In : M. CHADEFAUD et L. EMBERGER, *Traité de botanique systématique*. 3 vol. Paris.
- FUJITA, T., 1937, 1939. — Cités d'après R. SNOW, 1955.
- 1964. — Phyllotaxis in *Cuscuta*. *Bot. Mag., Tokyo*, **77** : 73-76.
- GUÉDÈS, M., 1979. — Morphology of seed plants. Vaduz. *Sous presse*.
- HALLÉ, F., et R. A. A. OLDEMAN, 1970. — Essai sur l'architecture et la croissance des arbres tropicaux. Paris.
- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN et P. B. TOMLINSON, 1978. — Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin.
- HALLÉ, N., 1979a. — Sur une nouvelle méthode descriptive du réseau phyllotaxique des écussons du cône chez *Pinus* L. et son intérêt taxonomique. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **D** : 59-62.
- 1979b. — Analyse du réseau phyllotaxique des écussons du cône chez *Pinus*. *Adansonia*, sér. 2, **18** (4) : 393-408.
- HIRMER, M., 1931, 1934. — Cités d'après R. SNOW, 1955.
- LEIGH, E. G., 1972. — The golden section and spiral leaf-arrangement. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, **44** : 169-176.
- LINDLEY, J., 1835. — An introduction to botany. 2<sup>e</sup> éd., London.
- LOISEAU, J.-E., 1969. — La phyllotaxie. Paris.
- PLANTEFOL, L., 1947. — La théorie des hélices foliaires multiples. Paris.
- RICHARD, A., 1852. — Précis de botanique et de physiologie végétale ... 1<sup>re</sup> partie. Paris.
- SCHIMPER, C. F., 1830. — Beschreibung des *Sympyrum zeyheri* ... *Mag. Pharm.*, 28. Rés. français in : *Bull. Sc.*, **21** : 442-445 (1830).
- SCHLUMBERGER, C., 1886. — Note sur le genre *Adelosina*. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **11** : 91-104.
- 1893. — Monographie des Miliolidées du golfe de Marseille. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **6** : 199-222.
- 1905. — Deuxième note sur les Miliolidées Trématophorées. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4<sup>e</sup> sér., **5** (2) : 115-134.
- SNOW, R., 1955. — Problems of phyllotaxis and leaf determination. *Endeavour*, **14** : 190-199.
- STONE, B. C., 1976. — The Pandanaceae of the New Hebrides. *Kew Bull.*, **31** : 47-70.
- VAN TIEGHEM, P., 1884. — *Traité de Botanique*. Paris.
- 1918. — Éléments de botanique, 5<sup>e</sup> éd. rev. et corr. par J. COSTANTIN. Paris.



## Ultrastructure de la paroi de quatre espèces de *Pediastrum* Meyen (Chlorococcales, Hydrodictyaceae)

par Alain COUTÉ et Guillermo TELL \*

**Résumé.** — Les ornementations pariétales de deux espèces de *Pediastrum* récemment décrites sont étudiées ici à l'aide du M.E.B. et comparées à celles de *P. simplex* et de *P. duplex*. Les résultats obtenus fournissent de nouveaux caractères qui permettent d'affiner la définition des espèces. En utilisant les critères systématiques du genre *Pediastrum* et ceux fournis par le M.E.B., les auteurs ont tenté de préciser les relations phylogéniques éventuelles entre les quatre espèces considérées.

**Abstract.** — The wall ornamentation of two species of *Pediastrum* recently described are studied here by means of the S.E.M. and compared to the one of *Pediastrum simplex* and *P. duplex*. The results supply new characters allowing to improve the definition of the species. The classic systematic criterions for *Pediastrum* and those given by the S.E.M. have been employed by the authors in order to attempt an evaluation of the eventual phylogenetic relationship of the four species.

---

*Pediastrum argentinensis* Bourrel. et Tell, et *Pediastrum marvillensis* Thérrez. et Couté sont deux espèces qui ont été décrites récemment d'une part d'Argentine, d'autre part des îles Kerguelen. La microscopie photonique a montré que l'ornementation pariétale des cellules des cénobes était bien caractéristique et nettement différente d'une espèce à l'autre.

Ce travail a eu pour objet de préciser, à l'aide du M.E.B. (microscope électronique à balayage), les ultrastructures respectives de ces parois et de les comparer à celles de deux espèces déjà connues. *Pediastrum simplex* Meyen et *P. duplex* Meyen ont été choisies comme éléments de comparaison, soit en raison de l'organisation de leurs cénobes, soit à cause de leur type d'ornementation pariétale.

### ***Pediastrum argentinensis* Bourrel. et Tell, 1979**

*Revue Algol.*, N.S., 14 (1) : 43, fig. 15.  
(Pl I, 1-6)

Cette espèce a été récemment décrite de l'étang Trim situé dans la province de Corrientes en Argentine. Nous l'avons trouvée également dans d'autres étangs de la même région, mais en quantité moindre.

\* A. COUTÉ : Laboratoire de Cryptogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 12, rue de Buffon, 75005 Paris. L.A. n° 257 (CNRS).

G. TELL : Département des Sciences Biologiques, Faculté des Sciences Exactes et Naturelles, Université de Buenos Aires.

Ce travail a été réalisé grâce à une bourse accordée par le Conseil National de la Recherche Scientifique et Technique (CONICET) de la République Argentine.

Elle se caractérise par des cénobes plats, clathrés, avec des cellules marginales à deux cornes chacune (pl. I, 1). Des méats sont visibles au niveau des cloisons latérales séparant les cellules marginales les unes des autres. Ces méats sont formés par l'accolement, deux à deux, des cornes contiguës des cellules voisines dans leur partie apicale (pl. I, 2, 3 et 5). Dans la description originale en microscopie photonique, la paroi a été signalée comme étant légèrement et irrégulièrement réticulée.

L'utilisation du M.E.B. a permis de confirmer les observations de la microscopie photonique. En effet, l'ornementation de la paroi (pl. I, 2, 4) apparaît constituée par un réseau qui couvre la totalité de la cellule. Ce réseau est formé par la jonction de crêtes d'épaisseur irrégulière. Toutefois, contrairement aux conclusions de la microscopie photonique, la distribution du réseau apparaît régulière. Dans toutes les cellules, elle semble suivre des lignes directrices respectivement parallèles aux marges cellulaires.

Grâce au M.E.B., il a été possible de noter l'existence de pores sur la paroi cellulaire. Les uns sont localisés à l'apex (pl. I, 2, 6) des cornes des cellules marginales. Les autres se présentent à proximité de chaque cloison séparant deux cellules (pl. I, 4 et 5). L'orifice des pores, d'un diamètre d'environ 0,4 à 0,6  $\mu\text{m}$ , montre un net bourrelet (diamètre avec bourrelet environ 1  $\mu\text{m}$ ).

**Pediastrum duplex** Meyen, 1829

*Nova Acta Phys. Med. Acad. Caesar. Leop. Carol.*, **14** : 772.  
(Pl. III, 2-8)

Les cénobes de cette espèce sont plats, clathrés et leurs cellules marginales ont chacune deux cornes libres. En microscopie photonique, l'ornementation de la paroi cellulaire ressemble à un réseau dont la densité est variable selon les individus considérés.

Les exemplaires étudiés ici proviennent du lac de Grand Lieu en France. Au M.E.B., les cellules montrent sur toute leur surface une ornementation pariétale réticulée faite de crêtes plus ou moins marquées. Ces dernières semblent disposées parallèlement aux marges cellulaires (pl. III, 3, 4, 7 et 8) et ont tendance à s'anastomoser les unes les autres.

Le M.E.B. a permis d'observer deux types de pores. Les premiers, déjà connus en microscopie photonique, sont localisés à l'extrémité des cornes (pl. III, 4, 7 et 8). Leur diamètre est de 2  $\mu\text{m}$ . Les seconds, jamais signalés, se présentent au voisinage des cloisons (pl. III, 5 et 6). Leur orifice, d'un diamètre moyen de 0,8  $\mu\text{m}$ , est renforcé par un bourrelet.

**Pediastrum marvillensis** Théréz. et Couté, 1977

*C.N.F.R.A.*, **43** : 49-50, fig. 12.  
(Pl. II, 4-8 ; pl. III, 1)

Cette espèce a été récemment décrite du lac Marville de l'archipel de Kerguelen. Elle est caractérisée par ses cénobes presque hémisphériques et non clathrés (pl. II, 4). De plus, les cellules marginales possèdent deux cornes courtes coalescentes. En microscopie photonique, la paroi présente une ornementation à gros granules. Au M.E.B., la cellule montre une ornementation pariétale faite de volumineux granules presque sphériques de 0,5 à 1,2  $\mu\text{m}$  de diamètre (pl. II, 5-8). Leur distribution très serrée, sans ordre apparent, est

identique sur les faces interne (côté concave du cénobe) (pl. II, 7) et externe (côté convexe du cénobe) (pl. II, 5) des cellules. Parfois, on constate que plusieurs granules sont soudés entre eux, engendrant des formes bulbeuses (pl. II, 7).

Le M.E.B. a également permis de voir que les cornes contiguës de deux cellules marginales voisines ne sont pas coalescentes mais simplement croisées (pl. II, 5). A leur apex, on note aussi la présence d'un pore bordé par un épais bourrelet (pl. III, 1). Son diamètre moyen, sans le bourrelet, est d'environ 0,3  $\mu\text{m}$ .

**Pediastrum simplex** Meyen, 1829

*Nova Acta Phys. Med. Acad. Caesar. Leop. Carol.*, **14** : 772, t. 43 : 1-5.  
(Pl. I, 7-8 ; pl. II, 1-3)

Cette espèce bien connue est le *Pediastrum clathratum* (Schröt.) Lemm., qui a reçu également plusieurs autres appellations de différents auteurs. Ses cénobes sont plats et clathrés (pl. I, 7 et 8). Les cellules marginales présentent une seule corne (pl. I, 8). En microscopie photonique, la paroi cellulaire a toujours été décrite finement et densément granulée. De plus, des pores et des structures en cheminée ont parfois été signalés. C'est le cas pour les échantillons observés ici qui proviennent du bassin du Moyen Niger (signalés comme *P. clathratum* (Schröt.) Lemm. (COUTÉ et ROUSSELIN, 1975, *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, n° 277, Bot. 21 : 89, pl. II, 7).

Au M.E.B., la paroi cellulaire apparaît (pl. II, 1-3) uniformément ornée de multiples granules très serrés. Ces granules d'environ 0,2 à 0,4  $\mu\text{m}$  (pl. II, 1-3) de diamètre, ont une distribution qui semble irrégulière. Le cénobe montre deux types de pores. Les uns, localisés à l'extrémité des cornes (pl. I, 8) des cellules marginales, ont un diamètre moyen de 0,3  $\mu\text{m}$ . Leur organisation est simple et ne présente pas de différenciation spéciale de la paroi. Les autres sont situés au niveau des cloisons entre les cellules internes (pl. I, 7 ; pl. II, 1-3), comme chez *P. argentinensis*. Contrairement à cette dernière espèce, la paroi cellulaire est, ici, différenciée en un petit tube cylindrique d'environ 1  $\mu\text{m}$  de hauteur (pl. II, 1 et 2), analogue à une cheminée. La surface du tube est lisse. Son orifice est orné d'un bourrelet bien marqué (diamètre avec bourrelet : 1 à 1,2  $\mu\text{m}$ ).

Dans notre tentative d'évaluer les affinités éventuelles entre certaines espèces du genre *Pediastrum*, il faut distinguer deux types fondamentaux de caractères. Les uns, fournis par la microscopie photonique, sont généralement bien connus : forme du cénobe, forme des cellules, présence ou absence de méats, nombre, forme, dimensions et position relative des cornes, etc. Les autres, difficiles ou même impossibles à définir en microscopie photonique (LEFÈVRE, M., et P. BOURRELLY, 1939, *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **208** : 368), regroupent surtout la structure de l'ornementation pariétale et la présence, la position et la dimension des pores et de leurs annexes structurales. Ils sont donnés essentiellement par le M.E.B.

Ces deux ensembles de caractères ont été pris en considération dans ce travail et regroupés dans le tableau suivant.

MICROSCOPIE PHOTONIQUE			MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE À BALAYAGE		
	CÉNOBES	CELLULES MARGINALES	ORNEMENTATION	PORES	
<i>P. argentinensis</i>	plat, clathré	2 cornes soudées	réseau	cell. margin. +, bourrelet	cell. internes +, bourrelet
<i>P. duplex</i>	plat, clathré	2 cornes libres	réseau	+	+, bourrelet
<i>P. marvillensis</i>	hémisphérique entier	2 cornes croisées	gros granules	+, bourrelet	—
<i>P. simplex</i>	plat, clathré	1 corne libre	petits granules	+	+, cheminée

+ : présence ; — : absence.

Il ressort du tableau que :

— *P. argentinensis*, *P. duplex* et *P. simplex*, de par la forme générale de leurs cénobes, la présence et la position des pores dans les cellules internes, sont liés par des rapports étroits. Pour les mêmes raisons, ils diffèrent beaucoup de *P. marvillensis* ;

— *P. argentinensis* et *P. duplex* sont les espèces les plus proches parmi les quatre étudiées ;

— *P. simplex* diffère essentiellement de *P. argentinensis* et *P. duplex* par la corne unique de ses cellules marginales, son ornementation pariétale granuleuse et la différenciation en cheminée des pores de ses cellules internes ;

— *P. simplex* et *P. marvillensis*, de par leur type d'ornementation de la paroi, présentent une analogie qui tend à les relier ;

— *P. argentinensis* montre une certaine affinité avec *P. marvillensis* par les cellules marginales munies de deux cornes en relation étroite avec celles des cellules voisines.

La connaissance de l'ultrastructure de l'ornementation de la paroi et de ses formations annexes permet, comme on vient de le voir, d'augmenter le nombre de caractères facilitant la distinction des espèces et, en même temps, de préciser leurs relations phylogéniques éventuelles. Par conséquent, il serait très souhaitable d'entreprendre l'étude au M.E.B. de la paroi cellulaire des autres espèces de *Pediastrum* afin d'étudier les lignes évolutives de l'ensemble des espèces au sein du genre.

Manuscrit déposé le 16 janvier 1979.

#### PLANCHE I

1-6 : *Pediastrum argentinensis* Bourrel. et Tell.

1, vue d'ensemble d'un cénoobe ; 2 et 6, détail d'une cellule marginale ; 3 et 5, détail d'une portion d'un cénoobe ; 4, détail d'une cellule interne d'un cénoobe.

7-8 : *Pediastrum simplex* Meyen.

7, détail d'une portion d'un cénoobe ; 8, détail d'une cellule marginale avec sa corne ouverte à l'apex par un pore. (Échelle en  $\mu\text{m}$ .)

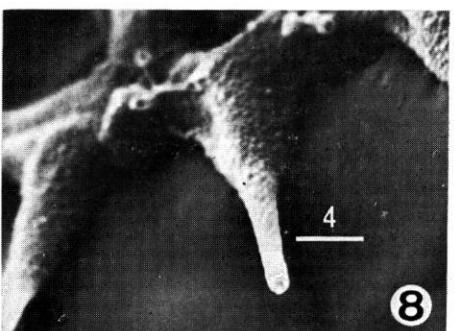
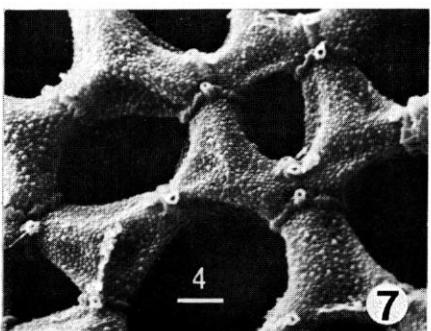
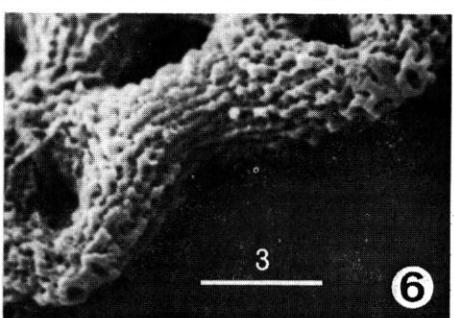
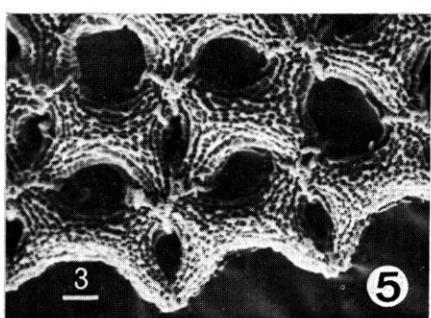
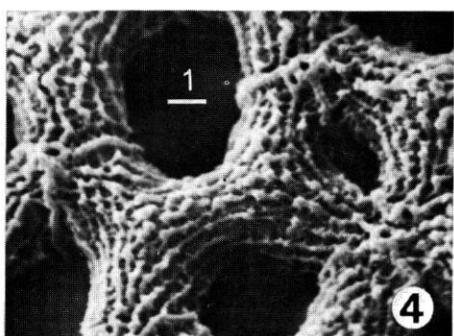
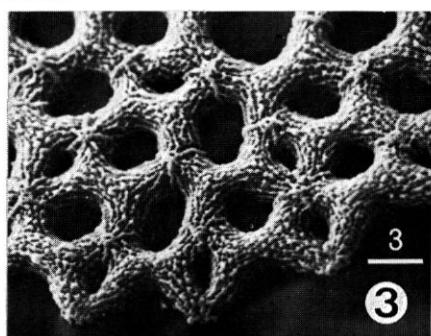
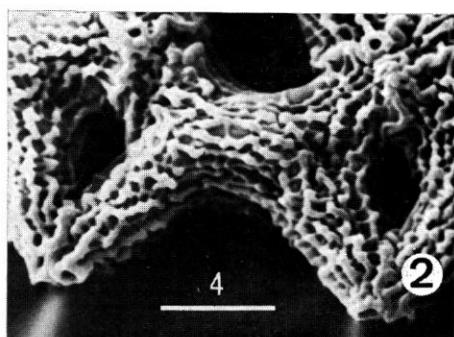
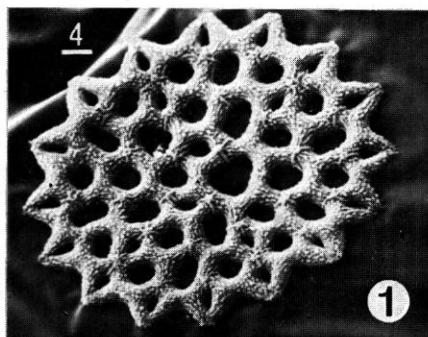


PLANCHE I

PLANCHE II

1-3 : *Pediastrum simplex* Meyen. Détails de cellules internes d'un cénobe.

4-8 : *Pediastrum marvillensis* Thérrez. et Couté.

4, vue de profil d'un cénobe ;

5, détail de deux cellules marginales (côté externe d'un cénobe) ;

6 et 8, détails des cellules du sommet d'un cénobe (côté externe) ;

7, détail d'une cellule marginale (côté interne d'un cénobe).

(Échelle en  $\mu m$ ).

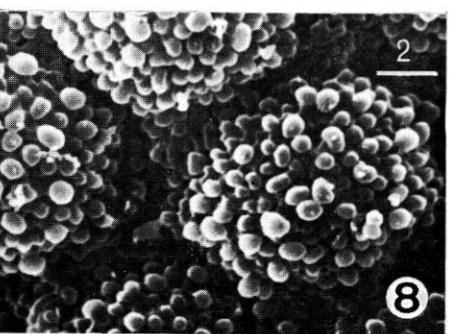
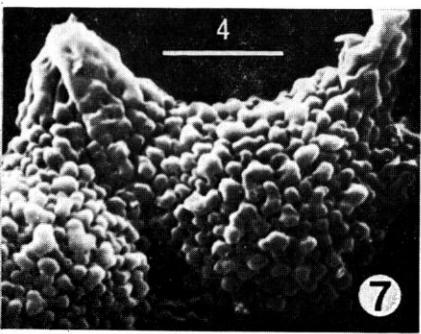
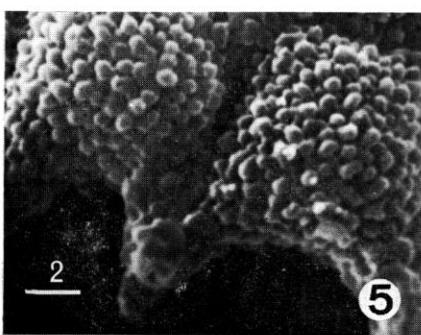
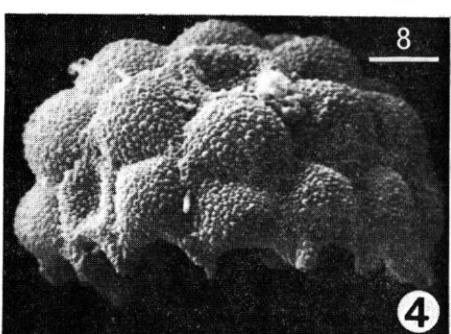
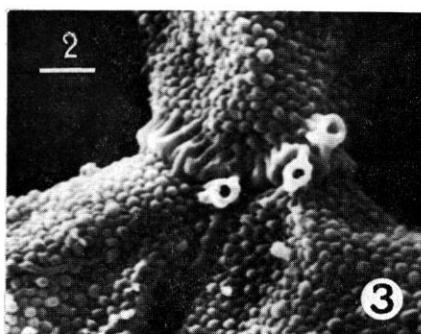
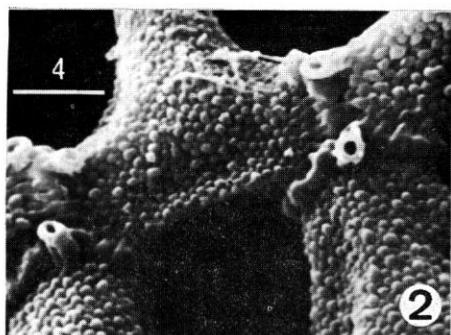
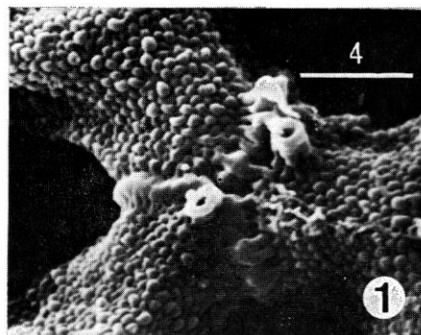


PLANCHE III

1 : *Pediastrum marvillensis* Théréz. et Couté. Détail d'une cellule marginale avec ses deux cornes ouvertes à l'apex par un pore.

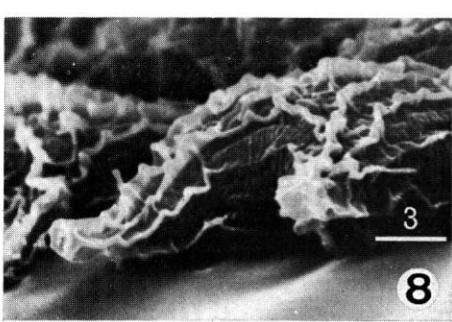
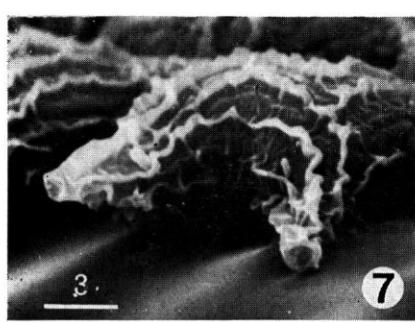
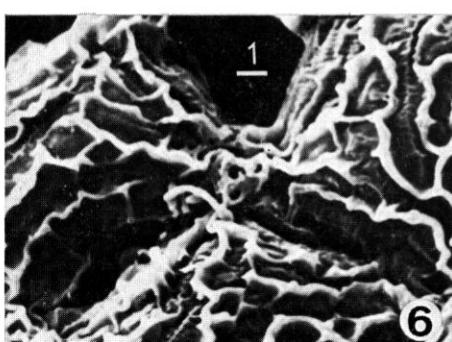
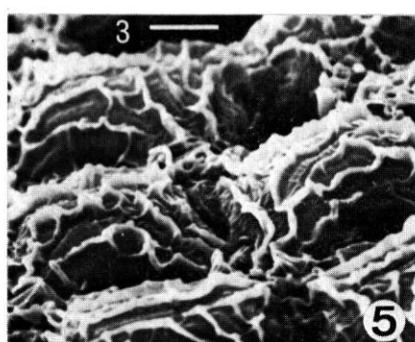
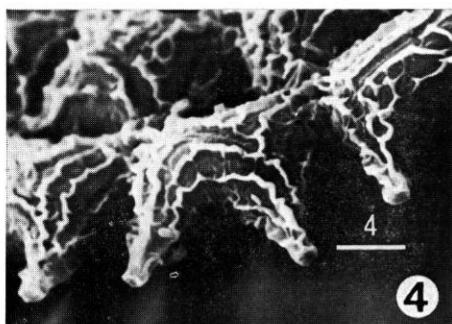
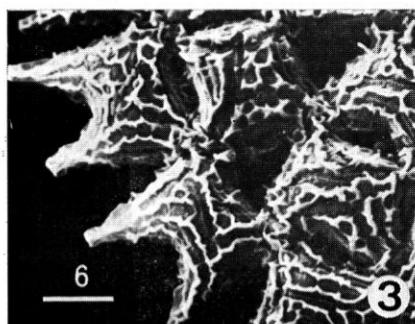
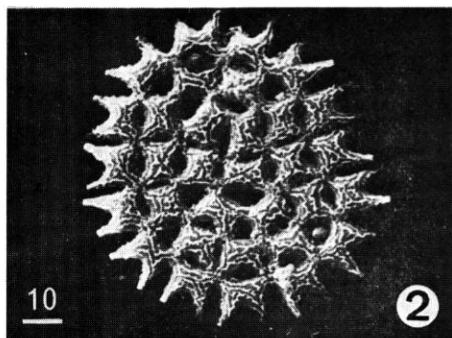
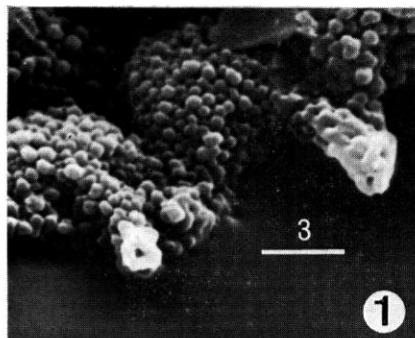
2-8 : *Pediastrum duplex* Meyen.

2, vue d'ensemble d'un cénope ;

3 et 4, détails d'une portion marginale d'un cénope ;

5 et 6, détails de cellules internes d'un cénope ;

7 et 8, détails d'une cellule marginale avec ses deux cornes ouvertes à l'apex par un pore.  
(Échelle en  $\mu m$ ).





## Bryophytes exotiques (IV)

### Les Mousses et les limites du domaine des océans Indien et Pacifique

par Pierre TIXIER \*

**Abstract.** — From the literature and his personal collections in southern India and Ceylon, the author gives his point of view on the biogeography of the Mosses in this region.

#### I. HISTORIQUE

On peut distinguer trois périodes dans l'étude bryologique de la dition qui comprend l'Inde du Sud et Ceylan.

La première se place au début du xix<sup>e</sup> siècle avec, principalement, les récoltes de W. J. Hooker. La seconde se situe entre 1850 et 1900 ; les travaux sont alors dus à C. MUELLER, W. MITTEN et C. MONTAGNE. La troisième correspond au premier tiers du xx<sup>e</sup> siècle au cours duquel H. N. DIXON, J. CARDOT et R. POTIER DE LA VARDE ont étudié, souvent en collaboration, le matériel du sud de l'Inde. L'étude des Mousses de Ceylan a été faite par ces mêmes auteurs.

V. SCHIFFNER (1894), M. FLEISCHER (1898) et T. HERZOG (1905) ont circulé entre Java et Ceylan. Leurs récoltes et leurs travaux constituent un apport appréciable de la bryologie germanique pour cette région.

Des recherches plus récentes concernent le nord de l'Inde (H. C. GANGULEE, 1967-1971).

Beaucoup de types anciens de HOOKER et de MITTEN ne portent pas d'indication précise de localité. Le matériel de C. MUELLER a brûlé en 1943 à Berlin, mais un certain nombre d'herbiers dont celui de Paris (PC) possèdent une partie des isotypes de C. MUELLER. Sauf H. N. DIXON, la plupart des auteurs qui ont étudié cette dition n'ont pas connu les bryoflores indo-malaises. Par suite, une série d'espèces considérées comme endémiques doit être mise en synonymie.

H. C. GANGULEE signale, pour les Nilghiris, les collecteurs suivants : Schmid, Foulkes, Mc Ivor, Gardner, Thomson ; pour la région de Madras, Wight ; pour Ceylan, Gardner, Thwaites, Walker, Maxwell, Fisher et Binstead. Rappelons les importantes récoltes de Perrottet sur les Nilghiris. C. MONTAGNE a dédié à ce collecteur un certain nombre d'espèces. Signalons les récoltes quasi exhaustives des pères missionnaires du collège de Shambanagur, situé à l'entrée de Kodaikanal, la métropole des Palni Hills. Les plus connus de ces missionnaires ont été les R.P.G. André et G. Foreau à qui H. N. DIXON et R. POTIER DE LA VARDE ont dédié le genre *Foreauella*.

\* Laboratoire de Cryptogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 12 rue de Buffon, 75005 Paris.

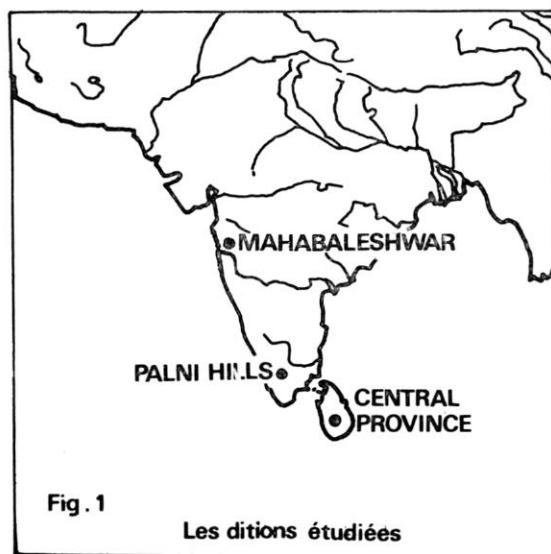
## II. PHYSIOGRAPHIE ET ÉCOLOGIE

En consultant les herbiers, on se rend compte du faible nombre de localités caractérisées par la richesse de leur bryoflore. Rappelons que les Mousses deviennent, sous les tropiques, des végétaux fréquents entre 500 et 2 000 m. Les altitudes, dans la dition, ne permettent pas de distinguer un étage supérieur; pour grandioses et désolées que soient les prairies entourant le col séparant le Kérala du Tamil Nadu, sur les Palni Hills, à 2 400 m, les récoltes que nous y avons effectuées ne diffèrent pas de celles faites plus bas, à Kodai-kanal.

Nous renvoyons à l'important travail de P. LEGRIS (1963) pour les détails tectoniques et géologiques.

Le relief de la côte ouest de l'Inde forme généralement des plateaux se terminant en falaise sur la mer. On peut distinguer : la région des Ghates occidentales avec Mahabaleshwar et ses plateaux de basalte, au sud de Bombay, culminant vers 1 400 m ; les Nilghiri ou Montagnes Bleues atteignant 2 000 m ; les Palni Hills ou Pulney Hills de même altitude ; les hauteurs du Travancore, encore mal connues au point de vue botanique et s'élevant à 1 000 m ; à Ceylan, le massif de la Central Province formant un plateau à parois abruptes à 2 000 m d'altitude moyenne.

Cette unité physiographique (altitude comparable, îlots de végétation montagnarde éloignés sans être isolés) correspond à ce que l'on rencontre en Indochine pour l'Himalayan Track de C. G. G. J. VAN STEENIS. Cet Himalayan Track va du Népal à l'Indonésie (et pour la bryologie jusqu'à la Nouvelle Zélande). Malgré des interruptions, les « inselbergs », plus ou moins étendus, ont permis la distribution d'un certain nombre d'espèces d'Orchidées, du Sikkim au Massif Sud Annamitique et même jusqu'à Java.



Le seul gradient écologique qui intervient tout le long de cette façade correspond aux différences de pluviométrie entre les 6° et 10° de latitude Nord. Voici quelques données chiffrées empruntées à F. BLASCO.

	Latitude	Altitude (m)	Pluviométrie (mm/an)	Température moyenne (°C)
Nuwara Eliya	6° 59'	1 880	2 060	15,5
Horton Plains	6° 50'	2 150	2 389	16,3
Kodaikanal	10° 14'	2 326	1 689	13,9
Mahabaleshwar	17° 56'	1 382	6 207	19,6

Il existe cinq mois secs à Mahabaleshwar (*fide* H. GAUSSEN) et aucun à Ceylan et aux Palni Hills. La pluviométrie en valeur absolue n'a donc pas beaucoup d'intérêt. La station recevant la plus forte tranche de pluie possède aussi la plus forte saison sèche.

L'importance des différences pluviométriques entre Ceylan et les Palni Hills demeure difficilement appréciable pour l'écologie des Bryophytes.

### III. LOCALITÉS ET STATIONS VISITÉES

#### A Ceylan

1. *Nuwara Eliya* et *Mont Pedrutallagalla* (19-20 juillet 1973). Nos récoltes, à Nuwara Eliya, ont été effectuées dans les jardins, sur les arbres d'avenue et les talus, stations classiques des villégiatures des montagnes tropicales. La végétation du Mont Pedru comprend une forêt secondaire avec fourrés de bambou occupant le sol, et, dépassant de la strate arbustive secondaire, quelques grands arbres à houppier en boule.

2. *Horton Plains* (21-22 juillet 1973). Nous avons décrit ailleurs (1974) la végétation des Horton Plains, plateau d'altitude moyenne de 2 100 m, où la forêt occupe les parties hautes et la prairie humide à herbe dure (la patana) les parties basses. La forêt de crête haute de cinq mètres domine un sous-bois dense de bambous. La plupart de nos échantillons proviennent de l'intérieur de la forêt dense, les autres des bordures, des talus et de certaines parties nues de la patana. Notons l'intérêt des troncs de Conifères des jardins de la Farr Inn comme support des Mousses.

3. *Jardin botanique de Peradeniya*. Cette station demeure classique pour certaines espèces comme *Erpodium biseriatum*, mousse rare à vaste distribution. Malgré son altitude (500 m), le jardin de Peradeniya a une flore à peine aussi abondante que celle du jardin botanique de Singapour.

#### Aux Palni Hills

Les Palni Hills constituent un plateau culminant à 2 600 m et à 10° de latitude Nord, plus proche de la côte du Malabar que de celle du Carnatic. Nous distinguerons : les stations de forêt dense et les stations où la végétation demeure plus ouverte (forêts claires et jardins).

1. *Tiger Shola* (1<sup>er</sup> août 1973). F. LEGRIS (1961) et F. BLASCO (1971) définissent les « sholas » comme des forêts de thalweg s'étendant entre deux crêtes plus ou moins dénudées du fait du climat ou de l'homme. Cette disposition ne diffère pas outre mesure de ce que nous savons de la répartition forêt dense-forêt claire dans les régions orogènes du Sud Indochinois et de Madagascar.

En bordure des plateaux, le fond des sholas est occupé par des torrents qui évacuent les eaux de pluie. La Tiger Shola longe la route d'accès à Kodaikanal à une altitude de 1 650-1 700 m. G. FOREAU a pratiqué une étude bryologique poussée de cette station où la forêt dense se transforme en forêt claire à *Rhododendron nilghiricum* et fourrés de Fou-gères vers le haut de la pente.

2. *Gundar Shola* (2 août 1973). Située sur le plateau, vers 2 000 m, elle a été choisie pour les relevés bioclimatiques effectués par l'Institut français de Pondichéry. Elle présente les mêmes formations végétales que la Tiger Shola mais les pentes sont moins abruptes.

3. *Bombay Shola* (5 août 1973). Nous y trouvons une formation pauvre et dégradée, traversée par plusieurs routes à l'intérieur du périmètre de Kodaikanal.

4. *Top Station* (3 août 1973). C'est une agglomération située vers 2 000 m sur le versant du Kerala. Nous avons visité une forêt de pente, continue, en partie défrichée pour l'établissement des jardins de thé. Placée en pleine forêt sous le vent de la mousson, cette localité reçoit une pluviométrie plus abondante que le plateau.

5. *Pilar Rocks* (3 août 1973). Cette station de forêt claire à *Rhododendron*, vers 2 000 m, dégradée, est plus claire et plus ventée que les forêts de shola.

6. *Kodaikanal*, jardins de l'hôtel Carlton (4 août 1973). Ces jardins ressemblent, par leurs plantations de Conifères, à tous ceux des stations d'altitude installées par les Britanniques en zone tropicale.

#### A Mahabaleshwar (7-8 février 1974)

En haut du plateau existe une forêt de crête à allure xérophytique, à sous-bois rare. Sur les bords orientaux, la partie la plus sèche du plateau, cette forêt se transforme en fourré à *Euphorbia antiquorum*. Ce faciès est dû à la fois aux sols squelettiques (sur basalte) et à la forte saison sèche. La biomasse bryophytique demeure importante et, curieusement, peut rapprocher cette station de celles du Bokor au Cambodge et de Kedah Peak en Malaisie, à certains points de vue.

#### IV. LISTE DES ESPÈCES RÉCOLTÉES

Nous utiliserons les abréviations suivantes : Pe = Peradeniya ; N.E = Nuwara Eliya et Mont Pedru ; H.P = Horton Plains ; T.S = Tiger Shola ; G.S = Gundar Shola ; B.S = Bombay Shola ; T.St = Top Station ; P.R = Pilar Rock ; K.K = Kodaikanal ; Ma = Mahabaleshwar.

*Fissidens excedens* Broth. — P.R. — Endémique.

*Fissidens mitteni* Par. — N.E, Pe. — Ceylan, Sumatra, Java, Célèbes, Bornéo, Vietnam, Hong Kong, Batan, Luçon.

- Fissidens nobilis* Griff. — H.P. — Indes, Ceylan, Indochine, Chine, Japon, Malésia, Nouvelle Guinée, îles d'Entrecasteaux, Fidji.
- Fissidens schmidii* C. Muell. — G.S, K.K, Pe. — Nilghiris, Ceylan, Cambodge, Java, Philippines.
- Fissidens sylvaticus* Griff. — Ma, Pe. — Du golfe de Guinée à la Nouvelle Calédonie.
- Fissidens zollingeri* Mont. — H.P. — Ceylan, Hong Kong, Indochine, Malésia, Nouvelle Guinée, Nouvelle Calédonie, Nouvelle Zélande.
- Dicranella coarctata* (C. Muell.) Bosch & Lac. — Pe. — Ceylan, Java, Pégou, Australie occidentale.
- Campylopodium khasianum* (Griff.) Par. — Talus aux Palni Hills. Inde et Ceylan.
- Campylopus caudatus* (C. Muell.) Mont. — T.S, H.P. — Himalaya, Ceylan, Sumatra, Java, Bornéo, Moluques.
- Campylopus goughii* (Mitt.) Jaeg. — Ma. — Himalaya, Palni Hills.
- Campylopus introflexus* (Hedw.) Mont. — Talus des Palni Hills. — Cosmopolite.
- Campylopus umbellatus* (W. Arn.) Bart. — T.S, B.S, Pr, N.E, H.P. Asie du Sud-Est.
- Campylopus zollingerianus* (C. Muell.) Doz. & Molk. — N.E. — Ceylan, Java, Sumatra.
- Dicranodontium uncinatum* (Harv.) Jaeg. — N.E. — Indes, Ceylan, Indochine, Luçon, Moluques.
- Dicranoloma assimile* (Hpe) Par. — H.P. — Ceylan, Malésia, Nouvelle Guinée, îles d'Entrecasteaux.
- Dicranoloma fragile* (Hook.) Broth. — T.S. — Himalaya, Vietnam, Luçon.
- Leucoloma molle* (C. Muell.) Mitt. — Pe, H.P. — De Ceylan aux îles du Pacifique, Hawaii et le Japon.
- Leucobryum candidum* (Brid.) Hook. f. & Wils. — T.S. — De l'Himalaya à la Nouvelle Zélande.
- Leucobryum bowringii* Mitt. — T.S, G.S. — De l'Inde à Formose et à la Nouvelle Calédonie.
- Octoblepharum albidum* Hedw. — Pe. — Pantropical.
- Syrrhopodon albidus* Thw. & Mitt. — N.E. — Ceylan, Malaisie, Cambodge.
- Calympères dozyanum* Mitt. (apud Bescherelle). — Pe. — Ceylan, Indochine, Malésia occidentale.
- Calympères serratum* A. Br. — H.P. — Du sud de l'Inde au Japon, aux Fidji, Carolines et Nouvelle Calédonie.
- Pseudosymbblepharis angustata* (Mitt.) Chen. — H.P. — Ceylan, Inde, Indochine, Malésia, Nouvelle Guinée.
- Pseudosymbblepharis duriuscula* (Wils.) Chen. — Ma, N.E. — Ceylan.
- Pseudosymbblepharis papillostula* (Card. & Thér.) Broth. — G.S, T.S, T.St. — Ceylan, Chine, Vietnam, Japon.
- Pseudosymbblepharis subduriuscula* (C. Muell.) Chen. — B.S, H.P. — Chine, Philippines, Bornéo.

- Hyophila involuta* (Hook.) Jaeg. — Ma, T.St, P.R, K.K, N.E. — Cosmopolite.  
*Barbula denticulata* Dix. & Varde. — Talus des Palni Hills. — Endémique.  
*Barbula fallax* Hedw. — K.K. — Holarctique.  
*Barbula nigrescens* Mitt. — Ma. — Kumaon, Sikkim, Bhotan, Chine, Amérique du Nord.  
*Hydrogonium comosum* (Doz. & Molk.) Hilp. — T.S, G.S. — Chine, Philippines, Java, Amboine, Nouvelle Guinée.  
*Hydrogonium consanguineum* (Thw. & Mitt.) Hilp. — Pe. — Ceylan, Vietnam, Thaïlande, Népal, Java, Philippines.  
*Hydrogonium inflexum* (Duby) Chen. — H.P. — Java, Fidji.  
*Entosthodon wichurae* (Broth.) Fleisch. — H.P. — Ceylan, Java.  
*Mielichhoferia* cf. *japonica* Besch. — Ma. — Japon.  
*Brachymenium exile* Doz. & Molk. — P.R, N.E. — Ceylan, Java, Sumatra, Hawaii.  
*Brachymenium nepalense* Hook. — N.E, H.P. — Inde, Ceylan, Indochine, Japon, Malésia, Nouvelle Guinée, îles d'Entrecasteaux, Bismarck, Fidji.  
*Webera elongata* (Hedw.) Schwaegr. — Talus des Palni Hills. — Cosmopolite.  
*Webera flexuosa* (Hook.) Mitt. — Ma. — Inde, Ceylan, Java, Célèbes.  
*Webera scabridens* (Mitt.) Jaeg. — Talus des Palni Hills. — Cosmopolite.  
*Anomobryum filiforme* (Dicks.) Husn. — K.K. — Cosmopolite.  
*Anomobryum subnitidum* Card. & Varde. — T.S, G.S. — Endémique.  
*Bryum argenteum* Hedw. — G.S, K.K, N.E. — Cosmopolite.  
*Bryum cellulare* Hook. — Ma, G.S, N.E. — Cosmopolite.  
*Bryum coronatum* Schwaegr. — Pe. — Pantropical.  
*Bryum nitens* Hook. — Talus des Palni Hills. — Kumaon, Ceylan, Java.  
*Bryum porphyroneuron* C. Muell. — Talus des Palni Hills, B.S, N.E. — Asie et Océanie tropicales.  
*Rhodobryum giganteum* (Hook.) Schimp. — T.S, N.E. — De l'Inde au Japon et aux îles Hawaii.  
*Rhodobryum madurensis* Dix. & P. Varde. — Ts, B.S, G.S, K.K. — Endémique.  
*Rhodobryum roseum* (Weiss) Limp. — H.P. — Cosmopolite.  
*Orthomniopsis dilatata* (Mitt.) Nog. — De l'Himalaya au Japon et à la Nouvelle Guinée.  
*Mnium serratum* Schrad. — T.S. — Cosmopolite.  
*Plagiomnium maximoviczii* (Lind.) Kop. — T.S, G.S, T.St, N.E, H.P. — Ceylan et Asie orientale.  
*Rhizogonium spiniforme* (Hedw.) Brid. — T.S, G.S, T.St, N.E, H.P. — Cosmopolite.  
*Philonotis hastata* (Duby) Wijk et Marg. — T.S. — Madagascar, Sud Indochinois, Malésia, Nouvelle Guinée, Hawaii, îles de la Société.  
*Philonotis heterophylla* Mitt. — Talus des Palni Hills. — Ceylan, sud de l'Inde.  
*Philonotis longicaulis* (Hpe.) Mitt. — Ma. — Sikkim, Himalaya, Java.

- Philonotis mollis* (Doz. & Molk.) Bosch & Lac. — Ma, N.E, H.P. — Sud de l'Inde, Indochine, Malésia occidentale.
- Philonotis secunda* (Doz. & Molk.) Bosch. & Lac. — T.S. — Java.
- Erpodium biseriatum* (Aust.) Aust. — Pe. — Pantropical.
- Zygodon reinwardtii* (Hsh.) A. Br. — K.K. — Ceylan, Java, Nouvelle Zélande.
- Zygodon tetragonostomus* R. Br. — P.R. — Inde du sud, Ceylan, Java, Lombok.
- Macromitrium lingualatum* Card. & Varde. — T.S, B.S, G.S. — Endémique.
- Macromitrium minutum* Mitt. — N.E, H.P. — Ceylan, Java.
- Macromitrium ramentosum* Thw. & Mitt. — H.P. — Endémique de Ceylan.
- Macromitrium sulcatum* (Hook.) Brid. — Ma, H.P. — De l'Inde à la Malésia occidentale.
- Macromitrium sulcatum* (Hook.) Brid. fo *ceylanicum* (Mitt.) Fleisch. — H.P. — Ceylan, Thaïlande.
- Macromitrium sulcatum* (Hook.) Brid. fo *torulosum* (Mitt.) P. Tx. comb. nov. (= *M. torulosum* Mitt. Mus. Ind. Orient : 43, 1859) — N.E, H.P. — Endémique de Ceylan.
- Groutiella goniorrhyncha* (Doz. & Molk.) Wijk & Marg. — T.S, G.S, T.St, B.S, P.R, K.K N.E. — De l'Inde à la Nouvelle Guinée.
- Schlotheimia grevilleana* Mitt. — T.S, G.S, T.St, N.E, H.P. — Afrique, Mascareignes, Ceylan, Indochine, Malésia occidentale.
- Racopilum schmidii* (C. Muell.) Jaeg. — T.S, G.S, T.St, N.E. — Sud de l'Inde, Indochine.
- Acrocryphaea concavifolia* (Doz. & Molk.) Bosch & Lac. — T.S. — De l'Inde à la Nouvelle Guinée.
- Diaphanodon procumbens* (C. Muell.) Ren. & Card. — Ma. — Endémique de Mahabaleshwar.
- Trachypus bicolor* Hornsch. & Reinw. var. *bicolor*. — T.S, T.St. — De Ceylan aux îles du Pacifique.
- Trachypus bicolor* Hornsch. & Reinw. var. *hispidus* (C. Muell.) Card. — N.E, H.P. — Inde, Ceylan, Chine, Indochine, Tanganyika, Guinée, Brésil.
- Trachypus humilis* Lindl. var. *tenerrimus* (Herz.) Zant. — T.S, H.P. — Inde du Sud, Ceylan, Corée, Kiuschu, Japon.
- Trachypodopsis serrulata* (P. Beauv.) Fleisch. var. *crispatula* (Hook.) Zant. — Ma, H.P. — De l'Inde au Japon, au Pacifique et au Mexique.
- Myurium rufescens* (Reinw. & Hornsch.) Fleisch. — H.P. — Khasia Hills, Ceylan, Sud Indochinois, Malésia, Australie, Nouvelle Guinée, îles d'Entrecasteaux.
- Pterobryopsis aurantia* (C. Muell.) Fleisch. — N.E. — Endémique du Mont Pedru.
- Pterobryopsis denudata* Dix. & Varde. — G.S, B.S. — Endémique des Palni hills.
- Pterobryopsis frondosa* (Mitt.) Fleisch. — T.S, N.E. — Endémique de Ceylan et du sud de l'Inde.
- Pterobryopsis madurensis* Card. & Varde. — T.S. — Endémique des Palni Hills.
- Pterobryopsis schmidii* (C. Muell.) Fleisch. — P.R, T.St, H.P. — Endémique du sud de l'Inde et de Ceylan.
- Pterobryopsis walkeri* (Broth.) Broth. — Ma. — Endémique des Ghates occidentales.

- Papillaria crocea* (Hpe.) Jaeg. — T.S, G.S, B.S, T.St, P.R. — De l'Inde au Japon et à la Nouvelle Zélande.
- Papillaria fuscescens* (Hook.) Jaeg. — N.E, H.P. — Himalaya, Ceylan, Yunnan, Indochine, Malésia.
- Meteoriump buchanani* (Brid.) Fleisch. — T.S, G.S, T.St, P.R. — Inde, Ceylan, Yunnan.
- Aerobryopsis longissima* (Doz. & Molk.) Fleisch. — T.S, G.S, B.S, T.St, P.R, N.E, H.P. — De l'Inde à la Nouvelle Calédonie et aux îles du Pacifique.
- Aerobryidium filamentosum* (Hook.) Fleisch. — N.E. — Ceylan, Indochine, Malésia occidentale.
- Barbella bombycina* (Ren. & Card.) Fleisch. — H.P. — Ceylan, Kurseong, Sikkim.
- Barbella determesii* (Ren. & Card.) Fleisch. — T.S, T.St. — Himalaya et sud de l'Inde.
- Barbella enervis* (Mitt.) Fleisch. — H.P. — Himalaya, Ceylan, Malésia, Nouvelle Guinée, Australie, Nouvelle Calédonie.
- Barbella pendula* (Sull.) Fleisch. — P.R. — Ceylan, Sumatra, Java, sud de l'Inde, Luçon, Chine, Indochine, Japon, Formose, États Unis du Sud.
- Floribundaria floribunda* (Doz. & Molk.) Fleisch. — P.R, H.P. — Pantropical.
- Chrysocladium retrorsum* (Mitt.) Fleisch. — N.E, H.P. — Ceylan, sud de l'Inde, Formose, Japon.
- Meteoriopsis squarrosa* (Hook.) Fleisch. — Ma, T.St, N.E, H.P. — Himalaya, Ceylan, Indochine, Malésia occidentale.
- Calyptothecium oxyphyllum* Dix. & Varde. — T.S. — Endémique des Palni Hills.
- Calyptothecium wightii* (Mitt.) Fleisch. — Pe. — Ceylan, Népal, Chittagong, Vietnam, Thaïlande, Luçon, Visayas, Amboine.
- Homaliodendron exiguum* (Lac.) Fleisch. — T.S. — De l'Inde à la Nouvelle Guinée, l'Australie, la Nouvelle Calédonie et Tahiti.
- Homaliodendron flabellatum* (Sm.) Fleisch. — T.S, G.S, B.S, T.St, N.E, H.P. — De l'Inde à l'Australie.
- Homaliodelphus targonianus* (Mitt.) Dix. & Varde. — T.S. — Sud de l'Inde, Indochine.
- Pinnatella alopecuroides* (Hook.) Fleisch. — Ma, T.S. — Du Népal à Java.
- Daltonia angustifolia* Doz. & Molk. — N.E. — Ceylan, Java, Bornéo, Luçon, Negros.
- Daltonia contorta* C. Muell. — H.P. — Ceylan, Java, Vietnam, Hawaii, Fidji, Nouvelle Guinée.
- Distichophyllum cuspidatum* Doz. & Molk. — H.P. — Ceylan, Sud Indochinois, Malésia, Nouvelle Guinée, îles Carolines, Nouvelle Calédonie, îles de la Société.
- Chaetomitrium horridulum* Doz. & Molk. — N.E. — Java.
- Sympyodon perrottetii* Mont. — Ma. — Nilghiri, Ceylan, Vietnam, Java, Célèbes, Céram.
- Leucomium aneurodictyon* (C. Muell.) Jaeg. — T.S, N.E. — Des Comores à l'Inde et à l'Australie (= *Vesicularia subpilicuspis* Card. & Varde, *Rev. Bryol.*, 50 : 79, 1923).
- Lopidium struthiopteris* (Schwaegr.) Fleisch. — B.S, T.St, K.K, H.P. — Mascareignes,

sud de l'Inde, Ceylan, Sud Indochinois, Malésia, Nouvelle Guinée, Nouvelle Calédonie.

*Hypopterygium tenellum* Mitt. — T.S, B.S, T.St, K.K., N.E, H.P. — De l'Inde à la Nouvelle Guinée.

*Fabronia secunda* Mont. — N.E. — Ceylan, Java, Vietnam, Philippines, Nouvelle Guinée.

*Pelekium bifarium* (Bosch & Lac.) Fleisch. — Pe. — Ceylan, Sumatra, Malaisie, Amboine, Luçon, Visayas.

*Thuidium cymbifolium* (Doz. & Molk.) Bosch & Lac. — N.E, H.P. — De Ceylan à la Malésia occidentale, Indochine, Formose, Japon, Chine, Nouvelle Guinée.

*Thuidium glaucinum* (Mitt.) Bosch & Lac. — B.S. — Inde, Ceylan, Indochine, Japon, Malésia, Nouvelle Guinée.

*Thuidium meyenianum* (Hpe.) Bosch & Lac. — T.S, G.S, T.St. — De l'Inde aux îles Salomon.

*Palamocladium neilgheriense* (Mont.) Broth. — T.S, B.S, T.St, P.R, K.K, N.E, H.P. — Sud de l'Inde et Java.

*Brachythecium buchanani* (Hook.) Jaeg. — T.St. — Ceylan, Vietnam, Java, Luçon.

*Brachythecium nitidissimum* Dix. & Varde. — B.S. — Endémique des Palni Hills.

*Brachythecium plumosum* (Hedw.) B.S. — N.E, H.P. — Cosmopolite.

*Rhynchostegium vagans* (Harv.) Jaeg. — T.S. — Himalaya, Java, Céram, Bornéo, Formose, Hawaï, Philippines.

*Oxyrrhynchium ovatum* Card. & Varde. — G.S, B.S. — Endémique des Palni Hills.

*Oxyrrhynchium schleicherii* (Hedw.) Roell. — T.S, G.S. — Europe et Afrique du Nord.

*Erythrodontium julaceum* (Hook.) Par. — Pe. — De Ceylan à la Nouvelle Guinée.

*Trachyphyllum inflexum* (Harv.) Gepp. — Pe. — De Ceylan à la Nouvelle Guinée.

*Campylodontium flavescent* (Hook.) Bosch & Lac. — Ma, G.S, B.S, K.K. — De l'Himalaya à l'Australie.

*Stereophyllum lingulatum* (C. Muell.) Jaeg. — Ma. — Laos, Luçon.

*Clastobryella ceylonensis* (Broth.) Broth. — N.E, H.P. — Asie du Sud-Est, sous différents noms.

*Clastobryum cuculligerum* (Lac.) P. Tx. — N.E, H.P. — De Ceylan à la Nouvelle Calédonie.

*Meiothecium bogoriense* Fleisch. — Pe. — Malaisie, Singapour, Java.

*Meiothecium microcarpum* (Harv.) Fleisch. — N.E. — Du Népal à la Nouvelle Guinée et à la Nouvelle Calédonie.

*Warburgiella leptorrhynchoides* (Mont.) Fleisch. — T.S, G.S, B.S, P.R, N.E. — Ceylan, Sumatra, Nilghiri.

*Sematophyllum saprophylophilum* (C. Muell.) Fleisch. — K.K. — Java, Philippines.

*Sematophyllum subhumile* (C. Muell.) Fleisch. — B.S, T.St, K.K, N.E, — Inde du Sud, Ceylan, Indochine, Malésia occidentale.

*Acporium hermaphroditum* (C. Muell.) Fleisch. — B.S, T.St, K.K, N.E. — Inde du Sud, Ceylan, Indochine, Malésia occidentale.

*Acporium oxyponum* (Doz. & Molk.) Fleisch. — N.E. — Ceylan, Java.

*Acporium rufum* (Reinw. & Hornsch.) Fleisch. — N.E. — Sumatra, Java, Bornéo, Célèbes. Céram.

*Glossadelphus anisopterus* (Card. & Varde) Broth. — T.S. — Endémique des Palni Hills.

*Glossadelphus isopterygooides* (Dix.) Broth. — T.S. — Endémique des Palni Hills.

*Glossadelphus vivicolor* (Broth. & Dix.) Broth. — Ma. — Endémique de la côte ouest de l'Inde (Palni Hills et Mahabaleshwar).

*Hypnum cupressiforme* L. — P.R. — Cosmopolite.

*Ectropothecium buitenzorgii* (Bel.) Jaeg. — G.S, N.E. — De l'Inde et de Ceylan à l'Indochine, la Malésia, la Nouvelle Guinée et les îles d'Entrecasteaux.

*Ectropothecium densum* Dix. & Varde. — T.St. — Endémique des Palni Hills.

*Isopterygium albescens* (Schwaegr.) Jaeg. — De l'Inde au Japon et aux îles du Pacifique.

*Isopterygium pohliaecarpum* (Sull. & Lesq.) Jaeg. — H.P. — Asie du Sud-Est, Pacifique, Amérique du Nord.

*Taxiphyllum taxirameum* (Mitt.) Fleisch. — T.S, G.S, K.K, N.E, Pe. — Inde, Ceylan, Indochine, Malésia, Formose, Chine, Japon, Nouvelle Guinée.

*Ctenidium lychnites* (Mitt.) Broth. — T.S, G.S, B.S, T.St, N.E, H.P. — Nilghiri, Ceylan, Khasia, Malaisie.

*Pogonatum junghuhnianum* Doz. & Molk. — T.S, H.P. — Sikkim, sud de l'Inde, Ceylan, Indochine, Malésia occidentale.

*Pogonatum microstomum* (R. Br.) Brid. — B.S, K.K, N.E. — Inde, Ceylan, Chine occidentale, Luçon.

*Pogonatum teysmanianum* Doz. & Molk. — Ma. — Sud de l'Inde, Ceylan, Sumatra, Java, Amboine, Bornéo, Luçon.

## V. COMMENTAIRES

### Espèces endémiques

Sur 151 espèces citées, 22 (soit 15 %) sont endémiques de secteurs plus ou moins étendus de la dition. Ceci appelle quelques remarques : En 1966, d'après des listes non critiques des Mousses du Vietnam, nous trouvions 36 % d'endémiques. E.D. MERRILL écrivait en 1947 que l'endémisme des Mousses aux Philippines avoisinait 32 %. En Nouvelle Calédonie, deux genres de Mousses sont endémiques (moins qu'aux Philippines). Quant à l'endémisme spécifique, une révision critique le réduit considérablement. Par exemple aucune des espèces de Clastobryoidées calédoniennes n'est endémique. La douzaine d'espèces de *Leucobryum* canaques peut se réduire à deux taxons, *L. candidum* (Brid.) Hook.f. et Wils. et *L. bowringii* Mitt., largement distribués.

### Espèces nouvelles pour la dition

Nous ne donnons aucune espèce nouvelle pour la Science. Les bryoflores de Mahabaleshwar sont à la fois abondantes au point de vue biomasse et trop étudiées pour qu'on

y puisse découvrir beaucoup de nouveautés. Nous citerons 11 espèces nouvelles pour différentes stations :

<i>Barbula fallax</i> (Kodaikanal)	<i>Leucomium aneurodictyon</i> (Tiger Shola)
<i>Mielichhoferia japonica</i> (Mahabaleshwar)	<i>Oxyrrhynchium schleicheri</i> (Tiger Shola)
<i>Orthomniopsis dilatata</i> (Horton Plains)	<i>Meiothecium bogoriense</i> (Peradeniya)
<i>Mnium serratum</i> (Tiger Shola)	<i>Sematophyllum saprophylophilum</i> (Pilar Rocks)
<i>Groutiella goniorrhyncha</i> (Palni Hills)	<i>Acporium rufum</i> (Mont Pedru)
<i>Chaetomitrium horridulum</i> (Horton Plains)	

#### REMARQUES

1. Bien que nos échantillons d'*Orthomniopsis* ne soient pas fructifiés, l'appareil végétatif correspond bien à la description de l'espèce à vaste répartition holactique et tropicale.
2. *Groutiella goniorrhyncha* n'est pas signalée dans les listes de G. FOREAU.
3. *Leucomium aneurodictyon*, espèce à vaste répartition, existe sous un autre nom dans les listes des Palni Hills.
4. *Meiothecium bogoriense* est l'une des plus petites Mousses de la région.
5. Le genre *Sematophyllum*, en Asie du Sud-Est, demanderait, comme la plupart des genres de Sematophyllacées, une sérieuse remise en ordre.

#### Valeur de l'échantillonnage

Ce travail s'oriente vers la biogéographie plutôt que vers la taxonomie. Nous avons laissé de côté les Hépatiques dont la biomasse et la richesse en espèces décroissent de Ceylan à Mahabaleshwar d'où elles sont pratiquement absentes.

La valeur de l'échantillonnage peut être mise en question. Que valent des récoltes rapides durant quelques jours au cours d'une seule saison, en regard des biocénoses et de la biogéographie ? Une première façon de répondre à la question est de comparer les récoltes aux listes existant dans la bibliographie. Nous donnerons comme exemple les chiffres des espèces récoltées dans la Tiger Shola ; nous en avons identifié 38 alors que 58 sont signalées dans les listes de G. FOREAU. De même, en une journée de récoltes au Mont Maquiling, à Luçon, nous avons récolté 36 espèces alors que 60 espèces sont signalées dans la flore de E. W. BARTRAM. Cette méthode reste valable seulement dans le cas de listes critiques.

On pourrait aussi comparer des récoltes répétées dans une même station. Notre première récolte au Mont Bokor, au Cambodge, en 1967, nous avait donné une quarantaine d'espèces, environ un tiers de ce que nous avons rapporté en dix-huit mois d'exploration du massif. En 1971, nous avons récolté en une demi-heure au Kedah Peak, en Malaisie, 25 espèces; en 1972, 51 espèces en trois jours : le nombre d'espèces récoltées a donc seulement doublé.

Nous pensons que nos récoltes demeurent comparables entre elles du point de vue de l'échantillonnage. Elles sont de faible volume et nous n'avons récolté la même espèce sous plus de cinq numéros que fort rarement, du fait que nous reconnaissions généralement la famille ou le genre dès la récolte sur le terrain.

### **Nombre d'espèces par localité**

Du sud au nord nous avons récolté :

- *A Ceylan* : Nuwara Eliya et Mont Pedrutallagalla, 54 espèces et variétés ; Horton Plains, 50 ; Peradeniya, 15.
- *Aux Palni Hills* : Tiger Shola, 38 ; Gundar Shola, 30 ; Bombay Shola, 24 ; Top Station, 24 ; Pilar Rocks, 16 ; Kodaikanal, 20.
- *A Mahabaleshwar* : 22.

Ces chiffres appellent les remarques suivantes :

Il existe une certaine constance du nombre dans les différentes localités d'une même région. Le nombre des espèces récoltées dans des localités d'altitude est à peu près le même. Aux Palni Hills, dans les Sholas, nous avons trouvé une trentaine d'espèces en moyenne et dans les stations plus éclairées (Pilar Rocks et les jardins de Kodaikanal), une vingtaine d'espèces.

A partir de cette première constatation, on peut conclure que la richesse en espèces des bryocénoses diminue de moitié depuis Ceylan vers 6° de latitude Nord jusqu'à Mahabaleshwar à 17° de latitude Nord. Cette variation n'est pas seulement d'ordre écologique. En Indo-Malaisie, par exemple, les bryoflores de Luçon sont au moins aussi riches que celles de Mindanao. La longueur de la saison sèche peut jouer à Mahabaleshwar, mais elle ne joue pas pour les Palni Hills.

Si nous comparons notre répertoire des espèces récoltées à nos listes indochinoises ou indo-malaises nous pouvons faire les constatations suivantes :

- Il y a relativement moins de Calympéracées, puisque ces espèces sont de basse région plutôt que d'altitude.
- Les *Pseudosymblepharis* sont abondants mais cette richesse demeure trompeuse. Les espèces conservées par Pan Chieh CHEN sont probablement trop nombreuses.
- On rencontre plus de Bryales qu'en Indo-Malaisie.
- Parmi les Orthotrichacées, on peut signaler la présence du genre *Zygodon* rare en Indo-Malaisie.
- Les *Pterobryopsis* sont nombreux (6 espèces) et tous endémiques. En Malaisie, il n'existe que deux espèces.
- Les Météoriacées, assez abondantes, n'ont rien d'original.
- On ne rencontre pratiquement pas d'Hookériacées en Inde du Sud.
- Les Sematophyllacées demeurent relativement rares. Le genre le plus intéressant est *Glossadelphus*, avec trois espèces, toutes trois endémiques.
- Les deux Mousses les plus abondantes au point de vue de la biomasse en Inde du Sud et à Ceylan sont *Palamocladium nilgheriense* dans les stations éclairées et *Ctenidium lychnites* dans les stations ombragées.

## VI. BIOGÉOGRAPHIE

Nous considérerons les régions suivantes :

*Inde du Nerd* : Himalaya, Népal, Kumaon, Sikkim, Bhotan, Assam.

*Indochine* : Birmanie, Thaïlande, Cambodge, Laos, Vietnam.

*Malésia occidentale* : Andamans, Malaisie, Sumatra, Java, Bornéo, Philippines et archipels.

*Malésia orientale* : Célèbes, petites îles de la Sonde, Moluques (séparée de la première par le corridor sec de Van Steenis et par la ligne Wallace).

*Mélanésie* : Nouvelle Guinée et archipels, îles Salomon et Nouvelles Hébrides, Nouvelle Calédonie.

*Asie orientale* : Chine, Japon, Formose.

*Domaine pacifique* : Australie, Nouvelle Zélande, Tasmanie, Hawaii, Fidji, Samoa, îles de la Société.

Nous n'envisagerons pas les courants holarctiques ni les courants africains souvent confondus avec les distributions pantropicales. Nous n'avons pas une idée bien nette de la place qui revient à l'Australie dans le domaine des océans Indien et Pacifique. (Les connaissances sur l'Australie tropicale, le Queensland, demeurent légères au point de vue bryologique.)

T. HERZOG (1926) a déjà signalé les influences faibles des bryoflores himalayennes sur celles de l'Inde du Sud et de Ceylan, et l'importance des apports indo-malais surtout pour Ceylan. Notre étude comporte deux volets : les rapports floristiques entre les stations indiennes et cinghalaises au niveau des Mousses, les affinités floristiques.

### Rapports floristiques entre les différentes localités (tabl. I)

Nous utiliserons le coefficient de communauté floristique (C.C.F.) qui est le rapport du nombre d'espèces communes aux deux stations au nombre total d'espèces représentées. Du tableau I il ressort les constatations suivantes :

— Peradeniya et Mahabaleshwar éloignées des autres localités par l'écologie, l'une par l'altitude (500 m), l'autre par la latitude (17° lat. Nord) ont des C.C.F. faibles en regard de ceux des stations d'altitude du sud de l'Inde et de Ceylan.

— Les C.C.F. maximum apparaissent entre les stations d'altitude de la même région (Nuwara Eliya — Horton Plains : 24 ; stations des Palni : 21-32). Sur les Palni Hills, les coefficients les plus élevés se trouvent entre les stations de forêt dense (Tiger Shola, Bombay Shola, Gundar Shola, Top Station). Il existe sur les Palni Hills une similitude entre les stations de plateau (Bombay Shola — Gundar Shola : 31) et les stations de versant (Tiger Shola — Top Station : 32).

— Les relations entre les stations cinghalaises d'altitude et les stations des Palni n'apparaissent pas de façon évidente. Le coefficient le plus élevé est celui qui existe entre Top Station et Nuwara Eliya (18). Les stations cinghalaises ont plus d'affinités avec les

	Pe	NE	HP	TS	GS	BS	TSt	PR	KK
Ma	6	5	7	3	2	4	4	3	5
KK	6	17	6	14	16	27	13	24	
PR	0	8	1	12	18	21	21		
TSt	3	18	14	32	31	26			
BS	0	17	12	19	31				
GS	3	15	9	24					
TS	0	11	13						
HP	0	24							
NE	3								

TABLEAU I

C.C.F. entre les différentes stations

stations de versant des Palni Hills (Top Station et Tiger Shola) qu'avec les stations de plateaux (Gundar Shola, Bombay Shola).

— Pilar Rocks et Kodaikanal, stations plus éclairées que les stations de forêt dense, ont par rapport à ces dernières, des C.C.F. inférieurs à ceux de ces stations entre elles.

### Affinités biogéographiques

Le tableau II fait apparaître les conclusions suivantes :

— L'Indochine et la Malésia occidentale sont les régions avec lesquelles l'Inde et Ceylan ont le plus de parenté (même la localité de Mahabaleshwar au nord des Ghates occidentales).

— Le groupe Inde du Nord et domaine Pacifique occupe la troisième place en ce qui concerne les affinités floristiques.

— Les stations cinghalaises restent assez proches les unes des autres.

— On retrouve les mêmes relations aux Palni Hills, en ce qui concerne les stations de versants, Tiger Shola et Top Station, ce qui confirme les résultats signalés au paragraphe précédent. Mahabaleshwar, jusqu'à un certain point, se trouve dans la même situation. Bien que Kodaikanal ne soit pas une station naturelle et que la Bombay Shola demeure assez dégradée, les stations de plateaux aux Palni Hills, surtout Gundar Shola et Bombay

Shola, possèdent une certaine originalité : une affinité relativement peu élevée pour la Malésia occidentale et l'Indochine, une plus forte affinité pour l'Asie orientale et, peut-être, pour la Malésia orientale, du fait que l'on y rencontre des flores relativement pauvres et des espèces à vaste répartition. En outre deux stations, Gundar Shola et Bombay Shola, arrivent en tête pour le pourcentage d'endémiques (16 et 20 %).

	Pe	NE	HP	TS	GS	BS	TSt	PR	KK	Ma
Malesia occidentale	60	68	72	66	40	50	62	50	65	54
Indochine	60	55	66	55	37	54	58	37	35	41
Mélanésie	26	24	42	39	27	42	37	18	30	13
Malesia orientale	33	28	42	42	27	46	42	18	30	18
Asie orientale	10	24	22	30	27	25	16	18	15	18
Pacifique	11	11	26	26	3	25	20	12	20	9
Indes du Nord	23	11	6	16	13	16	20	18	15	36
Endémiques	0	11	8	10	16	20	12	12	10	13
Cosmopolites	26	12	10	8	13	8	12	25	25	9

TABLEAU II : C.C.F. avec les ditions orientales

Pilar Rocks et les jardins de Kodaikanal restent des stations de forêt claire, en particulier Pilar Rocks située en forêt de crête d'altitude à *Rhododendron*. Nous nous sommes expliqués plusieurs fois sur le fait que les bryoflores de forêt de crête (forêt néphéphilie de M. SCHMID, 1974) à biomasse relativement importante sont, en général, plus pauvres en espèces que les bryoflores sous forêt dense, parce que les niches, dans la seconde formation, demeurent plus variées (TIXIER, 1967).

En définitive, de toutes les stations visitées, Gundar Shola paraît la plus originale, autant par son endémisme élevé que par la pauvreté floristique de la flore muscinale. Les très médiocres récoltes hépaticologiques à base de *Madotheca* et de *Frullania* confirment cette observation.

## VII. CONCLUSIONS

Nous avons voulu savoir ce qu'il fallait penser, au point de vue bryologique, du môle du domaine paléotropical asiatique (à savoir la côte du Malabar), des hauteurs qui la dominent et de Ceylan.

Nous n'avons pas la même conception que T. HERZOG dans sa « Geographie der Moose » (1926). Nous croyons plus à ce qui rapproche qu'à ce qui sépare, plus aux articulations biogéographiques qu'à un répertoire, parfois vain, de raretés endémiques, raretés qui n'en sont souvent pas.

Chez les Mousses, et, plus particulièrement, les Mousses orophiles indiennes, l'influence malésienne [qui s'arrête à la Nouvelle Calédonie pour les Mousses et atteint les archipels subantarctiques de la Nouvelle Zélande pour certains genres de Lejeunacées (E. A. HODGSON, 1960)] demeure primordiale.

On peut constater que cette influence, souveraine dans la montagne cinghalaise, sur les rebords des Palni Hills et à Mahabaleshwar, demeure moins importante sur le centre du plateau des Palni Hills, plateau qui possède en outre une certaine originalité.

TABLEAU III

Ditions	C.C.F. le plus élevé	C.C.F. le plus bas
Malésia occidentale	Horton Plains 72	Gundar Shola 40
Indochine	Horton Plains 66	Kodaikanal 25
Mélanésie	Horton Plains 42	Mahabaleshwar 13
	Bombay Shola 42	
Malésia orientale	Bombay Shola 46	Pilar Rocks 18
		Mahabaleshwar 18
Asie orientale	Tiger Shola 30	Peradeniya 10
Pacifique	Horton Plains 26	Gundar Shola 3
	Tiger Shola 26	
Indes du Nord	Mahabaleshwar 36	Horton Plains 6
Endémiques	Gundar Shola 16	Horton Plains 6
	Bombay Shola 20	

Nous rejoignons, pour partie, les conclusions de F. BLASCO (1970) : « Plus de 50 % des endémiques sont des orophytes des domaines de moyenne altitude et montagnard ». Toutefois la côte 1 800 m que F. BLASCO utilise pour séparer l'étage montagnard de l'étage de moyenne altitude ne semble pas s'imposer pour les Bryophytes des Palni Hills, les C.C.F. entre les stations de bordure et les stations du centre du plateau variant entre 26 et 32.

### Remerciements

Nous devons, en fin de cette étude, remercier P. LEGRIS, Directeur de Recherches au CNRS qui nous a invité à visiter l'Institut Français de Pondichéry, F. BLASCO qui a eu la responsabilité matérielle d'organiser nos déplacements et la gentillesse de nous fournir de nombreux conseils et une importante documentation, M. V. MEHER HOMJII, également de l'Institut Français pour ses judicieuses remarques sur la climatologie et pour la bibliographie fournie sur la végétation du nord de l'Inde. Nous n'oubliions pas nos confrères botanistes de l'Université de Péradeniya, au Sri Lanka, le Chef du Département de Botanique, le Pr N. D. DASSANAYAKE et le Pr R. N. DE FONSEKA, cryptogamiste, qui nous a prodigué d'abondants et précieux conseils. Enfin nous exprimons notre reconnaissance au Pr K. M. MATTHEW du collège St. Joseph à Tiruchirapalli, dans le sud de l'Inde, qui nous a fourni des renseignements intéressants sur les derniers travaux du R. P. G. FOREAU.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABEYWICKRAMA, B. A., 1960. — The genera of the Mosses of Ceylon. *Ceylon J. Sci. biol. Sci.*, **3** (1) : 42-122.
- BARTRAM, E. W., 1939. — Mosses of Philippines. *Philipp. J. Sci.*, **68** : 1-437.
- BLASCO, F., 1971. — Montagnes du Sud de l'Inde. Forêts, Savanes, écologie. Inst. fr. Pondichéry, *Tr. Sect. Sci. Techn.*, **10** (1), 431 p., 4 cartes, 20 fig., 43 phot., 17 tabl.
- BROTHERUS, V. F., 1899. — Contribution to the Bryological Flora of Southern India. *Rec. Bot. Surv. India*, I, n° 12.
- BRUHL, P., 1931. — A census of Indian Mosses. *Rec. Bot. Surv. India*, **13** (1 & 2).
- CHEN, P. C., 1941. — Studien über die ostasiatische Arten den Pottiaceae. *Hedwigia*, **80** : 36-73, 141-146.
- DIXON, H. N., 1914. — Report on the Mosses collected by Mr. C.F.C. Fisher and others from South India and Ceylon. *Rec. bot. Surv. India*, **6** (3) : 75-89.
- 1915. — Ceylonese mosses collected by Rev. C. H. Binstead in 1913. *J. Bot.*, **53** : 257-267, 289-296.
- 1919. — « Ceylonese Mosses » in *Miscellanea Bryologica*. VI. *J. Bot.*, **57** : 77-78.
- 1921. — On a collection of Mosses from Kanara District. *J. Indian Bot.*, **2** : 174-188.
- 1930. — Notes on Thwaites's Ceylon Mosses. *J. Bot.*, **68** : 1-9.
- DIXON, H. N., et R. POTIER DE LA VARDE, 1927. — Contribution à la flore bryologique de l'Inde méridionale. *Arch. Bot. Bull. Mens.* 8 et 9 : 161-184.
- DIXON, H. N., et R. POTIER DE LA VARDE, 1927. — Nouvelles contributions à la flore bryologique de l'Inde. *Annls Cryptog. exot.*, **3** : 168-193.
- FOREAU, G., 1930. — Notes on the Bryological Geography for the Presidency of Madras. *J. Madras Univ.*, **2** : 238-250 et **3** : 118-126.
- 1961. — The Moss Flora of the Palni Hills. *J. Bombay nat. Hist. Soc.* : 13-47.
- 1964. — Some South Indian Mosses. *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, **61** : 223-226.
- FROELICH, J., 1953. — Die von Prof. Dr Viktor Schiffner in den Jahren 1893-1894 in Ceylon, Singapore, Sumatra und Java gesammelten Laub- und Torfmoose. *Annln naturh. Mus. Wien*, **59** : 66-116.
- GANGULEE, H. C., 1969. — Mosses of Eastern Indian and adjacent regions. I, Sphagnideae, Andreideae, and Nematodontaceae. Calcutta, 1969. II, Archidiales, Dicranales, Fissidentales. Calcutta, 1971.

- GRIFFITH, W., 1849. — *Icones Plantarum Asiaticarum. II, Cryptogamic Plants.* Calcutta.
- HERZOG, T., 1911. — Beiträge zur Laubmoosflora von Ceylon. *Hedwigia*, **50** : 115-145.
- 1926. — Bryophyten der weiteren Indomalaya : Ceylon, Sumatra, Borneo, Molukken, Neue Guinea. *Hedwigia*, **66** : 337-350.
- 1926. — Geographie der Moose. Iéna, 556 p., 151 fig., 8 pl.
- HODGSON, E. A., 1962. — Hepaticas from the subantarctic islands of new Zealand including « Cape Expedition » collections from the Auckland and Campbell Islands. *Rec. Dom. Mus.*, **4** (11) : 101-132.
- LABROUE, L., P. LEGRIS, et M. VIART, 1965. — Bioclimats du sous-continent indien. Inst. fr. Pondichéry, *Tr. Sect. Sci. Techn.*, **3** (3) : 1-32.
- LEGRIS, P., 1963. — La végétation de l'Inde : Écologie et Flore. Inst. Fr. Pondichéry, *Trav. Sect. Sci. Techn.*, **6**, 560 p.
- LEGRIS, P., et F. BLASCO, 1969. — Variabilité des facteurs du climat. Cas des montagnes du sud de l'Inde. *Trav. Sect. Sci. Techn.*, Inst. Fr. Pondichéry, **8** (1) : 1-95.
- MATTHEW, K. M., 1973. — Location of type material of some Indian Mosses. *Revue bryol. lichen.*, **39** : 517-528.
- MEHER-HOMJI, V. M., 1962. — Phytogeographical studies of the semi arid regions of India. Ph. D. Thesis, Madras.
- 1970. — Some phytogeographical aspects of Rajasthan. *Vegetatio, Acta Bot.*, **21** (4-6) : 199-320.
- 1973. — A Phytoclimatic Approach of the Problem of Mediterraneity in the Indo-Pakistan Sub-continent. *Fed. Rep.*, **83** (9/10) : 757-788.
- MITTEN, W., 1856. — *Musci Indiae occidentalis.* *J. Proc. Linn. Soc. Bot.*, **1** suppl. : 1-171.
- 1873. — New species of Mosses collected by Dr. Thwaites in Ceylon. *J. Proc. Linn. Soc. Bot.*, **13** : 293-326.
- MITTEN, W., et W. WILSON, 1857. — Enumeration of the Mosses collected in India by Dr. J. D. Hooker and Dr. Thomas Thomson. *Hook. J. Bot & Kew Gard. Misc.*, **9** : 289-300, 321-323 & 363-370.
- MUELLER, C., 1869. — De muscorum ceylonensium collectione. *Linnea*, **36** (1) : 1-40.
- NOGUCHI, A., 1958. — A small collection of Mosses from Southern India. *Kumamoto J. Sc.*, ser. B, Sect. 2, **4** (1) : 1-4.
- 1973. — Mosses of Ceylon collected by Dr. Hiroshi Inoue. *Bull. Nat. Sci. Mus.*, **16** (2) : 305-316.
- POTIER DE LA VARDE, R., 1922-1924. — *Musci madurenses.* *Rev. Bryol.*, **49** : 33-44, **50** : 17-27 et **51** : 10-14.
- 1925. — Nouvelles herborisations dans le Sud de l'Inde. *Rev. Bryol.*, **52** (3) : 37-43.
- 1928. — *Musci novi indicis.* *Annls Cryptog. exot.*, **1** : 37-47.
- 1928. — Mousses nouvelles de l'Inde méridionale. *Annls Cryptog. exot.*, **1** : 279-283.
- RENAUD, F., & J. CARDOT, 1895, 1902-1903. — *Musci exotic novi vel minus cognati.* *Bull. Soc. r. Bot. Belg.*, VII, **34** (2) : 57-58, VIII, **38** (1) : 215-216, IX, **41** (1) : 257-272.
- SCHMID, M., 1974. — Végétation du Vietnam, le massif Sud Annamitique et les régions limitrophes. Paris, 243 p., 15 fig., 16 pl.
- SHORMA, A. K., 1949. — Indian Sphagnum. *Bull. bot. Soc. Beng.*, **3** : 99-111.
- TIXIER, P., 1962. — Bryophytes du Vietnam. Premières récoltes dans le massif de Bach Ma. *Revue bryol. lichen.*, **31** : 190-204.
- 1967. — *Bryophytæ indosinicae.* — A contribution to the knowledge of Bryophytes in Western Indochina. *Dacca Univ. Bull.*, **15** (B) : 1-14.

- 1967. — Flore et végétation orophiles de l'Asie Orientale. Les Épiphytes du flanc méridional du Massif Sud Annamitique. S.E.D.E.S., 240 p., 40 tabl., 30 fig.
- 1971. — A contribution to bryological knowledge of Fraser's Hill Station (Malaysia). *Gard. Bull. Singapore*, **25** (3) 335-353.
- 1972. — Mount Maquiling Bryoflora (Luzon). *Gard. Bull. Singapore*, **26** : 137-153.
- 1974. — Le toit du Sri Lanka. Nuwara Eliya et les Horton Plains. *Science Nature*, **121** : 37-40.
- 1975. — A contribution to the knowledge of the Mountain Moss flora of Sri Lanka. *Ceylon J. Sci. biol. Sci.*, **11** (2) : 123-134.

*Manuscrit déposé le 16 janvier 1979.*



## Réduction de la transpiration de la feuille d'orge sous l'effet d'un tranquillisant : le largactil

par Florence RAMIANDRASOA-LUONG, Per JÖSSANG, Jacques CARBONNIER et Darius MOLHO \*

**Abstract.** — Highly efficient inhibition of transpiration was achieved in isolated barley leaves by largactil, a phenothiazine tranquilizer.

Engagés dans une recherche de composés chimiques susceptibles de réduire la transpiration des végétaux (antitranspirants : lutte contre la sécheresse), nous avions remarqué que les inhibiteurs de transpiration sont fréquemment des inhibiteurs de croissance (1).

Le largactil (chlorhydrate de chloro-2 *N*, *N*-diméthyl 10*H*-phénothiazine-10-propamine), à faible concentration ( $10^{-4}$  mol/l) ralentit fortement la croissance de la racine de laitue, surtout à l'obscurité (2) : il nous a paru intéressant de tester ce tranquillisant, un représentant du groupe des phénothiazines, par ailleurs largement utilisées comme neuroleptiques.

Ce composé s'est révélé un antitranspirant très efficace de la feuille d'orge isolée [test de BITTNER *et al.* (3)].

Par rapport au témoin, nous observons, en effet, une réduction de la transpiration de 42 % à  $10^{-3}$  mol/l et de 34 % à  $10^{-4}$  mol/l ; l'effet disparaît pour une concentration plus faible, mais il est intéressant de noter que la chlorose du matériel n'apparaît pas avec le largactil, alors qu'elle accompagne généralement l'emploi de l'acide abscissique à  $10^{-4}$  mol/l (concentration provoquant une réduction de transpiration d'importance comparable : 52 %).

Une étude plus générale de l'activité des phénothiazines sur du matériel végétal est en cours dans notre laboratoire.

1. MOLHO, D. — Journées d'Études de l'A.T.P. « Agrochimie » C.N.R.A. Versailles, 25-26 avril 1979.
2. KORDAN, H. A., 1979. — *Naturwissenschaften*, **66** : 112-113.
3. BITTNER, S., M. GORODETSKY, I. HAR-PAZ, Y. MIZRAHI et A. E. RICHMOND, 1977. — *Phytochemistry*, **16** : 1143-1151.

*Manuscrit déposé le 12 juin 1979.*

\* Laboratoire de Chimie appliquée aux corps organisés, Muséum national d'Histoire naturelle, 63 rue Buffon, 75005 — PARIS.

*Achevé d'imprimer le 30 juin 1979.*

IMPRIMERIE NATIONALE

---

9 564 002 5

## Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle* 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numérotter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

BAUCHOT, M.-L., J. DAGET, J.-C. HUREAU et Th. MONOD, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxonomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2<sup>e</sup> sér., 42 (2) : 301-304.

TINBERGEN, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail.

