

Académie & Société Lorraines des Sciences

Etablissement d'Utilité Publique
(Décret ministériel du 26 avril 1968)

ANCIENNE
SOCIÉTÉ DES SCIENCES DE NANCY
fondée en 1828

BULLETIN
TRIMESTRIEL

1970

TOME 9 - NUMERO 1

AVIS AUX MEMBRES

COTISATIONS. — Les cotisations (25 F) peuvent être réglées à M. le Trésorier Académie et Société Lorraines des Sciences, Biologie Animale 1^{er} Cycle, Faculté des Sciences, boulevard des Aiguillettes, Nancy. Chèque bancaire ou C.C.P. Nancy 45-24.

SÉANCES. — Les réunions ont lieu le deuxième jeudi de chaque mois, sauf vacances ou fêtes tombant ce jour, à 17 heures, Salle d'Honneur de l'Université, 13, place Carnot, Nancy.

BIBLIOTHÈQUE. — Une très riche bibliothèque scientifique est mise à la disposition des Membres. Par suite d'un accord entre la Société et la Municipalité, les ouvrages sont en dépôt à la Bibliothèque Municipale, rue Stanislas, Nancy. Les Membres ont droit d'office au prêt des ouvrages, aussi bien ceux appartenant au fonds de la Société qu'au fonds de la Ville.

Sauf en période de vacances, la Bibliothèque est ouverte tous les jours. Se renseigner près du Conservateur de la Bibliothèque Municipale.

BULLETIN. — Afin d'assurer une parution régulière du Bulletin, les Membres ayant fait une communication sont invités à remettre leur manuscrit en fin de séance au Secrétaire du Bulletin. A défaut, ces manuscrits devront être envoyés à son adresse (5, rue des Magnolias, parc Jolimont-Trinité, 54-Malzéville), dans les quinze jours suivant la séance. Passé ce délai, la publication sera ajournée à une date indéterminée.

Les corrections d'auteurs sur les épreuves du Bulletin devront obligatoirement être faites dans les huit jours suivant la réception des épreuves, faute de quoi ces corrections seront faites d'office par le Secrétaire, sans qu'il soit admis de réclamations. Les demandes de tirés à part non formulées en tête des manuscrits ne pourront être satisfaites ultérieurement.

Les clichés sont à la charge des auteurs.

Il n'y a pas de limitation de longueur ni du nombre des communications. Toutefois, les publications des travaux originaux restent subordonnées aux possibilités financières de la Société. En cas d'abondance de communications, le Conseil déciderait des modalités d'impression.

Il est précisé une nouvelle fois, en outre, que les observations, théories, opinions, émises par les Auteurs dans les publications de l'Académie et Société Lorraines des Sciences, n'impliquent pas l'approbation de notre Groupement. La responsabilité des écrits incombe à leurs Auteurs seuls.

AVIS AUX SOCIÉTÉS CORRESPONDANTES

Les Sociétés et Institutions, faisant avec l'Académie et Société Lorraines des Sciences l'échange de leurs publications, sont priées de faire connaître, dès que possible éventuellement, si elles ne reçoivent plus ses bulletins. La publication ultérieure de la liste révisée des Sociétés faisant l'échange permettra aux Membres de connaître les revues reçues à la Bibliothèque et aux Correspondants de vérifier s'ils sont bien portés sur les listes d'échanges.

L'envoi des échanges doit être faite à l'adresse :

Bibliothèque de l'Académie et Sociétés Lorraines des Sciences
5, rue des Magnolias, parc Jolimont-Trinité, 54-Malzéville

BULLETIN
de l'ACADEMIE et de la
SOCIETE LORRAINES DES SCIENCES

(Ancienne Société des Sciences de Nancy)
 (Fondée en 1828)

SIÈGE SOCIAL :
 Laboratoire de Biologie animale, 1^{er} cycle
 Faculté des Sciences, boulevard des Aiguillettes, Nancy

SOMMAIRE

Section 15 Botanique

J. BALANDREAU : Technique de perfusion en conditions contrôlées en vue de l'étude de la nitrification dans les litières forestières	5
M. BECKER : Ecologie et phytosociologie : Sciences de base en recherches forestières	11
P. BINET : Enseignements de l'étude de quelques aspects du métabolisme de <i>Salicornia stricta</i> D. et de <i>Cochlearia anglica</i> L.	16
A. BRAUN : Problème posé par le déterminisme factorial de la pigmentation des fleurs chez <i>Silene armeria</i> L.	22
R. CARBIENER : Un exemple de type forestier exceptionnel pour l'Europe tempérée : La forêt du lit majeur du Rhin au niveau du fossé rhénan. Intérêt écologique et biogéographique	26
D. CÔME et C. THEVENOT : La dormance des embryons de pommier (<i>Pirus malus</i> L.) en relation avec l'imbibition et l'intensité respiratoire de leurs cotylédons	41

J.-J. CORRE : La méthode des « transects » dans l'étude de la végétation littorale	59
J. DELAY : Observations et réflexions sur le phénomène de cytomixie	80
J. DE SLOOVER et F. LEBLANC : Pollutions atmosphériques et fertilité chez les mousses et chez les lichens épiphytiques	82
J. DIETRICH : Evolution des microtubules au cours au cours de l'anaphase et de la télophase dans les cellules-mères de lis en division de méiose	91
I. ELCHINGER, C. LAMBERT, F. DURST et M. DURANTON : Etude de l'absorption d'acides aminés marqués par les tissus du topinambour cultivés in-vitro	93
J. FALLOT, F. SALACROUP et G. DURAND : Action rhizogène de certaines substances synthétisées par des bactéries	112
A. GAGNEU et J. AMOURICQ : L'incompatibilité chez les plantes à fleurs : Observations concernant des Rhocadales	122
J.-C. HAYON : La végétation halophile en Lorraine	125
B. HEITZ : Observations en microscopie électronique de la germination in-vivo du pollen de <i>Linum austriacum</i> L., espèce hétérostyle	132
G. KILBERTUS : La production primaire et la décomposition des mousses (<i>Eubrya</i>) comparées à celles d'autres végétaux	136
A.-M. LAMBERT : Formation et différenciation des grains de pollen chez les luzules (structures et ultrastructures)	147
J.-C. LECLERC : Mesure de la solubilité de l'oxygène en milieu salin par une technique ampérométrique. Applications aux échanges gazeux des algues	150
M. METCHE et F. MANGENOT : Formation des phytomélaines dans les autolysats de <i>Melandryum rubrum</i>	155
J.-P. PIERRE : Répartition des algues dans quelques formations saumâtres de Lorraine	168
G. PIZELLE : Effets comparés de l'acide β -indolyl-acétique et de l'azote nitrique sur la modulation de l'aune glutineux (<i>Alnus glutinosa</i>)	174
G. PUEYO : Etat microclimatique d'une fraction du littoral du Pays Basque Français	179
O. REISINGER : Recherches sur l'ultrastructure de l'appareil conidien chez les champignons <i>Dématieés</i>	183
O. ROHFRI TSCH : Quelques méthodes expérimentales permettant d'étudier les galles	192
J. TIMBAL : Difficultés rencontrées par la phytosociologie dans les milieux forestiers	199
R. ULRICH : Les effets conjugués de la température et de la composition de l'atmosphère sur la maturation des fruits conservés en atmosphère contrôlée	211

**TECHNIQUE DE PERFUSION EN CONDITIONS CONTROLEES
EN VUE DE L'ETUDE
DE LA NITRIFICATION DANS LES LITIERES FORESTIERES**

par

J. BALANDREAU

La technique classique d'incubation à l'étuve d'échantillons de sol pour y étudier la dynamique de la nitrification présente un inconvénient : l'extraction des nitrates perturbant les échantillons, il en faut autant que de dosages à effectuer ; de plus, la précision des courbes obtenues n'est pas très grande en raison de la variabilité des échantillons de sol, et surtout, des échantillons de litières.

Les méthodes classiques de percolation présentent l'avantage d'étudier le devenir des nitrates dans le même échantillon : la solution aqueuse nutritive sert en même temps de liquide d'extraction. Le faible rendement de la nitrification a poussé les auteurs à recycler le percolat dont ils prélèvent périodiquement des fractions aliquotes. Ce procédé modifie au cours du temps la composition de la solution nutritive et assimile le sol à un système clos, alors qu'il se comporte dans la nature comme un système ouvert. Enfin, dans la plupart des dispositifs classiques, l'alimentation en air de l'échantillon se fait sous forme de bulles qui propulsent le liquide nutritif : il est alors difficile de mesurer le dégagement de CO_2 au cours de l'expérience.

La technique que nous sommes en train de mettre au point au Centre de Pédologie de Vandœuvre, utilise une percolation à circuit ouvert sous atmosphère gazeuse de composition définie, avec contrôle possible de la stérilité ; cette technique permet la mesure simultanée de l'activité respiratoire, et de la nitrification (grâce aux méthodes récentes de micro-dosages).

I. — Description de l'appareillage

a) *Les cellules d'étude :*

L'échantillon à étudier est placé dans un récipient cylindrique en verre, sur une plaque de verre fritté ; il est recouvert d'une couche de laine de verre qui répartit à sa surface le liquide de per-

colation. Le récipient comporte un ajutage pour l'arrivée du liquide, un autre pour l'arrivée du gaz et un dernier pour l'évacuation de l'ensemble.

Les échantillons de litière étudiés pèsent de 10 à 20 g et ne sont pas tassés, pour éviter l'engorgement par la solution nutritive.

b) *Le circuit de la phase gazeuse :*

Par un système de manodétendeurs et de bouteille mélangeuse, on peut réaliser des mélanges gazeux contenant diverses proportions d'oxygène, d'azote, et de gaz carbonique : ce qui permet de reproduire les atmosphères correspondant à divers états du sol. Le gaz est mis en mouvement par un vide partiel réalisé en bout de circuit (dépression de l'ordre de 0.4 bars) ; les débits adoptés sont de quelques millilitres par minute.

A la sortie des cellules, le gaz passe dans un barboteur à soude qui piège le CO₂. Ultérieurement, un chromatographe en phase gazeuse permettra d'analyser les gaz (Aerograph 1520 D).

Le circuit gazeux peut être stérilisé avant chaque expérience.

c) *Le circuit de la phase liquide :*

La pompe utilisée pour la mettre en mouvement, a été construite par la Maison CHAIX & MECA à Nancy, sur les plans de M. Y. DOMMERGUES. Le mécanisme de la pompe actionne le piston d'une série de seringues : la fréquence des impulsions et la course du piston sont réglables, ce qui permet d'assurer une très large gamme de débits. Chaque seringue est reliée par deux tuyaux souples au réservoir de liquide nutritif d'une part, à la cellule d'étude d'autre part. Pour éviter les mouvements de reflux du liquide, chacun des tuyaux, alternativement, est écrasé contre un cylindre fixe, par une tige mobile qui joue ainsi le rôle de clapet sans entrer en contact avec le liquide. L'ensemble de la seringue avec son piston, et de sa tête portant les deux tuyaux souples, raccordés au réservoir et à la cellule d'étude, peut être détaché de la pompe pour être stérilisé.

On peut stériliser ainsi tout le circuit du liquide grâce au fait qu'aucune pièce de la pompe n'est au contact du liquide.

Dans l'expérience préliminaire, décrite ci-dessous, un débit de 1 ml par heure a été choisi.

Le percolat est recueilli dans un vase Dewar contenant de la glace pour éviter les transformations ultérieures par voie biologique.

L'ensemble de l'appareillage est placé dans une pièce obscure climatisée.

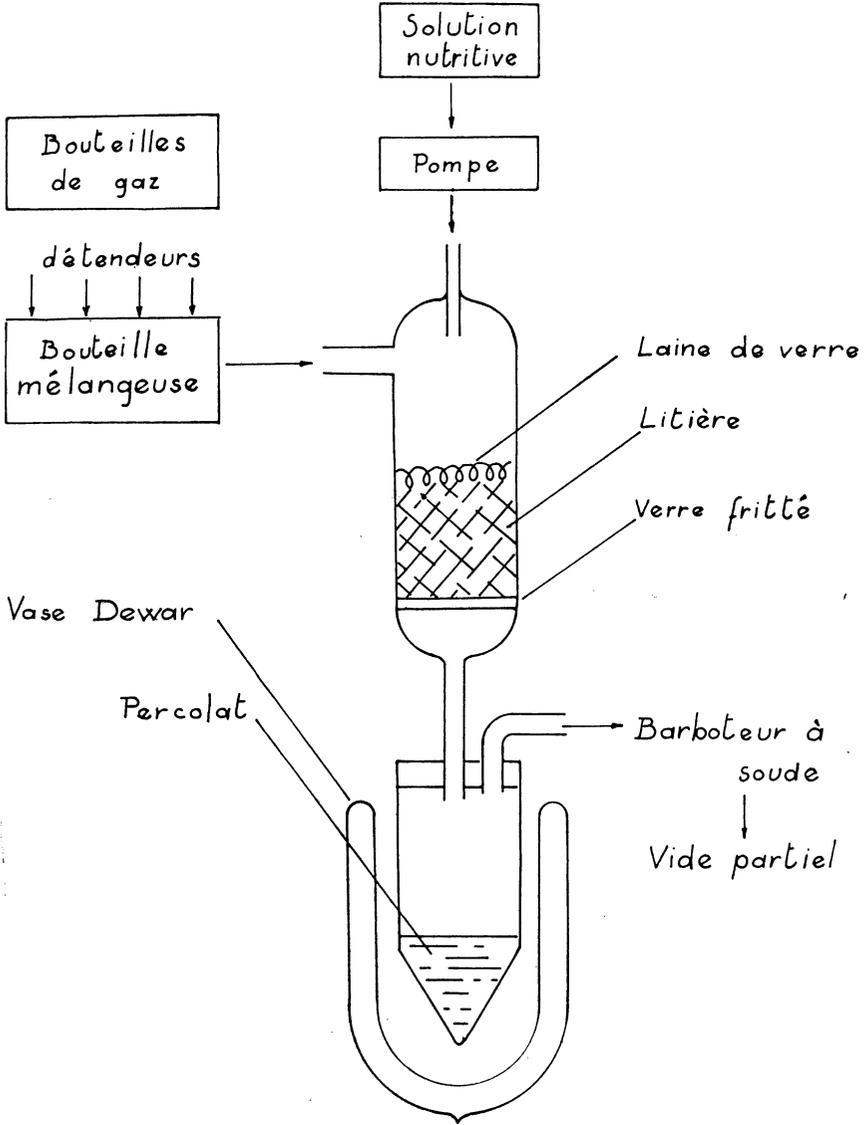
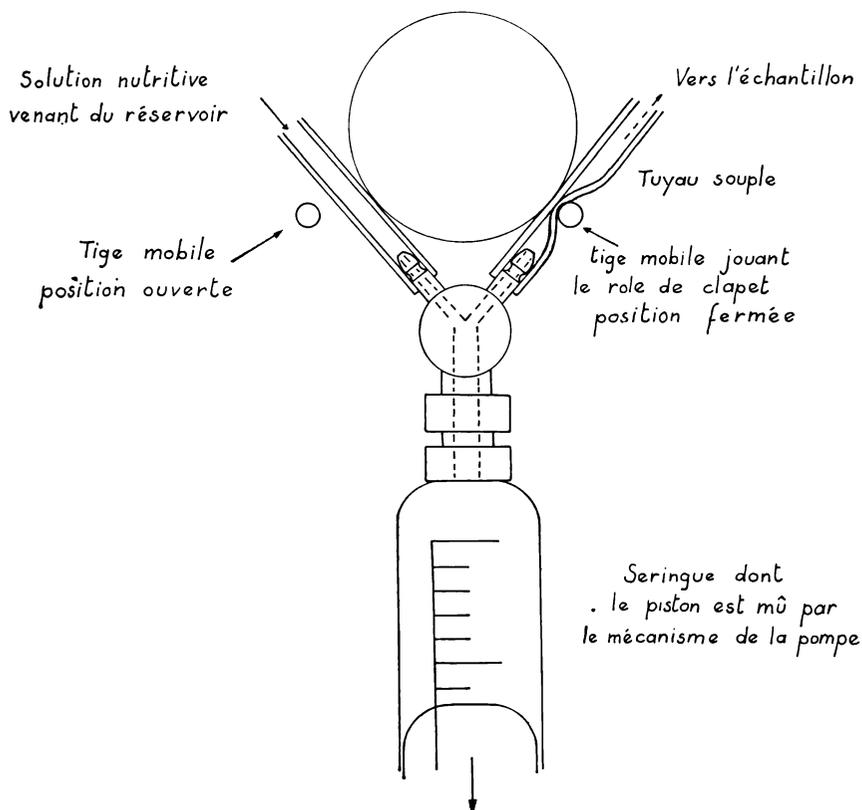


Schéma général

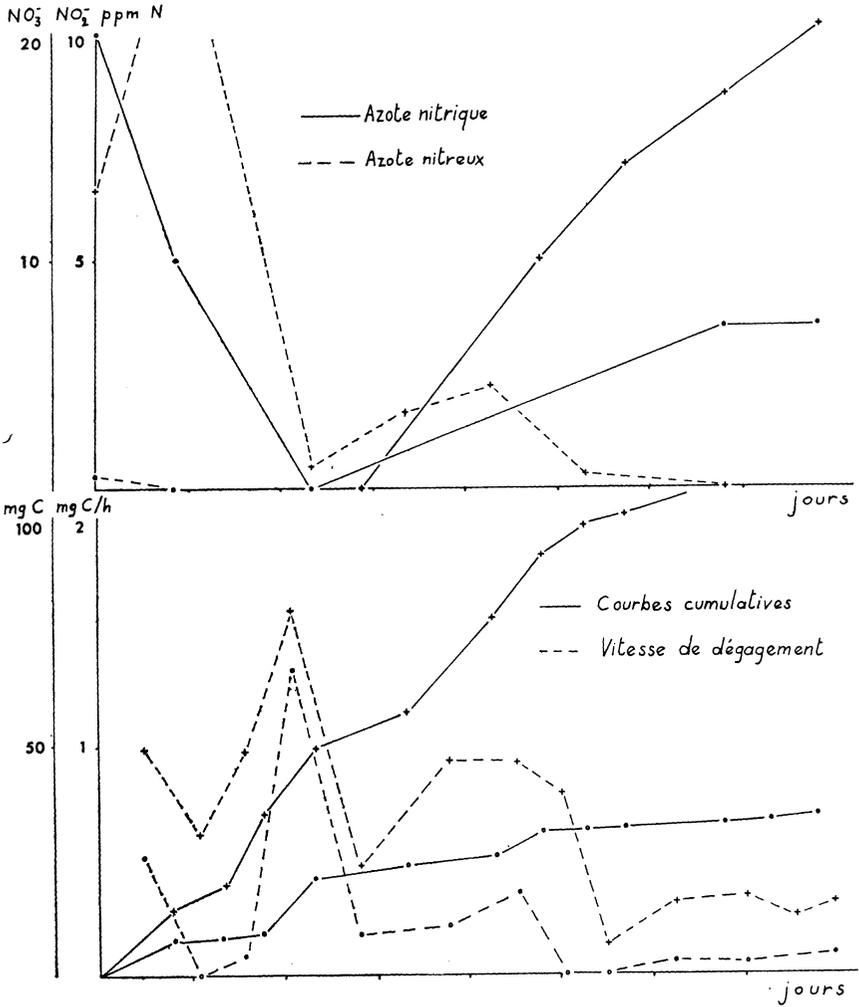


Détail de la pompe
(aspiration)

L'ammonium est dosé dans le percolat par distillation sous vide partiel à 60 °C. Les nitrites sont dosés par colorimétrie au réactif de Griess-Ilosvay (α -naphtylamine et acide sulfanilique). Les nitrates sont dosés par potentiométrie à l'aide de l'électrode Orion.

II. — Premiers essais

Dans une expérience préliminaire, deux échantillons de 15 g d'une litière partiellement décomposée, ont été percolés, l'un, par de l'eau distillée, l'autre, par une solution à 50 ppm de sulfate d'ammonium.



Carbone et Azote minéralisés

- Echantillon percolé à l'eau
- + Echantillon percolé avec une solution de (NH₄)₂SO₄ à 50 ppm d'azote

Cette litière, tombée depuis un an, comprend des feuilles de Fétuque, Hêtre et Sapin.

Cette litière était biologiquement très active au moment où elle a été prélevée. Les résultats des principaux dosages sont exprimés par les courbes ci-dessous.

La fin du 2^e jour sépare, semble-t-il, deux périodes assez différentes :

— La 1^{re} période : d'abord une phase d'immobilisation massive où l'azote minéral disponible disparaît en même temps que le dégagement de CO₂, se fait très faible ; puis, on observe un premier dégagement important de CO₂, commun aux deux échantillons, dès que les teneurs en azote disponible y deviennent faibles.

Une différence remarquable apparaît entre les deux échantillons : alors que dans celui percolé à l'eau, les nitrites n'ont qu'une existence fugace, dans l'autre échantillon, l'ammonium apporté semble réagir chimiquement sur les nitrates préexistants pour donner une grosse quantité de nitrites, en très peu de temps.

— La 2^e période : correspond au développement de la nitrification : elle s'accompagne d'une augmentation de l'activité respiratoire.

Elle se termine par un régime d'équilibre, atteint vers le 7^e jour.

CONCLUSION

Ceci n'est qu'un exemple, dont l'interprétation est bien hypothétique encore, puisqu'elle ne repose que sur une expérience, de ce qu'on peut réaliser avec notre dispositif.

Il est évident que ses possibilités peuvent s'étendre à d'autres domaines que celui de la nitrification, grâce à sa principale originalité qui est le contrôle séparé des flux gazeux et liquides à travers l'échantillon, et la possibilité de stériliser l'ensemble des circuits.

Laboratoire de Pédologie du C.N.R.S.

54 - Vandœuvre-lès-Nancy

**ÉCOLOGIE ET PHYTOSOCIOLOGIE :
SCIENCES DE BASE EN RECHERCHES FORESTIÈRES**

par

M. BECKER

RESUME

L'Écologie forestière, de par sa définition, comporte un double aspect : l'étude des conditions de milieu en forêt (climat, sol, etc...) et l'étude du matériel forestier, l'Arbre, et de ses diverses exigences. Ces études sont longues et coûteuses. Or, nos travaux montrent que la végétation, moyennant un étalonnage minutieux, peut être un outil extrêmement précieux, permettant de « mesurer » finalement l'écologie des stations. Bien utilisée, la Phytosociologie apparaît alors comme le facteur synthétique capable d'apporter à l'écologiste une aide très appréciable.

L'Écologie est la science qui étudie les rapports existant entre les êtres vivants et le milieu où ils vivent.

Cette définition n'est nullement restrictive et concerne aussi bien le monde animal que le monde végétal. Par essence même, elle place l'Écologie à la base de toute recherche biologique appliquée, *a fortiori* forestière. Il est en effet nécessaire de bien connaître l'objet que l'on étudie pour mieux le façonner.

Le chercheur qui s'attaque à une maladie doit avant tout en étudier les symptômes, trouver l'agent responsable et préciser sa biologie avant de songer aux moyens de lutte. De même, dans le domaine de la recherche forestière, est-il nécessaire avant toutes choses de bien connaître la « biologie » de ce complexe vivant qu'est la forêt (on parle aujourd'hui de l'écosystème-forêt).

Il arrive souvent que la définition qui vient d'être donnée soit dangereusement raccourcie pour faire de l'Écologie la « science de l'étude du milieu ». Elle est dangereuse car elle n'évoque plus le fait que tout est une question de liaisons, de rapports entre tous les éléments de ce milieu, où le monde vivant est essentiel. Ainsi le bioclimatologue devra-t-il se garder de ne faire que de la météorologie, le pédologue de la science du sol, le phytosociologue de la floristique pure.

En matière forestière, face à cette recherche « primaire » qu'est l'écologie, trois grands domaines de recherche pourront être qualifiés de « secondaires », utilisant les résultats acquis par la première : la sylviculture, l'amélioration génétique, la pathologie.

Il est ici nécessaire de préciser le double aspect de l'écologie ; il y a l'écologie du milieu-forêt, c'est-à-dire l'ensemble des conditions bioclimatologiques, édaphiques, topographiques, floristiques... qui le caractérisent. Il y a aussi l'écologie du matériel forestier, l'Arbre, qu'il soit naturel ou introduit, avec toutes ses exigences plus ou moins mal connues.

L'objectif du sylviculteur est de façonner la forêt afin de l'amener à un état cultural plus satisfaisant, essentiellement du point de vue économique. Ainsi, avant d'introduire une espèce dans un milieu donné, se doit-il d'en préciser les conditions écologiques, vérifier qu'elles ne sont pas contraires aux exigences de cette espèce et mettre au point le traitement qui lui convient le mieux.

Dans le domaine de l'amélioration, le chercheur doit connaître l'optimum écologique des essences étudiées afin de les installer là où l'on pourra espérer les meilleurs résultats. De plus, au stade même de sa recherche, il lui est nécessaire de savoir se placer en conditions écologiques homogènes pour être certain de n'observer que les phénomènes dus à la variabilité infraspécifique du matériel étudié.

En matière de pathologie, animale ou végétale, il est nécessaire au chercheur, avant d'étudier la biologie perturbée de l'hôte, de bien connaître auparavant sa biologie normale. Puis, pour adapter au mieux les moyens de lutte, il doit également étudier celle du parasite, son « écologie ».

Pour envisager les façons de concevoir les recherches en écologie forestière, il est utile de reprendre les deux aspects évoqués précédemment : écologie du matériel forestier, écologie du milieu.

En ce qui concerne le matériel forestier, deux possibilités sont offertes. La plus sûre, la plus rigoureuse, est l'expérimentation. Il s'agit de se placer en conditions écologiques homogènes et connues avec précision, et d'introduire les espèces à étudier. C'est le principe même de l'arboretum écologique ; il suffit d'un nombre restreint d'individus de chaque espèce, mais de provenance strictement contrôlée. Les mêmes essences sont essayées dans le maximum de conditions de milieu, puis comparées. Ces arboretums sont indispensables dans le cas d'espèces exotiques dont on ignore tout, ne serait-ce que

la faculté de survie ; il faut remarquer qu'ils sont aussi le premier maillon en matière d'amélioration du matériel forestier, puisqu'il s'agit d'un tri et de la sélection des espèces qui pourront justifier d'une étude approfondie de leur variabilité infra-spécifique.

Ces arboretums sont encore malheureusement trop peu nombreux et peu âgés. Et, dans les arboretums anciens, la provenance des espèces introduites est souvent très mal connue. C'est pourquoi, dans la pratique, lorsqu'on a la chance de trouver des peuplements âgés des essences que l'on étudie et que l'on en connaît parfaitement la nature génétique, faut-il en profiter largement ; dans ce cas seulement, il faut le remarquer, pourra être envisagé l'aspect productivité en fonction du milieu. Les espèces que l'on peut ainsi étudier sont hélas peu nombreuses et la méthode est essentiellement appliquée à nos grandes essences naturelles dont la biologie et l'écologie ne sont encore souvent connues qu'empiriquement et de façon imparfaite.

Le deuxième aspect de l'écologie concerne le « milieu forestier ». Là aussi, le travail est immense, puisqu'il s'agit, à plus ou moins longue échéance, de connaître parfaitement la nature et les potentialités de tout notre territoire forestier ou à vocation forestière. Bien sûr, il est logiquement possible de parcourir systématiquement, de proche en proche, l'ensemble de ce territoire en étudiant consciencieusement les différents facteurs du milieu, pédologie, bioclimatologie, géomorphologie, etc..., parallèlement aux aspects purement sylvicoles.

Mais cette méthode est extrêmement longue, alors qu'il y a urgence en ce domaine. Il serait donc très intéressant de trouver un intermédiaire rapide et facile à appréhender qui puisse exprimer avec une précision et une fidélité suffisante, l'ensemble des conditions de milieu. Au vu des travaux publiés à l'étranger et de nos premiers résultats, ce facteur synthétique pourrait être la flore.

Il est ici nécessaire de définir notre conception de la phytosociologie. Cette science est le plus souvent vue sous son aspect purement fondamental, l'étude des rapports existant entre les plantes, sans profonde préoccupation de l'écologie. Notre optique de travail fait qu'au contraire nous ne nous intéressons qu'à la valeur indicatrice de la végétation considérée comme un outil, précieux et très fin, mais très complexe à étalonner. Il serait donc préférable de parler, tantôt de synécologie, c'est-à-dire d'étude de la valeur indicatrice de groupements végétaux, tantôt même d'auto-écologie, c'est-à-dire d'étude de la valeur indicatrice d'espèces prises séparément.

Après un échantillonnage judicieux de la zone étudiée, phase souvent délicate et capitale pour le reste de l'étude, la méthode

consiste à mener parallèlement les études écologiques et floristiques des stations retenues, en vue de dégager la valeur indicatrice de la végétation. Si des liaisons suffisamment étroites et constantes sont mises en évidence entre la flore et l'écologie, la deuxième phase du travail peut être très rapide : à condition de prendre certaines précautions, il est aisé de cartographier rapidement de grandes surfaces, à une échelle plus ou moins fine, définissant ainsi ce que les Belges appellent des territoires écologiques. Les précautions consistent à limiter l'extrapolation des résultats obtenus à des zones où règnent des conditions générales de milieu semblables (climat, géologie essentiellement) sous peine d'être conduit par le jeu des compensations de facteurs à des conclusions erronées.

Bien souvent, dans le cas d'études régionales ou locales, il est possible de mêler les deux aspects d'étude écologique évoqués ci-dessus, étude du matériel forestier productif et étude du milieu. C'est le cas lors d'études de massifs posant un ou plusieurs problèmes pratiques au forestier. Telle forêt par exemple, se caractérise par des difficultés de régénération variables d'un endroit à un autre et parfois critiques. Il s'agit alors de mettre en évidence les différents types de stations, découvrir les causes écologiques du phénomène et déterminer la valeur indicatrice de la végétation en vue d'une cartographie rapide de ces stations sur l'ensemble du massif. On peut imaginer que les causes soient totalement inconnues. Il est alors nécessaire d'étudier un grand nombre de facteurs du milieu, bien que quelques-uns sans doute seulement s'avèreront intéressants, pour ne pas craindre de manquer le ou les éléments décisifs. Il faut d'autre part accumuler suffisamment de « relevés » écologiques et floristiques pour pouvoir se fier à la valeur statistique des résultats. Tout ceci concourt à accumuler un nombre considérable de données, dont l'interprétation pose un problème ardu. Des méthodes faisant appel à des moyens modernes de tri et de calcul, sont actuellement choisies, adaptées ou élaborées qui doivent permettre d'appréhender en toute objectivité la multiplicité de ces données et d'en extraire toute l'information.

Enfin, il faut être conscient que des études de ce type n'apporteront pas de solutions à tous les problèmes, essentiellement en ce qui concerne la détermination des causes profondes de tel ou tel fait. La méthode met en évidence la simultanéité de deux phénomènes, mais ne peut en aucun cas définir des liens de cause à effet. Il n'est pas possible de séparer les facteurs primaires — lorsqu'ils ont pu être étudiés, ce qui est très incertain — des facteurs secondaires qui ne sont que la manifestation ou la conséquence des

premiers. L'expérimentation est alors nécessaire ; mais elle aura été largement aidée par l'étude préalable de terrain. Dans cette optique, celle-ci doit alors être considérée comme une approche qui permet d'émettre, en vue de les vérifier, des hypothèses solides puisque tenant compte de l'ensemble du contexte écologique.

*Centre National
de Recherches Forestières - Nancy*

**ENSEIGNEMENTS DE L'ÉTUDE DE QUELQUES ASPECTS
DU MÉTABOLISME DE SALICORNIA STRICTA D.
ET DE COCHLEARIA ANGLICA L.**

par

Paul BINET

A propos des halophytes, dans l'état actuel de nos connaissances, il est difficile, voire impossible, de dresser un tableau d'ensemble concernant le fonctionnement de ces végétaux dont le développement normal est plus ou moins lié au sel. C'est pourquoi on a préféré présenter ci-dessous quelques faits relatifs à deux espèces des vases salées, *Salicornia stricta* D. et *Cochlearia anglica* L., faits qui montrent divers aspects physiologiques sous lesquels l'étude de l'halophilie pourrait être entreprise.

I. *Salicornia stricta* D.

1) *Importance des stades jeunes pour le futur développement des plantes.*

Dans la nature, la germination de *Salicornia stricta* a lieu dans le courant de l'hiver ou au plus tard au tout début du printemps. Ainsi, il n'est pas rare de trouver sur la haute slikke ou le bas schorre, des jeunes Salicornes dès le 15 février. Mais pendant au moins deux mois, ces jeunes plantes évoluent peu. Elles restent pendant longtemps au stade deux cotylédons puis lentement le bourgeon terminal se gonfle puis un premier entre-nœud se déboîte. Ce n'est qu'après un très net réchauffement printanier (fin avril, début mai) qu'un deuxième puis d'autres entre-nœuds prennent activement naissance.

Pendant cette période de croissance languissante, se prépare en fait le développement explosif qui va suivre. Ainsi on constate qu'au cours du déploiement des cotylédons et du gonflement du bourgeon terminal, du saccharose et de l'amidon s'accumulent dans les plantes, la plus grande partie de ces glucides disparaissant au moment du déboîtement du premier entre-nœud au profit de la formation de protides. En effet, au moment de l'allongement du premier entre-nœud, la quantité de protides contenue dans les

racines, les cotylédons et le bourgeon terminal passe respectivement de 12 à 30 μg , 16 à 30 μg et 12 à 87 μg . Lorsque le deuxième entre-nœud se forme, la synthèse protidique est momentanément bloquée dans la racine et le premier entre-nœud. Pendant ce temps, les protides cotylédonaires sont utilisés (NOEL, 1968).

Ainsi à la fin de l'hiver et au début du printemps, les matériaux nécessaires à la formation rapide de nouveaux entre-nœuds s'accumulent dans la racine, les cotylédons et le bourgeon terminal, sous forme de glucides d'abord, de substances organiques azotées ensuite.

2) *Essai d'interprétation de certaines formes observées dans la nature.*

a) *Formes néoténiques :*

Dans la nature, le plus souvent sous d'autres plantes (*Obione* par exemple), on rencontre quelquefois des *Salicornes* minuscules ne comportant qu'un nombre très faible d'entre-nœuds prolongés par un épi florifère dont les caractères sont ceux de *Salicornia stricta*.

Expérimentalement on obtient régulièrement de tels individus quand le semis a lieu en serre chauffée, en dehors de la période normale de végétation, ou quand la culture est effectuée, sous diverses températures à n'importe quel moment de l'année, sous des batteries de tubes Phytor (LANGLOIS, 1968).

Il est difficile dans l'état actuel de ces résultats, de définir le (ou les) facteur responsable de la différenciation de ces formes. Mais il est net que la morphogénèse de *Salicornia stricta* peut être profondément modifiée par le milieu extérieur et qu'il faut être extrêmement prudent lorsqu'il s'agit de définir à partir d'échantillons récoltés sur vases salées, des formes, voire des variétés nouvelles.

b) *Formes hypersucculentes :*

En certains points du littoral normand, en particulier au niveau des hâvres de la côte ouest du Cotentin, on observe des *salicornes* à entre-nœuds extrêmement larges et à épis très épais bien que présentant les caractères de *Salicornia stricta*.

Expérimentalement, des formes très succulentes ont été retrouvées en cultivant *Salicornia stricta* sur solutions nutritives plus ou

moins riches en NaCl. Or à l'analyse, ces formes montrent un métabolisme azoté très différent de celui des plantes récoltées, au même stade, dans la nature. Ainsi pour des individus présentant une tige principale formée par 4 entre-nœuds, le rapport N. protidique/N. des substances solubles dans l'acide trichloracétique est égal à 3,59 chez des plantes sauvages et il est compris entre 0,86 et 1,18 chez des *Salicornes* cultivées (NOEL, 1968).

Ces faits sont à rapprocher des observations de HOFFMANN (1964) selon lesquelles il existe trois formes de *Salicornia brachystachya* sur la côte de l'Allemagne septentrionale. Une de ces formes est prostrée vert jaunâtre et très succulente. On la trouve dans les endroits les plus salés, mais aussi les plus pauvres en azote du littoral. Selon HOFFMANN, ce serait cette pauvreté du milieu extérieur en azote qui serait responsable de la faible teneur en chlorophylle de ces *Salicornes*, mais aussi de leur succulence.

La succulence des *Salicornes* serait donc fonction, de l'équilibre existant dans les tissus entre les matières protidiques et les autres substances azotées. En modifiant l'orientation des synthèses comme le pensent BAUMEISTER et SCHMIDT (1962), le chlorure de sodium aurait la possibilité de modifier cet équilibre et par suite de régler la succulence comme cela a été maintes fois mis en évidence (voir par exemple KELLER, 1925 et VAN EIJK, 1939).

II. *Cochlearia anglica* L.

1) *Cycle biologique* : (BINET, 1965).

a) *Plantes du bas schorre* :

Sur le bas schorre, à la fin du printemps, on rencontre trois types de plantes :

— Type 1 : Individus jeunes présentant quelques petites feuilles et un appareil racinaire grêle. Ils sont issus de germinations qui ont vu le jour dans le courant de l'hiver précédent.

— Type 2 : Plantes constituées par une puissante rosette de feuilles au centre de laquelle émerge l'inflorescence. A l'aisselle de quelques feuilles de la rosette, commence à se développer un bourgeon axillaire duquel dérivent de jeunes feuilles groupées sous forme d'une jeune rosette axillaire.

— Type 3 : Plantes présentant une forte tige basale ramifiée, chaque ramification se terminant par une grosse rosette de feuille et par une inflorescence. En général, dans chacune de ces rosettes, il ne se forme pas de rosettes axillaires.

Du point de vue métabolique, il a été constaté que :

— des substances organiques s'accumulent progressivement dans les racines, la base de la tige et les feuilles des rosettes axillaires des plantes du type 2, tandis que chez ces mêmes plantes les feuilles de la rosette principale et les bractées s'appauvrissent en matière organique à partir du mois de mai et ceci jusqu'à leur abscission ;

— les plantes du type 3 ne forment pas de rosettes axillaires, mais de plus elles n'emmagasinent pas de matière organique dans leur racine et la base de leur tige.

On peut donc admettre que sur le bas schorre, un pied de *Cochlearia anglica* vit pendant au moins 3 ans. Au cours de la première année se forme une rosette de feuilles. Pendant la deuxième année, au centre de cette rosette se forme une inflorescence pendant que des matières organiques s'accumulent dans les parties souterraines, la base de la tige et les rosettes axillaires. Seules ces parties passent la mauvaise saison et donnent au cours de la troisième année des rosettes ramifiées de type 3 qui mourront après une abondante floraison.

b) *Plantes du haut schorre :*

Sur le haut schorre, on n'observe que des individus formés d'une rosette principale de feuilles. Il n'y a pas différenciation de rosettes axillaires. De plus, chez les plantes en fleurs, vraisemblablement âgées de 2 ans, il n'y a pas accumulation de matière organique dans les parties basales et souterraines. Sur le haut schorre, *Cochlearia anglica* est donc bisannuel.

2) *Hypothèse sur la signification du besoin en NaCl.*

Cochlearia anglica a été cultivé sur diverses solutions nutritives différant les unes des autres soit par leur teneur en NaCl (0, 2,5 ou 5 g/litre) soit par leur teneur en CaCl₂ (0, 0,3, 0,6 ou 0,8 par litre). Après 187 jours de croissance, les plantes obtenues ont été récoltées. La quantité de Ca contenu dans chaque individu a été mesurée de même que la teneur en Ca de la matière sèche des organes souterrains, des feuilles âgées et des feuilles jeunes.

On constate que (LE SAOS, 1968) :

— quand le milieu extérieur est pauvre en Ca, l'augmentation de la salinité de ce milieu ne modifie pas la quantité du Ca absorbé

par une plante mais perturbe la répartition de ce Ca à l'intérieur des divers organes ;

— quand le Ca devient de plus en plus abondant dans le milieu extérieur, l'augmentation de la teneur en NaCl touche peu la répartition du Ca dans la plante mais diminue fortement la quantité du Ca absorbée.

Si on suppose que le développement général d'une espèce donnée est fonction de la quantité de Ca qu'elle absorbe mais aussi de la répartition de ce Ca dans ses divers organes, on peut penser que pour une telle espèce il existe une concentration en NaCl pour laquelle, compte tenu du calcium contenu dans le milieu extérieur, se réalise l'absorption et la répartition du Ca la plus propice à une bonne croissance.

Ainsi pourrait s'expliquer, pour la croissance d'une espèce donnée, l'existence d'une concentration optimum en NaCl, concentration pouvant varier en fonction de divers facteurs, en particulier en fonction de la teneur du milieu extérieur en Ca.

III. Conclusions

Seuls des faits isolés ont été présentés ci-dessus concernant quelques précisions sur le comportement et le métabolisme de deux halophytes. Certains de ces faits conduisent à des hypothèses que des observations et des expériences tenteront de vérifier.

Les mécanismes intervenant dans les actions décrites précédemment ne sont pas connus. Il faut cependant remarquer que l'action du NaCl sur le métabolisme du Ca fait penser aux travaux de RAUSSER et HANSON (1965). Ces travaux portent sur 2 variétés de soja, l'une résistante au sel, l'autre non résistante. Comparée à la variété résistante, la sensibilité au sel de la variété non résistante se matérialise par une sortie des cellules de Ca, de Mg et d'oligonucléotides lorsqu'on ajoute du NaCl dans le milieu extérieur. RAUSSER et HANSON pensent que Ca et Mg protègent normalement les A.R.N. de l'action des ribonucléases, très abondantes dans le soja. Quand il y a addition du NaCl, Ca et Mg sortent des cellules, les ribonucléases deviennent pleinement actives, les A.R.N. sont hydrolysés. Il en résulte une diminution de la synthèses des protides, donc un affaiblissement de la croissance.

Si l'explication de RAUSSER et HANSON peut être généralisée et si suivant les espèces, NaCl est susceptible de modifier plus ou moins fortement l'absorption du Ca et sa répartition dans les différents

organes, on pourrait voir dans cette action un lien possible entre NaCl et croissance et une interprétation vraisemblable de la plus ou moins grande halophilie des diverses espèces.

BIBLIOGRAPHIE

- BAUMEISTER W., SCHMIDT L., 1962. — Über die Rolle des Natriums im pflanzlichen Stoffwechsel. *Flora*, 151, I, 24-56.
- BINET P., 1965. — Etudes d'écologie expérimentale et physiologique sur *Cochlearia anglica* L. I. Etudes dans l'estuaire de l'Orne. *Oecol. Planta.*, I, 7-38.
- HOFFMANN P., 1964. — Der Chlorophyllgehalt verschiedener Standorts modifikationen von *Salicornia brachystachya*. G.F.W. Meyer. *Sonderabdruck aus den Berichten der Deutschen Bot. Ges.*, 77, 10, 436-439.
- KELLER B., 1925. — Halophyten-und Xerophytenstudier. *J. Ecol.*, 13, 225-255.
- LANGLOIS J., 1961. — Aspects morphologiques et écophysiologiques de la germination de trois variétés de *Salicornia herbacea* L. *Bull. Soc. Linn. Norm.*, 10^e série, 2, 160-174.
- LANGLOIS J., 1968. — Néoténie chez *salicornia stricta* Dumort... *Bull. soc. Bot. Fr.*, 115, 353-358.
- LE SAOS J., 1968. — Etude critique des méthodes de dosage du Ca chez les halophytes. Application à l'étude de *Cochlearia anglica* L. *Thèse 3^e cycle*, Caen, 83 p.
- NOEL-JORAND M.C., 1968. — Contribution à l'étude du métabolisme azoté et glucidique chez *Salicornia stricta* D. *Thèse 3^e cycle*, Caen, 143 p.
- RAUSER W.E., HANSON J.B., 1965. — The metabolic status of ribonucleic acid in soybean roots exposed to saline media. *Canad. J. Bot.*, 44, 759-776.
- VAN EYJK M., 1939. — Analyse der Wirkung des NaCl auf die Entwicklung, Sukkulenz und Transpiration bei *Salicornia herbacea*, sowie Untersuchungen über den Einfluss der Salz aufnahme auf die Wurzelatmung bei *Aster tripolium*. *Rec. Trav. Bot. Neerl.*, 36, 559-657.

(Laboratoire de Physiologie Végétale,
Faculté des Sciences de Caen)

**PROBLÈME POSÉ PAR LE DÉTERMINISME
FACTORIEL DE LA PIGMENTATION DES FLEURS
CHEZ SILENE ARMERIA L.**

par

A. BRAUN

Dans l'espèce *Silene armeria* L., il existe 3 sortes d'individus distincts par la couleur de leurs fleurs :

- type RUBRA : à fleurs rouges ou type sauvage
- type ROSEA : à fleurs roses
- type ALBIDA : à fleurs blanc ivoire, avec traces de rose à l'état jeune.

Ces trois types, différents par la pigmentation de leur corolle, ont été nommés par DE VRIES et par CORRENS qui ont, les premiers, étudié l'hérédité de ce caractère chez *Silene armeria*.

Les facteurs responsables de ces coloris se transmettent selon un schéma, qui est basé sur les faits suivants :

1. Il existe des RUBRA, ROSEA et ALBIDA qui ne montrent pas de ségrégations dans leur descendance après autofécondation, et constituent des lignées pures.

2. Les ségrégations RUBRA-ALBIDA d'une part, RUBRA-ROSEA d'autre part, se réalisent dans les proportions simples du monohybridisme le plus classique,

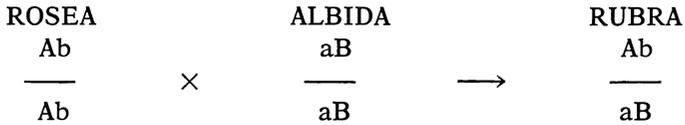
soit :

3/4 RUBRA, 1/4 ALBIDA, après autofécondation de RUBRA
1/2 RUBRA, 1/2 ALBIDA, après croisement-test RUBRA × ALBIDA
du fait d'un couple d'allèles A/a.

soit :

3/4 RUBRA, 1/4 ROSEA, après autofécondation de RUBRA
1/2 RUBRA, 1/2 ROSEA, après croisement-test RUBRA × ROSEA
par le jeu des allèles d'un facteur B (B/b).

3. Les croisements ROSEA × ALBIDA ne donnent que des RUBRA, ce qui suppose une action complémentaire de A et de B, telle que :



La situation devient exceptionnelle dans l'étude de la descendance des types issus de ces croisements expérimentaux. Elle démontre une solidarité constante des 2 facteurs A et B qui se traduit par le comportement suivant :

— les nouveaux RUBRA ségrègent toujours ; il est impossible d'en isoler une lignée pure ;

— les ROSEA ne ségrègent jamais, et constituent d'emblée une lignée pure, comme les ALBIDA.

Tous les résultats expérimentaux peuvent s'interpréter en admettant qu'il n'y a que 3 types de gamètes en jeu : AB, Ab, et aB, la combinaison ab ne se réalisant pas. Il n'y aurait dans cette hypothèse

qu'un seul génotype de ROSEA : $\frac{\text{Ab}}{\text{Ab}}$, et un seul de ALBIDA : $\frac{\text{aB}}{\text{aB}}$, les RUBRA issus de leur croisement seraient tous du type $\frac{\text{Ab}}{\text{aB}}$.

Le schéma suivant illustre cette situation :

	Ab	aB
Ab	$\frac{\text{Ab}}{\text{Ab}}$ ros.	$\frac{\text{aB}}{\text{Ab}}$ rub
aB	$\frac{\text{Ab}}{\text{aB}}$ rub.	$\frac{\text{aB}}{\text{aB}}$ alb.

En tenant compte de l'action complémentaire de A et de B, la population issue de RUBRA bi-hétérozygote est composée comme suit :

2 RUBRA, 1 ROSEA, 1 ALBIDA

Le test de X^2 , appliqué aux résultats numériques de nos expériences personnelles, a montré une probabilité satisfaisante en faveur de cette interprétation.

La particularité de la situation dans *Silene armeria* peut donc se résumer ainsi :

— Il y a solidarité totale des 2 facteurs en jeu, que ce soit AB
AB
(—) des RUBRA de type pur constant, ou que ce soit Ab et aB des
AB
RUBRA :

— monohétérozygotes :

AB	Ab
— donnant des roses de type pur (—)	
Ab	Ab
AB	aB
— donnant des blancs de type pur (—)	
aB	aB

— dihéterozygotes :

Ab
— types expérimentaux qui donnent en ségrégation : 2 - 1 - 1.
aB

— La solidarité du double récessif ab n'apparaît pas : le couple ab ne se réalise jamais par combinaison, ou bien correspond à un double mutant non encore apparu.

CORRENS (1912) avait déjà donné la coloration florale de *Silene armeria* comme exemple de caractère où se manifeste la liaison factorielle totale. KAPPERT, puis SEYFFERT (1959) ont confirmé le fait après avoir cherché en vain une recombinaison dans les descen-

dances, c'est-à-dire l'apparition de $\frac{AB}{ab}$ à partir de types expérimentaux, c'est-à-dire l'apparition de $\frac{Ab}{aB}$ à partir de types expérimentaux.

La solidarité observée entre les 2 facteurs est de l'ordre de grandeur de celle qui existe à l'intérieur d'un cistron.

Ab

Cependant, la combinaison TRANS, —, qui existerait seule dans nos lots expérimentaux, exerce la fonction, c'est-à-dire dirige la

aB

synthèse d'anthocyane, réalisant ainsi le phénotype sauvage. En principe, dans le test CIS-TRANS, seule la combinaison CIS exerce la fonction. Si celle-ci est réalisée par la combinaison TRANS, c'est que les allèles mutés a et b appartiennent à 2 cistrons distincts. C'est le cas dans le matériel étudié, où chacun des couples d'allèles Aa et Bb est actif isolément et indépendamment du voisin (rouge-rose pour Bb, rouge-blanc pour Aa).

Des informations utiles peuvent être obtenues grâce à l'analyse des pigments responsables de la coloration des trois types de fleurs.

Ce travail en cours a pour but de préciser les fonctions des 2 facteurs par l'étude des produits de leur activité : anthocyanes et flavonoïdes.

Les RUBRA renferment dans leurs pétales une anthocyane ayant la cyanidine pour aglycone. Cette anthocyane est présente, en quantités moindres, chez les roses et même les blancs.

Nous avons des indices de présence de Flavonols dans les 3 types. Nous recherchons s'ils sont hydroxylés de la même façon que la cyanidine (recherche de la quercétine). La comparaison des flavonoïdes présents dans les 3 types semble être une voie qui permettrait de savoir si A et B, si étroitement liés, constituent une seule unité de fonction, ou s'ils ont 2 fonctions de nature distincte.

BIBLIOGRAPHIE

- BENL G., 1938. — Die genetischen Grundlagen der Blütenfarben (Sammelreferat). *Z.I.A.V.* 74, p. 242-329.
- CORRENS C., 1912. — Die neuen Vererbungsgesetze, Berlin.
- SEYFFERT W., 1959. — Untersuchungen über interallele Wechselwirkungen. II. « Superdominanz » bei *Silene armeria* L. *Z.I.A.V.* 90, p. 231-243.

**UN EXEMPLE DE TYPE FORESTIER EXCEPTIONNEL
POUR L'EUROPE
LA FORÊT DU LIT MAJEUR DU RHIN
AU NIVEAU DU FOSSÉ RHÉMAN
INTÉRÊT ÉCOLOGIQUE ET BIOGÉOGRAPHIQUE**

par

R. CARBIENER

I. Introduction : Le milieu géographique

Au niveau du fossé rhéman, donc de la plaine alsatico-badoise, le Rhin, qui vient de déboucher de la montagne à son entrée dans le fossé tectonique, présente encore tous les caractères d'un puissant émissaire pro-glaciaire alpin. *Le régime du fleuve* est nival, allochtone, c'est-à-dire largement indépendant du climat général de la plaine alsacienne. Il est essentiellement conditionné par le régime nivométrique ayant eu cours lors de l'hiver précédent aux étages alpin et nival de la chaîne alpine — régime dont les irrégularités se trouvent cependant amorties par le volant glaciaire — et les conditions thermiques d'ablation du moment. D'où l'existence d'une *crue estivale sûre et régulière*, entre la mi-juin et la mi-juillet au cours de laquelle on note environ 4 m à 4,50 m de hauteur d'eau dans le Thalweg pour un débit de 1.800 à 2.500 m³/sec. Cette crue est suivie d'une décrue lente et progressive aboutissant aux maigres d'hiver (janvier-février) au cours desquels la hauteur d'eau dans le Thalweg descend à environ 1,50 m pour un débit de 600 à 800 m³/sec. L'amplitude annuelle moyenne de l'oscillation du plan d'eau est donc d'environ 2,50 m, les amplitudes extrêmes dépassant 5 m. L'amplitude des oscillations de la nappe phréatique accompagnant le fleuve décroît au fur et à mesure qu'on s'éloigne du Thalweg principal, à l'exception des périodes d'inondation bien entendu. Ce régime hydrologique est toutefois en cours de modification importante dans les secteurs où s'édifie le Canal d'Alsace et sera très transformé à l'avenir.

Les conditions géomorphologiques procèdent des mêmes causes géographiques. On peut diviser la région riveraine rhénane alsatico-badoise en 3 secteurs. Un secteur amont (jusqu'à Marckolsheim environ) à forte pente (1 ‰) représentant le *cône de déjection* wurmien et constitué d'alluvions très grossières, galets et sables

(TROLL, 1926). Un secteur moyen, de Marckolsheim à Strasbourg à pente progressivement plus faible (descendant à 0,7 ‰) et constituant un *glacis alluvial de raccordement*, à alluvion toujours grossièrement graveleuse, mais avec interstratifications de plus en plus importantes de dépôts sablo-limoneux, enfin un secteur aval, en aval de Strasbourg, à pente se maintenant aux environs de 0,7 à 0,5 ‰, et représentant une vallée creusée (beaucoup moins large) dans des terrasses alluviales plus anciennes, quaternaires et enfin, tout en aval, pliocènes.

Au niveau *du secteur amont*, le fleuve post-glaciaire présentait le comportement normal d'un cours d'eau dont la charge alluviale se trouva considérablement amoindrie à la déglaciation et cheminant sur un cône devenu démesuré. Dans ce secteur à forte pente, le post-glaciaire se traduisit ainsi par une entaille, profonde, dans ce cône, entaille entraînant la nappe phréatique à sa suite et transformant la région du cône en une entité géographique très sèche dont témoignent les maigres forêts xérothermiques de chênes sessile et blanc qui couvrent depuis des millénaires cette région naturelle dite de la Hardt. Seule le long du fleuve et de ses nombreux bras subsistait une étroite forêt-galerie alluviale humide jalonnant un lit majeur ici assez étroit. Mais l'endiguement du fleuve au 19^e siècle provoqua une reprise d'érosion, une nouvelle entaille, entraînant à son tour l'assèchement et le dépérissement des forêts alluviales de ce secteur, le fleuve encaissé y perdant son lit majeur.

Dans le *secteur moyen* par contre, les cotes post-glaciaires du thalweg ne se modifièrent guère, l'équilibre entre l'alluvionnement et l'érosion restant à peu près stable. Le fleuve gardait sa dynamique sauvage de glacis, avec un *lit majeur large de plusieurs kilomètres*, inondé régulièrement chaque été, de nombreux bras latéraux, l'alternance de levées (dont les plus importantes sont nommées Köpfe (têtes) en toponymie locale), de chenaux et dépressions (Gründe = bas-fonds, on toponymie locale) et de « mouilles » profondes (6-8 m d'eau, par basses eaux, fosses formées en arrière d'embâcles lors des grandes crues). L'endiguement du 19^e siècle, s'il fixa au thalweg un tracé nouveau et définitif, conserva un lit majeur encore large de plusieurs centaines de mètres à 2 km et plus, régulièrement inondé sur sa quasi-totalité chaque été et de ce fait entièrement dévolu à la végétation naturelle. *C'est cette région qui resta, jusqu'à la construction du Canal d'Alsace, le domaine du type de forêt alluviale rhénane qui nous préoccupera dans cette étude.* Cette forêt n'était que faiblement influencée par l'homme et constituait un des rares milieux naturels quasi primaires subsistant en plaine, en Europe Occidentale. Signalons que sur la rive gauche (alsacienne) du Rhin, une large et

importante *dépression marginale* (laminée en amont entre le cône des rivières vosgiennes et le cône rhénan) forme la région naturelle dite « Ried d'Alsace ». Cette basse plaine humide est séparée de la forêt-galerie alluviale rhénane par des terrasses limoneuses fini- et post-glaciaires cultivées, et recèle des forêts hygrophiles bien différentes de la forêt rhénane, ce qui permet, le climat étant invariant, d'extrapoler l'action des deux variables écologiques restant en cause, à savoir l'ampleur et la périodicité d'oscillation de la nappe phréatique d'une part, la granulométrie des sols d'autre part. Cette comparaison écologique, riche d'enseignements, sera entreprise ailleurs par l'auteur (à paraître in Revue Géographique de l'Est, cf. aussi CARBIENER 1969).

En aval de Strasbourg, la forêt alluviale rhénane reste encore bien représentée, le lit majeur gardant sa largeur. Mais elle se modifie légèrement et progressivement tant du fait d'un changement des conditions géomorphologiques (tendances aux méandres) que du fait d'une lente évolution du climat, qui devient progressivement un peu plus frais et plus humide vers le Nord.

Nous nous bornerons donc à étudier la forêt rhénane du secteur moyen, en amont de Strasbourg, forêt presque entièrement détruite à l'heure actuelle par les travaux et les répercussions du Canal d'Alsace.

Les *conditions climatiques* sont celles de la plaine d'Alsace, c'est-à-dire d'une cuvette tectonique, notablement protégée des influences maritimes par l'existence de la barrière orographique non négligeable qui constitue la chaîne vosgienne, grâce à son orientation méridienne et son altitude suffisamment élevée. Climat donc quelque peu confiné, décalé vers la continentalité en regard de la longitude, mais *privilegié sur le plan thermique en été* grâce à ce confinement (moyennes de juillet de 19° et août 18°), *privilegié aussi au printemps et à l'automne* par l'effet de foehn créé par la barrière vosgienne vis-à-vis des vents d'Ouest alors dominants. Le seul facteur climatique « défavorable » sur le plan de l'écologie végétale est la rigueur relative de l'hiver (moyenne de janvier de 0°), rigueur un peu accentuée par l'ouverture du fossé vers le Nord-Est, canalisant les vents froids continentaux d'hiver. *Les sols* sont des sols alluviaux bruts inévolus, formés en moyenne par un sous-bassement de graviers grossiers surmonté d'une levée sablo-limoneuse d'épaisseur très variable. Il s'agit de sols très calcaires, riches en « calcaire actif » (20 % de CO_3Ca) très perméables, très aérés, déficitaires en acide phosphorique, ce dernier étant insolubilisé à l'état de $(\text{PO}_4)_2\text{Ca}_3$.

Quelles sont les particularités de la structure et de la biologie de la forêt rhénane, quelles en sont les causes écologiques et quel est son intérêt biogéographique ?

II. Particularités structurales et biologiques de la forêt rhénane

Du fait du véritable chaos topographique qui caractérise le lit majeur d'un fleuve aussi puissant que le Rhin, avec ses alternances de levées et de chenaux, la forêt rhénane constitue un milieu très complexe par nature. Nous restreindrons notre étude au type forestier le plus représentatif de ce milieu, à savoir le *Fraxino-Ulmetum* des phytosociologues (OBERDORFER), c'est-à-dire la forêt mêlée d'Ormes, de Chênes pédonculés et Frênes qui en représente la formation la plus commune et la plus caractéristique, appelée « *Hartholzau* », c'est-à-dire forêt alluviale à bois durs, par les auteurs de langue allemande. Elle couvre les levées et terrasses inondées lors des crues importantes seulement et pendant quelques jours à semaines par an. Les bas-fonds inondés pendant des semaines voire des mois chaque année sont occupés par une forêt de Saules blancs (*Salix alba*) et Peupliers noirs indigènes (*Populus nigra* s. str.) de structure beaucoup plus simple.

Le *Fraxino-Ulmetum* est caractérisé d'une part par la *complexité* et l'*originalité* de sa structure, et d'autre part par sa *richesse en espèces ligneuses*, complexité et richesse tout à fait exceptionnelles pour une forêt européenne.

Il s'agit d'une *forêt multistrate*, mais dont la stratification est chaotique, très irrégulière, ouverte, chacune des strates comportant des essences de taille très variable et des lacunes. On peut distinguer : deux strates arborescentes, 1 strate arbustive, 1 strate de lianes, 1 strate herbacée (en simplifiant !).

1) *La strate arborescente élevée* est formée de grands arbres atteignant 20 à 30 m de hauteur selon l'épaisseur du sous-bassement limoneux. Trois espèces sont particulièrement abondantes dans cette strate : *Fraxinus excelsior* (Frêne), *Ulmus campestris* (= *carpinifolia*) (Orme) et *Quercus robur* (Chêne pédonculé), ces 3 arbres pouvant être considérés comme codominants. Mais en plus on y trouve avec une haute fréquence du Peuplier blanc (*Populus alba*), espèce qui de pair avec l'Orme champêtre donne à cette forêt le cachet d'une formation fortement thermophile : la limite Nord du Peuplier blanc est déjà atteinte dans la partie aval du fossé rhénan ! L'Orme champêtre va un peu plus au Nord, mais n'est, à la limite septentrionale de son aire qu'un buisson relégué aux stations localement les plus xérothermiques. Il s'agit donc d'une forme biologique qui n'a plus rien de com-

mun avec l'arbre imposant qu'il représente dans la forêt rhénane, forme arborescente dont la limite Nord semble coïncider aussi grossièrement avec celle du fossé rhénan. D'autres Peupliers entrent plus rarement dans cette strate, en particulier le Peuplier noir indigène (*Populus nigra* s. str.) presque aussi thermophile que le Peuplier blanc mais aussi plus exigeant en eau et ne jouant de ce fait qu'un faible rôle dans le *Fraxino-Ulmetum*, alors qu'il est abondant, par nature, dans le *Salicetum albae* des chenaux des « Gründe ». Le tremble (*Populus tremula*) et surtout le grisard (*Populus canescens*) s'y ajoutent ; de ci de là des hybrides (*Populus euramericana*) plantés montrent une belle venue ; toutes les espèces européennes du genre *Populus* figurent dans la forêt rhénane. Il en va de même pour les espèces non méditerranéennes du genre *Acer* dont les deux représentants arborescents *A. pseudoplatanus* et *A. platanoïdes* font partie, quoique d'une manière très disséminée, du cortège de la forêt rhénane. Plus fréquemment on note aussi les deux autres représentants européens du genre *Ulmus*, notamment *Ulmus effusa* et *Ulmus scabra*.

2) *Une strate arborescente moyenne*, comprenant des arbustes et petits arbres de 10 à 20 m de hauteur, interrompt la continuité du couvert des grands arbres. Les constituants les plus importants de cette strate sont encore deux espèces thermophiles, à savoir l'Erable champêtre (*Acer campestre*) et le Tilleul à petites feuilles (*Tilia cordata*). Le premier en particulier est une espèce « constante » et est très abondant, la seconde plus disséminée mais fréquente. Cette strate comprend en plus, mais distribués d'une manière plus irrégulière, du bouleau (*Betula verrucosa*), du Charme (*Carpinus betulus*) de l'Aulne (*Alnus glutinosa*), de l'Aulne blanc (*Alnus incana*), ce dernier assez abondant par groupes devenant spécialement fréquents le long des levées alluviales riveraines des bras latéraux, des Pommiers (*Malus sylvestris*) et rarement, Poiriers (*Pyrus pyraster*).

De plus les strates arborescentes s'incorporent une série d'espèces arborescentes subsponsanées trouvant, en dehors de toute intervention humaine directe, un lieu de croissance favorable dans cette communauté végétale, contribuant à en extérioriser le caractère très ouvert, au sens écologique. Il s'agit de néo- et archéophytes très thermophiles dont les diaspores sont amenées par les crues, des rongeurs (culture du voisinage) ou l'homme. C'est ainsi que le noyer (*Juglans regia*) est très fréquent, le Robinier un peu moins (*Robinia pseudacacia*), alors que l'on rencontre plus rarement, *Aesculus hippocastanum* et *Acer negundo*. La rareté de ce dernier s'explique probablement par le fait qu'il est calcifuge (il est par exemple abondant dans les forêts alluviales, à substrat siliceux, des affluents

cévénols du Rhône). Des *Carya alba* et *Juglans nigra* plantés réussissent très bien mais ne semblent pas montrer, contrairement aux précédents, de tendance à la régénération spontanée.

La strate arborescente est ainsi, *en résumé, composée d'environ vingt-cinq espèces* (en comptant les subspontanées), richesse qui n'est probablement égalée par aucun autre milieu forestier d'Europe. Ces espèces sont en majorité *fortement thermophiles*, espèces boréo-méridionales à subméditerranéennes) et certaines atteignent dans le fossé rhénan la limite Nord de leur aire. Mais un recensement complet exige l'inventaire de *très grandes surfaces* (plusieurs dizaines d'hectares « *l'aire minimale* » approchant du km² !), beaucoup d'espèces étant très disséminées. Presque toutes les essences composantes sont des *espèces de lumière*, exigeant beaucoup de lumière mais *laisant aussi filtrer beaucoup de lumière* à travers le feuillage (Ex. : Peupliers, Frênes, Ormes). C'est de là que vient le caractère *très ouvert* de la strate arborescente, caractère encore accentué par son *irrégularité tant horizontale* (nombreuses trouées dues à la mort de vieux spécimens et à une inhibition assez prolongée de la régénération arborescente par l'extraordinaire densité de la strate de buissons et de lianes qui s'empare des vides ainsi créés) *que verticale* (taille très variable des composants). Tous ces faits rappellent quelque peu des propriétés structurales des forêts denses des régions intertropicales.

L'extraordinaire luxuriance de deux autres strates de végétaux ligneux participant à la constitution de cette formation, à savoir une strate de buissons et une strate de lianes, découle directement des propriétés ci-dessus énumérées de la strate arborescente et contribue très fortement à accentuer cette analogie de structure entre la forêt rhénane et les forêts denses des régions chaudes.

3) En effet, sous le couvert arborescent l'on note, même au niveau des vieilles futaies, une *strate de buissons dense et continue* réunissant de très curieuse manière des espèces xérothermophiles et calcicoles qu'on retrouve dans les bois clairs de chênes blancs et chênes sessiles de régions plus méridionales, à des espèces mésophiles, hygrophiles et déalpines. Ces buissons atteignent *une taille et une vitalité inconnue dans d'autres milieux* : l'on voit par exemple des Aubépines (*Crataegus monogyna*), des cornouillers sanguins (*Cornus sanguinea*) et mâle (*Cornus mas*), coudriers (*Corylus avellana*) et Prunelliers (un écotype particulier, sciophile et hygrophile, *Prunus fruticans*, BRUN, 1963), subarborescents (6-8 mm), de près de 10 mètres. Parmi les buissons xéro-thermophiles, notons *Viburnum lantana*, *Cornus mas*, *Ligustrum vulgare*, *Rhamnus cathartica*. Parmi les espèces hygrophiles, côtoyant les précédentes, notons *Prunus padus*

(arborescent, atteignant 20 m), *Viburnum opulus*, *Evonymus europaeus*, et parmi les espèces dites déalpines, signalons *Salix elaeagnos*, *S. nigricans*, *Alnus incana*, espèces surtout concentrées sur les lisières et originaires des associations riveraines torrenticoles de vallées intralpines. *La strate arbustive réunit elle aussi près de vingt espèces.* On observe parmi les buissons de grande taille la tendance à l'élaboration d'une forme de croissance subarborescente à tronc unique.

4) *La richesse et la vitalité des lianes constituent une singularité très spécifique de la forêt rhénane.* En effet, on note la présence de 3 lianes ligneuses : *Clematis vitalba*, *Hedera helix*, *Vitis sylvestris*, toutes trois espèces thermophiles à classer parmi les reliques tertiaires. La dernière, la vigne sauvage, est aujourd'hui malheureusement exterminée. Espèce dioïque, incapable de rejeter de souche, elle fut anéantie au début de ce siècle par la farouche chasse aux lianes faite par les agents forestiers. Cette relique tertiaire, ancêtre de plusieurs cépages alsaciens, spécifique de la forêt alluviale rhénane — elle est totalement inconnue dans les forêts thermophiles entourant le vignoble alsacien, où l'on note parfois quelques vignes cultivées (*Vitis vinifera*) subsponsanées — était déjà présente dans les forêts riveraines d'Alsace au plio-pleistocène comme l'attestent les découvertes fossiles récentes de GEISSERT. La vigne sauvage était, d'après des documents historiques précis, extrêmement abondante dans les forêts rhénanes et y dépassait 20 m de haut ; ses tiges atteignaient la grosseur du bras. Mais la *Clematite* et le *Lierre* aux capacités reproductrices ou de recépage infiniment meilleures, restent encore aujourd'hui très abondants et atteignent dans la forêt rhénane leur record de vitalité : des troncs de *Lierre* de 15 cm de diamètre, de *Clematite* de 6-8 cm ne sont pas rares et elles grimpent jusqu'à près de 20 m dans les grands arbres supports (Chênes, Peupliers, Ormes).

En plus, cette forêt recèle deux *Lianes herbacées* qui, du fait de leur taille plus réduite et de leurs grandes exigences en lumière, commune à toutes les lianes, sont plus spécialement confinées aux lisières, trouées, bords de chemins, à savoir le houblon (*Humulus lupulus*) et le Tamier (*Tamus communis*) autre relique tertiaire, espèce méditerranéo-subatlantique atteignant en forêt du Rhin la limite Nord-Est de son aire. [Il y a lieu de distinguer des groupements arbustifs de lisière se différenciant qualitativement, présence de *Berberis vulgaris* par ex.) et surtout quantitativement de la composition de la forêt proprement dite].

5) *La strate herbacée*, par contre, est relativement pauvre et composée d'espèces banales des sols calcaréo-sableux eutrophes (très nitrifiants). Elle varie en fonction des sols, des niveaux d'oscillations de la nappe, de la fréquence et durée des inondations. Dans le cas moyen, le plus fréquent, on relève les aspects ci-dessous : la phase de lumière printanière, longue (feuillaison échelonnée) est utilisée par une série de géophyte vernaux (*Allium ursinum*, *Arum maculatum*, *Anemone nemorosa*, *Scilla bifolia*, *Ranunculus ficaria*, *Convallaria majalis*, *Orchis purpurea*). Peu d'espèces par contre végètent dans l'ombre dense de l'été, qui voit le sol presque nu entre des touffes disséminées de laiches (*Carex sylvatica*) et de graminées (*Brachypodium sylvaticum* et *Melica nutans*). Une plante est cependant hautement caractéristique et spécifique de la forêt rhénane, c'est *Equisetum hiemale*. Mais elle est très nettement liée aux levées alluviales sableuses grossièrement parallèles aux berges des bras latéraux courantes (les « Giessen ») et ne se trouve donc pas partout. Notons aussi la haute fréquence et l'abondance de *Lathraea squamaria*. Cette strate recèle, là encore, des néo- et archéophytes, se développant surtout dans les trouées et sur les lisières : *Solidago serotina*, *Impatiens glandulifera* (aux endroits les plus humides), *Physalis alkekengi*. Or malgré cette exubérance végétale, les sols restent très pauvres en humus : litières et débris végétaux sont très rapidement minéralisés en totalité.

Il s'agit donc d'un milieu forestier dans lequel les espèces ligneuses sont exceptionnellement nombreuses et manifestent une vitalité inconnue dans les autres types forestiers d'Europe occidentale. Seuls quelques types forestiers croissant dans des milieux aux caractéristiques écologiques approchantes, à savoir les forêts alluviales danubiennes et certaines forêts de ravins humides des pentes exposés au Sud de la région des grands lacs préalpins du versant méridional des Alpes, exemples dont nous reparlerons, présentent des caractéristiques approchantes. *La vitalité des espèces ligneuses se manifeste après les coupes* par la rapidité exceptionnelle de régénération, cette dernière étant cependant surtout le fait d'espèces arbustives et de lianes qui constituent en quelques années des fourrés absolument inextricables et impénétrables, véritable *jungle*. Or la « jungle » tropicale à lianes n'est-elle pas le stade caractéristique de dégradation des forêts denses ? Il y a, là encore, quelque analogie.

Par l'ensemble de ces caractères : richesse en espèces ligneuses (*plus de 40, représentant les quatre cinquièmes de la flore tempérée arborescente et arbustive caducifoliée européenne — en laissant de*

côté les *Rosa* et *Salix* — réunis en une seule association végétale !) mais dont certaines peu fréquentes sont réparties sur une « aire minimale » très élevée, rôle des lianes, aspect de jungle des stades de régénération, stratification chaotique réunissant des arbustes et arbres aux dimensions les plus variables, végétation au sol réduite, absence d'humus dans le sol par suite d'une minéralisation presque intégrale des débris, rappellent quelque peu les principales propriétés structurales des forêts denses intertropicales. Nous proposons donc pour ce type forestier la dénomination forêt dense tempérée froide. L'aspect de jungle a déjà frappé maints autres observateurs et est notamment signalé par MOOR dans son étude des forêts alluviales suisses. Il est mis plus spécialement en exergue dans les travaux malheureusement peu connus de G. HUGIN sur les forêts rhénanes badoises ainsi que de WENDELBERGER-ZELINKA sur les forêts riveraines du Danube en Haute Autriche. Cependant il nous semble que toutes ces particularités structurales n'ont pas été mises suffisamment en relief ou restent même méconnues. Elles n'apparaissent que peu dans les études phytosociologiques classiques, leurs causes écologiques et leur intérêt biogéographique n'ont pas trouvé encore dans la littérature scientifique la place qu'ils méritent.

Il y a certes en sus d'évidentes et de très fortes différences quantitatives, une *différence qualitative biogéographique fondamentale* avec les forêts denses des pays chauds, c'est l'absence en dehors du lierre d'espèces ligneuses à feuilles sempervirentes, absence due à la rigueur relative des conditions hivernales.

Il faut signaler de même que l'exploitation traditionnelle de cette forêt en *taillis sous futaie* accentue très fortement certaines des caractéristiques structurales décrites. Cependant, les traits structuraux fondamentaux sont totalement indépendants de l'intervention humaine (qui fut d'ailleurs jusqu'il y a peu, extrêmement faible dans certains secteurs très difficiles d'accès). De nombreux arguments que nous publions par ailleurs (CARBIENER, 1968), permettent de l'affirmer et c'est à tort que l'on a voulu relier cette structure à l'intervention humaine. Au contraire, comme le soulignent JONES (1945) et DOING (1963), les rares exemples de reliques de forêts primaires tempérés présentent tous une structure ouverte et lacuneuse. C'est la *futaie régulière fermée qui est un produit artificiel de l'action des forestiers* (alors qu'elle fut et reste prise par maints auteurs comme type des forêts naturelles).

Le *Fraxino-Ulmetum* est d'ailleurs le seul groupement forestier tempéré d'Europe qui, sous l'effet d'un traitement en taillis sous futaie

— traitement qui n'est lui-même possible que pour les forêts feuillues mixtes les plus thermophiles et riches en espèces — développe une structure aussi complexe, aussi dense et aussi singulière. Le problème du dosage de la responsabilité de l'intervention humaine dans les aspects structuraux décrits est essentiellement un faux problème, parce que mal posé. Il est d'ordre plus quantitatif que qualitatif, de nuance plus que d'essence.

III. Quelles sont les causes écologiques de ces particularités ?

Les caractéristiques écologiques essentielles de la forêt dense tropicale peuvent se résumer dans le tryptique :

- Chaleur
- Humidité
- Bactéries.

1) Dans le climat à deux saisons alternantes très contrastées sur le plan thermique qui est celui de la zone tempérée froide, le facteur *chaleur* ne concerne sur le plan éco-physiologique que la saison estivale de végétation. Or la vallée du Rhin bénéficie d'un climat thermique estival de confinement particulièrement privilégié, marqué par la continentalité. La cuvette tectonique connaît des périodes de surchauffe à chaleur lourde et stagnante par air calme, entrecoupée d'averses orageuses. (Les étés alsaciens « subtropicaux » sont mal supportés par les non autochtones !).

2) A cette chaleur s'associe dans cette même période estivale une humidité *constamment élevée tant du sol que de l'air*. Nous savons que ce sont là les conditions assurant la *productivité brute maximale de l'usine végétale* (cf. STOCKER, 1969). L'exubérance et la complexité structurale de la forêt rhénane sont l'expression concrète de cette productivité brute*. *L'humidité du sol* est assurée en surabondance par la remontée estivale de la nappe phréatique, allant jusqu'à l'inondation qui, avec régularité balaye la forêt en pleine période du maximum de l'activité végétative des espèces ligneuses. Ceci grâce à la crue alpine nivale garantie du fleuve. Or l'extrême perméabilité du substratum, la rapidité et l'ampleur des oscillations du plan d'eau, l'emprisonnement d'air dans les sols lors des crues, l'excellente oxygénation des eaux souterraines fortement courantes empêchent que ne se manifestent des symptômes d'asphyxie racinaire et de réduction des sols qui sont par ailleurs le lot habituel des sols à nappe élevée. L'asphyxie des sols, facteur défavorable simplifiant

(*) *Complexité et productivité ne sont toutefois pas nécessairement liées* (cf. WHITTAKER 1965).

énormément la structure et réduisant considérablement la richesse en espèces des phytocénoses marécageuses et déprimant leur productivité, n'a donc ici pas lieu, malgré des inondations. L'alimentation pléthorique en eau au moment de l'optimum de croissance peut développer pleinement ses effets physiologiques favorables.

Mais des études agronomiques ont démontré qu'une bonne humidité du sol n'est pas suffisante pour assurer un rendement assimilateur optimum si elle n'est pas assortie d'une humidité atmosphérique suffisante. Or dans la forêt du Rhin cette *humidité de l'air* se maintient presque constamment à des valeurs élevées nettement supérieures à celles des écosystèmes environnants (chiffres in WENDELBERGER-ZELINKA). Ceci d'une part du fait du climat général confiné et d'autre part grâce à la présence des surfaces considérables d'eaux libres évaporantes offertes par le fleuve en crue. *L'évapotranspiration réelle de l'écosystème* approche ainsi très probablement des valeurs *potentielles*. La très grande vitalité du lierre (*Hedera helix*), pourtant sensible aux gelées, est probablement due au fait que même en hiver l'humidité atmosphérique garde des valeurs relativement élevées grâce à la proximité du fleuve et aussi des nombreuses sources alors relativement chaudes (10°) qui alimentent les bras latéraux (dits Giessen) et dont l'effet est matérialisé par les nappes de brouillards annonçant le fleuve et ses bras par les froids matins d'hiver. Le lierre souffre ainsi beaucoup moins de la « Frostrocknis » que dans d'autres milieux.

Enfin, troisième volet du tryptique, la *rapidité du cycle de la matière symbolisée par le terme : bactéries, assure aux sols malgré leur pauvreté intrinsèque* — qui se manifeste en cas de déboisement et d'assèchement — (granulométrie très grossière, excès de calcaire actif, très faible capacité d'échange du fait de l'absence aussi bien d'argiles que d'humus) *une richesse minérale suffisante*.

En effet, les sols étant aérés, toujours humides, riches en calcium et à température relativement élevée au printemps et en été, *les conditions optimales de l'activité microbiologique bactérienne sont réunies*, ce qui explique l'absence de litières, minéralisées dès le début de l'été, et les faibles teneurs des sols en matières organiques, fait qui contraste avec l'exubérance végétale et manifeste également une certaine convergence, toutes choses égales, avec les sols des forêts denses tropicales. A la minéralisation rapide des débris, remettant en circulation chaque année, entre autres, azote et phosphore, il faut ajouter *l'apport de fertilisants par les eaux rhénanes* spécialement lors des crues inondantes.

La *macroflore fungique* reflète également très bien l'écologie globale du milieu, quoique nous soyons loin d'en avoir fait l'inventaire complet. Au printemps, de nombreux Discomycètes nitrato-philes, spécialistes de litières de feuillus très aisément décomposables (Orme, Frêne, Peuplier blanc) se rencontrent (*Morchella rotunda*, *Mitrophora hybrida*, *Verpa digitaliformis*, *Disciotis venosa*). Des Psalliotes du groupe *campestris*, à écologie approchante se montrent parfois très précocement, dès le mois de mai. A la fin de l'été apparaissent de ci de là les grandes carpophores d'Amanites thermophiles et calcicoles d'origine méditerranéenne : *Amanita solitaria* et *A. echinocephala*, vivant en symbiose mycorrhizienne sur divers feuillus. En plein hiver enfin, les touffes de carpophores jaunes de *Flammulina velutipes* égayent les souches et tiges blessées des Saules, Aulnes, etc.

La conjonction : eaux superficielles, air humide et chaleur explique aussi l'abondance des moustiques qui rendent très inhospitalière la chaleur moite de l'été des rives rhénanes, autre convergence avec les forêts denses des tropiques.

La « Hartholzaue », c'est-à-dire le *Fraxino-Ulmetum* de la plaine rhénane constitue donc un *écosystème intrazonal* très particulier dû à une conjonction de facteurs écologiques exceptionnelle pour l'Europe occidentale.

IV. Cette forêt alluviale présente également un grand intérêt biogéographique

1) On peut la considérer comme un reflet, atténué et appauvri certes, des forêts thermophiles et hygrophiles de la fin du tertiaire. En effet, la liste des macrofossiles relevée par GEISSERT dans des tourbes plio-pléistocènes à la base du gravier rhéman au Nord de Strasbourg nous révèle des types forestiers dont la structure (richesse en buissons et en lianes) et la composition floristique étaient assez proches de celles de la forêt rhénane actuelle (Forêt riche en Ormes, Frênes, Chênes, Aulnes, Charmes, Peupliers, Erables, avec coudriers (*Corylus*), aubépines (*Crataegus*), et comprenant bien entendu en plus des espèces thermophiles (tempérées chaudes) aujourd'hui disparues (Ex. : *Eucommia*, *Zelkova*, *Parrotia*, *Magnolia*, qui entraînent dans la strate arbustive d'alors).

Or ces espèces tertiaires maintenant absentes de l'Europe se retrouvent en partie dans les forêts hygrophiles inondables des rives et affluents iraniens de la Caspienne, forêts décrites par EMBERGER et SABETI (1962) comme déjà très proches des forêts denses inter-tropicales. Il s'agit d'une région tempérée chaude et humide aux moyennes thermiques fortement décalées vers le haut par rapport à

la plaine du Rhin (Janvier + 10 °, Juillet 28 °). La composition de ces forêts rappelle étrangement celle des forêts alluviales néogènes d'Europe, qui devaient connaître un régime climatique de ce type, c'est-à-dire tempéré chaud. Toutes les lianes de la forêt du Rhin (on note en plus *Periploca graeca*, *Smilax excelsa*, *Solanum dulcamara* sur les rives caspiennes), un grand nombre de genres d'arbres et d'arbustes sont communs aux deux formations. Mais en plus, on trouve en Iran une grande partie de cette ancienne flore tertiaire aujourd'hui disparue d'Europe. La présence d'espèces sempervirentes, qui sont des réactifs de l'adoucissement considérable de l'hiver (par ex. *Prunus laurocerasus*, *Buxus sempervirens*, *Ilex aquifolium*) est très significative et extériorise bien le caractère d'intermédiaire entre les forêts denses intertropicales et la forêt dense froide de ce type forestier de l'Asie du Sud-Ouest.

L'on peut ainsi, extrapolant un gradient écologique purement thermique, étudier la transformation progressive des forêts denses en fonction de l'individualisation d'un facteur limitant : le froid hivernal. *Il nous semble légitime, dans cet esprit, de considérer la forêt alluviale de la plaine rhénane comme l'extrême avant-poste (vers le Nord-Ouest), le dernier reflet, tant dans l'espace que dans le temps, du type biologique des forêts denses.* Sa destruction presque totale aujourd'hui, n'en apparaît que plus regrettable et constitue une perte irréparable de patrimoine scientifique.

Il existe toutefois en Europe occidentale des types forestiers approuvés. Mais ils sont étroitement localisés. Il nous semble utile, à titre de comparaison, de citer l'exemple de certaines forêts de ravins insubriques ou de la région du Lac Léman. Voici un relevé fait à 500 m d'altitude près de Montreux, dans le ravin d'un torrent affluent du Léman.

Localité : Ravin très encaissé, entaillé dans un versant exposé au Sud-Ouest et dominant le Lac Léman. Altitude 550 m, expos. S. Pente 45 °. Sols sur schistes profondément altérés.

Strates arborescentes : 20-30 m, couvrant 60 %
(entre parenthèses hauteurs maximales en mètres)

<i>Ulmus scabra</i>	(25)	1-1
<i>Acer platanoïdes</i>		2-1
<i>Acer pseudoplatanus</i>		(+)
<i>Acer campestre</i>	(15 et plus)	+
<i>Acer opalus</i>	(20)	1-1
<i>Castanea vesca</i>		2-1
<i>Taxus baccata</i>		2-1

Quercus cf pedunculata	(25-30)	+
Carpinus betulus	(15-20)	2-1
Fraxinus excelsior	(30)	1-1
Fagus sylvatica	(30)	+
Tilia platyphyllos	(25)	3-1
Hedera helix (vital. élevée !)	(15)	2-1
Clematis vitalba		+
Prunus avium		+
Abies pectinata		+°
Picea excelsa	(30)	+

Strate arbustive : 5-10 m, couvrant 40 %

Ilex aquifolium (forte vitalité)		2-2
Corylus avellana		2-1
Prunus laurocerasus (subspontané)		1-1
Tamus communis		+
Crataegus oxyacantha		+
Cornus sanguinea		+
Sorbus aria		+
Viburnum lantana (en lisière)		(+)
Coronilla emerus (en lisière)		(+)
Ligustrum vulgare (en lisière)		(+)
Prunus spinosa (en lisière)		(+)

Strate herbacée : 60 %

Vinca minor		4-4
Lilium martagon		1-2
Phyteuma spicatum		2-2
Mercurialis perennis		1-2
Euphoria amygdaloïdes		1-2
Primula veris		+
Carex flacca		+
Solidago virgaurea		+
Arum maculatum		1-2
Lathraea squamaria		+
Viola hirta		+
Viola sylvestris		1-2
Hedera helix (au sol !)		3-2
Lathyrus vernus		+
Daphne laureola		+
Melitis melissophyllum (en lisière)		(+)
Lathyrus niger (en lisière)		(+)
Vincetoxicum officinale (en lisière)		(+)

Le milieu écologique converge avec celui de la plaine rhénane par sa thermophilie et l'humidité de l'air spécifiques du climat local des grands lacs. Il en diffère par une douceur plus grande de l'hiver (importance des sempervirents) et un régime hydrique édaphique très différent, mais également favorable. La convergence structurale est par ailleurs remarquable : grand nombre d'espèces ligneuses de constitution écologique très diverse réunis dans une même association — ce qui est dû au climat « allochtone » (cf. FLOHN, 1954) très particulier des abords des grands lacs pré-alpins — richesse remarquable en espèces ligneuses, importance des lianes. Là encore, nous avons affaire à un type forestier très thermophile remarquablement proche des forêts mixtes d'Erables, Tilleuls, Charmes et Ifs très répandues dans les régions montagneuses d'Europe au tertiaire, et dont le groupement ici décrit, étroitement localisé, représente un témoin.

L'étude morphologique, phytosociologique et écologique comparée de ces forêts à la fois thermophiles et hygrophiles relictuelles est ainsi particulièrement riche d'enseignements et mérite d'être approfondie. La forêt riveraine rhénane d'Alsace quant à elle apparaît comme étant la biocénose forestière la plus complexe, la plus fortement structurée et par là la plus hautement évoluée d'Europe. L'auteur approfondit la discussion sur la causalité et la portée de ce phénomène dans un article plus exhaustif publié dans un périodique spécialisé (CARBIENER, 1970).

BIBLIOGRAPHIE

- BRUN J., 1963. — Observations sur les prunelliers de la flore d'Alsace. *Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar*, **51**, 36-48.
- CARBIENER R., 1968. — Bemerkungen zur Problematik Wald-Mantel-Saum in ökologischer Sicht am Beispiel eines intrazonalen thermo- und hygrophilen Vegetationskomplexes : die auenwälder des Oberrheingrabens. *Communication au 11^e Symposium international de Phytosociologie* (à paraître).
- CARBIENER R., 1969 — Le grand Ried d'Alsace, écologie d'un paysage. *Bull. Soc. Industr. Mulhouse*, n° 734, 1969, p. 15 44.
- CARBIENER R., 1970 — Un exemple de type forestier exceptionnel pour l'Europe occidentale : la forêt du lit majeur du Rhin au niveau du fossé rhénan (Fraxino-Ulmetum Oberdorfer 53). Intérêt écologique et biogéographique. Comparaison à d'autres forêts thermophiles. *Vegetatio*, **20**, 1970, sous presse.
- DOING H., 1963. — Übersicht der floristischen Zusammensetzung, der Struktur und der dynamischen Beziehungen niederländischer Wald - und Gebüschgesellschaften. *Medel. Landbouwhogeschool Wageningen*, **63**, 1-60.
- EMBERGER L. et SABETI H., 1962. — Forêts denses intertropicales et forêts caspiennes humides. *Naturalia Monspeliensia, Botanique*, **14**, 55-61.

- FLOHN H., 1954. — Witterung und Klima in Mitteleuropa. Hirzel, Stuttgart, 214 p. nb. planches.
- GEISSERT F., 1962. — Nouvelle contribution à l'étude de la flore pliocène des environs de Haguenau. *Bull. Serv. Carte géol. Als. Lorr.*, **15**, 37-49.
- GEISSERT F., 1967. — Mollusques et nouvelle flore plio-pléistocène à Sessenheim (Bas-Rhin) et leurs corrélations villafranchiennes. *Ibid.*, **20**, 83-100.
- HUGIN G., 1962. — Wesen und Wandlung der Landschaft am Oberrhein. Ed. Eugen Ulmer, Stuttgart, 64 p.
- JONES E.W., 1945. — The structure and reproduction of the virgin forest of the North Temperate Zone. - *New Phytol.* **44**, 130.
- MOOR M., 1958. — Pflanzengesellschaften schweizerischer Flussauen. *Mém. Inst. suisse rech. forest.*, **34**, 221-360.
- OBERDORFER E., 1953. — Der europäische Auenwald. *Beitr. naturk. Forschung SW Deutschl.*, **12**, 23-70.
- STOCKER O., 1969. — Die « Stoffproduktion » in Urwäldern und anedere Pflanzengesellschaften im Gleichgewicht. *Mitt. florist. soz. Arbeitsgemeinschaft*, N.F. **14**, 422-434.
- TROLL C., 1926. — Die jungglazialen Schotterfluren im Umkreis der deutschen Alpen. Ihre Oberflächengestalt, ihre Vegetation und ihr Landschaftscharakter. *Forsch. z. dtsh. Landeskunde*, **24**, 159-256.
- WENDELBERGER-ZELINKA E., 1952. — Die Vegetation der Donauauen bei Wallsee. Schriftenreihe o. - *Öster. Landesbaudirektion* N° 11, Wels, 196 p., Tabl.
- WHITTAKER R.H., 1965 — Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, **147**, 250-260.

LA DORMANCE DES EMBRYONS DE POMMIER (*PIRUS MALUS* L.) EN RELATION AVEC L'IMBIBITION ET L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE DE LEURS COTYLÉDONS

par

D. CÔME et C. THÉVENOT

I. — Introduction

Chez le pommier, la dormance embryonnaire des graines n'est qu'une dormance partielle qui se lève progressivement par un traitement des graines humides à une température relativement basse (4 °C par exemple). Les embryons sont souvent capables de germer (*) à 18 ou 20 °C sans traitement préalable par le froid humide ou après un traitement insuffisant, mais ils donnent naissance à des plantules anormales souvent qualifiées de « naines », et à croissance paresseuse. Les anomalies morphologiques de ces plantules reflètent l'intensité de la dormance des embryons dont elles sont issues.

Un embryon dormant, ensemencé sur de l'eau distillée, à plat sur un cotylédon, dans des conditions thermiques normalement favorables à sa germination, ne germe pas immédiatement. Le cotylédon qui est appliqué sur le milieu de culture grandit et verdit si l'essai de germination a lieu à la lumière. Le cotylédon qui n'a aucun contact avec l'eau ne semble pas évoluer ; il ne grandit pas et reste blanc (CÔME, 1967). Cette différence entre les deux cotylédons persiste d'ailleurs longtemps. On l'observe encore après deux mois quand la plantule, bien que croissant lentement, est capable de se développer. Miss FLEMION (1931) a fait cette même observation chez le *Sorbus aucuparia* et pense que les embryons dormants s'imbibent mal et que l'eau circule mal d'un cotylédon à l'autre. Cet auteur signale cependant que la dormance embryonnaire ne peut s'expliquer par ce seul phénomène. En fait, le rôle des cotylédons dans le maintien de la dormance est beaucoup plus complexe.

(*) Nous considérons qu'un embryon est germé quand sa radicule s'est visiblement allongée.

Les travaux de Mlles BULARD et MONIN (1960 a et b, 1963) sur les embryons dormants d'*Evonymus europaeus* et de *Fraxinus excelsior* montrent que les cotylédons jouent un rôle dans la dormance embryonnaire. Cette dormance est très accusée lorsque les embryons sont imbibés par contact des cotylédons avec le milieu de culture alors que la germination des mêmes embryons est possible si les cotylédons sont supprimés ou s'ils n'ont aucun contact avec le milieu de culture. Ces auteurs pensent que des inhibiteurs sont produits lors de l'imbibition directe des cotylédons. Quelques travaux corroborent cette hypothèse. Chez le pêcher, l'ablation des cotylédons entraîne une croissance normale des embryons non stratifiés (FLEMION, 1956) et l'addition d'extraits d'embryons non stratifiés au milieu de culture tend à induire une croissance naine des plantules (FLEMION et PROBER, 1960). De multiples expériences d'excisions des cotylédons et d'ensemencement des embryons debout sur les cotylédons ou sur la radicule, faites avec le pommier, confirment en partie les résultats précédents mais montrent que les cotylédons interviennent d'une façon très complexe dans la dormance. Il est impossible d'interpréter complètement les résultats expérimentaux en faisant intervenir uniquement des inhibiteurs ou des promoteurs de germination localisés dans les cotylédons (CÔME, 1967).

Nous avons cherché à préciser le rôle joué par les cotylédons dans la dormance des embryons de pommier. Ce problème a été abordé du point de vue de l'imbibition des cotylédons d'embryons plus ou moins dormants, en relation avec l'intensité respiratoire de ces cotylédons.

Les embryons de deux variétés de pommier ont été utilisés : Golden Delicious et Reinette du Mans. Les fruits sont récoltés à la date normale, le 5 octobre 1967 pour la variété Golden Delicious et le 26 octobre 1967 pour la variété Reinette du Mans. Dès leur récolte, les pommes Golden Delicious sont placées à 0 °C et les pommes Reinette du Mans à 4 °C. Dans ces conditions, la dormance des embryons que renferment ces fruits, très intense lors de la récolte, se lève progressivement (CÔME, 1962 et 1967).

Toutes les mesures d'aptitude à la germination, d'imbibition et d'intensité respiratoire ont lieu à 20 °C. Les essais d'imbibition et de germination sont effectués en boîtes de Pétri, sur du coton humide, à l'obscurité. Les embryons dénudés sont placés à plat sur le coton humide, un seul cotylédon reposant sur ce coton. Pour la facilité de l'exposé, nous appellerons « *cotylédon inférieur* » le cotylédon qui est au contact direct du milieu de culture et « *cotylédon supérieur* » celui qui n'a aucun contact avec ce milieu.

Les résultats obtenus étant identiques avec les deux variétés, nous ne développerons que ceux fournis par la variété Golden Delicious pour laquelle l'expérimentation a porté sur trois types d'embryons :

— des embryons isolés dès la récolte des fruits ; nous les appellerons « *embryons très dormants* » ;

— des embryons prélevés dans des fruits qui sont restés 25 jours à 0°C. Ils sont moins dormants que les précédents. Nous parlerons « *d'embryons dormants* » ;

— des embryons traités par le froid au sein de leurs fruits pendant 116 jours. Ce sont des « *embryons non dormants* ».

II. — Imbibition des cotylédons

Les embryons sont mis à imbiber dès qu'ils sont isolés des fruits. Périodiquement, 10 embryons sont prélevés et essuyés avec du papier Joseph. Leurs cotylédons sont alors détachés de l'axe de l'embryon. Les 10 cotylédons supérieurs sont regroupés et pesés, de même que les 10 cotylédons inférieurs. Leur teneur en eau est déterminée par pesée après séjour à l'étuve à 105 °C jusqu'à ce que leur poids reste constant.

La teneur en eau des cotylédons est rapportée à 10 cotylédons ou à 1 gramme de matière sèche. Les résultats obtenus étant comparables dans les deux cas, nous pouvons choisir l'une ou l'autre forme d'expression.

A — *Embryons non dormants* (fig. 1 a) :

Les cotylédons renferment déjà une quantité d'eau appréciable au sein des fruits (de l'ordre de 45 % de la matière sèche). En outre, il est bien évident que, dans les fruits, les deux cotylédons sont également imbibés.

Les deux cotylédons s'imbibent progressivement quand ils sont placés sur du coton humide, mais *le cotylédon inférieur s'imbibe plus que le cotylédon supérieur*. Ce résultat paraît normal puisque seul le cotylédon inférieur est au contact direct de l'eau. L'imbibition des deux cotylédons se poursuit jusqu'à ce que l'embryon germe. Dans nos conditions expérimentales (20 °C), presque tous les embryons sont germés après 4 jours (fig. 2).

Nos mesures portent uniquement sur les cotylédons des embryons qui, le jour du prélèvement, n'ont pas encore germé.

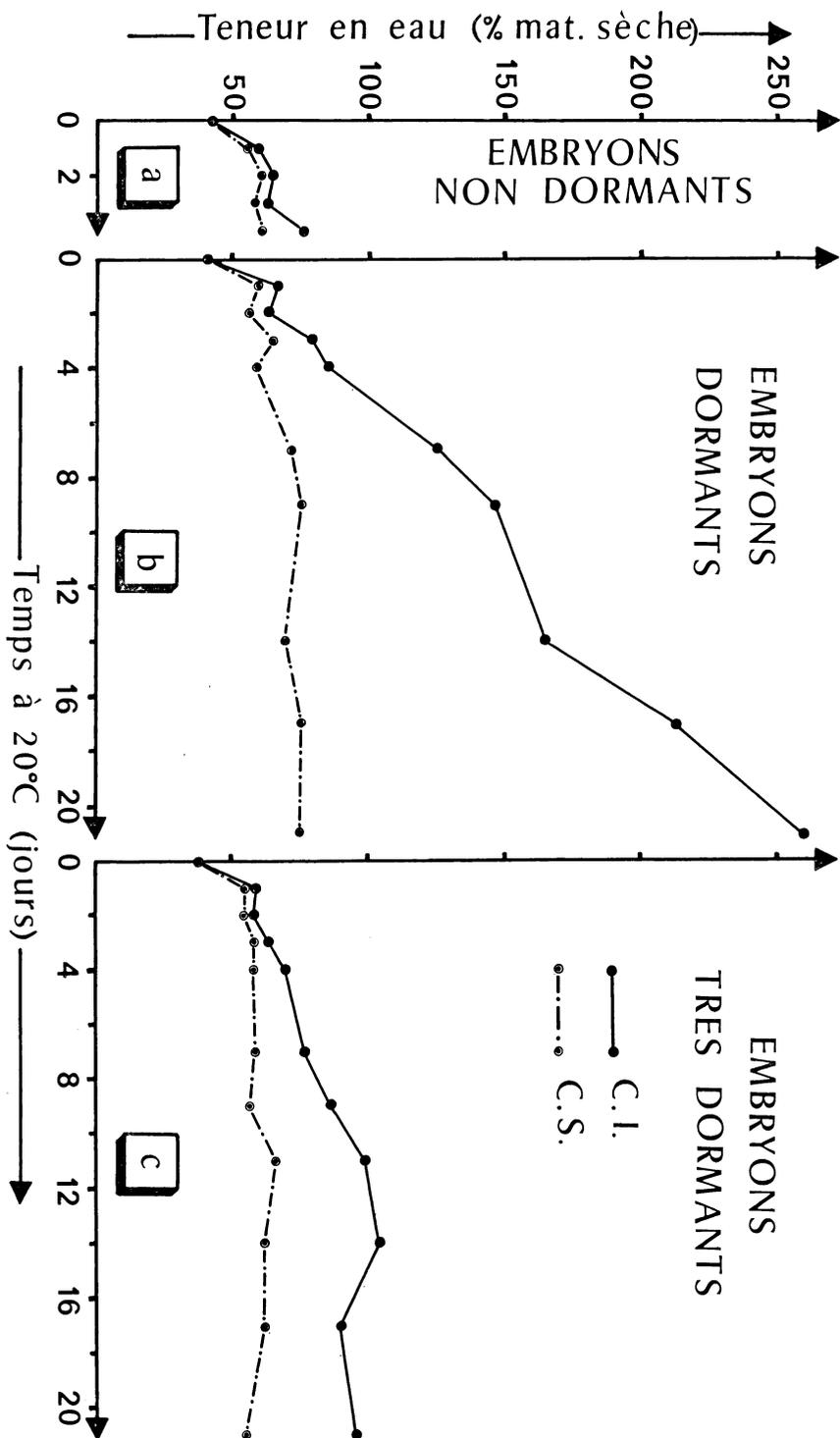


Fig. 1

Courbes d'imbibition, à 20°C, du cotylédon inférieur (C.I.) et du cotylédon supérieur (C.S.) des embryons non dormants, dormants et très dormants.

B — *Embryons dormants* (fig. 1b) *et très dormants* (fig. 1c) :

Il est remarquable que, quelle que soit la date de prélèvement des embryons dans les fruits (embryons non dormants, dormants ou très dormants), le degré d'imbibition de leurs cotylédons est le même.

Le cotylédon supérieur s'imbibe encore moins bien que le cotylédon inférieur. *Ces cotylédons s'imbibent de la même façon que ceux des embryons non dormants.* Mais, alors qu'après quelques jours d'imbibition les embryons non dormants sont germés, les embryons dormants et très dormants ne germent pas (fig. 2). Quelques embryons dormants peuvent toutefois germer après 6 jours à 20 °C, en donnant naissance à des plantules anormales.

Quand le cotylédon supérieur a atteint un degré d'imbibition voisin de celui du cotylédon supérieur des embryons non dormants, il ne s'imbibe pratiquement plus. Il atteint donc un maximum d'imbibition après quelques jours. Ce maximum est légèrement plus élevé chez les embryons dormants que chez les embryons très dormants.

Le cotylédon inférieur a un comportement très différent. Il continue de s'imbiber très longtemps sans atteindre de maximum. Ce phénomène est d'ailleurs plus intense chez les embryons dormants que chez les embryons très dormants. Après 30 jours d'imbibition, le cotylédon inférieur des embryons dormants s'imbibe encore. Sa teneur en eau au trentième jour est voisine de 380 % de la matière sèche. L'expérience n'a pas été poursuivie plus longtemps parce que nous ne disposions plus d'embryons, mais avec des embryons de la variété Reinette du Mans traités à 4 °C pendant 26 jours, cette augmentation du degré d'imbibition du cotylédon inférieur a été observée pendant 60 jours ; sa teneur en eau était alors de 370 % de la matière sèche.

Pendant les 2 premiers jours, le cotylédon supérieur s'imbibe presque aussi bien que le cotylédon inférieur. Ce n'est que plus tard que la différence d'imbibition des deux cotylédons devient très sensible.

C — *Conclusion* :

Les embryons de pommier traités par le froid au sein de leurs fruits ne s'imbibent pas au cours de ce traitement. La levée de dormance embryonnaire n'est donc pas liée à une imbibition accrue des embryons. Comme STONE (1957) et SIMAK et GUSTAFSSON (1957 et

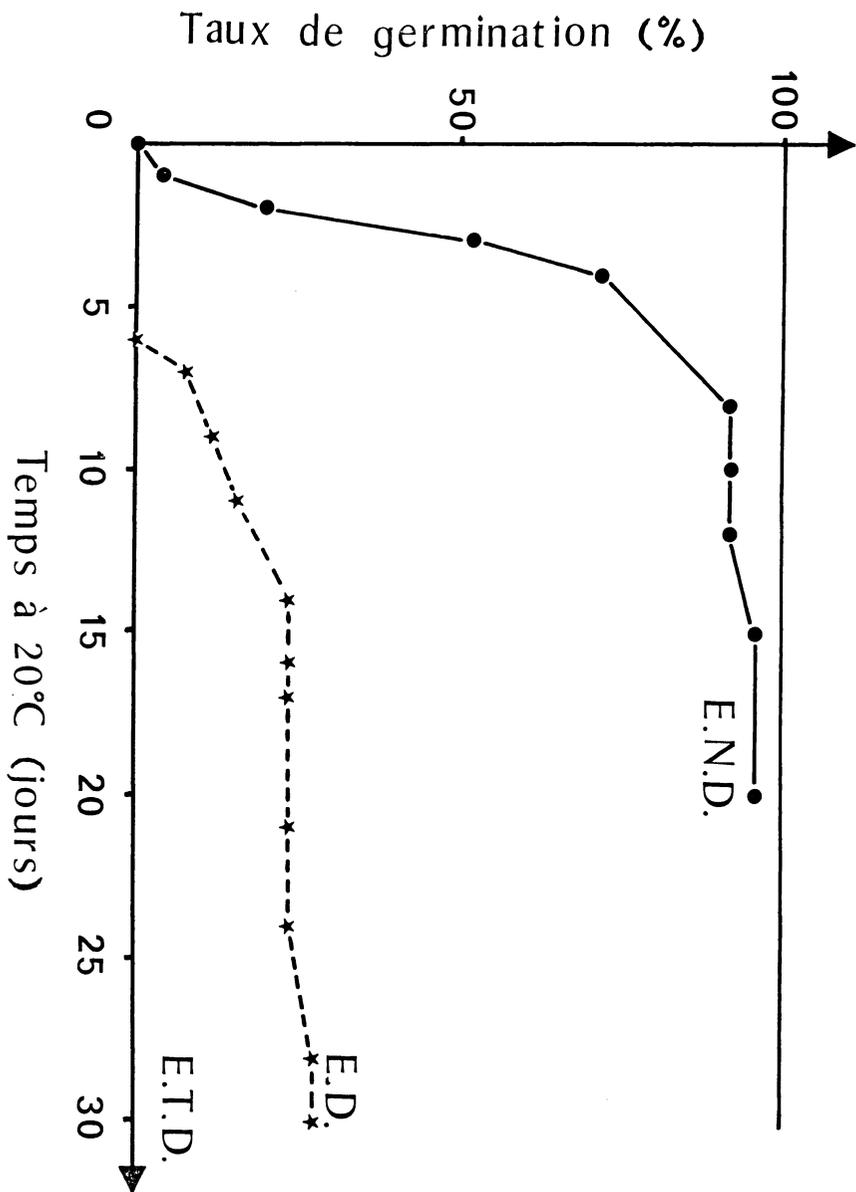


Fig. 2

Courbes de germination, à 20 °C, des embryons non dormants (*E.N.D.*), dormants (*E.D.*) et très dormants (*E.T.D.*); ces derniers ne germent pas du tout.

1959), nous constatons que la quantité d'eau d'imbibition exigée par la post-maturation des graines est inférieure à celle qui est nécessaire à la germination.

Le fait que les deux cotylédons des embryons incapables de germer s'imbibent de la même façon que ceux des embryons qui germent

bien, pendant tout le temps nécessaire à la germination de ces derniers, prouve que *la non-germination des embryons dormants ne réside pas dans une mauvaise imbibition de ceux-ci*. Les embryons dormants atteignent même un degré d'imbibition bien supérieur à celui qui permet normalement la germination. Ce phénomène est le fait du cotylédon inférieur et non du cotylédon supérieur.

Il est d'ailleurs remarquable que la différence d'imbibition des deux cotylédons des embryons dormants se manifeste très longtemps. Chez les plantules anormales qui se développent lentement à partir d'embryons dormants et dont le cotylédon supérieur reste blanc, ce dernier est toujours beaucoup moins riche en eau que l'autre. 21 jours après l'ensemencement des embryons, ces plantules ont 2 à 3 centimètres de long. La teneur en eau du cotylédon qui était au contact de l'eau et celle du cotylédon qui n'avait pas de contact avec cette eau est respectivement de 260 % et 108 % de la matière sèche.

S'il est exact que l'eau circule mal du cotylédon inférieur au cotylédon supérieur, il est bien évident que ce n'est pas cette mauvaise circulation d'eau d'un cotylédon à l'autre qui peut seule expliquer la non-germination d'un embryon dormant.

Nous avons alors cherché à préciser comment se fait l'imbibition du cotylédon supérieur à partir du cotylédon inférieur. Se fait-elle par l'intermédiaire de l'axe embryonnaire ou par contact entre les deux cotylédons ? Cette expérimentation nous a permis de constater qu'en fait chacun des deux cotylédons a une influence sur l'imbibition de l'autre.

III. — Influence réciproque des cotylédons sur leur imbibition

La même étude que précédemment a été conduite avec des embryons de même origine entre les deux cotylédons desquels une mince feuille souple de polyéthylène a été introduite. Cette feuille de plastique a pour but de supprimer tout contact direct entre les deux cotylédons et, par suite, d'éliminer l'imbibition éventuelle du cotylédon supérieur par contact avec le cotylédon inférieur. Les conséquences de la présence de cette feuille de plastique varient selon que l'on s'adresse aux embryons non dormants ou aux embryons plus ou moins dormants.

A — *Embryons non dormants* (fig. 3a) :

La présence de la feuille de plastique entre les deux cotylédons réduit l'imbibition du cotylédon supérieur mais ne modifie pratique-

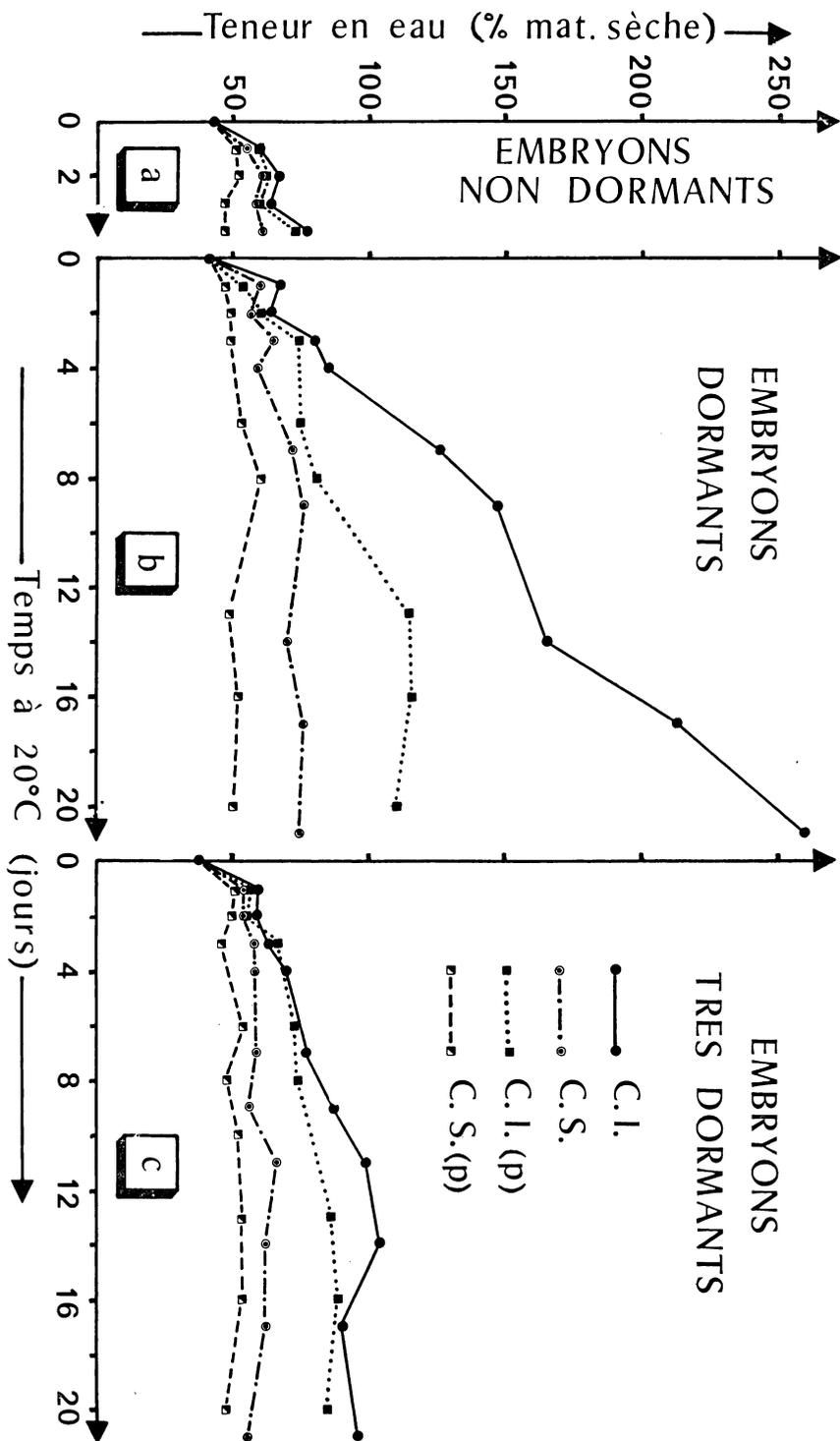


Fig. 3

Comparaison des courbes d'imbibition, à 20°C, des cotylédons inférieur et supérieur des embryons non dormants, dormants et très dormants, munis ou non d'une feuille de plastique entre leurs cotylédons.

C.I. et C.S. : respectivement *cotylédon inférieur* et *cotylédon supérieur* non séparés par une feuille de plastique.

C.I. (p) et C.S. (p) : respectivement *cotylédon inférieur* et *cotylédon supérieur* séparés par une feuille de plastique.

ment pas celle du cotylédon inférieur. En outre, elle n'influence ni la vitesse ni la capacité de germination des embryons (fig. 4).

B — *Embryons dormants* (fig. 3b) *et très dormants* (fig. 3c) :

Comme chez les embryons non dormants, la feuille de plastique gêne l'imbibition du cotylédon supérieur, mais *elle gêne aussi l'imbibition du cotylédon inférieur*, surtout lorsque les embryons ne sont pas très dormants. On constate en outre que le cotylédon inférieur des embryons munis de plastique grandit et verdit moins vite que celui des embryons ensemencés normalement.

Alors que la feuille de plastique introduite entre les cotylédons ne modifie en rien la germination des embryons non dormants, elle aggrave l'état de dormance des embryons dormants. En effet, aucun embryon dormant n'est plus capable de germer dans ces conditions (fig. 4). Ils perdent même la faculté de germer si la feuille de plastique est retirée après 30 jours.

C — *Conclusions* :

Dans tous les cas, lorsqu'on empêche tout contact entre les deux cotylédons, le cotylédon supérieur s'imbibe moins bien. *L'imbibition du cotylédon supérieur se fait donc en partie par contact avec le cotylédon inférieur*. On conçoit alors que l'introduction d'une feuille de plastique entre les cotylédons réduise l'imbibition du cotylédon supérieur, mais on conçoit mal comment cette feuille de plastique peut entraîner une moins bonne imbibition du cotylédon inférieur des embryons dormants. Il faut supposer que la moindre imbibition du cotylédon supérieur a une action défavorable sur l'imbibition du cotylédon inférieur. Tout se passe comme si, chez les embryons dormants, la moindre imbibition de l'un des cotylédons réduit celle de l'autre, mais aucune hypothèse ne peut être émise actuellement pour expliquer ce phénomène.

Il ne semble pas que ce soit la réduction de l'imbibition du cotylédon supérieur, provoquée par le fait que les deux cotylédons n'ont aucun contact entre eux, qui soit la cause directe de l'aggravation de l'état de dormance des embryons dormants. En effet, dans les mêmes conditions, le cotylédon supérieur des embryons non dormants s'imbibe également moins bien et cependant la germination de ces embryons n'est pas affectée.

Nous avons alors recherché s'il existe un lien entre l'intensité respiratoire et le degré d'imbibition des embryons et de leurs cotylédons.

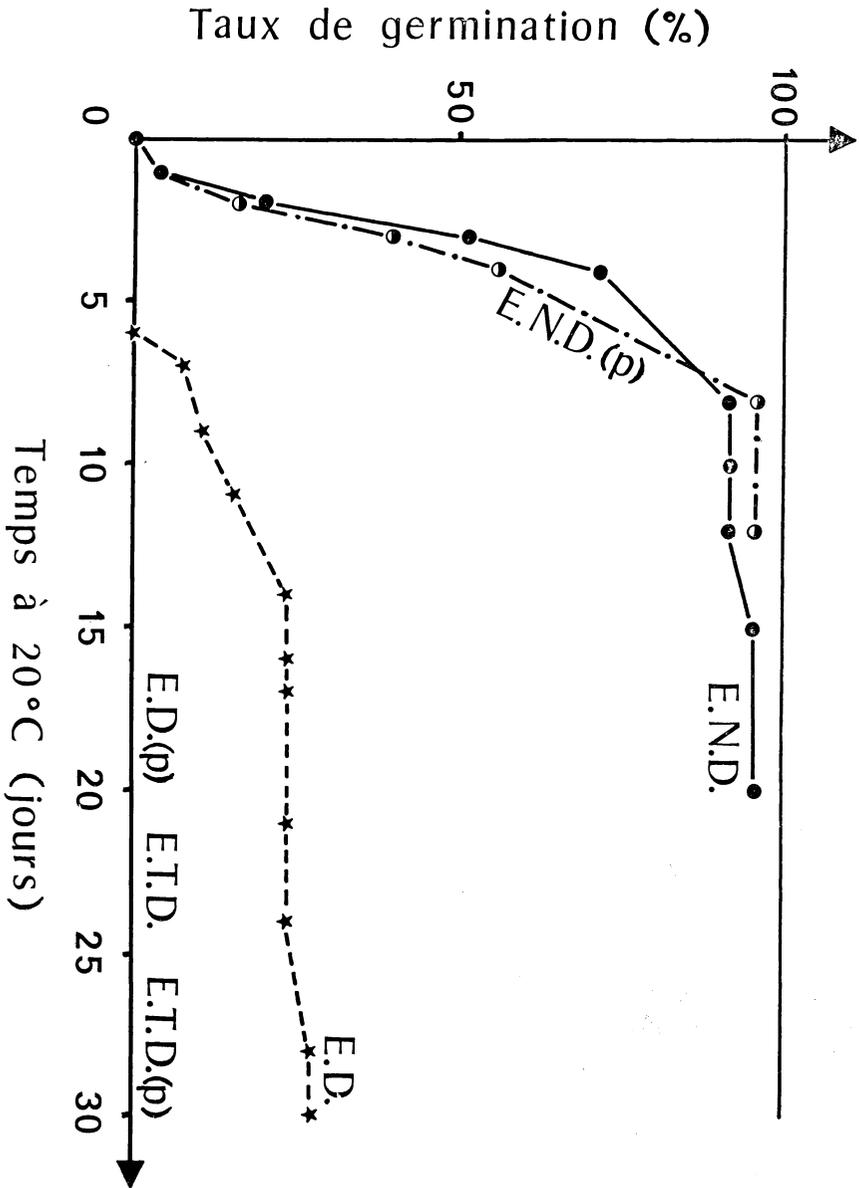


Fig. 4

Comparaison des courbes de germination, à 20°C, des embryons munis ou non d'une feuille de plastique entre leurs cotylédons.

E.N.D., *E.D.* et *E.T.D.* : respectivement *embryons non dormants*, *embryons dormants* et *embryons très dormants*, sans feuille de plastique entre leurs cotylédons.

E.N.D. (p), *E.D. (p)* et *E.T.D. (p)* : respectivement *embryons non dormants*, *embryons dormants* et *embryons très dormants* munis d'une feuille de plastique entre leurs cotylédons.

IV. — Relation entre l'intensité respiratoire et l'imbibition des embryons

A — *Protocole expérimental :*

Les mesures d'intensité respiratoire sont faites à l'appareil de Warburg et portent sur les cotylédons inférieurs, les cotylédons supérieurs et les embryons complets mis à imbiber comme précédemment, avec ou sans feuille de plastique entre les cotylédons.

Chaque fiole de Warburg renferme 15 embryons ou 30 cotylédons supérieurs ou inférieurs isolés, 0,2 ml de potasse à 20 % dans le réservoir central et 0,5 ml d'eau dans le bras latéral pour que les organes étudiés conservent leur état d'imbibition au cours des mesures qui durent 3 heures.

Quelques mesures ont également porté sur les axes embryonnaires isolés.

Les résultats sont rapportés à 10 organes.

B — *Résultats :*

Dans nos conditions expérimentales, l'intensité respiratoire de chacun des types d'organes reste constante pendant toute la durée des mesures (fig. 5a).

Comme STALFELT (1926), nous constatons que les cotylédons participent pour une très grande part à l'activité respiratoire de l'embryon (fig. 5a). L'intensité respiratoire de l'axe embryonnaire est presque négligeable. La blessure occasionnée par la séparation des cotylédons de l'axe embryonnaire n'a pas d'effet sensible sur l'intensité respiratoire de ces organes ; en effet, la somme des intensités respiratoires du cotylédon inférieur et du cotylédon supérieur est sensiblement égale à l'intensité respiratoire de l'embryon intact (fig. 5b).

Les embryons non dormants (fig. 6a) voient leur intensité respiratoire augmenter rapidement au cours de leur imbibition, jusqu'à ce qu'ils germent.

L'intensité respiratoire des embryons dormants (fig. 6b) augmente également pendant les premiers jours de l'imbibition, mais plus lentement que celle des embryons non dormants. Elle diminue ensuite alors que les embryons ne germent pas.

Les embryons dormants et les embryons non dormants ont la même intensité respiratoire à leur sortie des fruits. Les cotylédons inférieurs des embryons dormants (fig. 6c) ont une intensité respira-

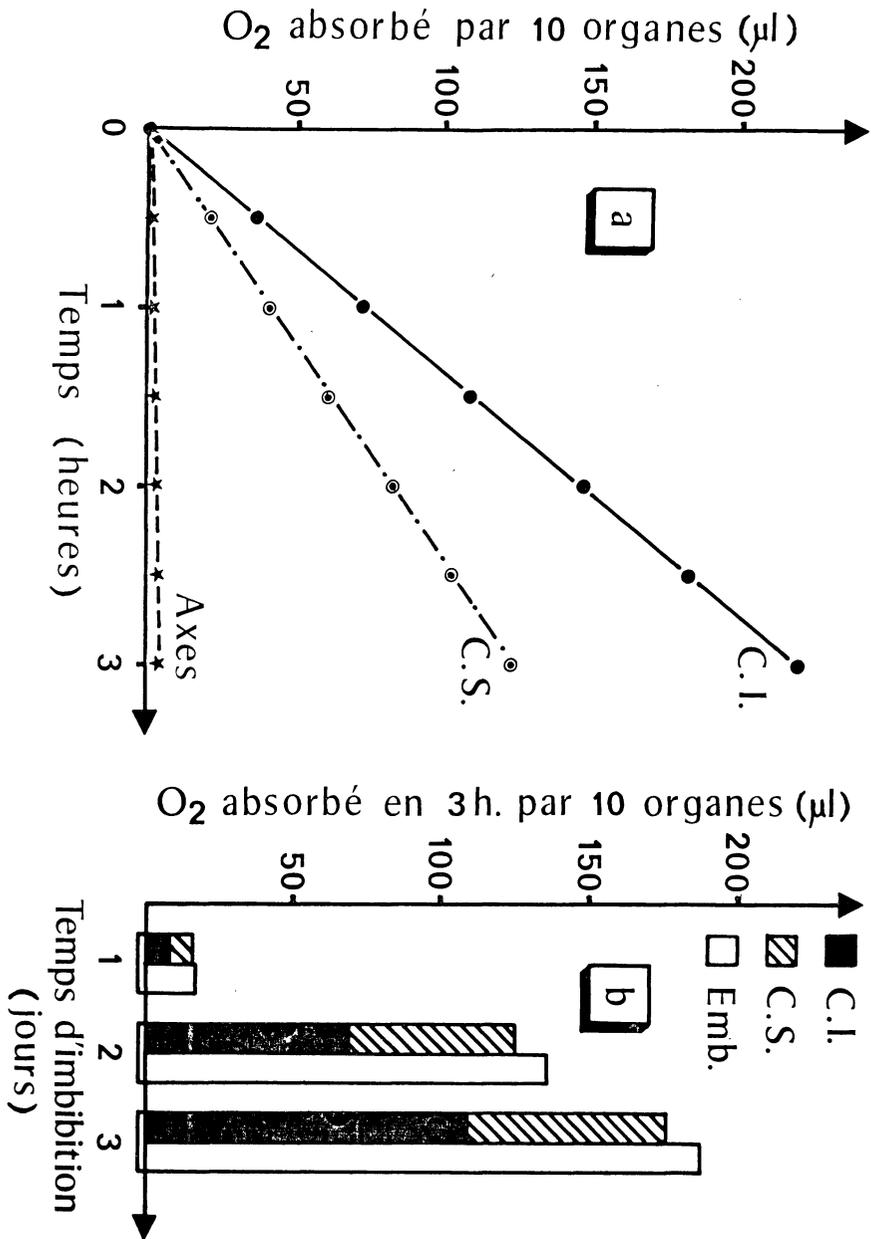


Fig. 5

Intensité respiratoire des divers organes constitutifs des embryons dormants.

Graphique a : Variation, en fonction du temps, de la quantité d'oxygène absorbée, à 20 °C, par 10 axes embryonnaires (*Axes*), 10 cotylédons inférieurs (*C.I.*) et 10 cotylédons supérieurs (*C.S.*) d'embryons dormants mis à imbiber à 20 °C pendant 5 jours.

Graphique b : Comparaison de l'intensité respiratoire des embryons dormants complets (*Emb.*) et de la somme des intensités respiratoires de leur cotylédon inférieur (*C.I.*) et de leur cotylédon supérieur (*C.S.*) après 1, 2 et 3 jours d'imbibition à 20 °C.

toire nettement supérieure à celle des cotylédons supérieurs (fig. 6d). On note encore une augmentation de l'intensité respiratoire des cotylédons pendant les premiers jours d'imbibition puis une diminution de celle-ci, plus accentuée pour les cotylédons supérieurs que pour les cotylédons inférieurs.

Dans tous les cas, la présence d'une feuille de plastique entre les cotylédons, avant la mesure, réduit très nettement l'intensité respiratoire des embryons dormants et de leurs cotylédons, mais ne modifie pas l'allure des courbes.

C — Conclusion :

Quand un embryon dormant ou non dormant est mis à imbiber dans des conditions normales, son intensité respiratoire augmente parallèlement à sa teneur en eau. Cependant, l'intensité respiratoire des embryons non dormants augmente plus vite que celle des embryons dormants bien que tous les embryons s'imbibent de la même façon pendant les premiers jours. Il ne semble donc pas qu'il y ait un lien évident entre l'intensité respiratoire et le degré d'imbibition des embryons.

Le cotylédon inférieur qui s'imbibe bien a une intensité respiratoire supérieure à celle du cotylédon supérieur qui s'imbibe mal. Il semble donc que plus un cotylédon est imbibé, plus son intensité respiratoire est élevée. Cette idée se trouve d'ailleurs renforcée par le fait que la présence d'une feuille de plastique entre les cotylédons réduit simultanément le degré d'imbibition et l'intensité respiratoire de ces cotylédons. Cependant, bien que, chez un embryon dormant, la teneur en eau du cotylédon supérieur atteigne assez vite un maximum et que celle du cotylédon inférieur continue d'augmenter très longtemps, leur intensité respiratoire diminue après quelques jours.

Il n'est donc pas possible d'affirmer qu'il y a une relation entre l'état d'imbibition et l'intensité respiratoire d'un embryon ou de ses cotylédons.

Fig. 6

Variation de l'intensité respiratoire, à 20 °C, des embryons et de leurs cotylédons au cours de leur imbibition à 20 °C.

Courbes s.p. : embryons sans feuille de plastique entre leurs cotylédons.

Courbes p. : embryons munis d'une feuille de plastique entre leurs cotylédons.

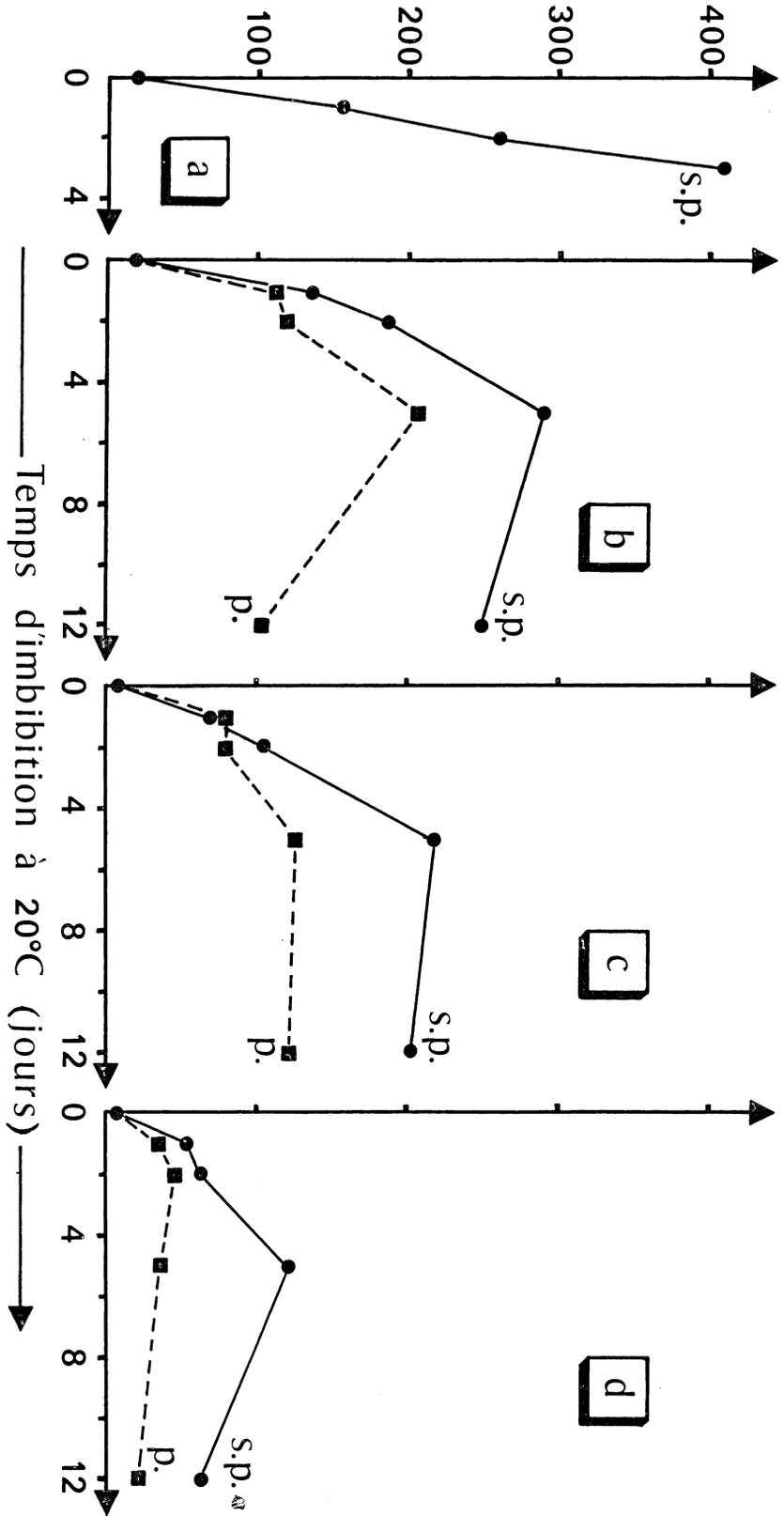
Graphique a : embryons non dormants complets.

Graphique b : embryons dormants complets.

Graphique c : cotylédons inférieurs des embryons dormants.

Graphique d : cotylédons supérieurs des embryons dormants.

O₂ absorbé en 3 h. par 10 organes (μl)



V. — Conclusions générales

Lorsqu'un embryon est mis à imbiber à 20 °C dans des conditions normales de germination, un seul cotylédon reposant sur le milieu de culture, ce cotylédon s'imbibe toujours plus que l'autre quel que soit l'état de dormance de l'embryon.

Il est exact que l'eau circule mal d'un cotylédon à l'autre, mais ce phénomène n'est pas spécifique des embryons dormants. On l'observe également chez les embryons non dormants. En outre, le cotylédon « supérieur » s'imbibe en partie par contact avec le cotylédon « inférieur ».

La dormance embryonnaire ne peut pas s'expliquer par une mauvaise imbibition des embryons puisque, pendant les quelques jours qui sont nécessaires à la germination des embryons non dormants, tous les embryons s'imbibent de la même façon, quel que soit leur état de dormance. Bien que les cotylédons jouent un rôle important dans le maintien de la dormance, ce n'est donc pas leur mauvaise imbibition présumée qui en est responsable.

La levée de dormance des embryons au cours de leur traitement par le froid au sein des fruits n'est liée ni à un accroissement de leur état d'imbibition ni à une augmentation de leur activité respiratoire pendant le traitement.

Au cours de leur imbibition, les embryons non dormants ont une intensité respiratoire supérieure à celle des embryons dormants bien qu'ils ne soient pas plus imbibés. En fait, *il n'y a pas de lien direct entre l'intensité respiratoire d'un embryon et sa faculté d'imbibition.*

Nous savons maintenant que le fait qu'un embryon dormant mis au germe à 20 °C, ait une activité respiratoire inférieure à celle d'un embryon qui germe bien n'est pas lié à une moindre imbibition de cet embryon. La cause de cette moins grande activité respiratoire d'un embryon dormant nous paraît donc encore mystérieuse.

Nous espérons que les travaux en cours dans notre laboratoire nous apporteront quelques précisions dans ce domaine.

Laboratoire de Biologie Végétale
4 ter, Route des Gardes, 92 - Meudon

et

Laboratoire de Physiologie Végétale Appliquée
La Sorbonne - Paris (5^e)

RESUME

Lorsqu'un embryon dormant est ensemencé à plat sur un cotylédon, seul le cotylédon qui se trouve appliqué sur le milieu de culture (*cotylédon inférieur*) grandit et verdit. L'autre (*cotylédon supérieur*) ne semble pas évoluer.

Une étude détaillée de l'imbibition et de l'intensité respiratoire de chacun de ces cotylédons, conduite sur des embryons plus ou moins dormants, a fourni les résultats suivants :

1°) Le cotylédon inférieur s'imbibe toujours mieux que le cotylédon supérieur.

2°) Pendant les quelques jours qui sont nécessaires à la germination normale des embryons non dormants, les embryons dormants ou non dormants s'imbibent de la même façon. Contrairement à ce qu'on pense généralement, la non-germination des embryons dormants ne réside donc pas dans une mauvaise imbibition de ceux-ci. Les embryons dormants atteignent même un degré d'imbibition bien supérieur à celui qui permet normalement la germination.

3°) Le cotylédon supérieur s'imbibe en partie par contact avec le cotylédon inférieur.

4°) Chez un embryon dormant, une moindre imbibition de l'un des cotylédons réduit celle de l'autre, mais aucune hypothèse ne peut être émise pour expliquer ce phénomène.

5°) Il n'y a pas toujours une relation entre l'état d'imbibition et l'intensité respiratoire d'un embryon ou de ses cotylédons.

6°) La levée de dormance des embryons au cours de leur traitement par le froid au sein des fruits n'est liée ni à un accroissement de leur degré d'imbibition ni à une augmentation de leur activité respiratoire pendant ce traitement.

BIBLIOGRAPHIE

- BULARD C. et MONIN J. (1960 a). — Action de l'acide gibbéréllique sur des embryons dormants d'*Evonymus europaeus* cultivés *in vitro*. *C.R. Acad. Sci.*, **250**, 2922-2924.
- BULARD C. et MONIN J. (1960 b). — Graines et embryons dormants d'*Evonymus europaeus* : Différentes modalités dans l'éveil de leur dormance par l'acide gibbéréllique. *C.R. Acad. Sci.*, **250**, 4197-4199.
- BULARD C. et MONIN J. (1963). — Etude du comportement d'embryons de *Fraxinus excelsior* L. prélevés dans des graines dormantes et cultivés *in vitro*. *Phyton*, **20**, 2, 115-125.
- CÔME D. (1962). — Germination des pépins de pommes conservées à diverses températures. *XVI th. Intern. Horticult. Cong.* (Bruxelles), vol. III, 11-17.
- CÔME D. (1967). — L'inhibition de germination des graines de pommier (*Pirus Malus* L.) non dormantes. Rôle possible des phénols tégumentaires. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, **VIII**, 371-478.
- FLEMION F. (1931). — After-ripening, germination and vitality of seeds of *Sorbus aucuparia* L. *Contr. Boyce Thompson Inst.*, **3**, 413-439.
- FLEMION F. (1956). — Effects of temperature, light and nutrients on physiological dwarfing in peach seedlings. *Plant Physiol.*, **31**, suppl. iii.

- FLEMION F. et PROBER P.L. (1960). — Production of peach seedlings from unchilled seeds. I. Effect of nutrients in the absence of cotyledonary tissue. *Contr. Boyce Thompson Inst.*, **20**, 409-419.
- SIMAK M. et GUSTAFSSON A. (1965). — Experimentell förbättring av de nordänska tallfröats. *Skogen*, **44**, 490-493.
- SIMAK M. et GUSTAFSSON A. (1959). — Röntgenanalys och det nordänska tallfröets kvalitetsförbättring. *Svenska skogsvårdsfören. Tidskr.*, **57**, 475-486.
- STALFELT M.G. (1926). — Die « grosse Periode » der Sauerstoffaufnahme. *Biol. Zbl.*, **46**, 1-11.
- STONE E.C. (1957). — Embryo dormancy of *Pinus jeffreyi* Murr. as affected by temperature, water uptake, stratification, and seed coat. *Plant. Physiol.*, **32**, 93-99.

LA MÉTHODE DES « TRANSECTS » DANS L'ÉTUDE DE LA VÉGÉTATION LITTORALE

par

J.J. CORRE

I. Introduction

Le milieu littoral se caractérise par une grande hétérogénéité de sol et de conditions hydriques. La végétation la traduit en décrivant des zonations plus ou moins complexes. Leur étude se fait habituellement au moyen de relevés que l'on ordonne le long d'une coupe de terrain. Chaque groupement est défini et ses limites sont fixées sur un schéma. On obtient ainsi une vue synthétique de la succession. Cette méthode implique, pour chaque relevé, le choix d'une surface homogène. Il est parfois difficile de la délimiter, soit parce que la composition floristique varie de façon continue, soit parce que les zonations sont trop peu étendues. De plus, par ce procédé, on ne peut pas discuter les limites des unités floristiques qui sont fixées sur le terrain, à partir de critères où la physionomie joue un trop grand rôle. Enfin, il n'est pas possible d'étudier la répartition des espèces à l'intérieur du groupement, ni les transitions d'un groupement à l'autre.

Afin de pallier ces difficultés, il nous fallait une méthode qui, tout en favorisant au maximum la mise en évidence des corrélations avec le milieu, nous permette d'étudier en continu les modifications du couvert végétal. Pour ces raisons, nous avons choisi la méthode des « transects » de K.W. PARKER (1951-1954), reprise par G. LONG (1957-1958).

II. Principe de la méthode des « transects »

On analyse la végétation le long d'un ruban métallique gradué, tendu entre deux piquets. L'orientation du ruban se fait dans le sens de plus grande variation du milieu (berge d'étang, ligne de plus grande pente d'une dune, etc...). Les espèces interceptées par la ligne sont notées à intervalles réguliers, soit le long de segments de longueur convenable, soit en s'aidant de la bague décrite par

COUPE DE DUNE

Espiguette 4/8/65 - Etude de la végétation

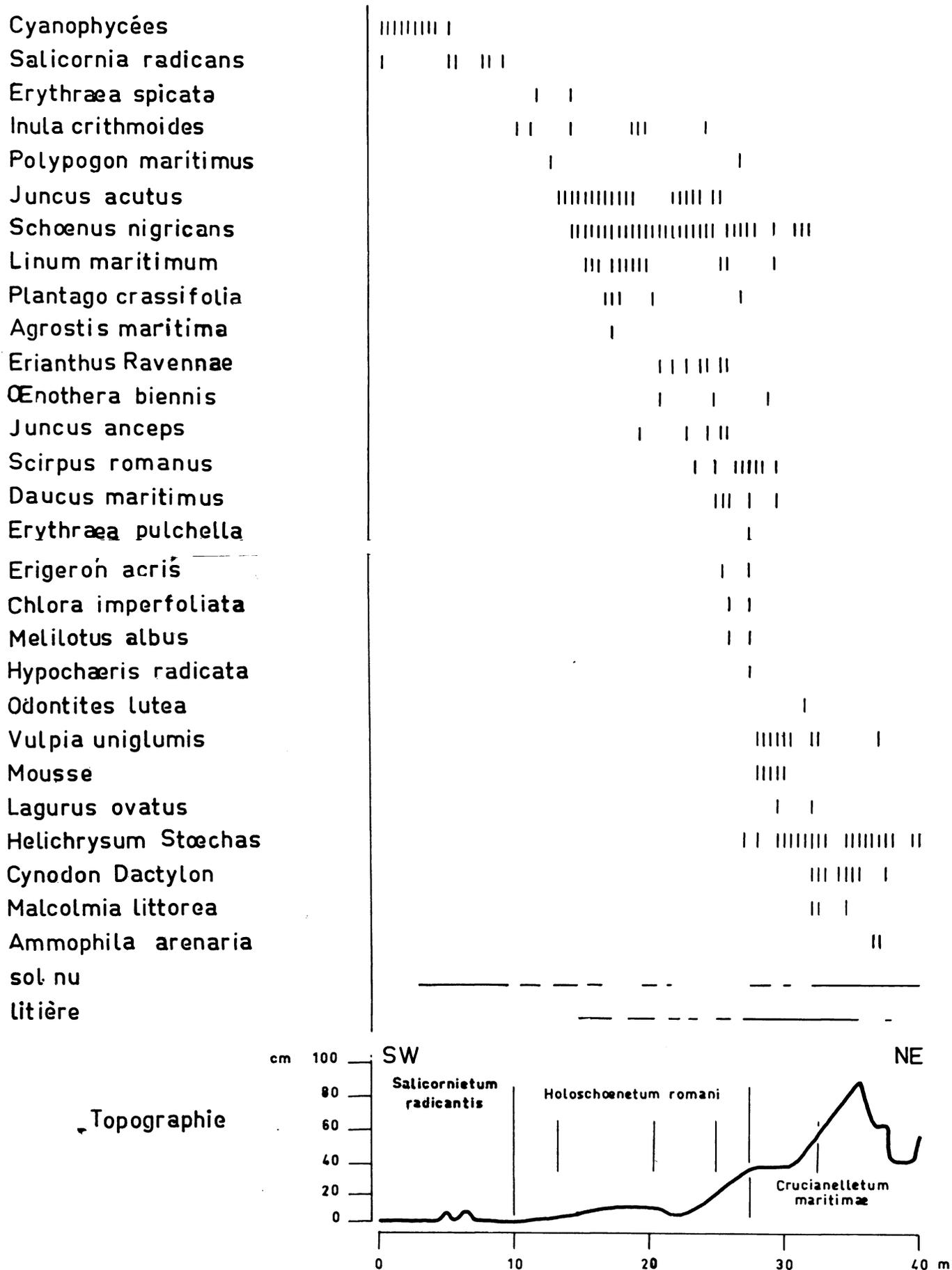


Fig. 1

La ligne souligne la disposition des espèces en groupes successifs. Chaque tiret représente une observation. Les lectures sont faites tous les 50 cm.

COUPE DE DUNE

Espiguette 4/8/65 - Etude du milieu

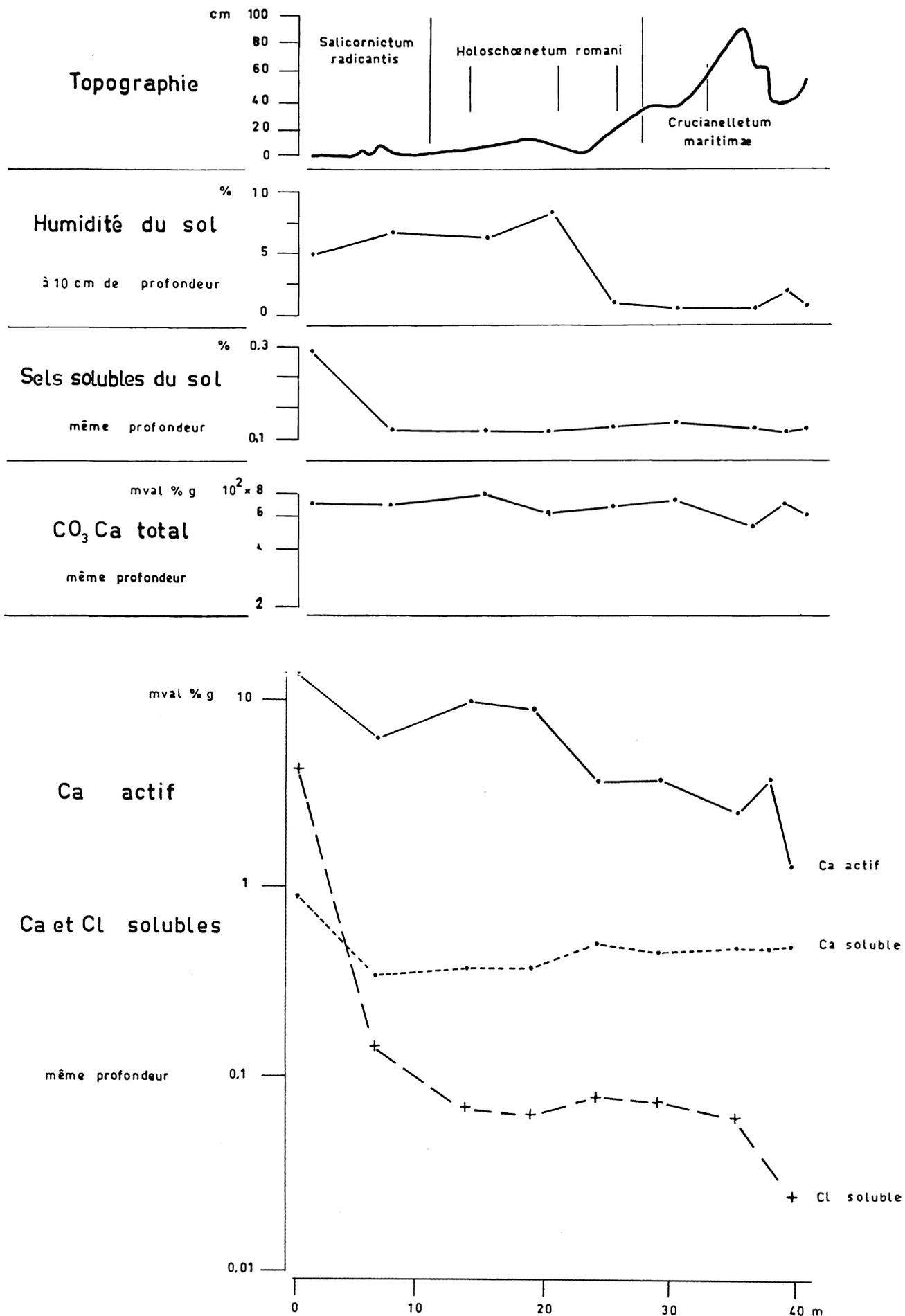


Fig. 2

Les conditions édaphiques changent selon la position topographique. Remarquez la diversité de leurs variations.

COUPE DE DUNE

Espiguette 4/8/65 - Etude du milieu (suite)

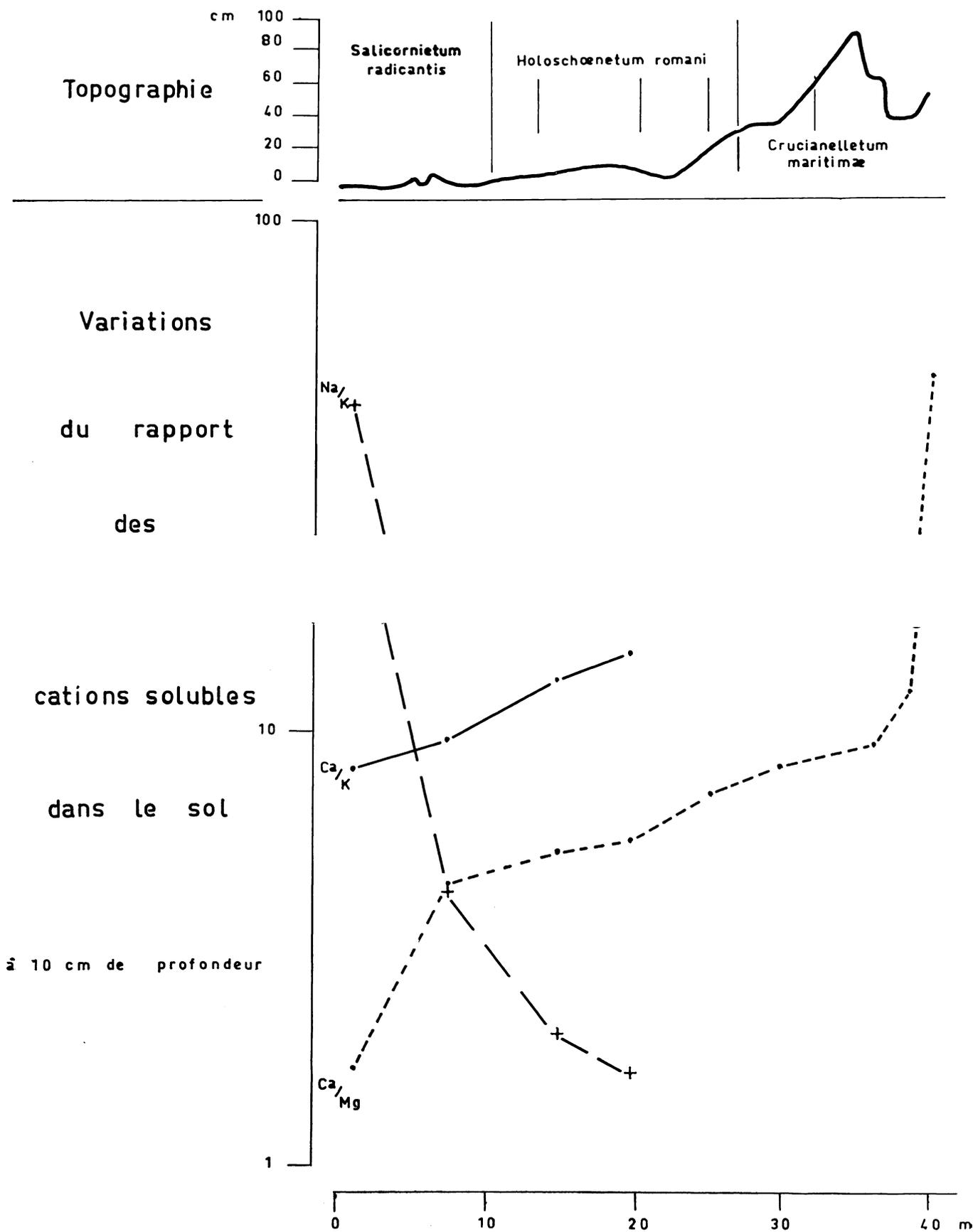


Fig. 3

Les variations de salinité le long de la coupe ne sont pas dues à de simples phénomènes de concentration ou de dilution des solutions du sol. Elles sont sous la dépendance de phénomènes complexes qui se traduisent par une modification des rapports ioniques.

G. LONG. Parallèlement, pour caractériser le milieu, on relève, tout le long de la coupe : la topographie, à l'aide d'un niveau à eau, éventuellement la profondeur de la nappe phréatique, enfin, on prélève des échantillons d'eau et de sol aux fins d'analyse. Les rapports éventuels entre végétation et conditions édaphiques seront mis en évidence en transcrivant toutes les données recueillies sur un même schéma.

Quelques exemples, pris soit sur le lido sableux, soit au bord des étangs saumâtres, nous permettront de montrer l'intérêt de cette méthode.

III. Résultats obtenus

a) ETUDE D'UN SYSTÈME DUNAIRE

Les résultats concernant le lido font l'objet d'un travail publié avec J.A. RIOUX (1969). A titre d'exemple, nous présenterons une coupe effectuée sur la plage de l'Espiguette, dans le Gard. Cette plage est formée de cordons de dunes séparés par des « baisses » (1) salées. Comme le montre une coupe (fig. 1), le contact entre la dune et la « baisse » se traduit par une modification du couvert végétal. Dans la « baisse », nous avons un peuplement clairsemé où dominant *Arthrocnemum glaucum* (Del.) Ung. Stern., non visible sur ce schéma, et *Salicornia radicans* Sm. Nous le rattacherons au *Salicornietum radicans*. Au pied de la dune, la végétation est dominée par *Juncus acutus* L. et *Schoenus nigricans* L. Par sa composition floristique, ce groupement est à ranger dans l'*Holoschoenetum romani*. Enfin, le sommet, avec *Helichrysum Stoechas* D.C., *Cynodon Dactylon* Pers., *Ammophila arenaria* Link. est à rattacher au *Crucianelletum maritima*. L'*Holoschoenetum romani* est ici relativement étendu. Il possède une unité physiologique liée à la dominance de *Juncus acutus* et de *Schoenus nigricans*. A l'intérieur de ce groupement, la ligne nous révèle toutefois une certaine hétérogénéité. Elle s'exprime par une disposition des espèces en groupes successifs répartis au gré de la microtopographie. De la même manière, le *Crucianelletum* apparaît sous plusieurs faciès étagés le long des pentes de la dune.

Ces successions sont sous la dépendance de variations du milieu édaphique. Schématiquement nous distinguerons (fig. 2) :

- la « baisse » humide et salée,
- le pied de la dune humide mais peu salé,
- le sommet sec et peu salé.

(1) *baisse* = dépression dont le remplissage est au moins en partie pluvial.

Une analyse plus détaillée révèle d'autres nuances. Ainsi, le sommet de la dune pauvre en « calcium actif » (1) s'oppose au pied beaucoup plus riche. De même, en allant de la « baisse » au sommet de la dune, les rapports entre les ions dissous changent (fig. 3). Leurs variations sont en relation avec les valeurs de la salinité totale. Cette répartition des milieux est une conséquence de la structure dunaire. En effet, nous savons qu'une dune littorale, bien que sèche en surface, possède, en son sein, un noyau d'eau douce d'origine pluviale, reposant sur la nappe salée. Cette eau, après avoir lessivé le sable, émerge à la base de la dune lui conférant les caractéristiques que nous venons de voir. Ainsi, chacun des milieux que nous avons analysé peut être inclus dans un ensemble structuré que la méthode linéaire nous permet de mettre en évidence. Il sera donc possible de comparer, dans une étude écologique, non plus seulement des milieux pris isolément, mais des ensembles structuraux.

b) ETUDE DE SYSTÈMES LAGUNAIRES

Le long du littoral languedocien, on peut distinguer plusieurs grands types d'étangs. Dans un premier groupe nous rangerons ceux qui sont en communication directe avec la mer ; leur niveau varie peu, mais les sels s'y concentrent durant tout l'été. Dans le deuxième groupe nous réunirons certains bassins fermés, peu profonds, se desséchant en été. Ils sont surtout alimentés par les pluies et de ce fait peu salés. A ces modes de fonctionnement différents se surajoute l'influence d'autres facteurs tels que la topographie. Il s'en suit des conditions édaphiques très variées. Il peut être intéressant de comparer l'agencement des milieux qui en résultent et d'étudier leurs répercussions sur les successions végétales.

L'étang d'Ingril, près de Frontignan, dans l'Hérault, appartient au *premier groupe*. Il est situé juste en arrière du lido et communique avec la mer par des « graus » (2). Sa berge est relativement plate (fig. 4). Toutefois, une ceinture de débris organiques, accumulés lors des hautes eaux, forme un bourrelet d'une vingtaine de centimètres. En arrière, un replat s'étend sur des alluvions limono-sableuses en surface, sableuses en profondeur. Nos analyses de sol portent essentiellement sur l'humidité et la salinité. Les résultats seront exprimés par unité de volume du sol, en raison des variations de densité du substrat, liées à des accumulations de matières organiques.

La coupe a été réalisée à la mi-août alors que les salicornes ont leur plein développement et commencent à fleurir. Nous y retrou-

(1) *calcium actif* = somme du Ca^{++} du calcaire actif et du Ca^{++} des sels solubles.

(2) *grau* = communication entre les étangs et la mer.

BERGE D'ETANG PERMANENT

(Etg d'Ingrit - Coupe du 20/8/65)

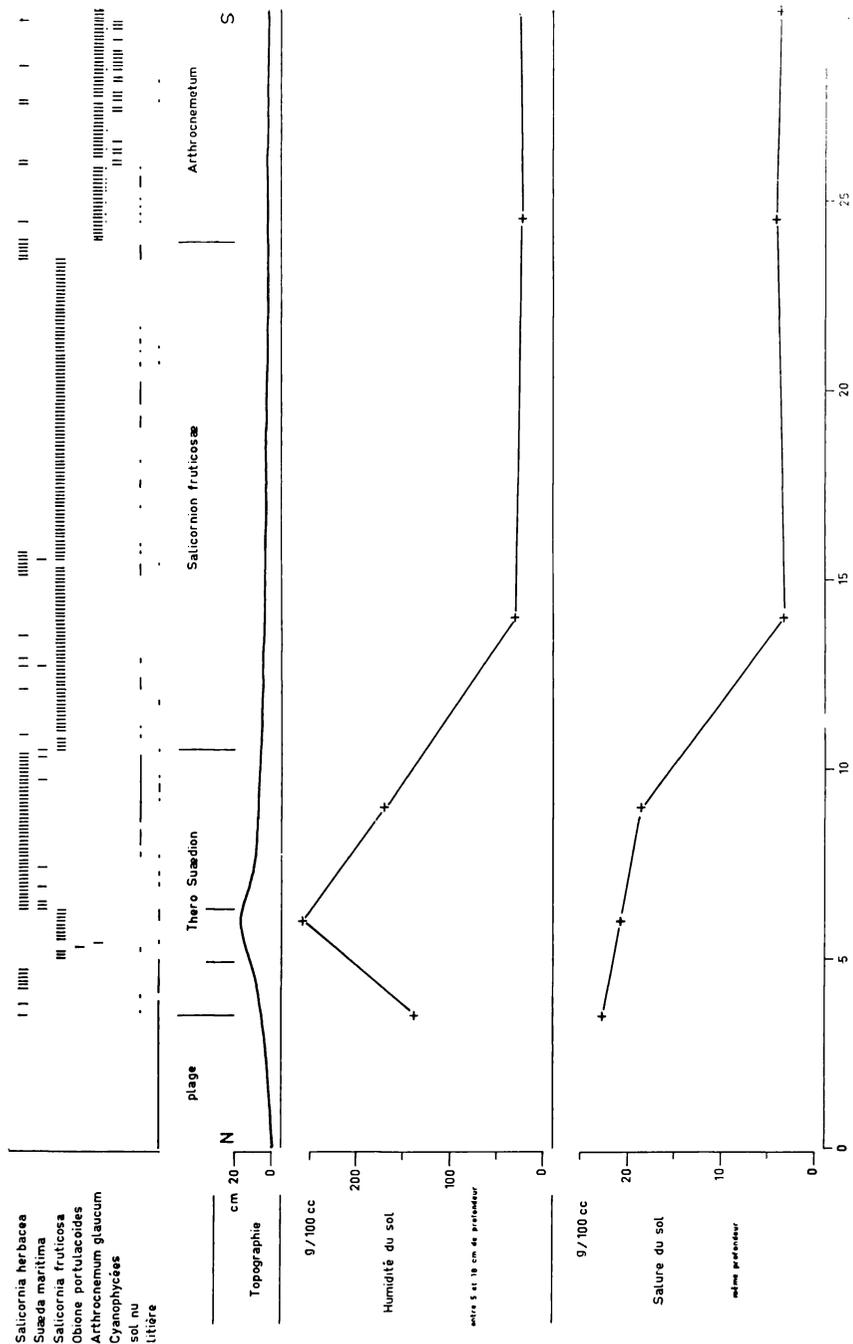


Fig. 4

Par suite de l'alimentation continue des berges en eau saumâtre, le Thero Suaedion se développe sur un milieu très humide et très riche en sels solubles. Il s'oppose ainsi à la sansouire plus sèche et moins salée. Remarquer le rôle de la butte dans la répartition des espèces végétales. On a fait une lecture tous les 10 cm. Un tiret souligné d'un point correspond à un fragment végétal desséché.

BERGE D'ETANG TEMPORAIRE

(Fréjorgues - Coupe du 12/8/65)

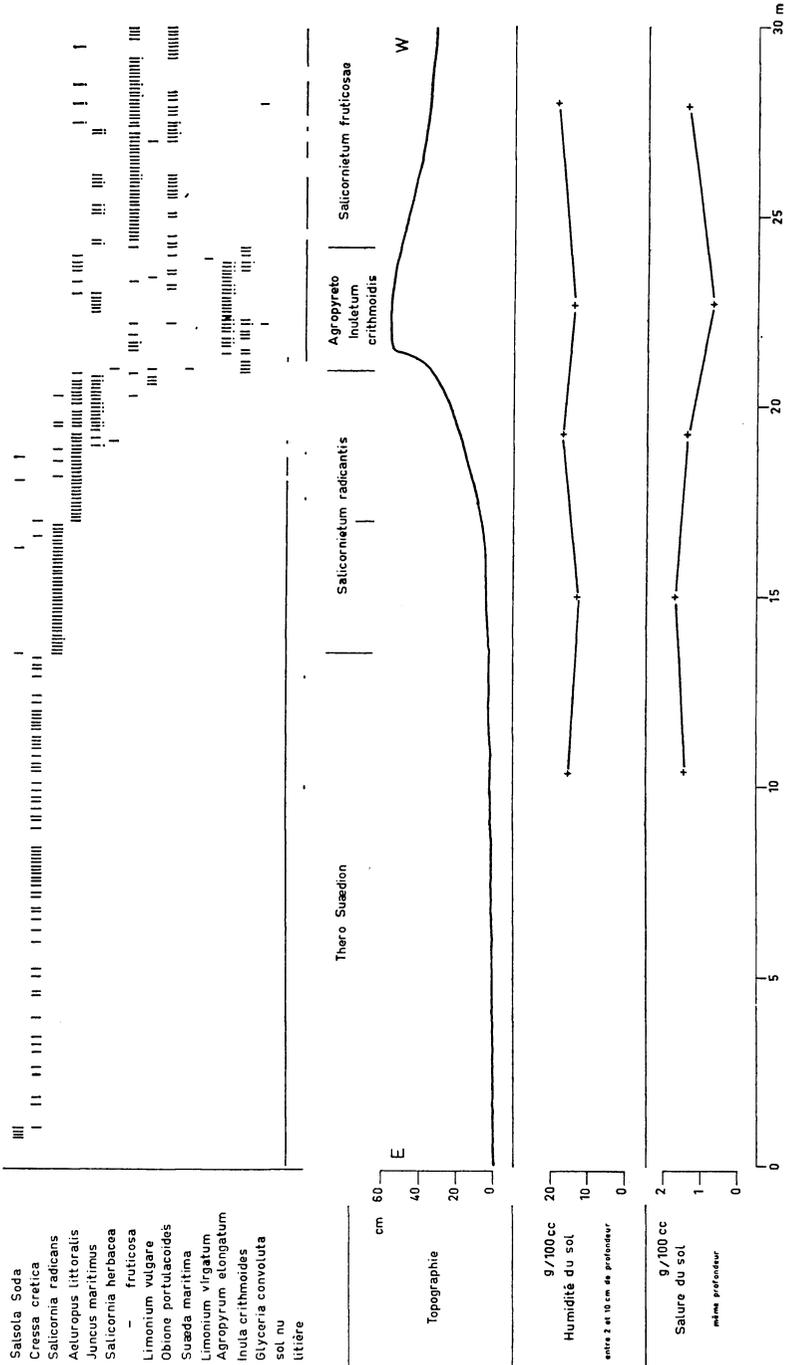


Fig. 5

Comme l'étang s'assèche en été, les conditions d'humidité et de salure sont à peu près uniformes tout le long de la coupe. Observer toutefois une légère baisse de salinité, au niveau de l'Agropyreto Inuletum crithmoidis. La répartition de la végétation, en fonction de la microtopographie, est ici très nette. On a fait une lecture tous les 10 cm.

vons la zonation classique des bords de lagunes : Thero Suaedion, Salicornion fruticosae, Arthrocnemetum. Le Salicornion fruticosae et l'Arthrocnemetum se partagent le replat, l'Arthrocnemetum se localisant dans les zones légèrement plus salées. Le Thero Suaedion occupe les « laisses » d'étang, en bord de plage, où les sels solubles se concentrent par évaporation. Dans ce groupement, le bourrelet de détritrus est un refuge où se localisent : *Salicornia fruticosa* L., *Obione portulacoides* Moq., *Arthrocnemum glaucum*. Certes la salinité y est très forte, mais le taux l'humidité y étant plus élevé qu'alentours, on peut penser que la solution du sol y sera plus diluée.

Le deuxième type d'étang a été choisi près de Fréjorgues, en arrière des lagunes. Il forme une cuvette fermée, s'asséchant pendant l'été. La coupe réalisée en août également, permet de distinguer trois zones (fig. 5) : une plage, une microfalaise et un replat. La plage se subdivise en deux niveaux. Le premier est colonisé par *Cressa cretica* L. et *Salsola Soda* L. formant un groupement que l'on rattachera au Thero Suaedion. Le deuxième est occupé par un Salicornietum radicans lui-même scindé en deux faciès successifs : l'un à *Salicornia radicans* presque pur, l'autre à *Aeluropus littoralis* Parl. La microfalaise est coiffée par un Agropyreto Inuletum crithmoidis. Le replat est caractérisé par un Salicornietum fruticosae.

Ainsi qu'en témoignent les analyses, les conditions de salinité et d'humidité sont, en été, relativement uniformes tout le long de la coupe.

Comparons entre elles les deux berges que nous venons de décrire. Elles diffèrent essentiellement par deux caractères : le premier est lié au mode de fonctionnement des étangs. Il se traduit par des conditions de salure et d'humidité dissemblables ; ainsi s'expliquent les différences de composition floristique de leur première ceinture de végétation. Le deuxième est lié à la topographie. Au bord de l'étang d'Ingril, en raison d'une topographie pratiquement horizontale, on passe directement du Thero Suaedion au Salicornion fruticosae (probablement un Salicornietum fruticosae très appauvri). A Fréjorgues, les différences de niveau plus accusées permettent à des groupements plus variés de s'intercaler.

c) ETUDE DYNAMIQUE

La représentation des structures du milieu et de la végétation sera utilement complétée par une analyse de leur évolution saisonnière. Ainsi, nous avons installé deux lignes permanentes que nous suivons en équipe avec J.A. RIOUX et Mlle S. DESCOS. La première est située à la Figueirasse près de l'Espiguette (Gard) depuis trop peu de temps

pour que nous puissions en tirer des conclusions. Elle nous permettra d'étudier le dynamisme de certains biotopes dunaires. La seconde, que nous analyserons ici, est installée depuis un an déjà à Salin de Badon en Camargue, au bord d'un étang temporaire.

Pour avoir des résultats comparables d'une série de lectures à l'autre, il est nécessaire de disposer toujours au même endroit le ruban métallique. Cette difficulté est résolue en plaçant à demeure des piquets dont la position est soigneusement repérée sur la coupe. L'étude du milieu comporte une analyse périodique d'échantillons du sol et de la nappe phréatique, ainsi que des mesures de topographie et de profondeur du plan d'eau. Cette dernière est repérée chaque semaine grâce à un réseau de tubes piézométriques disposé parallèlement à la ligne. Un limnigraphe complète l'installation et permet de mettre en évidence des fluctuations rapides du niveau de la nappe.

Il ne nous est pas possible de présenter tous les résultats recueillis, aussi nous contenterons-nous des plus significatifs. Par sa composition floristique, l'ensemble du transect est à rattacher au *Salicornietum radicans* (fig. 6). Toutefois la ligne souligne l'hétérogénéité du groupement et nous y distinguerons quatre faciès : un faciès à *Salsola Soda* dont l'extension est variable d'une année à l'autre, un faciès à *Arthrocnemum glaucum*, un faciès à *Salicornia fruticosa* et un faciès à *Aeluropus littoralis*. Quel que soit le faciès considéré, l'enracinement reste très superficiel.

Le substrat est formé de limons fins, mais il est peu homogène et présente à des niveaux variables des accumulations sableuses. Un examen détaillé de la topographie permet de mettre en évidence des gradins qui, quoique très discrets, jouent un rôle important lors des périodes de retrait ou d'avance des eaux de la « baisse », en conditionnant la durée des submersions.

Les variations du niveau des nappes phréatiques permettent de diviser la coupe en trois parties : la partie médiane étant caractérisée par une oscillation saisonnière plus rapide et de plus grande amplitude (fig. 7 et 8). En été, la descente des nappes est progressive, par contre leur remontée, en automne, est brutale et se fait par paliers successifs (fig. 9). Les submersions favorisent l'existence d'un gradient de plus faible concentration saline près de la surface (fig. 10). Quoi qu'il en soit, le taux de sels solubles de la nappe varie d'un point à l'autre de la ligne. Il présente deux minimums : le premier entre 0 et 16 m, le second au-delà de 56 m. Ceux-ci se maintiennent en toutes saisons. Les fluctuations de salinité, qui dépendent du lieu et de la profondeur des prélèvements, sont d'ailleurs limitées. La salinité du sol, relativement uniforme, varie de 2 à 4 % dans la zone

BERGE D'ÉTANG TEMPORAIRE (BASSE CAMARGUE : Salin - de - Badon)

VÉGÉTATION ET MILIEU ÉDAPHIQUE

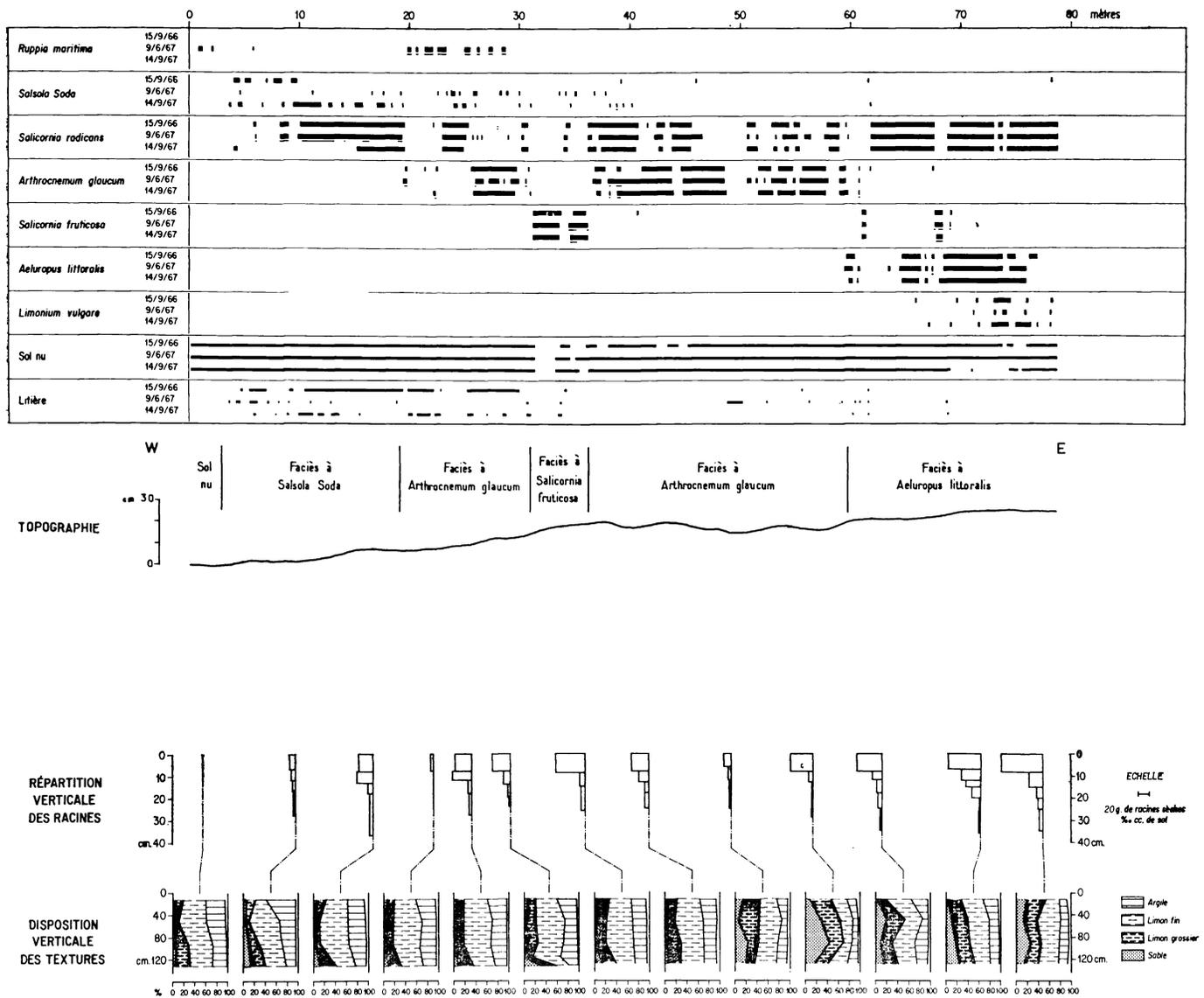


Fig. 6

La « baisse » est à gauche sur la figure. Dans le Salicornietum radicans à la bordure, la ligne met en évidence plusieurs faciès. On a fait trois séries de lectures à différentes périodes. En se basant sur la répartition des vivaces, remarquons, de l'une à l'autre, la bonne reproductibilité des observations. Les traits qui sont soulignés correspondent à des fragments végétaux desséchés.

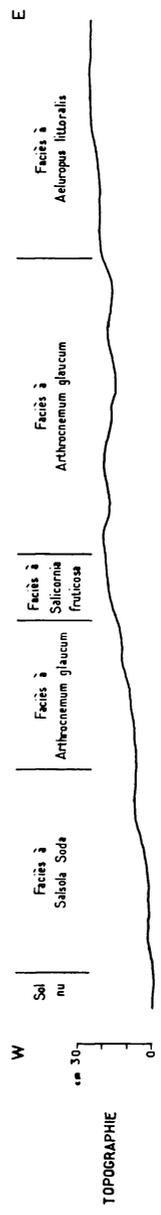
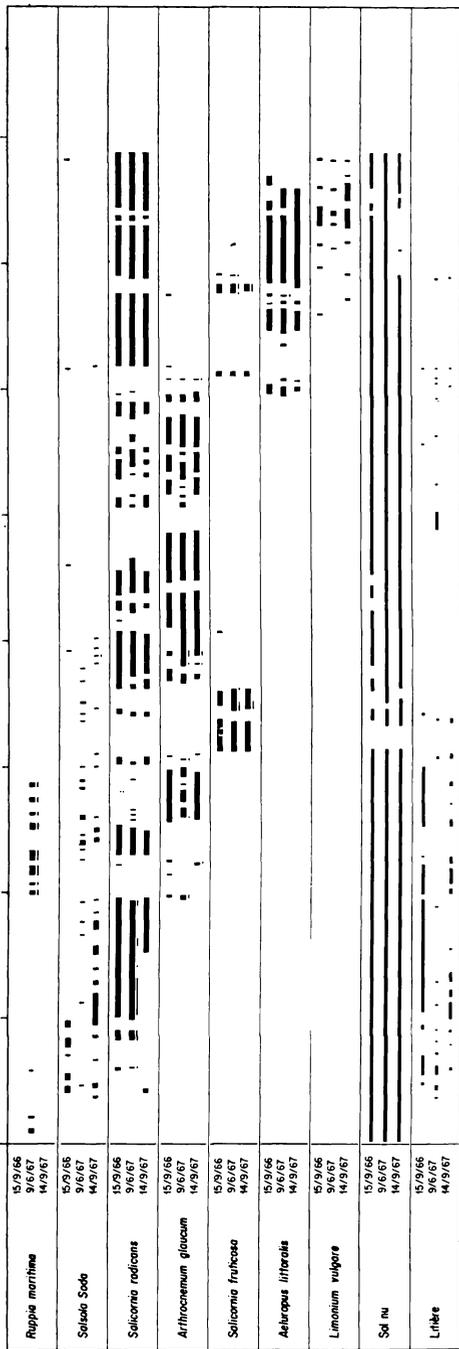
L'enracinement est toujours localisé très en surface. On ne trouve pratiquement plus de racines au-delà de 40 cm.

La texture du sol est peu homogène et présente des accumulations sableuses diversement localisées.

BERGE D'ÉTANG TEMPORAIRE (BASSE CAMARGUE : Salin - de - Badon)

VÉGÉTATION ET MILIEU ÉDAPHIQUE

0 10 20 30 40 50 60 70 80 mètres



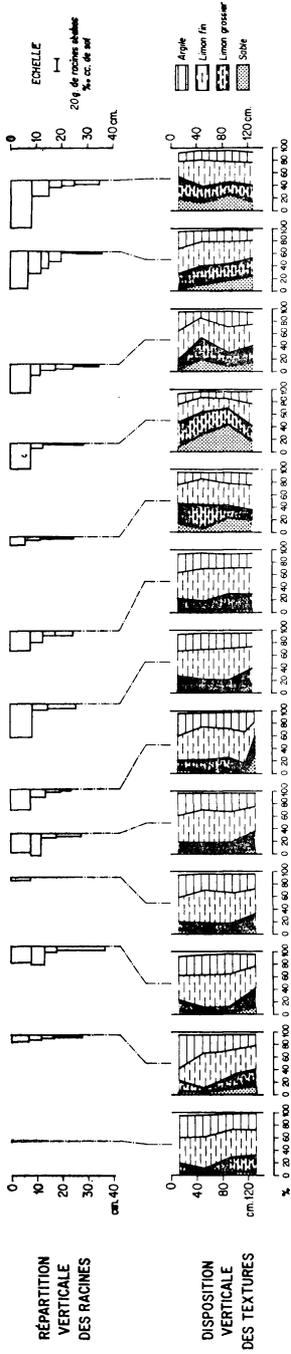


Fig. 6

La « baisse » est à gauche sur la figure. Dans le *Salicornietum radicans* qui la borde, la ligne met en évidence plusieurs faciès. On a fait trois séries de lectures à différentes périodes. En se basant sur la répartition des vivaces, remarquez, de l'une à l'autre, la bonne reproductibilité des observations. Les traits qui sont soulignés correspondent à des fragments végétaux desséchés.

L'enracinement est toujours localisé très en surface. On ne trouve pratiquement plus de racines au-delà de 40 cm.

La texture du sol est peu homogène et présente des accumulations sableuses diversement localisées.

DESCENTE DE LA NAPPE PHREATIQUE

(Salin - de - Badon 1967)

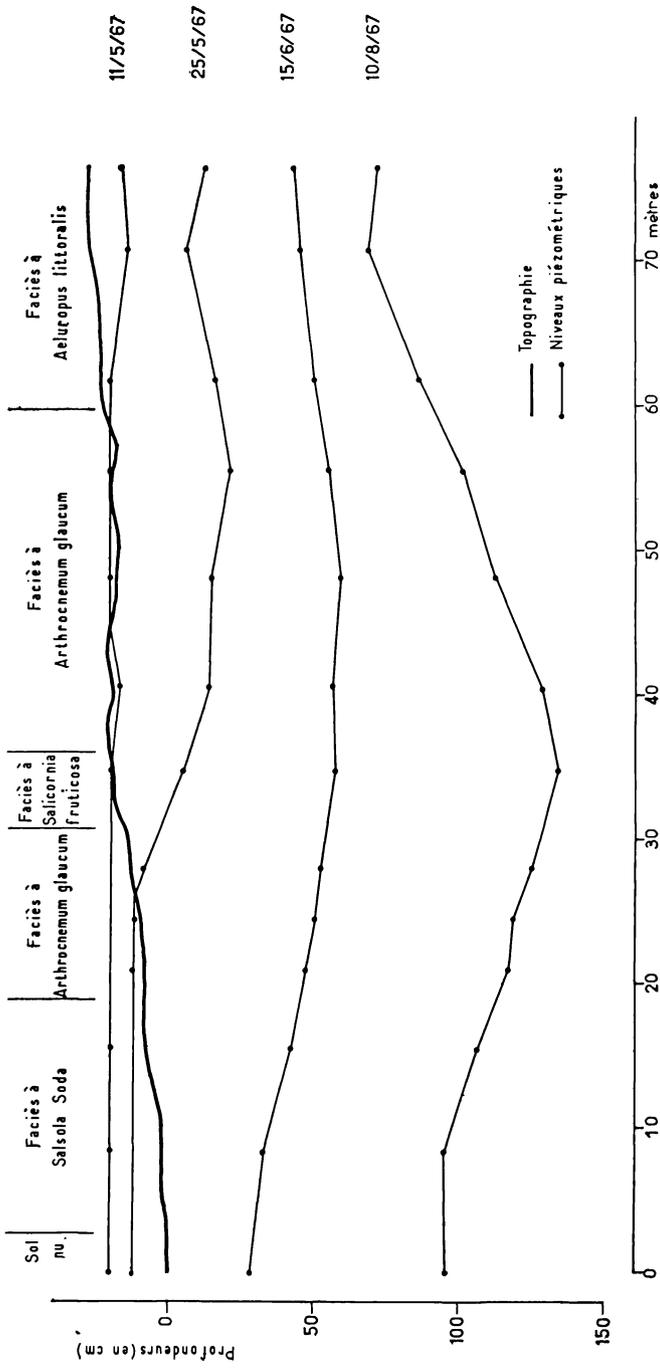


Fig. 7

En été, les conditions de drainage sont plus accusées au niveau des faciès à *Arthrocnemum glaucum* et *Salicornia fruticosa*.

REMONTEE DE LA NAPPE PHREATIQUE

(Salin - de - Badon 1967)

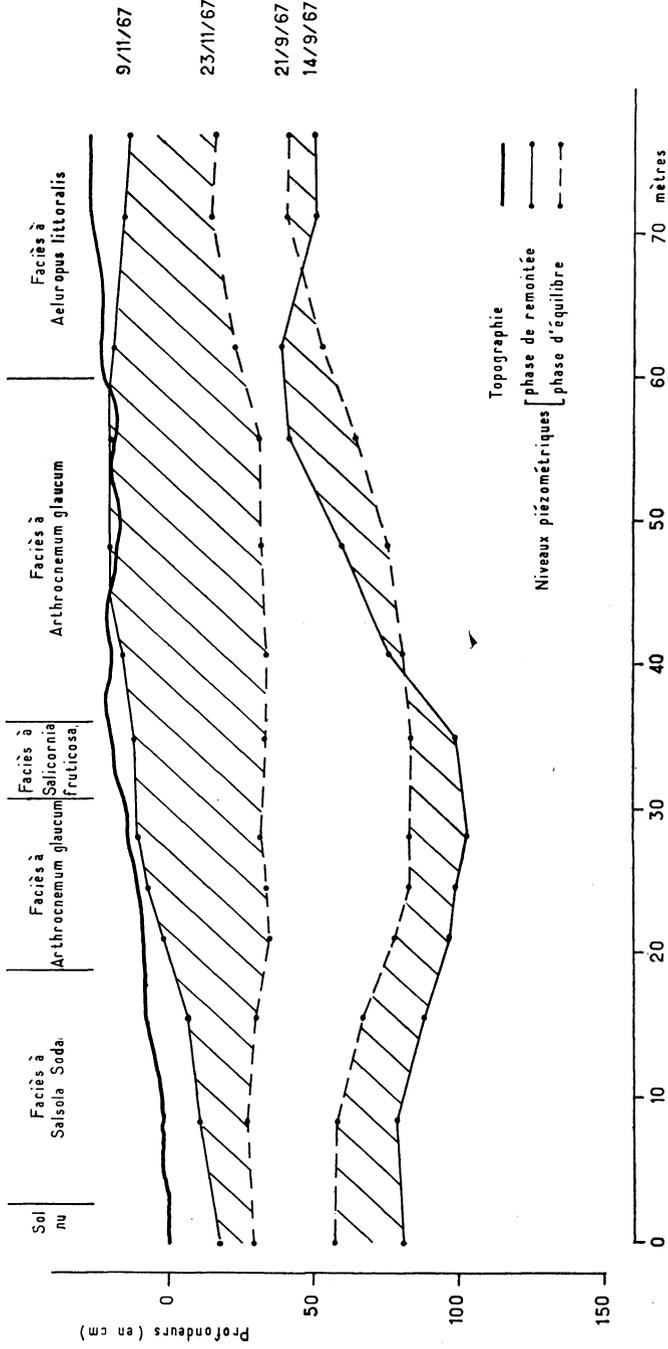


Fig. 8

La remontée de la nappe n'est pas régulière. Paradoxalement, le faciès à *Arthrocnemum glaucum* le plus éloigné de la « baisse » est le premier à être inondé.

FLUCTUATIONS HEBDOMADAIRES DES NIVEAUX PIEZOMETRIQUES

(Salin - de - Badon 1967-1968)

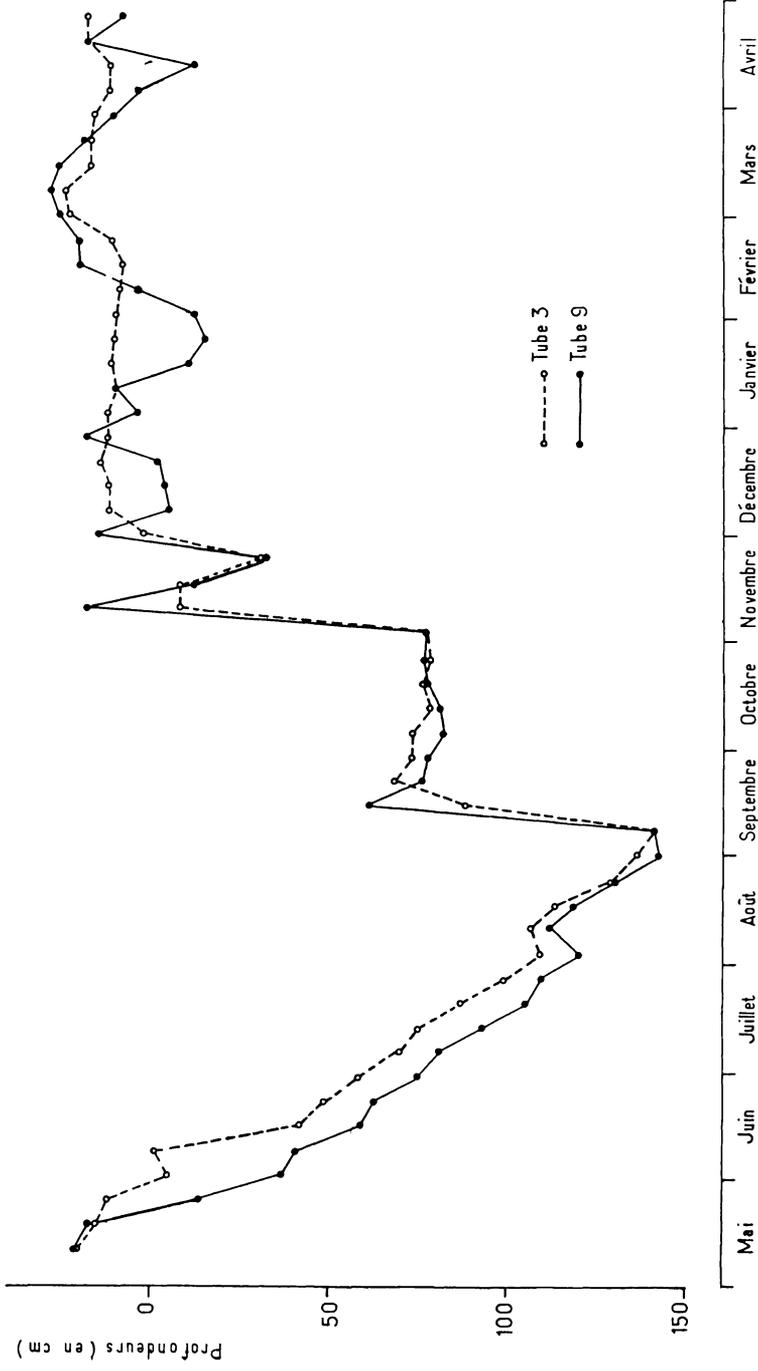


Fig. 9

Le tube 3 est dans le faciès à *Salsola Soda*, le tube 9 est dans le faciès à *Arthrocnemum glaucum* le plus éloigné de la « basse ». Si de mai à la fin août, la descente de la nappe est relativement régulière, la remontée, à partir de septembre se fait par paliers.

SALINITE DE LA NAPPE PHREATIQUE (Salin-de-Badon, mai 1968)

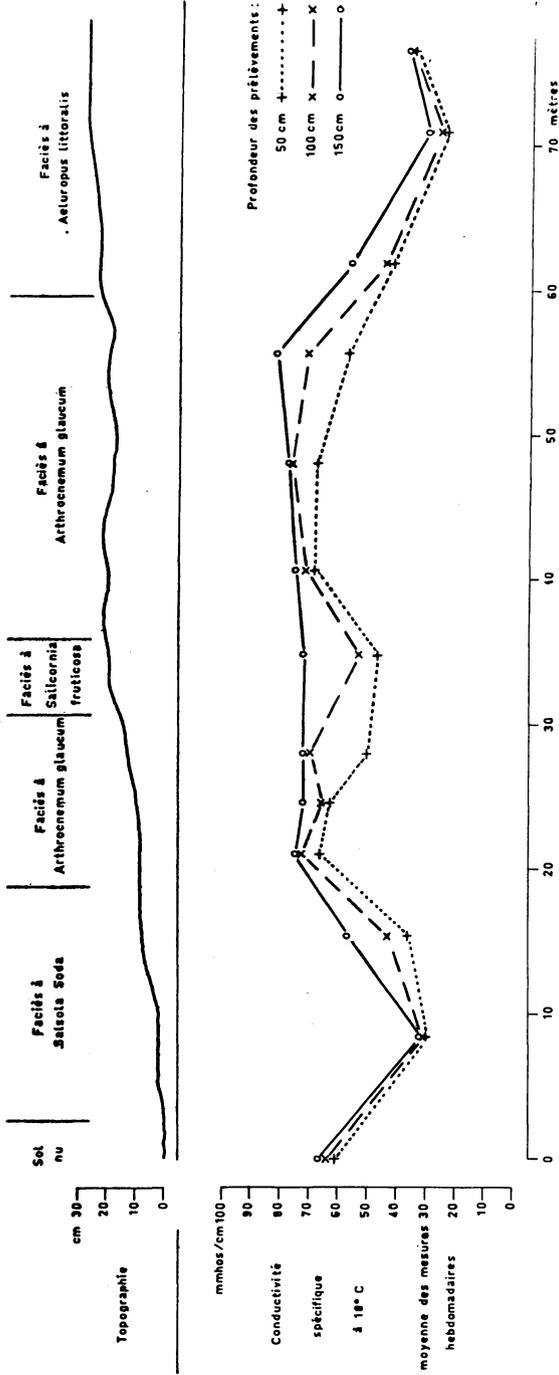


Fig. 10

La conductivité spécifique de l'eau est proportionnelle à sa teneur en sels solubles. Remarquez ses valeurs croissantes avec la profondeur des prélèvements. Les plus fortes concentrations de la nappe correspondent aux faciès à *Arthrocnemum glaucum* et au faciès à *Salicornia fruticosa*. Toutefois ce dernier coïncide avec une atténuation de la salinité entre la surface du sol et un mètre de profondeur.

d'enracinement maximum. Les valeurs les plus élevées sont situées dans le faciès à *Arthrocnemum glaucum*.

Bien que floristiquement peu différenciés, en raison du petit nombre des espèces présentes, chaque faciès correspond à une nuance du milieu.

Le faciès à *Aeluropus littoralis* traduit, sur les gradins supérieurs les zones les moins longuement submergées. La nappe phréatique est peu salée avec des fluctuations de niveau de faible amplitude.

Le faciès à *Arthrocnemum glaucum* occupe les stations les plus salées. Ces stations, bien drainées en été, sont submergées précocement en automne, soit par une remontée rapide de la nappe, soit par le débordement de la « baisse ».

Le faciès à *Salsola Soda* se situe sur les gradins inférieurs les plus longuement inondés. Son extension est liée aux modalités de la submersion hivernale. En année sèche, il peut laisser la place à un peuplement pur de *Salicornia radicans*.

Le faciès à *Salicornia fruticosa*, d'extension plus réduite est plus délicat à interpréter. On peut l'expliquer par des conditions de submersion moins accentuées et par une dessalure plus importante de la nappe au printemps. Sa signification écologique est en tout cas certaine. Elle se traduit sur les photos aériennes par une disposition des peuplements en guirlandes qui correspondent à des auréoles de sédimentation.

La ligne, en permettant de définir avec précision la succession des groupements végétaux, en fonction des modifications du milieu, peut servir de base à d'autres types d'observations de terrain. Ainsi, les installations de Salin de Badon et plus récemment celles de la Figuerasse sont complétées par des dispositifs d'étude de la faune d'émergence du sol. Les observations qui en résultent sont menées plus particulièrement par J.A. RIOUX et Mlle S. DESCOURS. Doré et déjà, il a été possible de mettre en évidence des corrélations entre faciès de végétation et biotopes d'éclosion de certains insectes. De même à Salin de Badon, H. HELWANI utilise la ligne pour des études sur les variations stationnelles de l'activité microbiologique du sol.

IV. Conclusion

La méthode des « transects » nous offre des possibilités nouvelles dans l'étude des biotopes littoraux. Elle donne une vue analytique du milieu et de la végétation. De ce fait, elle apporte des arguments objectifs permettant de discuter les limites floristiques et écologiques

des groupements et de préciser leur enchaînement en fonction de la structure du milieu. Enfin, en associant à ce dispositif de terrain des recherches sur la faune, l'activité microbiologique des sols, etc..., on ouvre une voie à des études d'écologie globale.

Institut de Botanique

5, rue A.-Broussonnet — 34 - Montpellier

RESUME

La méthode des « transects » ou méthode d'étude linéaire de la végétation, préconisée par K.W. PARKER et reprise par G. LONG peut être utilisée avec profit dans l'analyse des groupements littoraux. Elle permet de mettre en évidence, éventuellement de discuter la structure et le dynamisme du milieu et de la végétation. A ce dispositif de terrain on peut associer des recherches sur la faune, l'activité microbiologique des sols, etc..., ce qui permet d'envisager des études d'écologie globale.

BIBLIOGRAPHIE

- BRAUN-BLANQUET J., ROUSSINE N. et NEGRE R. (1952). — Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. Paris, *C.N.R.S.*, 297 p.
- CORRE J.J. et RIOUX J.A. (1969). — Recherches phytoécologiques sur les milieux psammiques du littoral méditerranéen français. *Œcol. Plant.*, 4, 177-194.
- LONG G. (1957). — La « 3-Step Method ». Description sommaire et possibilités d'utilisation pour l'observation permanente de la végétation. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr.*, sér. B, 2, 35-43.
- LONG G. (1958). — Description d'une méthode linéaire pour l'étude de la végétation. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr.*, sér. B, 3, 107-127.
- PARKER K.W. (1951-1954). — A method for measuring trend in range condition on national forest ranges. Adm. Studies, Forest Service, U.S.D.A. miméo, mém. original 17 oct. 1951, mém. révisé 15 juin 1954.
- RIOUX J.A., CROSET H., CORRE J.J., SIMONNEAU P. et GRAS G. (1967). — Les bases phyto-écologiques de la lutte anticulicidienne. Cartographie des biotopes larvaires. Ses applications opérationnelles dans le « Midi » méditerranéen. *Annales de Parasitologie* (Paris), 42, 665-680.
- RIOUX J.A., CORRE J.J. et DESCOUS S. (1968). — Application des méthodes phyto-écologiques à la détection et à l'étude des biotopes larvaires des Diptères hétophages du genre *Leptoconops* (*Diptera-Ceratopogonidae*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 267, 1219-1222.
- SCHOELLER H. (1962). — Les eaux souterraines. Paris, Masson, 642 p.

OBSERVATIONS ET RÉFLEXIONS SUR LE PHÉNOMÈNE DE CYTOMIXIE

par

J. DELAY

Des observations personnelles ont porté sur des espèces de plantes à fleurs appartenant à des groupes systématiques très divers. Les différents aspects du phénomène ont été retrouvés partout, avec plus ou moins d'intensité et une modification plus ou moins poussée des figures normales. Ce sont : altération progressive du matériel chromatique, avec agglutination et migration. Ces observations ont été confrontées avec celles qui ont été mentionnées par différents auteurs sur des matériels variés. L'examen d'ensemble fait apparaître des faits remarquablement constants :

1°) Il y a une relation directe entre la fréquence du phénomène chez les individus et le déséquilibre du caryotype (ex. : Triploïdes, Hybrides).

2°) Toutes les cinèses peuvent être « atteintes », mais c'est en Méiose que la cytomixie est de beaucoup la plus fréquente ; la phase sensible est, au pachytène, celle qui correspond au maximum de chromatinisation.

Les problèmes posés par l'apparition de la cytomixie sont nombreux et très importants du point de vue biologique, en particulier son déterminisme précis à l'échelle cellulaire, et la destinée du matériel altéré puisqu'il s'agit du principal porteur de l'information génétique.

Le présent travail a été entrepris dans le but d'obtenir, au *moyen de la microscopie électronique, des indications sur l'état du contenu cellulaire au cours de l'altération chromatique*. L'espèce *Crepis pulchra* a été choisie dans ce but parce que la cytomixie y est fréquente et les 8 chromosomes permettent une analyse morphologique du matériel chromatique.

Les observations rapportées ici ont été faites sur un tissu somatique d'anthèse, où la cytomixie se présente avec migration de matériel chromatique. Les principaux faits qui ont retenu l'attention sont les suivants :

— Dans certaines cellules apparemment normales, une masse de matériel nucléaire peut faire intrusion par les plasmodermes ; limitée par un film de substance plus dense, elle forme une ou plusieurs vésicules ayant l'aspect d'un corps étranger dans la cellule.

— Les cellules qui se trouvent reliées par les intrusions de matière nucléaire ont généralement une paroi épaissie, dilatée en protubérances qui repoussent le plasmalemma vers l'intérieur. Les constituants cellulaires normaux sont tassés, serrés les uns contre les autres ; des mitochondries d'aspect normal sont encore reconnaissables.

— Le noyau des cellules envahies se montre souvent lobé, vacuolisé, son organisation s'estompe, tout le contenu de la vésicule nucléaire s'homogénéise.

— L'état pathologique est plus fortement caractérisé lorsque l'intrusion se fait par plusieurs plasmodermes ; le matériel qui pénètre est assez fluide pour s'écouler sans former de vésicule limitée dans son contour. Une matière homogène, très finement granuleuse, se répand dans le cytoplasme fondamental, les structures cellulaires deviennent floues : ce sont des mitochondries dégénérantes que l'on observe.

L'étude faite au moyen de la coloration de Feulgen ne permet pas de suivre aussi loin la désintégration du matériel chromatique. Tant qu'elle est Feulgen positive, la chromatine constitue des gouttelettes, travées, inclusions de formes diverses. La désagrégation finale du matériel nucléaire en migration doit être observée à l'échelle des structures fines. C'est sans doute à elle qu'il faut rapporter l'aspect des cellules au plus faible grossissement : leur cytoplasme est dense, fortement colorable (Carmin, Hématoxyline).

Ces observations font apparaître, plus encore que celles de la cytologie classique, que le phénomène initial, dans la cytomixie, est l'altération du matériel chromatique.

Fixation du matériel : Glutaraldéhyde et Acide osmique, traitement Citrate de plomb.

POLLUTIONS ATMOSPHÉRIQUES ET FERTILITÉ CHEZ LES MOUSSES ET CHEZ LES LICHENS ÉPIPHYTIQUES

par

J. DE SLOOVER et F. LEBLANC

Les conditions du milieu qui président à l'apparition des organes reproducteurs chez les cryptogames, et plus particulièrement chez les lichens, sont souvent difficiles à préciser.

La formation des ascocarpes chez les lichens semble, pour une large part, sous la dépendance du macroclimat. Ainsi, sous climat océanique — en Basse-Bretagne, par exemple — de nombreuses espèces (telles *Parmelia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Evernia prunastri*...) atteignent non seulement des dimensions remarquables mais s'y couvrent encore d'abondantes apothécies, organes qui n'apparaissent qu'exceptionnellement en plaine sous climat légèrement plus continental (DES ABBAYES, 1934, 1951).

Dans beaucoup de cas, les régimes thermique et hydrique caractérisant le microclimat lui-même, semblent jouer un rôle prépondérant. Chez *Parmelia sulcata*, par exemple, le degré d'humidité paraît le facteur déterminant l'induction ; *Parmelia physodes*, par contre, tout en exigeant un approvisionnement en eau important, demanderait un équilibre entre ce facteur et la température, combinaison précisément caractéristique du climat atlantique (DES ABBAYES, 1934).

On a même pu montrer que la fertilité, chez *Parmelia scortea*, était déclenchée par des événements précis du cycle saisonnier : l'apparition automnale des apothécies demande un été chaud et relativement sec suivi d'averses orageuses. Davantage, ce n'est que dans des conditions topographiques engendrant un microclimat humide et bien abrité des vents que les colonies fertiles ont pu être observées (SERNANDER - DU RIETZ, 1957).

D'autres éléments de l'ambiance, plus subtils peut-être, doivent certainement intervenir dans cette induction. Ainsi, *Stereocaulon nanodes*, toujours stérile dans ses stations calaminaires belges, a été observé à l'état fertile dans plusieurs de ses localités ardennaises (LAMBINON, 1966).

Chez les bryophytes, les facteurs extérieurs impliqués dans la formation des gamétanges — et subséquentement du sporophyte — sont mieux connus. Les réactions sont, en fait, très comparables à celles des plantes supérieures : comme l'a bien montré BENSON-EVANS (1964), le mécanisme photopériodique intervient : on peut reconnaître des espèces de jours longs — telle *Diplophyllum albicans* —, des espèces de jours courts — telle *Sphagnum plumulosum* —, des espèces neutres à l'égard de la durée quotidienne d'illumination — tel *Polytrichum aloides*. Un éclairage très faible, de l'ordre de 15 à 20 lx, stimule encore l'induction photopériodique chez la plupart des hépatiques étudiées. D'autre part, chez certaines espèces (*Lunularia cruciata*), l'induction n'est possible que dans une gamme étroite de températures alors que chez d'autres comme *Anthroceros laevis*, cette amplitude thermique est, au contraire, très large. Un besoin en froid peut également se faire sentir ; la satisfaction de cette exigence se montre parfois suffisante pour assurer l'induction (*Cryptothallus mirabilis*) ou n'est, au contraire, efficace qu'en présence de jours longs (*Lunularia cruciata*).

Le but de cette note est de souligner l'influence considérable d'un facteur anthropique du milieu — la pollution de l'air — sur le développement du sporophyte chez les bryophytes comme sur la formation des ascocarpes chez les lichens. Sous un climat qui, par ailleurs, favorise l'induction, la pureté atmosphérique paraît une condition indispensable au développement des organes reproducteurs. La pollution de l'air, tout en permettant, dans une certaine mesure, une croissance végétative apparemment normale, entrave la production d'apothécies ou de capsules chez les espèces régulièrement fertiles.

1. L'INDICE DE PURETÉ ATMOSPHERIQUE

Autour des grandes agglomérations urbaines ainsi que de tout centre de pollution atmosphérique, la végétation épiphytisque des bryophytes et des lichens corticoles se répartit selon une série rayonnante de gradients : progressivement, mais inégalement suivant les directions, la végétation s'enrichit à mesure que croît la distance à la source de contamination.

Les critères qui permettent de traduire quantitativement cette richesse de la végétation épiphytisque, font état du nombre d'espèces, de la fréquence comme de l'abondance locales de chacune, ainsi que de la sensibilité spécifique à l'égard des pollutions. Ces différents éléments d'appréciation peuvent se combiner en une expression unique : l'Indice de Pureté Atmosphérique (DE SLOOVER, 1964 ; DE SLOOVER et LEBLANC, 1968).

La formule suivante permet de calculer les valeurs stationnelles de cet indice :

$$\text{I.P.A.} = \frac{1}{10} \left(\sum_n^1 Q \times f \right)$$

où n : nombre d'espèces

f : abondance de chaque espèce

Q : cortège moyen spécifique.

Ce dernier critère écologique (Q) permet d'introduire, dans le calcul de l'indice, une pondération en fonction de la sensibilité spécifique vis-à-vis des pollutions (DE SLOOVER, 1967) et remplace, sur une base objective, l'échelle de sensibilité élaborée par BARKMAN (1958).

L'Indice de Pureté Atmosphérique n'a d'autre but que d'autoriser une comparaison rapide des stations étudiées, si nombreuses soient-elles, mais pour autant que toutes répondent à des conditions d'homologie évidentes. Autrement dit, les stations étudiées doivent être comparables au point de vue de leur microclimat, la seule variable de l'une à l'autre étant, en principe, constituée par le degré de pureté de l'atmosphère.

L'application de cet indice facilite largement l'expression cartographique des données recueillies et permet d'atteindre une plus grande précision dans le tracé des isoplètes.

2. POLLUTIONS ATMOSPHERIQUES ET FORMATION D'ORGANES REPRODUCTEURS

a) Suivant DU RIETZ (1924), des conditions défavorables telles que celles que créent, autour des grandes villes, les pollutions atmosphériques, limitent la production d'ascocarpes. SKYE (1968, p. 85) confirme cette observation : il reconnaît que les espèces normalement fertiles dans la région de Stockholm (*Lecanora conizaeoides*, *Xanthoria parietina*, *Ramalina fraxinea*) restent stériles ou n'ont qu'une fertilité très sporadique dans leurs stations urbaines. LAUNDON (1968) constate l'absence d'apothécies sur le thalle d'ailleurs rabougri de *Xanthoria parietina* s.l. dans ses stations situées en périphérie de Londres.

En ce qui concerne les bryophytes, les observations les plus précieuses nous viennent de GILBERT (1968). Dans la Tyne Valley, les mousses les plus toxitolérantes colonisant les toitures d'éternit — telles *Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus*, *Tortula muralis*,

Bryum caespiticium — se maintiennent d'abord uniquement à l'état stérile avant de disparaître ensuite sous l'action des pollutions les plus intenses. Dans la même dition, les murets de grès qui réunissent des conditions très favorables à l'implantation d'une végétation bryophytique, ne portent plus, dans la zone urbaine et industrialisée, que deux espèces : *Funaria hygrometrica* et *Leptobryum pyriforme*. Celles-ci restent régulièrement fertiles dans les sites les plus pollués. Il faut noter que ces deux mousses ne font leur apparition dans cet habitat que lorsque la régression des espèces « rurales » toxiphobes a libéré les niches écologiques propices à leur installation. Il s'agirait donc, apparemment du moins, d'espèces toxiphiles et non pas simplement toxitolérantes !

Dans l'ensemble, qu'il s'agisse de lichens ou de bryophytes, diverses observations qualitatives mettent bien en évidence l'impact des pollutions sur les phénomènes de reproduction sexuée ou du moins sur la formation des organes qui en sont l'expression. Toutefois, une information quantitative fait encore complètement défaut. L'application de l'Indice de Pureté Atmosphérique permet une approche d'un aspect de ce problème.

b) L'étude de la végétation épiphytique de la région de Montréal, Canada (LEBLANC et DE SLOOVER, en préparation) a conduit à des observations sur la fréquence d'apparition des capsules ou des ascomycètes chez quelques bryophytes et lichens corticoles.

Les fréquences relatives de fertilité de 6 espèces (rapport du nombre de colonies fertiles au nombre de colonies observées) sont consignées au tableau 1. Les valeurs calculées pour les 349 stations étudiées sont portées en regard de 6 classes d'Indice de Pureté Atmosphérique.

Ainsi que nous l'avons souligné ci-dessus, cette comparaison n'est évidemment valide qu'en raison de la règle d'homologie qui prévaut pour l'ensemble des stations : l'habitat de référence est constitué de rangées d'arbres ou d'arbres clairsemés à l'écart de tout abri. Les phorophytes suivants ont été admis : orme, peuplier, frêne et érable à sucre : ces 4 essences réalisent un substrat assez uniforme au point de vue de ses qualités physico-chimiques.

Les 6 espèces du tableau 1 (2 mousses et 4 lichens) ont été retenues sur la base d'une fréquence absolue élevée et d'un taux de fertilité suffisant.

Une colonie spécifique est portée fertile, quel que soit le nombre d'apothécies ou de capsules observées. Cette convention mériterait

INDICE DE PURETÉ ATMOSPHÉRIQUE		0 à 20	21 à 40	41 à 60	61 à 80	81 à 100	> 100
Nombre de stations étudiées		128	67	64	47	37	6
BRACHYTECIUM SALEBROSUM	Présence (%)	2.4	14.9	37.5	40.4	67.6	66.6
	Fertilité (%)	-	-	-	-	8.0	16.7
CANDELARIA CONCOLOR	Présence (%)	3.9	44.8	57.8	76.6	91.9	83.3
	Fertilité (%)	-	-	3.1	2.8	11.8	40.0
LESKEA POLYCARPA	Présence (%)	12.5	67.6	89.1	93.6	97.3	83.3
	Fertilité (%)	-	19.6	61.4	75.0	83.3	80.0
PHYSCIA ADSCENDENS	Présence (%)	14.8	71.6	93.8	95.7	100	100
	Fertilité (%)	-	2.1	1.7	6.7	10.8	16.7
XANTHORIA FALLAX	Présence (%)	24.2	77.6	92.2	100	97.3	100
	Fertilité (%)	3.2	5.8	11.9	23.4	36.1	83.3
PHYSCIA MILLEGRANA	Présence (%)	23.4	95.5	95.5	100	100	100
	Fertilité (%)	3.3	7.8	39.7	63.0	73.0	100

Tableau 1. - Présence (fréquence relative) et taux de fertilité (fréquence relative des capsules ou des apothécies) de 6 espèces pour 6 classes de l'Indice de Pureté Atmosphérique.

d'être amendée, la fréquence locale des organes reproducteurs constituant apparemment un bon critère de fertilité. Celle-ci n'a par ailleurs pas été vérifiée au plan de la production effective des spores. On sait que la formation des apothécies n'entraîne pas inéluctablement celle des ascospores, des paraphyses constituant parfois à elles seules un hyménium stérile (DU RIETZ, 1924 ; DES ABBAYES, 1934). Ce cas intermédiaire serait également intéressant à étudier dans ses relations avec la répartition des pollutions.

La séquence des espèces au tableau 1 suit celle de leur présence en fonction de 6 classes de l'Indice de Pureté Atmosphérique.

c) Le tableau 1 appelle les commentaires suivants :

A. Le taux de fertilité semble fonction de la vitalité d'une espèce ; plus la pollution de l'air diminue, plus augmente la présence et donc le nombre moyen de colonies, plus s'élève aussi le taux de fertilité. La proposition inverse serait plus malaisée à défendre : le taux de fertilité ne détermine que jusqu'à un certain point les potentialités de dissémination et d'apparition de colonies nouvelles.

B. Une présence élevée n'entraîne pas nécessairement un taux de fertilité important. Celui-ci n'est pas à lui seul révélateur du degré de pollution ; c'est la séquence qui est déterminante et particulière-

ment les valeurs moyennes les plus faibles de l'Indice de Pureté Atmosphérique pour lesquelles les premières apothécies ou capsules apparaissent. Ainsi, *Leskea polycarpa*, *Physcia adscendens* et *Xanthoria fallax* chez lesquelles on relève des degrés de présence assez voisins quelle que soit la valeur moyenne de l'indice de pureté atmosphérique, présentent des fréquences d'apparition des capsules et des apothécies extrêmement différentes. Cette différence ne serait que le reflet des potentialités inductrices du climat, variables d'une espèce à l'autre. Une autre interprétation consisterait à admettre une dissociation dans les toxisensibilités de la croissance végétative et de la reproduction d'une espèce.

C. Du haut au bas du tableau 1, la formation des organes reproducteurs se réalise dans des stations où l'indice de pureté atmosphérique est de plus en plus faible. La séquence constituée sur cette base suit très fidèlement celle qui s'appuie sur les valeurs du cortège moyen spécifique : de *Brachythecium salebrosum* avec 18,1 à *Physcia millegrana* qui ne présente que 15,0, les valeurs sont les suivantes : 15,8, 15,9 et 15,2. Autrement dit, le taux de fertilité est fonction de la sensibilité spécifique vis-à-vis des pollutions. Les espèces les moins sensibles, tel *Physcia millegrana*, présentent même des apothécies dans un certain nombre des stations où l'indice de pureté atmosphérique est inférieur à 20.

3. POLLUTIONS ATMOSPHÉRIQUES ET MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

a) La diminution de fréquence des ascocarpes à mesure que croît la pollution serait, en quelque sorte, compensée par un développement plus marqué des soralies mais, surtout, par une production relativement plus dense de sorédies. Cette réaction, mise en évidence par DU RIETZ (1924), se manifeste quel que soit le facteur péjoratif en cause : dès que les conditions du milieu s'écartent de l'optimum spécifique, la fréquence des organes reproducteurs régresse et les sorédies — ou les isidies — apparaissent avec une abondance accrue.

En ce qui concerne les sorédies, le phénomène a été confirmé par FENTON (1964) chez *Lecanora conizaeoides*. Cet épiphyte est bien souvent le seul lichen qui parvienne à se maintenir au voisinage des foyers de pollution : dans ces sites, elle engendre un accommodat réduit à une masse sorédieuse stérile. Les observations d'ALMBORN (1952) fournissent un argument qui confirme l'interprétation de DU RIETZ : les espèces coniotolérantes se rencontrent de préférence par-

mi les lichens dont la multiplication se réalise grâce aux sorédies ou aux isidies plutôt que chez ceux dont la reproduction est assurée par les ascospores.

En ce qui concerne les isidies, l'action des pollutions est moins bien connue encore. Les seuls cas signalés sont ceux de *Pseudevernia furfuracea* et d'*Usnea hirta* (DU RIETZ, 1924) qui, dans les stations proches des centres urbains, donnent naissance à un isidium plus dense.

b) Dans la région de Montréal, nous avons pu constater le phénomène décrit ci-dessus chez les quatre espèces citées au tableau 1, de même que chez *Physcia orbicularis*, *Physcia grisea* et *Parmelia subaurifera*.

Dans les sites pollués, le thalle peut finalement se résoudre quasi entièrement en petits amas diffus et pulvérulents composés de sorédies et où toute trace de thalle finit par s'effacer. Le phénomène est particulièrement marqué chez *Candelaria concolor* et chez *Physcia orbicularis*.

Ces phénomènes sont néanmoins malaisés à apprécier de manière quantitative ; une amélioration dans ce sens serait certainement de grand intérêt.

Touchant la fréquence des isidies, nous n'avons personnellement effectué aucune observation.

c) Sur la base de ces observations qualitatives, un essai d'interprétation peut néanmoins être tenté.

Il est bien connu des lichénologues qu'une corrélation négative plus ou moins étroite existe entre la production d'ascocarpes et la formation d'organes de multiplication végétative telles les sorédies ou les isidies. Les espèces fortement sorédieuses ou isidieuses sont en général peu, ou même rarement, fertiles. Chez les lichens dont la reproduction se réalise à la fois par voie végétative et par voie sexuée, la fréquence des apothécies serait inversement proportionnelle à la masse des sorédies produites (DU RIETZ, 1924).

Ces relations suffiraient, en un certain sens, à expliquer les observations rapportées ci-dessus. La pollution entraverait la reproduction au moins par voie agame. Il reste néanmoins parfaitement possible que son effet soit plus précoce, au niveau même de la reproduction sexuée et, dès lors, à son défaut, agirait sur la fréquence d'apparition des appareils sporifères ; corrélativement, la production des sorédies s'en trouverait exaltée. Cette interprétation n'attribue donc qu'une origine purement passive aux formations sorédieuses, par inhibition de la reproduction sexuée.

Diverses observations tendent plutôt à faire admettre que les conditions du milieu interviennent directement pour activer les diverses formes de multiplication végétative. Un ombrage anormalement dense mais aussi des éclaircissements élevés, un déficit d'approvisionnement en eau liquide ou encore la pollution de l'air pourraient être tenus pour responsables de ces morphoses, notamment de celles qui résultent de la formation d'abondantes sorédies. Jusqu'à présent, aucune observation ne permet de croire que la pollution joue un rôle direct dans ces phénomènes : il serait même plutôt tentant de penser qu'elle agit par l'intermédiaire de facteurs corrélatifs du milieu et particulièrement de la sécheresse.

Enfin, la production de quantité anormale d'isidies paraît relever de réactions de défense de nature bien précise. DE PUYMALY (1965), et avant lui déjà DES ABBAYES (1934), interprètent ces réactions comme des photomorphoses : un rayonnement anormalement intense stimulerait ces excroissances thallines qui semblent protéger efficacement le thalle à la fois contre l'effet direct des radiations et contre les pertes d'eau résultant d'une température plus élevée comme d'un déficit de saturation plus accusé. La rétention de l'eau météorique serait elle-même plus efficace. Par ce biais, la sécheresse des stations intra-urbaines pourrait peut-être favoriser l'apparition de morphoses convergentes. Ce point reste cependant à démontrer.

*Laboratoire d'Écologie végétale
Université de Louvain
et Université d'Ottawa*

RÉSUMÉ

Autour des grandes agglomérations urbaines ainsi que de tout centre de pollution atmosphérique, la végétation épiphytite — particulièrement les bryophytes et les lichens corticoles — se répartit selon une série rayonnante de gradients : progressivement mais inégalement suivant les directions, la végétation s'enrichit à mesure que croît la distance à la source de contamination. Une zonation cartographique appropriée permet d'interpréter, de préciser et de traduire les tendances majeures décelées lors de l'analyse point par point. Cette analyse se fonde elle-même sur une synthèse des données écologiques propres à chaque station étudiée, synthèse dont l'expression chiffrée peut revêtir la forme d'un indice, *l'Indice de Pureté Atmosphérique*. Les critères quantitatifs combinés dans cette expression globale mettant en évidence la richesse épiphytite de chaque station, sont les suivants : le nombre d'espèces, la fréquence et l'abondance de chacune, enfin la sensibilité spécifique vis-à-vis des conditions adverses qu'entraîne tout foyer de pollution.

Une corrélation très nette a été observée, autour de Montréal, Canada, entre, d'une part, la présence d'apothécies chez les lichens normalement fertiles sous ce climat (*Xanthoria fallax*, *Physcia millegrana*, *Physcia adscendens*, *Candelaria concolor*...) ou de capsules chez certains bryophytes (*Leskea polycarpa*, *Brachythecium salebrosum*) et, d'autre part, la valeur de l'indice de pureté atmosphérique. Ce résultat confirme l'observation de SKYE (1968) et plaide en faveur de l'intervention d'un critère de fertilité dans l'expression de l'indice de pureté atmosphérique.

J.R. DE SLOOVER

BIBLIOGRAPHIE

- ALMBORN O., 1952. — A key to the sterile corticolous crustaceous lichens occurring in South Sweden. *Bot. Not.*, **3**, 239-65.
- BARKMAN J.J., 1958. — Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. Assen, Netherlands.
- BENSON-EVANS K., 1964. Physiology of the reproduction of bryophytes. *Bryologist*, **67**, (4), 431-45.
- DE PUYMALY A., 1965. — Les isidies des lichens : leur nature et leur rôle. *Le Botaniste*, Sér. XLVIII, fasc. I-IV, p. 235-47.
- DES ABBAYES H., 1934. — La végétation lichénique du massif armoricain. Étude chorologique et écologique. *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest France*, 5^e Sér., p. 1-267.
- DES ABBAYES, 1951. — Traité de Lichénologie. Paris, Lechevalier Edit., X + 217 p.
- DE SLOOVER J.R., 1964. — Végétaux épiphytes et pollution de l'air. *Rev. Quest. Scientif.*, **25**, (4), 531-61.
- DE SLOOVER J.R., 1967. — Pollution atmosphérique et tolérance spécifique chez les lichens. *Bull. Soc. Bot. France, Mémoires*, 1969, p. 205-17.
- DE SLOOVER J.R. et LEBLANC F., 1968. — Mapping atmospheric pollution on the basis of lichen sensitivity. *Proc. Symp. Recent Advances in Tropical Ecology*, Varanasi, 1968, p. 47-56.
- DU RIETZ E., 1924. — Die Soredien und Isidien der Flechten. *Svensk Bot. Tidskr.*, **18**, (3), 371-96.
- FENTON A.F., 1964. — Atmospheric pollution of Belfast and its relationship to the lichen flora. *Irish Nat. Journ.*, **14**, 253-9.
- GILBERT O.L., 1968. — Bryophytes as indicators of air pollution in the Tyne Valley. *New Phyt.*, **67**, 15-30.
- LAMBINON J., 1966. — Révision des Macrolichens de Belgique et des régions voisines. Étude taxonomique et phytogéographique. *Thèse, Univ. Liège*, 593 + 106 p.
- LAUNDON J.R., 1967. — A study of the lichen flora of London. *The Lichenologist*, **3**, (3), 277-327.
- SERNANDER - DU RIETZ G., 1957. — Om yttre faktorer inverkan pa apotheciebildningen hos *Parmelia tiliacea*. *Svensk Bot. Tidskr.*, **51**.
- SKYE E., 1968. — Lichens and air pollution. A study of cryptogamic epiphytes and environment in the Stockholm region. *Acta Phyt. Suecica*, **52**, 123 p. + XIV p.

**ÉVOLUTION DES MICROTUBULES
AU COURS DE L'ANAPHASE ET DE LA TÉLOPHASE
DANS LES CELLULES-MÈRES
DE LIS EN DIVISION DE MEIOSE**

par

J. DIETRICH

En *métaphase*, chaque chromosome est relié individuellement par une fibre à la région polaire vers laquelle il se dirigera en anaphase. La fibre chromosomique est formée d'un faisceau de microtubules implantés dans le centromère ou kinétochore qui apparaît comme une région bien différenciée. Son image a un contour globuleux et correspond à une densité électronique plus faible que celle du corps du chromosome. Sa structure intime paraît plus fine, sa texture moins serrée. La masse du centromère est logée dans une concavité de la surface et entre en contact avec le chromosome suivant une limite définie. Les microtubules qui constituent la fibre y pénètrent jusqu'à une grande profondeur.

Des microtubules non intégrés dans des fibres chromosomiques peuvent être décelés ; ils sont rares, dispersés ; ils correspondent sans doute à la description de « fibres continues ».

Durant l'*anaphase*, à chaque instant de la progression vers les pôles, les chromosomes apparaissent suspendus à l'extrémité de leur fibre individuelle. De ce fait, le déplacement d'un chromosome du plan équatorial en direction du pôle paraît s'accompagner d'un raccourcissement de sa fibre. Aucun changement significatif n'est observable, ni dans le nombre, ni dans la structure des microtubules d'une fibre, du fait de ce raccourcissement.

Au cours de la première moitié de l'anaphase, des microtubules, ne faisant pas partie des fibres chromosomiques, sont présents entre les bras des chromosomes anaphasiques et dans la région interzonales. Ils ne sont pas groupés en faisceaux individualisés comparables à ceux qui constituent les fibres chromosomiques.

A partir de la deuxième moitié de l'anaphase, de nombreux microtubules apparaissent dans les deux régions polaires, orientés dans le sens du fuseau. Divergeant à partir des pôles, ils progressent entre

les bras des chromosomes rassemblés, pénètrent dans la région moyenne de l'espace fusorial. Par contre, les microtubules dispersés restent en nombre faible, comme au début de l'anaphase.

En *télophase*, les deux grands faisceaux de microtubules issus des deux pôles opposés continuent leur progression et se rejoignent finalement dans le plan équatorial ; ils forment un nouvel ensemble fibrillaire : le phragmoplaste. Les microtubules qui le constituent sont en tous points semblables à ceux qui formaient les fibres chromosomiques aux stades précédents. Cependant, au lieu d'être réunis en faisceaux, ils sont répartis à peu près uniformément dans l'espace.

Dans le plan du phragmoplaste, on observe une accumulation de petites vésicules à contenu dense ; en fusionnant, celles-ci donnent naissance à des îlots plus volumineux qu'on voit à leur tour se souder de proche en proche. C'est ainsi que s'établit par progression centrifuge la cloison transversale qui rejoint la paroi de la cellule primitive.

ÉTUDE DE L'ABSORPTION D'ACIDES AMINES MARQUES PAR LES TISSUS DU TOPINAMBOUR CULTIVÉS IN-VITRO

par

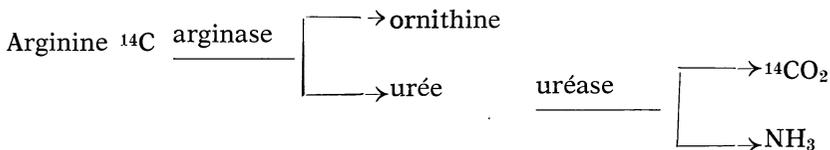
I. ELCHINGER, C. LAMBERT, F. DURST et H. DURANTON

Introduction

L'arginine libre constitue une réserve azotée importante des tissus de tubercule de Topinambour à l'état de repos. Cet acide aminé représente 80 % de l'azote aminé libre, soit 46 % de l'azote total. Ceci correspond à 3.000 γ en moyenne d'arginine par gramme de tissus frais.

L'étude du métabolisme de l'arginine a été faite sur des tissus de Topinambour cultivés in vitro sur milieu liquide, selon les techniques de GAUTHERET (1). Ce métabolisme est parfaitement connu (2). Il est représenté par la figure 1.

Lors de l'étude de l'action de la lumière sur le métabolisme de l'arginine (3) (4), les expériences réalisées étaient les suivantes : on mettait les explants de tubercules de Topinambour en présence d'un milieu contenant de l'arginine ^{14}C . Cette arginine était absorbée et dégradée in situ par action de l'arginase et de l'uréase d'après le schéma suivant :



Dans les tissus, nous trouvons en moyenne 3.000 γ d'arginine par g d'explants et le milieu extérieur n'en contient que 30 γ /ml, soit 100 fois moins. L'absorption d'arginine par des tissus qui en contiennent une forte quantité a semblé surprenante.

Ce phénomène est rapide puisque, après 8 heures, 95 % de l'arginine du milieu de culture est absorbé par les tissus. Il apparaît donc que l'entrée de l'arginine dans les tissus se fait contre un gradient de concentration. Ceci conduit à envisager deux hypothèses :

— l'absorption pourrait être due à un transport actif, faisant intervenir un apport d'énergie, et, dans une étape plus évoluée, une perméase ;

— ou bien ce serait un processus passif, l'arginine entrant dans les tissus pour remplacer celle qui est dégradée in situ. Cette hypothèse nous oblige à différencier l'arginine exogène et endogène.

L'arginine endogène, liée peut-être à des structures cellulaires, aurait moins de chances d'arriver à l'arginase que l'arginine exogène qui serait dégradée plus activement. C'est l'étude de ce phénomène qui fait l'objet du présent mémoire.

I. — Mode opératoire

Nous allons tout d'abord décrire une *expérience type d'absorption*.

Le matériel végétal utilisé dans nos expériences est constitué de petits explants calibrés, préparés par la technique de STEWARD et CAPLIN (5), pesant chacun 15 mg environ. Ces explants sont placés, soit dans des fioles tronconiques de 125 ml auxquelles sont adaptés des barboteurs contenant de la potasse (chaque barboteur contenant 4 ml de potasse à 20 %) soit dans des fioles de Warburg. Les pièges à potasse permettent de mesurer le taux de dégradation de l'arginine.

Dans chaque fiole, on introduit :

— 30 explants,

— de 2 à 10 ml de milieu nutritif liquide, composé de la solution minérale de Knop à laquelle nous avons ajouté du glucose, de la solution oligodynamique de Heller et de l'acide naphthalène acétique,

— de l'arginine marquée sur le carbone du groupement guanidique, ou un acide aminé marqué au ^{14}C ,

— enfin dans certaines expériences, des inhibiteurs métaboliques.

II. — Résultats expérimentaux

A. — *Mise en évidence d'un transport actif par action de facteurs physiques :*

L'arginine passant du milieu de culture dans les tissus du tubercule de Topinambour se déplace contre un gradient de concentration. Le milieu extérieur contient environ 30 γ /ml d'arginine au début de l'expérience d'absorption. Par extraction des acides aminés solubles, nous avons mesuré la quantité d'arginine libre dans les tissus : au départ, les tissus renferment 2.700 γ d'arginine par gramme de matière fraîche ; à la fin de la manipulation les tissus n'en contiennent plus que 1.600 γ . La différence entre ces deux valeurs est due à la dégradation et à l'incorporation de l'arginine dans les fractions

protéiques solubles et insolubles. Cependant le gradient de concentration est toujours conservé puisqu'à tout moment de la manipulation la concentration en arginine des explants est supérieure à la concentration du milieu extérieur.

1) Absorption d'arginine en présence d'ornithine :

Comme le montre la figure 1, l'ornithine est un produit de dégradation de l'arginine par l'arginase. Cette ornithine inhibe l'arginase par rétroaction. Cette propriété a été trouvée aussi bien sur des extraits acellulaires que sur des tissus cultivés in vitro.

Sur la figure 2 sont représentés les pourcentages d'inhibition de l'absorption et de la dégradation d'arginine en fonction des concentrations en ornithine.

Nous constatons qu'à concentrations croissantes, l'ornithine bloque effectivement la dégradation de l'arginine, produisant ainsi une accumulation de ce métabolite dans les tissus. Cependant, si la dégradation de l'arginine est inhibée par l'ornithine, l'absorption l'est également et dans les mêmes proportions.

Il semble donc que l'absorption se trouve bloquée par une accumulation effective d'arginine dans les cellules. D'après ceci, nous pourrions expliquer l'absorption d'arginine par un mécanisme de remplacement de molécules : une molécule est dégradée dans la cellule et elle serait remplacée par une molécule d'arginine venant du milieu extérieur.

2) Absorption de divers amino-acides :

L'arginine est absorbée à 95 % après 8 heures d'expérience.

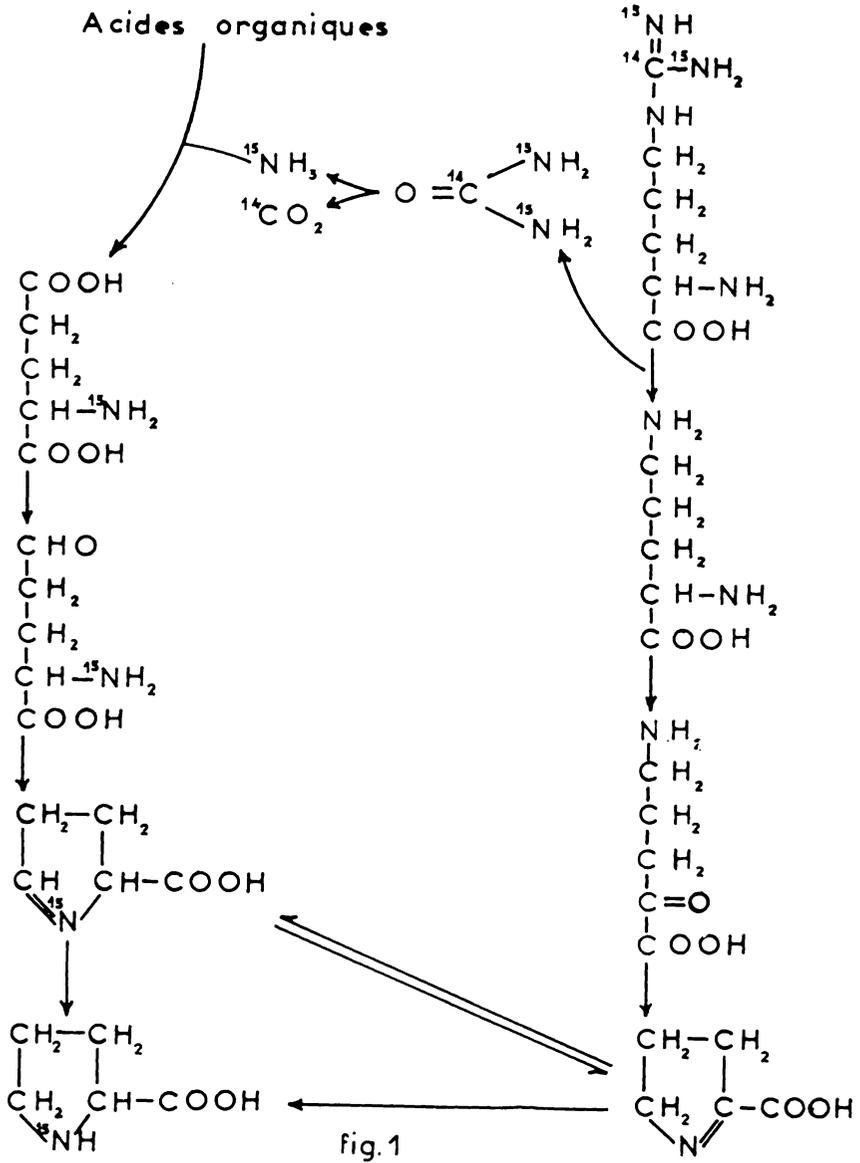
Dans une expérience faite avec la lysine, nous fournissons aux tissus 292 γ de lysine uniformément marquée au ^{14}C . L'absorption après 9 heures d'expérience est de 91 %.

L'alanine pénètre assez facilement dans les tissus : 58 % sont absorbés après 9 heures.

La proline n'est absorbée que moyennement par les tissus (fig. 3) : 46 % après 8 heures.

Par contre, la valine (fig. 4), acide aminé neutre, pénètre très rapidement dans les tissus puisqu'après 2 heures, 95 % sont absorbés.

Sur la figure 5, nous avons représenté le pourcentage d'absorption d'acide aspartique à différentes doses, en fonction du temps. Dans



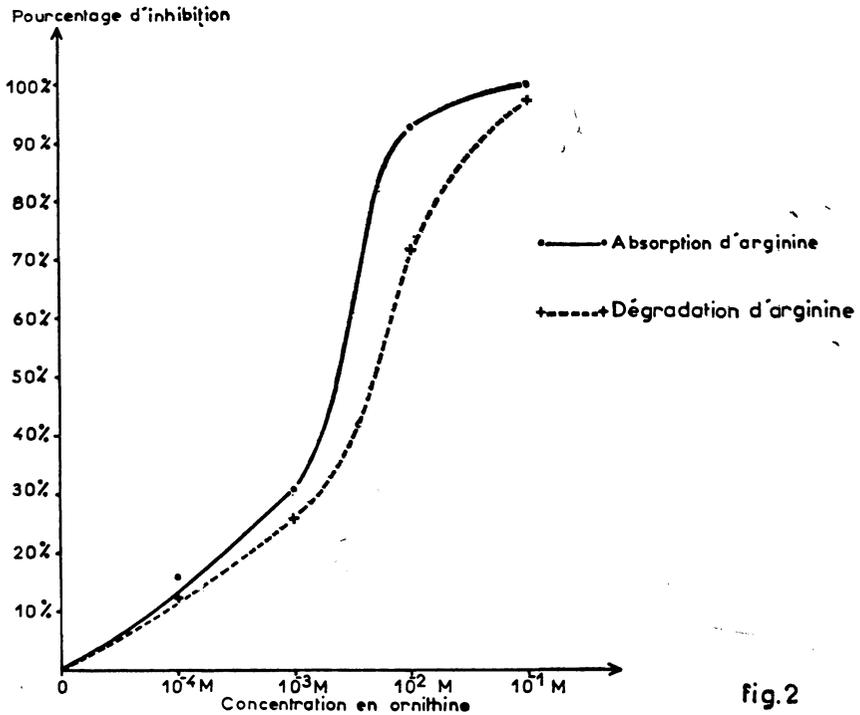


fig.2

le lot A, nous avons mis 1,38 γ /ml d'acide aspartique, le lot B en contient 10 fois plus, le lot C 50 fois plus et le lot D 100 fois plus. Même à concentrations croissantes, ne dépassant toutefois pas la concentration interne, l'acide aspartique est absorbé lentement : 33,5 % d'acide aspartique est absorbé après 9 heures d'expérience.

La vitesse de pénétration de l'acide glutamique dans les tissus du tubercule de Topinambour est également faible : après 8 heures d'expérience, 12 % de l'acide glutamique a été absorbé par les cellules.

Il semblerait donc que les acides aminés de type basique (arginine et lysine) pénètrent bien dans les tissus du tubercule de Topinambour, tandis que les amino-acides dicarboxyliques entrent difficilement dans les cellules. Les amino-acides de type neutre pénètrent moyennement. Ceux qui sont activement métabolisés, comme la valine, sont incorporés rapidement dans les tissus.

Ces faits ont également été observés par BIRT et HIRD sur des tranches de carottes (6). Pour ces auteurs, les acides aminés basiques,

Pourcentage d'absorption de la proline

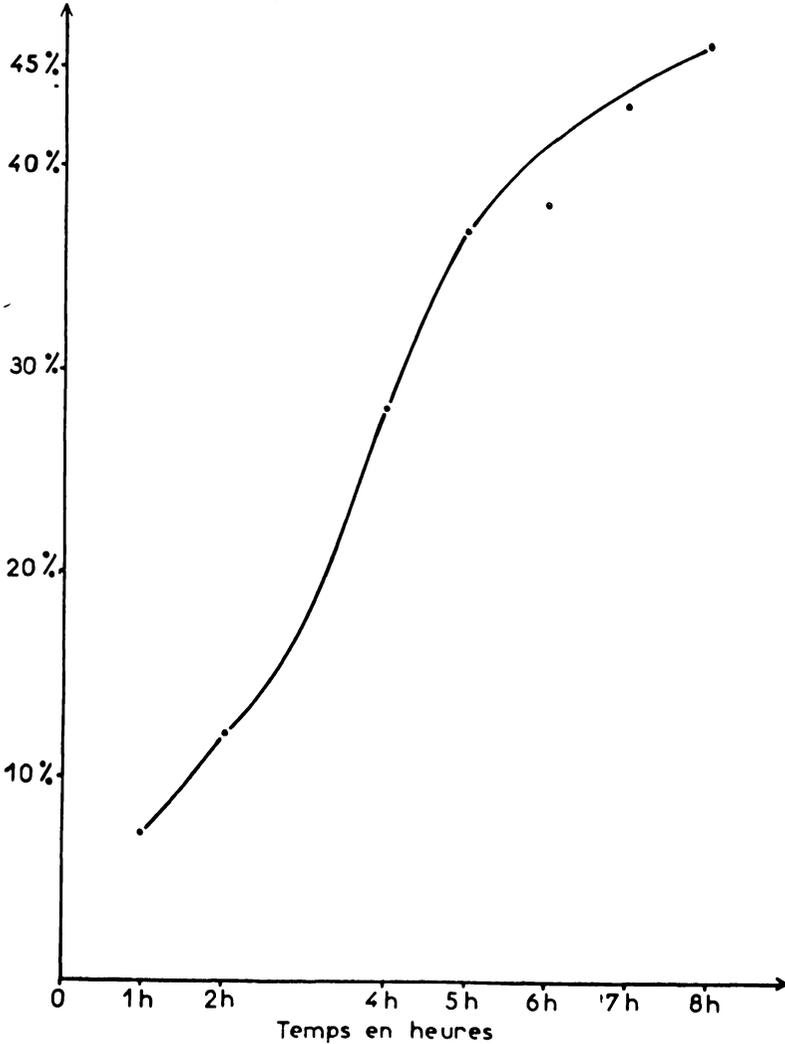
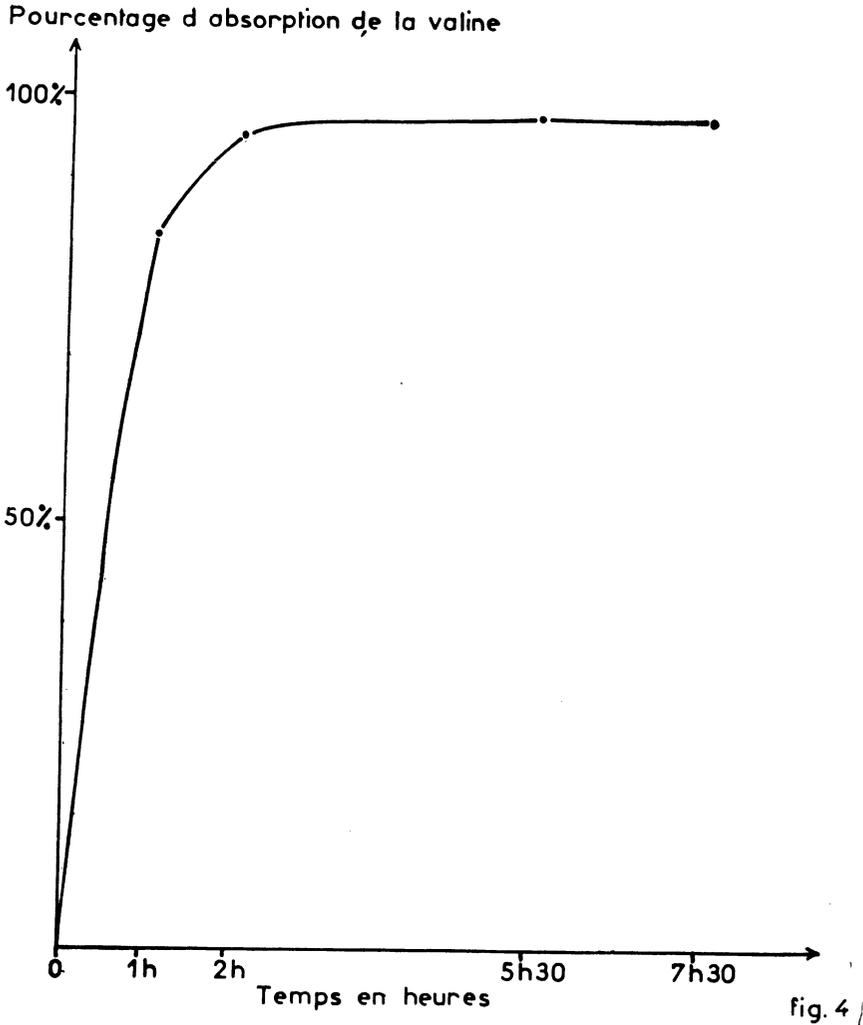


fig.3

chargés positivement, diffusent facilement dans l'espace libre cellulaire alors que les acides aminés dicarboxyliques, chargés négativement, ne diffusent que très lentement dans l'espace libre.

On pourrait aussi penser qu'il se produit un simple échange d'ions : le cytoplasme est riche en anions qui attirent les cations du milieu extérieur. Pour maintenir l'équilibre électrostatique des cel-



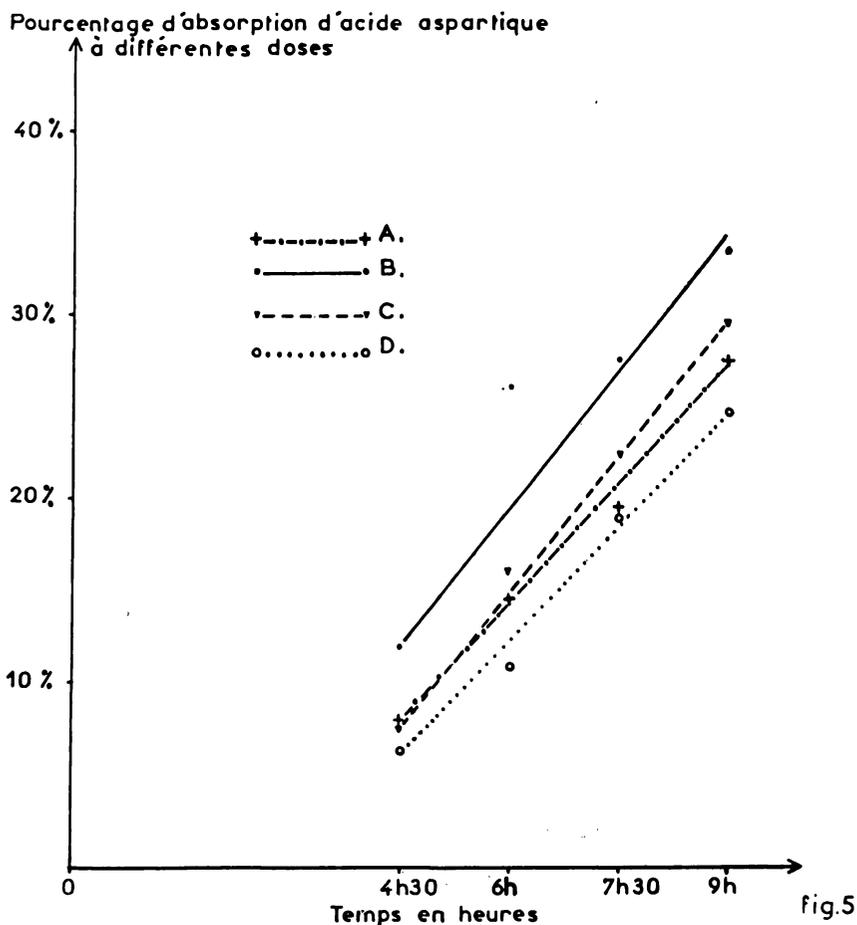
lules, des protons quittent celles-ci en remplacement des cations. Ainsi, l'arginine et la lysine se présentent sous forme de cations et passent dans les tissus du tubercule. L'acide aspartique et l'acide glutamique sont sous forme d'anions et ne sont absorbés que très lentement. Les acides aminés neutres ont une vitesse d'absorption intermédiaire.

3) Action de la température :

La température est l'un des facteurs exerçant une influence sur l'intensité des réactions métaboliques cellulaires. Le rapport des

pourcentages d'absorption de l'arginine pour des expériences à 30 ° et à 20 ° doit être voisin de 2 s'il s'agit d'un phénomène chimique. Au contraire, si l'absorption se fait suivant un mécanisme physique, la valeur du Q_{10} est voisine de 1. Or, nous avons obtenu des valeurs légèrement inférieures à l'unité.

Le mécanisme d'absorption serait donc un mécanisme physique. Ces résultats sont en faveur d'un éventuel phénomène d'échange d'ions, dans lequel le taux de dégradation déterminerait directement le taux d'absorption d'arginine.



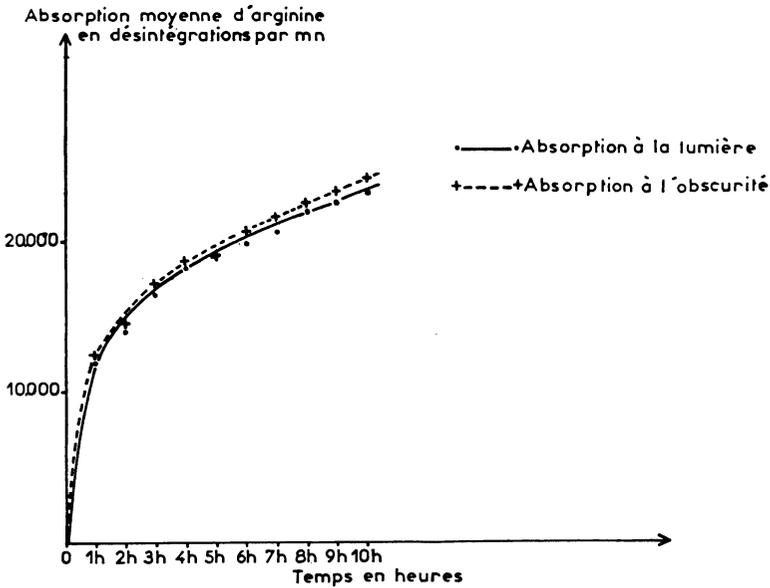


fig. 6

4) *L'influence de la lumière sur l'absorption :*

La lumière augmente jusqu'à 40 % le taux de dégradation de l'arginine par rapport aux taux de dégradation par les tissus placés à l'obscurité (7).

La figure 6 montre l'absorption moyenne d'arginine à la lumière et à l'obscurité, en fonction du temps. Ces courbes indiquent que la lumière n'influence pratiquement pas l'absorption. Donc à la lumière, la dégradation d'arginine augmente de 40 % alors que l'absorption n'est pas touchée. Ceci n'est plus en accord avec l'hypothèse d'un mécanisme d'échange d'ions.

En conclusion, des différents résultats présentés jusqu'ici, nous pouvons dire qu'un simple mécanisme physique d'échange d'ions ne suffit pas à expliquer le phénomène d'absorption de l'arginine contre un gradient de concentration. L'entrée d'arginine dans les tissus contre un gradient de concentration pourrait se faire par un mécanisme actif nécessitant de l'énergie pour lutter contre les forces physiques.

B. — *Mise en évidence d'un transport actif par action d'inhibiteurs métaboliques :*

L'énergie est présente dans les cellules sous forme d'ATP, qui

provient en grande partie de la respiration cellulaire. Si nous bloquons ou diminuons la production d'énergie, l'absorption devrait se réduire si elle se fait par un processus actif. Pour cette raison, nous avons utilisé des inhibiteurs métaboliques, tels que le fluorure de sodium et le 2,4-dinitrophénol.

1) *Effet du fluorure de sodium sur l'absorption d'arginine :*

Le fluorure de sodium diminue la production d'énergie au cours de la glycolyse, par formation de complexes avec les ions métalliques intervenant comme co-facteurs indispensables au fonctionnement de certains enzymes de la glycolyse.

Nous fournissons le fluorure à la concentration de 5×10^{-3} M, en même temps que l'arginine.

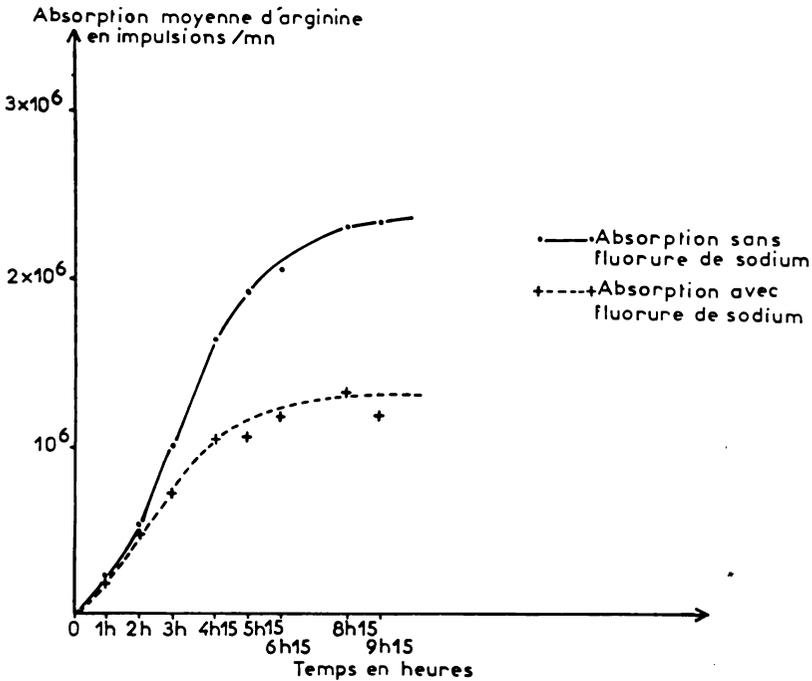


fig. 7

Au début de la manipulation (fig. 7) les écarts d'absorption entre les fioles avec fluorure et les fioles sans fluorure sont faibles : ceci pourrait s'expliquer par une pénétration lente du fluorure de sodium dans les tissus ou bien par une réserve d'énergie cellulaire suffisante pour permettre une absorption normale d'arginine pendant 2 heures.

Après 8 heures d'expérience, la différence atteint 43 %. La valeur de l'absorption après 9 heures de manipulation semble indiquer un relarguage d'arginine par les tissus. Ceci est dû au fait que le fluorure inhibe la respiration et touche le métabolisme général. Les tissus ayant concentré l'arginine relargueraient alors ce métabolite suivant un mécanisme de diffusion.

D'autre part, nous avons constaté que l'inhibition de l'absorption en cas de préincubation (fig. 8) est moindre qu'en cas de non pré-

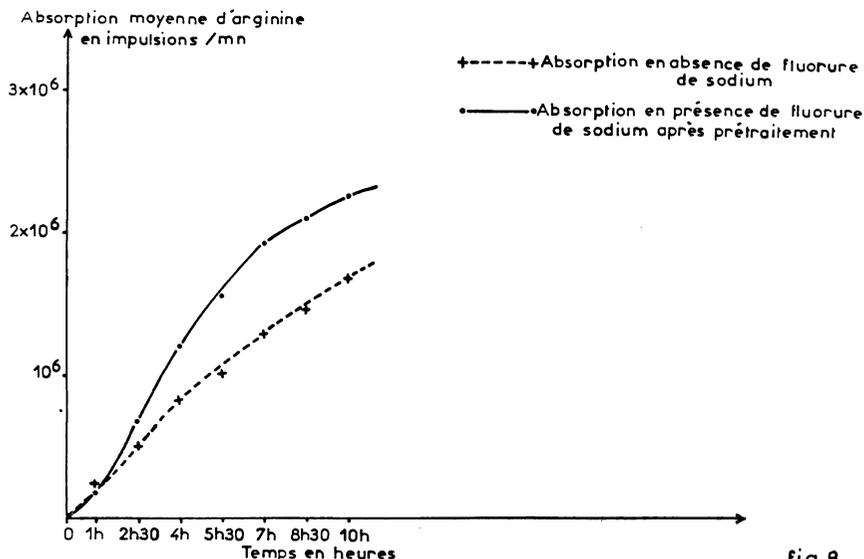


fig.8

traitement. Dans cette dernière expérience, le maximum d'inhibition n'est que de 34,5 %.

Cette réduction du pourcentage d'inhibition lors du prétraitement au fluorure de sodium a été observée par PENOT (8) pour l'absorption d'ions. A l'heure actuelle, aucune explication de ce phénomène n'a été donnée.

Donc, lorsque l'apport d'énergie diminue, l'absorption est réduite. Cependant le fluorure de sodium produit une diminution de la respiration de 39 %. Le fluorure de sodium agit donc non seulement sur la production d'énergie, mais aussi sur le métabolisme général.

2) Influence du 2,4-dinitrophénol :

Le 2,4-dinitrophénol découple le transport d'électrons et la production d'ATP au cours de la respiration. La respiration continue, mais la production d'énergie est diminuée.

Nous constatons (fig. 9) que le 2,4-dinitrophénol à faible concentration (50, 100 et 200 γ /ml), non seulement n'inhibe pas la respiration, mais au contraire, la stimule légèrement, sans doute en raison d'un mécanisme de régulation tendant à compenser le manque en ATP par une rotation plus rapide de la chaîne de phosphorylation oxydative.

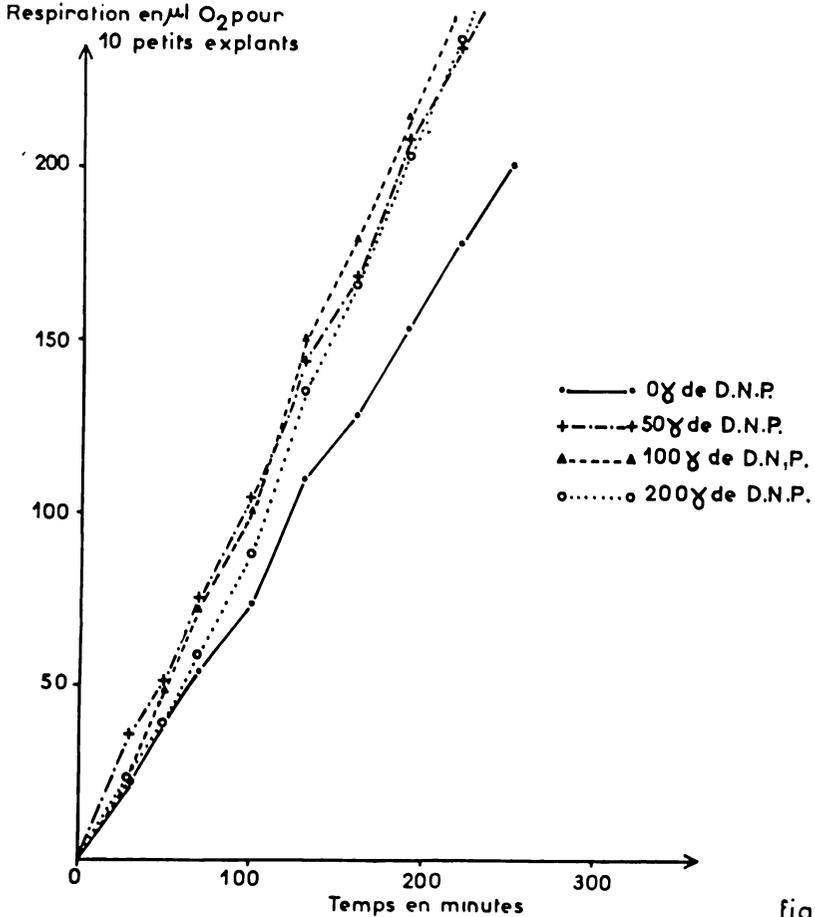


fig. 9

Connaissant les concentrations de 2,4-dinitrophénol n'agissant pas sur la respiration, nous avons alors étudié l'absorption d'arginine en présence de ces faibles doses.

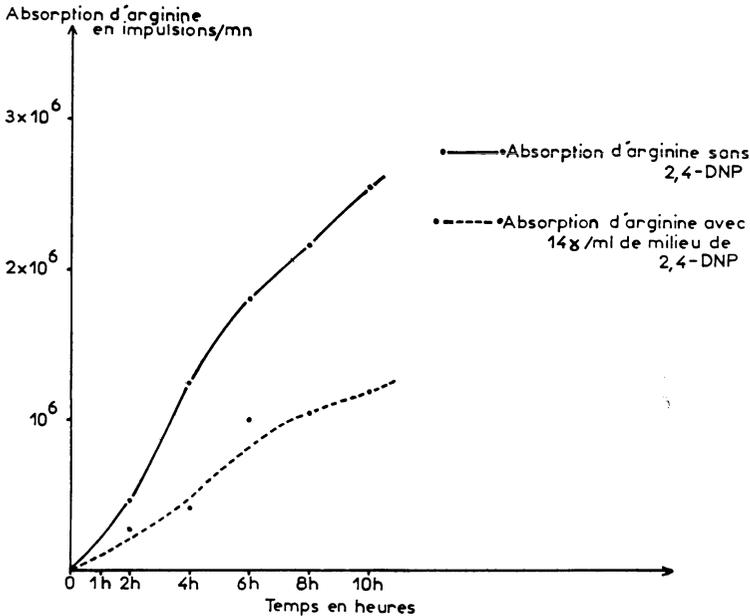


fig. 10

La figure 10 présente l'absorption d'arginine sans 2,4-DNP et l'absorption d'arginine avec 14 γ de 2,4-DNP par ml de milieu. Les pourcentages d'inhibition varient entre 40 et 66 %.

Sur la figure 11, nous présentons une cinétique d'absorption d'arginine en présence de différentes doses de 2,4-DNP : 25 et 100 γ /ml, nous remarquons que l'absorption d'arginine après 1 heure 20 d'expérience est à peu près la même pour le lot témoin et pour les lots avec 25 et 100 γ de 2,4-DNP par ml de milieu. Cet inhibiteur métabolique, quelle que soit la dose, n'agit donc pas au début de l'absorption. Un fait analogue a été observé par BIRT et HIRD pour l'absorption de la L-histidine par des tranches de carotte. Ces auteurs expliquent ces résultats par un phénomène de diffusion dans l'espace libre cellulaire. Ce mécanisme n'est pas touché par le 2,4-dinitro-phénol. Au contraire, le passage dans le cytoplasme nécessitant de l'énergie est touché par le 2,4-DNP, ce qui explique l'apparition de différences d'absorption de plus en plus élevées, lorsque la dose de 2,4-DNP augmente.

Donc comme prévu, le 2,4-DNP bloquant la production d'énergie, inhibe l'absorption d'arginine. Celle-ci pourrait être un phénomène actif, dépendant du métabolisme des tissus. L'énergie permettrait aux tissus de faire pénétrer de l'arginine contre un gradient de concentration.

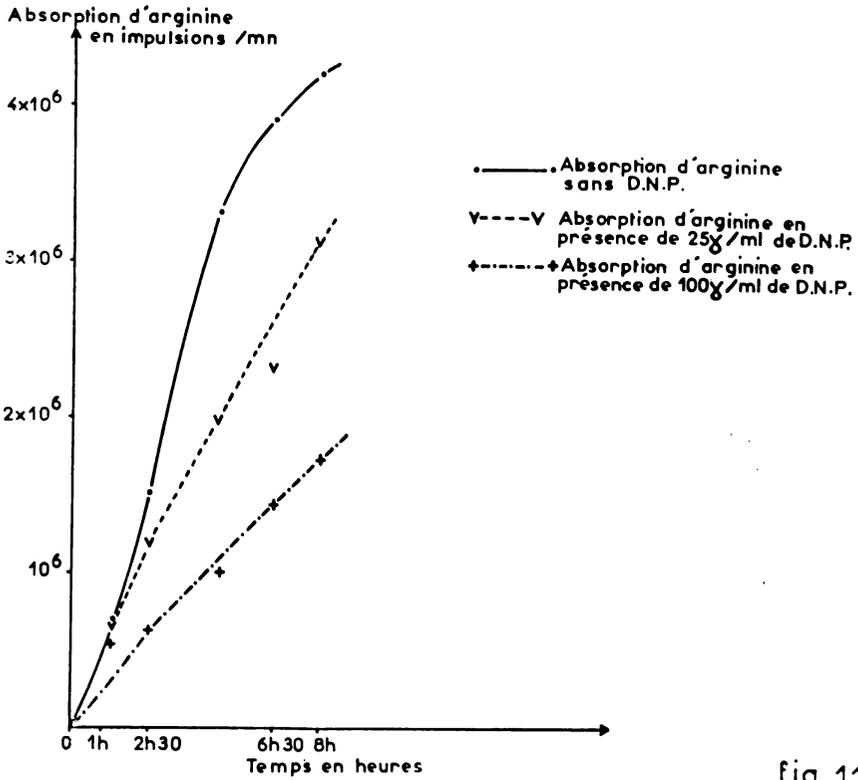


fig. 11

Cependant, l'action des inhibiteurs métaboliques sur l'absorption d'arginine pourrait s'expliquer différemment. En effet, l'arginine et l'ornithine sont deux substances du cycle de l'uréogénèse. Or, ce cycle pour fonctionner nécessite l'apport de 2 ATP. En présence d'inhibiteurs métaboliques, la quantité d'ATP disponible diminue, il se forme moins de carbamylphosphate et de l'ornithine s'accumule dans les cellules. Comme nous l'avons vu au début de cet exposé, l'ornithine inhibe l'arginase par rétroaction, ce qui provoque une accumulation d'arginine et une inhibition de l'absorption. On pourrait interpréter ces résultats comme précédemment, c'est-à-dire, qu'une molécule d'arginine dégradée est remplacée par une molécule venant du milieu extérieur. En effet, si nous considérons les pourcentages d'inhibition de la dégradation par le 2,4-DNP, nous constatons qu'ils sont toujours élevés et analogues aux pourcentages d'inhibition de l'absorption.

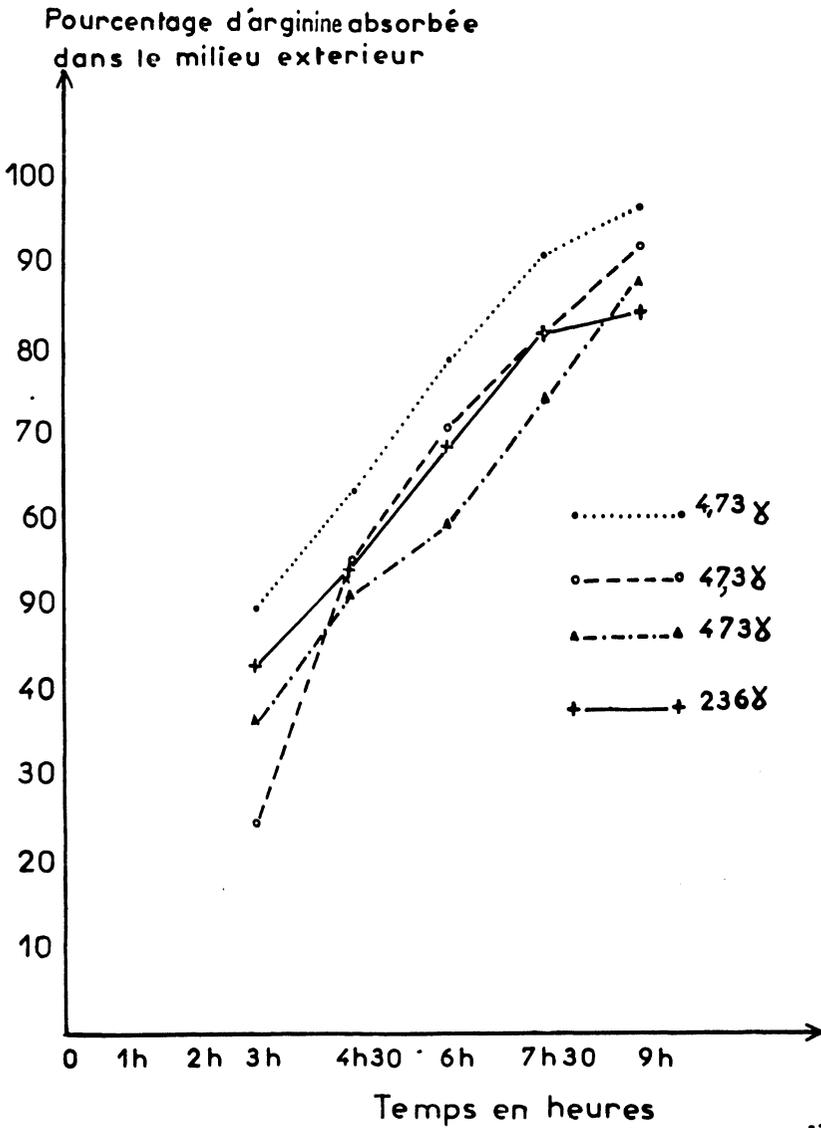


fig. 12

3) *Hypothèse du système perméasique :*

Considérant l'hypothèse du transport actif, nous pouvons penser qu'il existe un système enzymatique faisant pénétrer l'arginine dans les cellules. Il pourrait s'agir de *perméases* comme chez les Bactéries. Nous avons cherché à mettre en évidence des perméases en nous

basant sur les critères définis par COHEN (9) chez les Bactéries : ce sont des enzymes spécifiques, saturables, inductibles ou non.

a) *Spécificité du système :*

La détermination de la spécificité d'un système perméasique est basée sur l'obtention de mutants pour l'absorption d'une certaine substance. Ces mutants peuvent facilement être obtenus chez les Bactéries. Par contre, chez les végétaux supérieurs, il est difficile d'obtenir des mutants et nous ne pouvons déterminer si le système est spécifique. Nous espérons cependant répondre à cette question grâce à l'emploi d'analogues structuraux de l'arginine.

b) *Expérience de saturation :*

Pour saturer le système, nous avons mis dans le milieu extérieur des doses croissantes en arginine. Nous constatons (fig. 12) que la vitesse d'absorption d'arginine, aussi bien avec 4,73 γ qu'avec 10, 50 et 100 fois plus, est à peu près la même. Donc avec des doses raisonnables, c'est-à-dire, inférieures ou égales à la concentration en arginine des tissus, nous n'avons pas réussi à saturer le système.

c) *Expérience sur l'inductibilité :*

Si le système est inductible, l'enzyme se formera en présence de son substrat. Les inhibiteurs de synthèse protéique empêcheront donc les perméases d'apparaître en présence de leur substrat et la différence d'absorption entre les deux lots sera importante :

— l'un des inhibiteurs de protéosynthèse utilisé est le chloramphénicol. Nous répartissons les fioles en deux lots, l'un représente le témoin ; à l'autre nous ajouterons 37 γ de chloramphénicol par ml de milieu.

Nous n'observons (fig. 13) pratiquement pas de différence entre fioles témoins et fioles traitées au chloramphénicol. Ces résultats semblent indiquer que le système n'est pas inductible, mais constitutif des cellules.

— L'actinomycine D est un autre inhibiteur des synthèses protéiques. Il empêche l'action de la DNA-RNA polymérase.

S'il existe un système perméasique pour l'arginine et s'il est inductible, l'actinomycine D ne produira pas les mêmes effets, selon qu'elle agira avec ou sans prétraitement.

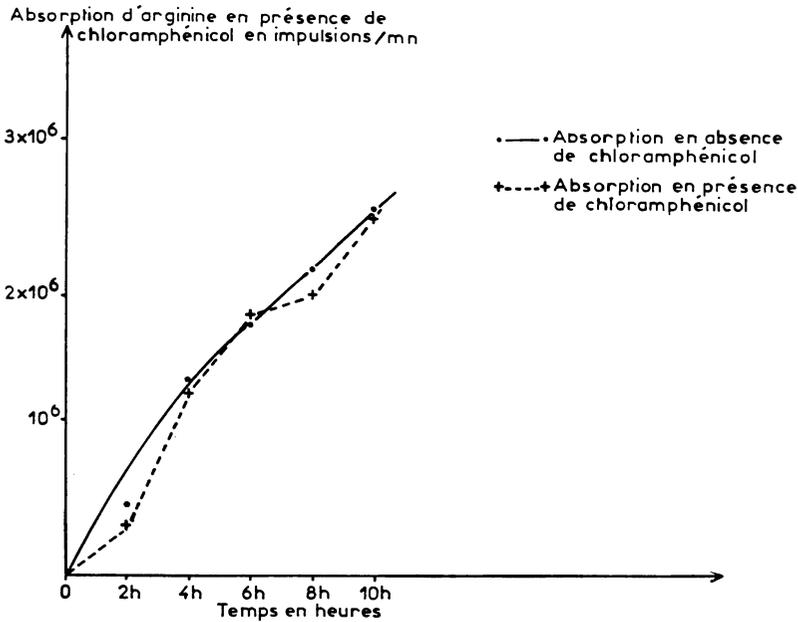


fig. 13

D'une part, lors du prétraitement, l'actinomycine D se fixe sur le DNA en formant des ponts entre les molécules de guanine voisines. La transcription du DNA en RNA messager ne peut se faire. La synthèse de la perméase ne s'effectuera donc pas et l'absorption du lot prétraité sera inférieure à celle du lot non traité.

D'autre part, si l'on donne simultanément l'arginine et l'actinomycine D, l'arginine pénétrera plus rapidement dans les tissus que l'actinomycine D et induira la synthèse du RNA messager de sa perméase. L'actinomycine D ne pourra se fixer sur le DNA puisque la transcription est commencée. L'absorption d'arginine en présence d'actinomycine D sans prétraitement, sera à peine différente de l'absorption sans actinomycine D.

Lorsque nous mettons les explants en présence d'un milieu contenant de l'arginine et de l'actinomycine D, nous constatons (fig. 14) que la différence d'absorption est faible entre lot témoin et lot traité à l'actinomycine D.

Nous avons réalisé ensuite un prétraitement de 30 minutes à l'actinomycine D et il apparaît une différence (fig. 15) importante entre le lot traité et le témoin.

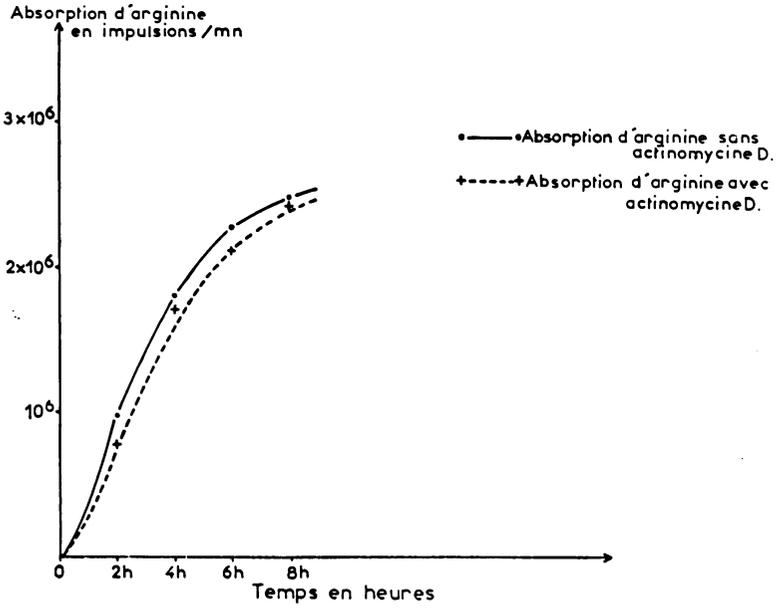


fig. 14

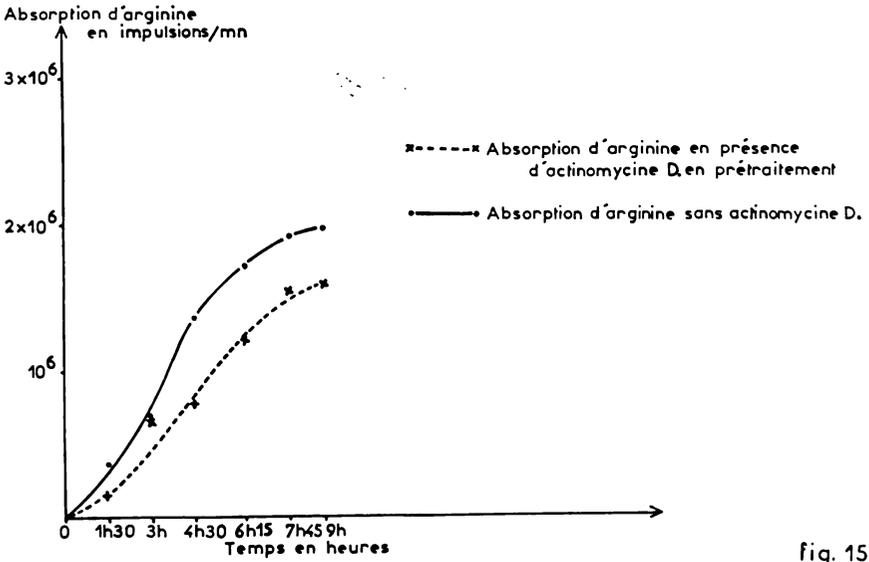


fig. 15

Ces deux résultats semblent indiquer l'existence d'une perméase inductible. Toutefois, ceci n'est pas en accord avec les résultats obtenus avec le chloramphénicol. Cette action du chloramphénicol mériterait cependant d'être étudiée plus en détail.

Cependant, si l'on considère le mécanisme d'absorption comme un échange d'ions, on pourrait aussi expliquer l'action de l'actinomycine D en préincubation. L'actinomycine D pourrait empêcher la synthèse d'arginase. L'arginine n'étant plus dégradée à ce moment-là, il se produirait une accumulation dans les cellules et l'absorption serait ralentie.

Conclusion

Les résultats obtenus jusqu'à présent ne nous permettent pas de choisir entre un transport actif et un mécanisme passif d'absorption. Les données expérimentales peuvent être interprétées dans l'un ou l'autre sens. Des travaux ultérieurs sont nécessaires pour résoudre le problème de l'absorption d'arginine par des explants de tubercules de *Topinambour* cultivés *in vitro*.

Laboratoire de Physiologie Végétale
8, rue Gœthe - Strasbourg
et
Applications Biologiques
Centre Nucléaire
1, rue du Loess - Cronembourg

BIBLIOGRAPHIE

- (1) GAUTHERET R.J. (1942). — Manuel technique de culture des tissus végétaux, Masson et Cie, Edit., Paris.
- (2) DURANTON H. (1959). — *Thèse*, Paris.
- (3) DURST F. (1966). — *Physiol. Vég.*, **4**, p. 283-298.
- (4) WINISDOERFFER M. et WINISDOERFFER B. (1967). — Diplômes d'Etudes Supérieures.
- (5) STEWARD F.C. et CAPLIN S.M. (1954). — *Ann. Biol.*, **30**, p. 385-394.
- (6) BIRT L.M. et HIRD F.J.R. (1956). — *Biochem. J.*, **64**, p. 305-311 ; (1958). — *Biochem. J.*, **70**, p. 277-286.
- (7) LAMBERT Cl. (1966). — *Physiol. Vég.*, **4**, p. 263-282.
- (8) PENOT M. (1967). — *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 264, p. 926-928.
- (9) RICKENBERG H.V., COHEN G.N., DUTTIN G., MONOD J. (1956). — *Ann. Inst. Pasteur*, p. 829-857.

ACTION RHIZOGÈNE DE CERTAINES SUBSTANCES SYNTHÉTISÉES PAR DES BACTÉRIES

par

J. FALLOT, F. SALACROUP, G. DURAND

La composition de la rhizosphère (champignons et bactéries) en fonction des types de sols, des espèces végétales... a fait l'objet de nombreux travaux. Mais bien moins connu est le fonctionnement des associations microorganismes - plantes, ainsi que la nature des substances susceptibles d'être fournies aux plantes par les microorganismes telluriques.

L'étude de ces problèmes, limitée aux bactéries, a été entreprise *in vitro* à l'aide de cultures de tissus de tiges ou de racines excisées (FALLOT, 1964 ; CABASSY, 1965 ; FALLOT et coll., 1966). C'est ainsi que *Bacillus megaterium* peut déterminer la prolifération de fragments végétaux normalement incapables de divisions et peut stimuler la croissance de racines excisées. Cette action se retrouve avec des filtrats acellulaires de milieux de culture de cette bactérie ou avec certains de leurs extraits. Il a été montré également que d'autres germes tels que *Sarcina lutea*, *Pseudomonas fluorescens*, *Azotobacter chroococcum*... déterminent les divisions de tissus cultivés *in vitro*.

Ces travaux ont été poursuivis et la présente étude est consacrée à des essais de séparation de substances actives contenues dans les filtrats de milieux de culture bactériens. La méthode de séparation utilisée est, ici, la chromatographie sur colonne.

I. — Matériel et techniques

A. — Obention des filtrats, des extraits et leur fractionnement par chromatographie sur colonne :

L'obtention de filtrat de milieu de culture bactérienne a déjà été décrite antérieurement (FALLOT, 1964).

Nous nous bornerons à dire ici que, pour *Bacillus megaterium*, la suspension bactérienne est centrifugée et filtrée dès le début de la sporulation observé au microscope après coloration au vert mala-chite et à la safranine. Le filtrat est ensuite concentré sous vide au 1/100 de son volume et ajouté au milieu de base à diverses con-

centrations. Quant aux cultures de *Pseudomonas fluorescens*, bactérie non sporulante, elles sont utilisées après ralentissement de leur croissance, déterminé par néphélogéométrie.

L'extraction à l'acétate d'éthyle a lieu à pH 4 selon le mode opératoire antérieurement décrit (CABASSY, 1965).

Fractionnement des filtrats et des extraits par chromatographie sur colonne.

Une séparation sur colonne échangeuse d'anions réalisée par un gradient d'éluant, a été effectuée à l'aide de la méthode mise au point par COHN (1950), modifiée par GUIJTON (1965) et DURAND (1966) et appliquée à la détermination quantitative des nucléotides de l'acide ribonucléique.

A l'aide de ce dispositif, la solution éluante s'enrichit progressivement en acide formique et l'éluat est recueilli dans les tubes d'un collecteur de fractions.

Généralement, la séparation a porté sur 3 ml de filtrat ou d'extrait de culture bactérienne, concentré, ajusté à pH 7, et correspondant à 300 cc de milieu. 20 ml d'eau distillée ont été ajoutés immédiatement après addition du filtrat ou de l'extrait.

A la fin de l'éluant, le contenu de chaque tube (6 ml) est dosé au spectrophotomètre JOBIN et YVON, dans l'ultra-violet à 260 m μ , et la courbe construite point par point sur papier semi-logarithmique.

B. — *Culture de plantules sur milieu liquide :*

Des plantules de radis ont été cultivées dans des tubes renfermant 7 ml de milieu liquide. Celui-ci est surmonté d'une collerette de papier filtre, servant de support, et disposée selon la technique de HELLER.

Le bord supérieur du papier filtre dépasse le niveau du milieu d'environ 2 à 3 mm. Sur le papier, on dépose, à l'aide d'une spatule, des plantules stériles germées depuis 2 jours. La germination de ces dernières a lieu dans des boîtes de Pétri renfermant un disque de papier filtre imbibé de 5 ml d'eau.

C. — *Culture de tissus de tiges :*

Les cultures de fragments calibrés de topinambour ont été effectuées selon la technique classique exposée dans le traité de GAUTHERET (1959).

Le milieu de base contient les éléments minéraux proposés par HELLER ; il est additionné de 30 g par litre de glucose, et gélosé ou non à 15 g par litre.

Les opérations préliminaires à l'ensemencement sont bien connues ; il nous suffira de préciser qu'un cylindre de tissu de topinambour (diamètre 0,6 cm) est prélevé à l'aide d'un perce-bouchon en acier inoxydable, puis débité avec des lames de bistouri placées à 1 cm de distance.

D. — Culture de racines excisées :

Des racines excisées de *Raphanus sativus* L., variété *demi-long de 18 jours* ont été cultivées.

Lorsque la radicelle des graines stériles, mises à germer en boîte de Pétri, atteint environ 2 cm, son extrémité est sectionnée stérilement. Le segment détaché, qui mesure à peu près 1 cm, est mis en culture. La racine obtenue est alors multipliée par repiquages successifs d'extrémités de radicelles ainsi que de secteurs prélevés sur la racine principale ou sur les radicelles (BOLL et STREET, 1951 ; STREET, communication personnelle).

En vue d'une expérience, des secteurs sont mis en culture pendant 7 jours ; après quoi, les extrémités de radicelles qui ont pris naissance sont prélevées et ensemencées.

Les milieux de cultures de base (témoin) contiennent seulement des éléments minéraux du Milieu BONNER-DEVIRIAN légèrement modifié ou ceux du milieu de STREET.

La modification de la solution de BONNER-DEVIRIAN concerne le fer qui est apporté ici sous forme de chlorure ferrique chélaté à l'aide d'EDTA et à raison de 6,5 cc par litre d'une solution préparée ainsi : 0,8 g d'EDTA sont dissous dans l'eau, 3 ml d'une solution de chlorure ferrique à 10 % sont dissous dans cette solution et le volume ajusté à un litre.

Dans les deux cas, le saccharose est apporté à raison de 20 g par litre et le pH est ajusté après autoclavage à $5,2 \pm 0,1$.

Chaque erlenmeyer de 200 ml contient 50 ml de milieu préparé comme suit : 30 mg d'un tampon phosphaté solide (mélange de phosphate monocalcique et tricalcique) sont placés dans 10 ml d'eau bidistillée. Après autoclavage, 40 ml de milieu renferment les sels minéraux et le saccharose pour 50 ml sont ajoutés stérilement (SHEAT, FLECHTER et STREET, 1959).

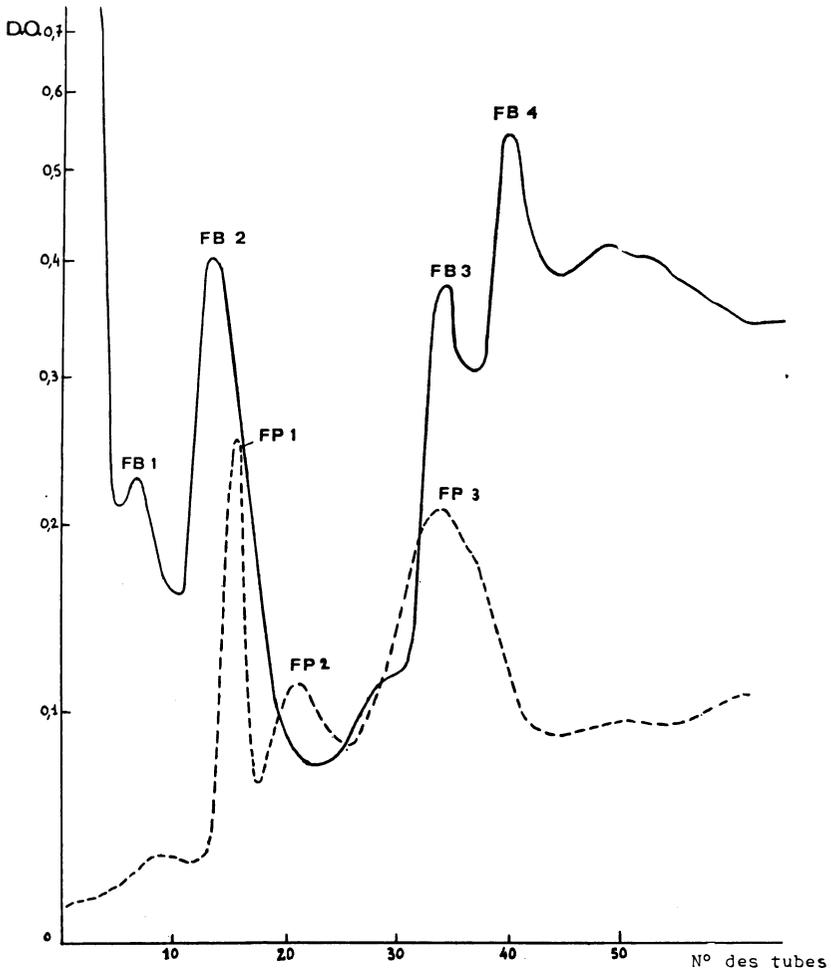


Fig. I : Spectre UV, à 260 m μ , de filtrats de milieux de culture de *Bacillus megaterium* (—) et de *Pseudomonas fluorescens* (---), après élution par l'acide formique (D.O.: densité optique).

Le nombre d'erlenmeyers par série s'élève à un minimum de 15 ; il est le plus souvent de 20.

La durée de la culture a été fixée à 14 jours.

II. — Résultats

Les courbes construites comme indiqué précédemment et représentées dans la figure 1 montrent l'intensité de l'absorption à 260 m μ .

des fractions recueillies. On voit qu'un certain nombre de celles-ci possèdent un maximum d'absorption à cette longueur d'onde : tubes n^{os} 7, 13, 34 et 39 dans le cas de *Bacillus megaterium*, tubes n^{os} 16, 21 et 33 dans le cas de *Pseudomonas fluorescens*. Ces fractions sont numérotées selon leur rang d'éluion et sont ainsi appelées FB 1, FB 2... ou FP 1, FP 2...

Examinons ensuite les courbes d'absorption dans l'ultra-violet des fractions ainsi séparées à partir des filtrats de milieux de culture de ces deux bactéries. On voit sur la figure 2 que plusieurs d'entre elles présentent un minimum d'absorption autour de 240 m μ suivi d'un maximum autour de 260 m μ .

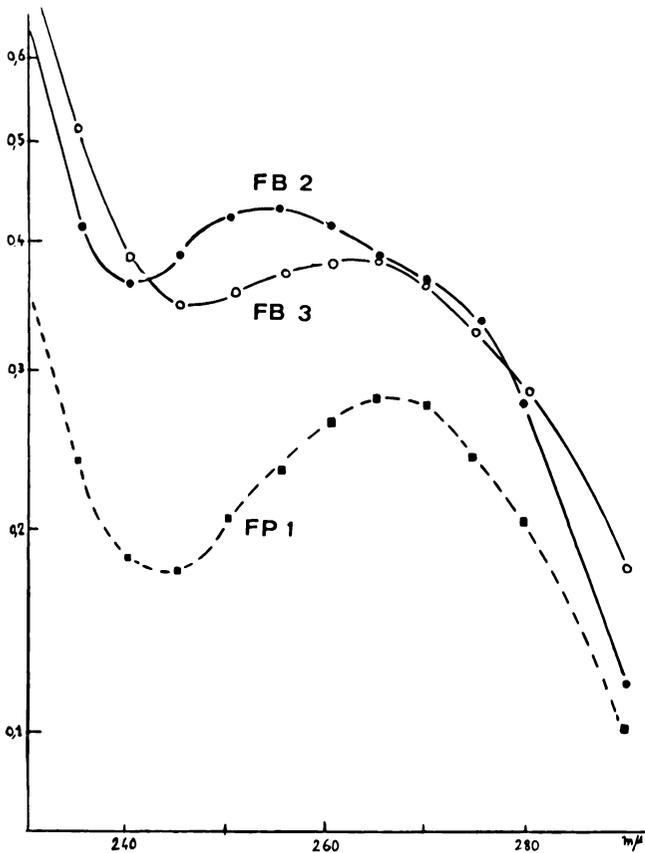


Fig. 2 : Spectre UV de quelques fractions obtenues après éluion par l'acide formique de filtrats de milieux de culture de *Bacillus megaterium*, FB, et de *Pseudomonas fluorescens*, FP, (D. O. : densité optique).

Il restait alors à rechercher si de telles fractions possédaient une action sur la croissance des plantes. Après évaporation à sec des fractions et reprise dans l'eau, une partie aliquote a été ajoutée à des milieux de culture de plante, de telle manière que 100 ml, par exemple, contiennent la fraction n° 2 de 100 ml de milieu de *Bacillus megaterium*. Nous avons opéré de même avec les fractions FB n° 3 et n° 4 de filtrat de cette bactérie et FP n° 1 et 2 de celui de *Pseudomonas fluorescens*.

Les milieux de culture ainsi préparés ont reçu, soit des plantules de radis placées sur support de papier filtre, soit des radicules de radis, soit des tissus de topinambour.

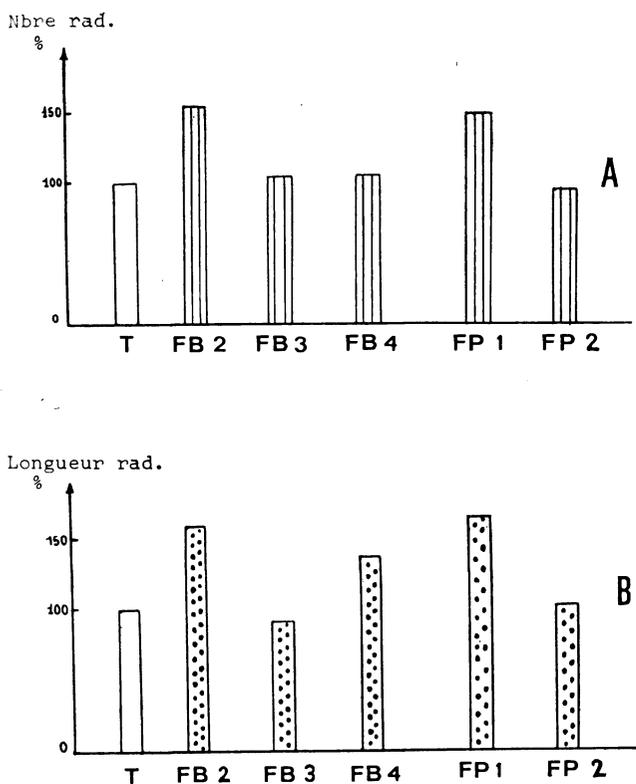


Fig. 3 : Action des fractions de filtrats de *Bacillus megaterium* (FB) et de *Pseudomonas fluorescens* (FP) sur la croissance du système racinaire de plantules de radis.

A : nombre de radicelles par racine (T= 25,8)

B : longueur totale des radicelles par racine (T = 138,6 mm)

A. — Action sur le système racinaire de plantules de radis :

La figure 3 montre les réactions des racines de plantules de radis en présence des différentes fractions isolées de filtrats des deux bactéries étudiées.

Le nombre de radicelles par racine est fortement augmenté par les fractions n° 2 de *Bacillus megaterium* et n° 1 de *Pseudomonas fluorescens* : les valeurs obtenues atteignent 150 % de la valeur du témoin ramené à 100. Les autres fractions FB 3, FB 4 et FP 2 se sont révélées sans effet.

La longueur totale des radicelles par racine en présence des fractions FB 2 et FP 1 est nettement plus grande que celle des témoins (160 %). Ce résultat était prévisible, étant donné l'accroissement du nombre de radicelles. La fraction n° 4 de *Bacillus megaterium* possède également une action accélératrice, puisque la longueur des radicelles atteint 133 %. Mais, ici, le nombre des radicelles étant identique à celui des témoins, l'effet sur l'augmentation de la longueur des radicelles ne peut être mis en doute.

B. — Action sur la croissance de racines excisées de radis :

C'est la fraction FB 2 qui est montrée la plus intéressante. En effet, dans le milieu défini plus haut, elle a stimulé la néoformation des radicelles et leur croissance en longueur. C'est ainsi que le nombre de radicelles par racine atteint 123 % par rapport au témoin ramené à 100 et que la longueur totale des radicelles par racine est de 138 %.

C. — Action sur les tissus de topinambour :

La rhizogénèse de fragments de topinambour est excitée en présence des fractions FB 4 et FB 3 de filtrats de *Bacillus megaterium*. Dans le cas de la fraction 4, 32 % des explantats portent en moyenne 2,2 racines dont la longueur moyenne atteint 19 mm. Dans le cas de la fraction 3, 5 % des cultures possèdent 1,4 racine de longueur moyenne 23 mm. Quant à la fraction FB 2 dont l'effet stimulant avait été observé sur les racines de plantules et sur les racines excisées, elle est cette fois inactive, de même que les fractions de filtrat de *Pseudomonas fluorescens*.

Discussion

Le déterminisme de la rhizogénèse n'est pas encore élucidé ; les deux principales théories proposées sont celles de BOUILLENNE et WENT et celle de SKOOG.

Selon BOUILLENNE et WENT (dès 1933), puis GAUTHERET (1966), la rhizogenèse serait induite par un facteur interne encore hypothétique, la « rhizocaline », dérivant de la transformation d'un précurseur existant dans les tissus. Pour GAUTHERET, le glucose participerait à la formation de la rhizocaline et il serait même le facteur primitif déclenchant l'induction rhizogène. Ce facteur serait instable, mais stabilisé par la lumière ou l'acide gibbéréllique et révélé par l'auxine.

Selon SKOOG et MILLER (1957), la rhizogenèse ne résulterait pas de l'intervention d'une substance spécifique, mais serait déterminée par un rapport convenable des auxines et des kinines au sein des tissus. On sait, par exemple, que les tissus de moelle de tige de tabac présentent une excellente prolifération anarchique, lorsque la culture a lieu sur un milieu renfermant 0,5 mg/ml d'acide β indolyl-acétique (AIA) et 1 mg/l de kinétine ; l'augmentation du rapport auxine/kinétine provoque la néoformation de racines ; au contraire sa diminution détermine celle de bourgeons.

Dans le cas du topinambour, tige tubérisée, un apport de kinétine provoquerait toujours une atténuation de la rhizogenèse car le rapport auxine/kinétine se trouverait porté au-dessous du niveau correspondant au maximum d'effet rhizogène.

La néoformation de radicules par les racines serait également conditionnée par l'équilibre auxines/kinétine (TORREY, 1956, 1962 ; GOLDACRE, 1959). Sur racine de pois, TORREY observe une stimulation de la ramification à la dose de 0,01 ppm de kinétine (5×10^{-8} M), une inhibition aux plus hautes concentrations se traduisant même par la suppression de la naissance des racines latérales à 5 ppm. Quant à GOLDACRE, il étudie le développement de radicules sur des racines excisées de lin ; il trouve que l'acide β indolyl-acétique augmente le nombre de ces radicules par racine et ceci en induisant la formation de primordia latéraux adjacents aux méristèmes de radicules. Il émet l'hypothèse que ces derniers pourraient élaborer une kinine qui en présence d'AIA exogène induirait de nouveaux primordia à l'endroit où le rapport auxine/kinine est convenable. Cet auteur établit enfin que cette kinine endogène ne peut pas être remplacée par la kinétine car celle-ci n'augmente pas la néoformation de radicules en présence d'AIA.

Les théories de BOUILLENNE et de SKOOG ne sont pas fondamentalement contradictoires : GAUTHERET ne nie pas l'influence possible du rapport auxine/kinine sur la rhizogenèse. De toute façon, quelle que soit la théorie adoptée, il semble certain que la néoformation de

racines à partir de tiges ou de racines exige auxine et kinine, ces substances étant dans un rapport déterminé.

Nos résultats paraissent s'inscrire dans la ligne des précédentes conceptions. La rhizogenèse de tiges de vignes ou de topinambour et celle de racines excisées de radis se trouve en effet induite ou stimulée par *Bacillus megaterium* et ses extraits (FALLOT, 1964 ; FALLOT et coll., 1966).

Dans la présente étude, nous montrons que des fractions isolées par chromatographie sur colonne à partir des filtrats de milieux de culture de *Bacillus megaterium* et de *Pseudomonas fluorescens* favorisent la rhizogenèse. Il est ainsi probable que ces fractions, contenant selon toute vraisemblance des dérivés puriques, interviennent dans le rapport précédent.

BIBLIOGRAPHIE

- BOLL W.G. et STREET H.E., 1951. — Studies on the growth of excised roots. I. The stimulatory effect of molybdenum and copper on the growth of excised tomato roots. *New Phytol.*, **50**, 52-75.
- CABASSY S., 1965. — Action de *Bacillus megaterium* sur la croissance de racines excisées. *Dipl. d'Etudes Sup.*, Toulouse.
- COHN W.E., 1950. — The anion-exchange separation of ribonucleotides. *J. Am. Chem. Soc.*, **72**, 1471-1478.
- DURAND G., 1966. — Contribution à l'étude de la biologie des sols: le catabolisme des acides nucléiques et leurs dérivés. *Thèse*, Toulouse.
- FALLOT J., 1964. — Sur la prolifération des tissus de *Vitis* et d'autres végétaux. Rôle des bourgeons. Action des bactéries. *Thèse*, Toulouse.
- FALLOT J., ROUCH J., SALACROUP F. et CABASSY S., 1966. — Action de *Bacillus megaterium* et de *Pseudomonas fluorescens* sur la croissance de racines excisées. *Annales Inst. Pasteur*, **III**, 75-88.
- GAUTHERET R.J., 1959. — La culture des tissus végétaux. Masson édit., Paris.
- GAUTHERET R.J., 1959. — Les phytohormones et l'organogenèse. *Les congrès et colloques de l'Université de Liège*, **38**, 55-93.
- GOLDACRE P.L., 1959. — Potentiation of lateral root induction by root initials in isolated flax roots. *Aust. Journ. Biol. Sci.*, **12**, 388-394.
- GUITTON Y., 1965. — Une méthode pratique pour la détermination quantitative des nucléotides de l'acide ribonucléique. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, **11**, 337-341.
- SHEAT D.E.G., FLETCHER B.H. et STREET H.E., 1959. — Studies on the growth of excised roots. VIII. The growth of excised tomato roots supplied with various sources of nitrogen. *New Phytol.*, **58**, 128-141.
- SKOOG F. et MILLER C.O., 1957. — Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured *in vitro*. The biological action of growth substances. *Symp. Soc. Exper. Biol.*, **11**, 118-131.
- TORREY J.G., 1956. — Chemicals factors limiting lateral root formation in isolated roots. *Physiol. Plant.*, **9**, 370-388.
- TORREY J.G., 1962. — Auxin and purine interactions in lateral root initiation in isolated poa root segments. *Physiol. Plant.*, **15**, 177-185.

Biologie végétale

E.N.S.A.T. Faculté des Sciences
145, avenue de Muret, Toulouse
et I.N.S.A. - Rangueil, Toulouse

L'INCOMPATIBILITÉ CHEZ LES PLANTES A FLEURS : OBSERVATIONS CONCERNANT DES RHOEADALES

par

A. GAGNIEU et J. AMOURIO

L'autostérilité par incompatibilité a fait l'objet d'études importantes — surtout sur des plantes de grande culture — qui se sont étendues à un nombre toujours croissant d'espèces naturelles. L'analyse histologique a permis de caractériser trois modalités du phénomène en ce qui concerne l'impossibilité d'autofécondation.

1. Le pollen ne germe pas, ou ne franchit pas la surface du stigmate, les papilles constituent la zone d'inhibition.

2. Les tubes polliniques sont formés, mais plus ou moins rapidement inhibés sur leur trajet dans le style.

3. La fécondation étant réalisée, la combinaison de deux facteurs S identiques détermine l'avortement de l'embryon et un arrêt général de formation de la graine.

Le présent travail a porté sur des Rhoeadales : Crucifères, Fumariacées, Papavéracées, afin de caractériser de nouveaux cas d'autostérilité en les situant, du point de vue histologique, par rapport aux trois éventualités ci-dessus définies. L'étude a été faite en deux temps :

— observation directe du pollen et test de germination in vitro (sur agar sucré), afin de savoir s'il est potentiellement actif ;

— utilisation de ce pollen en fécondation contrôlée avec analyse des résultats par la production de graines.

Crucifères

L'autostérilité est totale pour les espèces *Alyssum montanum* L., *A. saxatile* L., *Isatis tinctoria* L., *Aubrietia deltoidea* L., *Barbarea vulgaris* R. Br. Pour toutes les plantes en expérience, le pollen est apparemment normal : 90 à 95 % de grains pleins colorables ; il est actif sur gelée d'agar sucré (10, 12 ou 15 % de saccharose, suivant les cas). Après autopollinisation, les résultats sont entièrement négatifs, alors que la fécondité de ces espèces est normale en fécon-

dation libre. L'épreuve de germination des graines a permis d'éliminer les résultats douteux lorsque des ébauches de semences s'étaient formées au cours des essais répétés.

L'observation des stigmates après autopollinisation a montré que, chez *Alyssum* et *Isatis*, le tube pollinique ne se développe pas, chez *Aubrietia* et *Barbarea*, le pollen ébauche une croissance de tube qui se recourbe du côté opposé aux papilles.

Donc, les Crucifères introduites en expérience montrent, dans le cas d'autostérilité, un aspect du phénomène qui est conforme à celui qui est connu sous le nom de « type Crucifère » d'auto-incompatibilité (cas cité n° 1), dans lequel l'arrêt du pollen se situe très généralement au niveau des papilles du stigmate.

Fumariacées

Le genre *Corydalis* renferme l'espèce *cava* (L.) Schw. K., autostérile déjà caractérisée : d'après HILDEBRAND, « cette espèce n'est fertile que lorsqu'elle est imprégnée par le pollen de plusieurs plantes ». Les observations de V. CHRISTEN (D.E.S. 1958, résultats non publiés) ont montré que la barrière d'inhibition du pollen se situe au niveau du stigmate, de manière exactement conforme au « type Crucifère » d'auto-incompatibilité. De plus, dans diverses stations naturelles régionales, il a été possible de vérifier :

1° que chaque plante est autostérile ;

2° que dans tous les peuplements, il y a interfertilité *ou* interstérilité entre les individus. Le déterminisme factoriel de l'Incompatibilité n'est pas encore établi.

L'autostérilité n'est pas générale dans le genre *Corydalis* : nous avons vérifié que l'espèce *C. solida* (L.) Sm. est autofertile.

Pour les plantes actuellement en expérience, l'autostérilité s'est manifestée chez *Corydalis lutea* (L.) D.C. Cette espèce donne des graines en quantité normale à la suite d'autopollinisation contrôlée. Il est possible de vérifier que l'autofécondation est effective par l'observation des faisceaux de tubes polliniques dans les styles. Cependant, l'épreuve de germination des semences est entièrement négative.

Le développement des graines a été suivi à partir de la double fécondation qui se passe dans un sac embryonnaire à 8 noyaux ; or, la formation de la graine et sa constitution ne diffèrent pas de ce

qu'elles sont après fécondation libre. La taille globale de la graine est la même, mais l'embryon issu d'autofécondation est plus petit, les cotylédons plus plats.

Rapport de taille : embryon de fécondation libre / embryon d'autofécondation = 13/10 (mm).

Il s'agit donc d'un type d'autostérilité qui se rapporte au troisième cas cité des modalités d'auto-incompatibilité : l'autofécondation étant réalisée, l'inhibition se manifeste au moment du développement de l'embryon. Le mécanisme en cause a son siège dans les tissus de l'embryon lui-même ou de l'albumen, ce que la seule observation ne permet pas d'élucider.

Ce résultat doit être comparé aux précédents pour prendre tout son intérêt.

Ce phénomène qui se manifeste par l'autofécondation sans descendance chez *Corydalis lutea*, relève-t-il effectivement du phénomène d'incompatibilité à déterminisme génétique commandé par les allèles S d'opposition ? Si l'expérimentation en cours le confirme, les Fumariacées auraient un comportement mixte illustré par le seul genre *Corydalis*.

En somme, le type Crucifère d'autostérilité par incompatibilité déborde la famille des Crucifères. Il se retrouve chez une Fumariacée (*C. cava*) qui est une Papavérale s. str. Il crée un lien entre les deux grands groupes : Capparidales et Papavérales s. str. ; cependant, il ne caractérise pas l'ensemble des Rhoadales (Papavérales s.l.).

8, rue Goethe, 67 - Strasbourg

LA VÉGÉTATION HALOPHILE EN LORRAINE

par

J.C. HAYON

L'existence, dans le sous-sol lorrain, d'importants gisements de sel gemme permet, en certains endroits, la remontée d'eaux salées sous forme de suintements ou même de sources véritables. Créant des conditions écologiques très particulières, elles ont rendu possible l'implantation et le développement d'espèces halophiles.

Cette flore halophile a, depuis longtemps, suscité l'intérêt des botanistes et nombreux sont ceux qui se sont attachés à son étude.

En 1896, Camille BRUNOTTE, alors Directeur de l'Ecole Supérieure de Pharmacie de Nancy, en publiait déjà un catalogue très complet dans son ouvrage intitulé « Les marais salés de la Vallée de la Seille du point de vue botanique » (n° 1). Cet auteur s'attachait également à donner une description aussi détaillée que possible des diverses stations halophiles.

Plus récemment, J. DUVIGNEAUD utilisant les méthodes modernes d'étude de la végétation, a fait une mise au point fort complète sur cette flore halophile et a décrit de nombreuses associations végétales (n° 2).

Nous avons nous-mêmes étudié les marais salés lorrains en tentant surtout de dégager les conditions écologiques particulières à ces stations (n° 3).

I. — La Flore

1. — *Halophytes stricts* :

Parmi les Phanérogames, le nombre des halophytes stricts est relativement limité puisqu'on ne trouve guère en Lorraine qu'une douzaine d'espèces communément rencontrées sur les rivages marins.

Ce sont :

- *Salicornia ramosissima* Woods.
- *Atriplex hasta* L. var *oppositifolia*.
- *Spergularia salina* J. et C. Presl. var *urbica* Lefl.

- *Cerastium anomalum* W et Kit = *Stellaria viscida* Bieb.
- *Ranunculus baudoti* Godron.
- *Bupleurum tenuissimum* L.
- *Samolus valerandi* L.
- *Aster tripolium* L.
- *Triglochin maritima* L.
- *Ruppia maritima* L.
- *Glyceria distans* Wahlb = *Puccinellia distans* Parl.
- *Juncus gerardi* Lois.

On constate donc un net appauvrissement par rapport à la flore homologue du littoral.

2. — *Espèces préférantes :*

A ces halophiles stricts vient s'ajouter un fort contingent d'espèces que l'on peut qualifier de préférantes. En effet, celles-ci, bien que relativement communes en Lorraine, acquièrent, sur ces terrains un développement et une vigueur considérables.

Parmi celles-ci, pour ne citer que les plus marquantes, on trouve :

- *Scirpus maritimus* L.
- *Scirpus tabernaemonani* Gmel.
- *Althaea officinalis* L.
- *Zannichellia palustris* L.
- *Myosurus minimus* L.
- *Ranunculus trichophyllus* Chaix.

3. — *Espèces indifférentes :*

On rencontre également de nombreuses espèces indifférentes qui peuvent fort bien supporter de faibles taux de chlorures. Elles se localisent d'ailleurs sur les marges des cuvettes halophiles ou au sommet des buttes dont le sol est pratiquement déchloruré.

L'implantation de cette flore halophile, comme d'ailleurs de toute flore halophile continentale, a suscité bien des hypothèses. A l'heure actuelle, les auteurs s'accordent pour reconnaître comme la plus plausible, celle qui fait intervenir les oiseaux migrateurs dans la dissémination, à partir des rivages marins, de ces plantes, sous forme

de diaspores. Trouvant là des conditions écologiques favorables, elles s'y seraient adaptées d'autant plus aisément que la concurrence vitale y était pratiquement inexistante.

II. — La Végétation

L'analyse floristique complétée par l'étude écologique permet de distinguer, dans les diverses stations, les groupements suivants :

1. — *Groupement à Salicornia ramosissima* :

Il est essentiellement caractérisé par la Salicorne, quelquefois en peuplements purs, plus généralement associée à *Spergularia salina*, *Glyceria distans* et *Aster tripolium*. C'est un groupement ouvert où le recouvrement moyen est de l'ordre de 50 à 60 %.

Les périodes de submersion sont fréquentes et la nappe phréatique très chargée en chlorures, reste toujours très proche de la surface.

La pauvreté de la couverture végétale explique les énormes variations de salure que présentent, au cours de l'année, les premiers horizons du sol. Pratiquement déchlorurés en hiver, leur taux de chlorures augmente d'une façon considérable pendant l'été et l'on assiste à la formation des fentes de retrait et d'efflorescences salines blanches en surface.

Du point de vue phytosociologique, DUVIGNEAUD fait de ces groupements le *Salicornietum ramosissimae lotharingense*.

2. — *Groupement à Triglochin maritima* :

Cette espèce, souvent associée à *Aster tripolium*, évolue dans de nombreux fossés et de petites dépressions où le sol encore relativement salé, reste très humide pendant toute l'année.

Celui-ci doit être rapproché du groupement à Salicorne mais on constate que l'halophilie diminue tandis qu'augmente l'hygrophilie. D'ailleurs, DUVIGNEAUD n'en fait qu'une sous-association *triglochinetosum* du *Salicornietum ramosissimae lotharingense*.

3. — *Groupement à Glyceria distans et Aster tripolium* :

Glyceria distans et *Aster tripolium* deviennent nettement dominants et le recouvrement atteint alors 100 %. Généralement la transition avec le groupement à Salicorne voisin n'est pas brusque et la

zone de contact, plus ou moins large, est caractérisée par la présence de la Salicorne, de la Spergulaire et de l'Atriplex. Ces espèces deviennent beaucoup plus rares au milieu du groupement car, très héliophiles, elles sont gênées par le manque de lumière dû au couvert de la Graminée.

Juncus gerardi, également présent sous forme de touffes clairsemées fera, pour sa part, la transition avec le groupement suivant.

La salure de la nappe est encore élevée, elle reste également toujours proche de la surface. Cependant, la densité de la couverture végétale freinant l'évaporation en été, les premiers horizons du sol ne contiennent que de faibles quantités de chlorures. Pour la même raison, les eaux de pluie ont également tendance à stagner sous les touffes.

L'halophilie est donc moindre que pour le groupement à Salicorne mais l'hygrophilie est nettement plus élevée.

DUVIGNEAUD classe ce groupement dans le *Puccinellietum distantis lotharingiense*.

4. — *Groupement à Scirpus maritimus* :

Scirpus maritimus et *Aster tripolium* sont très abondants et peuvent avoir un recouvrement voisin de 100 %. On peut également trouver *Ranunculus baudoti*, *Zannichellia palustris*, *Glyceria distans*, *Phragmites communis*.

La salure du sol et des eaux de submersion est peu différente de celle rencontrée dans le groupement à *Glyceria* ; la nappe y est cependant moins salée et l'hygrophilie est nettement plus importante puisque *Scirpus maritimus* colonise les parties basses presque continuellement inondées.

5. — *Groupement à Phragmites communis* :

Ces roselières, abondantes dans la région, se présentent tantôt sous forme de peuplements purs, tantôt en association avec d'autres espèces comme *Althea officinalis*. *Phragmites communis* montre une grande plasticité écologique puisqu'il est capable de coloniser des substrats de salure et d'hygrophilie très variables.

6. — *Groupement à Juncus gerardi* :

Il peut coloniser des surfaces très étendues et forme des peuplements denses où le recouvrement dû au jonc est toujours de 100 %.

A côté de l'espèce dominante, on observe, au printemps, la floraison éphémère de *Cerastium anomalum* et, dans les endroits plus humides, *Triglochin maritima* forme de petites colonies. A ce niveau, de nombreuses espèces de Graminées communes dans les champs voisins, peuvent s'implanter et se développer avec vigueur.

Les conditions écologiques se caractérisent par une hygrophilie nettement moins marquée par rapport aux groupements précédents et par un sol ne contenant plus que de faibles traces de chlorures.

Lorsque les conditions topographiques le permettent, ces jonçaises sont exploitées pour leur fourrage de bonne qualité.

DUVIGNEAUD, se basant sur la présence constante de *Cerastium anomalum*, décrit une association nouvelle : le *Cerastieto-juncetum gerardii*.

7. — *Groupement à Agropyrum repens et Juncus gerardi* :

Agropyrum repens accompagné de *Juncus gerardi*, *Festuca arundinacea* et de nombreuses autres espèces, dont la Guimauve, forment des prairies denses et élevées souvent exploitées pour leur fourrage.

Les conditions écologiques sont nettement améliorées, puisque le sol ne contient plus que des traces de chlorures en été, et qu'il est également plus sec, les périodes de submersion y étant pratiquement inconnues.

Ces groupements constituent la transition entre les stations typiquement halophiles et la prairie de fauche voisine. Se développant dans une zone à fort contraste écologique (salé/non salé, humide/sec), avec une composition floristique où l'on note l'absence d'halophytes stricts, on pourrait les ranger dans le très classique *Agropyrumicum*.

DUVIGNEAUD, pour sa part, préfère en faire une association nouvelle, l'*Agropyreto-juncetum gerardi*.

8. — *Groupements aquatiques* :

Les nombreuses mares permanentes ou semi-permanentes, certains fossés de drainage sont caractérisés par des espèces franchement aquatiques telles que *Ranunculus baudoti*, *Ruppia maritima*, *Zannichellia palustris*, *Ranunculus trichophyllus*.

Les eaux présentent toujours une forte salure et ces groupements se caractérisent donc par une halophilie élevée.

CONDITIONS ECOLOGIQUES COMPAREES

Types de groupements	Eaux de submersion		Nappe phréatique		Sol
	Durée de la submersion /5	Salure moyenne en g de Cl %	Niveau /5	Salure moyenne en g de Cl- %	
Salicornia	2	3	4	3	1,3
Triglochin	4	0,5	5	1,4	0,5
Glyceria	3	0,30	4	2,5	0,15
Scirpus	4,5	0,3	5	0,6	0,2
Pragmites	4,5	0,3	5	0,4	traces en été
Juncus	1	—	3	1,5	0,1
Agropyrum	0,5	—	2	1,4	traces en été

III. — Conditions écologiques comparées

Le tableau récapitule les conditions écologiques propres à chaque groupement.

La durée des périodes de submersion est cotée de 1 à 5 ; la note 5 est attribuée à des mares permanentes jamais asséchées et la note 0 à des stations qui ne connaissent pratiquement jamais d'inondations et dont le sol est relativement sec.

L'appréciation du niveau de la nappe phréatique est effectuée selon le même principe ; la note 5 est attribuée à des nappes affleurant tout le long de l'année à la surface du sol.

Les notes intermédiaires sont déterminées sur le vu des graphiques sur lesquels ont été portées ces données tout au long du cycle végétatif.

On constate donc que tous ces groupements ont une halophilie et une hygrophilie variables et ces deux facteurs sont en quelque sorte régulés par la topographie qui joue ainsi un rôle déterminant dans l'implantation et le développement de tel ou tel groupement.

IV. — Conclusions

Bien que pauvre en espèces halophiles, la Lorraine présente toute une série de groupements que l'on peut observer dans des stations halophiles nettement plus vastes et plus caractéristiques, tant sur le littoral qu'à l'intérieur des continents (Allemagne).

Comme dans les stations littorales, en allant de la slikke vers le schorre ou d'une zone très salée à une zone moins salée, on observe toute une série de groupements allant des halophytes aquatiques (*Zannichellia palustris*, *Ruppia maritima*, *Ranunculus baudoti*) au prés à *Agropyrum* en passant par la Salicorne, la Glycérie et le Jonc.

BIBLIOGRAPHIE

1. BRUNOTTE C., 1896. — Les marais salés de la vallée de la Seille du point de vue botanique, Nancy 1896.
2. DUVIGNEAUD J., 1967. — Flore et végétation halophiles de la Lorraine orientale (Département Moselle - France).
3. HAYON J.C., 1968. — Recherches phytoécologiques sur les marais salés de la Lorraine. *Thèse de Sciences* en cours d'impression.

**OBSERVATIONS EN MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE
DE LA GERMINATION IN VIVO
DU POLLEN DE LINUM AUSTRIACUM L.,
ESPÈCE HÉTÉROSTYLE**

par

B. HEITZ

Des coupes obtenues après fixation au Permanganate et inclusion dans l'Araldite sont observées à des grossissements de 4.000 à 20.000.

1. Structure du stigmate (fig.)

La partie dorsale du stigmate est tournée vers l'intérieur de la fleur par suite d'un mouvement de nutation. Elle se compose d'une couche de cellules à grande vacuole, dont la membrane est très épaissie vers l'extérieur. Sous cette couche périphérique, se trouve une assise de cellules à gros noyau et à cytoplasme abondant. On y distingue des plastes à structure lamellaire fruste, pouvant être des chloroplastes altérés, ou des chromoplastes. Les mitochondries sont peu nombreuses, mais bien développées, le noyau très volumineux. Le reticulum est bien visible et les formations golgiennes nombreuses.

Ces cellules entourent deux lacunes situées de part et d'autre du faisceau libéro-ligneux. Ces lacunes sont remplies d'un liquide de nature lipidique et de couleur jaune sur le frais. Ce liquide est riche en bulles au point de former une mousse. L'ensemble du liquide et des bulles semble être sécrété par les cellules de l'assise interne.

La partie du stigmate tournée vers l'extérieur (primitivement ventrale) est entièrement couverte de volumineuses papilles, cellules à grande vacuole, et dont le cytoplasme est réduit à une pellicule plaquée contre la membrane. On y distingue les plastes à structure lamellaire plus ou moins imparfaite qui ont été observés dans les autres assises cellulaires. Ces papilles sont portées par des cellules sous-papillaires, en files plus ou moins régulières qui convergent vers une lacune centrale, également remplie de liquide, mais sans bulle.

2. Les grains de pollen

Le grain mûr présente une exine dont la partie externe est ornée de verrues. Ces verrues sont toutes identiques chez le pollen de

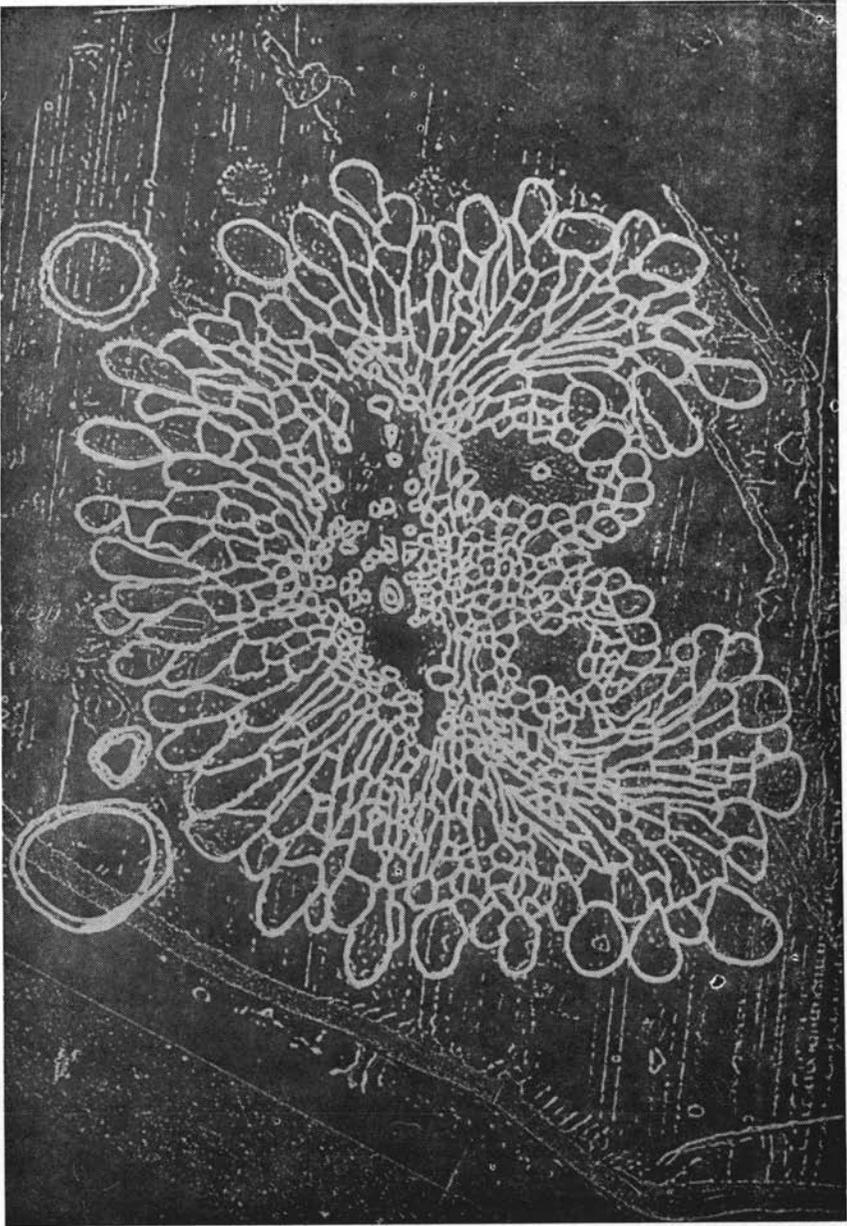


Schéma coupe transversale d'un stimate ; largeur : 0,8 mm

brévistyle, et de deux sortes chez le pollen de longistyle. L'exine montre trois fentes (Tricolpé), au niveau desquelles se fera la germination.

L'intine est continue et présente un épaissement au niveau des colpus.

Le cytoplasme dense, très riche en mitochondries, reticulum et appareil de Golgi, occupe tout le volume de la cellule. Les vacuoles sont nombreuses et petites ainsi que les inclusions lipidiques. On distingue beaucoup de grains d'amidon.

Le grain de pollen est entouré d'une couche lipidique visqueuse qui se confond avec celle qui entoure les papilles et permet son adhérence.

3. Germination du pollen

Le pollen germe sur les papilles dans tous les cas : pollinisation tant légitime qu'illégitime. Le tube pollinique, entouré de sa membrane qui continue l'intine, pénètre entre les papilles. A certains points de contact entre le tube et une papille, ou une cellule sous-papillaire, il se crée une jonction par disparition de la cuticule.

Les cellules ainsi touchées diminuent de volume : leur vacuole se « dégonfle ». Dans les cas de pollinisation légitime, on assiste, au cours de la germination dans le grain de pollen, puis dans le tube, à une séparation entre le cytoplasme central qui migre du grain vers le tube, et le cytoplasme périphérique qui reste solidaire de la paroi. La limite, matérialisée par une lamelle simple, est irrégulière ; il peut même apparaître des diverticules ou des inclusions de cytoplasme central dans la partie périphérique.

Après un certain temps de croissance, il ne reste, dans le grain et dans la partie proximale du tube, que le cytoplasme périphérique dont l'altération s'observe rapidement.

4. Dans le cas d'autopollinisation,

La séparation entre cytoplasme interne et périphérique est à peine visible en début de croissance, et finit par s'estomper complètement. En même temps, le cytoplasme subit une dégénérescence grasseuse. Il y a disparition rapide des grains d'amidon et des mitochondries, et apparition de nombreuses inclusions lipidiques qui occupent une grande partie du volume du cytoplasme.

Conclusion

L'arrêt de croissance du tube pollinique illégitime ne se présente pas comme l'action d'une « barrière » située à un niveau précis du stigmate, mais est apparemment consécutif à une dégénérescence en relation avec un état physiologique défectueux. Les tubes s'arrêtent plus ou moins loin dans le stigmate ou le style, selon leur capacité de résistance à l'évolution régressive qu'accompagne leur croissance limitée.

LA PRODUCTION PRIMAIRE ET LA DÉCOMPOSITION DES MOUSSES (EUBRYA) COMPARÉES A CELLES D'AUTRES VÉGÉTAUX

par

Gérard KILBERTUS (1)

Malgré leur présence très fréquente (sols de prairie ou de forêt, troncs d'arbre, murs, toits, eaux, etc...) les Mousses au sens strict (*Eubrya*) n'ont, jusqu'à présent, fait l'objet que de très rares recherches concernant leur vitesse de croissance ou leur décomposition.

Les Bryophytes, comme le signale AUGIER (1966), imposent au botaniste, sur le terrain, un effort particulier de détection. Il ne faut pas cependant en négliger pour autant leur importance écologique.

Dans ce présent travail, nous étudions la croissance de ces végétaux en rapport avec les différentes périodes de l'année, leur production primaire, leur vitesse de décomposition et les microorganismes, en particulier les champignons qui y participent. Les résultats obtenus sont comparés avec ceux de deux autres espèces présentes dans la même station : *Brachypodium pinnatum* et *Pinus silvestris*.

I. — Localité

Nos stations sont situées sur le même flanc d'un coteau de la Meuse (localité d'Uruffe). Nous avons pu constater au cours de nos précédentes études (Kilbertus 1968a, 1968 b, 1969c) qu'au fur et à mesure que les Pins grandissent, la strate herbacée évolue vers une dominance presque totale de deux espèces : *Brachypodium pinnatum* et *Pseudoscleropodium purum*. Aussi nous a-t-il semblé intéressant de comparer leur production et leur décomposition, et de voir qu'elle était l'importance des Mousses dans notre pinède.

II. — Techniques et méthodes

1) Production primaire et décomposition :

Pour chaque type de plante nous avons été obligé d'utiliser une technique particulière adaptée à leur mode de production.

(1) Remis le 4 juillet 1968.

a) *Brachypodium pinnatum*.

Chez cette graminée, on assiste à une apparition successive de feuilles au cours des premiers mois de l'année, surtout avant la floraison. La décomposition intervient de façon massive dès la fin de celle-ci (WEBSTER, 1956 - PUGH, 1958 - KILBERTUS, 1969). C'est pourquoi nous n'avons considéré que l'augmentation totale et la diminution totale du poids des feuilles sur une certaine surface. De cette manière nous avons obtenu la production maximum de feuilles durant une certaine période de l'année et non la production primaire totale. Nous avons ainsi deux phases : une de production et une de décomposition. Dans cette étude nous n'avons pas tenu compte des racines. 10 prélèvements casualisés au préalable (prélèvements de 25×25 cm) sont faits chaque mois sur une parcelle de 10×40 m. Au laboratoire on trie soigneusement les feuilles de l'année et celles de l'année passée. Nous avons de cette manière condensé notre étude en une seule année. Les feuilles sont ensuite séchées à 105° et pesées.

b) *Pseudoscleropodium purum* :

La technique utilisée est celle des tamis employée au cours d'un travail antérieur (KILBERTUS, 1968a). 10 tamis de 25×25 cm sont répartis au hasard sur la même parcelle de 10×40 m. Pour la production primaire totale nous avons mesuré la longueur des fragments de Mousse ayant traversé les mailles du tamis et nous les avons pesés. La longueur produite en une année comparée à la longueur totale de la Mousse nous a permis d'estimer la durée totale de la décomposition. Cette étude a porté sur un an. En mesurant chaque mois la longueur des fragments, nous avons pu situer les périodes de croissance. Afin de suivre la vitesse de décomposition, nous avons placé dans la nature, des sachets contenant les parties vertes, brunes dressées, et brunes couchées définies antérieurement. Certains de ces sachets sont prélevés régulièrement et leur contenu est séché puis pesé.

c) *Pinus silvestris* :

Les litières ont été recueillies grâce à 10 paniers, d'un quart de mètre carré de surface. Les relevés ont été faits régulièrement tous les mois. Au laboratoire nous avons séparé les aiguilles des branches, brindilles et inflorescences. Ces deux catégories de matériels ont été séchés à 105° , puis pesés.

Les différents stades de décomposition des aiguilles décrits par KENDRICK (1959) ont été utilisés pour suivre l'évolution de ce type de litière. Les différentes strates de décomposition ont été datées en fonction de leur position relative par rapport aux différentes strates de Mousses.

2) *Microflore* :

Les litières ont été observées directement après leur récolte, afin de relever les champignons s'y développant. Des techniques de culture furent également utilisées isolément sous disques de malt-chloramphénicol et sur papier filtre.

III. — Résultats

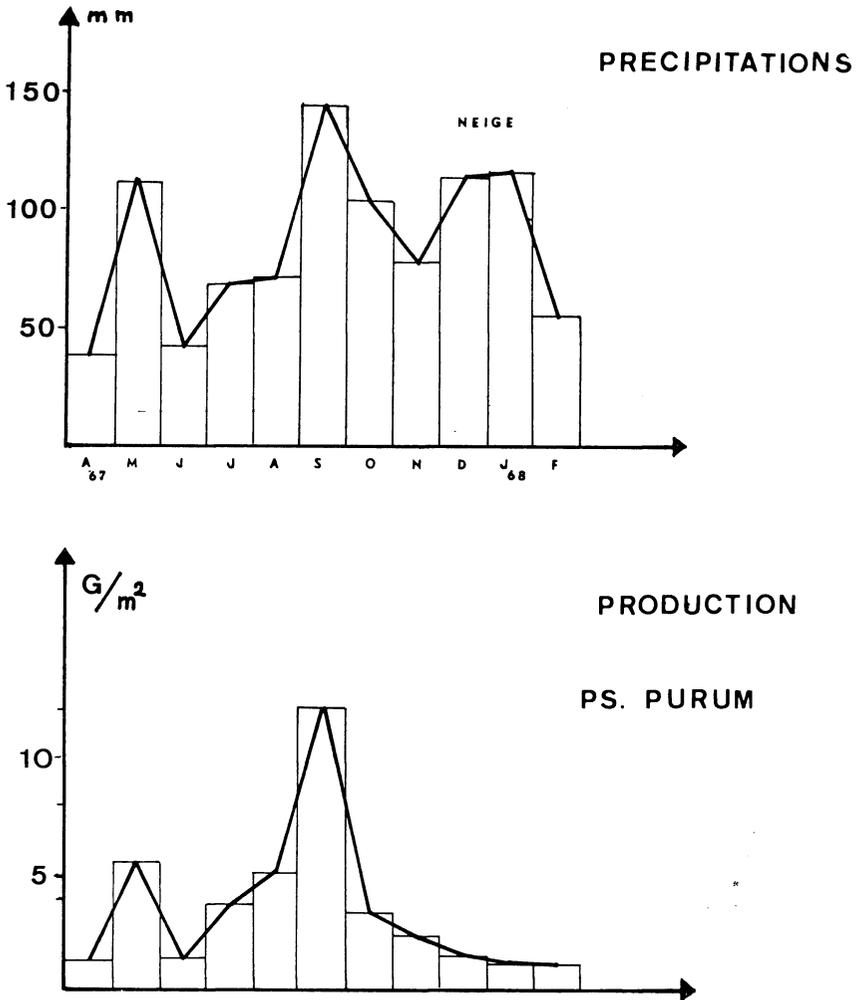
1) *Croissance et production primaire* :

Il est très important de noter que la partie supérieure des Mousses reste verte, quelle que soit l'époque de l'année. Même durant les périodes de sécheresse les Mousses ne meurent pas. Ce sont des organismes reviviscents, qui reprennent leur ancien aspect après une pluie. En règle générale elles poussent par leur sommet et se décomposent par leur base. On peut retrouver ainsi tout au long de l'année les différents stades de décomposition, de la plante sénescente à la plante très fragmentée. Il existe donc ici une différence fondamentale avec les végétaux supérieurs chez lesquels on assiste à une chute saisonnière d'aiguilles ou de feuilles pour les arbres ou à une décomposition massive et presque simultanée des différents organes aériens pour les plantes herbacées.

Les avis sont partagés sur les périodes de croissance des Bryophytes. Les études de HAGERUP (1935) sur une série de Mousses l'ont conduit à admettre la présence de deux périodes de croissance séparées par deux périodes de repos en été et en hiver. LACKNER (1939) affirme que la croissance bicyclique décrite par HAGERUP est exceptionnelle, et que la poussée des Bryophytes se fait presque toujours de façon uniforme tout au long de l'année. RAMOSE (1940) en conditions semi-naturelles constate une croissance tout au long de l'année, avec *Homalothecium sericeum*, en arrosant périodiquement avec de l'eau de pluie.

Nos propres résultats sont présentés dans le graphique I. Ils nous permettent de constater une croissance continue tout au long de l'année, avec cependant deux périodes de fort ralentissement, l'une en juin-juillet et l'autre de novembre à février. Entre avril et novembre, il existe une ressemblance frappante entre les précipita-

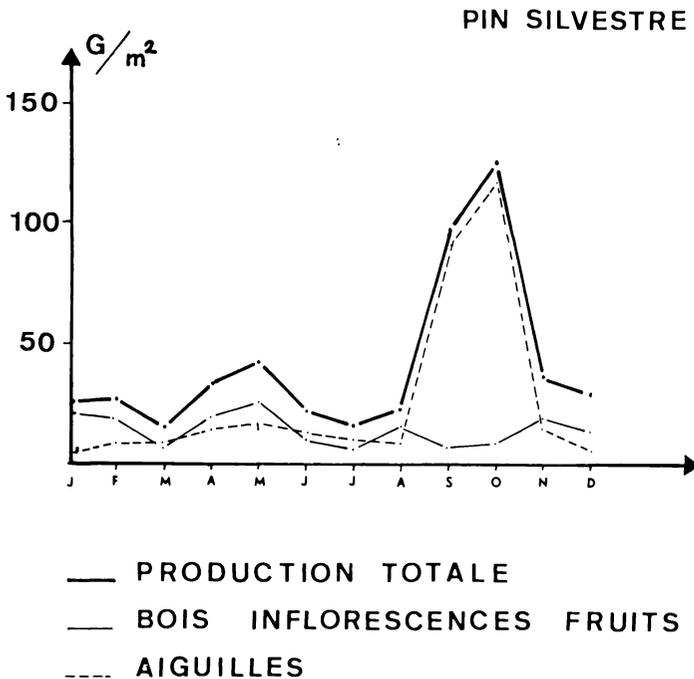
GRAPH. 1



tions et les périodes de croissance actives (graph. I). En ce qui concerne décembre 67 et janvier 68, les précipitations se sont faites sous forme de neige. Nos stations étant situées à 350 m d'altitude en moyenne, la neige a persisté durant ces deux mois. Cette neige et les températures basses de cette période de l'année ont probablement empêché la croissance active de *Ps. purum*. Il semble donc à la lumière de ces résultats qu'il existe une relation étroite entre la croissance des Mousses, les précipitations et les températures dans nos stations.

Les travaux de TAMM (1950) sur *Hylocomium proliferum* montrent que la production primaire de cette Bryophyte est proportionnelle à l'intensité lumineuse reçue et qu'elle peut atteindre 100 g/m² dans les conditions les plus favorables. RAMOSE (1940) avance le chiffre de 50 g/m² pour *Homalothecium sericeum*. Nos propres travaux nous ont permis d'aboutir à 40 g/m² et par an, pour l'année 1967. Comparée à la production primaire du Pin sylvestre (graph. 2) cela représente

GRAPH. 2 : PRODUCTION PRIMAIRE 1967



8,17 % de la quantité totale de litière produits par ce conifère (489 g/m²) et 13,02 % de la production d'aiguilles (307 g/m²). Ces 40 g représentent 37,3 % de la production maximum du Brachypode (107 g/m²) (graph. 3). Le pourcentage est déjà plus important, mais ce chiffre reste évidemment faible comparé à ceux d'autres végétaux : 250 g pour le Hêtre (MÖLLER, 1945), 410 pour le Pin sylvestre (KENDRICK, 1959), 1.070 pour *Typha latifolia* (PEARSALL et GORHAM, 1956), 1.020 pour le Blé (BOYSEN JENSEN, 1949).

2) Décomposition :

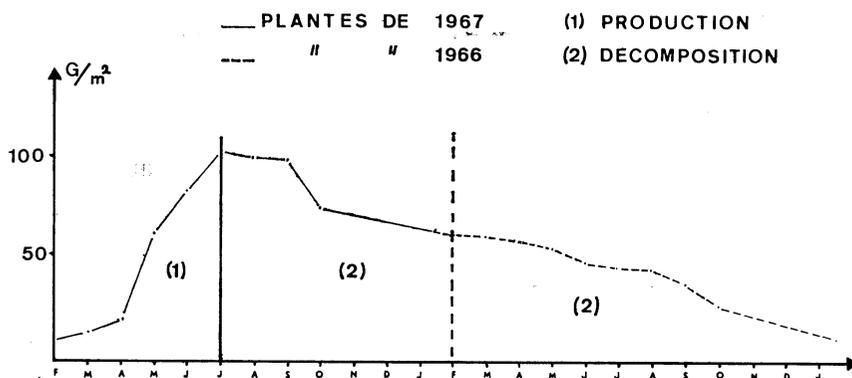
La vitesse de décomposition est lente par rapport à celle d'autres végétaux. Pour *Ps. purum* (KILBERTUS, 1968a) le passage du stade vert au stade fragmenté, juste avant l'incorporation dans l'humus brut du sol, est de l'ordre de 5,20 années. Les pertes de poids annuelles sont comprises entre 27 et 30 % (graph. 4) pour les parties vertes. Ces résultats sont très proches de ceux obtenus par MIKOLA (1954) : *Pleurozium schreberi* 24,5 %, *Hylocomium splendens* 21,7 %, *Rhytidadelphus trichetrus* 16,3 %.

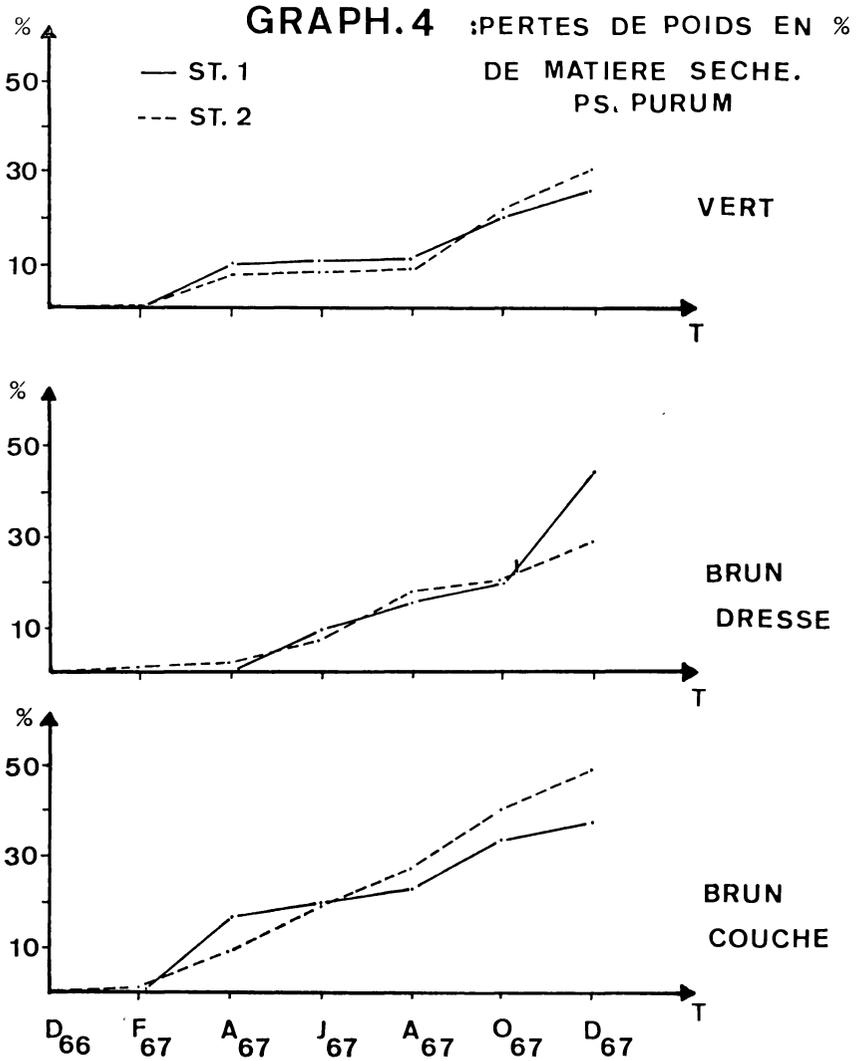
Comme le montre le graphique 4, cette décomposition garde une vitesse remarquablement constante lorsque l'on passe à la fraction brune dressée. On assiste enfin à une légère accélération lorsqu'on s'adresse à la partie brune couchée.

En conditions strictement naturelles, *Brachypodium pinnatum* perd près de 60 % de poids en l'espace d'une seule année (graph. 3). Les pertes sont très sensibles entre le mois de septembre et le mois d'octobre de la première année, et à la même époque, mais à un degré moindre l'année suivante. Entre ces deux périodes, les pertes sont faibles et régulières d'un mois à l'autre.

Dans nos stations les Mousses se décomposent aussi lentement sinon plus lentement que les aiguilles du Pin sylvestre. Les expériences de MIKOLA (1954) montrent que les aiguilles de Pin se décomposent plus vite que les Mousses : 30 % de pertes de poids contre 20 % en moyenne pour les Mousses étudiées par cet auteur. Ces

GRAPH. 3 : BRACHYPODE





résultats confirment ceux obtenus par WAKSMAN et TENNEY (1928). Dans les deux cas les aiguilles perdent rapidement du poids au début de l'expérience, contrairement aux Mousses.

Etant donné cette lenteur de décomposition et la densité d'individus au m², il est plus que probable que la présence d'un tapis de Mousse influe de façon non négligeable sur la qualité de l'humus du sol.

3) *Microorganismes intervenant dans cette décomposition :*

Les études des champignons bryophiles restent rares (RACOVITZA, 1959). Les successions de champignons sur *Sphagnum* ont été suivies par CHASTUKHIN (1968) et sur *Ps. Purum* par nous-même (KILBERTUS, 1968b). Une première chose est frappante lorsque l'on considère une Mousse en décomposition : c'est la rareté des fructifications de champignons sur les différentes parties. Les seuls conidiophores trouvés au cours de nos expériences sont ceux de *Oidiodendron echinulatum* et de *Chrysosporium pannorum*. Au fur et à mesure que la décomposition avance, la Mousse est envahie par deux myceliums à boucles simples de basidiomycètes.

Par contre sur les aiguilles de Pin comme sur les feuilles de Brachypode, les fructifications sont nombreuses. Sur les aiguilles de Pin nous avons noté la présence fréquente de *Aureobasidium pullulans*, *Lophodermium pinastri*, la forme imparfaite de *Desmazierella acicola* : *Verticicladiella trifida*, *Thysanophora penicilloides*, *Trichoderma viride*, *Cladosporium herbarum* et même, mais plus rarement, un basidiomycète : *Mycena echinipes* (résultats non publiés). Nombre de ces champignons ont été trouvés par KENDRICK (1962) et HAYES (1965) également sur aiguilles de *Pinus silvestris*.

Sur les feuilles de *Brachypodium pinnatum* les fructifications sont encore plus nombreuses (KILBERTUS, 1969). Sont présents en grand nombre : *Hendersonia culmicola*, *Pyrenochaeta leptospora*, *Staganospora graminella*, *Aschochyta graminicola*, *Leptosphaeria culmifraga*, *Dinemasporium graminaceum*, etc...

On ne peut qu'émettre des hypothèses quant au rôle joué par les deux basidiomycètes rencontrés sur nos Mousses, n'ayant jamais pu les obtenir sur les milieux de culture artificiels ou naturels utilisés jusqu'à présent. CHASTUKHIN a également trouvé des basidiomycètes sur ses Sphaignes, en particulier *Collybia dryophila* auquel il attribue 50 % des pertes de poids subies par ces Bryales.

Les techniques de culture nous ont cependant permis de mettre en évidence certains champignons, et parmi les plus fréquents on rencontre *Penicillium spinulosum*, *Trichoderma viride*, *Chaetomium indicum*, *Mortierella ramanniana*. Ces espèces se rencontrent parfois, mais avec des fréquences différentes et à des époques autres sur les aiguilles de Pin ou les feuilles de Brachypode. Certaines espèces sont cependant propres à chacune des espèces végétales étudiées. C'est le cas de *Chrysosporium pannorum* pour la Mousse, *Fusicoccum bacillare* pour le Pin, *Acremoniella atra* pour le Brachypode par exemple. Cela laisse entrevoir que certaines espèces se

développent très bien sur les débris de n'importe quel végétal, mais à un stade de décomposition donné, et que d'autres ne poussent que sur les fragments d'une plante définie.

IV. — Conclusions

Des résultats obtenus nous pouvons déduire que la croissance des Mousses est continue tout au long de l'année, mais que la vitesse de croissance présente deux pics, l'un au printemps, l'autre en automne. Dans notre cas ces deux périodes coïncident avec les courbes de précipitation. Les maxima de production d'aiguilles ont lieu à la même époque que les maxima de croissance des Mousses. Mais ce phénomène peut n'être que purement fortuit étant donné les relations apparentes existant entre la poussée des Mousses et les précipitations. La période de production du Brachypode se situe, elle, entre Avril et Juillet. Elle est suivie par une période de stabilisation, puis par la décomposition.

Chez la Mousse, il est possible de trouver à n'importe quelle époque de l'année tous les stades de décomposition, alors que chez les deux autres plantes étudiées on ne peut observer que certains stades, ceci étant relié à une production saisonnière de litière. De ce fait la litière de *Ps. purum* présente une épaisseur pratiquement constante tout au long de l'année et toujours beaucoup plus importante que celle du Pin ou du Brachypode.

La vitesse de décomposition des Mousses est beaucoup plus lente que celle du Brachypode : plus de 5 ans alors qu'au bout de 18 mois on ne retrouve plus que 10 à 15 % de la production totale de la graminée. Les résultats obtenus par d'autres auteurs prouvent que les aiguilles disparaissent plus rapidement que les Mousses.

Au point de vue mycoflore, nos Bryophytes se distinguent des deux autres plantes par l'absence de fructifications de champignons sur les débris en décomposition et par la présence d'un abondant mycelium de basidiomycètes.

Étant donné la lenteur de la décomposition, la densité élevée d'individus par m² (5886) (KILBERTUS, 1968a), il est logique de penser que les Mousses jouent un rôle important dans nos stations pour la formation de l'humus du sol.

Cette étude ne considère que les mousses au sens strict (*Eubrya*). Une première partie est consacrée à la croissance de ces plantes en fonction des différentes périodes de l'année et de leur production primaire par rapport à d'autres végétaux. Une deuxième partie traite de la vitesse de décomposition, des pertes de poids, des microorganismes, en particulier des champignons qui interviennent dans cette décomposition.

BIBLIOGRAPHIE

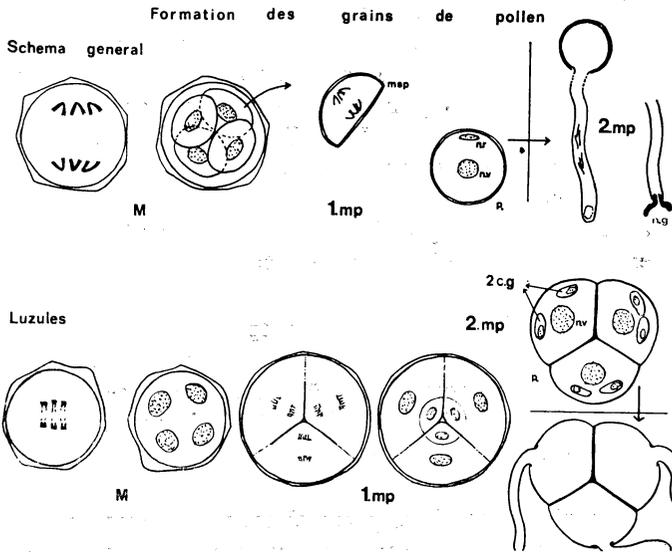
- AUGIER J., 1966. — Flore des bryophytes. Editions P. Lechevalier, 702 pp.
- BOYSEN JENSEN P., 1949. — The production in agricultural plants and its limitation. *Kgl. Danske Vid. Selsk. s.*, **21**, 2, 1-28.
- CHASTUKHIN V., 1967. — (En Russe). Décomposition des mousses des tourbières par les champignons. *Mikol. i. Fitopatol. SSR*, **1**, 4, 294-303.
- HAGERUP O., 1935. — Zur Periodizität im Laubwechsel der Moose. *Kgl. Danske Vid. Selsk. s.*, **9**, 9.
- HAYES A. J., 1965. — Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. III. Changes in external features and succession of microfungi. *J. Soil Sci.*, **16**, 2, 242-257.
- KENDRICK W.B., 1959. — The time factor in the decomposition of coniferous leaf litter. *Canad. J. Bot.*, **37**, 907-912.
- KENDRICK W.B., 1962. — Fungi associated with breakdown of leaf litter in the organic horizon of a podzol. *Mycopathol. et Mycol. Appl.*, **19**, 3, 241-245.
- KILBERTUS G., 1968 a. — Vitesse de décomposition de *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) Fleisch. dans la nature. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **5**, 2, 237-244.
- KILBERTUS G., 1968. — Décomposition d'une mousse : *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) Fleisch. dans la nature. *Bull. Ecol. Nat. Sup. Agron. de Nancy*, **10**, 1, 20-32.
- KILBERTUS G., 1969. — Succession de champignons sur les feuilles de *Brachypodium pinnatum* P.B. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **6**, 2, 155-180.
- LACKNER L., 1939. — Über die Jahresperiodizität in der Entwicklung der Laubmoose. *Planta*, **29**, 534.
- MIKOLA P., 1954. — Kokeellisia Tutkismuksia metsäkarikkeiden. Hajaantumisnopeudesta Metsäntutkimuslaitoksen. *Julkaisuja*. **43**, 1, 1-50.
- PEARSALL W.B., GORHAM E., 1956. — Production. *Ecology. T. Oikos*, **7**, 193-201.
- PUGH G.J.F., 1958. — Leaf litter fungi found on *Carex paniculata*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* **41**, 185-195.
- RACOVITZA A., 1959. — Etude systématique et biologique des champignons bryophiles. Edition du Muséum national d'Histoire naturelle, 288 pp.
- RAMOSE V., 1940. — Ökologische Untersuchungen über *Homalothecium sericeum*. Seine Wachstumperiode und seine Stoffproduktion. *Danske bot. Arkiv.*, **10**, 4, Copenhagen.
- TAMM C.O., 1950. — Growth and plant nutrient concentration in *Hylocomium proliferum* (L.) Lindbb. in relation to tree canopy. *Oikos*, **2**, 60-64.
- WAKSMAN S.A., TENNEY C., 1928. — Composition of natural organic materials and their decomposition in the soil. III. The influence of nature of plant upon the rapidity of its decomposition. *Soil Sci.* **26**, 155-171.
- WEBSTER J.W., 1956. — Succession of fungi on decaying Cocksfoot culms. *I. J. Ecol.*, **44**, 517-544.

FORMATION ET DIFFÉRENCIATION DES GRAINS DE POLLEN CHEZ LES LUZULES (Structures et Ultrastructures)

par

A.M. LAMBERT

Dans les jeunes étamines, l'évolution nucléaire et la maturation progressive du pollen se poursuivent à l'intérieur même de la cellule-mère où s'est effectuée la Réduction chromatique (fig.). Le déroulement de la Méiose, avec les particularités caryologiques propres aux Luzules, a fait l'objet d'une étude antérieure (1967). En fin de Réduction chromatique, la cellule-mère montre, au Microscope électronique, un cytoplasme riche en inclusions : reticulum endoplas-



Formation des grains de pollen chez les Luzules, par comparaison avec le schéma général des Angiospermes.

M : Méiose
mp : mitose pollinique
msp : microspore

p : pollen
nr : noyau reproducteur
nv : noyau végétatif
cg : cellule gamète

mique, nombreuses mitochondries à granulations denses aux électrons, dictyosomes, vacuoles et inclusions lipidiques. Apparemment, dès ce stade, règne dans tout le territoire cellulaire une grande activité physiologique.

Très vite, dans cette cellule tétranucléée, quatre fuseaux mitotiques se constituent. Ils sont orientés radialement dans les quatre territoires cytoplasmiques qu'un fin cloisonnement vient d'isoler. Quatre plaques métaphasiques peuvent être observées. Elles sont caractérisées par la position couchée si particulière des chromosomes à centromères diffus. La migration parallèle des chromatides vers chaque pôle fusorial conduit à la formation de huit noyaux haploïdes. Cette mitose représente la première mitose pollinique qui, chez la plupart des Angiospermes, se déroule dans une microspore individualisée, isolés de la cellule-mère, dès la fin de la Méiose. Au cours de cette division, la paroi de la cellule-mère s'épaissit, l'exine se différencie peu à peu. Il semble bien que l'élaboration progressive de la paroi pollinique soit en relation avec cette première mitose pollinique dans la majorité des cas.

En fin de télophase, les quatre plaques cellulaires qui se forment entre chaque couple de noyaux, entrent en connexion avec le cloisonnement principal. Quatre cellules centrales se constituent. Elles contrastent, par leur faible volume et la pauvreté de leur cytoplasme, avec les cellules périphériques. La différenciation très rapide de ces deux types cellulaires est en rapport avec leur rôle biologique futur : la cellule périphérique avec son cytoplasme riche en inclusions correspond à la « cellule végétative », la cellule centrale, par contre, évoluera en tant que « cellule reproductrice ».

Tandis que le volume de ces microspores augmente, les quatre noyaux reproducteurs subissent une mitose : la deuxième mitose pollinique. Chez la majorité des Angiospermes, cette division se situe dans le tube pollinique et mène à la formation des gamètes mâles à proximité de l'oosphère.

Ici, cette division conduit, pour chaque « microspore », à l'individualisation, au sein du cytoplasme végétatif, de deux cellules = « cellules *gamètes* ». Leur cytoplasme, toujours très pauvre en inclusions, est limité par une paroi distincte, de contour fusiforme. En fin d'évolution, les figures montrent quatre grains de pollen équipés chacun d'une cellule végétative qui contient les deux cellules *gamètes*. Cette tétrade pollinique est enveloppée par l'exine commune.

En microscopie optique lumineuse, les noyaux reproducteurs très riches en chromatine se colorent bien (Carmin ferrique, par exemple), alors que le noyau végétatif garde toujours un aspect diffus.

Avant toute germination dans le style, l'activité nucléaire du grain de pollen est achevée. Toute la physiologie cellulaire et la dépense énergétique que représentent la formation des noyaux et des cellules-gamètes se situent à l'intérieur même du territoire cytoplasmique des quatre grains réunis dans l'unique enveloppe de la tétrade. Le tube pollinique véhiculera ensuite deux cellules-gamètes différenciées, équipées d'un noyau quiescent.

Par l'ensemble des particularités décrites, le comportement des Luzules présente donc plus d'originalité que celui des espèces caractérisées par les seules mitoses polliniques anticipées, aboutissant aux « grains de pollen à 3 noyaux ». Le cas est connu chez des types botaniques appartenant à des groupes systématiques très divers (Revue dans BREWBACKER, 1967).

BIBLIOGRAPHIE

- BREWBACKER J.L., 1967. — The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the Angiosperms. *Am. J. of Bot.*, **54**, 1069-1083.
- CHARDARD R., 1962. — Recherches sur les cellules-mères des microspores des Orchidées. Etude au Microscope électronique. *Rev. Cyt. Biol. Vég.*, **24**, 1-135.
- KROH M., 1964. — An Electron Microscopic study of the behavior of Cruciferae pollen after pollination. Dans Linskens : *Pollen Physiology and Fertilization*, Amsterdam.
- LAMBERT A.M. et GIESI J., 1967. — Observations caryologiques sur les Luzules. Dans : *Informations annuelles de Caryosystématique et Cytogénétique*, Strasbourg, Cahier I, 27-34 (Bibliographie).

MESURE DE LA SOLUBILITÉ DE L'OXYGÈNE EN MILIEU SALIN PAR UNE TECHNIQUE AMPÉROMÉTRIQUE . APPLICATIONS AUX ÉCHANGES GAZEUX DES ALGUES

par

J.C. LECLERC

Introduction

Depuis une dizaine d'années les techniques de dosage d'oxygène par ampérométrie se sont beaucoup développées. Sous des tensions de l'ordre de $-0,6$ V à $-IV$ l'oxygène dissout en milieu aqueux est réduit au niveau d'une électrode de platine, d'or ou de carbone (voir par exemple Y. DE KOUCHKOUSKY, 1963 et C.S. YENTSCH, 1966). La cathode peut être directement en contact avec le milieu dont on dose l'oxygène (P. JOLIOT, 1965); ou en être isolée par une fine membrane en « teflon » ou polyéthylène. Ces méthodes de dosages sont extrêmement sensibles, rapides, et permettent de travailler sur des volumes très réduits.

Il y a longtemps que l'on connaît le phénomène de « salting out », c'est-à-dire la diminution de solubilité des gaz dans l'eau, par addition de sels solubles.

Divers perfectionnements techniques du dosage chimique de l'oxygène par la méthode de Winkler (J.H. CARPENTIER, 1965), ont permis (E.G. GREEN, D.E. CARRIT, 1967) d'étudier de façon précise l'influence de la salinité sur la solubilité de l'oxygène, en relation aussi avec la température, dans des solutions contenant jusqu'à 30 ‰ de chlore. Les résultats de GREEN et CARRIT recourent de façon satisfaisante ceux de F.A. RICHARDS et N. CORWIN (1956). La solubilité S d'oxygène présente en fonction de la chlorinité du milieu une variation du type $S = e^{-K \cdot Cl}$.

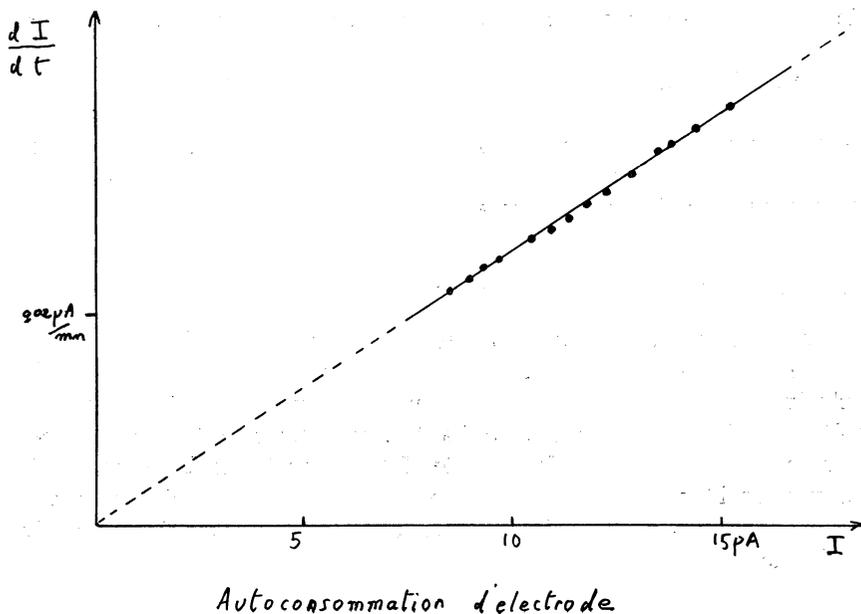
Utilisation d'électrodes à membrane pour la mesure de l'oxygène

Une électrode à membrane délivre un courant qui est proportionnel à la tension en oxygène dans le milieu extérieur, ceci à la condition que l'agitation de ce milieu soit très satisfaisante (J.C. LECLERC, 1967). Si l'électrode à membrane est en contact avec une solution bien isolée de l'extérieur, le courant émis est proportionnel à la

tension en oxygène, et décroît avec le temps, du fait de l'autoconsommation d'oxygène au niveau du platine. Expérimentalement, la réaction d'une molécule d'oxygène entraîne l'utilisation de 4 électrons, si l'on utilise une électrode polarisée à $-0,8\text{ V}$ plusieurs heures à l'avance, à condition que la membrane soit convenablement tendue et que le film d'électrolyte entre la membrane et la platine soit suffisamment épais (quelques dizaines de μ) et en relation assez facile avec le reste de l'électrolyte pour qu'il n'y ait pas de confinement. Un calcul théorique sur une électrode mise en contact avec 5 ml d'eau distillée saturée en air, et basé sur 4 e par oxygène indique une autoconsommation de $0,265 \pm 0,005 \mu\text{A}/500$ secondes, 2 mesures expérimentales ont donné l'une $0,264 \pm 0,003$ et l'autre $0,270 \pm 0,004$. La réaction globale pourrait être : $\text{oxygène} + 4\text{H}^+ + 4\text{e} \geq 2\text{H}_2\text{O}$. Pour un milieu donné isolé de l'extérieur, l'autoconsommation, illustrée par $\frac{dI}{dt}$

est proportionnelle à la concentration en oxygène et

à I (fig. n° 1). L'oxygène dissout du milieu extérieur est en équilibre avec une tension partielle en oxygène dans la membrane, et un 2° équilibre s'établit avec l'électrolyte. On peut montrer que I est proportionnel à la concentration en oxygène dans l'électrolyte au niveau de la membrane, c'est-à-dire à la pression partielle d'oxygène dans la membrane, et par conséquent dans le milieu extérieur. A



pression partielle identique, des milieux salins différents renferment à volume de solution égal, des quantités d'oxygène différentes, le courant I est le même ainsi que les quantités d'oxygène consommées par unité de temps. $I = K [\text{oxygène}]$, K varie avec le milieu et est

constant pour un même milieu d'où $\frac{dI}{dt} = k \frac{d[\text{oxygène}]}{dt}$, $\frac{dI}{dt}$ est le même pour tous les milieux. $\frac{dI}{dt}$ est donc propor-

tionnel à K et l'on peut en déduire la concentration d'oxygène dans un milieu salé, où sa pression partielle est connue, K peut en effet

être calculé dans le cas de l'eau pure de même que $\frac{dI}{dt}$ peut être

mesuré expérimentalement sur des solutions d'eau pure ou salée, saturées en air.

Pratiquement, la solution à étudier est introduite dans la cuve expérimentale qui recevra l'électrode, elle y est amenée à $20\text{ }^\circ\text{C} \pm 0,05$ et saturée par 10 minutes de barbotage d'air saturé en vapeur d'eau.

L'électrode est installée au temps 0 et I est enregistré. La valeur de I au temps 0 est, avec une membrane suffisamment fine, toujours la même à 1 % près au cours d'une série de mesures. Les valeurs

de $\frac{dI}{dt}$ sont mesurées, pour des tensions en oxygène qui peuvent

d'ailleurs être variables, sur des temps de l'ordre de 5 minutes, dans

les meilleurs cas $\frac{dI}{dt}$ est trouvé à $\pm 1\%$, la variation de $\frac{dI}{dt}$ est de

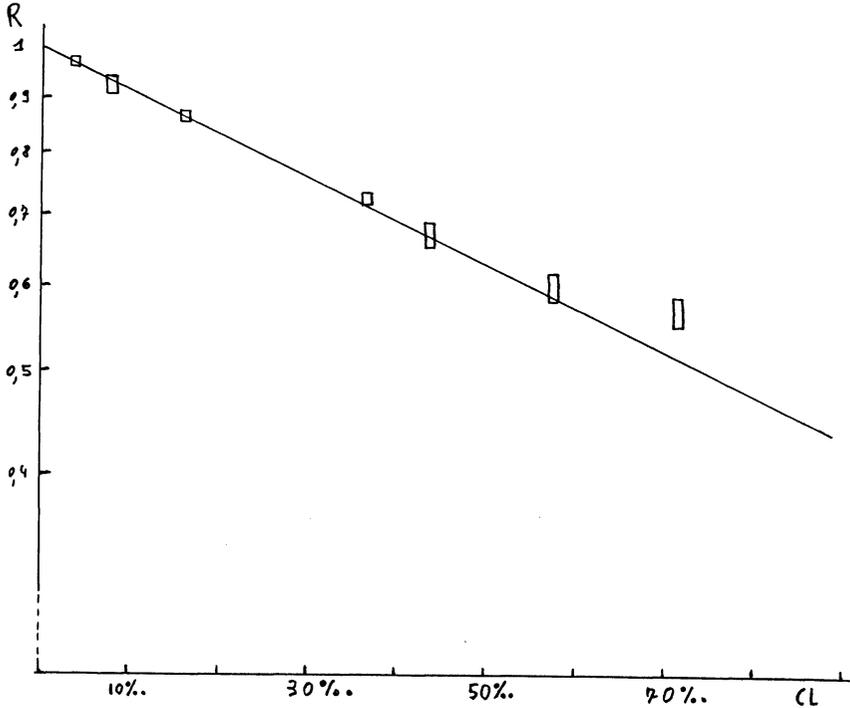
l'ordre de 1 % du courant total.

Solubilité d'oxygène dans des milieux de culture pour algues marines

Les milieux de culture étudiés sont dérivés d'une eau de mer artificielle mise au point par M. BRODY et R. EMERSON (1959). La chlorinité du milieu le plus concentré est d'environ 72 ‰. Une difficulté pour la comparaison avec d'autres travaux venait de ce que ces milieux sont à base de NaCl et de KCl et contiennent des ions tels SO_4^{2-} et Mg^{2+} en assez grande quantité, il ne semble pas que finalement, compte tenu de la précision des mesures, cela ait eu de l'influence.

La chlorinité des milieux a été définie comme pouvant être comprise entre la concentration en Cl proprement dite, et la concentration calculée en supposant que tous les anions étaient Cl.

4 séries de mesures, plus quelques mesures supplémentaires pour l'eau distillée, le milieu à 16 ‰ de Cl et celui à 43 ‰ ont permis



$$R = \frac{\text{Solubilité } O_2 \text{ Solutions}}{\text{Solubilité } O_2 \text{ eau pure}} \quad \text{en fonction de la chlorinité}$$

d'aboutir aux résultats de la figure n° 2. La droite de la figure n° 2 a été déduite des résultats de GREEN et CARRIT. A environ 1 ‰, il y a concordance sauf pour les 2 derniers milieux étudiés, à 57 et 72 ‰ de Cl. Il semble donc que pour des milieux environ 4 fois plus concentrés que l'eau de mer, les faits ne suivent plus la théorie de Debye.

Intérêt des mesures de la solubilité d'oxygène en milieu salin

Un intérêt essentiel est de pouvoir faire une mesure dans n'importe quel milieu biologique, avec une électrode à membrane, aux

tensions utilisées, il ne semble pas y avoir d'interférence possible avec d'autres gaz.

D'autre part, si la méthode est assez peu précise, elle ne nécessite qu'un volume très réduit, la mesure peut être faite en 20 à 30 mn.

La connaissance de la solubilité dans des solutions diverses et complexes : tampons, milieux de culture permet d'y faire des mesures d'échanges d'oxygène qui peuvent être précises, et surtout porter sur de très faibles quantités d'oxygène, la sensibilité peut être de 2 à 4.10^{-8} M. Les mesures de respiration peuvent être obtenues en soustrayant à la diminution globale d'oxygène celle due à l'autoconsommation d'électrode, laquelle peut être calculée. Les temps de réponse sont assez courts : 2 à 10 secondes. Il peut suffire de 2 à 5 mm pour mesurer l'effet d'une lumière de faible énergie (200 ergs par seconde/cm² par exemple) sur une suspension d'algues unicellulaires.

Faculté des Sciences d'Orsay

BIBLIOGRAPHIE

- BRODY M., EMERSON R., 1959. — The effect of Wave length and intensity of light on the proportion of pigments in *Porphyridium cruentum*. *Am. J. Bot.*, **46**, 433-440.
- CARPENTER J. Jh., 1965. — The accuracy of the Winkler method for dissolved oxygen analysis. *Limn. Oceano*, **10**, 135-140.
- CORWIN N., RICHARDS F.A., 1956. — Some oceanographic applications of recent determination of the solubility of oxygen in sea water. *Limn. Oceano*, **1**, 263-267.
- GREEN E.J., CARRIT D.E., 1967. — Oxygen solubility in sea water : thermodynamic influence of sea salt. *Science*, **157**, 191-193.
- JOLIOT P., 1965. — Cinétique des réactions liées à l'émission d'O² photosynthétique. *B.B.A.*, **102**, 106-118.
- KOUCHKOVSKY (Y. de), 1963. — Induction photosynthétique des chloroplastes isolés. *Physiol. végét.*, **1**, 15-76.
- LECLERC J.C., 1967. — Sur la croissance et la photosynthèse de *Porphyridium* en fonction de la salinité du milieu de culture. *Photosynthetica*, **1**, 179-191.
- YENTSCH C.S., 1965. — A graphite electrode system for measuring dissolved oxygen. *Limn. Oceano*, **10**, 146-149.

FORMATION DES PHYTOMÉLANES DANS LES AUTOLYSATS DE MELANDRYUM RUBRUM

par

M. METCHE et F. MANGENOT

Les pigments noirs des végétaux et des microorganismes ne semblent pas avoir soulevé dans le passé le même intérêt que les pigments noirs d'origine animale appelés communément mélanines.

Les travaux de YOSHIDA (1) et de Gabriel BERTRAND (2) peuvent être à juste titre considérés comme étant à l'origine de l'étude de ces substances, bien qu'il soit malaisé a priori d'établir une parenté directe entre la laque provenant de la polymérisation oxydative de l'urushiol (I) et du laccol (II) et des substances amorphes contenant de l'azote.

OH



OH (I) Urushiol : R = chaîne hydrocarbonée en C₁₅.
R (II) Laccol : R = chaîne hydrocarbonée en C₁₇.

Structures de l'urushiol et du laccol.

La faible teneur en azote (1 à 3 %) des pigments noirs des végétaux les distingue généralement des mélanines animales dont la composition azotée est voisine de 8 %. Cette observation tend à accréditer l'idée que ces substances proviennent de l'oxydation de composés phénoliques dépourvus d'azote. Pour cette raison, DE VRIES (3) et THOMAS (4) ont utilisé pour désigner ces polymères noirs, d'origine végétale, le terme de phytomélanes.

On a tendance à englober sous ce vocable indifféremment les pigments noirs des fleurs de *Vicia faba* et de certains champignons (*Russula nigricans*), les substances noires contenues dans les téguements des graines de Tournesol et les produits du brunissement enzymatique de certains tissus végétaux en cours de sénescence (pigmentation noire de *Musa splendens* en fin de maturation).

Pour compléter ce rapide tour d'horizon, ajoutons que la plupart de ces substances proviennent de l'oxydation enzymatique de substrats à structure ortho- ou para-diphénol.

La formation intermédiaire de quinones est généralement suivie par une polymérisation spontanée qui conduit à des composés de masse moléculaire élevée. Ainsi, la DOPA (3,4-dihydroxyphénylalanine) oxydée par la tyrosinase se transforme en mélanine. La réaction est schématisée par le processus suivant (schéma 1) d'après BU'Lock et MASON (5).

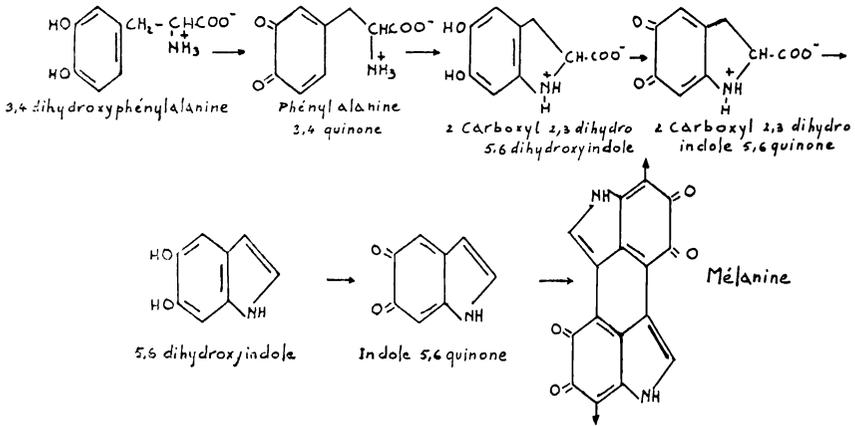


Schéma 1. — Biosynthèse des Mélanines

Le polymère ainsi obtenu possède une structure voisine de celle des pigments qui se développent dans certains tissus animaux. De même l'oxydation enzymatique de polyphénols dépourvus d'azote, tels que le catéchol (o. diphénol) s'effectue selon un processus voisin du précédent (schéma 2).

C'est une des raisons pour lesquelles FORSYTH et coll. (6) ont donné au polymère noir obtenu dans ces conditions le nom évocateur de « catéchol-mélanine » bien qu'il soit dépourvu d'azote. Pour PIATTELI et coll. (7) ces différents polymères d'origine végétale sont en fait des polymères d'oxydation du catéchol lui-même. Il est vrai que leur teneur en azote est essentiellement fluctuante et ne constitue pas un argument rigoureux pour distinguer les mélanines vraies des phyto-mélanes.

L'étude et l'identification des produits de leur dégradation semblent pouvoir apporter cependant une réponse plus satisfaisante au problème de leur classification. La dégradation des mélanines en milieu alcalin fournit dans tous les cas du 5,6-dihydroxyindole et de l'acide 5,6-dihydroxyindole-2-carboxylique (8).

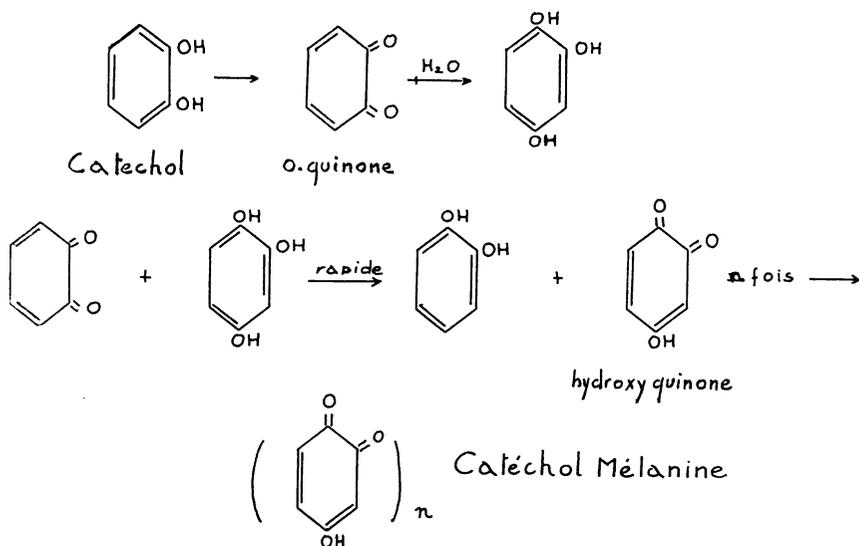


Schéma 2
Oxydation enzymatique du catéchol par le complexe phénolase

Dans les mêmes conditions de traitement la plupart des phytomélanes sont transformés en catéchol, en acide salicylique et en acide protocatéchique essentiellement dépourvus d'azote. La présence de traces de 5,6-dihydroxyindole (9) ne constitue pas une preuve suffisante en faveur de polymères à structure indolique. Tous ces composés sont aisément identifiés par chromatographie sur papier.

Formation des phytomélanes

Le brunissement caractéristique des tissus végétaux (*Vicia faba* (9), *Aucuba japonica*, *Orobancha* (10)) au cours de leur sénescence ou après une altération de nature traumatique est la conséquence de la désorganisation cellulaire. Ces actions ont pour effet de mettre en présence simultanément les protagonistes de la polymérisation oxydative dont les schémas 1 et 2 peuvent être considérés comme des modèles.

On peut se demander dès lors pourquoi *in vivo* la distribution des pigments noirs n'est pas uniforme. Leur formation est généralement localisée dans une partie seulement du végétal. D'après les observations faites sur les fleurs de *Vicia faba*, il apparaît pourtant

que les cellules pigmentées coexistent avec des cellules dépourvues de pigments noirs, or l'enzyme (tyrosinase) et le substrat (DOPA) se rencontrent indifféremment dans les deux catégories de cellules (4). Cette défaillance peut s'expliquer par une impossibilité pour l'oxygène ou pour le substrat d'accéder simultanément à l'enzyme.

Des substances telles que l'acide ascorbique ou les composés sulfhydrylés (4) peuvent fort bien empêcher cette oxydation. On peut penser dès lors que, au moment de la désorganisation cellulaire, l'effet protecteur de ces substances réductrices disparaît, les inhibiteurs étant l'objet eux-mêmes d'une oxydation enzymatique ou spontanée.

A la suite des observations originales de MANGENOT (11), (12), l'attention a été attirée sur le comportement des exsudats foliaires et des autolysats de végétaux en relation avec la formation de polymères d'oxydation noirs. Cet auteur, frappé par l'importance de l'excrétion foliaire et son incidence sur la formation des acides humiques des sols, a pensé qu'en supprimant artificiellement la perméabilité sélective des feuilles d'une Caryophyllacée, *Melandryum rubrum*, il serait commode d'étudier le processus d'exsudation et la nature des polymères bruns qui en résultent.

L'identification aux phytomélanes du polymère noir ainsi obtenu fait l'objet de ce travail.

Nous avons été ainsi amenés à étudier :

- La formation du pigment noir dans les autolysats de *Melandryum rubrum* en milieu aqueux aseptique ;
- La structure des substrats participant à sa formation ;
- La nature du pigment noir obtenu.

Formation de polymères d'oxydation dans les autolysats de *Melandryum rubrum*

La préparation des autolysats de feuilles fraîches de *Melandryum rubrum* en milieu aqueux saturé de chloroforme a été décrite dans un travail antérieur (13) au cours duquel nous avons pu établir que la formation du pigment était étroitement liée à une oxydation enzymatique mettant en jeu l'oxygène de l'air.

La formation de polymères est suivie par spectrophotométrie d'absorption dans l'U.V. moyen, en fonction du temps d'aération des autolysats. La variation de la densité optique à 271, 302, 309 nm permet de suivre aisément la transformation.

Cependant, il était nécessaire de s'assurer que les faits observés n'étaient pas imputables à une action microbienne. Pour le vérifier, on a effectué divers essais d'oxydation en présence d'antiseptiques différents (chloroforme, oxyde de propylène, éthylmercurithiosalicylate de sodium).

On a pu observer dans tous les cas une augmentation caractéristique de l'extinction à 300-305 nm, mais la variation de ce paramètre ne se présente pas de manière rigoureusement identique pour ces trois antiseptiques. Notamment, l'éthylmercurithiosalicylate de sodium empêche la floculation du pigment noir tandis que l'oxydation des substrats contenus dans les autolysats s'effectue normalement. On peut penser que cet antiseptique qui est un dérivé mercuriel exerce une action de blocage sur des groupements sulhydriylés. Il ne s'agit là bien entendu que d'une pure hypothèse qu'il reste à vérifier. Une étude microbiologique consécutive à l'emploi des antiseptiques a prouvé que la transformation observée était bien imputable aux substrats et aux enzymes libérés par le tissu foliaire. C'est pourquoi, nous avons finalement retenu le chloroforme pour la préparation du polymère noir à partir des autolysats ; cet antiseptique présente en effet l'avantage d'être éliminé par simple évaporation des solutions aqueuses qu'il sature et d'assurer une stérilité satisfaisante.

Nature des substrats participant au processus de polymérisation oxydative

Il était logique de penser d'emblée à des composés polyphénoliques. En effet, plusieurs observations permettaient de fonder cette hypothèse.

La couleur ambrée pâle des autolysats de feuilles évolue rapidement au cours du temps de macération vers le rouge orangé puis le brun. Le phénomène est surtout sensible en surface au contact de l'air. On sait en effet que l'oxydation des o. diphénols en quinones présente des caractéristiques voisines ; d'autre part les o. quinones absorbent la lumière dans la région 300-305 nm. Il était donc naturel de rechercher dans les extraits alcooliques de feuilles de *Melandryum rubrum* les polyphénols et en particulier la DOPA et ses dérivés. Ces substances, quoique peu fréquentes, ont été identifiées dans des végétaux tels que *Vicia faba*, *Vicia angustifolia*, *Astragalus cicer*, *Lupinus polyphyllus*, *Baptisia australis*, *Musa splendens* (9). L'analyse chromatographique sur papier des extraits alcooliques a permis d'y repérer plusieurs composés qui sont révélés par les réactifs de la fonction phénol.

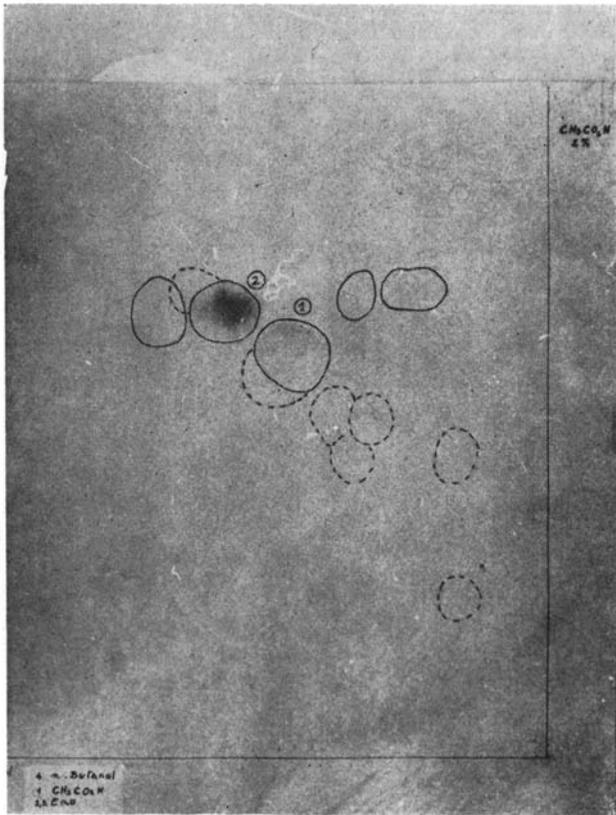


Fig. 1.

Chromatographie bidimensionnelle d'un extrait alcoolique
de feuilles de *melandryum rubrum*
Solvants : 1^{re} dimension A ; 2^e dimension B
Tache 1 : Composé S_2
Tache 2 : Composé S_1

Sur les chromatographies bidimensionnelles (Système de solvants : A : n. Butanol ; Acide acétique ; Eau (4-1-2,2) ; B : Acide acétique 2 %) traitées à la p. nitraniline diazotée, apparaissent plusieurs taches dont deux, prénommées S_1 et S_2 , sont colorées intensément en violet pourpre au moment de la pulvérisation du réactif (fig. 1). Cependant, tandis que la coloration de S_2 est stable, il n'en est pas de même de S_1 dont la coloration pourpre disparaît rapidement pour faire place à une tache jaune pâle.

La plupart des autres taches du chromatogramme sont à attribuer à des flavonolosités. Les substances S_1 et S_2 sont en outre des substrats pour la réaction d'oxydation enzymatique et participent au processus de formation des polymères. Pour le prouver, nous avons

préparé à partir de feuilles fraîchement récoltées, une poudre acétonique globale active vis-à-vis de S_1 et S_2 . Tandis que l'extrait aqueux de S_1 brunit très vite, la solution aqueuse de S_2 brunit lentement, ce qui semble indiquer dans ce cas une transformation par étapes. Les composés S_1 et S_2 isolés pour ces essais sont obtenus par élution des taches provenant de six chromatogrammes.

Isolement et identification de S_1 et S_2

Pour identifier les substrats S_1 et S_2 , nous avons été amenés à procéder à leur extraction puis à leur isolement par chromatographie sur colonne de résine carboxylique Amberlite IRC 50 CGT₂ 100-200 mesh. En fait, au cours de ce fractionnement, nous avons isolé trois constituants S_1 , S_2 , S_3 qui réagissent à la p. nitraniline diazotée avec formation de taches violet pourpre.

Une étude structurale systématique a permis d'identifier :

- Le composé S_1 à la DOPAMINE ou 3,4-dihydroxyphényl- β -éthylamine.
- Le composé S_2 au 4-hydroxy(3 β -glucosidyl) 1- ou 2-phényléthanol.
- Le composé S_3 à la DOPA ou 3,4-dihydroxyphénylalanine.

La participation de S_1 et S_3 aux processus d'oxydation et de polymérisation évoqués par les schémas 1 et 2 semble évidente ; quant à S_2 on peut penser qu'une hydrolyse préalable est nécessaire pour libérer le groupement o. dihydroxy afin de le transformer ultérieurement en quinone. La glucosidase hydrolyse aisément le glucoside S_2 en o. diphénol correspondant.

Nature du polymère

DOPA et DOPAMINE étant les précurseurs normaux des mélanines, il était intéressant de vérifier si le polymère noir formé dans les autolysats de feuilles possède une telle structure.

ANDREWS et PRIDHAM (9) ont étudié récemment la nature des pigments noirs isolés de végétaux contenant la DOPA et la DOPAMINE, entre autres les pigments des fleurs de *Vicia faba* et de l'épi-carpe de *Musa splendens*.

Paradoxalement, il ressort de ces travaux que la nature des polymères isolés est plus proche des catéchol-mélanines que des mélanines animales.

En effet, la teneur en azote de ces composés se situe uniformément au voisinage de 1-2 % tandis que les mélanines animales accusent des teneurs généralement plus élevées (voisines de 6 à 8 %).

La composition azotée du polymère noir de *Melandryum rubrum* est essentiellement fluctuante, le rapport C/N varie de 15,1 à 29,0 % et dépend de l'époque de la récolte (13).

Etude chimique du polymère

L'étude du polymère noir est basée sur la détermination des produits obtenus au cours de processus de dégradation différents.

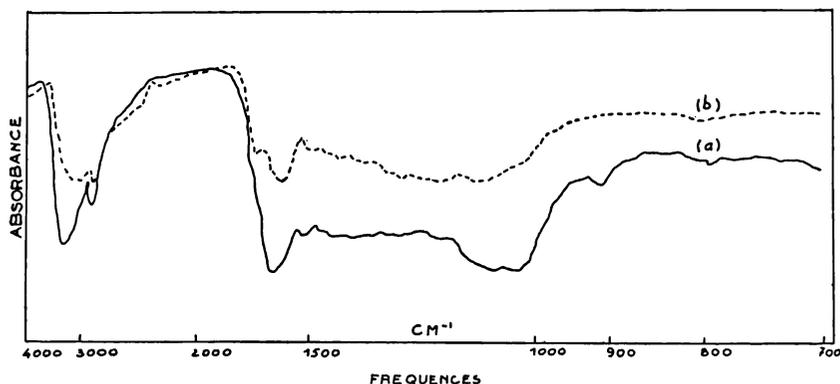
L'attaque du polymère à chaud, par le sodium dispersé dans la pyridine (7) conduit à deux produits de rupture identifiés par chromatographie sur papier :

- acide o. hydroxybenzoïque,
- acide protocatéchique.

Nous n'avons pu mettre en évidence le catéchol, le 5-6-dihydroxyindole et l'acide 5,6-dihydroxyindole carboxylique.

D'autre part, par pyrolyse du polymère à 700 °C dans un courant d'azote on obtient essentiellement du catéchol. Ces résultats sont en faveur d'une structure catéchol-mélanine.

Le titrage des groupements phénol montre que le nombre de OH résiduels est de l'ordre de 5 milliéquivalents par gramme de poly-



Spectre infra-rouge du polymère noir de *Melandryum rubrum*

a) Polymère natif

b) Polymère après traitement chlorhydrique

mère. L'existence de ces groupements fonctionnels est confirmée par l'étude du spectre d'absorption infra-rouge (fig. 2) dans la région 3.200 cm^{-1} .

Les bandes 3.250 cm^{-1} , 1.600 cm^{-1} et $1.670\text{-}1.700\text{ cm}^{-1}$ ont été attribuées respectivement à des groupements OH, à des quinones chélatées et à des fonctions carboxyliques. La bande 2.860 cm^{-1} est caractéristique des CH aliphatiques. Le traitement du polymère brut par HCl concentré à chaud provoque le déplacement de la bande 3.250 cm^{-1} à 3.050 cm^{-1} tandis qu'on enregistre une diminution notable de l'intensité des bandes 3.250 cm^{-1} et 2.860 cm^{-1} . Il est probable, dans ces conditions, que le polymère conserve un certain nombre de chaînes aliphatiques même après traitement acide.

Nature de l'azote associé au polymère

Les travaux de MASON (14), de KISCH (15), de TRAUTNER et ROBERTS (16), de HAIDER, FREDERICK et FLAIG (17), de LADD et BUTLER (18) montrent que la formation des polymères d'oxydation à partir de substrats polyphénoliques mobilise une partie de l'azote aminé du milieu biologique dans lequel s'effectue la réaction. In vitro, l'oxydation enzymatique des polyphénols simples, catéchol et hydroquinone entraîne la fixation d'acides aminés, de peptides et de protéines sur le produit d'oxydation. La formation de ces substances est caractérisée par l'établissement de liens covalents entre l'azote et les cycles aromatiques.

HAIDER et coll. (17) ont en outre montré que les peptides et les protéines ne réagissent que par l'intermédiaire du groupement aminé de l'acide aminé N terminal et les groupements ϵ aminés de la lysine. Dans ces conditions, l'azote engagé dans les groupements peptidiques ne participe pas à la réaction.

L'hydrolyse en milieu chlorhydrique de ces substances provoque aisément la rupture des liaisons peptidiques mais n'atteint qu'avec difficulté l'azote lié aux noyaux aromatiques.

LADD et BUTLER (18) ont étudié l'hydrolyse chlorhydrique à chaud de composés simples N-phénylés et ont montré l'influence de la substitution du noyau sur la solubilisation de l'azote. Il est remarquable cependant que, pour tous les cas étudiés, la quantité d'azote solubilisée demeure faible. Cependant, d'après CHESHIRE et coll. (19) il n'est pas complètement exclu qu'une partie des groupements

aminoacides N substitués fixés sur des cycles quinoniques soit hydrolysée par HCl 6 N et remplacée par des groupements OH. La formation de groupements hydroxyquinone faciliterait ainsi la polycondensation du polymère.

Le traitement du polymère de *Melandryum rubrum* par HCl 6 N à chaud entraîne la solubilisation d'une quantité importante d'aminoacides. Nous avons identifié 13 aminoacides y compris le tryptophane. Le glyco-colle, les leucines, la phénylalanine, la tyrosine, l'acide aspartique et la proline sont parmi les plus abondants.

On peut donc conclure en disant que la plus grande partie de l'azote combiné au polymère noir natif est sous forme peptidique facilement hydrolysable en milieu acide. Cependant, tout l'azote n'est pas éliminé par ce traitement, la quantité résiduelle est de 2 à 5 % et dépend beaucoup de la durée du traitement chlorhydrique. Il nous a paru intéressant dans ces conditions d'apporter quelques précisions sur la nature de l'azote non peptidique fixé à la matrice polyphénolique. Pour cela, nous avons isolé un polymère que nous purifions par macération répétée dans HCl 6 N, sans chauffer, à la température ambiante; cette précaution a pour effet de restreindre les dégradations secondaires (décarboxylation et polycondensation).

Tout l'azote contenu dans le polymère ainsi purifié s'y trouve engagé dans des groupements $>NH$, N-phényle et $-CONH-$ (dans le cas où subsistent des chaînes peptidiques) sans compter les acides aminés adsorbés. Cette substance est ensuite traitée au fluoro 1-dinitro 2-4 benzène en suspension dans la diméthylformamide.

La purification du dérivé dinitrophénylé à l'éther, au méthanol et à l'acétone provoque l'élimination d'une quantité notable d'aminoacides dinitrophénylés; la substance résiduelle brun jaunâtre a la composition élémentaire suivante :

	Polymère avant traitement au fluoro 1-dinitro 2-4 benzène	Polymère dinitrophénylé
C %	52,2	20,0
N %	5,0	3,8
C/N	10,4	5,2

D'après ces résultats, un calcul simple montre que tout l'azote a été stœchiométriquement substitué par des groupements 2-4 dinitrophényle, ce qui tend à confirmer que l'azote résiduel lié au polymère

est incorporé dans des groupements amine primaire et secondaire —NH_2 et >NH .

On peut donc penser avec une bonne présomption qu'il s'agit de l'azote lié directement aux cycles aromatiques et quinoniques ou inclus dans des cycles pyrroliques. Ce résultat exclut a priori l'existence dans le polymère des hétérocycles de la pyridine et de la quinoléine.

Conclusion — discussion

En conclusion, l'oxydation enzymatique des autolysats de feuilles de *Melandryum rubrum* provoque la formation de polymérisats noirs dont les propriétés chimiques et physiques les apparentent aux phytomélanes.

La faible teneur en azote de cette substance, purifiée par traitement chlorhydrique, est un argument essentiel pour la considérer comme une catéchol-mélanine. Ce résultat généralise les observations précédentes d'ANDREWS et PRIDHAM (9), de PIATTELLI et coll. (7) : l'existence de la DOPA et de la DOPAMINE dans un tissu végétal ne constitue pas un critère suffisant pour classer comme mélanine tout polymère noir qui résulterait de leur transformation.

On peut encore ajouter que le polymère natif formé au cours de l'oxydation enzymatique des autolysats de *Melandryum rubrum* est étroitement associé à des protéines et des peptides libérés dans le milieu aqueux. Indépendamment de l'adsorption d'une partie de ces composés sur la matrice polyphénolique, il apparaît comme très vraisemblable que l'azote aminé N terminal de ces substances substitue un certain nombre de cycles aromatiques et quinoniques.

La fixation des protéines au polymère d'oxydation ne modifie pas leur structure polypeptidique, ce qui explique que les aminoacides constituant la chaîne peuvent être scindés par hydrolyse chlorhydrique à l'exception de l'acide N terminal substituant un cycle aromatique (17) (18).

Bien que la DOPA et la DOPAMINE participent au processus de polymérisation oxydative, il reste à expliquer pourquoi la teneur en azote du polymère est aussi faible. On peut se poser aussi la question de savoir si d'autres substrats interviennent dans la réaction.

Pour PIATTELLI et coll. (7), le catéchol serait l'élément fondamental du problème. Ces auteurs l'ont trouvé dans les extraits alcooliques de spores d'*Ustilago maydis*, aussi peut-on penser dans ce cas à une

intervention directe de ce composé dans la formation *in vivo* de la catéchol-mélanine qui constitue l'essentiel du pigment noir des spores.

Toutefois, le catéchol n'est pas un constituant commun chez les végétaux ; pour justifier son intervention éventuelle, ANDREWS et PRIDHAM (9) vont jusqu'à émettre l'idée qu'il pourrait provenir du métabolisme de l'acide anthranilique. Dans d'autres cas, les plus fréquents sans doute, il n'est pas exclu que d'autres polyphénols tels que les leucoanthocyanes, participent à la formation de polymères présentant l'aspect des catéchol-mélanines (9).

Il nous paraît encore raisonnable d'admettre l'existence d'un processus réactionnel au cours duquel se formerait un dérivé du catéchol dépourvu d'azote. En effet, si nous nous basons sur la transformation enzymatique de l'acide anthranilique en catéchol chez certains microorganismes (*Pseudomonas fluorescens*) (20) avec le métabolisme du tryptophane, on peut envisager une ouverture du noyau indolique au niveau de l'acide 5,6-dihydroxyindole carboxylique ou du 5,6-dihydroxyindole (schéma 1) et la transformation en un dérivé hydroxylé du catéchol. Ce processus serait finalement très voisin de celui qui conduit du L-tryptophane à la formylkinurénine, à l'acide 3-hydroxyanthranilique puis au catéchol (20).

Ajoutons que la 3-hydroxykinurénine donne lieu aussi à polymérisation oxydative et conduit à « l'omnochrome » qui n'est pas sans ressemblances avec les mélanines.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) YOSHIDA J. — *Chem. Soc. London* (1883), **43**, 472.
- (2) BERTRAND G. — *C.R. Acad. Sci. Paris* (1894), **118**, 1215.
- (3) DE VRIES M.A. — Over de vorming van Phytomelaan bij *Tagetes patula* L. en enige andere Composieten, Buurman, Leiden (1948).
- (4) THOMAS M. — *Moderne Methoden der Pflanzenanalyse*. Ed. Paech et Tracey, Springer (1955).
- (5) BU'LOCK J. et HARLEY-MASON J. — *J. Chem. Soc.* (1951), 703 et *J. Chem. Soc.* (1951), 2248.
- (6) FORSYTH W.G.C., QUESNEL V.C. et ROBERTS J.B. — *Biochim. Biophys. Acta* (1960), **37**, 322.
- (7) PIATTELLI M., FATTORUSSO E., NICOLAUS R.A., MAGNO S. — *Tetrahedron* (1965), **21**, 3229.
- (8) PIATTELLI M., NICOLAUS R.A. et FATTORUSSO E. — *Tetrahedron* (1964), **20**, 1163.

- (9) ANDREWS R.S. et PRIDHAM J.B. — *Phytochemistry* (1967), **6**, 1.
- (10) BRIDEL M. et CHARAUX C. — *C.R. Acad. Sci. Paris* (1925), **180**, 387.
- (11) MANGENOT F. — *Bull. Ec. nat. sup. agron. Nancy* (1963), **5**, 173.
- (12) JACQUIN F. et MANGENOT F. — *C.R. Acad. Sci. Paris* (1964), **258**, 4607.
- (13) MANGENOT F., JACQUIN F. et METCHE. — *Oecol. Plant.* (1966), **1**, 79.
- (14) MASON H.S. — *Advances in Enzymol.* (1955), **16**, 105.
- (15) KISCH B. — *Biochem. Z.* (1932), **250**, 135 ; *Biochem. Z.* (1932), **252**, 380.
- (16) TRAUTNER E.M. et ROBERTS E.A. — *Aust. J. Sci. Res.* (1950), B₃, 356.
- (17) HAIDE R.K., FREDERICK L.R. et FLAIG W. — *Plant and Soil* (1965), **22**, 49.
- (18) LADD J.N. et BUTLER J.H.A. — *Aust. J. Soil Res.* (1966), **4**, 41.
- (19) CHESHIRE M.V., CRANWELL P.A., FALSHAW C.P., FLOYD A.J. et HAWORTH R.D. — *Tetrahedron* (1967), **23**, 1669.
- (20) STANIER R.Y., HEGEMAN G.D. et ORNSTON L.N. — Mécanismes de régulation des activités cellulaires chez les microorganismes. *Colloque intern. du C.N.R.S. Marseille* (1963).

RÉPARTITION DES ALGUES DANS QUELQUES FORMATIONS SAUMÂTRES DE LORRAINE

par

J.-F. PIERRE

La Lorraine est particulièrement riche en formations d'eau saumâtre de toute nature. L'étude des Algues peuplant ces milieux fut entreprise à différentes périodes, et c'est ainsi que dès 1843, GODRON signalait la présence d'*Enteromorpha intestinalis* L. dans les marais salés de la Grange-Fouquet, près de Vic-sur-Seille. Successivement, ces milieux saumâtres furent explorés par LEMAIRE (1894), GOMONT (1908), PERAGALLO (1923), ROESCH (1927), et plus récemment, BOSSELER (1961), DAGOT (1962), PATOU (1962), ROUSSARD (1965) et nous-même apportèrent leur contribution à l'étude de la flore algale des stations salées. Dès le début des recherches, l'importance du facteur sel dans le comportement des populations algales fut reconnue.

Etude hydrologique des formations saumâtres

On peut distinguer des milieux lotiques et des milieux lentiques. Aux premiers, appartiennent la Meurthe et son affluent le Sânon, ainsi que la Seille. Le deuxième type de formations sera représenté par les marais salés accompagnant le cours de la Seille, principalement dans les régions de Vic-sur-Seille et de Marsal. Cette région du Saulnois, au sol imperméable, renferme de très nombreuses dépressions plus ou moins constamment remplies d'eau, des fossés de drainage, voire de simples flaques, constituant autant de stations. Nous ne reviendrons pas sur le problème de l'enrichissement des eaux en chlorures à partir des gisements de sel appartenant au Groupe de l'Anhydrite ou aux marnes irisées du Keuper (PIERRE, 1967).

C'est la teneur en sel, sous forme d'ions Cl^- ou de salinité totale, qui a été retenue comme base de toutes les classifications se rapportant aux eaux saumâtres. L'on sait, depuis le « Système de Venise », qu'une eau est considérée comme saumâtre lorsque sa salinité varie entre 5 et 18 ‰. En deçà de cette valeur inférieure on se trouve dans le domaine des eaux limniques. Ces divisions ne sont pas admises par tous, et dans le domaine de l'Algologie continentale,

nous retiendrons les définitions et limites de salinité telles que HUSTEDT (1957) les a formulées. Nous insistons d'ailleurs sur la nécessité qu'il y a de séparer les eaux saumâtres provenant d'une dilution plus ou moins forte d'eau de mer, de celles, continentales, trouvant leur origine dans un lessivage des terrains superficiels ou dans une dissolution de gisements salés profonds avec remontée de saumure, et que nous examinerons seules.

Les stations étudiées furent :

La Meurthe, au niveau du Barrage de Morteau, en amont du gisement salifère de Saint-Nicolas-de-Port, et au Pont Varroy, à proximité de Bosserville, en zone salée.

Le Sânon, à l'amont de Sommerviller.

La Seille, cours supérieur, de l'Etang de Lindre à Moyenvic, et cours inférieur, jusqu'au confluent avec la Moselle, à Metz.

Les marais salés, autour de Marsal et de Vic-sur-Seille.

Les résultats des analyses chimiques de l'eau, volontairement limitées au dosage des chlorures et à la mesure du degré hydrotimétrique, sont les suivants :

lieu	ions Cl ⁻	degré hydrotimétrique
Meurthe (Morteau)	0,4 à 0,7 mé/l	2 à 2,5 mé/l
Sânon	2 à 5 mé/l	11 à 64 mé/l
Seille (Lindre)	2 à 45 mé/l	10 à 22 mé/l
Seille (Metz)	9 à 47 mé/l	15 à 26 mé/l
Meurthe (Pont Varroy)	13 à 80 mé/l	11 à 60 mé/l
Marais salés	150 à 660 mé/l	16 à 78 mé/l

Pour les saumures, les résultats rapportés par DUVIGNEAUD (1967) donnent,

à Dieuze	2,2 é/l soit environ 78 g/l d'ions Cl ⁻
Sarralbe	4,8 é/l soit environ 170 g/l d'ions Cl ⁻
Sarralbe	5,1 é/l soit environ 180 g/l d'ions Cl ⁻
Vic-sur-Seille	1,4 é/l soit environ 50 g/l d'ions Cl ⁻

Par rapport aux marais salés, les eaux de la Seille présentent une salinité relativement basse, qui peut être rapprochée de celle du cours inférieur de la Meurthe, en aval des salines et soudières de Dombasle et de La Madeleine. Le cours amont de la Meurthe présente

des eaux douces, normalement minéralisées. Quand au Sânon, affluent de la rive droite de la Meurthe, il traverse en partie le gisement salifère lorrain et, dans la région étudiée, la salinité de ses eaux est devenue sensible.

Les résultats font apparaître, dans les eaux du cours inférieur de la Meurthe et dans le Sânon, un degré hydrotimétrique élevé par rapport à la salinité, lorsque l'on se réfère aux valeurs trouvées dans le Saulnois. Ceci résulte d'apports, par des effluents industriels, de quantités notables de chlorure de calcium, alors que ce corps est rare dans les eaux naturelles, où la salinité est due au chlorure de sodium et la dureté principalement au sulfate de calcium, ainsi qu'au carbonate de calcium.

Distribution des Algues

De nombreuses Algues halophiles ont déjà été signalées dans les milieux saumâtres de Lorraine, par GODRON, puis par les différents auteurs qui ont étudié ces formations. Cependant le relevé complet de toutes les espèces d'Algues colonisant les stations reste encore à faire, bien que nous disposions dès maintenant de résultats intéressants.

Parmi les Chlorophycées, la présence d'*Enteromorpha* caractérisera ces milieux saumâtres. Cette Algue apparaît régulièrement dans les marais salés, couvrant parfois uniformément la surface de l'eau, ainsi que dans le cours de la Seille, où se rencontrent également *E. intestinalis* (L.) Link, *E. salina* Kütz. et var. *polyclados* Kütz., *E. ramulosa* Hook. Nous avons, dans un fossé de drainage longeant les marais de la Grange Fouquet, recueilli *E. tubulosa* Kütz. ainsi qu'un très beau thalle d'*E. linza* (L.) J. Ag. En une seule occasion, nous avons observé une petite station d'*Enteromorpha intestinalis* dans la Meurthe, à la station du Pont Varroy (PIERRE, 1966).

Ce genre apparaît largement distribué en Lorraine et prospère en eau courant comme en eau dormante. Une teneur minimale en sel, de l'ordre de 1,2 g/l d'ions chlore, semble nécessaire pour son apparition et son développement.

Rhizoclonium riparium Harvey et *Chaetomorpha* sp. ont été récoltés dans les marais salés, à l'exclusion des autres milieux saumâtres.

Les Cyanophycées ne sont jamais apparues massivement dans les lieux prospectés. Plusieurs Algues caractéristiques des milieux

saumâtres ou salés ont été recueillies, presque uniquement dans les marais salés ; citons :

Lyngbya aestuarii Lieb.

Microcoleus chthonoplaste Thur.

Nodularia harveyana Thur.

Spirulina meneghiniana Zanard.

S. maior Kütz., cette dernière étant également récoltée dans la Meurthe.

Les Diatomées ont toujours représenté la part la plus importante du phytoplancton, à la fois par le nombre des individus et par l'abondance des organismes.

LEMAIRE (1894) a relevé 69 espèces de Diatomées, qu'il considérait liées à ces milieux salés. La plupart des espèces signalées ont été retrouvées de nos jours, et d'autres ont été récoltées pour la première fois ; c'est le cas de : *Anomoeoneis sphaerophora* (Kütz.) Pfister var. *polygramma* (Ehr.) O. Müll., *Gyrosigma wansbeckii* (Donkin) Cleve, *Nitzschia frustulum* (Kütz.) Grun. var. *subsalina* Hust., *Pleurosigma salinarum* Grun., *Rhopalodia gibberula* (Ehr.) O. Müll. et var. *van heurckii* O. Müll.

Le genre *Coscinodiscus* est largement représenté dans la Basse-Meurthe et nous lui avons consacré une étude particulière (PIERRE, 1965).

C. lacustris Grun., qui est une espèce euryhalobe, se rencontre dans les eaux faiblement mesohalines de la Meurthe et du Sânon, ainsi que dans le cours aval de la Seille, mais fait totalement défaut dans les marais du Saulnois explorés récemment. Le courant, ainsi, pensons-nous, qu'une certaine pollution organique, favoriseraient le développement des espèces du genre.

Amphiprora alata Kütz. est une espèce d'eau salée, dominante dans la Seille et encore abondante dans les marais salés. La Meurthe en abrite également, mais en moindre quantité.

Mastogloia Thwaites est un genre essentiellement marin dont les représentants n'ont été rencontrés que dans les marais salés (*M. braunii* Grun., *M. elliptica* Ag. var. *dansei* (Thwaites) Grun. et *M. smithii* Thwaites). Une concentration élevée en chlorures est nécessaire à son développement.

Pleurosigma W. Sm. Habitant des eaux saumâtres ou salées, le genre n'a été, dans la région, signalé que dans le Saulnois. *P. angulatum* (Queke tt) W. Sm. et *P. salinarum* Grun. sont souvent abondants, et parfois dominants, comme c'est le cas dans la rigole d'écou-

lement des marais de Marsal en direction d'Haraucourt-sur-Seille. Dans la Seille, les deux espèces sont rares, mais accompagnées de *P. elongatum* W. Sm.

Le problème pouvait se poser de savoir s'il existait une distribution distincte des espèces dans ces milieux différents par la salinité et la nature de leur eau, courante ou stagnante. Il est évident que la concentration en sel est le facteur principal permettant l'apparition, puis le maintien, des espèces halophiles dans les stations. L'action du courant est certainement importante, mais dans l'état actuel des recherches, celui-ci ne laisse pas paraître un rôle fondamental dans la distribution des Algues dans les formations saumâtres lorraines. Nous savons que cette répartition doit être considérée comme étant la résultante de l'ensemble des répartitions de toutes les espèces, l'origine de chacune devant être recherchée dans une niche écologique particulière. Nous nous trouvons placés face à une mosaïque d'espèces, que l'échelle de nos observations rassemblera pour donner une image déformée de la population des stations. En eau lotique, le courant assurera un brassage et une dissémination dont l'action ne se fera pas sentir dans les formations d'eau dormante.

De nombreuses recherches seront encore nécessaires pour permettre une connaissance approfondie de la Biologie et de l'Ecologie des Algues des formations saumâtres ou salées de Lorraine. Nous voudrions, pour conclure, insister sur l'intérêt biologique de ces milieux bien particuliers et souhaiter qu'ils soient mis à l'abri d'une destruction ou même de simples modifications, telles que curage ou drainage, qui, compte tenu de l'environnement, entraîneraient leur disparition immédiate.

*Laboratoire de Biologie Végétale
Faculté des Sciences de Nancy*

RESUME

Différentes formations saumâtres ou salées de Lorraine, en eau courante ou stagnante, sont comparées et étudiées en fonction de leur salinité. La distribution d'Algues (Cyanophycées, Chlorophycées, Diatomées) caractéristiques de ces milieux est discutée. Ces formations saumâtre continentales présentent un grand intérêt biologique.

BIBLIOGRAPHIE

- BOSELER G., 1961. — Contribution à l'étude algologique de la Meurthe en aval de Nancy. *D.E.S. Fac. Sc. Nancy*, 56 p.
- DUGOT M., 1962. — Etude de la flore algale de la Seille de l'étang de Lindre à Moyenvic. *D.E.S. Fac. Sc. Nancy*, 35 p.
- DUVIGNEAUD J., 1967. — Flore et végétation halophiles de la Lorraine orientale. *Soc. Roy. Bot. Belg.*, Mémoire 3, 122 p.
- GODRON D.A., 1843. — Catalogue des Plantes cellulaires du département de la Meurthe. Nancy, 40 p.
- GOMONT M., 1908. — Les Algues marines de la Lorraine. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **55**, XXIX-XXXVI.
- HUSTEDT F., 1957. — Die Diatomeenflora des Flusssystemes der Weser im Gebiet der Hansestadt Bremen. *Abh. naturw. Ver. Bremen*, **34**, 3, 181-440.
- LEMAIRE A., 1894. — Les Diatomées des eaux salées de Lorraine. *Le Diatomiste*, II, 7, 19, 133-139.
- PATOU C., 1962. — Etude de la flore algale de quelques marais salés de Lorraine. *D.E.S. Fac. Sc. Nancy*, 43 p.
- PERAGALLO M., 1923. — Les Diatomées saumâtres des salines de Chambrey (Lorraine). *Bull. Assoc. Philom. Alsace-Lorraine*, VI, 5, 247-255.
- PIERRE J.F., 1965. — Quelques diatomées marines des eaux douces et saumâtres de Lorraine. *Bull. Acad. Soc. Lorr. Sc.*, V, 1, 17-20.
- PIERRE J.F., 1966. — Le genre *Enteromorpha* dans les eaux saumâtres de Lorraine. *Bull. Acad. Soc. Lorr. Sc.*, VI, 1, 31-34.
- PIERRE J.F., 1967. — Recherches hydrobiologiques sur la Meurthe. Systématique et Ecologie de la Flore algale. I. Essais des eaux. *Bull. Acad. Soc. Lorr. Sc.*, VI, 3, 194-208.
- ROESCH C., 1927. — Contribution à l'étude des Diatomées des eaux saumâtres de Lorraine. *Bull. Ass. Philom. Alsace-Lorraine*, VII, 3, 162-168.
- ROUSSARD M., 1965. — Etude de la flore algologique de la moyenne et de la basse Seille. *D.E.S. Fac. Sc. Nancy*, 73 p.

**EFFETS COMPARÉS DE L'ACIDE β -INDOLYL-ACÉTIQUE
ET DE L'AZOTE NITRIQUE
SUR LA NODULATION DE L'AUNE GLUTINEUX
(ALNUS GLUTINOSA)**

par

G. PIZELLE

Chez l'aune, comme chez les Légumineuses, l'établissement de la symbiose fixatrice d'azote sous forme de nodules racinaires est contrôlé par la quantité d'azote minéral dont dispose la plante-hôte. Les résultats de différents auteurs (BOND, FLETCHER et FERGUSON, 1954 ; QUISPÉL, 1954 et 1958 ; MAC CONNELL et BOND, 1957 ; STEWART et BOND, 1961) s'accordent à constater que les taux d'azote nitrique ou ammoniacal supérieurs à 10 ou 50 mg/l — selon les expériences — réduisent la nodulation de l'aune en tant que nombre ou développement des nodules.

Des observations faites sur des aunes glutineux à système racinaire compartimenté en deux faisceaux (PIZELLE, 1966) soulignent que cette inhibition s'exerce surtout localement au niveau des seules racines en contact avec l'azote minéral, ce qui suggère une intervention externe dans les tout premiers stades de l'infection de la racine par l'endophyte.

En partant des mêmes observations chez les Légumineuses, TANNER et ANDERSON (1963 et 1964), VALERA et ALEXANDER (1965) ont pu mettre en évidence une relation entre l'azote minéral et l'acide β -indolyl-acétique dans le déterminisme de la symbiose *Rhizobium*-Légumineuse.

L'expérience décrite ici étudie l'intervention éventuelle de ces deux facteurs dans la nodulation de l'aune glutineux.

Matériel et méthode

L'expérience était conduite aseptiquement en tubes de culture sur solution nutritive. Les germinations aseptiques étaient inoculées à l'âge de 5 jours (radicule longue de 0,5 à 1 cm) par simple trempe dans l'inoculum pendant une nuit. L'inoculum était obtenu à

partir de nodules lavés, épluchés et désinfectés à l'hypochlorite de calcium à 5 % pendant une heure. 1 g de matière nodulaire était finement broyé dans 100 ml d'eau stérile à l'aide d'un appareil ULTRA-TURRAX. La suspension obtenue, filtrée sur une étamine, constituait l'inoculum.

Les germinations inoculées étaient déposées sur un support en papier filtre dans des tubes de 22 × 220 mm contenant 20 ml d'une solution minérale de base (en me/l : H_2PO_4^- : 1 ; Cl^- : 5 ; SO_4^{--} : 3,5 ; K^+ : 3,5 ; Ca^{++} : 5 ; Mg^{++} : 1.

En p.p.m. Fe : 10 ; B : 0,5 ; Mn : 0,5 ; Mo : 0,1 ; Zn : 0,05 ; Cu : 0,02 ; Co : 0,01) additionnée selon les traitements de 0,5, 5 ou 10 me/l d'azote nitrique sous forme de NaNO_3 et stérilisée à l'autoclave.

L'acide β -indolyl-acétique (A.I.A.) était introduit, le cas échéant, dans les tubes de culture sous forme de solution stérilisée par filtration sur filtre MILLIPORE HA (0,45 μ). A.I.A. était utilisé à deux concentrations : 10^{-8} M et 10^{-7} M.

20 plantes étaient affectées au départ à chaque traitement. La culture avait lieu sous une batterie de tubes fluorescents Sylvania GRO-LUX (500 W/m²) allumés 16 heures par jour dans une pièce vitrée au sud fournissant donc un appoint de lumière du jour.

Résultats et discussion

Les résultats étaient relevés après 6 semaines de culture. Le nombre de nodules par plante nodulée était faible en raison sans doute des conditions expérimentales, à savoir : culture aseptique en tube et surtout mode d'inoculation.

NO_3^- A. I. A. \	0,5 me/l	5 me/l	10 me/l
0	2	-	1
10^{-8} M	2, 1	3	2, 3
10^{-7} M	2, 1	2, 7	1, 6

Tableau I

Moyenne du nombre de nodules par plante nodulée et par traitement

Le mode d'inoculation par simple dépôt dans l'inoculum des jeunes germinations âgées de 5 jours avait pour but de réduire au maximum l'apport éventuel d'auxine contenue normalement dans les nodules d'aune (SILVER, BENDANA et POWELL, 1966), mais il réduisait d'autant la quantité d'endophyte inoculée à chaque plantule. Les moyennes du nombre de nodules par plante nodulée dans chaque traitement sont données dans le tableau I, elles ne montrent aucune différence significative.

Par contre, l'influence des traitements apparaît dans les pourcentages de plantes nodulées donnés par la figure 1.

On retrouve dans les proportions respectives de plantes nodulées l'inhibition de plus en plus forte qu'exercent sur la nodulation des doses croissantes en nitrate. Mais, en plus, on peut constater que la présence d'A.I.A. augmente le nombre de plantes nodulées et que

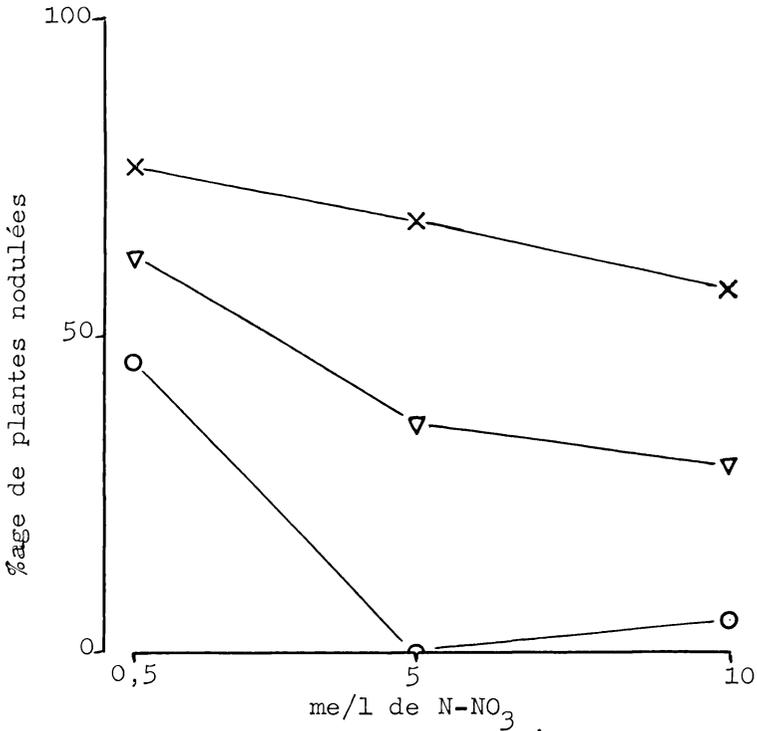


Fig. I. %age de plantes nodulées en fonction de la concentration en NO₃ et en A.I.A.

○ : A.I.A. = 0 - ▽ : A.I.A. = 10⁻⁸ M - × : A.I.A. = 10⁻⁷ M

cette augmentation est proportionnellement plus élevée pour les fortes concentrations en nitrate.

Aux concentrations utilisées (10^{-8} M et 10^{-7} M), l'A.I.A. paraît donc intervenir favorablement dans la nodulation de l'aune et s'opposer à l'action inhibitrice des milieux riches en nitrate.

La mise en évidence de cet antagonisme entre A.I.A. et nitrate à l'égard de la nodulation de l'aune glutineux ne préjuge pas des mécanismes mis en cause.

Cependant, en rapprochant ce résultat des observations identiques faites par VALERA et ALEXANDER (1965) sur la luzerne, on peut supposer, pour la formation de la symbiose entre l'aune et son endophyte, les mêmes interactions que celles qui sont connues dans la symbiose Légumineuse-*Rhizobium*, à savoir : intervention de l'A.I.A. dans la nodulation (KEFFORD, BROCKWELL, ZWAR, 1960), aptitude du *Rhizobium* à synthétiser l'A.I.A. à partir du tryptophane libéré par les racines de la plante-hôte (KEFFORD, BROCKWELL et ZWAR, 1960 ; BULARD, GUICHARDON et RIGAUD, 1963), réduction du nitrate en nitrite par le *Rhizobium* et destruction de l'A.I.A. par le nitrite (TANNER et ANDERSON, 1963 et 1964).

La vérification de l'existence de faits analogues dans la nodulation d'*Alnus glutinosa* mérite d'être entreprise bien qu'elle ne soit pas facilitée actuellement en l'absence de culture pure de l'endophyte.

RÉSUMÉ

RESUME

La nodulation de plantules d'aune glutineux cultivées *in vitro* est étudiée en fonction de concentrations croissantes en acide β -indolyl-acétique (A.I.A.) et en azote nitrique.

A.I.A. montre un effet favorable sur la nodulation et atténue l'effet inhibiteur des concentrations élevées en nitrate.

L'intervention de l'A.I.A. dans la nodulation suggère une interprétation sur l'inhibition exercée par l'azote nitrique, semblable à celle décrite dans la symbiose *Rhizobium*-Légumineuse.

BIBLIOGRAPHIE

- BOND G., FLETCHER W.W. and FERGUSON T.P. (1954). — The development and function of the root nodules of *Alnus*, *Myrica* and *Hyppophaë*. *Plant & Soil*, **5**, n° 4, 309-323.
- BULARD C., GUICHARDON B. et RIGAUD J. (1963). — Mise en évidence de substances de nature auxinique synthétisées par *Rhizobium* cultivé en présence de tryptophane. *Ann. Inst. Pasteur*, **105**, 150-157.
- KEFFORD N.P., BROCKWELL J. and ZWAR J.A. (1960). — The symbiotic synthesis of auxin by legumes and nodule bacteria and its role in nodule development. *Austral. J. Biol. Sci.* **13**, n° 4, 456-467.
- MAC CONNELL J.T. and BOND G. (1957). — A comparison of the effect of combined nitrogen on nodulation in non-legumes and legumes. *Plant & Soil*, **8**, n° 4, 378-388.
- PIZELLE G. (1966). — L'azote minéral et la nodulation de l'aune glutineux (*Alnus glutinosa*). II. Observations sur l'action inhibitrice de l'azote minéral à l'égard de la nodulation. *Ann. Inst. Pasteur*, **111**, suppl., 259-264.
- QUISPEL A. (1954). — Symbiotic nitrogen fixation in non-leguminous plants. II. The influence of the inoculation density and external factors on the nodulation of *Alnus glutinosa* and its importance to our understanding of the mechanism of the infection. *Acta bot. neerl.*, **3**, n° 4, 512-532.
- QUISPEL A. (1958). — Idem IV. The influence of some environmental conditions on different phases of the nodulation process in *Alnus glutinosa*. *Acta bot. neerl.*, **7**, n° 2, 191-204.
- SILVER W.S., BENDANA F.E. and POWELL R.D. (1966). — Root nodule symbiosis. II. The relation of auxin to root geotropism in root and root-nodules of non-legumes. *Physiol. Plant.*, **19**, n° 1, 207-218.
- STEWART W.D.P. and BOND G. (1961). — The effect of ammonium nitrogen fixation of elemental nitrogen in *Alnus* and *Myrica*. *Plant & Soil*, **14**, n° 4, 347-359.
- TANNER J.W. and ANDERSON I.C. (1963). — An external effect of inorganic nitrogen in root nodulation. *Nature*, **198**, n° 4877, 303-304.
- TANNER J.W. and ANDERSON I.C. (1964). — External effect of combined nitrogen on nodulation. *Plant Physiol.*, **39**, n° 6, 1039-1043.
- VALERA C.L. and ALEXANDER M. (1965). — Reversal of nitrate inhibition of nodulation by indolyl-3-acetic acid. *Nature*, **206**, n° 4981, 326.

Laboratoire de Physiologie Végétale
Faculté des Sciences - E.N.S.A.N.
54 - NANCY

ÉTAT MICROCLIMATIQUE D'UNE FRACTION DU LITTORAL DU PAYS BASQUE FRANÇAIS

par

G. PUEYO

Les variations des principaux métabolismes des végétaux sont dues en partie au milieu ambiant formé par les couches basses de l'atmosphère. Ainsi, la portion d'air en contact avec le tapis végétal a-t-elle un rôle dans l'écologie et dans la biologie des plantes, tant cryptogames que phanérogames.

C'est principalement aux facteurs climatiques que sont dus les profonds changements qui peuvent intervenir dans les grandes fonctions des plantes vivant à l'air libre. La température, l'éclairement et l'humidité sont les plus représentatifs dans ce domaine parce que susceptibles de variations à la fois importantes et rapides.

En ce qui concerne les Lichens plus particulièrement, des auteurs récents ont recherché la part exacte qui revenait à l'un ou à l'autre de ces facteurs. Aussi, depuis une trentaine d'années connaît-on mieux la résistance de ces cryptogames à des conditions extrêmement poussées d'imbibition ou de dessiccation, de chaleur ou de froid, de lumière ou d'obscurité.

Ces dernières années, nous avons nous-mêmes étudié l'influence de ces facteurs climatiques sur le comportement des glucides solubles de quelques Lichens du Bassin Parisien, du Centre de la France et du Sud-Ouest ; avec des résultats récents de la partie septentrionale des Basses-Pyrénées, nous avons publié dernièrement l'influence de la température (5), de la luminosité (6) et de la teneur en eau (1) chez quelques espèces.

Pour étudier plus spécialement les conditions atmosphériques, il fallait prendre en considération à la fois climats et saisons (2) présidant à la vie des Lichens du Pays Basque, tant sur la côte qu'à l'intérieur des terres. Des peuplements très représentatifs de *Stictae*, *Parmeliae*, *Cladoniae*, *Xanthoriae* et *Lichinae*, ainsi que le Laboratoire du Muséum au Centre d'Etudes de Biarritz ont été pour beaucoup dans ces recherches.

Aussitôt, l'observation rationnelle de l'atmosphère et les relevés classiques météorologiques étaient entrepris dans nos stations liché-

niques. A heures fixes, en des points déterminés et pendant de nombreux jours à différentes époques de l'année ont été effectuées les différentes mesures concernant vents, nébulosité, insolation, température, humidité et précipitations atmosphériques.

Dès le début de ces observations, on remarquait assez rapidement qu'à l'intérieur d'une même localité, on pouvait enregistrer des écarts parfois importants entre les relevés issus de points bien souvent peu éloignés les uns des autres. Il n'était pas exclu de penser qu'ils ne recevaient pas les éléments atmosphériques sous le même angle et avec la même intensité, du moins dans leurs couches basses. La notion de microclimat apparut alors nécessaire pour certaines localités et notamment pour le Plateau de l'Atalaye à Biarritz qui montra des différences constantes entre quelques points d'observation à différentes époques de l'année.

Cette partie de la Côte Basque présentait un grand intérêt dans ces travaux, étant considérée comme une localité lichénique double, avec *Xanthoria* se comportant en espèce maritime sur les troncs de Tamaris et avec *Lichina* colonisant une partie des rochers situés juste au-dessous et à la frange des eaux. Dès 1964, une étude à la fois climatique (3) et microclimatique (4) fut entreprise au Plateau de l'Atalaye à Biarritz à proximité du Musée de la Mer.

A cet effet, des mesures ont été effectuées d'heure en heure pour la phase diurne pendant de nombreux jours consécutifs et à des périodes très différentes de l'année. Elles ont trait aux couches de l'air les plus basses, donc celles en contact immédiat avec les Lichens et qui sont susceptibles des variations les plus sensibles.

L'ensemble des résultats concernant cette orientation microclimatique des recherches peut actuellement être condensé de la manière suivante en précisant qu'ils ne sont que provisoires ; d'autres résultats sont en effet nécessaires pour avoir une vue plus complète de cet aspect du problème certainement très complexe. On peut voir ici une étape certaine, par contre, dans l'évolution de cette étude.

Intensité		Ecart		Quantité microclim. poss.
vent	insol.	temp. (°C)	humid. (%)	
—	+++	≥ 4	≥ 10	+++++
—	++	≥ 4	≥ 10	+++++
—	+	2 < 4	5 < 10	++++
+	—	2 < 4	5 < 10	+++
++	—	≤ 2	≤ 5	++
+++	—	≤ 2	≤ 5	+

Ces observations concernent l'état du ciel, l'éclairement, les précipitations atmosphériques, les embruns, la température de l'air ambiant, la proportion d'humidité relative à 1 m de la terre et enfin le vent au sol. Pour chaque élément météorologique, ont été observées aussi bien sa présence, avec son degré d'intensité, que son absence, tout en considérant avec les facteurs atmosphériques avec lequel il constitue un microclimat particulier.

A priori, on serait tenté d'établir des limites précises quant à l'étendue des microclimats pour faire coïncider chacun d'eux avec une parcelle très précise de terrain ; mais on s'aperçoit qu'en pratique il en va tout autrement. Ainsi, nous avons entrepris tout dernièrement un découpage systématique d'une surface de sol connue afin de savoir si l'on pouvait avoir des microclimats correspondant exactement à la superficie de la zone considérée ; on apprend très vite que ce sont les mesures des divers points qui permettent seules une quelconque zonation.

On voudrait également attribuer un peu hâtivement un état permanent quant à la durée des microclimats, mais pour certains d'entre eux il y a une continuelle alternance apparition/disparition. Ayant remarqué que certains microclimats avaient une existence très provisoire, nous les avons observés pour constater que ce caractère était dû à la combinaison de présence et d'absence simultanées de divers facteurs ; ainsi, l'insolation totale et un vent nul favorisaient la renaissance de plusieurs microclimats, tandis que l'insolation nulle et un fort vent en réduisaient un bon nombre d'entre eux.

Nous voyons que ces deux aspects des problèmes nombreux et complexes que pose l'étude des microclimats ne constituent que la moindre part dans un domaine encore peu traité jusqu'ici. Cependant, on peut déjà voir là deux orientations bien précises et très différentes l'une de l'autre, mais se complétant en fin de compte ; car une étude climatique d'une fraction déterminée de tapis végétal effectuée dans ce double but permettrait de connaître le nombre de microclimats correspondants, ainsi que l'étendue et la durée de chacun.

RESUME

Après avoir expliqué les circonstances qui l'ont amené à envisager ces travaux, l'auteur montre l'enchaînement qui s'est produit, pour le conduire : des variations du métabolisme des hydrates de carbone en fonction des conditions de vie des Lichens à l'étude de ces conditions elles-mêmes (en l'occurrence le milieu ambiant constitué par l'air environnant les espèces sur leur substrat) ; de là à l'existence des microclimats qui ne pouvaient être ignorés dans ce genre de recherche, il n'y avait qu'un dernier pas qui maintenant est franchi.

Donc, traitant spécialement de la nature de ces microclimats, l'auteur précise la région puis la localité dans laquelle ont été effectuées ces recherches. Il s'agit du Plateau de l'Atalaye situé en bord de mer à Biarritz, considéré par lui comme à double effet pour ses études sur les Lichens de la Côte Basque, ayant à la fois la présence de *Xanthoria* sur les troncs de Tamaris et celle de *Lichina* sur les rochers à la limite des marées. Il envisage, dès 1964, une étude précise de l'endroit à la fois sur le plan climatique et sur le plan microclimatique.

Techniques et méthodes sont maintenant exposées, parmi lesquelles on remarque notamment les observations atmosphériques rationnelles et des relevés météorologiques classiques, sans oublier pour chaque surface de sol les points de mesures adoptés et leur nombre, la fréquence et les époques nécessaires à ce travail de longue haleine. Ce sont les couches de l'atmosphère les plus basses qui sont le plus régulièrement concernées car ce sont elles qui constituent le milieu ambiant des végétaux ; sont ainsi tour à tour passés en revue : précipitations atmosphériques, éclaircissement et nébulosité, température et humidité relative de l'air.

Quelques résultats volontairement simplifiés montrent d'une manière fort schématique comment évoluent les microclimats en fonction des divers éléments atmosphériques entrant en jeu en des proportions fort diverses. Mise en évidence du caractère provisoire de certains microclimats, attention à apporter pour délimiter certains autres et recensement possible de leur nombre pour quelques stations. Travail passionnant qui mérite quelque attachement malgré le soin et la patience qui y sont indispensables.

BIBLIOGRAPHIE

1. Variations des glucides des Lichens en fonction de l'humidité. *Bull. Ec. Nat. Sup. Agr. Nancy*, T. VII, p. 70-78, 1965.
 2. Climatologie et certains aspects microclimatiques de quelques localités en Pays Basque Français, 84^e Congrès de l'A.F.A.S. à Tours, 1965 ; ex. h. s., p. 97, 1966.
 3. Conditions climatiques d'une station lichénique de la Côte Basque. *Bull. Cent. Etud. Rech. Sci., Biarritz*, 6, (1), p. 65-76, 1966.
 4. Conditions microclimatiques de stations lichéniques côtières du Pays Basque Français. *Bull. Cent. Etud. Rech. Sci., Biarritz*, (2), p. 281-287, 1966.
 5. Variations des glucides des Lichens en fonction des basses températures. *Bull. Ec. Nat. Sup. Agr. Nancy*, T. VIII, p. 48-56, 1966.
 6. Variations des glucides des Lichens en fonction de l'éclaircissement. *Rev. Bryol. et Lichénol.*, T. 34, p. 339-345, 1966.
- (Laboratoire du Muséum National d'Histoire Naturelle au Cent. d'Etud. et de Rech. Sci., Biarritz).

**RECHERCHES SUR L'ULTRASTRUCTURE
DE L'APPAREIL CONIDIEN
CHEZ LES CHAMPIGNONS DÉMATIÉES**

par

O. REISINGER

Introduction

Dans ce vaste domaine que constitue l'ensemble des Deutéromycètes ou Champignons Imparfaites, caractérisé principalement par l'absence de fructifications sexuées, un groupe s'est révélé particulièrement intéressant, ce qui nous a amené à entreprendre son étude au Microscope Electronique (M. E.).

Selon la systématique de SACCARDO, le caractère essentiel de ce groupe, en dehors des conidiophores dispersés, est la couleur sombre présentée, au moins, par l'un des deux éléments de l'appareil sporifère. Cette couleur est due à un pigment, largement distribué dans les règnes animal et végétal, et qualifié par de nombreux auteurs de « mélanine ». Ses caractères chimiques peuvent être retrouvés dans le travail de PEARSE (1961) ou dans les révisions bibliographiques de THOMAS (1955 et 1958).

Selon l'étude de HIGNETT et KIRKHAM (1967) chez *Venturia inaequalis*, il est lié à une protéine et cet ensemble mélano-protéique est extracellulaire.

Quant à son rôle chez les champignons, il est assez mal connu. NICOT (1960) a montré la prédominance des Dématiées dans les sols du Sahara et DURRELL (1964) avec des essais effectués au laboratoire a mis en évidence l'effet protecteur de la mélanine vis-à-vis des rayonnements U.V. Il affirme également que dans les sites atomiques du Nevada la survie des Dématiées est plus largement assurée.

Les résultats de très nombreuses recherches rendent également évidente la situation privilégiée des propagules fongiques mélanisées dans la compétition microbienne des sols.

Quant à la phyllosphère, DIEM (1967) montre la prédominance des Dématiées chez l'Orge. De sa révision bibliographique il découle, clairement, que chez d'autres plantes une situation identique existe, bien qu'actuellement les raisons de ce phénomène soient mal expliquées.

MANGENOT (1953 et 1955) attire l'attention sur les Dématiées comme groupe lignicole important. Les études effectuées actuellement dans son laboratoire, dans le cadre de la R.C.P. 40, montrent également que les pièges de bois déposés sur le sol, sont colonisés jusqu'à 80 % par des espèces appartenant à ce groupe, exception faite bien entendu des Basidiomycètes et Ascomycètes spécialisés.

En conclusion nous pouvons donc retenir que SACCARDO en créant la famille des Dématiées a formé, sans le savoir, un groupe adapté à des conditions écologiques extrêmes.

Le mécanisme de cette adaptation doit résider en partie au niveau de la couche mélanisée de la paroi, ce qui nous a conduit à étudier celle-ci avec une attention particulière.

L'étude des parois est également très importante du point de vue de la taxinomie moderne. Les bases de cette taxinomie furent définies par VUILLEMIN (1910 et 1911) mais le véritable essor a été donné par HUGHES (1953) qui a considéré le type de sporogénèse comme un caractère pouvant définir une taxinomie plus naturelle.

Il est évident que dans cette optique, le caractère couleur est relégué au niveau générique ou complètement rejeté.

Depuis le travail de HUGHES (1953), de nombreux auteurs ont fait le procès de SACCARDO. Actuellement il est impossible de dire s'ils ont tort ou raison, mais ce qu'on peut affirmer, c'est qu'ils ont tous créé ou accepté la subdivision des Porosporées, dont toutes les espèces appartiennent aux Dématiées de SACCARDO. Cet état de choses désigne donc tout naturellement les Dématiées-Porosporées pour une première étude. A l'intérieur de ce groupe, nous avons choisi *Dendryphiella vinosa* (Berk. et Curt.) Reisinger. Nous rapporterons ici les résultats obtenus avec cet organisme. Ils seront comparés en outre à ceux obtenus chez d'autres espèces présentant en général une sporogénèse différente.

Résultats

L'appareil conidien chez *D. vinosa* se compose de deux éléments principaux.

Le premier est le conidiophore qui prend naissance sur le mycélium intramatriciel ou aérien. Il se distingue des hyphes par une paroi épaisse et par la présence de nœuds fertiles, porteurs de cicatrices conidiennes en forme de pore.

Le second est la propagule végétative ou conidie. Elle est échinulée, généralement triseptée et dans la plupart des cas elle fait partie d'une courte chaîne caduque.

Les autres caractères de l'appareil sporifère, indispensables pour l'interprétation des photographies, ont été décrits dans une précédente publication (REISINGER, 1968).

Ultrastructure de la paroi sporale

REISINGER et GUEDENET (1968) montrent l'existence de trois couches de densité électronique et de comportement différents dans la paroi sporale de *D. vinosa*. *Stemphylium ilicis* Teng. (DURRELL, 1964) et *Pithomyces chartarum* Berk. et Curt. (DICKSON, 1963) présentent une ultrastructure analogue.

Les spores de *Helminthosporium spiciferum* (Bain.) Nicot ont une couche externe différente de celle des espèces précédentes. Elle est constituée par des granulations de pigments dispersées sans ordre apparent. Les couches internes (B et C) sont présentes.

Dans le genre *Stachybotrys* les espèces examinées ne possèdent que A et B. *St. atra* Corda (DURRELL, 1964) diffère de *St. cylindrospora* Jensen par la structure de la couche A (externe). Cette dernière chez *St. atra* présente des analogies avec celle de *H. spiciferum*.

Formation des cloisons

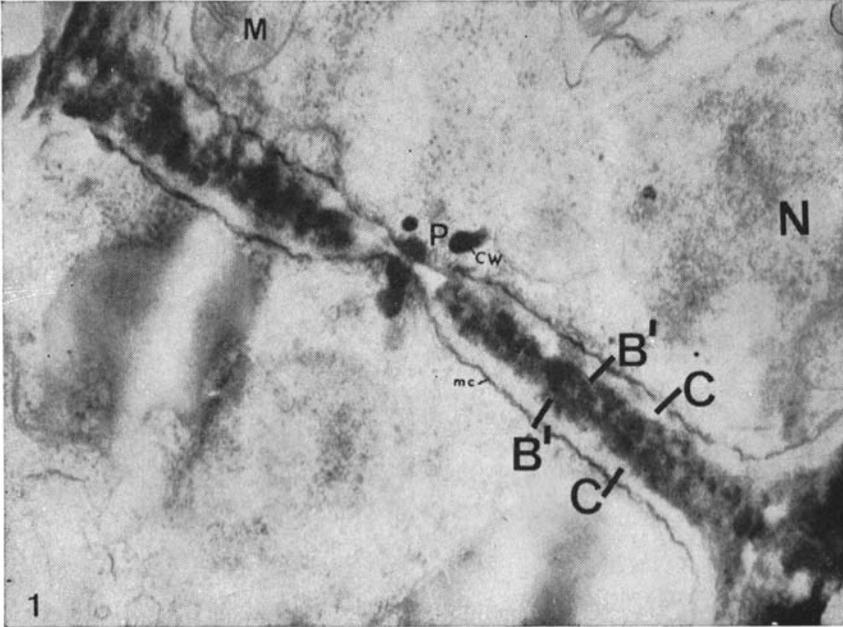
LUTTRELL (1963) distingue deux types de spores chez les champignons. Pour les désigner il propose des termes « euseptées » et « distoseptées ». BREWER et BOEREMA (1965) avec des exemples pris chez les Sphaeropsidales, donnent la définition ultrastructurale de ces termes. REISINGER et GUEDENET (1968) montrent qu'un troisième type existe chez *D. vinosa*, et que chez cette espèce la cloison est formée de cinq couches distinctes (C, B', zone de clivage, B' et C). Le pore central, après fixation (fig. 1) est occupé par des corps opaques aux électrons (c.w.) qui jouent probablement, comme dans les hyphe, le rôle de bouchons obturateurs.

Les conidiophores

ZACHARIACH et FITZ-JAMES (1967) ont étudié les phialides de *Penicillium claviforme*, TANAKA et YANAGITA (1963) celles d'*Aspergillus niger*. L'appareil sporifère d'*Aspergillus giganteus* d'après le travail de TRINCI et coll. (1968) est actuellement bien connu.

Quant aux conidiophores des Dématiées, à notre connaissance, jusqu'ici aucune étude ultrastructurale n'a été présentée. D'après les observations que nous avons effectuées, chez *D. vinosa*, il nous a paru nécessaire de définir deux couches distinctes dans cet élément.

Nous les désignerons par les lettres A et B. Au cours de leur description nous les comparerons à celles des conidies, mais l'analogie retenue n'est qu'une analogie d'ultrastructure ou de comportement.



Cloison transversale d'une conidie.

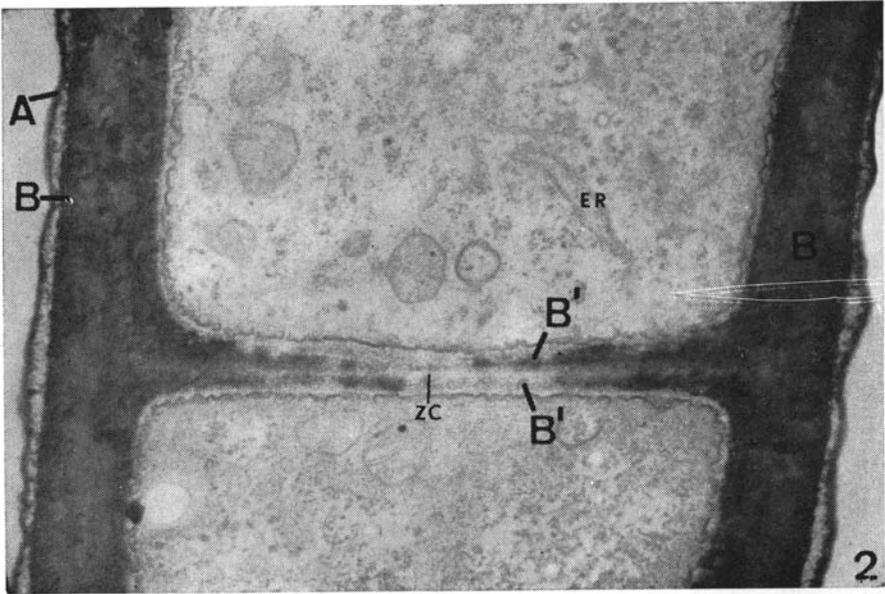
Eléments la composant : C, B', zone de clivage peu différenciée, B' et C.

Pore central (P) occupé par des corps opaques aux électrons (cw).

N, noyau ; M, mitochondrie ; mc, membrane cytoplasmique.

A) Couche externe, dense aux électrons, même dans les conidiophores les plus jeunes. Elle paraît être réduite à une fine lame et résulte probablement d'une dessiccation de la couche mucilagineuse déjà présente autour des hyphes. Dans certains cas (repousses du conidiophore) elle est absente, dans d'autres, elle se sépare de B comme en témoigne la photographie n° 2. Dans ce dernier cas entre A et B se forme une zone contenant des grains de pigment noyés dans une substance sans structure, vraisemblablement de nature mucilagineuse. De tels « éclatements » de la paroi peuvent être facilement vus au microscope optique et leur présence n'est pas limitée au groupe des Dématiées. Cette couche est probablement identique à la couche A des conidies.

B) Couche fondamentale qui s'épaissit progressivement vers l'intérieur en fonction de l'âge. Au départ elle est transparente aux électrons sur sa plus grande épaisseur, mais s'obscurcit progressivement par apparition de pigment, de l'extérieur vers l'intérieur. Ce dépôt de pigment peut aller jusqu'à la membrane cytoplasmique comme le montre la photo 2.

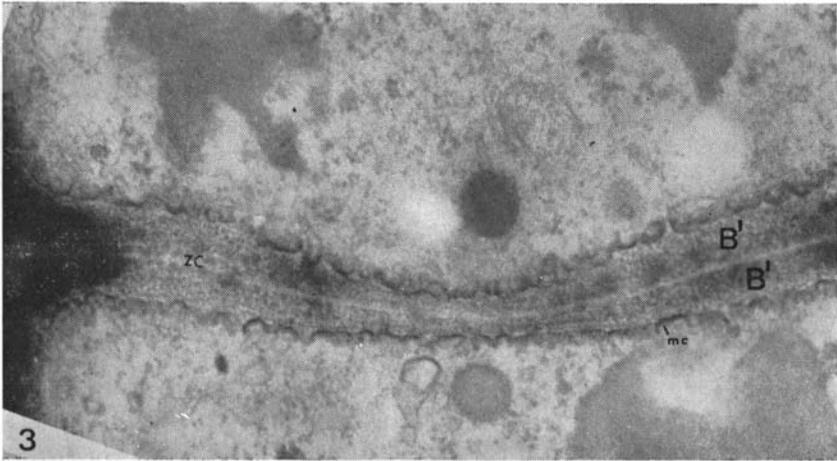


Coupe longitudinale d'un conidiophore.
A et B constituent deux couches différentes de la paroi.
ER, système membranaire intracytoplasmique.

Elle présente une structure striée beaucoup plus évidente que la couche B des conidies. Leur comportement par contre est absolument analogue. Dans les deux cas elle peut être entièrement mélanisée, devenant opaque et sans structure bien visible.

Dans les jeunes conidiophores nous avons trouvé des structures semblables à celles décrites par GIRBARDT (1961), appelées « lomasomes » par MOORE et Mc ALEAR (1961) et « mésosomes fongiques » par HASHIMOTO et YOSHIDA (1966). Certains auteurs lient leur présence à la formation des parois, d'autres les considèrent comme structure de sénescence. Nous signalons simplement que leur fréquence peut être augmentée sensiblement par la double fixation : glutaraldéhyde-acide osmique.

La cloison (fig. 3) des conidiophores se forme par l'invagination de la couche B et à maturité elle possède 3 couches distinctes (B', zone de clivage et B').



Cloison transversale d'un conidiophore ; elle est composée de trois couches : B', zone de clivage (ZC) et B'.

Membrane cytoplasmique (mc.) fréquemment interrompue.

La membrane cytoplasmique

Cet élément peut avoir des aspects très variables. Dans certains cas il est appliqué contre B, dans d'autres il présente des « corrugations » très nombreuses et même des interruptions ou des amincissements bien nets comme nous le montre la photographie 3, prise au niveau d'une cloison transversale du conidiophore.

L'ondulation de la membrane cytoplasmique, selon de nombreux auteurs, est liée à une activité cytoplasmique accrue. Elle pourrait être l'image, dans nos échantillons, d'une mélanisation très active.

Contenu cellulaire

Le contenu cellulaire des Dématiées diffère peu du contenu fongique classique. Le noyau est entouré d'une double membrane perforée et présente un nucléoplasme dense. Chez *Wardomyces papillatum* on peut distinguer des aires transparentes qui chez *Neurospora crassa* contiendraient de la chromatine.

Les mitochondries sont du type lamellaire. Elles sont nombreuses, arrondies, présentant beaucoup de crêtes, surtout dans les jeunes conidiophores.

Le système membranaire intracytoplasmique est très pauvre dans tous les échantillons que nous avons examinés.

Les vacuoles, à quelques exceptions près, sont du type classique et sans contenu structuré.

Dans les parties âgées les réserves lipidiques dominent ; par contre les jeunes conidiophores et les jeunes conidies contiennent du glycogène.

Conclusions

Les travaux traitant de l'ultrastructure des Dématiées sont actuellement peu nombreux et cet état de choses n'est nullement en rapport avec l'intérêt que ce groupe devrait susciter. La raison de ce manque évident de littérature est sans aucun doute la difficulté que présente la préparation des échantillons de ces espèces pour le M.E.

Cette carence est très gênante quand il s'agit de tirer des conclusions de valeur générale. Ainsi les quelques remarques qui suivent, n'ont pas la prétention de conclusions, mais sont de simples indications pour certaines tendances prévisibles.

Toutes les espèces examinées montrent deux couches dans les conidiophores. Les conidies peuvent en posséder deux ou trois selon l'espèce. Dans le cas où la troisième couche existe, elle est néoformée, et représente déjà la paroi du tube germinatif. C'est le cas notamment de *Dendryphiella vinosa*.

La structure de la couche externe de la conidie est de deux types pour les espèces que nous avons examinées. A l'intérieur d'un même genre les deux types peuvent se retrouver pour des espèces différentes. Pour cette raison ce caractère ne peut avoir une valeur supérieure à la valeur spécifique.

En dehors des deux types de conidies (euseptées et distoseptées) il en existe un troisième qui peut être considéré comme intermédiaire et que l'on rencontrera certainement chez d'autres espèces que *D. vinosa*.

Nous exprimons nos plus vifs remerciements à M. le Professeur GRIGNON, Directeur du Laboratoire de M.E. de la Faculté de Médecine, qui nous a autorisé à entreprendre cette étude dans son laboratoire. Nos remerciements vont également à M. GUEDENET pour l'aide qu'il nous a apportée tout au long de ce travail.

Faculté des Sciences
Laboratoire de Botanique
Boulevard des Aiguillettes, 54 - Nancy

BIBLIOGRAPHIE

- BREWER J.G. and BOERMA G.H., 1965. — Electron microscope observations of the development of pycnidiospores in *Phoma* and *Ascochyta* spp. *Koninkl. Ned. Acad. Wetenschap. Proc. Ser. C*, 68, 86-97.
- DICKSON M.R., 1963. — A study of fine structure of the spores of *Pithomyces chartarum*. *New. Zeal. J. Bot.* 1, 4, 381-388.
- DURRELL L.W., 1964. — The composition and structure of walls of dark fungus spores. *Mycopath. Mycol. appl.* 23, 4, 339-345.
- DIEM H.G., 1967. — Microorganismes de la surface des feuilles. I. Observations préliminaires de la population microbienne de l'Orge. *Bull. Ec. Nat. Sup. Agr.* IX, 102-108.
- GIRBARDT M., 1961. — Lebendnachweis von Enzelementen des endoplasmatischen Reticulums. *J. Cell. Biol.* 27, 433-440.
- HASHIMOTO T. and YOSHIDA N., 1966. — Unique membranous system associated with glycogen synthesis in an imperfect fungus, *Geotrichum candidum*. In *Electron Microscopy, Proc. Intern. Congr. Electron Microscopy*. 6th Kyoto II, 305-306 (Maruzen Co. Tokyo).
- HIGNETT R. and KIRKHAM D.S., 1967. — The role of extracellular melanoproteine of *Venturia inaequalis* in Host susceptibility. *J. gen. Microbiol.* 48, 269-275.
- HUGHES S.J., 1953. — Conidiophores, conidia, and classification. *Can. J. Bot.* 31, 577-659.
- LUTTRELL E.S., 1963. — Taxonomic criteria in *Helminthosporium*. *Mycologia*, 55, 5, 643-674.
- MANGENOT F., 1952. — Recherches méthodiques sur les champignons de certains bois en décomposition. *Thèse*. Librairie Générale de l'Enseignement, Paris, 115 pp.
- MANGENOT F., 1953. — Sur quelques Hyphales dématiées lignicoles. *Rev. Mycol.* 18, 2, 133-148.
- NICOT J., 1960. — Some characteristics of the microflora of desert soils. *Internat. Symp. V Liverpool Univ. 1958 - Liverpool Univ. Press.*
- MOORE R.T. and Mc ALEAR J.H., 1961. — Fine structure of mycota. 5. Lomasomes previously uncharacterized hyphal structures. *Mycologia*, 53, 194-200.
- PEARSE A.G.E., 1961. — Histochemistry ; Theoretical and applied. 2nd. ed. Jand A Churchill Ltd. London.
- REISINGER O., 1968. — Remarques sur les genres *Dendryphion* et *Dendryphiella*. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 84, 1 (sous presse).

- REISINGER O. et GUEDENET J.C., 1968. — Morphologie ultrastructurale et critères taxinomiques chez les Deuteromycètes. I. Les parois sporales chez *Dendryphielle vinosa* (Berk. et Curt.) Reisinger. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* **84**, 1 (sous presse).
- TANAKA K. et YANAGITA T., 1963. — Electron microscopy on ultrathin sections of *Aspergillus niger*. II. Fine structure of conidia-bearing apparatus. *J. Gen. Appl. Microbiol.* **9**, 2, 189-203.
- THOMAS M., 1955. — Melanins. In *Modern Methoden der Pflanzenanalyse*. Band IV. 661-675. (Springer-Verlag. Berlin).
- THOMAS M., 1958. — Melanins. In *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Band. VII. 1076-1082. (Springer-Verlag. Berlin).
- TRINCI A.P.J., PEAT A. and BANDBURY G.H., 1968. — Fine structure of phialide and conidiospore development in *Aspergillus giganteus*. *Ann. Botany.* **32**, 126, 241-251.
- VUILLEMIN P., 1910. — Les conidiosporés. *Bull. Soc. Sc. Nancy*, **11**, 129-172.
- VUILLEMIN P., 1911. — Les aleuriosporés. *Bull. Soc. Sc. Nancy*. **12**, 151-175.
- ZACHARIACH K. and FITZ-JAMES P.C., 1967. — The structure of phialides in *Penicillium claviforme*. *Can. J. Microbiol.* **13**, 249-256.

QUELQUES MÉTHODES EXPÉRIMENTALES PERMETTANT D'ÉtudIER LES GALLES

par

O. ROHFRITSCH

Introduction

Les galles sont des structures anormales, souvent très complexes, provoquées sur les plantes par des animaux ou par certains parasites végétaux. On appelle cécidozoaire l'animal qui provoque une cécidie ou galle qui prend alors le nom de zoocécidie.

Nous nous intéresserons surtout aux galles d'Aphides (Hémiptère) et de Cécidomyides (Diptère). L'action par laquelle le cécidozoaire stimule l'hypertrophie est considérée comme chimique; cette substance est d'origine salivaire dans le cas des Aphides: PLUMB (1953) a réussi une cécidie expérimentale d'*Adelges abietis* sur *Picea excelsa* en injectant des extraits de glandes salivaires à la base du bourgeon d'Epicéa.

Dans le cas des Cécidomyides, l'origine de la substance est inconnue mais sa réalité apparaît dans les expériences de BOYSEN-JENSEN (1948) (il captait la substance sur de la lanoline, qui appliquée contre une feuille de Hêtre provoquait l'hypertrophie cellulaire).

Depuis les expériences de VORMS-RAVILLARD (1935), MARESUELLE et SCHNELL (1936), MEYER (1952), on sait que l'ablation du parasite arrête la cécidogenèse. La formation d'une zoocécidie est donc un travail de longue durée, résultant d'un concours de processus variés. Grâce à l'usage de la méthode des ablations parasitaires et grâce à la méthode de transfert de cécidozoaire d'une galle à l'autre, nous avons tenté de réaliser l'analyse expérimentale des diverses phases de la cécidogenèse et de savoir pour chacun des processus cécidogènes successifs quel est le moment de la décision et si cette décision vient du cécidozoaire.

I. — Ablations parasitaires échelonnées

A — Méthodes :

1. Ablation mécanique du parasite :

On enlève le parasite de son substrat végétal (à l'aide d'un pinceau ou d'une aiguille de verre) ceci n'est possible que si l'insecte est

externe à la plante et non encore enveloppé par le tissu végétal, donc pour les jeunes stades cécidogènes.

2. Ablation chimique :

Nous utilisons un produit systémique (le plus couramment utilisé est « Phordrin » fabriqué par Shell).

Le produit est appliqué à l'aide d'un pinceau, le résultat est d'autant plus rapide que la paroi gallaire est plus fine. Après 3 jours, le produit a perdu toute efficacité dans la plante. Sauf pour quelques exceptions (l'Ortie notamment) la concentration utilisée est le double de celle qui est indiquée. Nous considérons que l'expérience a réussi quand l'insecte est mort sans qu'il n'y ait la moindre lésion végétale.

Quand les galles d'*Adelges abietis* atteignent leur taille adulte, un trop grand nombre de cellules séparent les gallicoles de l'extérieur. Le produit systémique parvient difficilement jusqu'au parasite ; à ce moment, nous avons injecté le produit systémique directement dans les cavités larvaires en passant une fine aiguille entre les lèvres bordant les cavités larvaires.

Pour ce dernier matériel, nous avons également mis au point un montage permettant de traiter des rameaux porteurs de galles aux vapeurs d'HCN.

Nous avons travaillé sur du matériel placé en serre, de sorte à pouvoir bien dater nos galles ; les pontes sont du même âge à 4 ou 5 heures près.

B — Résultats :

1. Cette méthode nous permet de dater et de dissocier les différents processus cécidogènes, qu'il s'agisse de processus morphogénétique ou histocytologiques.

Prenons l'exemple de *Perrisia galii*, la galle a été décrite par KLEIN et MEYER. Nous savions que la larve, en se fixant dans le sillon entre 2 carènes de la jeune tige de *Galium mollugo*, stimule la tige à émettre des bourrelets qui recouvrent totalement le parasite en 5 jours, une ostiole tapissée de poils permet l'entrée de l'air. La larve se nourrit aux dépens des premières couches cellulaires qui l'entourent appelées pour cela cellules nourricières. Le cortex de la galle est constitué par un parenchyme à grandes cellules à membranes fines et à vacuoles géantes.

Nous nous sommes surtout intéressés à la jeune galle, âgée de moins de 5 jours, et donc aux différents stades d'enveloppement de la larve. Une étude approfondie des différents stades cécidogènes de cette galle a été présentée au Congrès de la Société Botanique (Grenoble, 1966).

Aux stades : 1 jour (suivant l'éclosion larvaire), 2 jours, 3 jours, 4 jours, 5 jours, nous avons pratiqué l'ablation de la larve, et ces ébauches de galles ont toutes été fixées au 16^e jour suivant l'éclosion de la larve, c'est-à-dire au moment où la larve aurait normalement atteint sa maturité. De l'ensemble de ces expériences et de ces observations on peut conclure :

— un bref contact (20 h) de la larve avec les cellules épidermiques modifie la croissance de ces dernières pour toujours ;

— avant d'imposer une polarité de croissance nouvelle, le parasite brouille la polarité de croissance existante et ceci de façon durable ;

— après la mort du parasite, la multiplication cellulaire est arrêtée mais la croissance cellulaire par hypertrophie, continue ;

— le phénomène de métaplasie nourricière sollicite la présence continue de l'insecte ;

— il se forme un tissu pilifère sur toute la surface des lèvres si les galles sont abandonnées après 2 jours d'activité.

Des expériences analogues réalisées sur *Perrisia urticae* (autre Cécidomyide) et sur *Adelges abietis* (Aphide) concourent aux mêmes résultats.

2. Cette méthode des ablations parasitaires échelonnées nous permet de constater le rôle important de l'insecte dans tous les processus cécidogènes, y compris dans la maturation de la galle et sa déhiscence.

Ceci a été vérifié dans le cas de la galle de *Perrisia galii*. L'ouverture de la cavité larvaire ne se fait qu'en atmosphère humide, si l'air est sec, la larve se faufile à travers l'ostiole. Le mécanisme d'ouverture résulte d'un phénomène de turgescence cellulaire suivi d'une croissance cellulaire plus importante au niveau de la paroi interne que dans le cortex. Si on tue la larve 3 jours avant sa maturité, l'ouverture par éclatement de la paroi de la galle ne se fait pas. La galle d'*Oligotrophus bursarius* tombe de la feuille de *Glechoma hederacea* grâce à un anneau de macération cellulaire qui se forme à la base de la bourse gallaire. La chute de la bourse ne se produit que si la larve a pu mûrir.

Pour se détacher de la feuille de Tilleul, la galle d'*Oligotrophus reaumurianus* utilise plusieurs mécanismes (voir MARCELLIA, T. 34). Peu de temps avant l'abscission on voit apparaître une assise génératrice entre la galle à expulser et le limbe, puis nous observons une macération cellulaire au contact de cette assise génératrice et de la galle interne, enfin les cellules de cette assise prolifèrent, s'hypertrophient et petit à petit poussent la galle interne hors du limbe.

Le fonctionnement de « cette zone d'abscission » nécessite la présence du cécidozoaire.

Dans le cas des galles qui apparemment font intervenir de simples mécanismes physiques (ex. : la désimbibition membranaire et l'orientation cellulaire spécifique permet d'expliquer la déhiscence de la galle d'*Abelges abietis*) la maturation de la galle, phénomène se situant juste avant l'ouverture, nécessite la présence de l'insecte. L'étude des mécanismes de déhiscence montre la remarquable adaptation du végétal au parasite, nous constatons qu'il n'existe pas de processus se déroulant par auto-différenciation à partir d'un état antérieur.

II. — Ablations parasitaires échelonnées des fondatrices de Chermesidae suivies d'essais de peuplement des ébauches de galles par les jeunes larves

Ces méthodes ne peuvent être utilisées que pour l'étude de galles qui résultent de 2 générations d'insectes ; les Chermesidae constituent un matériel de choix.

La fondatrice d'*Adelges abietis*, par exemple, transforme le bourgeon normal d'Epicéa pour le rendre habitable par ses larves (ébauche d'une cavité larvaire, de zones labiales, formation d'un tissu nourricier et d'un tissu de réserve). La présence des gallicoles dans ces cavités larvaires fait grandir la galle, provoque la fermeture des cavités larvaires par une forte croissance dans la zone labiale. On sait que les jeunes larves ne peuvent pas se développer entre les jeunes aiguilles normales de l'Epicéa.

Nous avons essayé de voir quel degré de transformation des aiguilles par la fondatrice était nécessaire pour attirer et abriter les gallicoles.

D'autre part nous nous demandions si de vieilles ébauches de galles de fondatrice pouvaient encore abriter les jeunes gallicoles.

A — Méthodes :

1. Aiguilles d'Epicéa très peu transformées par la fondatrice :

Nous pratiquons l'ablation de la fondatrice à différents stades de la cécidogénèse (avant ponte, au début de la ponte, au milieu de la

ponte). Au moment du débourrement des bourgeons, nous apportons des grappes d'œufs à la base des différents bourgeons ayant subi l'attaque parasitaire préalable par la fondatrice à des degrés variables.

2. Vieilles cavités larvaires :

Nous provoquons le débourrement précoce d'un Epicéa placé en serre à la fin de la ponte de la fondatrice, nous enlevons celle-ci ainsi que ses œufs (à l'aide d'un pinceau trempé dans un produit systémique) 10, 21, 28 jours plus tard, nous amenons à la base de ces galles abandonnées des grappes d'œufs de pontes conservées au frigidaire (+ 5°) ou des pontes provenant d'arbres laissés dans la nature.

B — Résultats :

Les gallicoles ne s'installent pas entre les aiguilles d'Epicéa qui ont été abandonnées par la fondatrice avant la ponte. A ce stade, il n'y a pas encore d'ébauche de cavité larvaire mais l'écorce et les bases foliaires sont profondément modifiées (changement de la polarité de croissance, arrêt des mitoses, hypertrophie cellulaire, épiderme pilifère).

Par contre, des ébauches de galles ayant subi l'action complète de la fondatrice peuvent rester hospitalières pour les jeunes larves pendant 3 semaines. Mais après cette date les cellules du tissu nourricier se lignifient et sont envahies par le tanin. Le rôle de la fondatrice consiste à préparer un tissu qui pendant un certain temps présente des aptitudes à attirer et à nourrir les jeunes larves (membranes très fines, cytologie nourricière).

III. — Réalisation expérimentale de galles mixtes

A — Méthode :

Comme matériel expérimental nous avons choisi 2 galles de *Chermesidae* parasites de l'Epicéa.

— *Adelges abietis*

— *Adelges strobilobius*.

De nombreux caractères permettent de distinguer les 2 galles (des caractères morphologiques et histo-cytologiques) de même que les 2 espèces de gallicoles (couleur, cycle biologique, etc...). Vers la

fin de la ponte nous avons débarrassé les bourgeons parasités des fondatrices et des œufs d'*Adelges abietis* et d'*Adelges strobilobius*, nous avons nettoyé les lieux de ponte à l'aide d'un pinceau et d'un produit systémique : 3-4 jours après le dernier traitement nous avons remplacé dans les 2 cas les grappes d'œufs d'une fondatrice par ceux de l'autre espèce. Les paquets d'œufs apportés furent fixés avec une colle synthétique.

B — Résultats :

Les résultats de ces expériences ont été publiés dans Marcellia. Nous donnerons un résumé des faits constatés :

1° Les gallicoles d'une espèce de *Chermesidae* peuvent évoluer normalement dans les cavités larvaires préparées par la fondatrice d'une autre espèce.

2° Les gallicoles exercent une action importante sur la cécidogénèse et sur la maturation de la galle.

— Ils modifient la croissance des lèvres et de l'écusson.

— Ils modifient les caractères histo-cytologiques des galles (teneur en amidon, tanin, chlorophylle).

Ils déterminent des caractères cécidiens propres à l'espèce : pigmentation, période de maturation, déhiscence.

3° L'action conjuguée de la fondatrice d'*Adelges abietis* et des gallicoles de la même espèce sont nécessaires pour provoquer la sclérification tardive du parenchyme amylofère de la galle.

CONCLUSION

Jusqu'ici l'évolution des galles était connue grâce à l'observation et à la description des différents stades cécidogènes au cours de leur développement normal.

Les méthodes expérimentales décrites nous ont permis d'analyser divers mécanismes intervenant dans la cécidogénèse ; elles nous ont montré l'action continue du parasite sur la galle.

A l'aide de la microscopie électronique et grâce à l'utilisation des corps marqués, nous pensons poursuivre nos recherches sur les phénomènes initiaux déclenchés dans la cellule végétale sous l'influence du parasite,

BIBLIOGRAPHIE

- BOYSEN-JENSEN P., 1948. — Formation of galls by *Mikiola fagi*. *Physiol. Plantarum* (Cpha) T. 1, 95-108.
- KLEIN Ch. et MEYER J., 1963. — Etude du développement de la galle de *Perrisia galii* sur *Galium mollugo*. *Marcellia*, T. 31, Fasc. 2, 77-94.
- MARESQUELLE H.J. et SCHNELL R., 1936. — Etude expérimentale des phases de l'action cécidogène dans une galle. *C.R. Ac. Sc.* 203, 270-272.
- MEYER J., 1952. — La différenciation du pétiole d'Epicéa et son inhibition sous l'action d'*Adelges abietis* Kalt. 77^e C. Soc. Sav. 309-313.
- PLUMB G., 1953. — The formation and development of the Norway Spruce Gall caused by *Adelges abietis* L. The Connecticut Agricultural Experiment Station New-Haven. Bulletin 566.
- ROHFRITSCH O., 1966. — Action spécifique des gallicoles sur la maturation et l'ouverture des galles. Mise en évidence par la réalisation de galles mixtes. *C.R. Acad. Sci.* 262, 370-372.
- ROHFRITSCH O., 1966. — Analyse morphogénétique de la formation d'une galle (*Perrisia galii* sur *Galium mollugo*) par la méthode des ablations échelonnées du parasite. *Mémoires de la Soc. Bot. de Fr.* 1966.
- ROHFRITSCH O., 1966. — Déhiscence de la galle d'*Adelges abietis* (Kalt.). *Marcellia*, 33, 149-158.
- ROHFRITSCH O., 1967. — Rôles respectifs de la fondatrice et des gallicoles dans le développement et la maturation de deux galles de Chermesidae : *Adelges abietis*, *Adelges strobilobius*. *Marcellia*, 33, 209-222.
- ROHFRITSCH O., 1967. — Conditions histo-cytologiques nécessaires à la base des aiguilles d'Epicéa pour permettre le développement des larves de *Chermesidae*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 265, 1905-1908.
- ROHFRITSCH O., 1967. — Ejection de la coque cécidienne d'*Oligotrophus reau-murianus* de la feuille de tilleul. *Marcellia*, 34, 136-171.
- VORMS-RAVILLARD A., 1935. — Modifications anatomiques des galles arrêtées dans leur développement. *Thèse Paris*.

*Laboratoire de Cécidologie
Institut de Botanique
Strasbourg*

DIFFICULTÉS RENCONTRÉES PAR LA PHYTOSOCIOLOGIE DANS LES MILIEUX FORESTIERS

par

J. TIMBAL

« ...On ne commande à la Nature qu'en lui obéissant... ». Cette réflexion d'un grand savant du siècle dernier, tant de fois livrée à la méditation des candidats bacheliers, s'applique, je pense, particulièrement bien en matière forestière. Contrairement en effet à ce que beaucoup de personnes pensent, la forêt ne pousse pas toute seule, et c'est tout l'art du forestier de la façonner à sa guise par des interventions adéquates et opportunes, de la même manière que le jardinier par ses coups de sécateurs façonne les espaliers que nous admirons dans les jardins.

L'ensemble de ces règles d'intervention constituent la sylviculture et doivent reposer, pour pouvoir être efficaces, sur une connaissance précise de la biologie du matériel vivant sur lequel elles s'exercent.

Cela exige, bien entendu, une connaissance approfondie de la biologie de l'arbre, mais aussi et surtout de la biologie de la forêt qui est la résultante des biologies élémentaires de tous les autres êtres vivants (animaux et végétaux) qu'elle héberge. Les écologistes, qui sont les personnes qui s'occupent de ces questions, parlent de « l'écosystème forêt ».

Cette connaissance fait donc appel à de nombreuses disciplines, principalement biologiques, et parmi elles, la phytosociologie n'est certainement pas la moins importante.

Etudiant les innombrables manières qu'ont les diverses espèces végétales de se grouper, de vivre ensemble et de réagir les unes sur les autres pour former ce que l'on a coutume d'appeler la végétation, la phytosociologie est donc susceptible de rendre de nombreux services en matière forestière.

Pendant, discipline s'appliquant à toute formation végétale, la *phytosociologie se heurte, dans ses applications au milieu particulier* qu'est le milieu forestier, à *certaines difficultés* d'ordre théorique et

pratique. Elles sont dues à l'inadaptation de certaines de ses méthodes, aux singularités du monde forestier, les unes inhérentes à sa biologie même et les autres consécutives aux perturbations que l'homme y crée du fait de ses interventions.

Ce sont ces difficultés que je voudrais ici, brièvement évoquer.



La phytosociologie est fondée sur le fait que, dans la nature, et dans le milieu végétal particulièrement, les organismes vivants que l'on rencontre sont adaptés et que par conséquent, la composition floristique d'une station, par tous les facteurs qu'elle intègre, reflète mieux les conditions de milieu que ne saurait le faire toute mesure physique ou chimique si précise et si objective soit-elle.

A tout type de milieu correspond donc une composition floristique définie — c'est ce que les phytosociologues appellent une association végétale — et réciproquement, à toute association correspond un type de milieu.

Savoir ainsi différencier divers types de milieu, de stations, est très utile au praticien ; mais ce qui l'est au moins autant pour lui, c'est de *connaître les conditions écologiques* dont les groupements végétaux sont l'expression, comme l'a dit si justement EMBERGER.

La méthode phytosociologique classique, qui se base sur l'analyse de la composition floristique globale — qualitative donc — serait donc idéale si l'écologie — c'est-à-dire les exigences particulières de chaque espèce vis-à-vis des facteurs du milieu — nous était parfaitement connue. Malheureusement, c'est loin d'être encore le cas, même pour les essences ligneuses, et force nous est de constater que si la phytosociologie classique nous permet de définir avec une précision inégalable les différents types de stations, nous ignorons le plus souvent quelles en sont les principales caractéristiques écologiques.

Cela est particulièrement vrai dans les milieux forestiers qui nous intéressent, où le couvert des arbres atténue l'intensité de nombreux facteurs écologiques fondamentaux comme l'insolation ou les précipitations ; pour créer ce que l'on a coutume d'appeler « le milieu forestier ».

De ce fait les *interactions et les compensations de facteurs* y sont particulièrement nombreuses et complexes. D'une manière générale,

les phénomènes y sont beaucoup moins bien tranchés que par exemple, dans les régions méditerranéennes ou alpines où, il est caractéristique de le constater, la phytosociologie, du moins en France, a pris naissance. En effet, dans ces régions, l'importance prise par certains facteurs par rapport aux autres, impose aux espèces une limitation importante dans leur répartition — même sur une surface restreinte. Il en résulte un fort degré d'adaptation des espèces et donc une relativement faible amplitude écologique. C'est là que la notion d'*espèce caractéristique d'un facteur écologique* prend toute sa signification — on parle d'espèce indicatrice — et comme dans ces types de stations ce facteur est absolument prépondérant, limitant, il conditionne, il explique à lui seul toute l'association et il en résulte que caractéristique d'association et caractéristique de facteur écologique coïncident.

C'est là, on le conçoit, un cas extrême, donc un cas particulier. Il est des cas plus généraux, et nos milieux forestiers en fournissent fréquemment de bons exemples, où *aucun des facteurs n'est vraiment prépondérant* par rapport aux autres et ne saurait donc expliquer à lui tout seul toute l'écologie du groupement. Dans ce cas, c'est la combinaison originale de plusieurs facteurs qui conditionne le milieu. Une seule, ou même un petit nombre d'espèces — hormis le cas infiniment peu probable où leur écologie coïnciderait parfaitement avec celle résultant de la combinaison originale de ces facteurs — ne saurait caractériser floristiquement l'association. Mais c'est la présence simultanée, et également originale, d'un certain nombre de caractéristiques de ces différents facteurs — indicatrices écologiques — qui caractérisera l'association. C'est ce que voulait exprimer BARTOLI en parlant du caractère « pluridimensionnel » de l'association forestière.

**

Ce caractère pluridimensionnel des associations forestières, combiné à la large amplitude écologique des espèces de nos forêts, fait que la phytosociologie forestière a ressenti avec une particulière acuité ce qu'il est convenu d'appeler « *la crise des caractéristiques* ».

On sait en effet que les unités phytosociologiques de divers niveaux (classes, ordres, alliances, associations...) sont définies par la présence de certaines espèces dites caractéristiques, reconnues telles par leur fréquence statistique dans ces unités.

Or, plus les connaissances se sont approfondies, plus les domaines d'étude des différents chercheurs se sont rapprochés au point de se joindre et de se chevaucher, et plus il a été clair que les espèces de haute fidélité n'existaient pas, surtout dans les milieux forestiers. Ce que l'on a dit plus haut permet de le comprendre aisément.

Pratiquement, comme le dit BARTOLI (1966) : « ...mises à part certaines endémiques ou certaines micromorphes dont l'extrême localisation permet surtout de caractériser des formes géographiques d'association plutôt que des associations proprement dites, l'observation montre que la plupart des caractéristiques n'ont qu'une valeur très relative, et qu'elles ne sont étroitement liées à une association qu'à l'intérieur d'un territoire limité... ».

Ceci explique que la plupart des phytosociologues forestiers (ROISIN, DUCHAUFOUR, BARTOLI...) se sont tournés vers la méthode des groupes écologiques qui permet de sortir de cette impasse en substituant à la notion abstraite de caractéristique d'unité phytosociologique, la notion plus concrète de caractéristique écologique.

On a donc, entre les espèces et les unités systématiques phytosociologiques, rajouté un niveau supplémentaire : celui des groupes floristiques-écologiques. Les unités n'étant plus définies directement par la présence de certaines espèces, mais par la présence ou l'absence de certains groupes écologiques, eux-mêmes caractérisés, mais d'une manière souple, par la présence de certaines espèces.

Pour prendre un exemple concret, on peut dire qu'une association comme le *Luzulo-Fagetum* se caractérise par la présence quasi exclusive d'un groupe d'espèces acidiphiles bien caractérisé par des espèces comme *Luzula albida*, *Deschampsia flexuosa* ou *Polytrichum formosum*.

Ce qui importe, c'est de caractériser les unités phytosociologiques par leur structure écologique et non pas directement par la présence de certaines espèces. En effet, par le jeu des compensations de facteurs, et par l'existence reconnue générale d'écotypes, l'écologie apparente des espèces varie d'une région à l'autre de telle sorte qu'une « espèce » statistiquement reconnue caractéristique d'un groupe écologique dans une région, peut ne plus l'être ailleurs. Ainsi, pour prendre un exemple non forestier, on peut citer le cas de *Pulsatilla alpina* « calcicole » dans l'aire de *Pulsatilla sulfurea* et indifférente ailleurs.

Une autre série de difficultés provient du fait que *le milieu forestier n'est pas un milieu purement naturel* et que, du moins en Europe, l'Homme y imprime plus ou moins sa marque, soit directement et profondément par des plantations, soit indirectement — et plus fréquemment — en modifiant à sa guise le jeu de la libre concurrence inter- et intraspécifique.

Il en résulte que dans un peuplement forestier, la *composition qualitative et quantitative de la strate arborescente, résulte davantage des efforts de l'Homme que du jeu de la concurrence naturelle.*

Le fait est particulièrement net dans des forêts comme celle de Haguenau (Bas-Rhin) où le service forestier local a adopté une politique nettement interventionniste. A la fin de chaque révolution la parcelle est coupée à blanc, labourée etensemencée à forte densité de *Pinus silvestris*. Au bout de 40 ans, quand le peuplement résineux ainsi mis en place s'est suffisamment éclairci, on introduit un sous-étage de feuillus (Hêtre).

Dans la plupart des cas, l'action humaine est moins nette, moins forte et donc plus difficilement discernable. Par exemple, dans les forêts de l'Est de la France, du fait de son emploi autrefois plus répandu, le Chêne était plus recherché, et donc favorisé par rapport aux autres feuillus. Dans les Basses-Vosges, à la limite de l'étage du Sapin, les forêts ont connu des vicissitudes diverses. Autrefois, quand les feuillus étaient recherchés pour bois de chauffage, dans les forêts communales spécialement, le Sapin était combattu au profit du Hêtre. Au contraire, le feuillu perdant aujourd'hui de plus en plus d'intérêt économique, on tend à favoriser le Sapin qui, non seulement regagne le terrain qu'il avait autrefois perdu, mais tend à envahir des stations où sa dominance est des plus suspectes comme dans certains secteurs thermophiles des Vosges Haut-Rhinoises.

Suivant les objectifs que se sont assignés les sylviculteurs, le peuplement ligneux de deux stations originellement identiques, pourra être différent. On peut même voir dans certaines forêts, dans deux parcelles contiguës, de part et d'autre d'un même layon, à droite une Chênaie et à gauche une Hêtraie. En forêt domaniale de Tannières près d'Epinal, il existe dans deux parcelles contiguës, ici une Hêtraie climacique et là une magnifique futaie de Sapin de caractère artificiel et se régénérant parfaitement.

On conçoit donc, qu'en matière forestière, le phytosociologue soit très prudent dans son analyse des peuplements ligneux et que, paradoxalement, il faille dans les forêts, davantage tenir compte de la strate herbacée que de la strate arborescente ligneuse.

Les divers modes de traitement de la forêt retentissent en effet directement sur la composition qualitative et quantitative du peuplement ligneux.

Ainsi le régime du *taillis* et du *taillis-sous-futaie* qui ont été pendant longtemps la règle quasi-générale dans nos forêts, et qui subsistent encore dans beaucoup, surtout communales, favorisent les espèces susceptibles de « rejeter de souche » après « recépage » comme le Chêne, le Châtaignier et surtout le Charme. D'une manière plus générale, il favorise également tous les arbrisseaux.

Par contre le régime de *la futaie* favorise des essences comme le Hêtre ou le Sapin à cause du caractère sciaphile de leurs plantules au détriment du Chêne qui, héliophile, ne peut dans son jeune âge supporter la concurrence du Hêtre. C'est ce qui explique la dominance du Hêtre dans certaines forêts — l'exemple est fréquent dans le Bassin Parisien — qui sont climaciquement des Chênaies.

**

De plus, pour accroître la rentabilité des forêts, on fait de plus en plus appel à des *introductions d'essences* exotiques ou non. Dans le cas d'essences non étrangères à notre flore, il est souvent difficile de faire la part du spontané, du sub-spontané et de l'artificiel. Ainsi dans les Vosges, il est maintenant reconnu par beaucoup que l'Epicéa, le Pin sylvestre et même le Pin à crochets sont naturels, du moins dans certains secteurs. Mais introduites et protégées par l'homme un peu partout, il est souvent difficile, sinon impossible de distinguer le noyau originel de ces essences. De même, le Pin d'Alep a été introduit comme essence transitoire dans beaucoup de groupements de dégradation de la Chênaie d'Yeuse méditerranéenne (*Quercetum ilicis*), mais par contre, il est considéré comme spontané dans la partie la plus chaude du bassin méditerranéen (*l'Oléo-Lentiscetum*).

De plus l'introduction d'essences étrangères crée un *déséquilibre biologique dans les milieux* dans lesquels on les place. Ainsi le Pin sylvestre (et l'Epicéa) provoquent une acidification notable de la couche superficielle du sol (formation d'un horizon d'humus brut) du fait de l'acidité de leur litière qui se décompose mal. Dans les Vosges, cela se traduit par l'apparition d'un manteau de Callune et de Myrtille.

**

Une autre difficulté de la phytosociologie forestière provient du caractère dynamique de ses groupements.

Cela tient à leur hétérogénéité biologique. Le fait d'avoir côte à côte, des espèces herbacées, des espèces ligneuses arbustives et des espèces ligneuses arborescentes, fait que ces dernières, par leur croissance continue et leur grande longévité, peuvent transformer notablement, au cours de leur développement, le milieu dans lequel elles vivent. Ce caractère dynamique n'est pas particulier aux groupements forestiers, mais c'est chez eux qu'on le trouve porté à son paroxysme.

Quoi de commun en effet pour le profane, entre les fourrés denses et relativement impénétrables des jeunes peuplements ou des forêts abandonnées, et les majestueuses futaies cathédrales, de caractère artificiel, que le promeneur aime regarder et parcourir. Ce sont pourtant les aspects que peut prendre un même peuplement à différents âges. Ces différences sont de plus accrues par les différents modes de traitement.

Ph. GUINIER qui alliait heureusement les compétences du forestier praticien et les connaissances du botaniste, a bien su analyser les conséquences des pratiques sylvicoles sur le milieu forestier ; conséquences qui ont des répercussions directes sur les méthodes phytosociologiques.

Le fait de couper à intervalles réguliers un taillis provoque une modification brusque et cyclique des conditions de milieu par disparition brutale de ce que l'on appelle « le climat forestier ». Dans un sol soudain mis à nu et soumis à un ensoleillement accentué, les processus pédogénétiques sont complètement modifiés. Il y a développement de la nitrification, ce qui se traduit par l'apparition d'une flore dite pour cela nitratophile, et dont les vestiges pourront subsister longtemps après qu'un nouveau couvert se soit formé. Outre les nitratophiles, ce sont les héliophiles qui sont également favorisées et parmi elles beaucoup de graminées, tandis que les espèces sciaphiles et mésophiles ont tendance à disparaître. Ph. GUINIER a montré que certaines espèces normalement étrangères à la flore des forêts d'une région, pouvaient apparaître régulièrement après chaque coupe de taillis pour redisp paraître peu de temps après. Tel est le cas de *Euphorbia lathyris*, *Hypericum perforatum*, *H. hirsutum*, *Atropa belladonna*, *Vicia pisiiformis* dans les forêts de l'Est de la France.

Prenons maintenant le cas des futaies et retraçons brièvement l'évolution d'un peuplement. Supposons que le forestier a bien su tirer parti des fructifications et qu'il a bien réussi sa régénération.

Le terrain qui à la suite des coupes était pratiquement nu et recouvert d'une végétation nitratophile plus ou moins luxuriante, est bientôt recouvert d'un fourré dense de jeunes arbres dont le phytosociologue ne pourra tirer parti, d'abord parce qu'il est pratiquement impossible d'y pénétrer du fait de la densité du peuplement, mais surtout du fait que cette densité élevée provoque sur le sol une ombre telle qu'elle inhibe le développement de toute flore herbacée sans laquelle il n'y a cependant pas de phytosociologie possible.



Il faut attendre que le couvert se soit suffisamment relevé avec l'âge et que le jeu de la libre concurrence — aidé et dirigé par le marteau du sylviculteur — ait éclairci le peuplement pour que la flore herbacée puisse exprimer toute sa potentialité en rapport avec les conditions de pédogenèse normale.

Le peuplement idéal pour le phytosociologue serait celui qui se rapprocherait le plus de l'état naturel. C'est donc la futaie jardinée où toutes les classes d'âges sont représentées et où les conditions de milieu sont pratiquement constantes du fait de la permanence d'un certain couvert et de la suppression des « coupes claires » dont l'effet traumatisant n'est pas négligeable. Plusieurs siècles de traitement en taillis-sous-futaie nous ont montré à quel point de dégradation il pouvait aboutir.

Les vieilles futaies régulières conviennent également bien. La flore peut librement y exprimer sa potentialité et cela permet de chercher de quelle manière la productivité du peuplement ligneux — qui s'exprime alors également dans toute sa potentialité — lui est liée.

Mais, avec le régime de la futaie, il vient toujours un moment où le peuplement arrive à la fin de sa révolution (*) et doit être exploité. Les diverses coupes qui réalisent cette opération et notamment la dernière, « la définitive », modifient considérablement les conditions de milieu comme le font les coupes de taillis à un intervalle de temps plus bref.

(*) La durée de la révolution est bien entendu fonction de la biologie propre de l'essence ligneuse qui constitue le peuplement, mais aussi de considérations économiques se traduisant par la notion de diamètre d'exploitabilité.

Il serait faux de croire que les peuplements forestiers non exploités par l'homme ne sont pas soumis à ces changements cycliques de conditions de milieu. Même dans les forêts « vierges » de tels phénomènes ont lieu, mais à d'autres échelles. Il n'existe plus en France de forêts vierges depuis longtemps. Les réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau dans lesquelles aucune intervention humaine n'est faite depuis plus de 100 ans, peuvent nous donner une idée approchée de ce que devait être une telle forêt.

Dans de tels peuplements, quand un arbre grandit, du fait de l'importance spatiale grandissante qu'il prend, il modifie les conditions de milieu pour lui-même et pour son entourage. Jeune, il doit entrer en concurrence avec ses voisins : concurrence pour la lumière, pour l'eau, les sels minéraux, etc... S'il n'est pas victime de cette lutte, viendra un moment où il s'affranchira de plus en plus de cette tutelle et de cette concurrence et où il dominera même ses voisins.

N'étant pas exploité par l'homme, il pourra atteindre un âge avancé et une taille considérable. Finalement la vieillesse et les météores auront un jour raison de lui. Qu'il tombe ou qu'il pourrisse sur place, sa disparition provoquera au sein du peuplement l'apparition d'une clairière où les plantes nitratophiles et héliophiles viendront s'installer avant que de jeunes semis venus des arbres voisins ne viennent reconstituer le fourré dense où la concurrence s'exercera à nouveau.

Finalement, à une échelle spatiale plus réduite, mais sur une révolution beaucoup plus longue, on retrouve la même évolution cyclique que dans les peuplements exploités par l'homme. Celui-ci ne fait, sur une parcelle et à courte révolution, que ce que la Nature fait à l'échelle plus réduite de l'arbre et sur une période beaucoup plus longue. Il en résulte que dans une forêt aménagée, les peuplements sont hétérogènes dans leur ensemble mais homogènes dans le détail (parcelle); tandis que dans la nature vierge, elle serait homogène dans son ensemble et hétérogène dans le détail.

* * *

Certains pensent même que les réactions à la lumière des différentes essences peuvent provoquer des alternances de génération. Ainsi en est-il dans les Vosges selon ISSLER qui se range à l'avis de J. THURMANN qui, lui-même, se base sur une communication de M. MARCHAND, conservateur des forêts à Berne qui... « va jusqu'à établir

un rapport direct entre la façon dont se comportent à l'égard de la lumière les jeunes Sapins et l'alternance si souvent signalée dans le Jura, des forêts de Sapin et de Hêtre. Cet auteur rend attentif au fait que dans les peuplements sombres de Sapin, c'est la jeune levée de Hêtre qui prédomine au détriment des jeunes sujets de Sapin et vice-versa... ».

L'association forestière se comporte donc comme un organisme vivant qui a sa phase de jeunesse, sa phase de maturité et sa période de vieillesse après laquelle un nouveau cycle recommencera. Ce cycle peut être naturel ou réglé par l'homme. Dans les deux cas, pour pouvoir faire des comparaisons valables, il est bien évident que le phytosociologue devra faire porter ses investigations sur des peuplements qui en sont au même stade de leur développement. Le stade le plus intéressant, pour les études phytosociologiques, est celui où peuvent s'exprimer toutes les potentialités des peuplements ligneux et herbacés. C'est donc le stade adulte qui n'est réalisé que dans les futaies d'un certain âge, ou, à la rigueur, dans les taillis-sous-futaie les plus âgés. Il en résulte que seules quelques parcelles pourront se prêter à une analyse phytosociologique. C'est là une situation importante dans l'échantillonnage que l'on est amené à faire et un inconvénient certain si l'étude phytosociologique doit se traduire par une cartographie.



Un autre aspect important à considérer est celui résultant de la périodicité annuelle saisonnière. Il contribue à compliquer la biologie de l'association forestière et son analyse phytosociologique.

Cet aspect est particulier aux forêts feuillues caducifoliées qui forment les peuplements climaciques de nos plaines. Dans les forêts résineuses, ou feuillues sempervirentes, la pérennité du couvert végétal crée une continuité dans les conditions de milieu et donc une homogénéité que ne connaissent pas les peuplements caducifoliés.

En effet, la variabilité de la quantité d'énergie lumineuse arrivant au sol suivant la densité du couvert arborescent serait sans grande importance si la période où les arbres sont dépourvus de leur feuillage coïncidait parfaitement avec la « période de repos » de toute la végétation. Or ce n'est pas le cas. Dès la fin de l'hiver et au début du printemps, alors que les arbres n'ont pas encore commencé à « débourrer », profitant des premiers réchauffements solaires, toute

une série de plantes bulbeuses et rhizomateuses, constituant ce que l'on a coutume d'appeler pour cette raison la *flore vernale*, est en pleine activité et se dépêche d'achever rapidement leur développement et de boucler leur « cycle biologique », d'où la véritable explosion florale des *Anemone nemorosa*, *Scilla bifolia*, *Allium ursinum*, *Ficaria ranunculoides*, *Endymion nutans*, *Vinca minor*, *Primula sp.* etc...

Cette flore éphémère, de par sa biologie si particulière, est relativement indépendante des autres éléments floristiques de l'association à laquelle elle participe et auxquels elle se superpose d'une certaine manière.

De plus, par son caractère fugace, *elle risque d'échapper*, du moins en partie, à l'*investigation du phytosociologue* forestier, ce qui l'obligera à venir étudier les peuplements sous leurs différents aspects saisonniers, s'il veut pouvoir en comprendre la biologie.

Ph. GUINIER a montré que le traitement en taillis, par sa courte révolution et par sa variation relativement rapide de la quantité de lumière susceptible d'arriver au sol, qui en découle, avait une influence sur cette flore vernale. Ainsi :

« ...des plantes bulbeuses héliophiles, dont le Narcisse jaune (*Narcissus pseudo-narcissus*) est le type, qui sous le couvert des vieux taillis végétaient sans fleurir, deviennent luxuriantes et fleurissent abondamment deux ans après la coupe... »

* *

Une des caractéristiques particulière des milieux forestiers est l'*importance de la multiplication végétative*, surtout dans la strate herbacée.

Il en résulte que l'abondance et l'exubérance locale de certaines espèces ne traduisent pas une adaptation particulièrement étroite de l'espèce aux conditions de milieu dont elle serait alors une bonne caractéristique, mais seulement un mode de propagation particulièrement efficace et compétitif.

En aucun cas ces espèces, qui se superposent pour ainsi dire à la végétation habituelle d'une station, peuvent servir de caractéristiques de groupement. Elles ne peuvent, tout au plus, que différencier des facies.

De bons exemples de ces plantes sociales sont fournis par des espèces comme : *Vinca minor*, qui forme dans les forêts mésophiles de vastes taches sempervirentes se propageant à la manière d'une épidémie, le Lamier jaune (*Lamium galeobdolon*), le *Carex alba* des charmaies alsaciennes, le *Carex brizoides* de certaines forêts humides et acides, le *Carex pilosa*, très rare dans nos régions mais que l'on rencontre toujours sous forme de vastes taches ; sans parler de beaucoup de graminées.

**

En conclusion, nous pouvons donc voir que les difficultés rencontrées par la phytosociologie dans les milieux forestiers sont de deux ordres : il y a celles qui résultent des interventions humaines, de la profonde empreinte que l'homme a imprimée au milieu forestier et dont il est souvent difficile de faire la part exacte. Mais il y a aussi des difficultés inhérentes à la nature même du milieu forestier, à ses caractères cycliques et polydimensionnels — caractères qui ne sont pas absolument spécifiques des milieux forestiers, mais qui y sont particulièrement bien mis en évidence — ce qui oblige le phytosociologue à revoir ses méthodes, à les affiner tout en les rendant plus générales.

Toutes ces difficultés font que le phytosociologue forestier se doit de bien connaître la nature et l'importance des interventions que l'homme est amené à faire pour des raisons économiques et de bien approfondir sa connaissance de la biologie et de l'écologie de ce milieu si particulier et complexe.

Laboratoire de Botanique
Centre National de Recherches Forestières - Nancy

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARTOLI Ch., 1966. — Etudes écologiques sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. *Thèse Montpellier*, 1966.
- DUVIGNEAUD P., 1946. — La variabilité des associations végétales. *Bull. de la Soc. Roy. de Bot. de Belg.*, T. 78.
- GUINIER Ph., 1953. — Les paysages végétaux des plateaux calcaires de l'Est du Bassin parisien (forêts et friches). *Bull. de la Soc. Bot. de France*, 102^e année, 81^e session extr.
- LEMÉE G., 1966. — Sur l'intérêt écologique des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. *Bull. de la Soc. Bot. de France*, T. 113, (5-6), p. 305.

**LES EFFETS CONJUGUÉS DE LA TEMPÉRATURE
ET DE LA COMPOSITION DE L'ATMOSPHÈRE
SUR LA MATURATION DES FRUITS CONSERVÉS
EN ATMOSPHÈRE CONTRÔLÉE**

par

R. ULRICH

La maturation des fruits est un fait banal, mais physiologiquement très complexe, dont les manifestations connues de tous résultent de phénomènes métaboliques multiples : respiration intense avec crise climactérique, émission d'éthylène et de produits organiques volatils responsables de l'arôme, transformation des constituants pectiques en liaison avec l'amollissement des tissus, résorption d'acides organiques et de chlorophylles, formation de pigments, etc... *Le but des méthodes de conservation est de ralentir ces phénomènes sans en changer le déroulement normal.*

La durée de survie des fruits après récolte est limitée par la sénescence et la mort qui succèdent à l'état de maturité, mais aussi par des maladies, qu'il s'agisse de troubles métaboliques ou de l'attaque par des champignons, elle-même sans doute facilitée par ces troubles métaboliques. Selon les conditions, les facteurs externes peuvent entraîner soit un ralentissement, soit une déviation du métabolisme. Si ce ralentissement est très important, une maturation, dite complémentaire, doit être prévue à la température ordinaire, permettant d'obtenir un fruit mûr pour le consommateur.

D'un point de vue pratique, quelles conditions peuvent être envisagées en vue de réussir un entreposage prolongé ? On peut, a priori, faire appel au froid et à toute substance chimique capable de freiner la maturation, pénétrant facilement dans les fruits et non toxique ; ces deux dernières conditions sont satisfaites par l'emploi des gaz de l'air. C'est là le fondement de la conservation des produits végétaux en atmosphère contrôlée où l'on utilise conjointement les effets de la température et de concentrations convenables de l'oxygène et du gaz carbonique de l'atmosphère. Pour exposer l'essentiel des principes et des méthodes utilisées, nous étudierons successivement les effets de ces trois facteurs considérés isolément, leurs effets combinés, enfin les applications pratiques de ces considérations physiologiques.

I. — Les effets particuliers de la température et de la teneur de l'atmosphère en oxygène et en gaz carbonique

La *température* agit principalement en ralentissant les réactions chimiques.

Une expérience analogue réalisée avec des poires Passe Crassane à 0, 4, 10, 15 ou 18 ° (ULRICH, 1955) montre que les choses ne sont pas toujours aussi simples. Si les températures de plus en plus basses ralentissent de façon croissante la maturation, un phénomène supplémentaire apparaît ici : le besoin de froid pour préparer la maturation. Finalement, à 0 °, les fruits ne mûrissent pas, mais ils mûrissent normalement si on les transporte à 15 ou 18 ° au bout de 11 à 15 semaines. A 4 °, les fruits mûrissent complètement alors qu'à 10, 15 et 18 °, la maturation est incomplète, particulièrement en ce qui concerne la fermeté. Le traitement par le froid, observé ici comme traitement préparatoire, peut être remplacé par un traitement par l'éthylène.

Si l'on place des pommes Calville à 0, 4, 7 ou 10 °, on observe à 0 ° une maturation incomplète et très lente au départ, alors qu'à 4, 7 et 10 °, la maturation est normale, complète et de plus en plus rapide aux températures de plus en plus élevées (ULRICH, 1950).

La maturation est liée à une crise respiratoire caractéristique, de plus en plus tardive et de moins en moins marquée lorsque la température s'abaisse.

Les températures voisines de 0 ° sont responsables de certaines maladies physiologiques (exemple : brunissements internes des pommes) mais elles gênent le développement des champignons, agents fréquents d'altération.

Certaines variétés de fruits sont plus sensibles que d'autres au froid (exemple : pommes de variétés européennes comparativement aux variétés américaines).

Le froid peut aussi, dans certains cas, provoquer chez les plantes des troubles métaboliques se traduisant par un besoin nouveau en une substance indispensable qui n'est plus synthétisée.

Rappelons pour mémoire le risque de gel au-dessous de 0 °, de sorte que nous ne nous intéresserons qu'à la zone de température : 0-10 ° environ.

L'oxygène intervient principalement dans la respiration ; la vitesse des oxydations est, en gros, proportionnelle à la concentration en oxygène au-dessous de la zone de saturation. Toutefois, le taux d'oxy-

gène est aussi un facteur d'apparition ou d'empêchement de la crise respiratoire de maturité. A un taux d'oxygène limité correspondent des synthèses réduites. Au-dessous de 3 % environ apparaît la fermentation génératrice d'alcool et d'acétaldéhyde.

Cependant un séjour de durée limitée dans l'azote n'est pas incompatible avec une bonne conservation ultérieure.

Aux faibles tensions d'oxygène (3-5 % par ex.), les pertes en acides et en glucides sont faibles, la régression des chlorophylles est ralentie ainsi que la solubilisation des composés pectiques, la synthèse d'éthylène et peut-être, aussi, la synthèse protéique ; enfin, les proportions des divers acides gras sont modifiées.

En ce qui concerne les maladies physiologiques, la gravité de l'échaudure (brunissement superficiel des pommes très fréquent en entrepôt) augmente lorsque la concentration de l'oxygène croît ; il en est de même pour d'autres maladies telles que le Core flush ou la maladie commune du froid (low temperature breakdown).

Quant aux attaques fongiques, il faut arriver à des concentrations infimes d'oxygène pour gêner la germination des spores ou la croissance des hyphes.

Bien entendu, d'une espèce de fruits à une autre et, à l'intérieur d'une même espèce, d'une variété à une autre, ces effets sont plus ou moins intenses.

Du fait du danger des basses tensions d'oxygène par suite de l'apparition de la fermentation, nous ne nous intéresserons qu'à la zone de concentration de 2 à 21 % d'oxygène.

En présence d'une surcharge de gaz carbonique atmosphérique, les cellules absorbent ce gaz par dissolution ; une partie prendra la forme d'ions CO_3H^- ; une partie pourra aussi se dissoudre dans les lipides ou se combiner à des groupes aminés de protéines.

Les effets du gaz carbonique sur la respiration sont nombreux et variés : action déprimante sur l'intensité respiratoire, retard de la crise respiratoire, éventuellement (agrumes) stimulation de la respiration. Cet effet limitant à l'égard de la respiration se répercute inévitablement sur les phénomènes liés aux oxydations cellulaires : synthèses de protéines, de constituants volatils, d'éthylène, et dégradation des composés pectiques et des chlorophylles. Le gaz carbonique retarde la régression des chlorophylles surtout en cas de récolte précoce (Pommes Golden Delicious).

Le gaz carbonique pourrait agir sur le pH des tissus et par cette voie sur les enzymes, mais c'est assez incertain par suite du pouvoir tampon des milieux cellulaires. Le CO₂ agit en tout cas en inhibant certains enzymes (succinodéshydrogénase, cytochrome-oxydase...).

En présence d'un excès de CO₂, les fruits s'acidifient par synthèse d'acide succinique. HULME (1956) a voulu voir là l'origine de la maladie du cœur brun, manifestation de l'effet toxique du gaz carbonique. Il faut rappeler, d'autre part, l'intervention normale du CO₂ dans la synthèse des acides gras, des purines et des pyrimidines.

Le CO₂ pourrait freiner la maturation en jouant le rôle d'inhibiteur par compétition à l'égard de l'éthylène considéré parfois comme l'inducteur de cette maturation.

Du point de vue pathologique, l'excès de gaz carbonique (10 % et plus par exemple) provoque la maladie du cœur brun, mais des concentrations plus élevées peuvent être utilisées pendant des temps courts (transport) ou avec des produits peu sensibles (châtaignes).

Enfin, le gaz carbonique à dose suffisante retarde la germination des spores de champignons et la croissance des hyphes.

Par suite du danger des doses élevées de CO₂, nous ne retiendrons que la zone de concentrations de 0 à 10 %.

Cette action élémentaire des trois principaux facteurs du milieu utilisés en atmosphère contrôlée est compliquée par le fait que toute modification de l'un d'eux perturbe les réactions du fruit aux autres facteurs. Nous en reparlerons plus loin.

II. — Les effets combinés des trois principaux facteurs

Nous prendrons comme exemple quelques cas où l'on fait varier soit deux facteurs, le troisième restant constant, soit les trois à la fois.

Les expériences résumées ci-dessous sur des poires ont été entreprises dans le but de suivre les effets des conditions externes sur la respiration ; aussi les fruits étaient-ils peu nombreux, les mesures étant individuelles.

Nous exposerons également les résultats d'expériences portant sur un grand nombre de fruits (pommes). Lorsque plusieurs facteurs varient en même temps d'un lot de fruits à un autre, la part de chaque facteur peut être précisée grâce à la méthode statistique dite analyse de la variance ; on sépare alors les éléments de la variance

en deux groupes : ceux qui concernent les fluctuations à l'intérieur d'une série expérimentale et ceux concernant les fluctuations entre séries. Le rapport F des deux variances s'étudie avec les tables de Snedecor. Plus la variance entre groupes est élevée par rapport à la variance résiduelle (à l'intérieur d'un groupe), plus est significative l'action du facteur particulier que l'on considère.

A. — *Quelques observations sur les poires :*

Poires Williams. — Résumons les résultats d'une expérience publiée par ULRICH et LEBLOND (1961). Dans l'air à 0°, on observe une faible évolution des fruits et une intensité respiratoire très basse ; la maturation complémentaire permet toutefois d'obtenir d'excellents produits et l'intensité respiratoire devient alors très élevée.

Air à 7° : les fruits sont atteints d'échaudure et meurent.

Air à 12° : maturation normale avec crise respiratoire.

Atmosphère (1) 7 à 7° : faible évolution (1).

» (3) 7 à 7° : »

» (1) 7 à 12° : »

» (3) 7 à 12° : »

Quelques remarques intéressantes concernant l'intensité respiratoire peuvent être ajoutées :

— les fruits qui mûrissent présentent la crise respiratoire classique à l'inverse de ceux qui ne mûrissent pas ;

— les fruits qui respirent le moins en maturation sont moins bons que les autres ;

— une conservation convenable va de pair avec une intensité respiratoire faible et stable et avec un quotient respiratoire peu différent de l'unité ;

— il n'y a pas de relation simple et générale entre intensité respiratoire et durée de survie dans les diverses conditions étudiées.

Poires Passe Crassane. — Des fruits ont été traités par S. GUCLU à 0, 4, 9 ou 15° dans l'air ou dans les atmosphères (50)0, (3)0, (3)5, (10)10.

(1) Nous désignons par (a) b un mélange comportant a % d'oxygène, b % de gaz carbonique et 100 — (a + b) % d'azote.

Les faits les plus marquants sont les suivants :

— les fruits qui mûrissent normalement présentent la crise respiratoire classique ((21)0 et (50)0 à 4 °) ;

— l'intensité respiratoire croît avec la concentration de l'oxygène, les autres conditions étant identiques ;

— la maturation est incomplète dans l'air à 15 ° alors qu'elle est normale à 4 ° en dépit de la production infime d'éthylène et de la faible activité métabolique générale ;

— à 4 °, la maturation n'a pas lieu en atmosphère (3)0, ni (3)5, ce qui démontre une fois de plus l'importance de l'oxygène ;

— un jaunissement au moins partiel s'observe souvent mais les fruits s'amollissent peu, ce qui montre que ces deux phénomènes répondent à des exigences différentes ;

— à 9 ° dans l'air, le comportement des fruits est hétérogène. La zone 9-12 ° est à la limite du domaine où la maturation est normale (vers 4 ° en particulier) et de celui où elle reste incomplète faute de traitement préparatoire par le froid (vers 15 ° par exemple).

B. — *Observations sur les pommes :*

Exemple 1 : ROBERTS, WILLS et SCOTT en Australie ont étudié la pomme Jonathan.

Des groupes de 150 fruits étaient placés à 0 ° dans des atmosphères renfermant respectivement 2,4, 6 % de CO₂ et 1,2, 2,2 ou 13,2 % d'oxygène, soit 32 combinaisons. On étudie sur les fruits les pertes de poids, la couleur de fond, l'échaudure, la fermeté des tissus, l'acidité totale et la valeur organoleptique.

Les résultats traités statistiquement (analyse de variance) ont abouti aux conclusions suivantes :

— Si (O₂) diminue, la couleur est plus verte et les altérations augmentent, ceci indépendamment des variations de (CO₂). La concentration en O₂ et les valeurs pénétrométriques sont en corrélation négative mais ce résultat dépend de la concentration de CO₂. L'échaudure diminue si (O₂) diminue, mais cet effet dépend de (CO₂). L'acidité totale et (O₂) sont en corrélation négative, mais l'acidité est liée linéairement à (CO₂). Les altérations augmentent si (CO₂) augmente, mais la couleur de fond n'est pas affectée.

Exemple 2 : Dans une série d'expériences de BLANPIED et SMOCK sur des pommes Mc Intosh, les trois facteurs variaient en même

temps : température 32,36 ou 38 °F - taux d'oxygène : 3,5 ou 21 % -
taux de gaz carbonique : 0,5, 3-5 ou 8 %. A la fin de la période d'entre-
posage, les produits sont portés à 70 °F. Le test F est utilisé. Les
principales conclusions sont les suivantes :

Du point de vue de l'évolution de la fermeté et du danger
d'échaudure, une température basse, une faible teneur en O₂ et une
concentration élevée en CO₂ sont recommandées ; le rôle de la tem-
pérature est très grand en ce qui concerne la fermeté, et celui de la
tension d'oxygène très important dans le cas de l'échaudure. Dans le
cas des accidents internes dus au gaz carbonique, une forte concen-
tration de ce gaz et une température élevée aggravent la maladie mais
l'oxygène est sans effet.

Ajoutons que les résultats de telles expériences varient sensible-
ment suivant les années.

III. — Applications pratiques

Les données qui précèdent conduisent à une série de conclusions
pratiques importantes. Abstraction faite des différences variétales de
sensibilité, la zone optimale d'entreposage correspond aux conditions
suivantes, en vue d'une conservation aussi longue que possible :

$$t : 0 \text{ à } 4^\circ ; (\text{O}_2) \neq 3 \% ; (\text{CO}_2) : 0\text{-}5 \%$$

Dans ces conditions, en choisissant les température et concentra-
tions gazeuses optimales, on diminue la gravité des maladies et
allonge la survie. La qualité finale n'est toutefois pas toujours aussi
bonne qu'après entreposage dans l'air (observations de LEBLOND sur
les pommes Golden Delicious).

Certaines conditions sont dangereuses ; par exemple : les tempé-
ratures trop basses, les taux d'oxygène inférieurs à 2 % et les con-
centrations excessives de CO₂, agissant les uns et les autres pendant
des temps longs, mais les actions de courte durée ont été encore peu
étudiées.

Les différences de sensibilité variétales sont importantes.

Toute modification de l'un des facteurs est capable d'agir sur les
effets des autres facteurs : ainsi, les poires Williams sont atteintes
d'échaudure dans l'air à 7° mais non à 7° dans les mélanges à 1-3 %
d'oxygène. La chute de l'intensité respiratoire due à l'abaissement de
température dépend du taux d'oxygène. Tout facteur défavorable
risque de sensibiliser les tissus à l'action plus ou moins nocive
d'autres facteurs.

La grande sensibilité de l'évolution de la fermeté des tissus à la température conduit à refroidir rapidement les fruits à conserver.

L'obligation de maintenir les fruits en atmosphères de composition aussi constante que possible entraîne la nécessité d'une bonne étanchéité des parois des chambres froides et des moyens de réglage des concentrations gazeuses. Pour parvenir à ce dernier résultat, on doit tenir grand compte de la respiration des produits entreposés, et on peut modifier la composition de l'atmosphère par absorption de l'excès de gaz carbonique, insufflation d'azote, abaissement du taux d'oxygène par combustion d'un produit organique, échanges entre l'atmosphère de la chambre et l'air à travers les diffuseurs convenable, etc...

Le freinage de l'évolution des fruits nécessite souvent une maturation dite complémentaire à la sortie de l'entrepôt. On opère à la température ordinaire, éventuellement en présence d'éthylène et en atmosphère suroxygénée.

Trois facteurs du milieu seulement ont été étudiés ici ; or, il en est d'autres dont l'importance ne serait pas à négliger. Il s'agit, en particulier, de l'humidité relative de l'atmosphère et de la concentration en substances organiques volatiles.

Dans de nombreux cas on peut, avec ces méthodes, doubler la durée de conservation.

Ces méthodes, nées en Grande-Bretagne vers 1919 à la suite des travaux de KIDD et WEST ont pris un grand développement en France au cours de ces dernières années. Les diffuseurs destinés au réglage de la composition de l'atmosphère ont été inventés en France. D'autre part, l'application de la conservation des fruits en atmosphère contrôlée à des masses limitées de produits a fait l'objet, dans notre pays, de suggestions intéressantes (petits emballages dits « physiologiques » en sachets de matière plastique de perméabilité convenable ; enveloppes de caisses à fenêtre de diffusion). Les possibilités offertes par ces méthodes sont encore loin d'être épuisées.

BIBLIOGRAPHIE

Publications générales (avec nombreuses références)

- MARCELLIN (P.). — L'entreposage frigorifique des pommes en atmosphère contrôlée. *CTIFL - Documents*, 1967, N° 15, 2-16.
- MARCELLIN (P.), LEBLOND (C.) et LETEINTURIER (J.). — Les méthodes de conservation des fruits en atmosphère contrôlée - 96^e *Congrès Soc. Pomol. Fr.*, 1965, 91-114.

- ULRICH (R.). — La conservation par le froid des denrées d'origine végétale. Ed. Baillière, Paris, 1954, 328 p.
- ULRICH (R.). — Les effets physiologiques de divers gaz sur les fruits et leurs applications pratiques. *Bull. Soc. Scient. Hygiène alim.*, 1966, **54**, 234-253.
- ULRICH (R.) et MARCELLIN (P.). — Traitement des fruits et des légumes après récolte à l'aide d'atmosphères spéciales. *Ann. Nutrit. et Alim.* 1968, **22**, 13-74.

Références citées dans le texte

- BLANPIED (G.D.) et SMOCK (R.M.) (Pommes Mc Intosh). — *Proceed. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1961, **78**, 35-42.
- GUGLU (S.). — (Poires Passe Crassane) — *Fruits*, 1968 (plusieurs articles).
- HULME (A.C.). — *Nature*, 1956, **178**, 218-9.
- ROBERTS (E.A.), WILLS (R.B.H.) et SCOTT (K.J.). — (Pommes Jonathan) — *Austral. J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, 1965, **5**, 161-165.
- ULRICH (R.). — (Pommes Calville) — *C.R. Congrès intern. industr. agric. Bruxelles*, 1950, p. 555.
- ULRICH (R.). — (Poire Passe Crassane) — *Rep. XIV Int. Hortic. Congress*, 1955, 894-7.
- ULRICH (R.) et LEBLOND (C.). — (Poires Williams) — *Rev. Gén. du Froid*, 1961, p. 1041-9.

Section 17 Paléontologie

SOMMAIRE

C. DESCHASEAUX : Récents résultats en paléoneurologie	223
R. HOFFSTETTER : Les Paléomammalogistes français et l'Amérique Latine (résumé d'un exposé avec projections)	233
J.-P. LEHMAN : Les expéditions et les fouilles paléontologiques (vertébrés) organisées par la France à l'étranger	244
Y. MALINAS : La cavité pelvienne d' <i>Australopithecus prometheus</i> (DART). Essai de paléo-obstétrique	253
H. TERMIER et G. TERMIER : Conditions subtropicales au Riphéen et au Permien	270

RECENTS RESULTATS EN PALEONEUROLOGIE

par

Colette DECHASEAUX

Il n'y a pas lieu de présenter la paléoneurologie, science de paléontologiste par définition ; mais il n'est peut-être pas inutile de préciser que, depuis quelques années, cette science fait aussi l'objet de recherches de la part des neuro-anatomistes.

Leur objectif est différent de celui des paléontologistes. Leur but essentiel est de déterminer la place qu'occupe un Mammifère disparu dans une échelle évolutive établie, par eux, sur des animaux actuels : Insectivores et Primates. A titre d'exemple, voici un de leurs résultats : le néocortex de l'homme (c'est-à-dire l'écorce sensitivo-motrice et psychique des hémisphères cérébraux) est 214 fois plus volumineux, pour un même poids du corps, que celui du tenrec (le tenrec est un Insectivore de Madagascar dont l'allure rappelle celle du hérisson ; son cerveau mesure environ 3 cm de long ; les zoologistes tiennent le tenrec pour l'un des Mammifères les plus primitifs ; sinon pour le plus primitif). Partant du principe que le niveau psychique mesure le degré de vitalisation d'un être à un moment donné de son histoire, les neuro-anatomistes estiment qu'il est indispensable de connaître quantitativement, de mesurer, le niveau évolutif d'un Mammifère disparu et toutes leurs recherches tendent à obtenir une évaluation de plus en plus précise de ce niveau.

Le paléoneurologue se place dans une perspective différente ; il essaie de retracer les différentes phases de l'histoire du cerveau, d'interpréter avec une finesse sans cesse accrue la morphologie des moulages endocrâniens.

Des recherches récentes se rapportant à ces deux derniers objectifs vont faire l'objet de cette communication. Il s'agit des premières phases de la fissuration du néopallium dans deux groupes de Mammifères, les Artiodactyles et les Carnivores fissipèdes, et du problème des localisations cérébrales.

I — Nul ne saurait contester le fait que la paléontologie est une science qui réserve beaucoup de surprises. Le monde animal disparu renfermait des types extraordinaires que, rien dans la nature actuelle, ne permet de soupçonner : Ammonites, Rudistes, grands Reptiles de l'ère secondaire pour ne citer que les plus populaires.

Ces surprises se multiplient dès que l'on aborde une étude de paléo-anatomie quelque peu poussée : dents et éléments du squelette apparaissent avec toute leur originalité ; mais il faut reconnaître que celle-ci n'est rien à côté de celle que révèlent les moulages endocrâniens.

Qui aurait pu imaginer qu'à l'époque paléocène, c'est-à-dire il y a environ 70 millions d'années, tous les Mammifères placentaires — et ils étaient nombreux et variés puisque les paléontologistes les ont répartis dans une douzaine d'ordres — avaient un cerveau morphologiquement semblable, essentiellement caractérisé par la disposition en série, c'est-à-dire bout à bout, de ses divers constituants : bulbes olfactifs, pédoncules olfactifs, hémisphères cérébraux, tubercules quadrijumeaux, cervelet et moelle allongée et par un néopallium extraordinairement petit ?

Quels traits du cerveau du cheval actuel peuvent laisser supposer que la morphologie du plus ancien représentant des Equidés — il vivait il y a environ 55 millions d'années — n'était pas plus compliquée que celle des cerveaux de nombre de Mammifères existant en même temps que lui, voire dans le même biotope que lui, mais appartenant à des rameaux disparus, eux, depuis des dizaines de millions d'années ?

Quels faits d'observation relatifs aux cerveaux d'Artiodactyles actuels et de Carnivores fissipèdes actuels (les Carnivores terrestres actuels sont tous des Carnivores fissipèdes) permettent d'affirmer qu'il fut une époque où des Carnivores fissipèdes et des Artiodactyles avaient un néopallium fissuré de la même manière par deux sillons ?

Ce dernier fait sera le premier des deux sujets de recherches développés.

A l'Éocène supérieur, le néopallium de Carnivores fissipèdes et d'Artiodactyles est fissuré de la même manière par deux sillons (fig. 1), la suprasylvia et le latéral sans que, toutefois, il y ait identité

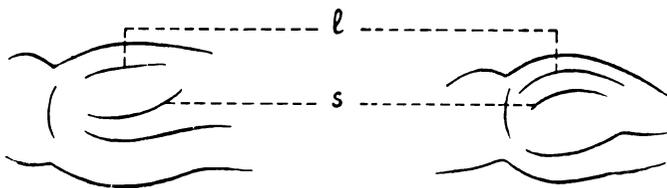


Fig. 1

Les deux mêmes sillons, suprasylvia (s) et latéral (l), s'observent sur le néopallium d'Artiodactyles (à gauche) et de Carnivores fissipèdes (à droite) de l'Éocène supérieur. Leur forme et leur position respective préfigurent les tendances évolutives qu'ils suivront au cours de l'histoire de ces groupes.

de fissuration ; la forme de ces sillons et leur position relative donnent en effet aux moulages endocrâniens de fissipèdes et d'Artiodactyles des caractéristiques qui leur sont propres. Chez les Artiodactyles, la suprasylvia, proche de la rhinale, a une forme convexe et cette convexité est tournée vers la rhinale, le latéral est placé près de la scissure interhémisphérique de sorte que le gyrus 3 (gyrus limité par la suprasylvia et le latéral) a une forme en amande. Chez les fissipèdes, les deux sillons sont légèrement courbés et ils sont concentriques, la suprasylvia est rapprochée du latéral qui, lui, est éloigné de la scissure interhémisphérique.

Ces deux aspects d'un même type de fissuration évoluent au cours de l'histoire des Carnivores fissipèdes et des Artiodactyles, suivant plusieurs tendances : l'une d'elles paraît être commune à ces deux groupes, les autres sont propres soit aux Artiodactyles, soit aux Carnivores fissipèdes.

Des deux tendances particulières aux Artiodactyles, l'une aboutit, semble-t-il, à un néopallium fissuré par une suprasylvia placée de plus en plus haut, qui se rapproche ainsi du latéral qui demeure toujours peu éloigné de la scissure interhémisphérique : le gyrus 3 se rétrécit ; le gyrus entre la suprasylvia et la rhinale s'élargit et une ébauche de sillon δ (*Oxacron*, *Dichobune*, *Dacrytherium*) ou un véritable sillon δ (*Cainotherium*, *Diplobune*) se dessine. L'autre tendance se traduit par un néopallium dont la suprasylvia demeure près de la rhinale, tandis que le gyrus 3 se fissure (*Merycoïdodon*).

L'évolution de la fissuration du néopallium, propre aux Carnivores fissipèdes suit une seule voie, dans l'état actuel de nos connaissances : les deux sillons suprasylvia et latéral gardent à peu près le même emplacement relatif, mais c'est le territoire situé entre le latéral et la scissure interhémisphérique qui se fissure (*Pachycynodon*).

Enfin, c'est la tendance du cerveau à se courber et à devenir globuleux qui se manifeste à la fois, semble-t-il, chez les Artiodactyles et les Carnivores fissipèdes ; elle est même très précoce chez ces derniers, étant déjà annoncée par la forme des deux sillons chez *Pachycynodon* ; elle s'accroît fort vite chez *Eusmilus*, de l'Oligocène inférieur ; il semble qu'à une certaine valeur de cette flexure soient liés deux nouveaux sillons, l'ectosylvia et la pseudosylvia.

Les deux premiers sillons, la suprasylvia et le latéral ne sont, pas plus chez un Carnivore fissipède actuel que chez un Artiodactyle actuel, les premiers à se former sur le néopallium du fœtus. Le latéral n'apparaît qu'en troisième lieu et ce serait l'ectosylvia qui serait la plus précoce ; ce sillon n'est pas connu chez les Carnivores fissipèdes

et chez les Artiodactyles de l'Eocène supérieur. Cette constatation peut surprendre au premier abord ; mais si l'on précise que le cerveau de ces anciens Carnivores et Artiodactyles est un cerveau aplati ou à peine courbé, avec des sillons rectilignes ou à peine arqués, tandis que le cerveau des fœtus de l'un et l'autre de ces groupes possède déjà une flexure marquée, on voit que l'ectosylvia est « liée » à une certaine courbure du cerveau et la contradiction précédente devient argument en faveur de l'hypothèse suggérée.

En résumé, au cours de l'histoire des Carnivores fissipèdes et des Artiodactyles à l'Eocène supérieur, le cerveau étant sans flexure ou avec une flexure à peine ébauchée, la fissuration du néopallium est faite de deux sillons, la suprasylvia et le latéral. C'est là, semble-t-il « une phase relativement stable et durable (qui dure peut-être depuis le Paléocène chez les créodontes) que l'on peut considérer comme primitive » (J.P.). C'est aussi une phase imprévisible, inattendue, pour qui se cantonne dans l'étude du cerveau des Mammifères actuels (tellement inattendue que l'identification de ces deux sillons chez les Artiodactyles a été très difficile, mais aussi, il n'y a pas à en douter, dépourvue de toute idée préconçue).

II. — Le deuxième sujet de recherches récentes concerne la reconnaissance, sur un moulage endocrânien, de l'existence d'une fonction déterminée, ce qui revient à chercher une réponse à la question suivante : une localisation cérébrale est-elle susceptible de se manifester dans la morphologie externe d'un moulage endocrânien ?

C'est a priori une recherche téméraire, pour ne pas dire prétentieuse ! Mais il faut préciser qu'une telle question n'a pas été posée, de prime abord, sous cette forme. Elle n'a même pas été posée... Ce sont des hypothèses successives, peu à peu rejetées d'ailleurs, qui ont fini par montrer que le grand développement de la paire postérieure de tubercules quadrijumeaux semblait bien être lié à la fonction de l'écholocation. Et aujourd'hui, il paraît même possible de supputer, en observant l'importance relative des deux paires de tubercules quadrijumeaux, si l'écholocation joue un rôle essentiel ou seulement accessoire dans la manière dont s'oriente un Mammifère.

Mais nous demeurons toujours dans le domaine de l'hypothèse car nulle vérification expérimentale n'a permis de savoir comment se comporterait un Mammifère dont la paire postérieure de tubercules quadrijumeaux aurait été détruite. Il a été seulement possible de rechercher comment sont les tubercules quadrijumeaux postérieurs des Mammifères capables de se diriger par écholocation (c'est, évidemment, sur de tels Mammifères que des expériences devaient être faites).

Voici, brièvement retracées, les étapes de ces recherches :

— C'est en 1926, que, pour la première fois, l'attention fut attirée sur le grand développement des tubercules quadrijumeaux postérieurs d'une chauve-souris microchiroptère ; cette constatation fut faite, non pas sur l'encéphale d'une chauve-souris actuelle (ce caractère y est pourtant très net, fig. 2 a), mais sur le moulage endocrânien d'une chauve-souris fossile (T. EDINGER).

— En 1938, cette observation était confirmée sur d'autres moulages endocrâniens de microchiroptères (fig. 2 b) ; en même temps, comme en 1926, il était reconnu que le flocculus était bien développé (C. DECHASEAUX).

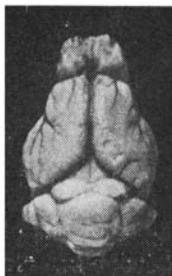


FIG. 2 a



FIG. 2 b

L'énorme développement des tubercules quadrijumeaux postérieurs chez les chauves-souris microchiroptères : a, encéphale de *Myotis*, de l'époque actuelle ; b, moulage endocrânien de chauve souris fossile.

L'importance du vol pratiqué à la nuit tombante, sa précision chez les chauves-souris, ont conduit à chercher si ces traits particuliers du moulage endocrânien n'étaient pas en rapport avec la fonction du vol. Le flocculus, qui représente le centre fonctionnel des voies de contrôle de l'orientation considérée comme facteur de l'équilibration, étant, semble-t-il, effectivement lié au vol, le problème se posait surtout pour les tubercules quadrijumeaux postérieurs.

Une étude de morphologie comparée des moulages endocrâniens de Vertébrés volants fut alors entreprise en 1955 (C. DECHASEAUX) : Reptile volant, le Ptérodactyle ; premier Oiseau, l'*Archaeopteryx* ; Mammifères, les chauves-souris microchiroptères et mégachiroptères (*Pteropus*) ; les dermoptères. Cette étude n'aboutit à rien de positif

dans le sens escompté car, seuls les cerveaux de microchiroptères — quel que soit d'ailleurs leur âge (fig. 3) — présentaient de volumineux tubercules quadrijumeaux postérieurs.

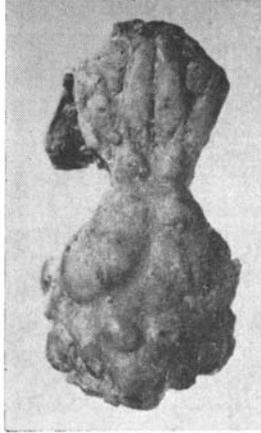


FIG. 3

Fig. 3

Moulage endocrânien de *Vespertiliavus*, chauve-souris de l'Eocène supérieur - Oligocène inférieur, des Phosphorites du Quercy.

A la même époque, commençaient à se développer les recherches des bio-acousticiens, sur l'écholocation. Cette faculté se trouva ainsi reconnue chez bien d'autres Vertébrés que les microchiroptères : chez des Oiseaux et chez des Mammifères, mais les chauves-souris gardaient une place « privilégiée » comme le confirmaient de nouveaux travaux sur des moulages endocrâniens de chauves-souris fossiles. Cette « supériorité » était fort bien précisée, en 1961, au Colloque International de Paléontologie qui se tenait alors à Paris ; l'audition joue, avec l'équilibration, les rôles principaux dans le vol des chauves-souris car « elles sont capables, grâce à leurs oreilles à radar de concevoir cérébralement un schéma de leur entourage sonore, comparable à celui que l'homme acquiert du relief grâce aux appareils optiques qu'il construit ; elles sont capables d'interpréter cet entourage simultanément dans toutes les directions ; elles ont accompli ce que ni la science ni aucun autre animal n'ont pu réaliser soit dans le domaine visuel soit dans le domaine auditif » (BRINK). Le développement des territoires cérébraux liés à l'audition et à l'équilibration, c'est-à-dire les tubercules quadrijumeaux postérieurs et le flocculus, caractérisent, on l'a vu, leurs cerveaux, aussi T. EDINGER, pouvait-elle écrire « cette petite partie (du cerveau,

c'est-à-dire les tubercules quadrijumeaux postérieurs) peut même révéler, plus distinctement qu'un squelette, des habitudes particulières associées à un mode de vie spécial » ; ces habitudes et ce mode de vie, concernant le vol nocturne des chauves-souris et la recherche de leur nourriture.

Arrivé à ce point des recherches aussi bien sur l'écholocation que sur les moulages endocrâniens, il était difficile de ne pas franchir un pas de plus et de ne pas établir le rapprochement entre le *mode d'orientation* des chauves-souris, c'est-à-dire l'écholocation, et le grand développement des tubercules quadrijumeaux postérieurs, ce qui, en somme, revient à suggérer l'hypothèse d'une localisation de la fonction de l'écholocation dans cette paire postérieure de tubercules quadrijumeaux (C. DECHASEAUX).

Il s'agissait alors de vérifier cette hypothèse. Actuellement, la seule vérification possible paraîtra peut-être bien insuffisante : elle consiste à rechercher comment se présentent les tubercules quadrijumeaux postérieurs des Mammifères, autres que les Microchiroptères, qui sont capables de se diriger par écholocation.

Quels sont ces Mammifères ?

Il y a des Cétacés : dauphins, marsouins et baleines ; des Carnivores marins : otaries ; des Rongeurs : le rat ; des Insectivores. Pour tous ces Mammifères, l'écholocation est en quelque sorte « un système de remplacement » qui supplée l'orientation visuelle quand celle-ci ne peut s'exercer normalement, quel qu'en soit d'ailleurs le motif : luminosité insuffisante, cécité par exemple. L'orientation par écholocation est plus ou moins précise, mais toujours moins parfaite que chez les chauves-souris.

Comment sont les tubercules quadrijumeaux postérieurs de ces Mammifères ?

Il y a incontestablement prépondérance de la paire postérieure sur la paire antérieure chez les Cétacés, spécialement chez la baleine ; chez le rat et chez les Insectivores. Cette constatation n'a encore pu être faite que sur un petit nombre de Mammifères, parmi ceux cités précédemment : cette partie du cerveau n'est, en effet, pas spécialement observée par les anatomistes qui se cantonnent, la plupart du temps, dans l'étude des hémisphères cérébraux et du cervelet (rappelons que c'est une paléontologiste qui a mis en relief l'importance des tubercules quadrijumeaux postérieurs chez les chauves-souris, importance qui avait échappé aux anatomistes).

Ces quelques vérifications sont cependant encourageantes et... jusqu'à preuve du contraire, on peut supposer qu'il existe, dans cette partie du cerveau, une localisation de la fonction de l'écholocation.

Le grand développement pris par la paire postérieure de tubercules quadrijumeaux serait ainsi révélateur, non pas d'un mode de vie spécial, avec des habitudes particulières, comme cela a été suggéré à propos des chauves-souris, mais d'un mode spécial d'orientation, utilisé aussi bien par des Mammifères marins qui demeurent toujours dans les océans, comme les Cétacés, ou qui sont moins strictement liés à ce milieu, comme les Carnivores pinnipèdes ; par des Mammifères terrestres vivant à la surface du sol ou en partie dans des galeries qu'ils creusent en terre, comme certains Rongeurs ; enfin par des Mammifères volants comme les microchiroptères.

De gros tubercules quadrijumeaux postérieurs accompagnés de tubercules antérieurs bien développés indiqueraient que la faculté de l'écholocation s'exerce seulement dans certaines conditions ; des tubercules postérieurs énormes par rapport aux antérieurs caractériseraient les Mammifères qui se dirigent uniquement par écholocation.

Une confirmation d'ordre paléontologique vient d'être apportée par une récente étude de JEPSEN, parvenue en France après que cette hypothèse fut avancée en juin 1966. Il existe, dans les collections du Muséum d'Histoire Naturelle de New York, un moulage endocrânien, datant du Paléocène, dont le trait essentiel est la présence d'énormes tubercules quadrijumeaux postérieurs. Il fut, évidemment rapporté à un microchiroptère (T. EDINGER) ; cette détermination avait pour conséquence de reculer beaucoup dans le temps, la première apparition des chauves-souris (le plus ancien squelette date de l'Eocène) ; elle ne fut pas admise par tous les paléontologistes. Il existe en effet de très gros tubercules quadrijumeaux postérieurs chez des Rongeurs fossiles (fig. 4 et 5) ; les Rongeurs étant représentés au Paléocène, pourquoi ne s'agirait-il pas du moulage endocrânien d'un Rongeur ? (C. DECHASEAUX). Mais quelques restes osseux adhéraient encore à ce moulage endocrânien ; ils furent observés par JEPSEN qui, de plus, identifia aussi quelques foramens de la base du crâne : l'épaisseur des os comme les foramens en question ressemblaient plus à ce qui existe chez un Carnivore créodonte qu'à ce que l'on connaît chez les chauves-souris. Toutefois, le doute subsistait encore.

La découverte d'un deuxième moulage endocrânien, identique à celui dont il vient d'être question, provenant du même niveau stratigraphique, a mis fin à cette discussion qui durait depuis plusieurs

années. Cette pièce porte des restes osseux avec, en place, une partie de la dentition : c'est celle d'un Carnivore primitif, Carnivore qui devait être, si notre hypothèse est exacte, capable de s'orienter par écholocation ; c'est d'ailleurs aussi la suggestion avancée par l'auteur de cette détermination (JEPSEN, décembre 1966).

Tels sont, choisis parmi d'autres recherches, deux récents résultats en paléoneurologie. Ils auront certainement à subir bien des

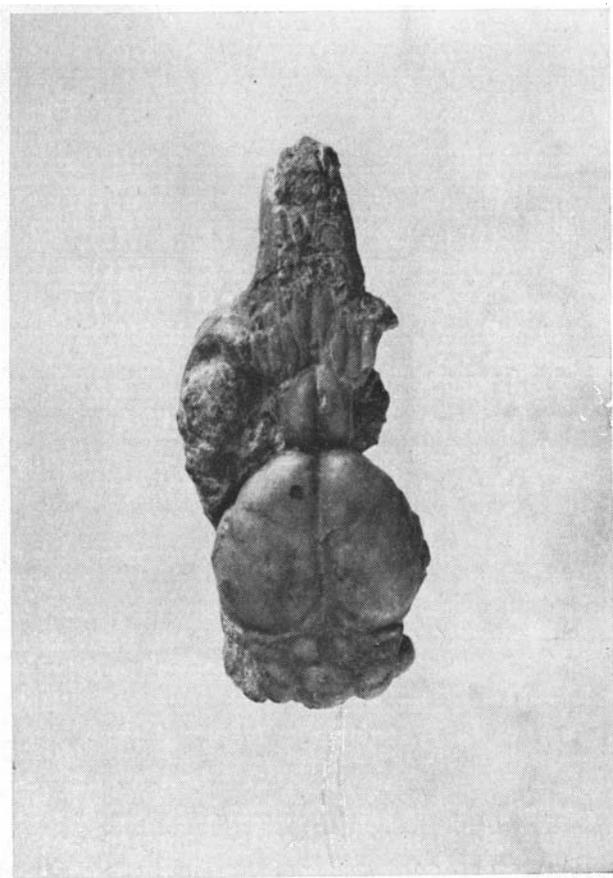


Fig. 4

Moulage endocrânien d'*Adelomys*, Rongeur de l'Eocène supérieur - Oligocène inférieur, des Phosphorites du Quercy.

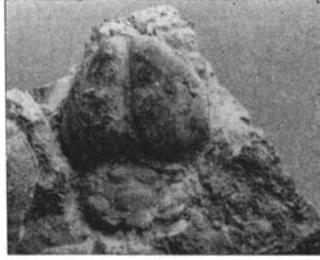


Fig. 5

Moulage endocrânien de *Trechomys*, Rongeur de l'Oligocène inférieur, du Bassin de Paris.

retouches, à mesure que d'autres moulages endocrâniens seront connus ou mieux connus, à mesure que de nouveaux cerveaux seront étudiés, dans la perspective qui nous intéresse. Ils ont, dans l'immédiat, le mérite de mettre l'accent sur la profonde originalité présentée par les moulages endocrâniens de certains animaux disparus et de laisser entrevoir l'ampleur du champ de la paléoneurologie.

*Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés
et de Paléontologie Humaine
Faculté des Sciences,
9, quai St-Bernard, Paris (5^e)*

**LES PALEOMAMMALOGISTES FRANÇAIS
ET L'AMERIQUE LATINE**

(Résumé d'un exposé avec projections)

par

R. HOFFSTETTER

L'histoire paléogéographique de l'Amérique du Sud, notamment au cours du Tertiaire, confère aux faunes terrestres correspondantes un intérêt tout particulier. En effet, ce continent a été isolé du reste du Monde pendant une longue période, s'étendant au moins du Paléocène supérieur (inclus) au Pliocène moyen, soit 50 millions d'années ou davantage. Les Mammifères terrestres y ont connu une histoire propre, qui constitue peut-être la plus belle expérience naturelle d'Evolution à grande échelle. L'origine, la composition initiale et l'évolution des faunes mammaliennes locales, l'implantation d'éléments nouveaux pendant la période d'isolement, et finalement la mise en concurrence de deux faunes évoluées séparément représentent autant de problèmes du plus haut intérêt.

Ces faunes sud-américaines ont fait l'objet de travaux, dont les premiers remontent à l'aurore de la paléontologie ; ils ont été réalisés par des européens (français, anglais, danois, allemands, suédois, espagnols, suisses et italiens), des nord-américains (Etats-Unis et tout récemment Canada), et aussi des sud-américains. Parmi ces derniers, Don Damasio LARRAÑAGA, curé de Montevideo, et le Dr Francisco Javier MUÑIZ, argentin, ont ouvert la voie ; mais les chefs de file sont incontestablement Florentino et Carlos AMEGHINO qui, à partir de 1870, ont accumulé une énorme masse de matériel et d'observations, et, surtout, ont fondé en Argentine une tradition paléontologique solide et durable. L'Uruguay et le Brésil ont suivi, puis d'autres pays latino-américains, où s'éveille le goût de la recherche dans cette branche, malgré toutes les difficultés matérielles.

Dans cet ensemble, la participation de la France, que nous voudrions évoquer ici, est plus qu'honorable, et nos savants ou nos grands voyageurs ont souvent fait figure de pionniers. Il faut cependant reconnaître que les deux guerres mondiales ont provoqué une longue coupure. C'est seulement après la dernière qu'un nouvel effort, encore en cours, a été tenté. Les résultats sont encourageants et justifient amplement la poursuite et le développement d'une telle action.

Première période : 1796-1920

La première publication scientifique sur un Mammifère fossile sud-américain est due à Georges CUVIER et remonte à 1796 : le père de la paléontologie y décrit, interprète et nomme le squelette de *Megatherium americanum*, récolté à Lujan (Argentine) en 1788 par le dominicain Manuel TORRES, envoyé en Espagne par ordre du Vice-Roi, Marquis de LORETO, et monté à Madrid par Juan-Bautista BRU. Peu après, le même CUVIER (1806) fait connaître des dents de Mastodontes (« Mastodonte des Cordilières » et « Mastodonte humboldien ») rapportées de la région andine par Joseph DOMBEY et par Alexandre de HUMBOLDT.

De 1826 à 1833, Alcide d'ORBIGNY (précédant de peu Charles DARWIN) parcourt une grande partie de l'Amérique méridionale. Il en rapporte une prodigieuse moisson d'observations et de documents, notamment des restes de Mammifères éteints. Parmi ceux-ci, un humérus de Notongulé, récolté dans le Néogène des rives du Parana, mérite une mention spéciale ; Ch. L. LAURILLARD (*in* d'ORBIGNY, 1842) a fondé sur lui l'espèce « *Toxodon* » *paranensis*, devenue plus tard le type du genre *Palaeotoxodon* Ameghino : c'est le premier Mammifère pré-quaternaire d'Amérique du Sud qui ait été décrit et nommé.

Vers la même époque, divers collecteurs, français ou non, remettent au Muséum de Paris (et aussi, en ce qui concerne DUPOTET, au Musée de Dijon) des fossiles pléistocènes provenant de divers pays sud-américains. Ce sont notamment Auguste SAINT-HILAIRE et P. CLAUSSEN (Brésil), T. VILARDEBO (Uruguay), l'Amiral DUPOTET (récoltes du Dr MUÑIZ en Argentine) et Cl. GAY (Chili). Beaucoup de ces pièces figurent dans la monumentale *Ostéographie* de H.M. DUCROTAY DE BLAINVILLE (1839-1864). Quelques-unes ont été étudiées par Paul GERVAIS (1855 à 1874) et des Glyptodontes ont fait l'objet du mémoire de L. NODOT (1856).

L'expédition F. DE CASTELNAU, dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, a lieu de 1843 à 1846. CASTELNAU et DEVILLE recueillent des Mammifères fossiles à 4.000 d'altitude dans les Andes péruviennes (Caverne de Sanson-Machai) ; de son côté H.A. WEDDELL fait une ample récolte à Tarija (Bolivie) et réussit, à l'époque, l'exploit de l'acheminer jusqu'à Paris : c'est le premier échantillonnage de la faune de ce fameux gisement, que Joseph DE JUSSIEU avait observé un siècle auparavant et signalé dès 1761 dans une lettre à son frère Bernard. L'essentiel de ces diverses récoltes sera décrit par Paul GERVAIS en 1855.

Ici se placent deux intéressantes figures de français, tous deux originaires d'Auvergne :

Auguste BRAVARD, né à Issoire, après avoir acquis un juste renom comme paléontologiste de sa province natale, quitte la France en 1852 pour des raisons politiques ; il émigre en Argentine, y devient directeur du Musée National, et se consacre à des recherches stratigraphiques et paléontologiques, rassemblant notamment d'importants éléments nouveaux de la faune pampéenne ; il trouve malheureusement la mort en 1861, dans le tremblement de terre de Mendoza, laissant son œuvre inachevée et presque totalement inédite (des notes et quelques planches seront cependant diffusées, notamment par H. BURMEISTER).

François SEGUIN, né à Martigues, s'installe aussi en Argentine, mais comme pâtissier ; au contact de son compatriote, il prend goût aux fossiles et réunit de très importantes récoltes de Mammifères quaternaires ; ses collections, acquises par le Muséum de Paris en 1856 et 1869, comprennent notamment la plupart des squelettes que l'on peut admirer dans la galerie de Paléontologie.

Ce matériel considérable, dont l'intérêt est loin d'être épuisé, a alimenté des études partielles de E.R.A. SERRES (de 1857 à 1867, notes diverses sur les Glyptodontes et sur *Mesotherium*), L. SÉNÉCHAL, G. POUCHET (1866), P. GERVAIS (1867-69 et 1873), puis de Henri GERVAIS et Florentino AMEGHINO (1880). Ce dernier travail n'était qu'un prodrome, qui devait être développé par ses auteurs ; mais, en fait, seul AMEGHINO lui a donné une suite, sous la forme de sa grande monographie de 1889 (1).

Un autre français, BONNEMENT, fait d'intéressantes récoltes, toujours dans le Pampéen, et les remet au Muséum en 1881.

De 1899 à 1903, André TOURNOUER effectue plusieurs missions fructueuses en Patagonie. Il se lie d'amitié avec les frères AMEGHINO et obtient d'eux des indications sur les gisements tertiaires (Eocène à Miocène inférieur). Il publie en 1903 les premières précisions géographiques et stratigraphiques à ce sujet. Ses récoltes ont été étudiées en partie par lui-même, mais surtout par Albert GAUDRY, qui

(1) A ce propos, il convient de rappeler que F. AMEGHINO, le grand paléontologiste argentin, a séjourné en Europe de 1878 à 1881 ; ses contacts avec la France, et surtout avec le Muséum, lui ont laissé une empreinte durable ; c'est aussi en France qu'il a épousé Léontine POIRIER, qui devait être une aide infatigable pour ses nombreuses publications en français ; le souvenir de cette discrète collaboratrice est perpétué par le genre *Leontinia*, que son époux lui a dédié en 1895.

leur a consacré plusieurs mémoires (1904 à 1909) ; on y trouve la description de nombreuses pièces originales, d'intéressantes considérations anatomiques et biologiques, et aussi le premier usage de termes stratigraphiques tels que Casamayor, Deseado, Coli-Huapi, devenus depuis d'usage courant. D'autres pièces de la collection TOURNOUER n'ont été décrites que très récemment, par G.G. SIMPSON (faunes casamayoriennes), par A.E. WOOD et B. PATTERSON (Rongeurs déséadiens), par R. HOFFSTETTER (Orophodontidés, du Déséadien), etc. D'autres, enfin, sont encore en cours d'étude.

En 1903, la mission G. DE CRÉQUI-MONTFORT et E. SÉNÉCHAL DE LA GRANGE visite la Bolivie et le Nord de l'Argentine ; A. DE MORTILLET étudie le gisement de Tarija, mais ne publie ses résultats qu'en 1922 ; CRÉQUI-MONTFORT acquiert la collection ECHAZU et l'offre au Muséum de Paris. C'est la base de la belle monographie de Marcellin BOULE et Armand THEVENIN (1920), qui constitue encore l'ouvrage fondamental sur cette faune classique.

C'est ici que se place la longue éclipse dont nous avons parlé. Les expéditions françaises vers l'Amérique latine sont interrompues, notre effort se portant essentiellement vers l'Afrique. Cependant nos collections sud-américaines gardent tout leur intérêt ; elles alimentent des travaux français (J. PIVETEAU, 1941, etc.) et sont régulièrement visitées par les spécialistes de tous pays.

Travaux récents : à partir de 1946

Au lendemain de la seconde guerre mondiale, la France entreprend un effort sérieux, à la fois scientifique et culturel, vers l'Amérique Latine. Des Missions universitaires, certaines durables, et aussi des Instituts spécialisés, sont financés par le Ministère des Affaires Etrangères. Le Centre National de la Recherche Scientifique subventionne des Missions scientifiques, individuelles ou collectives (R.C.P.). La Coopération technique et l'O.R.S.T.O.M., enfin, permettent l'implantation de jeunes chercheurs. Mais il convient surtout de souligner la participation effective de chacun des pays étudiés, aussi bien sous forme de collaborations personnelles que d'aides matérielles. C'est grâce à cette compréhension mutuelle que des résultats positifs ont pu être atteints et que parfois des recherches ont pu être menées à bien sur place.

Bien entendu, dans cet ensemble, la Paléontologie n'a qu'une part modeste ; mais, du fait de son caractère pluridisciplinaire, elle bénéficie des installations acquises dans des domaines connexes : Géologie, Géographie, Archéologie et Biologie.

Mammifères quaternaires sud-américains :

En vue de compléter les travaux classiques, notre effort a porté principalement sur la région intertropicale, très incomplètement explorée, et aussi sur la comparaison des faunes andines et des faunes des plaines.

En Equateur, un long séjour (1946-52) et quelques missions postérieures ont permis à R. HOFFSTETTER de reconnaître et d'exploiter une cinquantaine de gisements, répartis dans les régions côtière, andine et amazonienne. Les résultats en sont exposés dans une monographie (1952) et dans de nombreuses notes (depuis 1948).

En Bolivie, les bassins de Tarija, Concepcion et Padcaya ont été visités à plusieurs reprises, en compagnie de L. BRANISA, H. GALARZA et J. VALDIVIESO ; la faune mammalienne, complétée et révisée (HOFFSTETTER, 1963, 1963 a), comprend maintenant une liste de 55 espèces, réparties en 49 genres et 24 familles. De nombreux autres gisements ont été prospectés, notamment dans les régions du Desaguadero, de Sucre, de Potosi-Betanzos, etc. Enfin, deux expéditions au Chaco Bolivien, réalisées avec l'aide des Yacimientos Petroleros Fiscales Bolivianos (Y.P.F.B.) et du Service Géologique de Bolivie (Geobol) ont permis d'étudier le gisement de Ñuapua et d'y reconnaître des faciès successifs qui ont livré non seulement de belles faunes de Mammifères, mais aussi des Oiseaux, Reptiles et Amphibiens (HOFFSTETTER, 1968 a).

Au Pérou, dont les faunes pléistocènes sont encore à peine décrites, plusieurs gisements, découverts par des scientifiques péruviens ou français, ont été étudiés : Celendin (collaboration avec l'Université de Trujillo), Tres Ventanas (fouilles F. ENGEL), Ica (fouilles J. VELLARD), région du Cuzco (fouilles J.A. RAMIREZ et C. KALAFATOVITCH), région de Puno (récoltes A. PARODI). Ils ont livré notamment des Mastodontes, des Gravigrades, des Glyptodontes, des Cervidés, etc., et apportent une documentation sur la faune andine, complétant utilement les résultats obtenus par nos collègues canadiens dans la zone côtière de Talara.

En Colombie, des reconnaissances ont été faites dans les Départements de Cundinamarca (avec J. DE PORTA), Tolima (avec H. GRANADOS) et Huila (avec J. DE PORTA) et ont fourni notamment des restes de *Haplomastodon*, *Eremotherium* et *Tapirus*.

Au Chili, des contacts ont été pris et des relations maintenues avec les paléontologistes locaux, H. FUENZALIDA, d'abord, puis R. CASAMIQUELA. Entre temps R. PASKOFF, géographe français, a effectué

quelques récoltes intéressantes dans la région de Tongoy (HOFFSTETTER et PASKOFF, 1966).

Au Venezuela, ont été observés et identifiés les fossiles découverts à Barquisimeto (coll. du Frère NECTARIO MARIA), Muaco-Carrizal (coll. F. GUTTIÉRREZ, J. ROYO Y GOMEZ, J.M. CRUXENT) et Valencia (coll. F. TAKACS); certains des gisements ont été visités. Des relations sont maintenues avec F. TAKACS, qui poursuit activement l'exploitation des chantiers qu'il a ouverts aux alentours de Valencia, et qui doit venir étudier son matériel à l'Institut de Paléontologie du Muséum.

Mammifères tertiaires d'Amérique du Sud :

Les faunes tertiaires sud-américaines sont surtout connues à l'Est des Andes, spécialement en Argentine et en Uruguay (nombreux gisements classiques, principalement en Patagonie, étagés depuis le Paléocène supérieur jusqu'au sommet du Pliocène), au Brésil (Paléocène supérieur de San José de Itaborai; Néogène du territoire d'Acre), au Venezuela (Néogène) et dans le Pérou oriental (Néogène), et peut-être Paléogène).

La région andine est restée longtemps improductive. Cependant, sous l'impulsion des regrettés J. ROYO Y GOMEZ (Service Géologique de Colombie) et R.A. STIRTON (Université de Berkeley), de beaux gisements ont été découverts et exploités en Colombie. Ils ont donné lieu à d'importants travaux, publiés notamment par l'Université de Californie; mais une grande quantité de matériel reste encore à décrire.

Nos propres recherches, commencées en 1962, concernent spécialement les pays andins, et s'étendent depuis la Colombie jusqu'à la Bolivie. Les résultats en sont, pour la plupart, encore inédits (1).

En Colombie, en collaboration avec J. DE PORTA (alors professeur à l'Université de Bucaramanga) une expédition (1966) a été consacrée au Miocène supérieur de Villavieja-La Venta. Des récoltes intéressantes concernent principalement les Edentés, les Rongeurs, les Notongulés et les Litopternes; on notera tout spécialement la découverte d'une forme inédite (Condylarthre ou Litopterne primitif), présentant des affinités avec le groupe *éocène* des Polymorphinés. De plus la faune accompagnante, Reptiles et Poissons, comporte un bon nombre de nouveautés.

(1) Depuis la rédaction de cet article, l'auteur a publié diverses notes, notamment : *C.R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, t. 267 (1968), p. 1095-1097, p. 1273-1276; *Ibid.*, t. 269 (1969), p. 434-437.

Les gisements paléogènes sont plus rares et en général moins riches. Une mention spéciale doit être faite ici d'un Pyrothérien inédit (HOFFSTETTER, étude en cours ; matériel communiqué par H. GRANADOS), très différent des formes décrites en Argentine et au Pérou ; le fossile, qui représente un genre propre, provient de la formation Gualanday et correspond à l'Eocène supérieur ou à l'Oligocène inférieur (étude du gisement en collaboration avec J. CARRASCO).

En Equateur, une patiente prospection des bassins néogènes de Loja (1967) et de Cuenca-Biblian (1965-1967) avec l'aide du Service Géologique de l'Equateur, a permis de recueillir quelques indices prometteurs.

Au Pérou, une mission (1967), en collaboration avec l'Université d'Arequipa, a été consacrée à l'étude d'un gisement néogène à Sacaco, sur la côte sud du pays. Les Mammifères comprennent surtout des formes marines (Cétacés Mysticètes et Odontocètes ; Pinnipèdes), mais aussi un Gravigrade terrestre (la tête est inconnue ; il s'agit apparemment d'un genre nouveau, peut-être un Planopsiné évolué). Mais on observe aussi des Oiseaux (la forme dominante est un grand Manchot, voisin de *Spheniscus* ; il est accompagné par d'autres Oiseaux côtiers, notamment *Sula*). Les Poissons, déterminés par Mlle J. SIGNEUX et par J.-Cl. LEDOUX, comprennent notamment : *Hexanchus griseus* (= *Notidanus gigas*) ; *Isurus* (= *Oxyrhina*) *hastalis* ; *Carcharodon megalodon* ; *C. carcharias* ; *Odontaspis* cf. *taurus* ; *Carcharinus* cf. *egertoni* ; *Sphyrna* (ou *Carcharinus*) *prisca* ; *Myliobatis* sp. ; et des épines rostrales de Xiphiidae. De nombreux Mollusques marins complètent cet ensemble. Une telle association doit être interprétée comme un jalon néogène sur la voie de migration des faunes australes vers les Iles Galapagos.

En Bolivie, de nombreux gisements néogènes ont été repérés et étudiés, en collaboration avec les paléontologistes boliviens L. BRANISA et E. ORTEGA : Desaguadero, Achiri, Achocalla, Sehuencoma, Gualberto-Villarroel, Ayo-Ayo, etc. Des travaux en cours concernent notamment les Toxodontidés, les Glyptodontidés et les Gravigrades.

Il faut souligner tout spécialement ici l'importance des gisements de Salla-Luribay, non loin de Sicasica. Découverts par G. BEJARANO en 1962, activement exploités par L. BRANISA, ils ont été étudiés paléontologiquement par R. HOFFSTETTER (à partir de 1965), puis par E. ORTEGA (en 1967). Ils ont livré une belle faune de l'Oligocène inférieur (Deseado), bien datée notamment par les genres *Pyrotherium* et *Trachytherus*, l'un et l'autre abondants. L'ensemble comprend des Marsupiaux (au moins 4 genres, dont *Proborhyaena*), des Edentés (Orophodontidés, Mégalonichidés, Glyptodontes dont *Glyptatelus*, et

plusieurs genres de Tatous dont certains sont nouveaux), des Rongeurs, des Litopternes (dont plusieurs formes inédites), des Notongulés (*Archaeohyrax*, *Rhynchippus*, Léontinidés rares, *Plagiarthrus*, *Prohegetotherium*, etc.), des Astrapothériens (*Parastrapotherium*) et aussi quelques ossements d'Oiseaux, de Tortues et d'Anoures. C'est certainement la plus belle faune de cet âge observée en dehors de la Patagonie.

Ces nouvelles récoltes, jointes aux collections classiques, ont permis des travaux d'ensemble, qui intéressent en fait tout le continent sud-américain. Il s'agit de révisions de divers groupes zoologiques, de considérations d'ordre biogéographique (HOFFSTETTER) et aussi de travaux anatomiques spécialisés, notamment sur la région temporale (C. GUTH, 1961) et sur l'encéphale (Mlle C. DECHASEAUX, en cours) des Edentés.

Mammifères crétacés d'Amérique du Sud :

Au Sud du Pérou, non loin du lac Titicaca, au cours d'une reconnaissance géologique (août 1965), M. MATTAUER a découvert, en place dans la formation Vilquechico (Crétacé supérieur) de la Laguna Umayo, un fragment mandibulaire avec deux dents incomplètes. La pièce a été décrite par L. THALER (*in* GRAMBAST *et al.*, 1967) sous le nom de *Perutherium altiplanense*. La détermination des Charophytes, effectuée par L. GRAMBAST, ne laisse aucun doute sur l'âge géologique du fossile. Il s'agit d'un Mammifère, le premier qui ait été découvert dans un niveau crétacé en Amérique du Sud et même dans tout l'hémisphère austral. Or il présente une forme (inattendue pour ce niveau) de type bunodonte, qui suggère surtout les Condylarthres, et qui peut remettre en question l'histoire du groupe. En 1967, une mission du C.N.R.S. a permis à B. SIGÉ d'opérer dans le même gisement des lavages méthodiques, qui confirment l'âge du gisement, par la découverte de fragments d'œufs de Reptiles Ornithopodes ; ils ont en outre livré, à partir de deux tonnes de sédiments, une dizaine de dents de petits Marsupiaux didelphoïdes (SIGÉ, inédit) (1).

Ces découvertes sont de toute première importance. D'autres trouvailles sont à attendre plus au Sud dans le Crétacé supérieur continental (Groupe Puca), dont on connaît l'énorme développement en Bolivie. Des reconnaissances effectuées par L. BRANISA et R. HOFFSTETTER, en 1962 et 1965, ont livré des Charophytes, des Mol-

(1) Depuis la rédaction de cet article, B. SIGÉ a publié une note sur ce sujet : *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 267, sér. D, 1968, p. 1495-1498.

lusques, des Poissons et des Reptiles, en grande partie déterminés par les spécialistes de l'Institut de Paléontologie du Muséum. Mais des lavages systématiques, en vue de rechercher des restes de Mammifères, n'ont pas encore été faits.

Amérique Centrale et Mexique :

La compréhension du peuplement de l'Amérique du Sud et de ses échanges avec l'Amérique du Nord nécessite une étude méthodique des régions intermédiaires. En Amérique Centrale, des observations très significatives ont été faites par des nord-américains, notamment par E.C. OLSON et P.O. MC GREW (en 1941) au Honduras et par F.C. WHITMORE et R.H. STEWART (en 1965) au Panama. En revanche, la contribution française dans ce domaine est encore très modeste : au Mexique, J. BRUNET achève une thèse sur le Quaternaire de Tehuacan (Puebla) ; En Amérique Centrale, R. HOFFSTETTER a effectué une rapide tournée de reconnaissance. Il serait souhaitable que, dans le cadre des R.C.P. existantes, des chercheurs soient implantés dans cette région, en vue de corriger les cartes paléogéographiques, de localiser des barrières biologiques au cours du Tertiaire, de préciser les dates des migrations et surtout de rechercher l'origine des Singes Platyrrhiniens et des Rongeurs Caviomorphes.

NOTA. — Depuis la rédaction de cet article (juillet 1968), d'autres travaux importants ont été publiés par des chercheurs français. Citons notamment une note de R. LAVOCAT sur les Rongeurs (*C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 269, 1969, sér. D, p. 1496-1497), qui relève des ressemblances inattendues entre les Phiomorphes anciens d'Afrique et les Caviomorphes primitifs d'Amérique du Sud, lesquelles traduiraient une affinité réelle et non un parallélisme ou une convergence. Une autre note (R. HOFFSTETTER, *ibid.*, t. 269, 1969, sér. D, p. 434-437, 1 pl.) fait connaître le plus ancien Primate sud-américain, *Branisella boliviana*, qui remonte au Déséadien (Oligocène inférieur) de Bolivie. Ces observations, si on les rapproche des idées nouvelles sur l'histoire de l'Atlantique (X. LE PICHON, *Journ. Geoph. Res.*, vol. 73, 1968, p. 3661-3697), conduisent à remettre en honneur une possible origine africaine (et non nord-américaine) des Rongeurs et des Primates sud américains.

BIBLIOGRAPHIE

- BLAINVILLE (H.M. DUCROTAY DE), 1839-1864. — Ostéographie, 7 vol. texte, 7 vol. atlas, Paris (A. Bertrand).
- BOULE (M.) et THEVENIN A., 1920. — Mammifères fossiles de Tarija. *Miss. Scient. Créqui-Montfort et Sénéchal de la Grange*, 1 vol. in-4°, VII + 256 p., 65 fig., 26 pl., Paris (Soudier).
- BRANISA (L.), HOFFSTETTER (R.) et SIGNEUX (J.), 1964. — Additions à la faune ichthyologique du Crétacé supérieur de Bolivie. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2^e sér.), t. 36, n° 2, p. 279-297, 3 fig., 1 pl.

- BRANISA (L.), HOFFSTETTER (R.), FRENEIX (S.), ROMAN (J.) et SORNAY (J.), 1966. — Nouvelle contribution à l'étude de la paléontologie et de l'âge du Groupe Puca (Crétacé de Bolivie). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2^e sér.), t. 38, n° 3, p. 301-310, 2 fig.
- CUVIER (G.), 1796. — Notice sur le squelette d'une très grande espèce de quadrupède inconnue jusqu'à présent, trouvée au Paraguay, et déposé au cabinet d'histoire naturelle de Madrid. *Mag. Encycl.*, n° III, t. 1 (2^e année), p. 303-310, 2 pl.
- CUVIER (G.), 1804. — Sur le Megatherium. *Ann. Mus. Hist. Nat.*, vol. 5, p. 376-400, pl. 24-25.
- CUVIER (G.), 1806. — Sur différentes dents du genre des Mastodontes mais d'espèces moindres que celle de l'Ohio trouvées en plusieurs lieux des deux continens. *Ann. Mus. Hist. Nat.*, vol. 8, p. 401-424, 4 pl., Paris.
- CUVIER (G.), 1821-24. — Recherches sur les Ossemens fossiles. Nouv. éd., 5 t, en 7 vol., Paris (Dufour et d'Ocagne).
- GAUDRY (A.), 1904. — Fossiles de Patagonie. Dentition de quelques Mammifères. *Mém. Soc. Géol. France*, Paléont., vol. 12, fasc. 1, mém. 31, 27 p., 42 fig.
- GAUDRY (A.), 1906. — Fossiles de Patagonie. Les attitudes de quelques animaux. *Ann. Paléont.*, t. 1, fasc. 1-2, 42 p., 53 fig.
- GAUDRY (A.), 1906 a. — Fossiles de Patagonie. Etude sur une portion du monde antarctique. *Ann. Paléont.*, t. 1, fasc. 3, p. 101-143, 27 fig.
- GAUDRY (A.), 1908. — Fossiles de Patagonie. De l'Economie dans la Nature. *Ann. Paléont.*, t. 3, p. 41-60, 71 fig.
- GAUDRY (A.), 1909. — Fossiles de Patagonie : le *Pyrotherium*. *Ann. Paléont.*, t. 4, p. 1-28, 10 fig., 7 pl.
- GERVAIS (H.) et AMEGHINO (F.), 1880. — Les Mammifères fossiles de l'Amérique du Sud, 1 vol. in-8°, XI + 225 p., Paris et Buenos Aires.
- GERVAIS (P.), 1855. — Recherches sur les Mammifères fossiles de l'Amérique méridionale. *Zool. Exp. F. de Castelnau*, 1 vol. in-4°, 63 p., 10 pl., Paris (P. Bertrand).
- GERVAIS (P.), 1867-1869. — Zoologie et Paléontologie générales, 1 vol. texte et 1 vol. atlas, Paris (A. Bertrand).
- GERVAIS (P.), 1873. — Mémoire sur plusieurs espèces de Mammifères propres à l'Amérique méridionale. *Mém. Soc. Géol. France* (2^e sér.), t. 9, mém. V, 44 p., 5 pl.
- GERVAIS (P.), 1874. — *Lestodon trigonidens* et *Valgipes deformis*. *Journ. Zool.*, t. 3, p. 161-164, pl. V.
- GRAMBAST (L.), MARTINEZ (M.), MATTAUER (M.) et THALER (L.), 1967. — *Perutherium altiplanense* nov. gen., nov. sp., premier Mammifère mésozoïque d'Amérique du Sud. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 264, p. 707-710.
- GUTH (C.), 1961. — La région temporelle des Edentés, 1 vol., 191 p., 10 pl., Le Puy (Imp. Jeanne d'Arc).
- HOFFSTETTER (R.), 1952. — Les Mammifères pléistocènes de la République de l'Equateur. *Mém. Soc. Géol. France* (n. s.), t. 31, mém. 66, 391 p., 110 fig., 8 pl.
- HOFFSTETTER (R.), 1954. — Les Mammifères fossiles de l'Amérique du Sud et la Biogéographie. *Rev. Gén. Sc.*, t. 51, n° 11-12, p. 348-378, 3 fig.
- HOFFSTETTER (R.), 1954 a. — Les Gravigrades (Edentés Xénarthres) des Cavernes de Lagoa Santa (Minas Gerais, Brésil). *Ann. Sc. Nat., Zool.* (11^e sér.), t. 16, p. 741-764, 4 fig.

- HOFFSTETTER (R.), 1955. — Un Mégalonychidé (Edenté Gravigrade) fossile de Saint-Domingue (Ile d'Haïti). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2^e sér.), t. 27, p. 100-104, 1 fig.
- HOFFSTETTER (R.), 1955 a. — Remarques sur la classification et la phylogénie des Mastodontes sud-américains. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2^e sér.), t. 27, n^o 6, p. 484-491, 1 fig.
- HOFFSTETTER (R.), 1956. — Contribution à l'étude des Orophodontoidea, Gravigrades cuirassés de la Patagonie. *Ann. Paléont.*, t. 42, p. 25-64, 8 fig.
- HOFFSTETTER (R.), 1958. — Edentés Xénarthres. Traité de Paléontologie (Dir. J. PIVETEAU), t. VI-2, p. 535-636, 64 fig.
- HOFFSTETTER (R.), 1959. — Généralité d'une circulation veineuse intrarachidienne chez les Edentés Tardigrades (Paresseux et Gravigrades). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2^e sér.), t. 31, n^o 2, p. 181-187, 2 fig.
- HOFFSTETTER (R.), 1959 a. — Les rôles respectifs de Bru, Cuvier et Garriga dans les premières études concernant *Megatherium*. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2^e sér.), t. 31, n^o 6, p. 536-545.
- HOFFSTETTER (R.), 1961. — Description d'un squelette de *Planops* (Gravigrade du Miocène de Patagonie). *Mammalia*, t. 25, n^o 1, p. 57-96, 12 fig.
- HOFFSTETTER (R.), 1963. — La faune pléistocène de Tarija (Bolivie). Note préliminaire. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2^e sér.), t. 35, n^o 2, p. 194-203.
- HOFFSTETTER (R.), 1964. — Les Glyptodontes du Pléistocène de Tarija (Bolivie). I. Genres *Hoplophorus* et *Panochthus*. *Bull. Soc. Géol. France* (7), t. 5 (1963), p. 126-133, 3 fig., 1 pl.
- HOFFSTETTER (R.) et PASKOFF (R.), 1966. — Présence des genres *Macrauchenia* et *Hippidion* dans la faune pléistocène du Chili. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2^e sér.), t. 38, n^o 4, p. 476-490, 3 fig.
- HOFFSTETTER (R.), 1968. — Sur la répartition géographique des Macrauchenidae (Mammifères, Litopternes) au Pléistocène. *C.R.S. Soc. Géol. France*, 1968, fasc. 3, p. 85-86.
- HOFFSTETTER (R.), 1968 a. — Ñuapua, un gisement de Vertébrés pléistocènes dans le Chaco bolivien. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2^e sér.), t. 40, p. 823-836, 2 fig.
- MORTILLET (A. de), 1922. — Le gisement fossilifère de Tarija (Bolivie). *C.R. Congr. Ass. Franç. Av. Sc.*, Rouen 1921, p. 911-919, 4 fig.
- NODOT (L.), 1856. — Description d'un nouveau genre d'Edenté fossile, 1 vol. in-8°, 166 p., 1 pl. ; 1 atlas in-4°, 12 p., Dijon (Imp. Lorrean-Feuchot).
- ORBIGNY (A. d'), 1842. — Voyage dans l'Amérique méridionale, III, 4. *Paléontologie*, 188 p., 22 pl., Paris (P. Bertrand).
- PIVOTEAU (J.), 1941. — L'histoire biogéographique des Marsupiaux et le problème de l'Antarctide. *Mammalia*, t. 5, n^o 2, p. 33-49, 8 fig.
- POUCHET (G.), 1866. — Contribution à l'Anatomie des Edentés, 1^{er} et 2^e mémoires. Extr. du *Journ. Anat.* (Ch. ROBIN), 12 + 18 p., 4 pl.
- SERRES (E.R.A.), 1863-1866. — [Notes diverses sur *Glyptodon*]. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 56 (1863), p. 885-888, 1028-1033 ; t. 61 (1865), p. 457-466, 537-544, 665-670 ; t. 62 (1866), p. 207-209.
- SERRES (E.R.A.), 1867. — De l'ostéographie de *Mesotherium* et de ses affinités zoologiques. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 65, p. 6-17, 140-148, 273-278, 429-437, 593-599, 740-748, 841-848.
- TOURNOUER (A.), 1903. — Note sur la géologie et la paléontologie de la Patagonie. *Bull. Soc. Géol. France* (4^e sér.), t. 3, p. 463-473, 5 fig.
- WEDDELL (H.A.), 1851. — Voyage dans le Sud de la Bolivie. Exp. F. de Castelnau, 1 vol., 432 p., 1 carte, Paris (P. Bertrand).

**LES EXPEDITIONS
ET LES FOUILLES PALEONTOLOGIQUES (Vertébrés)
ORGANISEES PAR LA FRANCE A L'ETRANGER**

par

J.P. LEHMAN

A la suite des travaux des géologues de terrain, nous disposons actuellement de cartes géologiques couvrant presque toute la planète, mais plus ou moins complètes. Cependant si la nature des principaux terrains a été en général reconnue, il reste à étudier en détail les faunes qu'ils contiennent et, en particulier, les faunes de Vertébrés. De tels travaux, nécessitant, sinon toujours des fouilles, du moins de longs séjours sur place, sont dans l'ordre normal du développement scientifique ; car de nombreux gisements, repérés par les géologues n'ont, souvent, pas fait l'objet de recherches approfondies ; ceci est vrai en particulier pour l'Afrique francophone. Les résultats acquis durant les vingt dernières années montrent que toutes les missions paléontologiques ont été très fructueuses.

Afrique

Maroc. — La plupart des expéditions paléontologiques françaises ont eu lieu en Afrique. Au Maroc, dès 1950, J.P. LEHMAN mettait au jour une importante faune d'Arthrodières dans le Famennien du Tafilalet ; celle-ci comprend les genres nord-américains *Dunkleosteus* (pro parte = *Dinichthys*) et *Titanichthys*, ainsi qu'un genre nouveau, exclusivement marocain, *Tafilalichthys*. Plus à l'Ouest dans la région d'Akka, des Poissons ont été recueillis dans les divers niveaux du Dévonien (mission 1966) mais n'ont pas encore été décrits, tandis que les grands Arthrodières se retrouvent dans la vallée de la Saoura (Sahara algérien) et que dans le Dévonien de cette région étaient signalés des restes d'Acanthodiens (*Machaeracanthus*) et de Pycnodontes (mission 1952). Toujours au Maroc, grâce à l'appui du C.N.R.S. mais grâce aussi à l'aide précieuse du Service géologique du Maroc, sous l'impulsion de son Directeur M. Mohamed DIOURI, des fouilles très importantes, qui ont occupé jusqu'à une trentaine d'ouvriers, ont eu lieu dans le couloir permo-triasique de l'Argana, près du col de Tizi Machou, à l'Est d'Agadir ; elles ont permis de recueillir, sous la direction de M. DURUT, Attaché de Recherche au C.N.R.S., de très nombreux spécimens de Vertébrés permo-triasiques admirablement

conservés. La nature de ces faunes pourra probablement permettre d'arriver à déterminer soit des associations locales de faciès, soit une succession stratigraphique. Les formations du couloir de l'Argana (DUTUIT, 1967) ont donné des Poissons divers — parmi lesquels des Dipneustes — des Stégocéphales Métoposaures, grandes formes dont les têtes atteignaient une longueur d'environ 50 cm et dont les squelettes des corps sont parfois conservés, des Reptiles Phytosaures, des restes de Théropodes et enfin des crânes de Reptiles mammaliens Anomodontes rappelant *Kannemeyeria*. La découverte de cette faune du Trias continental est remarquable ; soulignons que l'on ne connaissait pas de Reptiles mammaliens en Afrique au Nord du Sahara et que ceux-ci sont rares en Europe sauf en U.R.S.S. Les pièces sont dégagées à Rabat dans un local construit dans ce but par le Service géologique du Maroc ; leur transport pour étude pose des problèmes financiers, car étant donné la dimension des pièces, c'est une cinquantaine de tonnes qui devront être expédiées à Paris.

Toujours au Maroc, on doit citer aussi les fouilles du Djebel Irhoud ; ce gisement a donné un crâne de Néanderthalien découvert par M. ENNOUCHI (1962).

Algérie. — En Algérie, des Mammifères fossiles ont été récoltés en 1966 par C. ARAMBOURG et Y. COPPENS : ces fossiles proviennent du Villafranchien supérieur (Aïn Hanech) et du Villafranchien inférieur (Aïn Boucherit). La description du gisement de Ternifine et des restes de *Atlantthropus mauritanicus* recueillis au cours de trois campagnes de fouilles (1954, 55, 56), menées à bien avec des moyens puissants, a été publiée en 1963 dans les Archives de l'Institut de Paléontologie humaine.

Tunisie. — Un gisement villafranchien inférieur à *Elephas africanavus* et *Ananchus osiris* a été fouillé en 1967 par RUSSELL puis par COPPENS, tous deux Chargés de Recherche au C.N.R.S. ; ce gisement de l'Hamada Damous près de Tunis a donné des Mammifères et est intercalé entre deux lumachelles marines.

Désert libyen. — C. ARAMBOURG (1961) a montré que la faune classique du Fayoum se retrouvait dans l'Eocène et l'Oligocène du désert libyen.

Niger. — Au Niger, le Permien du gisement de Moradi situé à 180 km au nord-ouest d'Agadès s'est avéré fort intéressant, car il a donné un crâne de Captorhinomorphe rapporté à Paris par M. TAQUET ; ce crâne est en cours de dégagement ; c'est la première fois qu'un Captorhinomorphe a été découvert en Afrique. Toujours au

Niger, mais dans le Crétacé antécénomanien, une très riche faune de Vertébrés fait l'objet des travaux de M. TAQUET ; les premières pièces avaient été trouvées par les ingénieurs du Commissariat à l'Énergie atomique ; puis deux missions eurent lieu au Niger en janvier-février 1965 et en mars-avril 1966 ; elles comprenaient notamment MM. GINSBURG, DE LAPPARENT, TAQUET, DE RICQLES, le matériel automobile ayant été amené d'Alger, avec traversée du Sahara dans la première mission, de Fort-Lamy dans la seconde. Les fossiles ont dû être rapportés à Paris par avion étant donné les difficultés du transport sur piste ; ils proviennent des environs de Gadoufoua à 170 km à l'Est d'Agadès et comprennent des restes de Poissons (*Hybodus*, *Lepidotes*, *Ceratodus*), des Chéloniens, des Crocodiliens dont le gigantesque *Sarcosuchus imperator*, genre nouveau dont le crâne atteint une longueur de 1,70 m, des Dinosaures (Sauropodes, Théropodes et Ornithopodes, avec le genre *Iguanodon*) (TAQUET, 1967).

Tchad. — Le Villafranchien du Tchad a, au cours de trois missions (hivers 1960-61, 63-64, 65-66), été exploré par M. Y. COPPENS qui a étudié les formations sédimentaires du Nord de la cuvette tchadienne ; le territoire prospecté représente environ 80.000 km²) ; sur celui-ci, des terrains plio-villafranchiens très fossilifères affleurent dans un rayon de 50 km autour du poste de Koro-Toro ; il existe trois faunes successives dans ce Plio-villafranchien reconnues pour la première fois par COPPENS : 1°) faune à *Ananchus* et Stégodonte à longue symphyse (*Stegotetrabelodon*) et également à Hippopotame (*Merycopotamus*) ; 2°) faune certainement villafranchienne à *Elephas africanavus*, *E. recki*, Stégodontes, *Stylohipparion* ; 3°) une faune du Pleistocène moyen peu variée, avec le célèbre fossile humain, *Tchadanthropus uxoris*, qui apparaît actuellement comme ayant des affinités pithécanthropiennes avec quelques caractères plus archaïques toutefois que ceux des Pithécanthropes. Par-dessus cet ensemble, une couverture fluvio-lacustre ou éolienne livre partout la grande faune soudanaise du sommet du Pleistocène et de l'Holocène. La richesse des affleurements du Quaternaire ancien dans cette partie de l'Afrique apparaît tout à fait exceptionnelle. Les fouilles se poursuivront dans les années à venir.

Abyssinie. — Le Villafranchien du bassin de l'Omo (Abyssinie) a fait l'objet d'une expédition américano-anglo-française durant le printemps et l'été 1967 en accord avec le gouvernement éthiopien. La mission française a pu établir la série stratigraphique du bassin : celle-ci, d'une épaisseur de l'ordre de 600 m, débute au Villafranchien inférieur et atteint le Pléistocène récent ; cette coupe définie dans la partie sud du bassin s'est révélée valable aussi pour les autres régions

de celui-ci et a été adoptée par les missions américaine et britannique. La mission française a pu recueillir environ cinq tonnes de matériel paléontologique (Vertébrés) qui permettront de compléter les connaissances acquises dès 1933 par la première mission ARAMBOURG en Abyssinie. L'équipe française qui comprenait MM. ARAMBOURG, COPPENS et CHAVAILLON a découvert un nouvel Australopithèque rappelant le Paranthrope, *Paraustralopithecus aethiopicus* ; ce fossile a été daté par la méthode du K/A à Berkeley : il aurait une ancienneté de 2 millions 500.000 ans environ. Des dents contemporaines du *Paraustralopithecus* représenteraient un Hominien plus gracile et qu'on pourrait rapprocher d'au moins certains Hominiens rapportés par LEAKEY à l' « *Homo habilis* ».

Basutoland. — Au Basutoland (Lesoto), les fouilles de L. GINSBURG, et celles de M. Paul ELLENBERGER ont permis de dégager un nouveau Tritylodonte, le genre *Likhoelia*, d'autant plus intéressant que ce spécimen montre la partie arrière du crâne et la mandibule, inconnues chez le genre *Tritylodon*, défini d'après un holotype beaucoup plus incomplet. La description de *Likhoelia* est d'autant plus fondamentale que les Tritylodontes ne comprenaient jusqu'à cette publication (1962) que trois genres connus. Le Trias du Lesoto a donné aussi des ossements de Dinosaures, tandis que de nombreuses pistes de ces animaux avaient déjà été moulées par M. ELLENBERGER.

Madagascar

Les recherches concernant Madagascar ont été poursuivies : les faunes du Trias du Nord de l'île avaient fait l'objet, avant-guerre, des travaux de J. PIVETEAU. Au cours de deux missions de fouilles en 1954 et en 1961, de nouveaux fossiles ont été recueillis. En 1954, de plus, des Vertébrés du Trias du sud de Madagascar ont été récoltés (environs de Beroroha et de Ranohira) : cette faune comprend des genres qui étaient déjà connus dans le Nord de l'île et des Dipneustes (genre *Paraceratodus*, intéressant parce que moins évolué que le genre *Ceratodus* ; LEHMAN, CHATEAU, LAURAIN et NAUCHE, 1959). Dès 1954, de plus, un important matériel de Stégocéphales avait été recueilli (Benthosuchides et Trématosaures). En 1961, aux environs d'Ambilobe, de nombreux endocrânes d'Actinoptérygiens qui révèlent les moindres détails de l'anatomie crânienne purent être mis au jour ; ils font l'objet de la thèse — publiée cette année par le C.N.R.S. (« Cahiers de Paléontologie ») — de Mlle BELTAN, qui participa d'ailleurs à la mission. Toujours en 1961, de nouveaux Stégocéphales (*Mahavisaurus*, *Lyrosaurus*, *Ifasaurus*) furent découverts ; ces nouveaux genres sont caractérisés par la régression de leur échancrure

oytique et apparaissent assez évolués. Le mélange de Stégocéphales marins (Trématosaures) et de Stégocéphales d'eau douce confirme le caractère littoral des gisements de l'Eotrias du Nord de Madagascar.

Arctique

Dans l'Arctique, des fouilles ont eu lieu en 1964 (mission J.P. LEHMAN et E. HEINTZ). Bien que les moyens mis en œuvre aient été à l'époque relativement limités puisqu'il s'agissait plutôt d'une campagne de reconnaissance, financée par le C.N.R.S. puis aidée sur place par la Compagnie d'Exploitation pétrolière — qui a mis notamment des hélicoptères à la disposition des chercheurs —, de magnifiques fossiles dévoniens ont pu être rapportés au Muséum National d'Histoire Naturelle. Ce sont : 1° des *Heterostraci* (genres *Gigantaspis* et *Doryaspis* avec nouvelles espèces, en ce qui concerne ce dernier genre) ; 2° des Arthrodires Dolichothoracides à endocrânes remarquablement conservés avec traces de nerfs crâniens et de l'oreille interne rappelant le genre *Kujdanowiaspis* de Podolie (ce matériel fait actuellement l'objet d'une étude détaillée de M. GOUJET) ; 3° des Crossoptérygiens Porolépiformes avec une très belle mandibule confiée pour étude à M. le Professeur JARVIK, de Stockholm. Dans le Trias inférieur, la récolte a été surtout riche en Stégocéphales, mais des fragments de Poissons ont été aussi trouvés (*Saurichthys*, Paléoniscides, Coelacanthiformes), tandis que dans le Trias supérieur, quelques restes de Reptiles étaient mis au jour.

Cette année, une exploration systématique des affleurements sédimentaires du Spitzberg devrait avoir lieu, mais elle a dû être reportée à l'année prochaine, en raison des grèves. Organisée par le C.N.R.S. sous forme d'une action spécifique, la mission 1969 disposera d'un bateau norvégien, et de deux hélicoptères ; elle comportera quatorze chercheurs ; les Vertébrés du Dévonien seront recherchés dans les fjords de Dickson, d'Ekman et dans la baie de Wood ; ceux du Trias à l'Est et au Sud de Longyearbyen. Des Végétaux fossiles primaires seront récoltés aux environs de Pyramiden et des plantes tertiaires à Ny Alesund. Des Mammifères tertiaires seront recherchés dans la région de Svea Gruva. Le séjour sur le terrain durera environ deux mois. On doit souligner, à propos de cette mission, l'importance de l'effort financier consenti par le C.N.R.S., effort véritablement sans précédent en ce qui concerne la Paléontologie.

Mexique

Au Mexique, dans le cadre de la Recherche coopérative sur programme, dirigée par M. STRESSER-PÉAN, J. BRUNET étudie les faunes

quaternaires des Hauts-Plateaux mexicains, en rapport avec la géologie très spéciale des bassins lacustres de cette région. Nous ne possédons pas de travaux d'ensemble concernant ces faunes dont la connaissance précise peut être si importante pour le problème des relations fauniques entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud.

Nous ne parlerons pas ici des fouilles et des missions qui ont eu lieu en Amérique du Sud, car elles font l'objet de la communication de R. HOFFSTETTER.

Moyen-Orient

Au Moyen-Orient, de nombreux Poissons fossiles ont été recueillis au Liban en 1960 par M. le Professeur ARAMBOURG et Mlle SIGNEUX.

En Israël, des fouilles méthodiques ont été entreprises au Djebel Kafzeh près de Nazareth. M. PIVETEAU en retracera les principales étapes, dans sa conférence.

Afghanistan. — En Afghanistan, une première mission de reconnaissance a donné à MM. LANG et LAVOCAT une faune comprenant principalement des Rongeurs dans une formation d'âge sarmatien (1967).

Europe

Espagne. — Quant à l'Europe enfin, nos chercheurs ont travaillé en Espagne (missions 1965-66-67 de Mlle WENZ, au Montsech près de Lerida) : de nombreux Poissons fossiles et des Anoures ont été mis au jour dans ce gisement jurassique, dans une certaine mesure comparable à ceux de Cerin et de Solenhofen. Egalement en Espagne, M. E. HEINTZ a recueilli une riche faune d'Artiodactyles dans le Villafranchien des environs de Teruel (gisement de La Puebla de Valverde), intéressante en raison des comparaisons possibles avec les faunes contemporaines du Villafranchien français. Ces missions ont été faites en collaboration étroite avec notre éminent collègue, le Professeur CRUSAFONT, de Barcelone.

Italie. — Les gisements italiens du Monte Bolca (Eocène de la région de Vérone) ont été visités par M. J. BLOT qui se consacre à une révision de la faune de ce célèbre gisement, avec, comme matériel principal, les collections du Muséum de Paris et celles du Museo Civico de Vérone ; cette étude n'a été possible que grâce à l'aimable et précieux concours du Professeur PAZZA, malheureusement décédé, et de M. le Professeur RUFFO.

Allemagne. — En Allemagne, enfin, quelques Arthroïres, Dipneustes et Paléoniscides ont été recueillis par M. D. HEYLER, dans le célèbre gisement dévonien de Bergisch-Gladbach près de Cologne, en collaboration avec les chercheurs scandinaves (JESSEN).

Au total, il est donc clair que ces missions se sont avérées particulièrement fructueuses ; il semble que l'on puisse chercher à examiner quelles sont les raisons de ces réussites. Nul doute, tout d'abord, que les chercheurs ont fait preuve de dynamisme, de qualités d'endurance et d'enthousiasme ; presque tous ont suivi l'enseignement de Paléontologie des Vertébrés à la Sorbonne (D.E.A.) dirigé par M. PIVETEAU ; ils ont donc des bases solides. Mais, quelle que soit la valeur de ces paléontologistes, le succès n'a pu être atteint que grâce au C.N.R.S. ; le Centre nous a fourni les moyens financiers nécessaires, sans souci de rentabilité pratique immédiate, mais en cherchant à promouvoir la recherche fondamentale. Enfin, l'objet de chacune des missions avait été étudié minutieusement et l'ensemble de ces fouilles correspond à un plan coordonné d'efforts, en général continu, s'étendant sur plusieurs années.

*Institut de Paléontologie
du Muséum National d'Histoire Naturelle
Paris, juillet 1968*

BIBLIOGRAPHIE

- ARAMBOURG C., 1963. — Continental Vertebrate faunas of the Tertiary of North Africa dans F.C. Howell et F. Bourlière « African ecology and human evolution ».
- ARAMBOURG C., 1963. — L'Atlantropus mauritanicus. *Arch. Inst. Pal. Humaine*, vol. 32.
- ARAMBOURG C., CHAVAILLON J. et COPPENS Y., 1967. — Premiers résultats de la nouvelle mission de l'Omo. *C.R. Acad. Sc. Sér. D*, vol. 265.
- BELTAN L., 1968. — La faune ichthyologique de l'Eotrias du Nord-Ouest de Madagascar : le neurocrâne. *Cahiers de Paléontologie, C.N.R.S.*
- BLOT J., 1969. — Révision de la faune ichthyologique du Monte Bolca (Italie) classée jusqu'ici dans les familles Carangidae, Menidae, Ephippidae et Scatophagidae. *Museo Civico di Storia Naturale, Vérone*.
- COPPENS Y., 1962. — Découverte d'un Australopithécidé dans le Villafranchien du Tchad. *Colloque Intern., C.N.R.S.*, n° 104.

- COPPENS Y., 1965. — Les Proboscidiens du Tchad. *Actes 5^e Congrès Panafricain de Préhistoire et de l'Etude du Quaternaire*.
- COPPENS Y., 1965. — L'Homnien du Tchad. *C.R. Acad. Sc., Sér. D*, t. 260.
- COPPENS Y., 1967. — Essai de biostratigraphie du Quaternaire de la région de Koro Toro. *Colloque Intern. C.N.R.S.*, n° 163.
- DUTUIT J.M., 1967. — Gisements de Vertébrés triasiques de l'Atlas marocain. *Colloque Intern. C.N.R.S.*, n° 163.
- ENNOUCHI E., 1962. — Un Néanderthalien : l'Homme de Jebel Irhoud (Maroc). *Anthropologie*, vol. 66, n°s 3-4.
- GINSBURG L., 1961. — Les Tritylodontes. *Colloque Intern. C.N.R.S.*, n° 104.
- GINSBURG L., 1962. — *Likhoelia ellenbergeri*, Tritylodonte du Trias du Basutoland. *Ann. Paléont.*, vol. 48.
- HEINTZ E., 1968. — Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Thèse Doctorat d'Etat, Fac. Sc. Paris* (inédit).
- LANG J. et LAVOCAT R., 1968. — Première découverte d'une faune de Vertébrés dans le Tertiaire d'Afghanistan et datation de la série de Bamian. *C.R. Acad. Sc., sér. D*, vol. 266.
- LAUTIER M., 1968. — Contribution à l'étude de deux Ptéraspidés du Spitzberg : genres *Gigantaspis* et *Doryasyis*. *Thèse trois. cycle. Fac. Sc. Paris* (inédit).
- LEHMAN J.P., 1956. — Les Arthrodires du Dévonien inférieur du Tafilalet. *Notes et Mém. Serv. Géol. Maroc*, n° 129.
- LEHMAN J.P., CHATEAU C., LAURAIN M., NAUCHE N., 1959. — Les Poissons de la Sakamena moyenne. *Ann. Paléont.*, vol. 45.
- LEHMAN J.P., 1962. — Les Stégocéphales du Trias du Nord de Madagascar. *Ann. Paléont.*, vol. 47.
- LEHMAN J.P., 1964. — A propos de quelques Arthrodires et Ichthyodorulites sahariens. Mélanges ichthyologiques. *Mém. I.F.A.N.*, n° 68.
- LEHMAN J.P., 1966. — Nouveaux Stégocéphales de Madagascar. *Ann. Paléont.*, vol. 52 (Vertébrés).
- PELICIA D., 1967. — Les *Belonostomus* de Ceara. *D.E.A., Fac. Sc. Paris* (inédit).
- RUSSELL D., 1967. — Muséum d'Histoire Naturelle Paris. *Society of Vertebrate Paleontology*, n° 79.
- SIGOGNEAU D., 1969. — Révision systématique des Gorgonopsiens sud-africains. *Cahiers Paléont. C.N.R.S.* (à l'impression).
- WENZ S., 1964. — Etude d'un nouveau *Notagodus* de la Province de Lerida (Espagne). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, sér. 7, t. 6.
- WENZ S., 1968. — Note préliminaire sur la faune ichthyologique du Jurassique supérieur de Montsech (Espagne). *Bull. Soc. Géol. France*.

Addendum (années 1968 et 1969)

En 1969, M. ENNOUCHI signalait dans le Quaternaire des environs de Casablanca la présence d'un Pithécanthropien représenté par une mandibule entière.

En 1969, également, M. TAQUET a découvert un crâne de Paréiosaurien dans le Permien du Niger.

Dans le Villafranchien de l'Omo, d'autres restes de *Paraustralopithecus* ont été mis au jour ; en 1969, un galet aménagé, le plus ancien outil humain connu datant de 2 millions 200.000 ans, a été recueilli (ARAMBOURG, CHAVAILLON et COPPENS).

Notons encore la découverte d'un squelette d'enfant Néanderthalien en Israël (1968, VAN DER MERSCH).

Les résultats scientifiques de l'expédition française au Spitzberg de l'été 1969 ne peuvent encore être exposés car le matériel est en grande partie encore en caisses ; 23 tonnes de fossiles ont été rapportées à Paris (Agnathes et Placodermes dévoniens, Plantes dévoniennes, Poissons, Stégocéphales et Reptiles triasiques, Plantes tertiaires) ; l'expédition, qui disposait d'importants moyens, était une action spécifique du C.N.R.S. et comprenait une vingtaine de chercheurs du Muséum et de divers Universités françaises. L'expédition prévue pour 1968 avait dû être reportée en 1969 en raison des événements politiques.

**LA CAVITE PELVIENNE
D'AUSTRALOPITHECUS PROMETHEUS (Dart)
Essai de paléo-obstétrique**

par

Y. MALINAS

Si les travaux sur l'os iliaque des Hominiens et Préhominiens fossiles sont extrêmement nombreux, ils sont le plus souvent orientés vers la description des éléments anatomiques et plus spécialement des insertions musculaires qui permettent de conclure à la station verticale habituelle des représentants des espèces étudiées. L'ensemble formé par les deux os iliaques et le sacrum constitue en outre chez tous les Mammifères un anneau osseux continu et peu extensible, au travers duquel devra se propulser le mobile fœtal.

Chez tous les quadrupèdes, y compris les Simiens, l'anneau pelvien est de structure très simple : c'est véritablement un anneau disposé obliquement par rapport au trajet du fœtus : il n'y a pas de cavité pelvienne. Ceci explique qu'il n'existe en médecine vétérinaire rien de comparable à ce que l'on désigne en médecine humaine sous le nom de « mécanique obstétricale ».

Dans tous les groupes de Mammifères, la dimension de la tête fœtale ne pose aucun problème obstétrical, si on laisse de côté le cas particulier de l'accrochement par le museau dû à la longueur de la tête chez le poulain.

Ce n'est que chez les Primates que les dimensions de la tête fœtale sont supérieures aux dimensions du reste du corps du fœtus.

Chez les Singes quadrupèdes actuels et plus spécialement chez les Macaques, l'accouchement de la tête fœtale peut être dystocique mais uniquement du fait d'une disproportion entre l'anneau pelvien et la présentation : on peut dire qu'il s'agit là d'un phénomène de « tout ou rien » : dès que l'unique détroit est passé, il n'y a pas de mécanisme et l'expulsion suit immédiatement l'engagement.

Les grands Singes anthropoïdes actuels présentent également un pelvis annulaire très oblique par rapport à l'axe du corps et de très vastes dimensions. Leur symphyse pubienne est verticale lorsqu'ils sont en position debout ; leur sacrum est très court. Non seulement cet anneau ne présente aucune cavité pelvienne, mais

encore aucune difficulté obstétricale d'ordre mécanique ne peut être observée chez eux, les dimensions du fœtus étant ridiculement faibles en comparaison de celles du bassin.

L'existence d'une cavité pelvienne affectant la forme d'un segment de tore, caractérise toutes les races humaines actuellement vivantes. Cette cavité est limitée par deux zones rétrécies : le détroit supérieur et le détroit inférieur.

La cavité pelvienne elle-même présente à hauteur des épines sciatiques, un troisième détroit dit « détroit moyen », limité en arrière par le sacrum et en avant par la symphyse pubienne. Ce détroit moyen n'existe que chez l'Homme et sa présence impose à la présentation fœtale des mouvements de flexion et de rotation dont l'étude constitue la mécanique obstétricale.

Il nous a paru intéressant de situer la cavité pelvienne des Hominiens fossiles et nous présentons aujourd'hui un travail préliminaire qui concerne *Australopithecus prometheus* (DART).

Nous avons soumis nos premiers résultats à M. le Professeur DART qui a bien voulu nous encourager à poursuivre dans cette voie. Ce sont ces premiers résultats qui font l'objet des lignes qui vont suivre.

I. Matériel utilisé

La reconstitution du bassin d'*A. prometheus* a été faite à partir de moulages des pièces originales qui nous ont été aimablement adressées par M. le Professeur TOBIAS. Ces pièces sont au nombre de deux : un ilion gauche et un ischion droit ; il est très probable que les deux pièces appartiennent au même individu, si l'on en croit M. le Professeur DART qui les a découvertes. La pièce iliaque est en excellent état et seul, le sourcil cotyloïdien présente des traces d'usure. La pièce ischiatique est au contraire très abîmée. Sa moitié inférieure est intacte il ne manque que la pointe de la tubérosité ischiatique) mais sa moitié supérieure a été érodée sur toutes les faces, sauf la face endopelvienne. La figure 1 qui représente la face externe et postérieure, montre que la seule zone articulaire reconnaissable est un étroit segment de 3 mm de largeur maximum, qui s'étend sur environ 15 mm de longueur.

II. Méthodes de travail

La reconstitution de la cavité pelvienne se fait en deux étapes :

- reconstitution de l'os iliaque,
- orientation des deux os par rapport à la ligne médiane pour obtenir par déduction la largeur du sacrum.

1°) La reconstitution de l'os iliaque a comporté les temps suivants :

— Détermination des formes et des dimensions de la cavité cotyloïde : ceci permet de disposer dans l'espace l'ischion par rapport à l'ilion.

— Reconstitution de la portion pubienne dans les trois dimensions de l'espace.

2°) L'orientation se fait à partir des deux angles d'inclinaison et de déclinaison de la cavité cotyloïde, angles que l'on peut déduire de reconstructions géométriques.

3°) La hauteur approximative de la première vertèbre sacrée peut être déduite de l'empreinte de l'articulation sacro-iliaque. La hauteur des autres vertèbres peut alors être imaginée sans grande erreur.

De ces données peut être déduit le niveau de la coupole diaphragmatique, donc la dimension de l'utérus à terme. Ceci nous donne un moyen de contrôle des dimensions de la tête fœtale tirées des diamètres du bassin : le rapport de la tête au corps du fœtus à terme étant à peu près la même chez tous les Primates, il faudra que le fœtus correspondant à la tête compatible avec le bassin, soit lui-même d'une dimension compatible avec l'utérus.

III. Reconstruction des parties manquantes de l'ischion

Les figures 2 et 3 montrent 4 coupes de l'ischion représenté sur la figure 1, coupes correspondant aux niveaux marqués 1, 2, 3 et 4.

Les trois premières coupes intéressent la zone intacte de la surface articulaire dont la courbure peut être prolongée. La portion érodée de la face postéro-externe peut être complétée et ce travail est surtout facile sur la troisième coupe où il existe sur la face externe une toute petite zone intacte. La superposition des trois premières coupes permet de déterminer le niveau de l'épine sciatique. La quatrième coupe ne comporte aucune zone articulaire intacte, mais presque toute la circonférence postéro-externe est correctement conservée. En extrapolant la courbure de la zone intacte de la corticale sur la face externe de l'os, on peut avec quelque vraisemblance rétablir la projection en avant du plan osseux de la corne postérieure de la cavité cotyloïde.

Sur les quatre schémas, une flèche perpendiculaire au plan de la surface quadrilatère et tangente à la limite postérieure de la

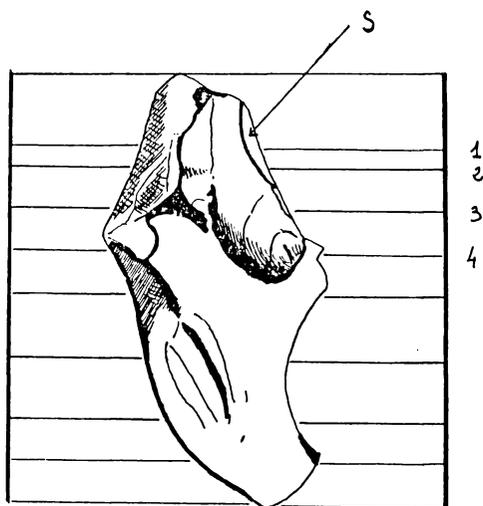


Fig. 1 x 2

Face postéro-externe de l'ischion droit.

On reconnaît en 5 une zone intacte de la surface articulaire cotyloïdienne.

Les coupes en 1 - 2 - 3 et 4 sont reconstruites sur les figures suivantes.

surface articulaire, nous donne un rapport qui va être utilisé sur la figure 4.

La figure 4 est celle d'un ischion gauche tiré par symétrie de l'ischion droit dont nous disposons. L'orientation de l'os est différente de celle adoptée sur la figure 1 : le plan de la surface quadrilatère est mis en coïncidence avec le plan de la feuille, de telle sorte que les 4 flèches perpendiculaires à ce plan sur les figures 2 et 3 se projettent exactement sur le bord antérieur de l'os. Il suffit dès lors de reporter les distances a, b, c, d, qui séparent la flèche du rebord cotyloïdien sur les figures 2 et 3, pour obtenir 4 points qui déterminent la position de ce rebord cotyloïdien sur la figure 4. Ces 4 points se trouvent répartis sur un cercle de 18 mm de rayon.

IV. Reconstitution de la cavité cotyloïde

Il est remarquable que la zone de la cavité cotyloïde conservée sur l'ilion gauche soit bordée par un sourcil cotyloïdien, représentant un peu plus d'un quart de cercle, dont le rayon est justement de

l'ordre de 18 mm. Cette coïncidence renforce l'hypothèse que l'ischion droit et l'ilion gauche appartiennent à un même individu. La mise en place de l'ischion par rapport à l'ilion peut être aisément réalisée : le bord articulaire reconstitué à la figure 4 s'adapte exactement au quart postéro-inférieur de la cavité cotyloïde. De cette mise en place on peut tirer les renseignements suivants (fig. 5) :

— Le décalage de l'ischion sur l'ilion est de l'ordre de 2 mm d'avant en arrière et de 9 mm de haut en bas.

— En continuant la courbure du bord antérieur du fragment ischiatique, il est possible de compléter une partie du pourtour du trou ischio-pubien.

— Le bord antérieur de l'os peut être dessiné à partir du fragment iliaque existant en avant du cercle représentant la cavité cotyloïde.

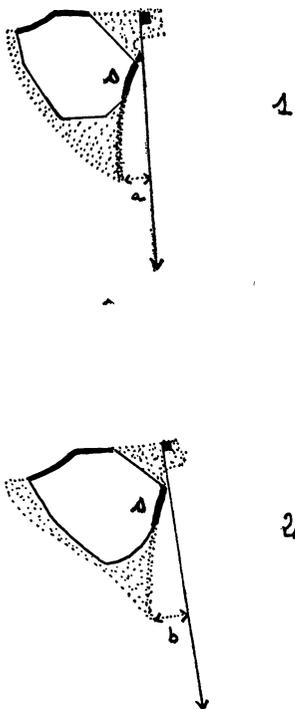


Fig. 2

Coupe de l'ischion droit en 1 et 2

Les zones en noir gras sont les surfaces osseuses non brisées.

Les zones en pointillé sont les volumes osseux qui manquent.

En s se trouve la coupe de la zone articulaire intacte.

La flèche perpendiculaire au plan de la surface quadrilatère est tangente à la surface articulaire.

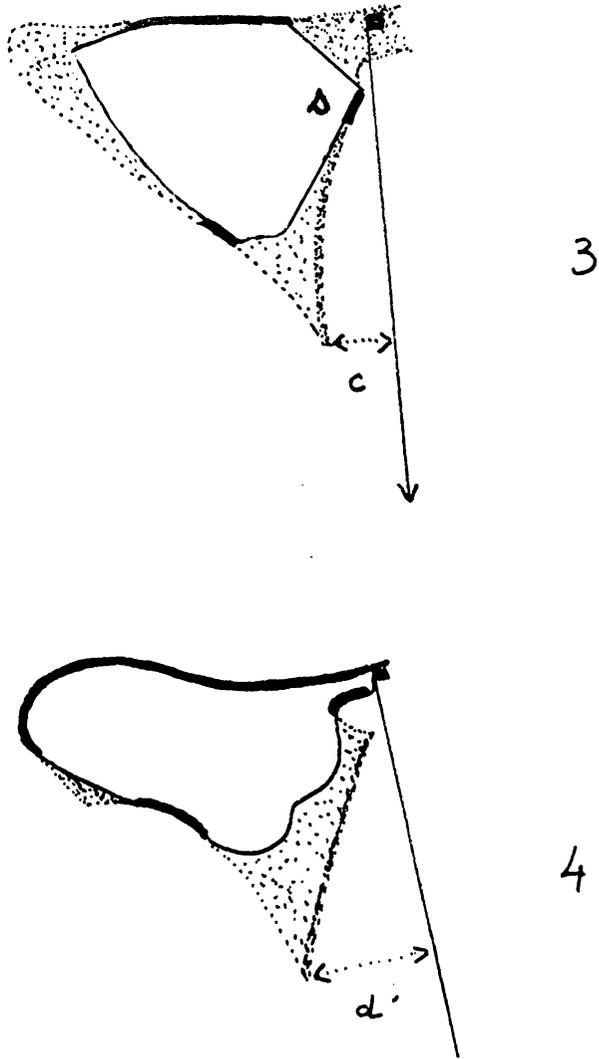


Fig. 3

Coupe de l'ischion droit en 3 et 4
Même notation que la figure précédente.

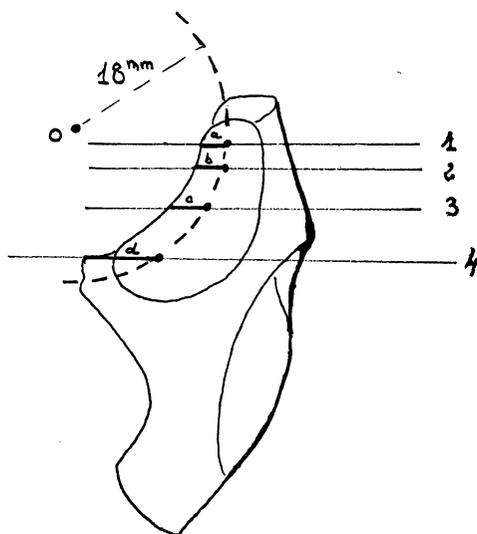


Fig. 4

Figure schématique d'un ischion gauche tiré par symétrie de l'ischion droit précédent.

L'orientation en est différente, le plan de la feuille correspond au plan de la surface quadrilatère.

En a - b - c et d ont été reportées les distances notées de la même manière sur les figures précédentes.

Les quatre points ainsi obtenus représentent le bord du quart postéro-inférieur de la cavité cotyloïde. Ils sont posés sur un cercle de centre O mesurant 18 mm de rayon.

— Enfin on peut avec une erreur qui ne dépasse sûrement pas 1 ou 2 mm, déterminer l'implantation de la branche ilio-pubienne sur le quart antéro-inférieur de la cavité cotyloïde.

V. Rejet de l'épine sciatique en dedans du plan de la surface quadrilatère

S'il existe un détroit moyen chez les Australopithèques, il est clair que les dimensions ne pourront en être déterminées que dans la mesure où le rejet de l'épine sciatique en dedans du plan de la surface quadrilatère, aura été évalué. La figure 6 représente une vue supérieure du fragment ischiatique droit et la figure 7 montre l'aspect du même fragment après reconstitution selon les schémas des figures 2 et 3.

La figure 8 montre une silhouette d'ischion gauche tirée par symétrie du schéma numéro 7.

En faisant coïncider l'empreinte de la face inférieure du fragment iliaque avec cette silhouette, on obtient aisément l'orientation de l'épine sciatique et son rejet en dedans du plan de la face endopelvienne de l'os.

VI. Le pubis

L'orientation de la branche ilio-pubienne est déterminée chez tous les Primates : le pubis est un arc-boutant dont la voûte se

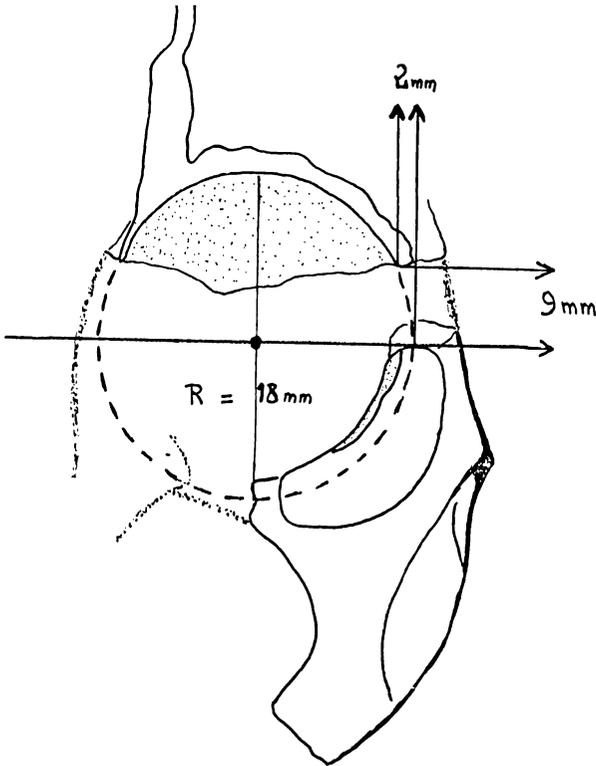


Fig. 5

Mise en place de l'ischion gauche par rapport à l'ilion gauche du sujet de sexe féminin.

Le bord du tiers supérieur de la cavité cotyloïde représente un segment de cercle de 18 mm de rayon également.

"Le décalage" de l'ischion par rapport à l'ilion est de 9 mm de haut en bas et de 2 mm d'avant en arrière.

Ce schéma permet d'établir avec une probabilité convenable le bord antérieur de l'os devant la cavité cotyloïde et l'amorce de la branche ilio-pubienne.

trouve dans un plan qui passe par l'angle antéro-inférieur de la facette articulaire sacro-iliaque (transmission du poids du corps) et par le toit du cotyle (contrepression du sol).

La direction de la branche ischio-pubienne nous est donnée par le fragment ischiatique lui-même. Le dessin du bord inférieur du trou ischio-pubien dépend de toute évidence de l'épaisseur que l'on attribuera à la branche ilio-pubienne. Il ne semble pas que l'on puisse faire une grande erreur en donnant à cette pièce osseuse une



Fig. 6

Vue supérieure de l'ischion droit tel qu'il se présente.
En S la zone articulaire intacte.

épaisseur analogue à celle de la branche ischio-pubienne. Le pourtour du trou ischio-pubien est ainsi fixé avec une très grande probabilité. La direction de la symphyse pubienne est déterminée avec très peu d'ambiguïté, le détail de son bord supérieur cependant reste variable selon les individus et ne saurait être que conjectural. Il est peu probable cependant que l'erreur soit très grande d'évaluer à 15 mm la projection de la symphyse pubienne sur un plan horizontal. La figure 9 nous montre également que la symphyse pubienne

déborde en avant du bord antérieur de l'os iliaque, d'environ 12 mm, compte non tenu des variations possibles du bord supérieur de l'os.

Cette construction cependant ne permet en aucun cas d'évaluer le rejet du pubis en dedans du plan de la surface quadrilatère. C'est sur une vue supérieure (figure 10) que l'on peut reporter les données qui paraissent acquises ; sur cette figure, le plan de la surface quadrilatère est perpendiculaire au plan de la feuille de papier. Il est donc marqué par un trait : la flèche O-A. A partir du bord antérieur, on reporte sur cette flèche une longueur de 12 mm et l'on

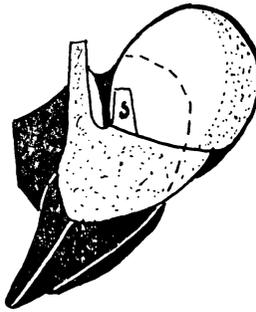


Fig. 7

Reconstitution d'après les coupes 1 - 2 - 3 et 4 des figures 2 et 3 de l'ischion droit avec la corne postérieure de la cavité cotyloïde.

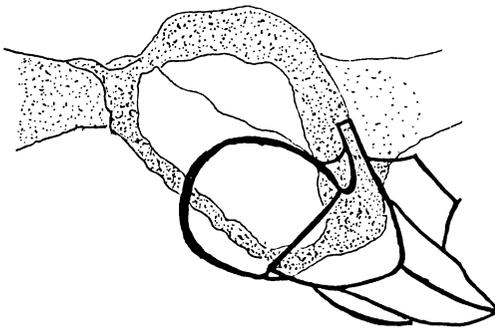
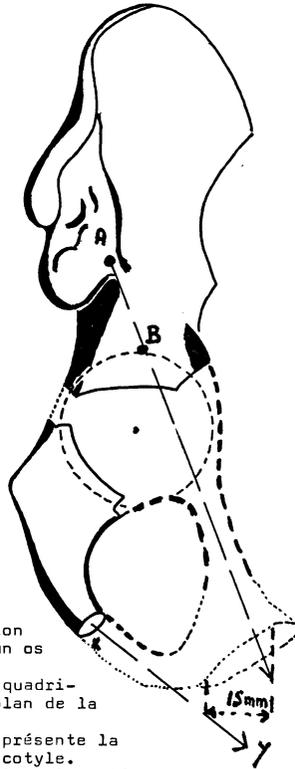


Fig. 8

Ischion gauche tiré par symétrie du précédent et disposé avec 2 mm de décalage sur la projection de l'extrémité inférieure de l'ilion gauche. Cette figure nous donne l'orientation de l'épine sciatique.



9.

Vue d'une reconstitution de la face interne d'un os iliaque gauche.

Le plan de la surface quadrilatère correspond au plan de la feuille.

Le cercle pointillé représente la projection du bord du cotyle.

Le point A représente l'angle antéro-inférieur de la surface articulaire sacro-iliaque.

Le point B représente la projection du sommet du toit du cotyle.

La flèche AB donne la direction de la branche ilio-pubienne.

La flèche XY, la direction de la branche ischio-pubienne. Le pourtour du trou obturateur est ainsi presque entièrement déterminé et l'on peut avec vraisemblance reconstituer le pubis.

La projection du pubis sur le plan horizontal est de l'ordre de 15 mm.

Le bord supérieur du pubis déborde d'environ 12 mm en avant du bord antérieur de l'os iliaque.

trace à partir du point P ainsi obtenu, une perpendiculaire à la droite O-A.

La mesure de l'angle que fait la branche ischio-pubienne avec le plan de la surface quadrilatère se fait directement : cet angle est de 30° ; il est symbolisé par la ligne O-B. La projection de la symphyse pubienne sur le plan de la feuille se fait selon une ligne parallèle à O-A et mesure 15 mm. Cette projection se trouve donc au niveau où la perpendiculaire menée par P à O-A et la demi-droite O-B sont éloignées de 15 mm. La projection de la symphyse pubienne se fait donc en X-Y,

VII. Angles de déclinaison

La flèche marquée en traits gras (C) est évidemment la trace du plan de symétrie des deux os iliaques, et l'angle entre O-A et C n'est pas très différent de l'angle de déclinaison de la cavité cotyloïde. Pour terminer la mise en place de l'os iliaque, il faut l'incliner jusqu'à ce que le toit du cotyle qui est parfaitement conservé sur la pièce iliaque, soit horizontal.

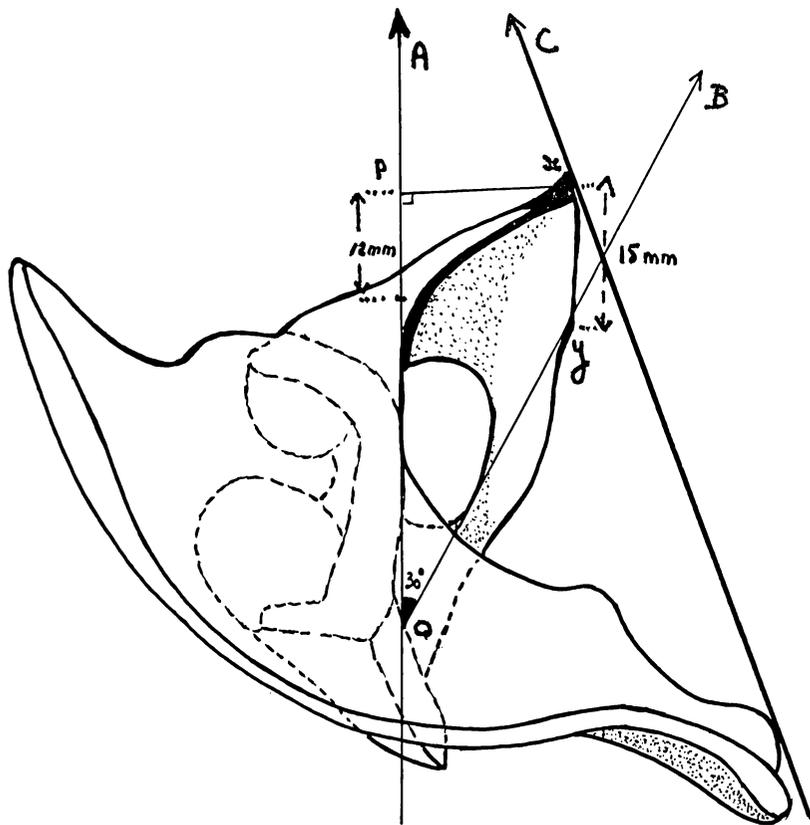


Fig. 10

Vue supérieure de l'os iliaque dans la même position que la figure précédente.

La flèche A correspond au plan de la surface quadrilatère.

Le pubis débordé en avant de 12 mm.

La flèche B fait avec le plan A un angle de 30°, c'est la direction de la branche ischio-pubienne.

Les segments Oy et Px sont déterminés en recherchant le niveau où une parallèle xy à OA présente une longueur de 15 mm (projection du pubis sur le plan de la feuille).

La flèche C représente la ligne médiane et l'on peut considérer l'angle des flèches A et C comme l'angle de déclinaison de la cavité cotyloïde.

La construction géométrique de la figure 11 est tirée de la figure 10 par bascule en dehors de l'os iliaque, le point fixe étant le bord supérieur du pubis ; on peut mesurer directement la distance qui sépare la facette articulaire iliaque de la ligne médiane, ce qui donne

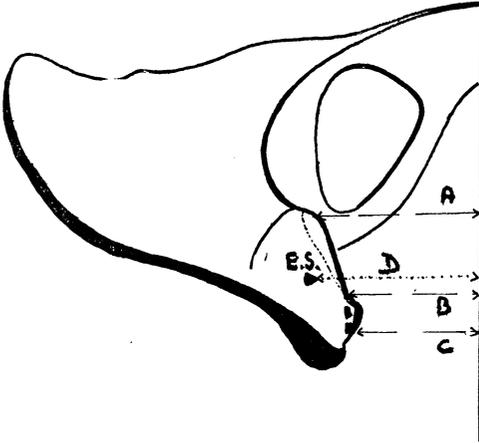


Fig. 11

La figure 11 se déduit de la figure 10 en basculant l'os iliaque en dehors de telle sorte que le toit du cotyle devient horizontal. On obtient ainsi l'angle d'inclinaison de la cavité cotyloïde qui est de 24°

Les flèches A - B et C donnent la demi-largeur de la première pièce sacrée. Le point ES correspond à la projection de l'épine sciatique sur le plan de la feuille.

La flèche D donne la demi-distance bi-sciatique.

la demi-largeur de la première vertèbre sacrée. Le point marqué E-S correspond à la projection de l'épine sciatique et la longueur « D » représente la demi-distance bisciatique (échelle 1, 1/2).

VIII. Reconstitution de l'ensemble du bassin et de la colonne dorso-lombaire (fig. 12)

La première et la deuxième pièces sacrées sont projetées sur la surface articulaire du fragment iliaque, où l'on distingue parfaitement une petite crête qui permet de séparer S1 de S2. Les trois dernières vertèbres sacrées ont été dessinées en admettant que leur longueur totale est égale à celle des deux premières : cette proportion est la règle chaque fois qu'il y a 5 vertèbres sacrées.

La courbure du sacrum est hypothétique, mais les variations sont telles parmi les Hominiens actuels d'un individu à un autre

Fig. 12

Vue latérale d'un hémibassin gauche reconstitué, le sujet étant en position verticale.

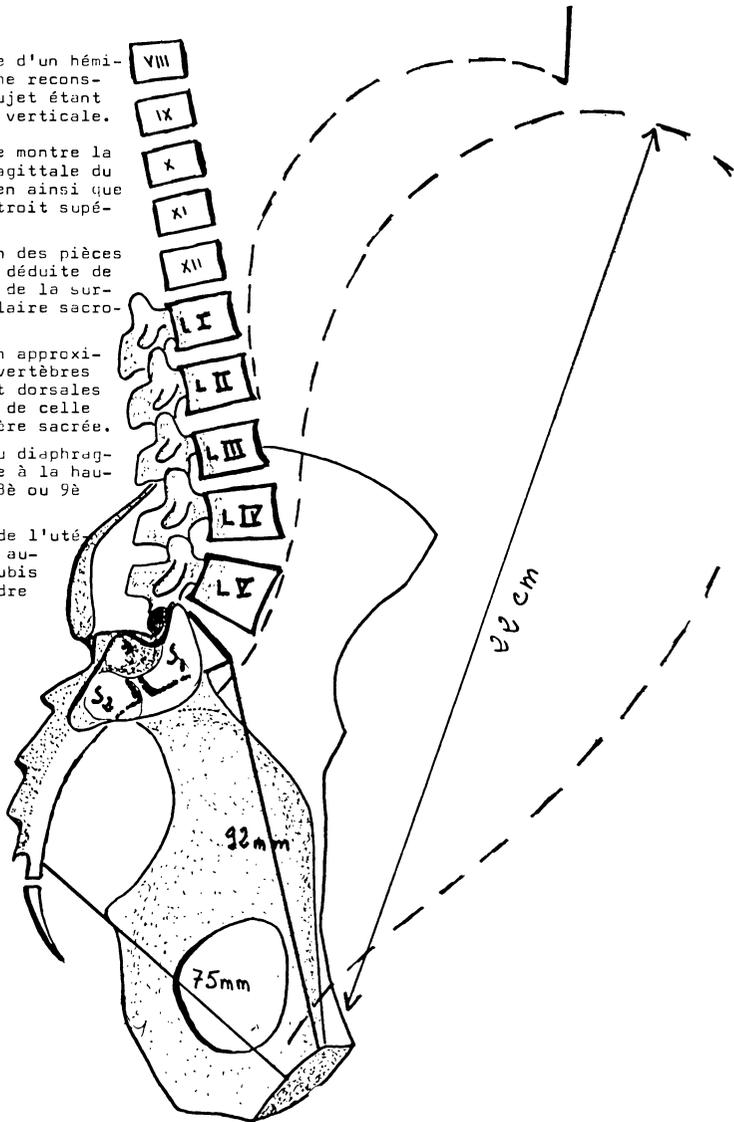
Cette figure montre la dimension sagittale du détroit moyen ainsi que celle du détroit supérieur.

La dimension des pièces sacrées est déduite de l'empreinte de la surface articulaire sacro-iliaque.

La dimension approximative des vertèbres lombaires et dorsales est déduite de celle de la première sacrée.

La limite du diaphragme est fixée à la hauteur de la 8^e ou 9^e dorsale.

La hauteur de l'utérus à terme au-dessus du pubis est de l'ordre de 22 cm.



(des sacrus presque parfaitement plats aux courbures les plus marquées), que nous avons adopté une courbure moyenne par extrapolation de celles des deux premières vertèbres.

Ce schéma montre qu'il existe une cavité pelvienne mais que cette cavité est totalement différente de celle des Hominiens actuellement vivants. Le diamètre antéro-postérieur du détroit moyen est ici

beaucoup plus petit que celui du détroit supérieur, alors que dans les races contemporaines le détroit supérieur présente un diamètre sagittal égal ou un peu inférieur au détroit moyen. Tout mobile passant à travers le détroit moyen, s'engage aisément dans le détroit supérieur d'un Australopithèque. L'étude du détroit supérieur est

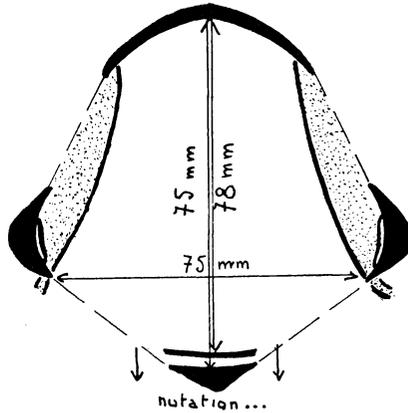


Fig. 13 Coupe du détroit moyen avec sacrum en place ou sacrum en nutation.

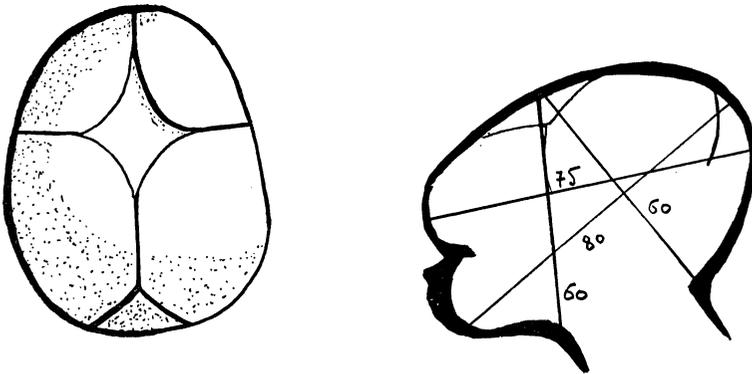


Fig. 14 Dimension de la tête foetale déduite de la dimension du détroit moyen.

d'ailleurs fort intéressante par comparaison avec le détroit actuel : les considérations sur ces différences ne font pas l'objet de ce travail et donneront lieu à une étude comparative ultérieurement.

Il n'en reste pas moins que l'on peut projeter la coupe du détroit moyen (figure 13) qui présente un diamètre bisciatique de 75 mm environ et un diamètre sagittal de 75 à 78 mm selon l'état de nutation du sacrum.

L'aire de cet orifice était naturellement rétrécie sur le vivant par la présence des muscles obturateurs, de telle sorte que le diamètre transversal de la tête fœtale devait se situer autour de 60 mm avec certainement une marge de variation de l'ordre de 10 à 15 %, comme on l'observe actuellement. Les dimensions antéro-postérieures de

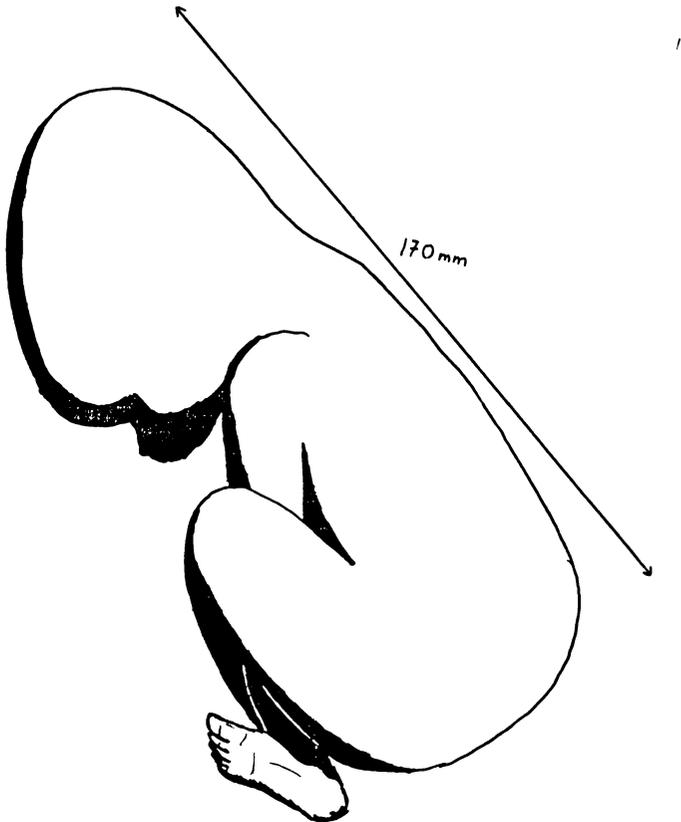


Fig. 15
Silhouette du fœtus à terme correspondant à la tête fœtale et de la dimension de l'utérus.

la tête fœtale pouvaient dépasser 78 mm, l'accouchement exigeant alors une flexion ou éventuellement une déflexion. En admettant des dimensions de 75 à 80 mm, on se trouve dans les limites du probable, une plus grande dolichocéphalie étant peu vraisemblable.

Il est évident que, les dimensions des têtes de fœtus à terme étant très variables, nous ne sommes là que dans des moyennes vraisemblables. On peut cependant en utilisant les proportions habituelles de la tête et du corps du fœtus chez les Primates supérieurs actuels, proposer une silhouette de fœtus d'*Australopithecus prometheus* à terme à partir des dimensions céphaliques indiquées.

Le nouveau-né, ainsi déduit des dimensions pelviennes entre parfaitement bien dans l'utérus correspondant à la figure 12.

IX. En conclusion

La reconstruction géométrique du pelvis d'*A. prometheus* permet d'aboutir à une silhouette vraisemblable de fœtus à terme. Les fœtus humains de mêmes dimensions pèsent entre 400 et 600 g. De nombreuses autres conclusions d'ordre obstétrical peuvent être tirées des schémas que nous avons présentés. Elles ne sauraient être envisagées dans cette courte note, mais on peut observer que l'orientation de la vulve et l'axe du vagin étaient fort différents de ce qu'ils sont chez les humains actuels, qu'il n'existait pas de mécanisme d'engagement au détroit supérieur et que le passage du détroit moyen exigeait une orientation correcte dans le plan sagittal, mais une flexion modérée et facultative pour quelques petits fœtus.

Il est à peu près certain que l'accouchement des femelles d'*A. prometheus* se présentait du point de vue mécanique comme un phénomène très simple, l'axe de l'utérus, l'axe du détroit moyen et l'axe du détroit inférieur coïncidant à peu près exactement. De même, l'orientation de la vulve ne devait pas exiger l'ampliation des muscles périnéaux qui est chez les femmes actuelles l'élément caractéristique d'expulsion : il est très probable que l'axe de la vulve n'était pas très éloigné de celui des parties osseuses. On peut donc penser que la dystocie mécanique était pratiquement inconnue même lorsque la tête fœtale était modérément fléchie et même lorsqu'il s'agissait de fœtus de dimensions exceptionnelles. Dans ces conditions le traumatisme obstétrical devait être réduit et la mortalité fœtale obstétricale très faible.

CONDITIONS SUBTROPICALES AU RIPHEEN ET AU PERMIEN

par

H. TERMIER et G. TERMIER

Position des Stromatolithes (fig. 1-2)

Les Stromatolithes, définis initialement par KALKOWSKY en 1908, sont des structures référées à des Algues appartenant essentiellement aux Cyanoschizophytes. On en connaît d'actuels en Floride, aux Bahamas et surtout sur la côte d'Australie occidentale, dans la lagune littorale de Shark Bay, où des Stromatolithes de type *Cryptozoon* (atteignant 75 cm de haut) et *Collenia* se forment aujourd'hui. Ils se rencontrent dans la zone tidale où l'on observe la lithification progressive à partir d'un sédiment mou sous la matre externe d'Algues jusqu'à un sédiment solidifié à l'intérieur et sur les côtés des structures par précipitation d'aragonite dans les interstices entre les grains détritiques, d'une façon analogue à la formation des beachrocks. Cette lithification doit être rapide et précoce pour que la structure soit conservée. Il est donc probable que les possibilités de formation de ces Stromatolithes sont limitées aujourd'hui aux mers tropicales et subtropicales, où la précipitation de ciments carbonatés est connue pour sa célérité et où le climat est semi-aride sans apports fluviaux (Logan, 1960). Des dômes aplatis (*Collenia*) associés à des sédiments algaires constitués par des lames superposées se rencontrent dans les estrans abrités des vagues et des courants, tandis que des têtes en forme de récifs saillants (*Cryptozoon*) se rencontrent dans les zones exposées aux vagues et aux courants. Dans l'ensemble ces structures (mattes et Stromatolithes) se trouvent situées au fond de baies où prédominent des gradients de salinité depuis la normale (36 à 39 ‰) jusqu'à la sursalure (56 à 65 ‰) qui impose une écologie particulière.

La région est soumise à de forts vents persistants du Sud d'octobre à mars (été), l'eau des marées ayant alors un déplacement très limité, ce qui a pour résultat des assèchements prolongés pendant cette saison. Les ouragans de janvier à mars causent cependant des inondations de la zone supratidale.

Les sédiments et structures à lamelles algaires sont confinés au fond hypersalin des golfes où les mattes algaires dominent dans la



Inseria djejimi Raaben
Riphéen 3. Timan (partie N.-E. de la Plateforme Russe)
(Coll. Raaben)

Figure 1

Exemple d'un Stromatolithe en dôme, *Inseria djejimi* Raaben, du Riphéen 3 du Timan (Partie NE de la plateforme Russe) (coll. Raaben). Il s'agit d'une section parallèle à l'axe de croissance, sur laquelle on distingue, à gauche, un dôme et, à droite, la portion proximale d'un autre dôme, séparé du précédent par un vide que remplit un sédiment fin recristallisé. Chaque dôme se montre composé de lamelles épousant grossièrement la forme des lamelles sous-jacentes et offrant une forte convexité. Il s'agit d'un Stromatolithe particulièrement bien structuré. Cliché G. TERMIER.

zone tidale. On y rencontre naturellement des espèces vivantes euryhalines, mais aussi, en faible nombre, des espèces venant d'eaux plus normales. *Les mattes algaires constructives de Stromatolithes sont limitées à la zone tidale de ces fonds hypersalins.* Dans ces lagunes hypersalines, on peut encore distinguer les subdivisions habituelles : zone tidale (ou intertidale), plateau sublittoral descendant jusqu'à 3-4 m, et bassin sublittoral, de 4 à 10 m. Les dérivés sédimentaires interstitiels s'y diversifient : calcilutites dans la zone tidale, lumachelles dans le plateau sublittoral, et microlumachelles dans les bassins sublittoraux. Ainsi le plateau sublittoral est-il caractérisé par la présence de débris parmi les Stromatolithes. Quant à la zone proprement tidale, sa partie supérieure, qui ne reçoit que les marées hautes et les embruns, est occupée par une matre continue induisant des Stromatolithes rubanés ne laissant pas d'espaces entre eux. On peut donc considérer les Stromatolithes comme de véritables sédiments, précipités par les mattes algaires, complexe de Cyanoschizophytes filamenteuses (*Entophysalis*, *Schizothrix*, *Plectoneura*, *Microcoleus*), qui piègent les particules sédimentaires et les lient entre elles ; modelés par les Algues, ils épousent comme elles le dessin même du substratum. BLACK (1933) nomme « type C » des formes qui, drapées sur des mud-cracks (figurés par NEWELL), finissent à partir de ces polygones par donner naissance à des disques, puis à des dômes jointifs. D'une manière générale, c'est sur les éléments en relief de substratum que la croissance est la plus prompte.

Les Stromatolithes forment des lames calcaires dont l'aspect rythmique serait la conséquence des variations de la proportion entre la quantité de filaments algaires et celle de l'apport sédimentaire.

Il n'y a pas de structure cellulaire dans les Stromatolithes qui, à Shark Bay, sont composés à 80 % de fragments anguleux et aboutissent à un sable, voire à un limon très fin, à base de tests de Foraminifères (*Miliolinella*, *Peneroplis*), de petits Bivalves, de Gastéropodes, de tubes de Vers et de grains de quartz détritiques.

Les Stromatolithes constituent la partie essentielle des restes de vie du Riphéen (1.700 à 700 millions d'années), partie supérieure des temps antécambriens. Ils demeurent abondants dans la base du Cambrien et on en trouve tout le long de la série stratigraphique. Il faut noter que, aussi bien au Canada qu'en U.R.S.S., et également en Australie et en Afrique, plusieurs types de Stromatolithes ont pu être décrits suivant les formes, souvent assez caractéristiques, qu'ils affectent. Certes, l'école de Vologdin et Kordé a cherché à les



Conophyton garganicus Koroliuk
Riphéen 2. Bouclier d'Anabar
(Coll. Raaben)

Figure 2

Exemple d'un Stromatolithe conique, *Conophyton garganicus* Koroliuk, du Riphéen 2 du bouclier d'Anabar (coll. Raaben). Section parallèle à l'axe de croissance, montrant la forme conique des lamelles emboîtées. Le genre *Conophyton* se rencontre dans le Riphéen du monde entier. Cliché G. TERMIER.

définir systématiquement par les structures algaires qu'ils renferment. Malheureusement, cette méthode idéale peut rarement s'appliquer, étant donné l'extrême rareté des matériaux répondant à cette exigence. Les auteurs soviétiques (M.E. RAABEN) et canadiens (J.A. DONALDSON) qui les utilisent en stratigraphie ont adopté des classifications plus empiriques et dont les résultats sont excellents. On peut ainsi concevoir une stratigraphie du Riphéen par les Stromatolithes.

Nous sommes ici à une frontière entre le monde organique et le monde minéral, entre les Algues, qui sont les causes du dépôt et dont la forme peut avoir été moulée par ce dépôt, et des sédiments auxquels on attribue parfois pour origine une précipitation purement chimique. Très souvent, les Stromatolithes sont eux-mêmes associés à des oolithes. Z. JOURAVLEVA a décrit des formes assez voisines des oolithes, appartenant au même contexte biologique, chimique et climatique que les Stromatolithes.

Les Stromatolithes sont d'ailleurs accompagnés par des zones pisolithiques, considérées comme stromatolithiques au Canada (J.A. DONALDSON, 1963), comme des catagraphies en U.R.S.S. (Z. JOURAVLEVA). Ces pisolithes peuvent offrir plusieurs noyaux.

Enfin, il faut noter l'association fréquente des Stromatolithes et de concrétions siliceuses. C'est le cas pour ceux de minerais de fer rubanés, mais aussi pour ceux, plus récents, de SCHEFFERVILLE (Ungara) dans le fossé du Labrador. C'est encore l'indice de conditions chimiques très précises.

Travertins

Les formations d'eau douce renferment souvent des concrétions calcaires moulées sur des végétaux : Cyanoschizophytes (*Schizothrix*, *Phormidium*, *Rivularia*), Mousses et autres végétaux à chlorophylle, dont le rôle a été mis en évidence par les travaux de Symoens. Nous pouvons citer l'exemple récent des travertins des environs immédiats de la ville de Fès et d'El Hajeb (H. TERMIER, 1936), au Maroc, sous un climat semi-aride où les racines sont gainées de calcaire et où des coquilles de Gastéropodes sont complètement encroûtées. Les encroûtements affectant l'ensemble de la surface d'un corps solide jusqu'à former un pisolithe ou une balle indiquent qu'ils se sont produits dans des eaux turbulentes où ces objets ont été retournés en tous sens sans qu'il leur soit possible d'être inclus dans le revêtement général.

Quant au revêtement qui a lieu dans les zones calmes, il épouse initialement la forme du substrat, avec une tendance à accentuer les reliefs positifs, d'où une disposition en colonnes ou en coupoles, analogue à celle des Stromatolithes.

POUR FREYTET et PLAZIAT (1965), de telles formations zonées témoigneraient d'un climat intermédiaire entre les climats subtropical et méditerranéen, où alternent saison sèche et saison humide.

Le cas des calcaires concrétionnés du Permien de Sunderland (Durham) (1)

Le Permien du Northumberland et du Durham (fig. 3) se place sur la limite septentrionale de la mer du Zechstein. La base en est constituée par des sables fauves (Yellow sands), souvent encore meubles (par défaut de diagenèse), offrant la stratification dunaire caractéristique dont l'orientation impose l'idée de vents dominants (OPDYKE, 1961). Ces dunes occupent les dépressions du terrain carbonifère. Dans ce pays désertique, que la paléogéographie globale situe d'ailleurs sur la zone tropicale aride, vivaient des Reptiles (faune à *Gordonia*). Il s'y installait de vastes mares riches en Poissons (*Palaeoniscus*), en Amphibiens, en Reptiles, avec quelques Mollusques et des végétaux (Marl Slates), qui ne sont autres que les correspondants des « Kupferschiefer » allemands. La série suivante est le calcaire magnésien qui représente un cycle marin, partant d'une avancée nouvelle de la mer du Zechstein et aboutissant à son assèchement progressif. Dans la région privilégiée du Durham, cet assèchement graduel a donné naissance à une succession très complète de calcaires lagunaires :

1) Les calcaires inférieurs (Lower limestones), bleu-gris et fossilifères, sont déjà souvent dolomitiques ; 2) les calcaires moyens, discordants sur les précédents, contiennent encore les mêmes fossiles marins : à la base surtout où le calcaire coquillier (shell limestone), que nous avons pu toucher à Tunstall Hills, est un calcaire dolomitique dit « récifal », mais renfermant en fait de petits biohermes à fond de Bryozoaires et riches en Brachiopodes (*Spirifer alata*, Térébratulides, *Horridonia horrida*, *Athyris pectinifera*) et Bivalves (*Pecten pusillus*, *Lima permiana*, *Astarte vallisneriana*, *Bakevellia*). Cet ensemble indique une mer très peu profonde à salinité variable ;

(1) Nous remercions le professeur WESTOLL, de Newcastle-upon-Tyne de nous avoir indiqué les gisements intéressants, et le docteur TARLING de nous y avoir guidé.

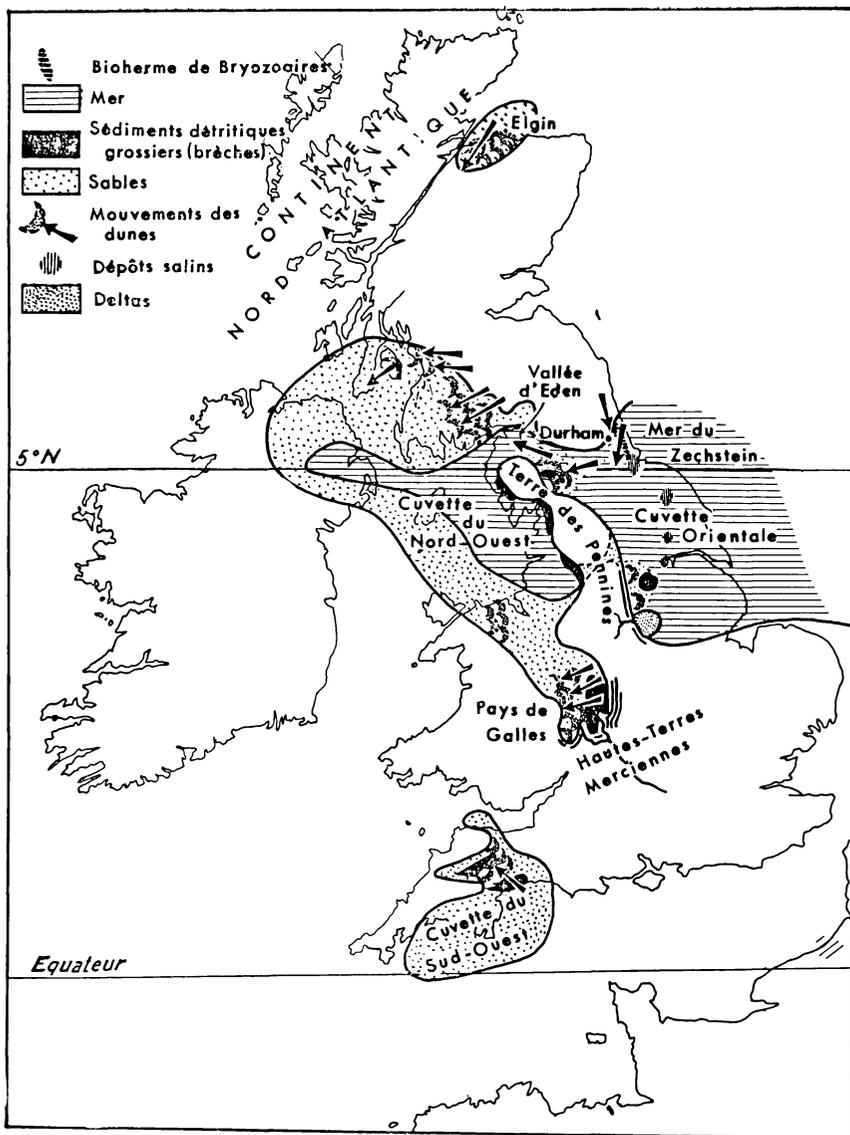


Figure 3

Reconstitution paléogéographique du Permien anglais montrant la position de la région de Durham par rapport à la mer du Zechstein. (H. et G. TERMIER).

c'est un diverticule de la mer du Zechstein. Vers le haut, il s'appauvrit en biohermes et en espèces, celles qui demeurent étant naines. Nous sommes ici dans des lagunes méthalines. Puis il passe vers le haut à des parties bréchiques, d'un type fréquent dans les calcaires dolomitiques d'autres régions (par exemple, dans le Lias du Moyen-Atlas marocain), parties bréchiques qui peuvent être consi-

dérées comme issues de remaniements pénécontemporains de la sédimentation, peut-être dus au démembrement par le choc des vagues, de fines couches indurées lors de phases temporaires d'assèchement. Incontestablement il s'agit là d'une phase lagunaire hypersaline, au fond du golfe.

Notre attention sera retenue par les calcaires concrétionnés ou botryoïdes, nommés d'une manière plus imagée « Cannon ball limestone ». Disons tout de suite qu'ils sont suivis par des oolithes gypsifères puis, dans le Sud du Durham, par les Upper Red Beds, constitués par des marnes, des calcaires dolomitiques fossilifères et des grès rouges à fausse stratification, accompagnés de lits de sel, d'anhydrite et de gypse. Ces derniers épisodes témoignent d'un régime hypersalin.

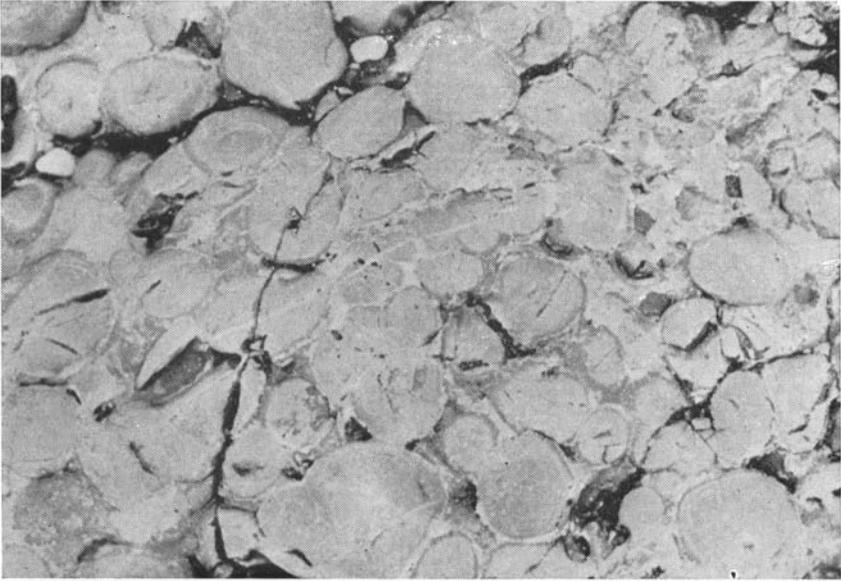
Ainsi les calcaires concrétionnés, encadrés par des faciès hypersalins lagunaires, situés en bordure d'un golfe, peuvent-ils être considérés comme s'étant déposés dans des conditions de cet ordre, c'est-à-dire dans la zone tidale au niveau d'une lagune hypersaline. Ce sont les conditions de dépôt des Stromatolithes actuels.

La structure des calcaires concrétionnés découverts par A. SEDGWICK (1835) n'apas laissé, dans le passé, les géologues indifférents. On y observe en effet toute une série de types, bien visibles en particulier au Nord de Sunderland, à Fulwell Quarry et sur les plages de Roker à Holey Rock.

Structures oncolithiques :

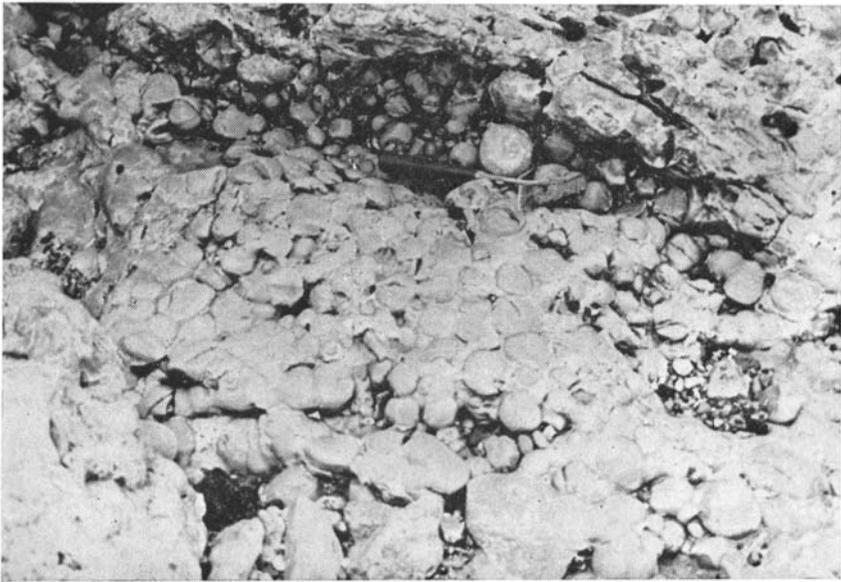
La catégorie nommée « cannon ball », seule représentée à Holey Rock (fig. 4-5) et dans une partie de Fulwell Quarry, est composée de balles de 5 à 15 cm de diamètre en moyenne, plus ou moins régulièrement sphériques, en calcite gris clair, liées entre elles par un ciment dolomitique jaune à tendances pulvérulentes. L'aspect général est celui d'un conglomérat monogénique. Chaque boule offre une structure concentrique souvent oblitérée par la recristallisation. On doit remarquer qu'en général, ainsi que nous l'avons observé à Holey Rock et à Fulwell Quarry, ces grosses concrétions sont groupées. Elles correspondent donc à des conditions de formations locales bien définies.

Il faut noter que, à Roker et à Harthepool, d'importantes formations d'oolithes, initialement gypsifères, ont été signalées dans le calcaire magnésien moyen et supérieur par TRECHMANN (1914), par D. WOOLACOTT (1919) et par A. HOLMES (1931). L'interprétation de ces auteurs suggère que les oolithes ont pu se former en dehors des courants, dans des eaux stagnantes, par action de la « force de cristallisation » sur leurs surfaces inférieures,



Figures 4 et 5

Concrétions de type « cannon ball ». Permien de la plage de Holey Rock, Sunderland (Durham). Sur la figure 4, on voit très bien l'aspect en gros pisolithes des concrétions dont plusieurs sont même presque complètement isolées. Sur la figure 5, les concrétions, usées par l'érosion des vagues, se montrent en sections où l'on distingue l'allure concentrique, à vrai dire toujours assez obsolète. Ces formes peuvent être rapportées à des oncolithes. Clichés G. TERMIER.



Dans une communication sur les constructions algaires dues à des Cyanophycées dans les formations continentales de l'Eocène des Corbières, P. FREYTET et J.C. PLAZIAT (1965) ont décrit des « boulets

algaires » de type pisolithique, accumulés dans les chenaux fluviaux à forte turbulence.

La localisation des « cannon balls » de Sunderland, déposés en bordure de la mer du Zechstein, si elle ne permet pas de préjuger d'une origine algale, nous paraît en tous cas indiquer que ces « boulets » se sont produits dans des eaux agitées, peut-être par l'action de courants côtiers. TRECHMANN (1931) signale cependant l'odeur de pétrole de la gangue, ce qui implique que la matière organique devait y être abondante. Dans des conditions hypersalines, cette matière ne peut avoir été fournie en abondance que par des Cyanoschizophytes.

Toutes les autres structures signalées proviennent de Fulwell Quarry. La description la plus détaillée en est due à O. HOLTEDAHL (1921). Celui-ci a délibérément orienté son travail vers la comparaison avec les « Algues » algonkiennes décrites par C.D. WALCOTT (1914) dans la partie inférieure du calcaire de Newland (série de Belt) en Amérique du Nord : *Newlandia frondosa*, *Greysonia basaltica*, *Kinneyia semilans*, *Copperia*, *Camasia spongiosa*, *Weedia tuberosa*. Il s'agit encore du Riphéen dont nous avons parlé plus haut.

Des cellules de Cyanoschizophytes ont été vues par WALCOTT dans les « Algues » du calcaire de Newland, associées à *Camasia spongiosa*, dans des échantillons silicifiés. Des bactéries l'ont été par le même auteur dans des spécimens de *Gallatinia pertexa*, qui est de type « septaria ». Ainsi peut-on penser que le calcaire de ces concrétions est, comme celui des Stromatolithes actuels, le résultat d'une précipitation induite par la photosynthèse.

Les structures que l'on peut observer dans le Zechstein de Fulwell Quarry, outre les « cannon balls », se rangent dans deux catégories morphologiques : 1) réticulés (= cellulaire ; 2) botryoïde (= en grappe). Les structures botryoïdes ont été généralement rapportées à des sphéroïdes coalescents. Ce sont les structures réticulées qui vont nous retenir maintenant, après avoir fait l'objet de comparaisons par HOLTEDAHL avec *Newlandia* et *Greysonia*. D'un autre côté, il est possible de surprendre des passages d'un type à l'autre.

Dans l'ensemble, la plupart des structures réticulées semblent issues d'un type sphéroïdal, offrant des tubes ramifiés partant du centre et auxquels se superpose un litage concentrique (fig. 6-7). Une telle structure aurait pu être algale. Cependant, il semble bien que des transformations se soient produites après l'incrustation algale. Des modifications analogues ont été étudiées pour des formes



Figures 6 et 7

Concrétions de type sphéroïdal, radiaire dichotome, offrant des tubes ramifiés partant d'un centre et auxquels se superpose une structure concentrique. Permien de Fulwell Quarry, Sunderland (Durham). Clichés G. TERMIER.



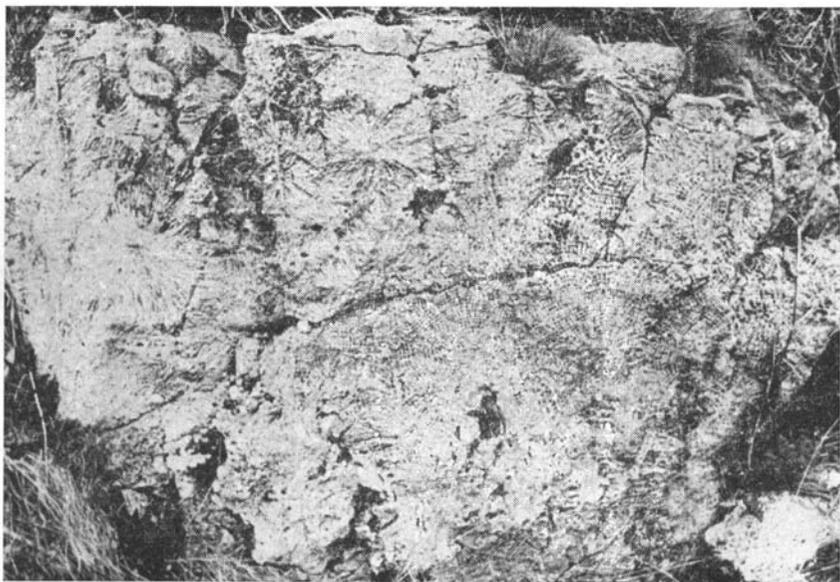
récentes par K.H. WOLF (1965) : les incrustations algaires des Algues se désintègrent rapidement après la mort de celles-ci et donnent naissance à une fine sédimentation rubanée (Stromatolithes) ou non (Pseudostromates), avec des filaments et des oncolithes, puis à des aiguilles d'aragonite, enfin à une fine boue calcaire. Parmi les produits fins, les aiguilles d'aragonite constituent la drewite.

Mais les concrétions du Calcaire Magnésien ont subi des transformations ultérieures qui rendent difficile leur décryptage. Elles sont constituées par un fond de cristaux rhomboédriques, parfois visible à l'œil nu, mais dont le plus souvent les rhomboèdres parfaits ne sont distincts qu'au microscope. Sur ce fond, peuvent brocher de longues aiguilles de calcite dessinant des manchons et diverses autres formes.

Les calcaires algaires rencontrés aujourd'hui renferment dès l'abord un faible pourcentage de dolomite : *Lithophyllum expansum*, près de la surface de la Baie de Naples, contient 2,3 % de $MgCO_3$ quand elle est vivante ; 4,8 % jusqu'à 3 m quand elle est morte ; 6,2 % à 10-15 m ; 9,5 % à 40-70 m ; 11,3 % à 90 m ; il y a enrichissement avec la profondeur. Mais, comme le fait remarquer R.W. FAIRBRIDGE (1957), « il se peut que les mers chaudes néritiques, peu profondes, aient particulièrement favorisé la croissance d'Algues qui aidaient la concentration du magnésium ». Les dolomies représentent souvent les faciès carbonatés littoraux. Cependant, les concrétions du Permien de Sunderland, sur lesquels ont été établis des diagrammes aux rayons X par M.B. BACHET (Laboratoire de Minéralogie de la Sorbonne), n'ont montré que de la calcite. En effet, 5 clichés superposables ont été obtenus pour : 1) le cœur d'un tube de Greysonite ; 2) la périphérie d'un tube de greysonite ; 3 et 4) la périphérie et le centre d'un « cannon ball » ; 5) une newlandite.

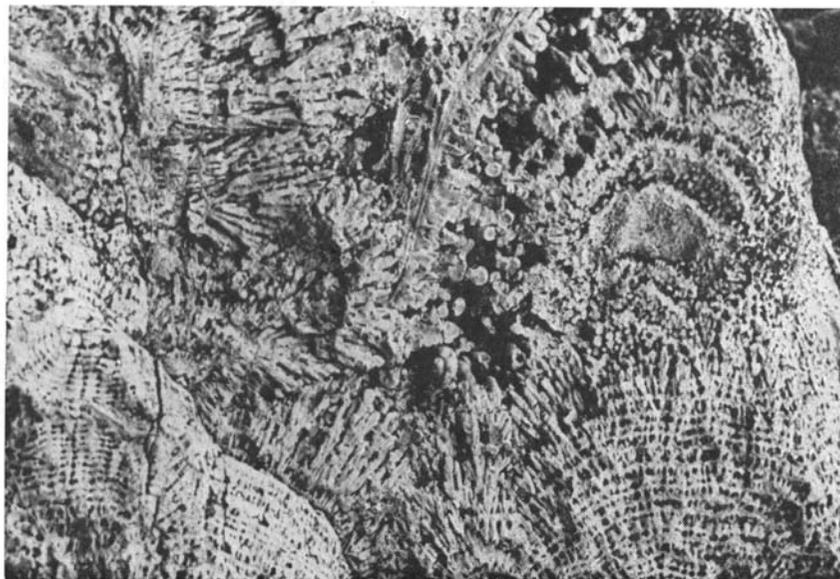
Les calcaires concrétionnés renferment d'ailleurs des restes de coquilles fossiles, en particulier des valves isolées de Bivalves et de Brachiopodes, souvent bien conservées, ce qui indique que des structures originelles sont parvenues jusqu'à nous.

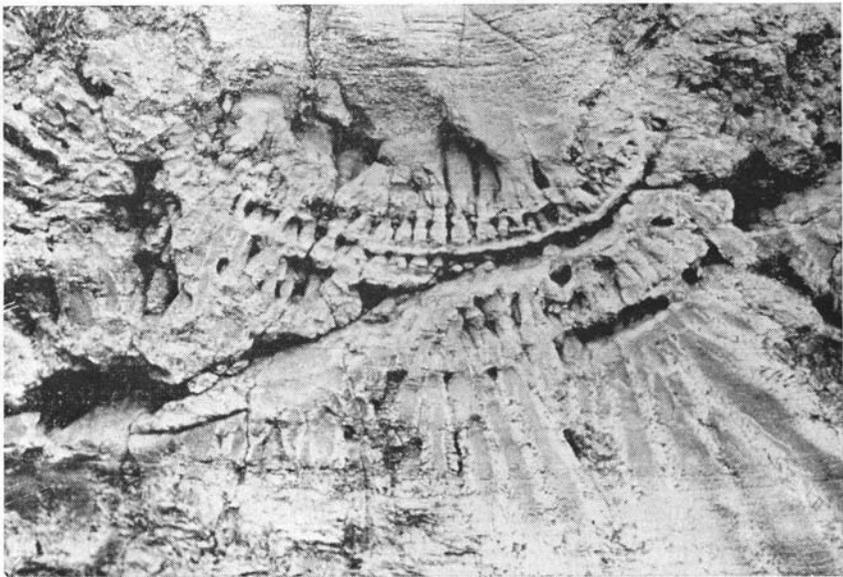
Les auteurs britanniques, depuis SEDGWICK, ont généralement considéré les calcaires concrétionnés comme résultant de la ségrégation de calcite *in situ* après le dépôt. L'élément qui paraît avoir été déterminant pour cette interprétation est que le litage initial traverse les concrétions aussi bien que leur gangue, les concrétions partant des joints aussi bien que des plans de stratification. D'autre part, comme l'a remarqué GARWOOD, les concrétions calcitiques se sont produites par ségrégation dans un dépôt carbonaté initialement



Figures 8, 9, 10, 11 et 12

Newlandites typiques montrant l'allure réticulée des éléments discoïdes ou sphéroïdaux vus en section, et parmi lesquels on remarque une tendance vers une recristallisation en grandes aiguilles convergentes (fig. 8). Ce mode de cristallisation aboutit à des aspects qui ressemblent à des impacts d'explosions (fig. 10). Passage de la Newlandite à la Greysonite (fig. 11). Permien de Fulwell Quarry. Clichés G. TERMIER.





mixte. Il s'agit donc certainement d'une diagénèse se traduisant par une recristallisation générale, comme dans un grand nombre de roches carbonatées. Cependant, la forme en est si particulière qu'elle suggère qu'on s'y arrête. Remarquons d'ailleurs que TRECHMANN attachait une importance considérable à la présence de matière organique dans le concrétionnement : « Les curieuses formes, sphéroïdes, botryoïdes, radiaires et autres, affectées par le matériel calcaire sont dues à la distorsion des cristaux de calcite, apparemment sous l'influence de matière organique huileuse ou bitumineuse. Cette matière peut provenir de la décomposition des organismes du récif de calcaire coquillier sous-jacent auquel les couches concrétionnées sont assez étroitement associées ». La même opinion fut adoptée par D. WOOLACOTT (1919). Pour cet auteur, la dolomite étant bien considérée comme primitive, les concrétions se seraient produites dans des solutions de sulfate de calcium renfermant de la matière organique colloïdale, les types sphéroïdaux se formant là où la matière organique était concentrée. A. HOLMES (1931) évoque la formation des anneaux de Liesegang, c'est-à-dire un phénomène de diffusion : cette interprétation a été développée par J. VON PIA (1935).

Il semble bien que, si le calcaire « récifal » sous-jacent est étroitement associé à la formation des calcaires concrétionnés, la palé-écologie peut exprimer avec plus de précision l'action de la matière organique. Dans le milieu tidal devenant hypersalin, il y a peu de chances pour que le récif soit passé directement à un milieu tidal concrétionnant. Le plus vraisemblable est qu'une matre de Cyanoschizophytes ait servi d'intermédiaire en prenant possession du « récif » détérioré par son passage à la partie supérieure de la zone tidale. Dans de telles conditions certaines Algues Bleues détruisent sur 1 à 5 mm le calcaire qui leur sert de support : c'est le cas aujourd'hui des genres *Kyrtuthrix*, *Hyella*, *Dalamatella*, *Hormatoneura* et *Solentia*, tandis que d'autres le précipitent : *Rivularia*, *Calothrix*, *Oscillatoria*. Mais des Algues Vertes et Rouges s'associent aux constructrices. La transformation du calcaire (surtout l'aragonite) par les Algues perforantes donne naissance à des remplissages de « pélagosite » (REVELLE et FAIRBRIDGE, 1957). Finalement il semble y avoir un équilibre entre les actions d'érosion et de précipitation qu'exercent les Algues. Mais le calcaire déposé est devenu un simple sédiment sans aucune forme d'origine organique, en s'adjoignant d'ailleurs des éléments détritiques qui peuvent être des fragments de coquilles ou même des grains de quartz. Aussi ne faut-il pas s'étonner que les Stromatolithes, tels que les décrit LOGAN (voir plus haut, p. 1), les pisolithes algaires, tels que les construisaient les Girvanelles (par exemple,

celles du Cambrien du Mexique) et d'une façon générale les oncolites n'offrent que rarement des tubes ou des cellules algaires.

En fait, la photosynthèse algaire est nécessaire à la sédimentation du calcaire, même dans des conditions favorables à un tel dépôt.

Etant acquis, à notre sens, que le dépôt initial des calcaires concrétionnés est d'origine photosynthétique, donc algaire, reste-t-il des traces de leur structure initiale ? Nous entendons par là, au mieux, des traces de Stromatolithes. Il n'est pas question d'y rechercher des cellules algaires, déjà exceptionnelles dans les Stromatolithes les mieux conservés, encore moins probables dans le cas de recristallisations importantes.

Nous avons choisi quelques échantillons recueillis par nous à Fulwell Quarry, qui nous paraissent fournir de bonnes étapes des phénomènes considérés.

1) Structures radiaires dichotomes (fig. 6-7)

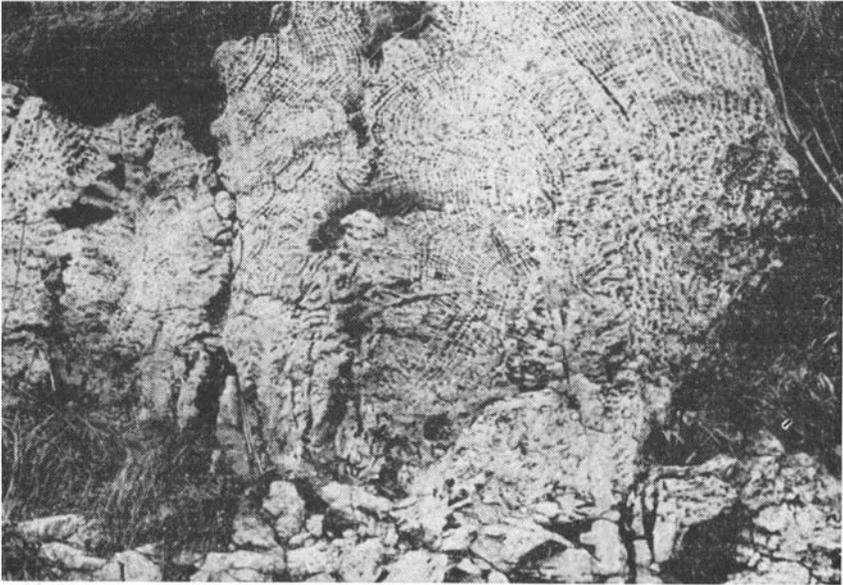
Nous en avons observé plusieurs exemplaires, dont une partie est recristallisée en aiguilles de calcite et offre alors également une structure concentrique comme les pisolithes.

Une plaque mince effectuée dans un échantillon moins recristallisé montre des branches constituées par un sédiment à grain très fin qui pourrait être rapproché d'une pélagosite et de composition calcitique. On y distingue deux directions privilégiées : d'une part, une zonation à peu près concentrique qui pourrait être originelle, car on en observe une semblable dans les Algues calcaires et les Stromatolithes ; d'autre part, des stries cristallines transparentes, dirigées dans le sens des rameaux de la concrétion. Ces stries n'ont pas une forme nettement définies comme celle d'aiguilles recristallisées ; sont-elles un début de recristallisation ou les restes de filaments algaires ? L'état de nos matériaux ne nous permet pas de le savoir.

2) Structures réticulées : les Newlandites (fig. 8-12)

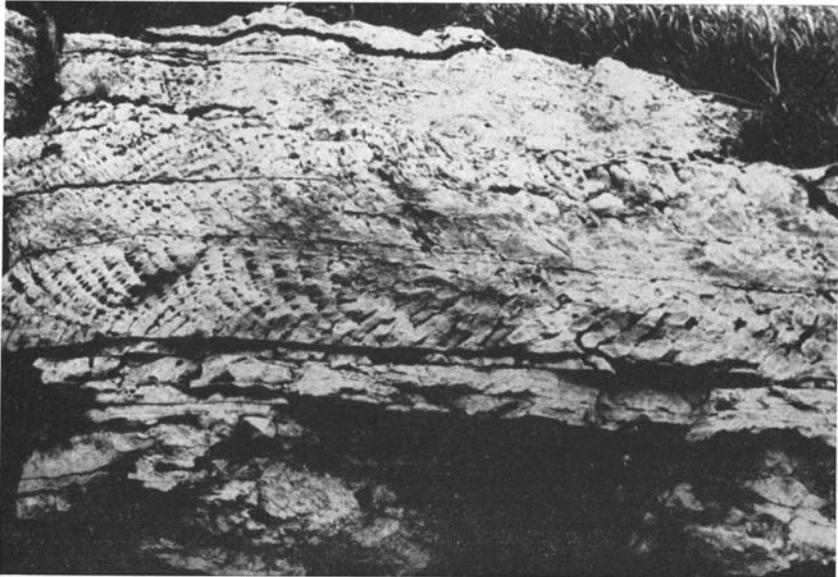
C'est l'une des structures les plus fréquentes à Fulwell Quarry, et c'est elle qui a été comparée à *Newlandia* par Holtedahl. Elle constitue des ensembles massifs formant des sphéroïdes, des disques ou des dômes rubanés, comptant d'épaisses lames plus ou moins parallèles et équidistantes, recoupées perpendiculairement par des piliers. En plaque mince, cette structure se montre composée d'un carbonate

Figure 12



Figures 13 a et b

Section verticale dans une Newlandite discoïde montrant la superposition de la structure réticulée au litage du sédiment. Permien de Fulwell Quarry. La figure 13 b est un dessin exécuté d'après la figure 13 a pour mieux permettre la comparaison avec la figure 14. Cliché et dessin G. TERMIER.





aussi fin que dans la précédente, mais elle est plus altérée. On y devine toutefois un nombre de lames plus grand qu'il n'en apparaît sur les échantillons bruts.

L'assimilation de ces structures aux *Newlandia* de l'Algonkien du Montana est très tentante ; aussi pensons-nous que le terme de Newlandite, lequel ne préjuge pas de leur origine, permet de les désigner de la manière la plus exacte.

L'examen sur le terrain nous a permis d'observer et de photographier quelques points caractéristiques :

a) sur la figure 8, on voit une structure réticulée typique, composée d'éléments sphéroïdaux de type *Newlandia*, parmi lesquels se remarque une tendance vers une recristallisation en grandes aiguilles convergentes ;

b) sur la figure 10, une telle recristallisation s'est produite, en particulier à proximité d'un certain joint de stratification, si bien que les sections des sphéroïdes, de type initial *Newlandia* donnent l'apparence d'impacts d'explosions ;

c) les figures 12-13 offrent un aspect étonnamment semblable à celui de *Newlandia frondosa*, présentée (pl. 6, fig. 3) par WALCOTT, qui est une section verticale dans la bordure d'une structure concentrique (fig. 13 b). Dans les deux vues, on observe la superposition de la structure réticulée au litage du sédiment ; de plus, la disposition des planchers et des piliers affecte une forme en éventail pour les premiers, parabolique pour les seconds. Cette disposition indique, pour une Newlandite de grande taille, un contour non plus sphéroïdal mais discoïde et parallèle au substratum ;

d) la plupart des vues d'ensemble (fig. 15-16) montrent des structures plus complexes où disques et sphéroïdes ne sont visibles qu'imparfaitement, basculés les uns par rapport aux autres et cimentés par des zones cristallisées en aiguilles. Il faut admettre soit des croissances irrégulières de la matte algale sur un substrat inégal, soit plutôt des glissements (« slumpings ») du sédiment newlandite en cours de formation, donc encore mou et fragile.

J. VON PIA (1935) a également décrit des Newlandites provenant du Trias inférieur (Buntsandstein moyen) d'Andalousie : à Establimento, près d'Alicante, et à Cuesta Negra, près de Caravaca (à l'Ouest et un peu au Nord de Murcia). Il s'agit d'échantillons isolés, recueillis par M. SCHMIDT. On y observe des zones concentriques, ainsi qu'une section verticale montrant le croisement de la structure arquée avec des linéaments horizontaux rectilignes.

3) Structures tubulaires : greysonites (fig. 15-16)

HOLTEDAHL a groupé dans un « type *Greysonia* » des structures décrites comme un arrangement de tubes creux, parallèles ou perpendiculaires au substratum. HOLTEDAHL montre (sur sa figure 45) un exemplaire passant à un arrangement de type *Newlandia* et dont les dimensions sont plus faibles. Nous disposons de types comparables à celui de HOLTEDAHL, mais aussi nous avons photographié sur place et recueilli des formes qui méritent d'être rangées parmi les greysonites à cause de leurs larges tubes columnaires à section polygonale ou arrondie. La disposition de ces tubes n'est pas aussi parallèle que celle de la pl. 17, figure 1, de WALCOTT ; ils sont fasciculés en touffes divergentes, plusieurs tubes aboutissant parfois à une seule section hexagonale dans laquelle ils finissent par fusionner. Chaque tube est rempli d'un sédiment fin avec de microscopiques rhomboédres de calcite brune. Plusieurs d'entre eux offrent distalement des cloisons convexes et composées actuellement par de la calcite limpide. Enfin, les tubes sont délimités par des parois dont la texture

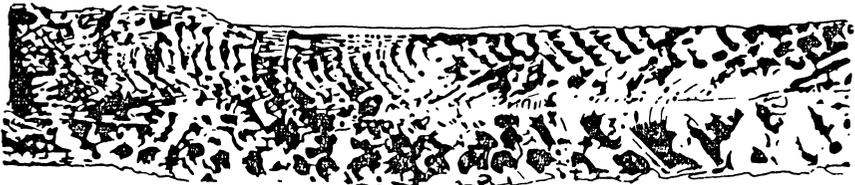


Figure 14

Dessin exécuté d'après la photographie publiée par Walcott d'une section verticale dans la bordure d'une structure concentrique de *Newlandia frondosa* : Walcott. Calcaire de Newland (série de Belt). On remarquera la très grande ressemblance de cette structure avec celle montrée par la figure 13 b. Dessin G. TERMIER.

initiale est indistincte, mais qui sont maintenant constituées par des manchons cristallisés en aiguilles de calcite. Les *Greysonia* du Beltien sont aujourd'hui remplis d'un calcaire bleu-gris sombre et leurs parois qui, pour WALCOTT, proviennent d'un dépôt algaire, sont formées d'un calcaire magnésien brun et gris. Dans les deux cas, la structure est fondamentalement différente de celle des Newlandites.

Penchons-nous maintenant sur les « types *Greysonia* » de HOLTEDAHL. Nous avons prélevé plusieurs échantillons. L'un d'eux, comme celui de l'auteur norvégien, présente les traces sous-jacentes d'une Newlandite (fig. 11). Les tubes sont plus petits que dans les *Greysonia* typiques, mais il existe aussi des manchons d'aiguilles de calcite. Les tubes sont coalescents ou largement séparés par des vides pouvant être remplis par un sédiment fin.

De quelque manière que l'on considère les choses, il semble y avoir eu évolution de la Newlandite vers la Greysonite. La question qui se pose est seulement, à notre avis, de savoir à quel moment de la diagénèse cette évolution a pris place.

Les Greysonites de grande taille de Fulwell Quarry présentent une particularité susceptible de nous aider : nous voulons parler des cloisons convexes (fig. 15-16) qui divisent la plupart des tubes. Il ne semble pas que cette disposition ait pu se produire dans un sédiment déjà induré. Au contraire, elle pourrait s'être dessinée dans une structure à lents courants de convexion, par exemple au sein d'une boue stromatolithique à Newlandites, dont la surface aurait été soumise à une température très élevée (telle qu'on en trouve dans les marais-salants), capable de créer un gradient thermique sur la hauteur représentée aujourd'hui par un tube. Les manchons cristallisés se seraient produits autour de ces tubes en fin de lithification dans le barbotage des derniers liquides.

Dernières cristallisations (fig. 17-18)

Cette interprétation des Greysonites permet d'expliquer le fait qui a le plus dérouté jusqu'ici les géologues ayant étudié les calcaires concrétionnés de Sunderland, à savoir que les structures semblent partir aussi bien des fissures que des plans de stratification.

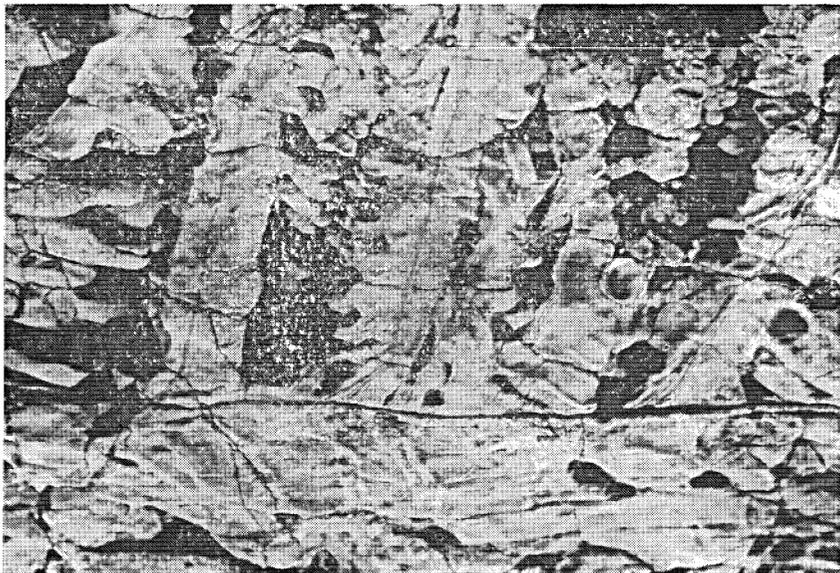
Nous avons recueilli un échantillon présentant des joints ainsi structurés. Il faut noter que la cassure initiale est généralement visible sous la forme d'une ligne en relief, de part et d'autre de laquelle s'est déposé un sédiment carbonaté, encadré d'un feutrage d'aiguilles calcitiques semblables à celles qui constituent les manchons des Greysonites.



Figures 15 et 16

Greysonite. Permien de Fulwell Quarry, Sunderland (Durham). Ces deux figures montrent des bouquets de structures tubulaires entièrement composées par de la calcite et coupées par des septes convexes, situés à une hauteur constante. Les parois des tubes sont formés par des aiguilles de calcite. En bas de la figure 15, on remarquera le réseau assez régulier constitué par les sections des tubes. Clichés G. TERMIER.





_____ Figures 17 et 18

Structures concentriques, vides et recristallisations le long de fissures. Permien de Fulwell Quarry, Sunderland (Durham). Clichés G. TERMIER.



Conclusions relatives aux calcaires concrétionnés du Permien de Sunderland

Nous pouvons maintenant envisager le processus du dépôt et de l'élaboration des calcaires concrétionnés.

1. — En bordure de la mer du Zechstein en voie de régression, s'est installée une lagune hypersaline, sorte de marais recouvert par la mer à marée haute et lors des fortes tempêtes, mais découvert à marée basse où il pouvait recevoir des embruns. Le fond de cette lagune était constitué par des récifs à Bryozoaires du Calcaire Magnésien. Sur eux s'installa bientôt une natte d'Algues, surtout des Cyanoschizophytes filamenteuses, auxquelles s'ajoutaient probablement, dans les zones les plus humides, des Chlorophycées (Codiacées et Dasycladacées). Le tapis de Cyanosphizophytes agissait en premier lieu comme destructeur des calcaires sous-jacents, dont il transformait la partie supérieure en une fine boue calcaire, en partie dissoute dans l'eau, boue qui, piégée par les filaments et accrue par les précipitations photosynthétiques au contact des parois algaires, constituait un *sédiment stromatolithique* de composition carbonatée à grain fin, sans texture organique.

2. — Le dépôt du sédiment stromatolithique assumait diverses formes. Dans les zones les plus attaquées par les vagues, repris par des courants marins, il constituait les « cannon balls » dans lesquels on trouve d'ailleurs des fragments de coquilles et qui, avant leur solidification, pouvaient se souder entre eux. Dans les zones plus calmes, il épousait les contours de la natte sous-jacente, constituant alors des Newlandites ou même des bouquets subsphériques en forme d'Algues dichotomes. Les Newlandites jouaient à peu près le même rôle qu'ailleurs les *Cryptozoon*, par leur allure en coupole, mais leur structuration indique sans doute une induction plus précise par la surface algaire.

3. — Lors de tempêtes et peut-être même à la suite de légers mouvements du sol sous-jacent, une partie du tapis de Newlandites encore molles se trouva froissé et légèrement bouleversé.

4. — Durant les périodes d'assèchement, des courants de convection et une percolation affectaient le sédiment encore gorgé d'eau en conséquence du gradient de température établi jusqu'à la surface exposée aux rayons du soleil tropical. Il se formait alors, à partir du sédiment stromatolithique et de certaines Newlandites, des structures prismatiques, plus ou moins basaltiformes, les *Greysonites*.

5. — A la fin de la diagénèse, les Newlandites, les Greysonites et même le jointage des concrétions bouleversées constituaient des éléments solides, composés de calcite, autour desquels s'organisaient

des zones encore imprégnées de solutions carbonatées : des cristallisations analogues à des géodes tapissèrent finalement ces vides d'un revêtement d'aiguilles de calcite.

C'est pendant cette période que l'on peut admettre l'intervention des phénomènes de diffusion, tels que ceux qui entrent dans la formation des anneaux de Liesegang. De tels phénomènes pourraient avoir accentué le caractère concentrique de certaines concrétions (« cannon balls » et Newlandites). Pour TARR (1933) d'ailleurs, la salinité de l'eau aurait joué un rôle dans le concrétionnement comme dans celui des agathes zonées.

Le temps pendant lequel se sont formés les Stromatolithes, y compris les Newlandites de Sunderland, semble avoir été très court. En effet, fort limités dans l'espace, les calcaires concrétionnés se situent à un tournant de l'histoire de la mer du Zechstein, entre la phase franchement marine et la phase purement évaporatoire. Ils sont d'ailleurs peu épais. Si l'on tente une corrélation avec le Zechstein allemand, les calcaires concrétionnés correspondent à la fin du Zechstein moyen (= Z1) (calcaire fétide). Or, en dénombrant les couches élémentaires varvées de l'anhydrite du Zechstein, RICHTER-BERNBURG (1960) a évalué que le temps de sédimentation de la période évaporatoire du Zechstein 1 + 2 (= série salifère ancienne) fut inférieur à 100.000 ans, dont 10.000 à 20.000 ans pour les sels de Strassfurt.

En fait, il est probable qu'en Angleterre du Nord, le dépôt des calcaires concrétionnés a été beaucoup plus court que celui du calcaire fétide allemand : l'objet de notre étude s'étend sur quelques milliers et peut-être sur quelques centaines d'années seulement. Ce sont des structures évanescences qu'un hasard heureux a conservé localement.

RESUME

Dans ce mémoire sédimentologique et paléontologique, nous attirons l'attention sur une catégorie de structures, en fait purement minérales mais qui sont originellement attribuables à des fonctions organiques. Il existe en effet des dépôts carbonatés concrétionnés induits par l'action de la photosynthèse de végétaux aquatiques (Stromatolithes). Ces dépôts se font dans des conditions précises de salinité et de température de l'eau. Dans ces conditions mêmes, la diagenèse revêt également des caractères particuliers susceptibles de donner naissance à des structures déterminées, quel que soit l'âge où ces phénomènes sont intervenus (newlandites et greynonites).

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- BERTRAND-SARFATI (J.), FREYTET (P.) et PLAZIAT (J.C.), 1966. — Les calcaires concrétionnés de la limite Oligocène-Miocène des environs de Saint-Pourçain-sur-Sioule (Limagne d'Allier) : rôle des Algues dans leur édification ; analogie avec les Stromatolithes et rapports avec la sédimentation. *B.S.G.F.*, (7), pp. 652-662.
- DONALDSON (J.A.), 1963. — Stromatoliths in the Denault formation, Marion Lake, Coast of Labrador, Newfoundland. *Geol. Surv. Canada*, 102.
- FAIRBRIDGE (Rh. W.), 1950. — Pre-Cambrian Algal Limestone in Western Australia. *Geol. Mag.* 87, 5, p. 324-330.
- FREYTET (P.) et PLAZIAT (J.C.), 1965. — Importance des constructions algaires dues à des Cyanophycées dans les formations continentales du Crétacé supérieur et de l'Eocène du Languedoc. *B.S.G.F.* (7), VII, p. 679-694.
- HOLMES (A.), 1931. — Concretionary and oolitic structures of the Permian rocks. *Proc. Geol. Assoc.*, XLII, 3, p. 255-259.
- HOLTEDAHL (O.), 1921. — On the occurrence of structures like Walcott's Algonkian Algae in the Permian of England. *Amer. Journ. Sci.*, sér. 5, I, p. 195-206.
- LAPPARENT (A.F. de), 1959. — A propos d'un Stromatolithe trouvé dans les sédiments précambriens des environs de Schefferville (Ungara et Labrador, Canada). *B.S.G.F.* (7), I, p. 260-264.
- LOGAN (B.W.), 1960. — Cryptozoon and associate Stromatolithes from the Recent, Shark Bay, Western Australia. *Journ. of Geol.*, vol. 69, p. 517-533.
- PIA (J. von), 1919. — Algen und Pseudoalgen aus der spanischen Trias. *Abh. Meid. Akad. Wissensch.*, 22, p. 5-18.
- PONCET (J.), 1967. — Stromatolithes du Siégénien moyen du Cotentin. *C.R. Som. S.G.F.*, p. 257-258.
- RAABEN (M.E.), 1964. — On the boundary separating the Middle and Upper Riphean. *Izv. Akad. Nauk SSSR*, 10, p. 58-66.
- TARR (W.A.), 1933. — Origin of the concretionary structures of the Magnesian Limestone at Sutherland, England. *Journ. of Geol.* XLI.
- TERMIER (H.), 1936. — Etude géologique sur le Maroc central et le Moyen Atlas septentrional. T. II, p. 936-942.
- TRECHMANN (Ch. T.), 1914. — On the lithology and composition of Durham Magnesian Limestones. *Quar. Journ. Geol. Soc. London*, 70.
- VOLOGDINE (A.G.), 1962. — Drevneichie Vodorosli SSSR. *Akad. Nauk SSSR*.
- WALCOTT (C.D.), 1914. — Pre-Cambrian Algonkian algal flora. *Smithson Misc. Coll.*, 64, n° 2.
- WOOLACOTT (D.), 1919. — The Magnesian Limestone of Durham. *Geol. Mag.*, p. 52-465 et 485-498.

Section 22 *Ethnologie et Préhistoire*

SOMMAIRE

P. BONJEAN et J. BEAUVIEUX : L'orientation physiologique de la tête suivant le plan de Bordeaux	297
R. BOURDIOL : Les étapes anthro et biométriques de la croissance	304
M. CAIX et G. OUTREQUIN : Les problèmes d'orientation et de repérage crâniens par les plans anatomo-physiologiques. Intérêt des plans ampullaires. Leurs perspectives et leurs limites	318
J.-L. CAYOTTE, M. RENARD, M. BRICE et J.-P. MASSON : Recherche de corrélations relatives à la morphologie de la voûte du crâne	328
R.-P. COUSIN, J. DARDENNE et R. FENART : Analyse de l'angle sphénoïdal humain relativement aux axes vestibulaires	334
R. DEBLOCK et R. FENART : Systématisation de la forme des pariétaux de l'homme et des chimpanzés	343
R. EMPEREUR-BUISSON, R. DEBLOCK, J. DARDENNE et R. FENART : La tête des jumeaux monozygotes étudiée « in vivo » en orientation vestibulaire	350

L'ORIENTATION PHYSIOLOGIQUE DE LA TÊTE SUIVANT LE PLAN DE BORDEAUX

par

P. BONJEAN et J. BEAUVIEUX

On sait l'intérêt que suscita, au XIX^e siècle, l'anthropologie physique et, en particulier, l'étude comparative des crânes osseux. Les publications abondent, mais les résultats obtenus demeurent incertains, faute d'une méthode d'investigation rationnelle.

Pour comparer des crânes entre eux, il est essentiel de les orienter suivant un plan identique pour tous et que ce plan soit déterminé par des points de repère anatomiques neutres, c'est-à-dire ne participant pas aux éventuels changements de topographie.

Aucun des plans proposés jusqu'en 1911 ne répondait à ces critères : ils ne permirent aucun progrès dans l'étude de l'architecture de la tête osseuse.

Nombre d'autres plans furent envisagés. BROCA, le premier, eut l'idée de se tourner vers la physiologie. Il reprit l'idée de HELMOLTZ :

« On peut considérer comme position naturelle de la tête celle « qu'on prend lorsque le corps est droit et que les regards sont « dirigés vers l'horizon. »

BROCA s'avisait alors que : « la tête est horizontale lorsqu'elle prend « son équilibre naturel sur la colonne vertébrale et que l'Homme « debout regarde droit devant lui ».

Puis : « la direction du regard est le seul caractère auquel on « puisse reconnaître chez le vivant que la tête est horizontale ».

C'est la première fois qu'on envisage alors un plan « physiologique » et BROCA chercha quelles étaient les formations morphologiques qui situeraient le mieux une telle attitude.

C'est par les condyles occipitaux que la tête prend son appui sur la colonne vertébrale. BROCA choisit le plan alvéolo-condylien qui est tangent à la face inférieure des deux condyles occipitaux et qui passe par le milieu du rebord alvéolaire antérieur, au point qu'il appela le *Prosthion*. Ce plan est imparfait. Il ne tient pas compte des dents. Chez l'*Homme*, il faut tenir compte d'importantes

variations non seulement morphologiques, comme celles qui constituent les prognathismes, mais encore pathologiques ou simplement de sénescence. A plus forte raison chez les Vertébrés.

...Le regard des animaux est en effet très difficile à établir comme le faisait observer SCHAFFHAUSEN :

« Dès lors une ligne anatomique entre deux points du crâne « humain, qui pourrait indiquer la position horizontale dans laquelle « le crâne repose sur la colonne vertébrale, n'existe pas comme une « ligne valable pour tous les crânes et toutes les races... »

« Au lieu de prendre les mesures des crânes sur la *base d'une ligne* « *acceptée comme horizontale d'un crâne, et ainsi repérer un signe* « *nouveau et important pour la connaissance du degré de développe-* « *ment d'un crâne (1878)... »*

BROCA, en 1873, montra que le trou occipital détermine un angle variable avec la ligne qui réunit le nasion à l'opisthion. C'était, mis en évidence, le plan que nous devions retrouver avec succès en 1937 avec F. VILLEMEN. Mais BROCA ne le retint pas et préféra le repère du basion à celui de l'opisthion.

Avec BROCA et SCHAFFHAUSEN, on pressentait bien que la physiologie pouvait seule servir de guide dans la recherche et la découverte du plan idéal qui représentât vraiment la position de la tête vivante au repos. Et c'est cependant à un plan conventionnel que s'arrêtèrent en 1882 les anthropologistes réunis en Congrès à Francfort :

Ce plan, qui relie le bord inférieur des orbites au bord supérieur des trous auditifs externes, mit un terme aux recherches de repères.

Il fut adopté en clinique par les odonto-stomatologistes. C'est lui qui présida aux recherches d'une anthropologie réduite de plus en plus à de la trigonométrie avec KLAATSCH, MARTIN, IMBELLONI, FALKENBURGER, Mlle FERENBACH, etc...

C'est Louis GIRARD (1911) qui pensa que le plus simple repère anatomique devait être celui qui enregistre l'horizontale physiologique : dans l'organe chargé de rendre compte de la position de la tête dans le monde extérieur et par rapport à la colonne vertébrale, c'est le canal semi-circulaire externe.

Dans son essai d'anatomie chirurgicale du Labyrinthe, en 1911, GIRARD écrit :

« Dans toutes nos préparations de fœtus à terme d'enfant et « d'adulte, nous avons observé que la direction du canal horizontal « *est sensiblement parallèle au plan général de la base du crâne.*

« Ce plan, poursuit GIRARD, fait, avec la ligne zygomatique généralement adoptée comme repère pour l'Anatomie du crâne, un angle variant entre 15 et 25 degrés.

« ...C'est pour cela que les auteurs disent que le canal horizontal n'est pas horizontal ; et c'est à tort, croyons-nous, car nous pensons, quant à nous, que l'attitude anormale du canal semi-circulaire horizontal est de se trouver exactement dans le plan de l'horizon que d'ailleurs il a pour fonction de nous faire connaître, si l'on en croit la physiologie... »

Fernando PEREZ a repris une étude détaillée des canaux semi-circulaires osseux de nombreux vertébrés, en 1922 (Craniologie vestibulaire, ethnique et zoologique) :

« Si on place, dit-il chez tous les Mammifères, le canal semi-circulaire externe en position horizontale, on donne, par cela même, au crâne, l'attitude caractéristique de l'espèce, c'est-à-dire l'attitude normale du repos physiologique. »

Il confirmait chez de nombreux Vertébrés ce que les schémas de GIRARD avait admirablement fait ressortir chez l'Homme et chez les Anthropoïdes, la tête vivante en position de repos, le *regard perdu à l'horizon*, comme l'envisageaient HELLMOTZ, SCHAFFHAUSEN et comme BROCA le représentait par intuition en orientant le crâne suivant le premier angle orbito-occipital. S'il avait eu l'idée de placer horizontalement le côté nasion-opisthion de cet angle, autrement dit s'il avait mis la tête en place ainsi, pour étudier les corrélations de son premier angle, voilà trois quarts de siècle que la craniologie aurait disposé de ces bases.

Fernando PEREZ oppose la valeur de ce plan vestibulaire constitué par le canal semi-circulaire externe à la valeur du plan de Francfort :

« La détermination du plan horizontal du crâne, écrit-il, préoccupe depuis plus d'un siècle les anatomistes et les anthropologistes.

« Ils se sont mis d'accord sur le plan de Francfort comme une vérité scientifiquement démontrée ; mais la convention de Francfort n'a pas défini scientifiquement l'attitude normale de la tête. Les otologistes enseignent, en effet, que le canal semi-circulaire externe n'est pas horizontal attendu qu'il fait avec le plan de Francfort un angle de 28 ° à 37 °. Je ne parviens pas à comprendre pourquoi ils ne soutiennent pas le contraire : c'est-à-dire que ce n'est pas le plan de Francfort qui est horizontal, mais bien le canal externe, puisqu'il fait avec celui-ci un angle de 28 à 37 degrés. »

Fernando PEREZ définit l'attitude normale :

« Elle ne peut être que l'attitude de repos. Elle devient l'attitude « caractéristique de l'animal puisque c'est à elle que l'animal ramène « toujours sa tête après chaque déplacement. »

GIRARD l'avait lui aussi indiqué avec netteté :

« L'appareil vestibulaire paraît servir de base anatomique et « physiologique à l'établissement d'un plan horizontal de la tête « valable à la fois pour l'Homme et les Vertébrés et le canal semi- « circulaire externe pourrait servir de repère naturel...

« Les différents plans proposés antérieurement sont purement « conventionnels. Ils procèdent du désir de repérer par des points « anatomiques choisis arbitrairement l'attitude sociale de la tête « humaine. Ils ne sont pas applicables à la série animale, où l'orbite, « comme l'arcade zygomatique présentent toutes sortes d'irrégularités « et peuvent même faire complètement défaut. Le plan vestibulaire « horizontal réunit au contraire les caractères du plan horizontal « idéal, qui sont : 1^o) l'universalité ; 2^o) la conformité à des principes « physiologiques scientifiquement établis...

« La concordance entre la position droite du labyrinthe et l'atti- « tude caractéristique de l'animal est également universelle, comme « cela ressort de nos recherches, ainsi que des travaux de Fernando « PEREZ (Craniologie vestibienne, ethnique et zoologique, Paris 1922) « et de LEBEDKIN (Anatomischer Auzeiger, 25 novembre 1924). »

Les très importantes recherches de GIRARD puis de Fernando PEREZ sur les canaux semi-circulaires des Vertébrés mirent toutefois en évidence un décalage entre les deux labyrinthes, une dysymétrie qui ne permettait point de concevoir un plan horizontal unique commun aux deux canaux externes. Le schéma de DELAGE est beaucoup trop strict. Il n'existe point de couplage anatomique exact entre les deux labyrinthes, ce qui n'exclut pas un couplage physiologique. Mais au point de vue de la morphologie pure qui est ici envisagé, c'est une direction générale plutôt qu'un plan qu'on peut demander aux canaux externes.

Et GIRARD ne tarde pas en effet à substituer à la notion de plan la notion de « ligne vestibulaire » et c'est ainsi qu'on peut lire, dans la 3^e édition 1939 de son Atlas :

« Il est nécessaire de préciser la direction des deux branches du « canal jusqu'à leur entrée dans le vestibule. Ce sont les deux orifices « vestibulaires du canal qui sont pris comme points de repère. On

« fait passer par le centre de chacun d'eux une ligne horizontale. Si « l'on inclut cette ligne dans un plan perpendiculaire au plan sagittal « du crâne, on obtient le plan vestibulaire horizontal (figure 8, de « son Atlas). »

Et il ajoute :

« Il va sans dire que la ligne vestibulaire horizontale peut être « également déterminée à partir de la cavité crânienne en utilisant « comme précédemment le centre des orifices du canal externe. »

Mais le plan que constitue le canal semi-circulaire externe est difficilement utilisable sur les crânes secs. Aussi, avons-nous cherché si des repères morphologiques précis ne seraient pas susceptibles de le représenter. Et en 1937, à la suite de nombreuses recherches effectuées aussi bien chez l'Homme que chez les autres Vertébrés, nous avons été amenés à proposer avec F. VILLEMEN la ligne horizontale qui joint le Nasion à l'Opisthion.

Cette ligne est toujours parallèle à la ligne de direction générale du canal semi-circulaire externe, quelles que soient les races ou les espèces considérées.

Cette correspondance a été longtemps mise en doute par DELATTRE et ses collaborateurs qui pensaient que nous faisons passer le plan vestibulaire par Nasion et par Opisthion.

Nous n'avons jamais prétendu que le plan vestibulaire passait par le nasion et l'opisthion, mais que cette ligne lui était parallèle. Nous écrivions en effet :

« Cependant, si le parallélisme entre la ligne opisthion-nasion et « le plan vestibulaire est constant, il se présente néanmoins avec des « modalités différentes chez les animaux suivant les espèces envi- « sagées et chez l'Homme suivant les races :

« a) chez les Poissons et chez la plupart des Mammifères, la ligne « nasion-opisthion passe au-dessus du plan vestibulaire ;

« b) chez la plupart des Oiseaux et chez les Anthroïdes, la ligne « opisthion-nasion tend à passer par le plan vestibulaire ;

« c) chez l'Homme, la ligne opisthion-nasion passe au-dessous du « plan vestibulaire. »

Le Nasion aussi bien que l'Opisthion marquent la limite inférieure de l'expansion de la voûte crânienne. Tout ce qui est au-dessous de cette ligne, c'est la base.

Cette ligne Nasion-Ophisthion a, depuis, été adoptée par de nombreux cliniciens et l'Ecole dentaire de Marseille comme celle de Bordeaux l'utilisent en Orthodontie sous le nom que lui a donné GUDIN de « ligne d'horizontalité de Beauvieux ».

Ces deux repères : le plan du canal horizontal et la ligne nasion-opisthion qui se superpose à lui ont permis de très nombreuses investigations sur les crânes secs. Mais sur les radiographies, l'Opisthion est difficile à voir, et chez le vivant, où ces repères sont inutilisables, nous avons été conduits à rechercher s'il n'existait pas leurs correspondants sur les parties molles de la tête.

Dans un premier temps, nous avons cherché à remplacer l'Opisthion qui se repère mal sur les radiographies par un autre point situé également sur le trajet de la ligne « nasion-opisthion ».

Pour ce faire, nous avons eu recours à trois ordres de méthodes :

1° Le niveau d'eau : la nappe effleurant le nasion et l'opisthion marque sur le crâne sec le trajet nasion-opisthion. Elle affleure le rebord inférieur du conduit auditif externe ;

2° le cerclage du trou auditif externe avant radiographie, par un fil de plomb. On voit que la ligne nasion-opisthion est bien tangente à cet orifice ;

3° la tomographie, enfin, qui permet de confirmer ces relations.

En outre, sur les têtes suivantes, le repère est aisé : il correspond à l'angle que le tragus détermine avec l'antitragus.

Ce plan a été proposé et utilisé largement sous le nom de « Plan de Bordeaux ». Il a toutes les qualités du plan vestibulaire, sans en connaître les inconvénients.

BIBLIOGRAPHIE

1. BEAUVIEUX J. — Essai d'une systématisation anthropologique et comparative du crâne et de la face.
B.M.S.A.P., 9^e Série, t. 7, 1946.
2. BEAUVIEUX J. — Recherches anatomiques sur les canaux semi-circulaires des Vertébrés.
Thèse Médecine, Bordeaux, Mars 1934.
3. BONJEAN P., RIQUET R., RIGAUD A. et LAULAN J. — Corrélations entre quelques angles du crâne et de la face.
Bullet. Mém. Soc. Anthropol. Paris 1963, 450/457.
4. DELATTRE A. et FENART. — Corrélations rotatoires crânio-labyrinthiques durant la phylogénèse des Mammifères - etc...
Revue O.R.L. Portmann, Août 1961 (avec importante bibliographie de leurs travaux antérieurs).

5. GIRARD L. — Le plan des canaux semi-circulaires horizontaux considéré comme le plan horizontal de la tête.
B.M.S.A.P. 1923, 7^e Série, tome IV.
6. RIGAUD A., BEAUVIEUX J. et BONJEAN P. — Etude du plan « nasion » - bord inférieur des conduits auditifs externes. Son importance en radiologie.
B.M.S.A.P. 1961, 2, 11^e Série.
7. RIGAUD A. et BONJEAN P. — Réflexions sur les bases anatomiques et les principes directeurs de la radiographie du crâne.
Rev. Odonto-Stomat. 1962, 20, N° 2, 83/94.
8. RIGAUD A. et BONJEAN P. — Etude du plan horizontal du crâne et de quelques-unes de ses applications.
Journ. Médec. Bordeaux 1964, N° 5, 671/698.
9. RIGAUD A., BONJEAN P., RIQUET R., LAULAN J. et STEFANIACK R. — Etude comparative de deux procédés de mesure indirecte d'évaluation de la capacité crânienne chez l'Homme et chez la Femme.
C.R. Ass. des Anatomistes, 1966, 891.
10. RIGAUD A., BONJEAN P., BEAUVIEUX J. et RIQUET R. — Le plan de Bordeaux. Ses applications actuelles.
Congrès d'Anatomie de Tours, 1968.
11. VILLEMEN F. et BEAUVIEUX J. — Sur le plan horizontal de la tête et ses relations avec les limites inférieures du crâne chez les Vertébrés.
C.R. Soc. Biologie, Bordeaux 1936.
12. WANGERMEZ, RIGAUD A. et BONJEAN P. — Perspectives d'avenir en radiographie crânienne.

*Travail du Laboratoire d'Anatomie
de la Faculté mixte de Médecine
et de Pharmacie de Bordeaux*

Professeur : A. RIGAUD

LES ÉTAPES ANTHROPO ET BIOMÉTRIQUES DE LA CROISSANCE

Etude statistique de 1.306 sujets français de 13 ans à l'âge adulte

par

R. BOURDIOL

Notre étude statistique a porté sur 1.306 sujets masculins, de 13 ans à l'âge adulte, examinés depuis 1954 à notre Laboratoire d'Anthropo-Biométrie de La Salpêtrière, dans le service de Neuro-Psychiatrie Infantile de MM. les Professeurs G. HEUYER et L. MICHAUX.

Ils se répartissent ainsi que suit :

- 104 sujets de 13 ans
- 171 sujets de 14 ans
- 215 sujets de 15 ans
- 89 sujets de 16 ans
- 94 sujets de 17 ans
- 147 sujets de 18 ans
- 93 sujets de 19 ans
- 142 sujets de 20 ans
- 251 sujets adultes de plus de 20 ans

TOTAL 1.306 sujets.

Chacun de ces sujets a été examiné d'une façon identique et uniforme à l'aide du matériel de haute précision qu'est la table anthropométrique du R.P. VERDUN, notre maître, et qui permet de mesurer, en projection, dans les trois dimensions, à l'aide de règles millimétriques orientables, parallèles aux segments somatiques mesurés, immobilisés et en état de relaxation totale. La technique que nous employons ainsi que les repères anatomiques que nous utilisons ont été décrits dans le *Traité de Médecine Biotypologique* (1).

Pour la classification de nos sujets, nous avons repris la méthode déjà indiquée dans notre rapport au Congrès Anthropologique et Ethnologique de Moscou (2), dont les résultats sont repris et vérifiés dans le présent rapport. Rappelons que nous incluons dans un âge donné tous les sujets isochrones avec une variation en plus ou en moins d'un semestre : ainsi un adolescent qui, au moment de l'examen, à 14 ans et 4 mois se trouve dans le groupe de 14 ans, alors que

celui qui avait 14 ans et 6 mois se trouve dans celui de 15 ans.

Après avoir effectué le relevé de toutes les valeurs des mesures effectuées, nous avons calculé leur moyenne arithmétique. C'est celle qui figure dans les chapitres ci-dessous.

A) Taille, poids et indices de morphologie

— La taille a été prise sur le sujet debout, la tête placée de façon telle que la ligne de Francfort (qui joint le tragus auriculaire au rebord inférieur de l'orbite) soit perpendiculaire à la toise.

— Le poids a été enregistré à la bascule médicale sur le sujet nu.

— Le rapport statur pondéral, de même que tous les autres indices de morphologie classiques que nous verrons ultérieurement, ont été calculés par la même façon statistique et non en calculant les rapports à l'aide des moyennes arithmétiques trouvées. Ce rapport a été indiqué et étudié par N. PENDE (3) et se calcule, comme son nom l'indique, en divisant la taille en centimètres du sujet par le poids exprimé en kilos.

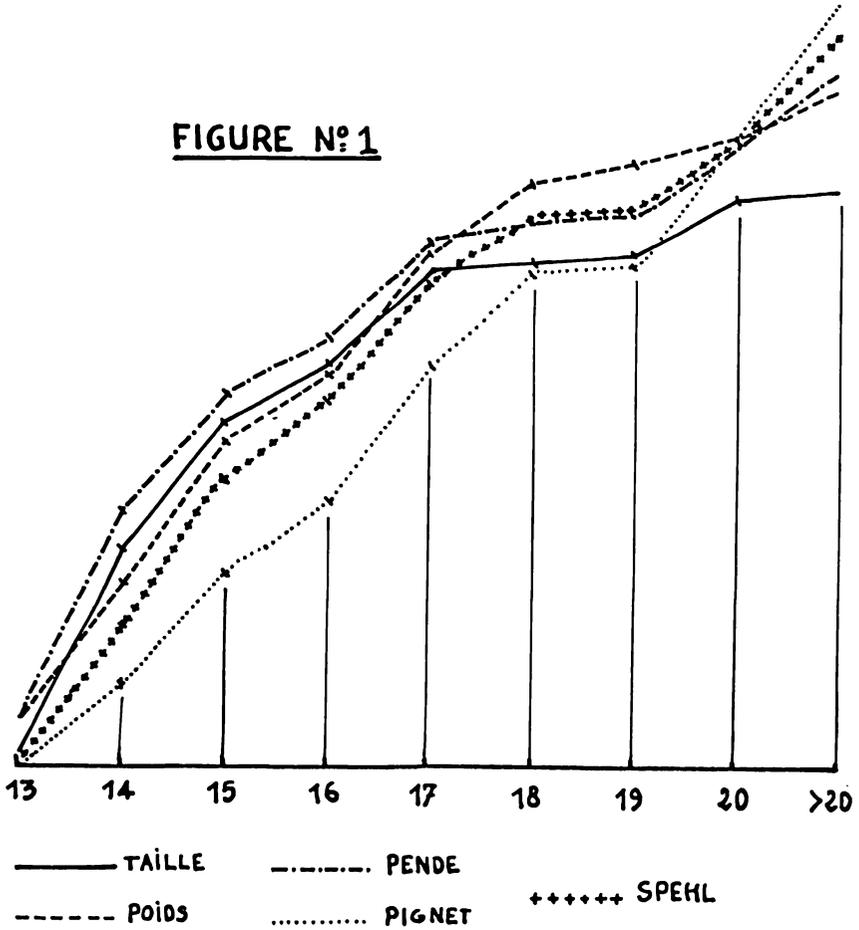
— L'indice de Pignet est celui qui est utilisé par l'Armée Française pour classer les soldats du contingent. Il est obtenu dans un premier temps par l'addition du périmètre thoracique en centimètres au chiffre pondéral exprimé en kilos. Ce total est alors retranché de la taille exprimée en centimètres.

— L'indice de Spehl est l'homologue du Pignet pour l'Armée Belge. Il intègre le poids, la taille et la capacité vitale pulmonaire (C.V.P.) d'après la formule suivante :

$$\frac{\text{C.V.P.} \times \text{Poids}}{\text{Taille}}$$

Age	13	14	15	16	17	18	19	20	ADULTES
Taille	150.6	158.6	163.1	165.7	169.6	169.7	170.0	172.2	172.5
Poids	41.8	47.1	52.8	55.6	60.0	62.8	63.6	64.5	66.6
Pende	3.71	3.40	3.17	3.05	2.87	2.83	2.82	2.68	2.55
Pignet	+38.3	+36.1	+33.3	+31.4	+27.8	+25.2	+25.1	+21.6	+17.2
Spehl	652	836	1.028	1.139	1.304	1.387	1.412	1.524	1.650

Comme nous l'avions déjà remarqué précédemment (2), les moyennes obtenues sont supérieures à celles données tant par GODIN (4) que par PENDE (3). Nous rejoignons ici les constatations d'autres anthropologistes qui ont également trouvé que l'homme contemporain est plus grand et plus lourd que ne l'étaient ses ascendants.



Sur la courbe ci-dessus, nous avons porté en abscisse l'âge et en ordonnée les gradients des valeurs chiffrées de la taille, du poids, du rapport de Pende et des indices de Pignet et de Spehl.

Deux constatations sont à faire :

1°) Toutes les courbes présentent deux fléchissements :

- un très net, post-pubertaire, entre 17 et 19 ans,
- un moins net entre 15 et 16 ans.

2°) Les courbes montrent trois accroissements :

- un très important entre 13 et 15 ans, pré-pubertaire,
- une « reprise » entre 16 et 17 ans,
- une augmentation pondérale après 20 ans, alors que la taille, elle, plafonne.

L'étude plus approfondie des deux seules courbes du poids et de la taille montrent :

- d'une part la justesse de la « loi de grande alternance de GODIN » : « Les deux principaux accroissements péri-pubertaires de la taille se produisent pendant les deux semestres qui précèdent l'éclosion de la puberté ; les principaux accroissements péri-pubertaires du poids ont lieu pendant le semestre même de l'éclosion de la puberté » ;
- d'autre part c'est après la puberté que la taille cesse de croître, alors que le poids, lui, va s'augmentant sans cesse : les deux courbes en effet se croisent entre 16 et 17 ans — ce qui confirme expérimentalement et statistiquement la part prépondérante des hormones sexuelles sur l'ossification des cartilages.

Nous n'allons pas reprendre l'énoncée fastidieuse des moyennes arithmétiques de chaque partie constituante du soma (thorax, abdomen, membres, cou et tête). Nos résultats actuels sont exactement identiques à ceux que nous avons publiés voici quatre ans au Congrès de Moscou (2).

Nous y avons vérifié des lois de Godin d'une part, et d'autre part avons déjà signalé que toutes les mesures effectuées, tant linéaires que volumétriques, présentaient toutes sans exception :

- une forte poussée à l'âge pré-pubertaire (entre 13 et 15 ans),
- un fléchissement entre 15 et 16 ans,
- une « reprise » fluctuante entre 16 et 17 ans,
- un nouveau ralentissement entre 18 et 19 ans,
- une nouvelle « reprise » et un plafonnement à 20 ans

Dans le rapport présent, nous reprendrons certaines valeurs linéaires somatiques que nous comparerons à la moyenne arithmétique de valeurs biométriques : la capacité vitale pulmonaire enregistrée au spiromètre que nous comparerons aux fluctuations des mensurations thoraciques, les différentes moyennes dynamométriques que nous comparerons aux périmètres musculaires et osseux moyens. A ma connaissance, jamais pareille comparaison n'a encore été effectuée.

B) Mensurations thoraciques et capacité vitale pulmonaire

La longueur jugulo-xiphœidienne, le diamètre thoracique antéro-postérieur et le diamètre thoracique transverse sont mesurés sur le sujet couché. Le périmètre thoracique est pris sur le sujet debout ; il s'agit évidemment du périmètre thoracique au repos.

Ages	13	14	15	16	17	18	19	20	Adultes
Lg Jugulo-xipho.	12.5	13.3	14.1	14.2	14.9	15.1	15.2	15.4	15.4
Diam. Thor. ant./post.	15.0	15.7	16.4	16.7	17.6	17.8	18.0	18.1	18.8
Diam. Thor. transverse	23.8	24.7	25.8	26.5	27.0	27.3	27.5	27.8	28.2
Périmètre thoracique ..	70.5	74.7	77.2	79.3	82.5	83.1	83.1	85.4	89.0
C.V.P.	2.275	2.684	2.995	3.232	3.607	3.667	3.743	4.085	3.969

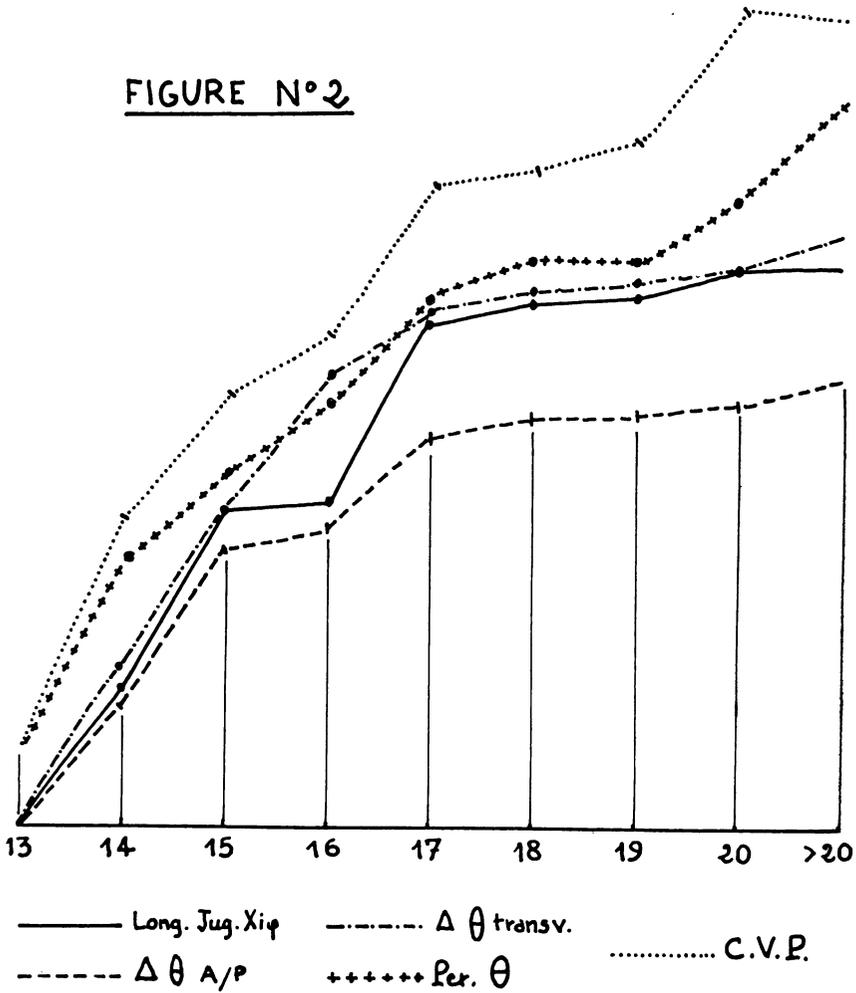
Une première constatation s'impose : nous avons trois types de courbes sur la figure N° 2 ci-dessous qui est la représentation graphique des gradients des différentes mensurations anthropométriques et biométriques :

a) La longueur jugulo-xiphœidienne (hauteur du thorax, représentée par un trait plein) et le diamètre antéro-postérieur (épaisseur du thorax, représentée par des tirets) ont des valeurs nettement ascendantes jusqu'à 15 ans, année pendant laquelle ces deux valeurs stagnent pour reprendre à 16 ans et s'infléchir par la suite après 17 ans.

b) La représentation graphique de la courbe du diamètre thoracique transverse (représentée par un point et un trait) a un aspect très régulier et de plus en plus amorti dans sa progression. Elle ne présente aucun ralentissement pubéral et progresse, de plus, après 20 ans.

c) Les courbes du périmètre thoracique (schématisées par des croix) et de la capacité vitale pulmonaire (figurée par des points) marquent également un fléchissement, mais minime, entre 15 et 16 ans, une montée nette entre 16 et 17 ans, un nouveau ralentissement et, fait caractéristique, une brutale reprise à 19 ans.

FIGURE N° 2



Ces remarques nous amènent à induire les divers points suivants :

— Le thorax a un développement qui, jusqu'à 15 ans, se fait harmonieusement sur les trois plans dimensionnels, puis, dans un premier temps il s'élargit, pour ensuite s'allonger, ce qui vérifie du reste au passage la loi des alternances de GODIN.

— Cette « poussée » n'a aucun retentissement particulier sur le périmètre thoracique qui, lui, continue à croître assez régulièrement, marquant à peine un infléchissement à 16 ans. Nous inclinons donc à croire que le périmètre thoracique tel qu'il est pris, parallèle au sol et non perpendiculaire à l'axe du rachis, est davantage une

mensuration biométrique que seulement somatique. Ce qui explique que, intégrant les trois mensurations classiques, son tracé graphique suive d'une part la courbe générale des indices morphologiques de la figure N° 1, et, d'autre part, celle de la capacité vitale pulmonaire.

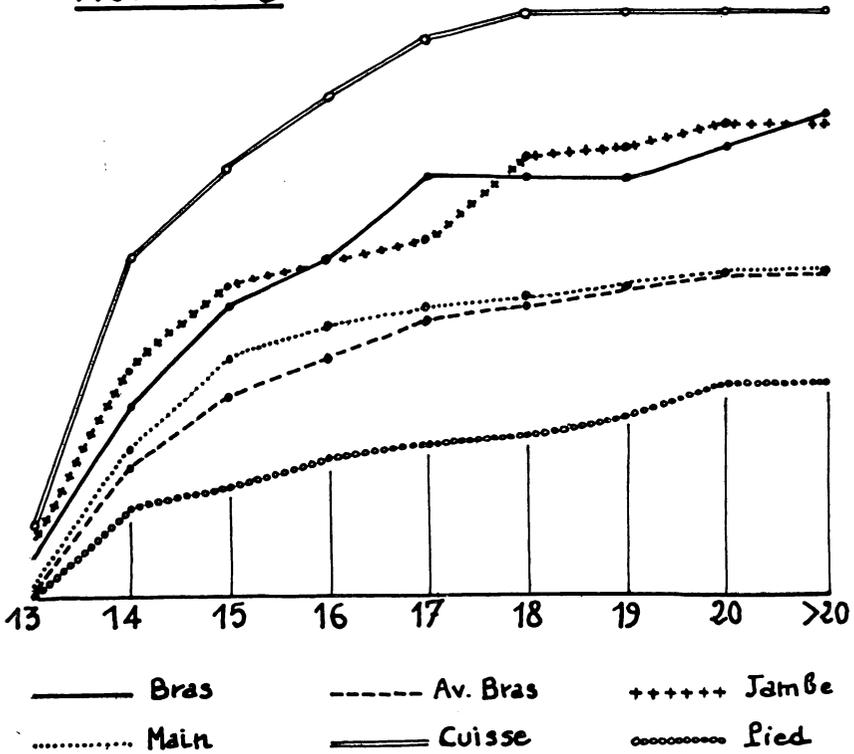
— Le tracé de la capacité vitale pulmonaire est très pur, car il montre bien le ralentissement entre 15 et 16 ans, la « reprise » de 16 à 17 ans, un infléchissement post-pubéral de 17 à 19 ans, et surtout une nouvelle poussée à 19 ans. Nous retrouverons d'ailleurs ce même phénomène à propos des moyennes dynamométriques. Ce fait n'avait jamais non plus, à notre connaissance, été signalé. Nous avions primitivement pensé que la courbe ascendante du périmètre thoracique après 19 ans était liée à un « matelassage » pectoral. Or, étant donné que la capacité vitale pulmonaire ne saurait varier en fonction d'un seul engraissement cutané, nous sommes bien forcés de conclure qu'il existe incontestablement une poussée tant somatique que fonctionnelle aux prémices de l'âge adulte.

C) Les membres

Comme nous l'avons déjà indiqué, nous ne reprendrons pas ici les diverses valeurs tant linéaires que volumétriques que nous avons publiées par ailleurs (2).

Notre propos, dans ce paragraphe, est d'attirer l'attention sur deux courbes linéaires particulières : celle du bras, objectivée par un trait plein sur la figure N° 3, et celle de la jambe, qui est représentée graphiquement par des croix.

FIGURE N°3



En effet, alors que les autres segments ont des diagrammes réguliers qui s'amortissent après la poussée initiale de 13 et 14 ans, ces deux courbes présentent une poussée nette et brutale, la première, celle du bras, à 16 ans ; la seconde, celle de la jambe, à 17 ans.

La représentation graphique du développement brachial ne saurait nous surprendre, car nous avons là, à l'état pur, le diagramme idéal que nous avons déjà décrit avec sa forte poussée initiale, son ralentissement paradoxal de 15 à 16 ans, sa reprise à 16 ans, son nouveau freinage post-pubéral, et un nouvel accroissement à 19 ans.

Par contre la jambe est le seul segment somatique qui présente à 17 ans un tel ressaut. Nous n'en tirons pour l'instant aucune déduction particulière, mais faisons remarquer à son sujet deux particularités :

— Une étude en cours sur la gaucherie nous montre que c'est une jambe gauche plus longue qui est l'apanage somatique du

gaucher, et ceci surtout en période post-pubérale. Existerait-il donc un accroissement préférentiel nomolatéral à la fin de la puberté ? C'est ce que nous essayerons de déterminer dans un prochain travail.

— Nos recherches sur la morphologie sexuelle somatique masculine et féminine (5) nous avaient fait abandonner le rapport pourtant classique tibio-fémoral obtenu en divisant la longueur de la jambe par la longueur de la cuisse, car nous ne l'avions pas trouvé caractéristique à l'âge pubescent. Nous manquons de moyennes pour affirmer que la jambe se développerait chez les filles à la fin de leur puberté, c'est-à-dire dès 15 ans. Si cette hypothèse, qui semble fort plausible, se vérifiait un jour, nous aurions là l'explication de l'écart sigmatique trop important des moyennes arithmétiques obtenues pour ce rapport dans les deux sexes.

D) Moyennes musculaires et dynamométriques

Ni l'étude ni les diagrammes des moyennes périmétriques des différents segments des membres ne nous avaient montré de caractéristiques particulières dans notre précédente étude : nos conclusions de 1964 étaient les suivantes (2) :

— « Une forte poussée à l'âge pré-pubertaire, entre 13 et 15 ans, suivie d'un fléchissement entre 15 et 16 ans, après quoi la progression reprend de façon variable, mais toujours ascendante. Alors que bras et avant-bras ont des variations presque identiques jusqu'à l'âge de 18 ans, la cuisse et la jambe par contre ont des courbes de croissance nettement divergentes après l'âge de 15 ans. Enfin, il est à remarquer que métacarpe et métatarse ainsi que poignet et cou-de-pied ont des courbes respectivement identiques et parallèles. »

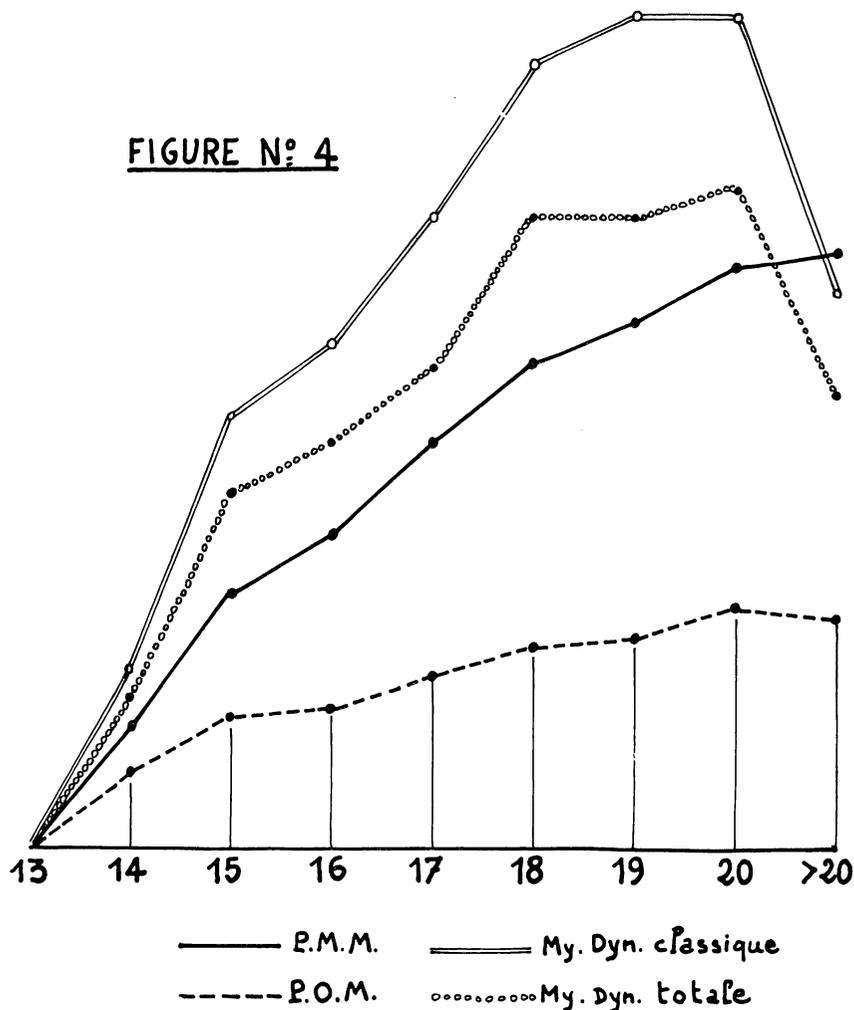
Nous avons donc, cette fois-ci, calculé les moyennes arithmétiques du Périmètre Musculaire Moyen (quart de la somme des périmètres de la cuisse, du mollet, du bras et de l'avant-bras) et du Périmètre Osseux Moyen (quart de la somme des périmètres du poignet, de la cheville, du métatarse et du métacarpe). Les moyennes se trouvent dans le tableau ci-dessous, ainsi que celles des différentes mesures dynamométriques et des moyennes dynamométriques :

- classique : tiers de la somme de la pression de la main dominante, de la mesure effectuée coudes libres, et de la traction verticale ;
- totale : cinquième de la somme des cinq mesures effectuées.

Agés	13	14	15	16	17	18	19	20	Adultes
P.M.M.	29.0	30.2	31.5	32.1	33.0	33.8	34.2	34.7	34.9
P.O.M.	18.6	19.3	19.9	20.0	20.3	20.6	20.7	21.0	20.8
Pression main D.	23	27	33	34	37	43	44	42	39
Pression main G.	21	24	30	31	34	37	37	37	34
Pression coudes lib. ...	21	24	28	30	31	34	34	34	31
Pression c. appuyés ..	28	33	39	40	43	46	46	49	43
Traction verticale	83	99	120	125	135	145	145	147	123
Moyenne dynamom. classique	42	49	59	62	67	73	75	75	64
Moyenne dynamom. totale	35	41	50	52	56	61	61	62	54

Dans un premier temps, nous comparerons les diagrammes des différentes moyennes osseuses et dynamométriques.

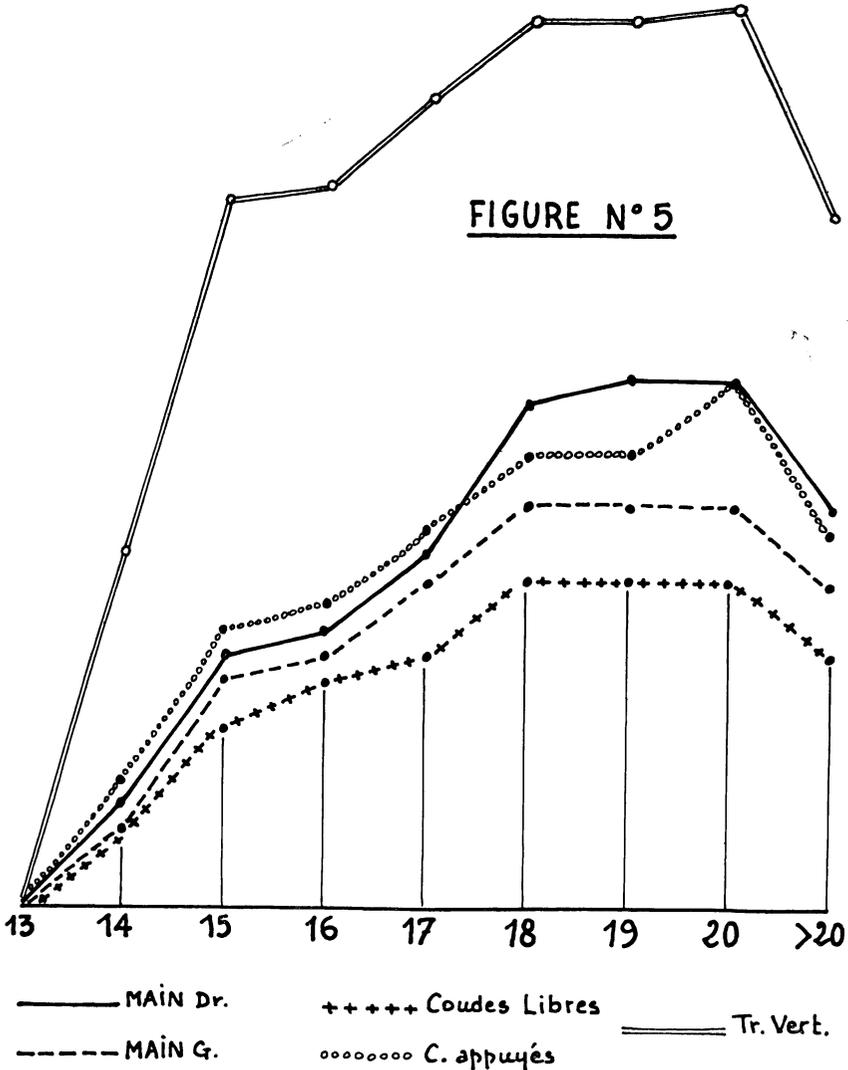
FIGURE N° 4



Remarquons d'abord la confirmation d'un fait logique à prévoir : le non-parallélisme entre les courbes dynamométriques d'une part, et d'autre part celle du périmètre osseux moyen (en tirets sur le schéma).

La comparaison entre la courbe du périmètre musculaire moyen (trait noir continu) et celle des moyennes dynamométriques est fort instructive : nous retrouvons bien sûr le schéma maintenant classique du développement somatique avec le ralentissement pubéral de 15 à 17 ans, puis une nouvelle remontée à 17 ans, identique à celle que nous venons de remarquer sur la seule poussée linéaire de la jambe et que nos différentes moyennes périmétriques ne nous avaient pas permis de prévoir. Puis s'effectue une divergence entre les courbes :

- celle du périmètre musculaire moyen continue, certes, à croître ; mais proportionnellement moins que les deux autres. Ce qui affirme que, d'une part, si le système musculaire se développe, ce n'est pas à cause d'un matelassage graisseux ; d'autre part, le muscle gagne alors en force et en puissance plus qu'en volume ;
- la courbe de la moyenne dynamométrique totale (représentée par des points blancs), intégrant d'une part la pression de la main non directrice et d'autre part la puissance de la pression coudes appuyés, est moins haute que l'autre (objectivée par deux traits pleins parallèles), mais présente une « reprise » curieuse à 20 ans. Cette reprise nous a étonnés et, pour mieux la comprendre, nous avons relevé le diagramme de toutes les composantes dynamométriques que nous reportons dans la figure N° 5.



Notons immédiatement deux caractéristiques :

La première, sur laquelle nous reviendrons, est le « trou » manifesté par toutes les courbes à l'âge pubescent, c'est-à-dire entre 15 et 18 ans.

La seconde est l'écart existant entre la courbe schématisant la traction verticale et les courbes des autres mesures dynamométriques :

— Il est logique que la représentation graphique de la traction verticale (deux traits pleins parallèles) soit divergente des autres. Objectivant surtout la musculature lombaire, il est en effet normal que la partie anatomiquement la plus considérable sur le plan musculaire, puisque nous permettant seule d'obtenir notre caractéristique de bipède, se traduise par une progression rapide et plus forte que celle des moyennes du seul membre supérieur : main, coude et épaule. Remarquons qu'à 15 ans, la moyenne dynamométrique lombaire est déjà celle de l'adulte.

— Une étude plus détaillée des courbes du membre supérieur nous fournit également des données intéressantes :

a) c'est le complexe musculo-articulaire qui forme notre meilleur « outil », c'est-à-dire la main (trait noir continu) qui offre la courbe la plus pure avec une remontée très importante après 17 ans ;

b) par contre, l'écart n'est pas aussi important que personnellement nous nous y serions attendu entre la puissance de la main dominante et l'autre. Il faut ajouter que, dans notre statistique, nous avons toujours fait figurer sous le terme « main droite » la main qui était en fait la dominante : ainsi chaque gaucher a vu porter à droite ce qui, en fait, existait à gauche. La courbe de la main non dominante suit celle de la main dominante jusqu'à 17 ans. Elle s'en écarte alors mais de façon relativement peu importante ;

c) le groupe musculaire proportionnellement le moins puissant est celui des muscles scapulaires mis en action par le mouvement « coudes libres » (croix sur le schéma). Le mouvement « coudes appuyés » (ronds blancs) est plus complexe : le sujet utilise le poids de son tronc pour améliorer son score. Ce qui fait que dans ce mouvement sont intégrées non seulement la puissance scapulaire mais également celle des muscles dorsaux. Il est intéressant de noter le ralentissement de cette courbe entre 18 et 19 ans, et surtout sa nette « reprise » secondaire, à 20 ans, car c'est la seule valeur dynamométrique qui se comporte ainsi. C'est elle qui donne certainement à la courbe de moyennes dynamométriques totales vue à la figure précédente, cette reprise à 20 ans qui nous avait intrigué. Nous n'avons aucune explication à donner de cet accident évolutif.

Revenons maintenant, pour conclure, à cette « chute » remarquable trouvée sur toutes les courbes entre 15 et 18 ans, c'est-à-dire dans la période de pleine évolutivité pubescente comme l'ont définie les études de GODIN puis de KHERUMIAN.

Il existe donc une « perte » de puissance musculaire à cette période, tout comme il existe une même « perte » sur les diagrammes biométriques et spirométriques examinés. Nous retrouvons là une confirmation manifeste de notre conclusion au Congrès de Moscou où nous écrivions, à la suite des seules études des diagrammes anthropométriques (2) :

« Tout au long de notre exposé, nous avons remarqué que toutes les valeurs somatiques subissent un fléchissement net entre 15 et 16 ans : il existe donc, en pleine période pubertaire, un arrêt manifeste du développement physique de l'adolescent. L'adage : « 15 ans, l'âge ingrat » se vérifie. Et nous avons été frappé par le fait que c'est justement pendant ce freinage somatique que se développent chez l'adolescent des psychoses diverses. De même, les statistiques que nous avons présentées lors du premier congrès de Pédo-Psychiatrie (6) montrent que cette période pubertaire est celle qui voit éclore le plus de phénomènes anti-sociaux où l'agressivité occupe la première place. »

Nous ajouterons aujourd'hui qu'il nous semble remarquable que, tant du point de vue linéaire, volumétrique, que biométrique, toute la période pubertaire montre des bouleversements somatiques qui expliquent d'une part la pathologie vraiment particulière neurologique, pulmonaire, cardio-vasculaire, mais surtout psychiatrique, d'autre part l'intense prophylaxie qu'il est d'usage de lui consacrer actuellement.

BIBLIOGRAPHIE

1. VERDUN M. — Méthodes et techniques anthropométriques in « Traité de médecine biotypologique » - Doin et Cie Editeur, 1955, pages 231-284.
2. BOURDIOL R. et VERDUN M. — Rythme de la croissance linéaire et volumétrique des différents segments corporels de l'adolescent français moyen. Congrès des Sciences Anthropologiques et Ethnologiques. Moscou 1964 (en cours de publication).
3. PENDE N. — Trattado di Biotipologia Umana. Vallardi Editeur, Milan 1939.
4. GODIN P. — Recherches anthropométriques sur la croissance des diverses parties du corps - 2^e édition - Legrand Editeur, 1935.
5. VERDUN M., GEIER S. et BOURDIOL R. — Etude critique des rapports anthropométriques caractéristiques de la morphologie sexuelle somatique masculine et féminine. Congrès d'Anthropologie et d'Ethnologie - Paris 1960, tome I, pages 273-278.
6. VERDUN M. et BOURDIOL R. — Maturation pubérale accélérée et agressivité - 1^{er} Congrès Européen de Pédo-Psychiatrie - Paris 1960.

**LES PROBLEMES D'ORIENTATION ET DE REPERAGE CRANIENS
PAR LES PLANS ANATOMO-PHYSIOLOGIQUES.
INTERET DES PLANS AMPULLAIRES.
LEURS PERSPECTIVES ET LEURS LIMITES.**

par

M. CAIX et G. OUTREQUIN

« Les événements les plus surprenants et les plus assymétriques par rapport au cours des instant voisins rentrent dans un semblant d'ordre, par rapport à de plus vastes périodes. »

Paul VALÉRY. — *Introduction à la Méthode de Léonard de Vinci.*

La craniologie, dont il reste bien peu à découvrir sur le plan de la morphologie, nous paraît bien souvent attendre encore ses coordonnées définitives d'orientation et de localisation.

Quel est le chercheur qui n'a pas été irrité ou déçu par la dyssymétrie d'un crâne, le trop large écart d'une distribution de mesures, et bien souvent l'impossibilité de comparer fidèlement et objectivement deux crânes entre eux ?

Bien sûr, cette variabilité est propre à tout phénomène biologique et doit être acceptée comme telle. Encore serions-nous beaucoup plus satisfaits d'exprimer cette variabilité à parir de points ou de plans immuables, choisis en raison de leur justification anatomique ou physiologique et reconnus par tous.

Si les sciences fondamentales aspirent à une telle ordonnance, les techniques médicales sont tout aussi exigeantes : la Stomatologie se pose d'insolubles problèmes d'orthodontie, car la symétrie maxillo-faciale se dérobe, la radio-anatomie de précision connaît bien des tâtonnements avant d'obtenir la tomographie d'un canal optique, et le neuro-chirurgien attend une stéréotaxie plus complète et plus précise, aussi bien dans le sens antéro-postérieur que dans le sens transversal.

C'est dire que, dans tous les domaines, théorique et pratique, on attend beaucoup de la craniologie. Mais il lui manque encore des coordonnées et, avant tout, un équateur, c'est-à-dire plus simplement, un plan de référence.

I. — Historique des plans de référence

En raison même de sa variabilité, le crâne, principalement la voûte, la face, et, à un moindre degré la base, apparaît comme un univers mouvant. Le problème du choix d'une orientation, de bases de référence, a hanté de façon permanente les recherches de craniologie depuis leur naissance.

Les tout premiers plans proposés, bien qu'ayant une définition anatomique, avaient tous en arrière-pensée une justification physiologique :

— Ainsi le *plan de Bell*, représenté par l'orientation naturelle que prend un crâne supporté par un pivot traversant le trou occipital, prenait-il en référence l'attitude normale de la tête.

— Le *plan de Busk* reliant le Bregma aux deux conduits auditifs externes se voulait vertical.

— Le *plan de mastication*, le *plan Palatin de Barclay* sont eux-mêmes basés sur des références physiologiques.

— Même le *plan de Baer* (bord supérieur de l'arcade zygomatique) se veut représentatif de l'horizontalité.

D'autres plans qui eurent leur moment de célébrité sont purement anatomiques et conventionnels :

— Le *plan de Camper* reliant le centre des conduits auditifs externes à l'épine nasale.

— Le *plan de Daubenton* tiré de l'opisthion au bord inférieur des orbites.

— Le *plan d'Aeby* passant par la racine du nez et le Basion.

Mais il faut insister sur un plan anatomo-physiologique qui a fait l'objet d'une recherche approfondie et d'une expérimentation précise :

— Le *plan orbitaire de Broca* :

Pour BROCA, l'horizontalité d'un crâne est déterminée par l'attitude normale de la tête, le regard fixé sur l'horizon.

Relisons BROCA :

« Mais qu'est-ce que la direction horizontale ? C'est celle qui place le crâne dans l'attitude qu'il prend sur le vivant, lorsqu'un homme debout regarde naturellement l'horizon. Dans cette attitude, l'axe de l'œil est horizontal. »

La référence d'horizontalité est donc recherchée au niveau des axes visuels. C'est là une référence complexe, car l'axe visuel dépend de nombreux facteurs associés, agissant en synergie : les muscles oculo-moteurs, les muscles de la tête, et les muscles du cou.

BROCA d'ailleurs, s'en tient à son sujet d'étude, le crâne sec, et définit, en fait, l'axe antéro-postérieur de la cavité orbitaire. Voici le procédé : un petit appareil, l'orbitostat, détermine le centre de l'orifice orbitaire. Une longue aiguille passant par ce centre s'enfonce dans l'orbite et atteint son sommet, en pénétrant dans le canal optique. Ce procédé avait de grands avantages : les 2 aiguilles, une dans chaque orbite, définissaient l'orientation du crâne, à la fois dans le plan transversal et dans le plan antéro-postérieur. Cependant l'auteur recula devant les difficultés pratiques d'un tel plan et refusa de le généraliser. Il y substitua un autre plan très solidaire et très proche en orientation du premier : ce fut le *plan alvéolo-condylien*. Nous pouvons presque dire que le plan alvéolo-condylien est un plan orbitaire transposé, et qu'il constitue, de ce fait, un plan anatomo-physiologique.

En 1880, le Congrès de Francfort, définissait un autre plan : le *plan auriculo-orbitaire*. Bien qu'il fut empirique dans sa justification, il reposait sur l'hypothèse qu'il se rapprochait du plan horizontal de la vision. Il voulait donc être à son tour un plan anatomo-physiologique. Il avait un grand avantage : il fit l'unanimité des Congressistes, et rapidement le plan Allemand supplanta le plan Français (plan de BROCA). Bien rodé par l'usage, l'expérience l'a consacré et le gros œuvre de notre Anthropologie repose sur lui. C'est le seul classique en Anthropologie. Il a rendu et rend encore d'incalculables services. Le Radiologue l'utilise parfois et le Neuro-Chirurgien ne le méconnaît pas, du moins en Europe.

Devant une telle réussite, il pouvait paraître importun de persévérer dans la recherche d'autres références d'orientation.

Pourtant le plan de Francfort ne satisfaisait pas tout le monde, et des esprits curieux cherchaient une meilleure justification.

II. — Appareil vestibulaire et orientation crânienne

C'est là que se placent les travaux de Fernando PEREZ, à partir de 1922. Inspiré par les recherches physiologiques de KLEIJN et MAGNUS, sur l'appareil vestibulaire, PEREZ proposait, comme référence de l'horizontalité le canal semi-circulaire externe.

Il écrivait en 1922 :

« Si on place chez tous les Mammifères le canal semi-circulaire externe en position horizontale, on donne par cela-même au crâne l'attitude caractéristique de l'espèce, c'est-à-dire l'attitude normale du repos physiologique. »

De plus, PEREZ déterminait un axe transversal horizontal tendu entre le sommet des boucles des canaux externes : c'est l'axe vestibien. Il définissait lui-même ainsi son système :

« Le système spatial vestibien est formé par le plan équatorial horizontal et par un méridien vertical frontal. »

PEREZ concluait son premier travail par 2 remarques très importantes :

1) le plan orbitaire de BROCA et le plan de Francfort ne coïncident pas avec le plan vestibien horizontal ;

2) la détermination du plan horizontal du crâne relève de la physiologie de l'appareil vestibulaire.

Nous sommes maintenant au cœur du problème : le plan de PEREZ est anatomique dans son support et physiologique dans sa justification. Le choix de l'appareil de l'équilibration comme critère d'orientation spatiale de la tête était logique et allait donner lieu à bien d'autres travaux sur les mêmes bases.

Parallèlement aux travaux de PEREZ et peut-être même avant lui (en fait dès 1910) Louis GIRARD avait déjà proposé le même plan d'orientation et en avait formulé les mêmes justifications :

« Il existe pour chaque animal une attitude céphalique normale, habituelle, caractéristique : attitude physiologique universelle de la tête, réalisée quand le canal semi-circulaire horizontal se trouve dans le plan horizontal de l'espace. »

Quelle que soit l'antériorité de l'un ou l'autre de ces auteurs, l'idée était dans l'air : le canal semi-circulaire externe, organe informateur des mouvements de la tête dans le plan horizontal était la référence idéale.

GIRARD et PEREZ avaient ainsi posé les bases d'une méthode. Leur technique était spécialement laborieuse puisque les canaux semi-circulaires étaient atteints par une dissection de l'oreille interne, mais elle devait être largement facilitée et assouplie plus tard par l'emploi de la radiographie et de la tomographie. En effet, vers 1948, MM. DELATTRE, DAELE et FENART reprenaient cette même méthode, et lui donnaient un développement considérable.

Le critère de l'horizontalité est donné par le canal semi-circulaire externe gauche, par convention classique en Anthropologie. Il est repéré soit par dissection exocrânienne, soit par tomographie.

MM. DELATTRE et FENART allèrent beaucoup plus loin que PEREZ et GIRARD puisqu'ils mirent au point tout un système de coordonnées qui manquèrent si longtemps à la craniologie. Ces coordonnées soit rectangulaires, soit polaires, permettent de situer avec précision tout point du crâne osseux et d'étudier ses variations de position sur une série de crânes. Ainsi furent mises en évidence, entre autres, les modalités de développement de la région occipitale. Bref, toute l'histoire ontogénique et phylogénique du crâne se trouve expliquée, clarifiée par la méthode vestibulaire, et ceci soulignons-le, grâce à l'emploi de coordonnées précises.

Alors que la méthode vestibulaire continuait sa moisson de beaux résultats dans l'étude du développement du crâne, il devenait de plus en plus tentant de l'appliquer aux techniques médicales.

MM. RIGAUD, BONJEAN et WANGERMEZ le firent pour la radiologie, substituant au plan du canal externe, qui reste d'accès difficile, le plan Nasion-Opisthion. Il constitue le *plan de Bordeaux*.

III. — Canaux externes et Horizontalité

C'est au terme de ces développements théoriques et pratiques des plans anatomo-physiologiques, basés sur l'orientation du canal externe, que commencèrent nos recherches en 1966, au Laboratoire d'Anatomie de Limoges, sous la direction du Professeur CAIX.

Notre intention première était de mettre au point une stéréotaxie neuro-chirurgicale basée sur la méthode vestibulaire.

Décus par la grande variabilité du crâne périphérique, nous pensions, et nous pensons toujours, que seuls, des plans anatomo-physiologiques, et sans doute sensoriels, devaient s'imposer dans l'architecture du crâne, puisque nécessairement adaptés au mode de

vie d'une espèce donnée. Tout comme à nos prédécesseurs qui avaient défriché la voie, les éléments des appareils vestibulaires nous paraissent fournir un critère d'orientation logique. Nous y faisons seulement une réserve. La méthode vestibulaire et ses développements radiologiques étaient basés uniquement sur le canal semi-circulaire externe gauche. De plus, nous étions alarmés par quelques remarques trouvées dans les textes de GIRARD, de BELLOCQ qui avaient relevé l'existence de dyssymétrie entre les canaux externes droit et gauche sur un même crâne.

Il y avait aussi cette phrase de PEREZ dans une communication qu'il fit à la Société d'Anthropologie de Paris en 1922 :

« Sur 50 crânes d'adultes, dans 26 % des cas les 2 canaux offraient la même horizontalité. Dans 74 %, l'horizontalité différait des 2 côtés. »

C'étaient là des proportions inquiétantes pour nos propres travaux qui devaient pouvoir s'appliquer à tous les crânes, et aussi bien du côté droit que du côté gauche.

Nous nous devions avant d'entreprendre la construction d'une stéréotaxie, de vérifier l'orientation et la position des canaux semi-circulaires droit et gauche. Nous l'avons fait sur 25 crânes secs, en procédant à la dissection endocrânienne, à la fraise de dentiste, des 3 canaux semi-circulaires des 2 côtés.

Ces canaux étant repérés au plomb, ils sont radiographiés (il s'agit en fait de téléradiographie) en incidence de face, de profil, et en incidence de sommet.

Le premier résultat fut de mettre en évidence une dyssymétrie des plans des canaux externes en incidence frontale. Aucun crâne sur 25 ne possédait de canaux externes se confondant dans un même plan horizontal. Un seul crâne possédait des canaux externes situés dans des plans parallèles. Les incidences de profil révélaient que 9 crânes sur 25 possédaient des canaux externes dont les orientations antéro-postérieures étaient d'inclinaison différente.

Enfin les incidences de la base permettaient de juger de la position et de l'orientation globale de l'appareil vestibulaire, que nous avons trouvé symétrique 4 fois sur 25.

Après cette analyse des différents paramètres d'orientation des canaux semi-circulaires, une synthèse des mensurations angulaires pour chaque crâne nous amenait à conclure que nous avons décou-

vert une dyssymétrie totale dans tous les plans de l'espace pour 1/3 des cas.

Les autres cas présentaient des dyssymétries partielles, soit dans les orientations frontales ou sagittales, soit dans la position. Aucun crâne ne présentait des canaux semi-circulaires totalement symétriques.

Il faut remarquer que les différences d'orientation et de position des canaux semi-circulaires sont quelquefois minimales et n'ont certainement pas de signification statistique.

Toutefois la variabilité constatée, même petite, nous interdisait l'emploi de la méthode, dans une application clinique de précision.

Nous devons donc trouver autre chose.

IV. — Les Plans Ampullaires

Puisque nous étions à la recherche d'une référence sensorielle, nous nous sommes adressés aux ampoules des canaux semi-circulaires, point de départ des réflexes statokinétiques de la tête. C'est à M. Jean BEAUVIEUX que revient le mérite d'avoir abordé ce difficile problème des plans ampullaires dès 1934.

Notre raisonnement était le suivant : puisqu'il existe 3 ampoules de chaque côté, elles sont contenues dans un plan, appelé plan ampullaire, qui restait à déterminer.

Sur les crânes déjà utilisés pour l'étude des canaux semi-circulaires, les ampoules furent repérées au plomb. Les plans ampullaires furent déterminés grâce à l'emploi d'un amplificateur de brillance permettant l'alignement des billes de plomb, par visée directe sur l'écran de télévision. Cette technique laborieuse et complexe nous révèle la position et l'orientation des plans ampullaires. Comment sont-ils disposés ?

Ils sont, en général, inclinés en dedans et en avant, comparables à un livre ouvert, l'intersection des plans ampullaires répondant à la charnière du livre. L'angle formé par les plans ampullaires varie entre 120 ° et 197 °.

Sur 16 crânes, l'angle s'ouvre en avant, sur 5 crânes, les plans ampullaires sont transversaux et sur 3 crânes, ils s'ouvrent vers l'arrière du crâne.

Mais surtout, dans la totalité des crânes de la série, les plans ampullaires sont symétriques en inclinaison. C'était la première fois que nos recherches de craniologie aboutissaient à la mise en évidence expérimentale de la symétrie sur une série de crânes et c'est au niveau des organes informateurs de l'équilibration cinétique qu'elle nous était révélée.

Nous attachons, d'autre part, le plus grand intérêt à la ligne d'intersection des plans ampullaires (I.P.A.). Elle représente à nos yeux la véritable résultante sensorielle statokinétique de la tête, axe physiologique privilégié, que nous allons considérer dans l'avenir comme notre référence vestibulaire.

Nous nous empressés de tester l'inclinaison de quelques plans usuels de craniologie, plus ou moins classiques, par rapport à la ligne d'intersection des plans ampullaires, et d'étudier la variabilité des angles formés.

Ainsi furent étudiés le plan Foraminien, le plan Nasion-Opisthion, le plan des canaux externes droit et gauche, le plan Palatin et le plan de Francfort. Pour chacun de ces plans furent calculés la moyenne angulaire, leur écart-type et leur coefficient de variation. Les résultats chiffrés figurent dans nos travaux antérieurs sur les plans ampullaires.

L'examen du résultat montre que le plan Foraminien, le plan Nasion-Opisthion, le plan des canaux externes sont peu solidaires de l'I.P.A.

Le plan Palatin, sur lequel nous avons fondé des espoirs, moins variable que les précédents, ne pouvait cependant être retenu, en raison de son coefficient de variation.

Le coefficient de variation le plus bas fut obtenu avec le plan de Francfort. Il existe donc une certaine solidarité entre I.P.A. et plan de Francfort, ce qui confère à ce dernier une justification expérimentale que n'avait pas prévue son auteur. En effet, pour VIRCHOW, le plan auriculo-orbitaire répond à l'horizontalité moyenne du regard.

V. — Intérêt des plans ampullaires. Limites et perspectives

Ayant mis en évidence les plans ampullaires et leur intersection, nous avons le sentiment de détenir un instrument de travail qui avait deux qualités, à nos yeux essentielles :

— les composantes étaient bilatérales,

— et c'étaient là des données plus physiologiques que morphologiques.

Nous nous dégagions enfin de la servitude des points craniométriques, ceux de la voûte, de la base, de la face, dont on sait la désespérante variabilité.

Pendant, la méthode connaît des limites : d'abord, elle ne s'applique pour l'instant qu'au crâne sec dont on accepte la dégradation par sciage de la calotte et dissection endocrânienne des rochers. De plus, elle possède un défaut majeur : la difficulté de sa mise en œuvre, de sa généralisation et de son exploitation. L'intersection des plans ampullaires, droite oblique en haut et en avant, plantée idéalement dans l'espace du neurocrâne, ne doit pas rester inaccessible. Il nous faut trouver quelque droite ou quelque plan d'un accès plus facile que l'I.P.A., et qui lui soit dans un rapport angulaire suffisamment constant pour pouvoir lui être substitué. Nos travaux sont d'ailleurs déjà bien avancés dans ce sens, et l'on peut espérer déterminer à partir d'une incidence radiologique en profil standard d'un crâne sec ou d'un sujet vivant, sinon l'intersection des plans ampullaires elle-même, au moins son représentant le plus fidèle.

Ainsi se trouverait définie une première coordonnée d'orientation et de repérage crâniens, basée uniquement sur une donnée anatomo-physiologique et indépendante des points craniométriques périphériques.

A cette référence antéro-postérieure, s'ajoutera une référence transversale, beaucoup plus facile à déterminer en fonction du plan sagittal médian. On imagine l'intérêt de telles coordonnées en Anthropologie, en Anatomie morphologique et fonctionnelle, en Physiologie, en Radiologie, et en Neuro-Chirurgie.

Au cours de cet exposé, je me suis attaché à démontrer l'évolution des idées sur les problèmes d'orientation crânienne. Devant la nécessité de critères d'orientation et de repérage, reconnus par tous, nous avons vu naître des plans de convention, purement anatomiques, puis des plans empiriques à justification physiologique, avouée ou non.

BROCA, le premier, a analysé, expérimenté et défini de véritables plans anatomo-physiologiques : ce fut le plan orbitaire et son homologue le plan alvéolo-condylien.

GIRARD et PEREZ ont cherché leur critère d'orientation au niveau de l'appareil de l'équilibration et spécialement au niveau des canaux

externes. MM. DELATTRE et FENART ont fructueusement développé la méthode et enrichi la technique.

A Limoges, nous avons poussé l'exigence un peu plus loin en nous adressant aux ampoules des canaux, c'est-à-dire à la véritable origine sensorielle du sens statokinétique de la tête.

Il reste à développer et à simplifier notre méthode mais nous avons quelques raisons d'avoir foi en elle.

*(Travail du Laboratoire d'Anatomie
de Limoges)
Faculté de Médecine*

RESUME

Les auteurs font une revue générale des plans d'orientation du crâne depuis la naissance des études craniologiques.

Ils montrent que furent proposés des plans anatomiques de convention, puis des plans empiriques reposant sur des hypothèses physiologiques, enfin toute une série de plans anatomo-physiologiques, déterminés par une véritable expérimentation. C'est dans ce cadre que se placent le plan orbitaire et les plans vestibulaires.

Au terme de cette évolution des idées sur les critères d'orientation du crâne, les auteurs rappellent leurs propres travaux sur les plans ampullaires, et justifient leur choix de l'intersection des Plans Ampullaires comme référence d'orientation crânienne.

RECHERCHE DE CORRELATIONS RELATIVES A LA MORPHOLOGIE DE LA VOUTE DU CRANE

par

J.L. CAYOTTE, M. RENARD, M. BRICE et J.P. MASSON

Introduction

Dans le cadre des travaux sur la sphéricité du crâne exposés dans la thèse de G. DEBRAY, soutenue récemment à Nancy, nous avons été amenés à faire certaines mesures pour tenter d'aborder le sujet par des moyens différents.

L'originalité de ce travail ne réside pas tant dans le choix des mesures à effectuer que dans la manière de les interpréter.

Nous avons pour cela utilisé des moyens mathématiques modernes et notamment un ordinateur. En effet, nous avons bénéficié de la collaboration du Centre de Calcul de Nancy et des conseils éclairés de M. PRÉVOT à qui nous adressons nos vifs remerciements.

Moyens d'étude

Nous disposons d'une collection de 152 crânes appartenant au musée d'anatomie de Nancy, collection comprenant 134 crânes d'adultes et 18 crânes d'enfants. Nous ne connaissons malheureusement ni l'origine, ni le sexe des individus.

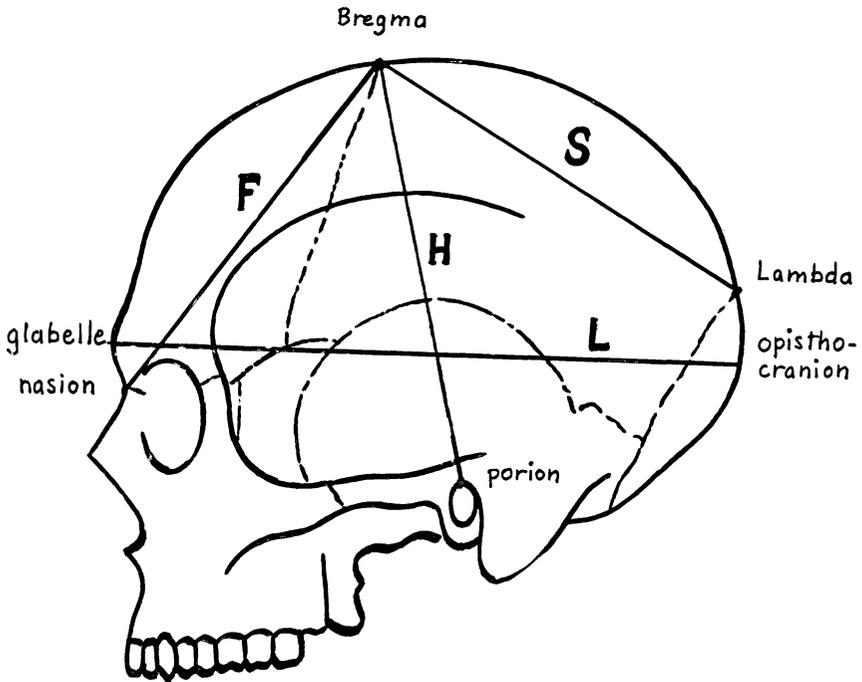
Les mesures ont été effectuées à l'aide d'un anthropostéréomètre et d'un pied à coulisse.

Quelles mesures avons-nous choisi de prendre en considération ?

— Tout d'abord les diamètres classiques de la voûte :

- la longueur antéro-postérieure maxima, de la glabelle à l'opisthocranion ; elle tient compte indirectement de l'importance du frontal et des pariétaux, très peu de l'occipital (L) ;

- la largeur transverse bi-pariétale entre les deux bosses pariétales ; elle est le reflet de l'importance des pariétaux (1) ;



- la hauteur auriculo-bregmatique, du porion au bregma ; elle tient compte des temporaux et des pariétaux (H).

— Deux mesures peu usitées :

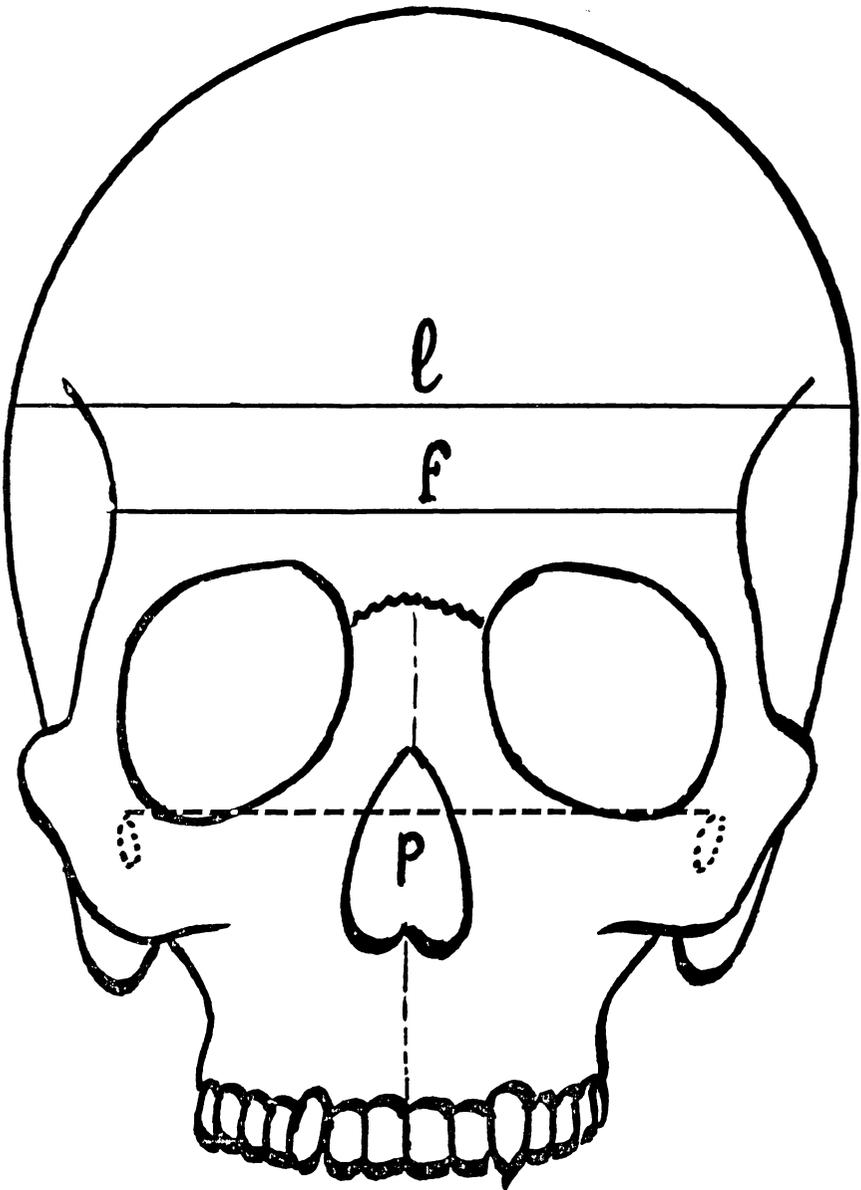
- la distance bregma-lambda correspondant à la suture sagittale (S) ;

- la distance bregma-nasion correspondant au frontal (F).

Nous avons choisi ces deux dernières mesures pour connaître la participation respective du frontal et du pariétal dans la longueur antéro-postérieure.

Toutes ces mesures, à l'exception de la dernière sont plus ou moins liées entre elles par la présence du pariétal. La dernière seule, n'intéresse que le frontal.

— Enfin deux mesures ne correspondant pas directement à la voûte :



- la largeur frontale minimum ; elle représente la charnière entre la face et la voûte (f) ;

- la largeur bi-poriale qui intéresse la base du crâne (p).

Pour chacune de ces mesures nous avons calculé :

- la moyenne,
- l'écart-type,
- la variance,
- la variance résiduelle (1).

Résultats

	moyenne (mm)	écart-type (mm)	$\frac{\text{variance résiduelle}}{\text{variance}}$
L	173	7,9	0,20
l	137	7,6	0,15
H	107	6,3	0,03
S	108	6,9	0,02
F	109	5,1	0,49
f	103	7,9	0,97
p	113	7,4	0,66

Première interprétation :

Le tableau ci-dessus donne lieu aux remarques suivantes :

- 1°) Les variables H et S sont très voisines l'une de l'autre.
- 2°) Pour ces mêmes variables, le rapport des variances est très faible (0,02).

Cela signifie que les deux variables H et S (hauteur auriculo-bregmatique et longueur de la suture sagittale) sont très liées aux autres variables et sont donc représentatives de la forme de la voûte du crâne.

- 3°) Les variables F, f, et p ont des rapports de variances élevés et sont donc peu liées aux autres variables.

F, f et p (distance bregma-nasion, largeur frontale minima et largeur bi-poriale) subissent donc des variations indépendantes de celles de L, l, H et S.

Ces premières remarques suscitent des recherches complémentaires. Par conséquent nous avons calculé les corrélations de nos variables deux à deux et les corrélations partielles (2).

Corrélations 2 à 2 :

	l	H	S	F	f	p
L	—10	168	597	553	60	357
l		335	—18	170	—42	323
H			235	450	—91	166
S				365	52	90
F					—54	460
f						—63

Corrélations partielles :

	l	H	S	F	f	p
L	632	—216	246	223	14	113
l		296	—257	4	55	198
H			978	130	—19	—19
S				—62	11	—27
F					—46	309
f						—62

Deuxième interprétation :

L'examen des corrélations 2 à 2 se révèle assez décevant. D'ailleurs cela n'a rien de surprenant car de nombreux auteurs ayant fait des études analogues sont arrivés à la même conclusion, à savoir qu'il est vain de rechercher des corrélations entre les différents paramètres craniométriques.

En revanche l'examen des corrélations partielles met en lumière, et cela de façon indiscutable, une importante corrélation entre H et S.

En outre si l'on divise le deuxième tableau en deux parties, l'une contenant les corrélations des 4 premières variables entre elles (L, l, H et S), l'autre contenant le reste des corrélations, nous nous apercevons que, d'une manière générale, les valeurs des corrélations dans la première partie du tableau sont supérieures aux autres.

Comme nous l'avons déjà signalé plus haut, les quatre variables L, l, H et S qui, toutes intéressent la voûte du crâne, sont nécessairement liées entre elles par la présence du pariétal dont elles reflètent plus ou moins directement l'importance.

Nous pensons pouvoir donner la même interprétation à la troublante corrélation entre H et S. Celle-ci nous permet d'ailleurs de

donner toute sa valeur à un nouvel indice H/S qui présente de nombreux avantages sur l'indice céphalique I/L.

Chez les adultes :

	moyenne (%)	écart-type (%)	$\frac{\text{variance résiduelle}}{\text{variance}}$
I/L	79,5	5,5	0,11
H/S	99,5	7,7	0,01

Chez les enfants :

I/L	86,9	6,2
H/S	101,8	5,1

Les avantages de l'indice H/S sont les suivants :

1°) Cet indice est très voisin de l'unité.

2°) Cet indice est indépendant de l'indice céphalique (le coefficient de corrélation est faible) et en particulier il est identique chez les enfants et chez les adultes.

3°) Enfin cet indice est plus représentatif de la forme de la voûte du crâne que ne l'est l'indice céphalique (le rapport des variances est en effet beaucoup plus petit).

En conclusion

Cette étude a confirmé une fois de plus que la forme de la voûte du crâne est indépendante de celle de la base et de la face. De plus, la grande variabilité de forme de la voûte semble être imputable à la variabilité du pariétal. Cela concorde avec les conclusions des récentes études de l'équipe de MM. DELATTRE et FENART qui parviennent à évaluer avec précision le volume de la boîte crânienne en ne mesurant que le pariétal.

*Laboratoire d'Anatomie
de la Faculté de Médecine de Nancy*

(1) Variance résiduelle : La variance résiduelle exprime la véritable dispersion des résultats par rapport à l'ensemble des autres mesures, ces dernières étant considérées comme constantes.

(2) Corrélation partielle : De la même manière, le coefficient de corrélation partielle, exprime le lien direct qui unit deux variables en éliminant le lien indirect qui se fait par l'intermédiaire des autres variables.

ANALYSE DE L'ANGLE SPHENOÏDAL HUMAIN RELATIVEMENT AUX AXES VESTIBULAIRES

par

R.P. COUSIN, J. DARDENNE et R. FENART

La flexion de la base du crâne, et ses rapports avec les éléments constitutifs du crâne et de la face tant dans l'espèce humaine que dans la série mammalienne, ont depuis longtemps retenu l'attention des chercheurs.

L'utilisation de l'orientation vestibulaire dans l'étude de l'angle sphénoïdal présente le double avantage de répondre à une réalité physiologique, et, n'utilisant aucun repère anatomique marqué du crâne ou de la face, d'éviter les phénomènes d'anamorphose.

Matériel et méthode

33 crânes secs, humains, adultes issus de la collection du Laboratoire de craniologie comparée de la Faculté libre de Médecine de Lille ont été orientés par dissection du labyrinthe gauche par voie externe, et un certain nombre de points crâniens et faciaux, classiques ou propres à la méthode ont été étudiés. Il en est résulté pour chaque crâne 47 mesures linéaires et 5 mesures angulaires. Le calcul statistique effectué pour la plus grande partie grâce à un ordinateur a donc fourni 52 moyennes, autant d'écart-types et 1.326 corrélations. Le dépouillement des résultats obtenus a fourni un certain nombre d'informations intéressantes, déjà publiées par ailleurs.

Résultats

Rappelons brièvement que les corrélations les plus remarquables ont été obtenues avec l'angle du Clivus. Lorsque celui-ci diminue, c'est-à-dire que le Clivus devient plus vertical, on constate que :

1°) En ce qui concerne le neuro-crâne, les points remarquables de la calotte crânienne ont tendance à tourner dans le même sens : le Médio frontal et le Bregma reculent et s'élèvent, le Lambda, l'Opisthocranion, l'Inion reculent et s'abaissent, l'Opisthion s'abaisse en même temps que la longueur du crâne augmente. (Une étude plus fine portant sur les variations dimensionnelles des régions antérieures et postérieures au point S a montré par ailleurs qu'il ne s'agissait pas d'un enroulement du crâne, mais plutôt d'un allongement avec bascule de la région postérieure). Le Basion s'abaisse et

semble s'avancer. Les points de la fosse cérébrale antérieure, point S, Criblé Postérieur, Criblé Antérieur et le Nasion s'élèvent (fig. 1).

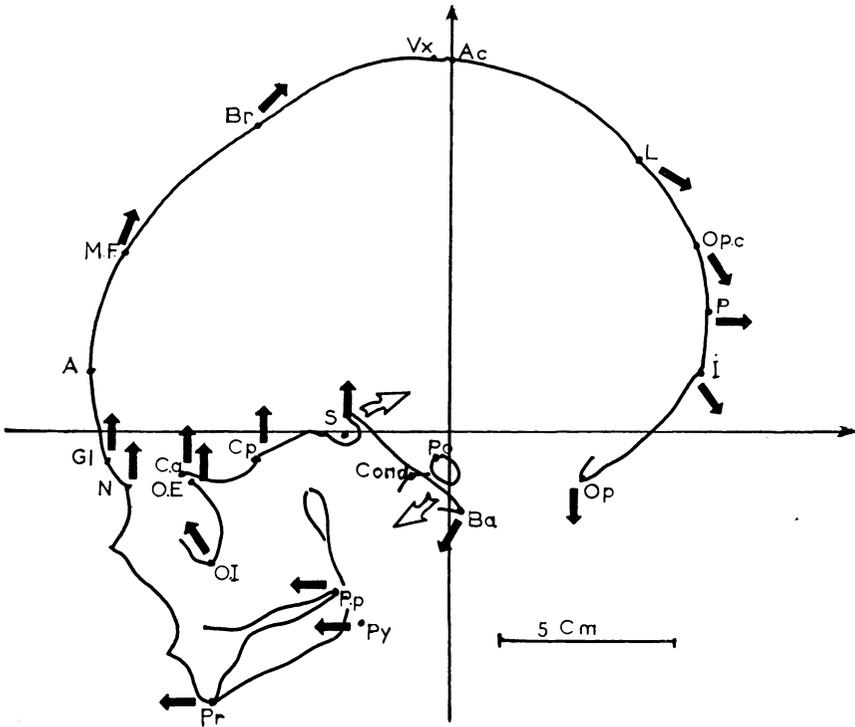


Fig. 1

Dessin établi d'après les données statistiques moyennes, à partir des coordonnées vestibulaires. Echelle 5 cm.

La variation γ a été indiquée en fonction de celle de l'angle de Clivus (entre la perpendiculaire abaissée du centre des axes sur lui et l'horizontale). Pour un redressement du Clivus (flèches blanches), les mouvements des points sont indiqués par des flèches pleines. Ces déplacements doivent être interprétés de façon globale, par exemple : en haut et en arrière, mais les flèches ne fournissant pas de direction précise.

2°) En ce qui concerne le Splanchno crâne, le point Orbitaire Inférieur avance et s'élève, l'Orbitaire Externe s'élève, le Prosthion, le Point Palatin Postérieur et le point ptérygo-alvéolaire Py (intersection du plan alvéolaire et de l'axe de la fosse ptérygo-maxillaire) avancent (fig. 2).

Comparée à cette riche moisson, la pauvreté des corrélations fournies par l'angle sphénoïdal, qu'il s'agisse de l'angle de Lantzer ou de l'angle Criblé Antérieur, point S, Basion, est surprenante, et incite à penser qu'il doit exister une dissociation entre les branches du compas sphénoïdal. C'est ce que nous avons recherché (tableau I).

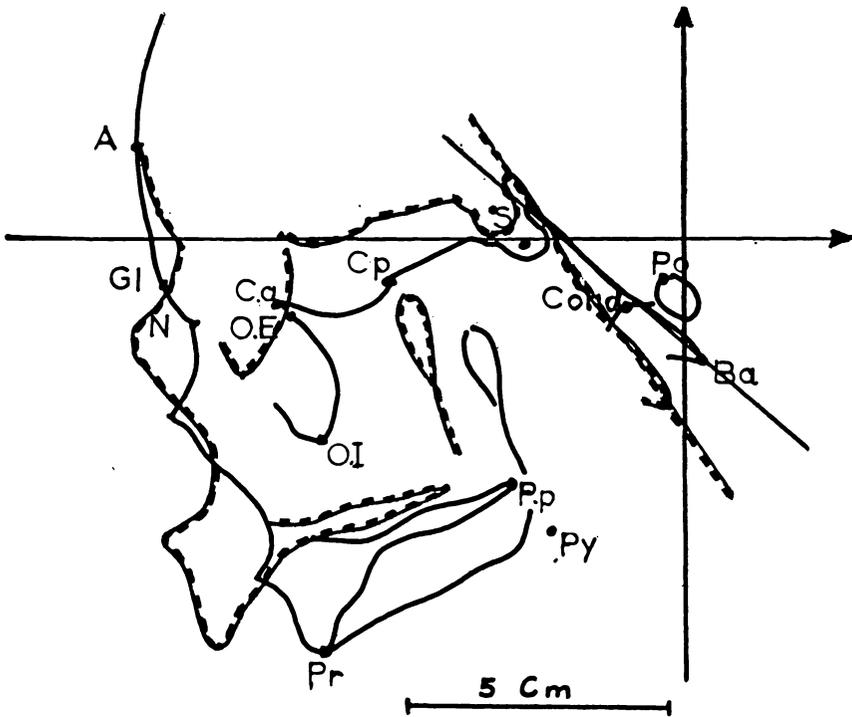


Fig. 2

Schéma montrant dans quel sens se font les variations du massif facial relativement aux axes vertébraux. On y a superposé une forme avancée et élevée avec angle sphénoïdal fermé, à une autre plus basse et reculée, dans les axes, et dont l'angle sphénoïdal est plus ouvert.

Le problème de la face

L'examen du tableau II montre que les points Prosthion et Palatin Postérieur ont leurs abscisses liées à l'angle du Clivus d'une part, leurs ordonnées liées à celles des points S, Criblé Postérieur, Criblé Antérieur, Nasion d'autre part. On remarque de plus que les abscisses et ordonnées sont liées aux seules ordonnées du Nasion, Criblé Antérieur, Criblé Postérieur (exception Pp avec l'ordonnée du Criblé Postérieur).

Cette constatation curieuse nous a incités à calculer les corrélations partielles, de façon à rechercher si une liaison n'était pas plus importante qu'une autre. Rappelons qu'il s'agit là d'un artifice de calcul statistique permettant dans un groupe de 3 valeurs présentant entre elles des corrélations significatives, de maintenir fixe l'un des paramètres de façon à étudier le comportement des deux autres.

		Angle du Clivus	Angle Ca-S-Ba	Angle Lantzert
Angle du Clivus			.460	.587
Angle Ca-S-Ea		.460		.677
Angle Lantzert		.587	.677	
Angle Foraminien		.458		
Angle Hiatique		-.637		
Orbitaire inférieur	A	.513	.362	
		O		-.403
Orbitaire externe	O	-.545		
Prosthion	A	.530		
Palatin Postérieur	A	.503		
Pterygo alvéolaire	A	.605		
Nasion	O	-.510		
Glabelle	O	-.506		
Medio-frontal	A	-.491		
	O	-.483		
Bregma	A	-.559		
	O	-.364		
Lambda	A	-.474		
	O	.714		
Opisthocranion	A	-.542		
	O	.448		
Point P	A	-.499		
Inion	A	-.416		
	O	.626		
Retrovestibion	A	-.616		-.409
Opisthion	O	.691		.407
Basion	A	.350		
	O	.607	.483	.478
Point S	O	-.403		
Criblé Postérieur	O	-.353		
Criblé Antérieur	O	-.513		

TABLEAU I

		Prosthion		P p		P y	
		A	O	A	O	A	O
Angle Clivus		.530		.503		.605	
Nasion	A	.648		.620		.603	
	O	-.683	.463	-.618	.471	-.664	
Criblé Ant.	A	.555	.382	.522	.517	.489	.455
	O	-.629	.350	-.533	.397	-.546	
Criblé Post.	A		.434	.365	.500		.525
	O	-.416	.426		.552	-.382	
S	A		.449		.411		
	O		.351		.508		

TABLEAU II

Soit par exemple :

x = l'angle du Clivus

y = l'abscisse du Prosthion

z = l'ordonnée du Criblé Antérieur (fig. 3).

Il existe une corrélation significative entre :

— l'angle du Clivus et l'abscisse du Prosthion $r_{xy} = 0,53$

— l'angle du Clivus et l'ordonnée du Criblé Antérieur $r_{xz} = 0,51$

— l'ordonnée du Criblé Antérieur et l'abscisse du Prosthion
 $r_{yz} = -0,63$.

Le calcul montre que :

1°) Lorsque l'ordonnée du Criblé Antérieur est maintenue constante, la corrélation entre l'angle du Clivus et l'abscisse du Prosthion est douteuse : $r_{xy.z} = 0,34$.

2°) Lorsque l'angle du Clivus est maintenu constant, la corrélation entre l'abscisse du Prosthion et l'ordonnée du Criblé Antérieur est nettement significative : $r_{yz.x} = -0,49$.

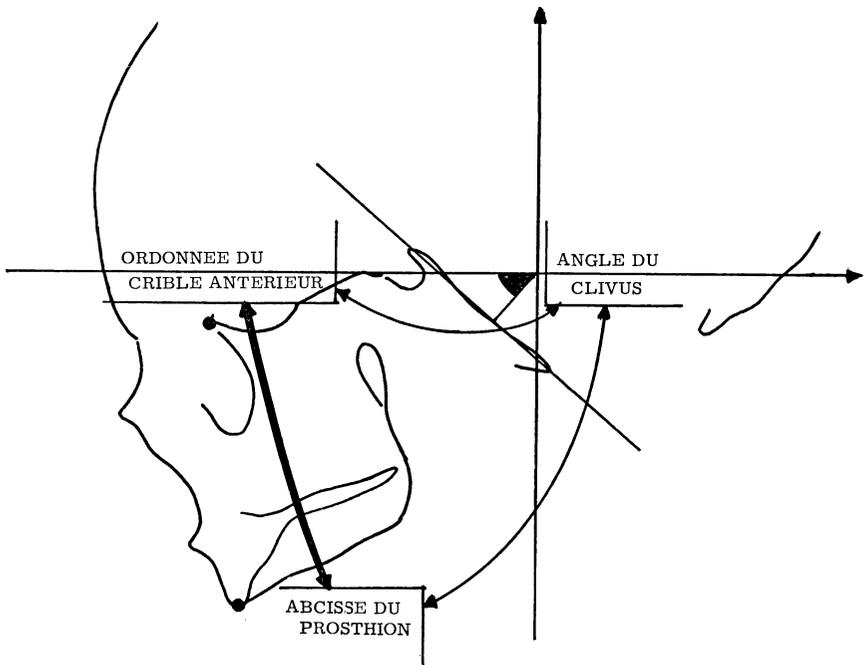


Fig. 3

Schéma montrant les liaisons statistiques entre l'angle du Clivus, l'abscisse du Prosthion et l'ordonnée du Criblé Antérieur. Le calcul des corrélations partielles fait apparaître la prépondérance de la liaison entre l'ordonnée du Criblé Antérieur et l'Abscisse du Prosthion (flèche pleine).

3°) Lorsque l'abscisse du Prosthion est maintenue constante, la corrélation entre l'angle du Clivus et l'ordonnée du Criblé Antérieur est non significative : $r_{xz.y} = -0,27$.

On voit dans ces conditions que la liaison entre l'angle du Clivus et l'abscisse du Prosthion est plus apparente que réelle, et qu'au contraire l'abscisse du Prosthion et l'ordonnée du Criblé Antérieur sont fortement liées.

Un calcul identique concernant les liaisons du Prosthion et des points Nasion et Criblé Postérieur a été effectué.

Dans un deuxième temps on a envisagé les liaisons du point Palatin Postérieur Pp avec les mêmes points de la base du crâne, et dans un troisième temps celles du point Ptérygo-alvéolaire Py.

Les résultats obtenus montrent que :

1°) l'abscisse du Prosthion est liée par prépondérance :

- à l'ordonnée du Nasion $r_{yz,x} = -0,56$
- à l'ordonnée du Criblé Antérieur $r_{yz,x} = -0,49$.

2°) l'abscisse du Point Palatin Postérieur Pp est liée par prépondérance :

- à l'ordonnée du Nasion $r_{yz,x} = -0,50$
- à l'ordonnée du Criblé Antérieur $r_{yz,x} = -0,38$.

3°) l'abscisse du point Ptérygo-alvéolaire Py est liée par prépondérance :

- à l'ordonnée du Nasion $r_{yz,x} = -0,52$
- à l'ordonnée du Criblé Antérieur $r_{yz,x} = -0,36$.

A partir du Criblé Postérieur, et pour chacun des 3 points envisagés, la prépondérance de la liaison avec l'angle du Clivus réapparaît.

Ces constatations confirment en grande partie l'hypothèse déjà formulée par R. FENART à propos de l'angle thyridien de l'oreille : chacune des branches du compas sphénoïdal répondrait à des in-

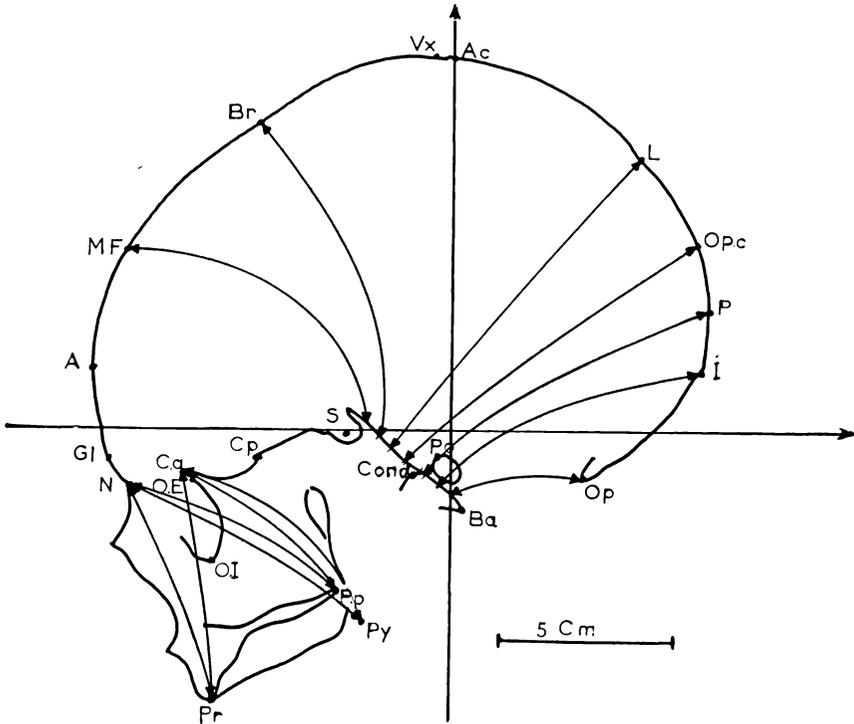


Fig. 4

Schéma destiné à mettre en évidence la dissociation des deux branches du « compas sphénoïdal ». Alors que les points remarquables et la calotte crânienne sont liés par prépondérance à l'orientation du Clivus, le Prosthion, le Palatin Postérieur, et le Ptérygo-alvéolaire présentent au contraire une liaison prépondérante avec le Nasion et le Criblé Antérieur.

fluences différentes. Les points faciaux médians et para-médians : Prosthion, point Palatin Postérieur Pp, point Ptérygo-alvéolaire Py semblent bien liés par prépondérance aux points antérieurs de la base du crâne : Nasion, Criblé Antérieur ; par contre les points remarquables de la calotte crânienne, Bregma, Lambda, Opisthocranion, Inion, Opisthion sont en corrélation marquée avec l'orientation du Clivus, branche postérieure de l'angle de la base (fig. 4).

Si on veut bien se rappeler ici qu'il existe une corrélation significative ($r = 0,46$) entre l'angle du Clivus et celui du plan Foraminien, il semble que ces constatations apportent un certain appui à la théorie formulée par MM. DELATTRE et FENART sur l'influence de la station érigée. Neuro-crâne et splanchno-crâne auraient chacun leur devenir propre ; alors que le premier répondrait, surtout par sa portion postérieure, aux facteurs posturaux, sous l'influence du redressement du Clivus et de la pénétration du coin sphénoïdal dans le crâne, la face et son degré plus ou moins marqué de prognathisme seraient liées à la situation dans le sens vertical de la fosse cérébrale antérieure, car elle a « la servitude de l'orientation vers l'avant ».

Conclusion

En conclusion le fait d'avoir procédé à l'étude de la tête adulte en fonction du plan de référence vestibulaire a permis de procéder à une dissociation des deux branches de l'angle sphénoïdal : l'orientation du Clivus apparaît en liaison marquée avec la morphologie du neuro-crâne, et en particulier avec la position de la loge cérébelleuse ; au contraire la situation plus ou moins élevée de la région antérieure de la base du crâne et surtout du Crible semblent liés à la position plus ou moins avancée de la portion inférieure du massif facial. Ainsi peut-on expliquer les différences observées lorsque les corrélations sont calculées soit avec le Clivus, soit avec l'angle sphénoïdal. La méthode vestibulaire apparaît donc comme un procédé particulièrement fin d'analyse craniométrique.

RESUME

L'orientation suivant les axes vestibulaires de 33 crânes humains adultes a permis grâce à l'étude statistique de mettre en évidence un certain nombre de corrélations intéressantes entre les éléments crânio-faciaux et la base du crâne. Le calcul des corrélations partielles a permis, dans une certaine mesure, de dissocier les deux branches de l'angle sphénoïdal ; si le neuro-crâne dans son ensemble apparaît lié par prépondérance à l'orientation du Clivus, le splanchno-crâne, tout au moins dans sa portion inférieure, semble en corrélation plus étroite avec la fosse cérébrale antérieure, et surtout avec le Crible.

BIBLIOGRAPHIE

1. COUSIN R.P. — Remarques sur quelques corrélations crânio-faciales.
L'Orthodontie Française, 37, p. 675-686, 1966.
2. COUSIN R.P. — L'orientation vestibulaire du crâne.
L'Orthodontie Française, 38, p. 545-548, 1967.
3. COUSIN R.P., DARDENNE J. — Etude de quelques corrélations crânio-faciales d'après les coordonnées vestibulaires.
C.R. Ass. des Anatomistes, Tours 1968.
4. COUSIN R.P., DARDENNE J., FENART R. — Apports de l'orientation vestibulaire à l'étude des corrélations crânio-faciales chez l'adulte.
Bulletin European Orthodontic Society, Monte Carle, 1968.
5. DARDENNE J. — Les premières orientations vestibulaires « in vivo » chez l'enfant.
L'Orthodontie Française, 38, p. 549-560, 1967.
6. DELATTRE A., FENART R. — L'hominisation du crâne, étudiée par la méthode vestibulaire.
Ad. C.N.R.S., Paris 1960.
7. DERMIGNY G. — Construction de la courbe sagittale du neuro-crâne moyen chez l'homme adulte ; étude vestibulaire.
Th. Dr Méd., Nancy 1966.
8. FENART R. — Situation vestibulaire moyenne des principaux éléments du neuro-crâne humain adulte, et étude de leur variabilité.
Bull. Mem. Soc. Anthr. Paris, 1, XII, 3, 335-357, 1967.
9. FENART R., DARDENNE J. — Etude statistique des rapports entre les plans vestibulaires et les autres plans de référence de la tête.
C.R. Ac. des Sc., Mars 1968.
10. FENART R., EMPEREUR-BUISSON R., BECART P. — Première application au vivant de l'orientation vestibulaire du crâne.
J. des Sc. Med. de Lille, 84, 4, 189-195, 1966.
11. FENART R., ROUSSEL B. — L'angle thyridien de l'homme adulte, sa variabilité.
Bull. Ass. des Anatomistes, 135, 401-405, 1966.

*Lab. de Craniologie comparée
de la Faculté Libre de Médecine de Lille
Lab. d'Anatomie C.H.U. Pitié - Paris*

SYSTEMATISATION DE LA FORME DES PARIETAUX DE L'HOMME ET DES CHIMPANZES

par

R. DEBLOCK et R. FENART

Afin d'analyser la forme de la voûte bi-pariétale, dans l'espace, nous avons construit une sphère passant par le bregma, le lambda et les deux ptériorions, et recherché ensuite la situation de certains points du neuro-crâne, par rapport à la surface de cette sphère. Les points de référence sont exo-crâniens (mais le raisonnement est identique pour l'endo-crâne).

Il est possible de procéder de deux façons : soit par constructions, soit par calculs, mais les détails de ces méthodes sont trop complexes pour qu'on puisse s'y arrêter ici.

Le but de ce travail est de comparer les résultats statistiques d'une série humaine (48 crânes), à ceux des Primates qui en sont le moins éloignés : le chimpanzé nain (*Pan paniscus* : 43 individus), et le chimpanzé commun (*Pan troglodytes* : 34 individus). Afin que nos résultats soient homogènes, les effectifs précédents se rapportent uniquement à des adultes, et les sexes n'ont pas été séparés (leur détermination étant parfois trop imprécise).

Les paramètres de base sont uniquement les coordonnées vestibulaires des points considérés (abscisse, ordonnée, et, pour les éléments latéraux, la largeur comprise entre les points : droit et gauche) ; mais nous signalons au lecteur qu'une autre technique a été proposée qui permet d'effectuer les calculs sans avoir recours à l'orientation vestibulaire.

L'emploi de ces axes de référence permet, non seulement de calculer le rayon de la « sphère bi-pariétale » et la position des points craniométriques notables par rapport à celle-ci, mais encore d'ajouter à cette notion *d'équilibre des formes*, celle *d'équilibre de la position* de la sphère, en calculant la situation de son centre, dans les axes vestibulaires (par ses deux coordonnées). Une autre notion a été rajoutée : celle de l'écartement réciproque des pariétaux droit et gauche, calculé par un angle θ . Il est compris entre le plan de deux cercles, appartenant à la sphère ; et passant par le bregma, le lambda et un ptériorion (droit ou gauche).

Les paramètres calculés ont donc été les suivants : le rayon (R) de la sphère (en millimètres, comme toutes les valeurs linéaires de ce travail), les coordonnées (X_s et Y_s) du centre de celle-ci (les axes vestibulaires étant orientés vers le haut et l'arrière du crâne, il faut en tenir compte dans les signes), l'angle θ , exprimé par sa tangente, puis transformé en degrés et fractions décimales de degrés, la distance (d), à la surface de la sphère, des points : astérion (As), incisural externe (i.e., au fond de l'incisure pariétale du temporal), euryon (eu, remplacé empiriquement chez les Primates par le point (ϵ) pariéto-squamosal, à l'endroit où la suture du même nom est coupée par le plan vertico-frontal vestibulaire), acrion (ac, où l'axe vertical perce la voûte); pré- et rétro-vestibion (p.v. et r.v., où le profil est coupé par l'axe horizontal); basion (Ba) et opisthion (Op); porion (po) et vertex vestibulaire (vx).

Lorsqu'un point est situé hors de la sphère, la distance (d) est comptée positivement; elle est négative dans le cas contraire.

Tous ces paramètres ont été établis sur tous les crânes de nos séries (Hommes, et les deux groupes chimpanzés), les histogrammes dessinés, et les éléments suivants retenus : moyenne, σ

—, intervalle (avec sécurité de 95 %) de confiance de la moyenne
m

(donnée par ses limites : inférieure et supérieure : li. conf. sup. et li. conf. inf.), et chiffres extrêmes : inférieur et supérieur, observés (e.i. et e.s.). Le tableau proposé fournit ces valeurs, auxquelles on a ajouté l'indice d'éloignement (ind. él.) des points par rapport à la surface de la sphère (100 fois la distance réelle, divisée par le rayon de la sphère).

A. — Rayon et coordonnées du centre

Parmi les quelques enseignements majeurs de cette étude, nous retiendrons tout d'abord que le rayon de la sphère bi-pariétale augmente, de Pan paniscus (47,90) à Pan troglodytes (52,50) et à l'Homme (74,43).

La position vestibulaire du centre décrit, entre les trois espèces, un trajet nettement ascendant qui mène le point humain très peu (— 5,75 mm) en avant de la verticale vestibulaire. A ce point de vue, le chimpanzé nain se situe entre le chimpanzé commun et l'Homme.

La variation absolue (σ) du rayon s'accroît nettement dans le même sens que la valeur de celui-ci, mais sa variation relative (—) beaucoup moins.
m

En ce qui concerne les coordonnées du centre, la variation absolue est la plus faible chez Pan paniscus, et la plus forte chez l'Homme ;

elle suit donc également la variation du rayon. La variation relative des coordonnées du centre de la sphère est du même ordre pour l'ordonnée des 3 espèces, mais plus importante pour l'abscisse chez l'Homme (point rapproché de la verticale!).

B. — Angle θ

L'angle dièdre θ , compris entre les cercles péri-pariétaux droit et gauche, varie dans le même sens que la valeur du rayon (ce qui démontre une ascension du ptérion par rapport à la direction Br-L). La variation absolue suit aussi cette règle, qui cesse d'être valable pour la variabilité relative, remarquablement constante pour l'angle θ .

C. — Distance des points, à la surface de la sphère

Il faut ici déterminer d'abord la distance absolue, puis, à l'aide de ce chiffre et de la connaissance du rayon, considérer ensuite l'éloignement relatif de ces points (en rendant le rayon commun, à l'aide d'un

indice : $\frac{100 \times d}{R}$).

1 — Zone astérique.

L'astérion de l'Homme est pratiquement sur la sphère, alors que celui des chimpanzés (surtout *Pan troglodytes*) est nettement en dehors de celle-ci. Cela est prouvé par les distances absolues, et bien plus encore par l'éloignement relatif (de + 1,25 à + 10,78). La même remarque peut être faite pour le point incisural, proche du précédent, où les écartements sont encore plus importants que pour l'astérion (de - 2,24 à + 17,70 d'éloignement relatif).

Pour ces deux points, la situation de *Pan paniscus* est intermédiaire entre celle de l'Homme et celle de *Pan troglodytes*. La position réciproque des 2 types de chimpanzés s'inverse pour l'euryon (ou le point qui en tient lieu), mais ce qui importe ici, est que ce dernier point est plus en dedans chez l'Homme que chez les chimpanzés.

En somme, toute cette région pariétale latéro-postérieure est située, chez l'Homme, pratiquement *sur* la surface de la sphère bi-pariétale, alors qu'elle est au dehors d'elle (un peu sur le point ϵ , beaucoup pour l'astérion, et encore plus pour le point incisural) chez les chimpanzés ; et cet éloignement est plus fort chez le chimpanzé commun. Ceci s'explique par la présence, chez les chimpanzés,

de la « rotation négative ontogénique » qui refoule vers l'avant et le dehors la zone astérique des Pongidés, et qui entraîne la formation du torus mastoïdien de ces Primates.

La variabilité absolue de tous ces points est à peu près identique, sauf pour le point incisural et surtout l'astérior de l'Homme, où elle est augmentée, résultats confirmés par la variation relative.

2 — *Trou occipital.*

Les deux extrémités sagittales du trou occipital (basion et opisthion) sont toujours largement en dedans de la surface de la sphère bi-pariétale (chiffres négatifs). Les distances absolues indiquent que, dans les 3 espèces le basion est toujours sis à une distance environ 2 fois plus grande de la sphère que ne l'est l'opisthion. Mais ici, les indices d'éloignement fournissent des renseignements plus précis : le basion de l'Homme et celui du chimpanzé nain se situent à même distance relative, alors que celui du chimpanzé commun est nettement plus interne. Pour l'opisthion, la distance de l'Homme se rapproche de celle du Pan troglodytes. En résumé, c'est donc le Pan paniscus qui a le trou occipital le plus proche de la sphère, suivi de l'Homme, puis du Pan troglodytes.

La variabilité absolue est plus importante chez l'Homme que chez le chimpanzé, mais la variabilité relative est à peu près la même dans les 3 espèces, pour un point donné ; celle de l'opisthion est double de celle du basion.

3 — *Points sur les axes.*

L'acrior est toujours un peu en dedans de la sphère, et les chiffres des distances relatives montrent que celles-ci sont proches les unes des autres.

Pour le pré-vestibion, la distance relative décroît nettement et régulièrement du chimpanzé commun (53,94) au chimpanzé nain (47,85), puis à l'Homme (37,35), ce qui montre bien la tendance générale à la sphérisation de l'ensemble du neuro-crâne, y compris le frontal (celui-ci se trouvant cependant encore hors de la sphère, à une certaine distance absolue (27,8 mm) de sa surface.

Un mouvement analogue est aussi évident au niveau de l'écaille occipitale, où le rétro-vestibion passe de 11,64 (écart relatif) à 1,25, du chimpanzé commun à l'Homme. Il faut bien noter au passage, que si le pré-vestibion se rapproche de la sphère tout en demeurant en dehors d'elle, le rétro-vestibion s'en rapproche aussi, mais par le

dedans, et le second mouvement est bien plus près de son but que le premier (pré-vestibion). La sphérisation s'accompagne donc d'un recul du frontal et d'un recul de l'occipital, relativement à la sphère « fixée » à la voûte par le bregma et le lambda).

La variation du pré-vestibion est très homogène dans les 3 espèces, ce qui n'est pas le cas du rétro-vestibion. De plus, celui-ci est bien plus variable chez l'Homme que chez les chimpanzés, lorsqu'on le rapporte à la sphère. Un résultat déjà mis en exergue dans de précédents travaux du Laboratoire se trouve ainsi confirmé, à savoir, la relative fixité de l'avant-crâne contrastant avec l'évolution et la variation de l'arrière-crâne.

D. — Autres points

— *Le porion* (po) est nettement : hors de la sphère chez les deux chimpanzés, et en dedans chez l'Homme, et la variabilité absolue sensiblement égale chez les deux espèces de chimpanzés, est presque doublée chez l'Homme. Par contre la variation relative est presque équivalente entre ce dernier et les précédents. Ainsi, le mouvement de « rotation négative » a eu pour conséquence un report du porion à une situation plus latérale (par rapport à la voûte des pariétaux). Le tympanal des Anthropomorphes est donc étiré dans le sens transversal.

— *Le vertex* (vx). C'est le point où la voûte est tangente à une parallèle menée à l'horizontale vestibulaire. Ce point est (comme l'acriion) toujours en dedans de la surface de la sphère, mais la distance (aussi bien absolue que relative) s'accroît du Pan troglodytes au Pan paniscus, et de celui-ci à l'Homme. On pourrait sans doute expliquer cela par une augmentation du rayon de courbure de l'os, dans le même sens. La variation absolue est la plus forte chez l'Homme, et la variation relative l'est chez le chimpanzé commun.

E. — Sphère bi-pariétale et volume endocrânien

Afin d'établir des comparaisons utiles entre le volume de l'endocrâne (obtenu par cubage direct) et celui de la sphère bi-pariétale, il faudrait que les paramètres de cette dernière soient pris sur l'endocrâne, chose le plus souvent impraticable ! c'est pourquoi, sur des pièces qu'il n'est pas possible de sectionner sagittalement, un autre procédé (indirect) a dû être employé. Le volume de la sphère (exo-crânienne) est constamment supérieur à celui donné par le cubage. Nous avons donc procédé comme suit : assimilant le volume endocrânien *réel* à celui d'une sphère, le rayon (Ra) de celui-ci a été

	R	X _S	Y _S	θ	d _{As}	d _{Op}	d _{Ba}	d _{Ac}	d _{p.v}	d _{p.i.e}	d _{r.v}	d _{eu}	d _{po}	d _{vx}
m	P.t.	52,50	17,50	70,59	+5,66	-5,73	-14,35	-1,88	+28,32	+9,33	-6,11	+0,95	+4,41	-0,70
	P.p.	47,90	20,17	67,85	+4,68	-3,40	- 8,70	-2,38	+22,92	+5,97	-2,65	+1,33	3,87	-1,37
	H.	74,43	35,31	78,54	+0,93	-7,18	-13,77	-2,75	+27,80	-1,67	-0,93	-2,16	-7,15	-2,80
σ	P.t.	2,82	4,09	5,02	+3,43	+6,05	+6,68	+1,28	+4,54	+3,71	+6,02	+3,58	+3,67	+2,23
	P.p.	1,95	3,25	4,99	+2,16	+4,47	+5,57	+1,53	+3,81	+3,06	+4,39	+2,28	+3,91	+2,48
	H.	4,27	+5,42	5,88	+7,14	+8,35	+9,94	+3,15	+4,94	+5,89	+6,91	+3,71	+7,16	+3,22
σ _m	P.t.	0,05	-0,26	0,07	0,61	-1,06	-0,47	-0,68	0,16	+0,40	-0,99	+3,77	+0,83	-3,18
	P.p.	0,04	-0,28	0,07	0,46	-1,32	-0,64	-0,64	0,17	-0,51	-1,66	+1,71	+1,01	-1,81
	H.	0,06	-0,94	0,07	7,66	-1,16	+0,72	-1,15	0,18	-3,53	-7,43	-1,72	-1,00	-1,15
e.i.	P.t.	41,40	22,22	59,80	-2,34	-16,00	-30,00	-4,00	+19,00	+2,40	-16,00	-8,00	-5,15	-9,06
	P.p.	43,04	18,90	54,90	-1,70	-13,60	-22,00	-8,70	+17,40	-0,50	-11,00	-3,70	-5,54	-9,27
	H.	66,50	19,00	67,00	-13,50	-27,50	-36,00	-11,00	+19,00	-13,00	-20,50	-12,00	-21,28	-12,36
e.d.	P.t.	59,00	3,57	82,50	+11,00	+3,00	-0,75	+0,01	+37,00	+17,00	+4,00	+8,00	+11,94	+3,53
	P.p.	51,86	7,28	78,60	+9,80	+5,68	+5,70	-0,05	+34,70	+13,90	+5,80	+6,30	+12,57	+4,19
	H.	86,50	11,50	97,00	+15,00	+11,50	+8,50	+3,50	+37,50	+14,00	+14,00	+7,50	+5,86	+2,81
li. conf. inf.H.	P.t.	51,22	17,65	68,32	+4,11	-8,47	-17,37	-2,46	+26,27	+7,57	-8,83	-0,70	+2,74	-1,71
	P.p.	47,12	12,95	65,85	+3,81	-5,19	-10,93	-2,99	+21,39	+4,74	-4,41	+0,42	+2,30	-2,37
	H.	72,81	-7,81	76,31	-1,78	-10,35	-17,54	-3,94	+25,93	-3,90	-3,55	-3,57	-10,35	-4,14
li. conf. sup.H.	P.t.	53,78	13,95	72,86	+7,21	-2,99	-11,33	-1,30	+30,37	+11,09	-3,39	+2,60	+6,07	+0,30
	P.p.	48,68	10,35	69,85	+5,55	-1,61	-6,47	-1,77	+24,45	+7,20	-0,89	+2,24	+5,44	-0,37
	H.	76,05	-3,69	80,77	+3,64	-4,01	-10,00	-1,56	+29,67	+0,56	+1,69	-0,75	-3,96	-1,46
ind. P.P. él. H.	P.t.				+10,78	-10,91	-27,33	-3,58	+53,94	+17,77	-11,64	+1,81	+8,40	-1,33
	P.p.				+9,77	-7,10	-18,16	-4,97	+47,85	+12,46	-5,53	+2,78	+8,07	-2,86
	H.				+1,25	-5,65	-18,50	-3,69	+37,35	-2,24	-1,25	-2,90	-9,60	-3,76

calculé pour chaque pièce de nos séries. Puis, la différence a été faite entre le rayon (R) de la sphère bi-pariétale et celui (Ra) qui vient d'être évoqué. Le calcul statistique de ces différences donne : 6,68 mm chez le chimpanzé commun ; 4,23 chez le chimpanzé nain, et 5,20 chez l'Homme, chiffres qui s'avèrent très proches de l'épaisseur moyenne de la voûte pariétale vers la suture sagittale. On peut donc en conclure, de manière *indirecte*, que le volume de la sphère bi-pariétale endocrânienne (en supposant qu'on arrive à la construire) est pratiquement égal à celui obtenu par cubage direct. Connaissant R, et l'épaisseur (e) de la voûte, il est donc commode de posséder une valeur approchée de la capacité d'un crâne (1).

En conclusion, l'étude du processus de sphérisation du crâne, et particulièrement de la région pariétale du neuro-crâne, jointe à la connaissance de la position moyenne des points dans les axes vestibulaires, et de leur variabilité, apporte de précieux renseignements quant à l'évolution de la *forme* et aussi explique certains aspects particuliers de la *position* des éléments en présence, par rapport aux axes de référence.

*Travail du Laboratoire de Craniologie
comparée de la Faculté Libre de Médecine
de Lille (A. DELATTRE et R. FENART).*

RESUME

Une sphère a été construite, passant par le bregma, le lambda et les deux ptériens exocrâniens, chez l'Homme, le chimpanzé commun et le chimpanzé nain. Une étude statistique a été menée et il en ressort les éléments suivants : le rayon de la sphère est de 74,43 mm chez le premier, 52,50 chez le second et 47,90 chez le troisième. Le centre de la sphère s'élève et recule en tendant vers le plan vertico-frontal vestibulaire, du chimpanzé commun au chimpanzé nain, puis à l'Homme. La situation des points médians et latéraux de la voûte du crâne, relativement à la surface de cette sphère, a été calculée. Il faut noter à ce propos que les points de la zone astérique du pariétal se trouvent pratiquement sur la surface de la sphère chez l'Homme, et nettement en dehors de celle-ci chez les 2 chimpanzés, ce qui confirme la présence, chez ces deux derniers, de la « rotation négative » ontogénique.

(1) FENART R. et DEBLOCK R. — Procédé d'estimation de la capacité endocrânienne à partir d'un pariétal isolé - 1968 - C.R. Ac. des Sc. - 266, p. 1031-32.

**LA TÊTE DES JUMEUX MONOZYGOTES
ETUDIÉE « IN VIVO »
EN ORIENTATION VESTIBULAIRE**

par

R. EMPEREUR-BUISSON, R. DEBLOCK, J. DARDENNE et R. FENART

La commodité avec laquelle peuvent actuellement être effectuées les orientations vestibulaires « in vivo » nous a incités à pousser plus avant les investigations sur l'influence possible de facteurs « externes » sur la morphologie de l'extrémité céphalique, en utilisant la comparaison de jumeaux univitellins. En effet, l'identité du génome chez les jumeaux d'une même paire, conduit à affecter aux incidences extra-génétiques, les différences qui peuvent être notées dans le phénotype.

L'orientation vestibulaire est basée sur le choix d'un système d'axes ne dépendant que des canaux semi-circulaires externes des labyrinthes, à l'exclusion de tout autre point crânien ou facial. Ces canaux se disposent dans l'espace en fonction de la réception optimale des impulsions fournies par la gravitation. Autour des labyrinthes, la forme de la tête est définie par l'inter-action de facteurs indépendants mais dont les effets interfèrent mécaniquement.

Les travaux expérimentaux de R. FENART ont montré qu'une modification de l'un de ces facteurs (la station) entraînait finalement un changement dans la forme du squelette céphalique, de manière à permettre au labyrinthe de récupérer sa position « normale », celle dans laquelle son action sera la plus efficace.

La comparaison de jumeaux mono-zygotes peut nous montrer toute la différence qui existe entre la notion de FORME et celle de POSITION dans l'espace, des diverses portions constitutives de la tête.

7 couples de jumeaux vrais ont subi l'orientation vestibulaire, par tomographie du rocher gauche, combinée à une tomographie sagittale médiane, et complétée par une télé-radio, à 4 M 50, sur laquelle les parties molles ont été visualisées.

L'âge des sujets varie de 9 à 47 ans ; 3 couples sont masculins et 4 féminins.

A. — Etude de la forme

Le fait d'opérer sur des jumeaux uni-vitellins nous permettait d'espérer, a priori, une grande ressemblance entre les clichés de télé-radios (sans tenir compte, dans ce premier temps, de l'orientation vestibulaire). En fait, les résultats obtenus en superposant les calques, de façon à avoir le plus de coïncidence possible, ont été moins parfaits qu'on aurait pu le croire de prime abord ; ils nous ont obligé à distinguer entre la forme globale de la tête, et celle de portions plus localisées, qui, elles, répondent plus strictement aux critères attendus.

1 — Etude morphologique localisée.

De manière très générale, la ressemblance de ces régions limitées est très bonne. Mais nous considérerons séparément celles dont la superposition est la meilleure, et celles dont la marge de variations peut être plus grande.

a) Les résultats sont bons pour le profil facial (parties molles), entre le nasion et le menton, et il en est de même pour la forme et la longueur des os propres du nez. La coupe de la symphyse mentonnière, son épaisseur, son inclinaison sur le bord inférieur de la mâchoire, sont très constants chez tous nos couples de jumeaux. Cela est vrai aussi de l'inclinaison du bord postérieur de la branche montante de la mandibule par rapport au bord inférieur de celle-ci.

Les caractères dentaires, se sont révélés toujours très semblables, mêmes malformations et déformations, même position des dents et degré identique de prognathisme. Les germes des dents de sagesse, manquent chez les deux jumeaux de deux couples, aux deux mâchoires, et chez les deux jumeaux d'un couple, à la mâchoire inférieure

L'apophyse styloïde paraît aussi répondre à un caractère génétique très net, par sa présence (ou son absence) et par sa forme.

L'aspect des bords supérieurs des rochers s'est toujours révélé semblable : soit en courbe (unique ou double), soit en X.

La forme du clivus (son incurvation dans un sens ou dans un autre, ou sa rectitude), et surtout celle de la selle turcique sont toujours très semblables à l'intérieur d'un couple, ainsi que les rapports entre le fond de la fosse pituitaire et le sinus sphénoïdal sous-jacent.

b) D'autres structures localisées ont une forme (mais pas forcément une « position ») qui est fort proche chez les jumeaux univitellins, mais avec cependant quelques adaptations de détails ; c'est le cas par exemple de l'image radiographique de l'écaïlle occipitale près de l'endinion, et aussi pour tout ce qui concerne le processus de pneumatisation. Un même degré « général » de pneumatisation du crâne s'observe, avec le même degré d'extension des cavités aérifères, mais les cellules n'ont pas un contour et une répartition strictement superposables, dans le détail, une à une. C'est surtout l'extension du processus qui est identique.

Citons, pour le sinus frontal, le cas de l'un de nos couples où ce sinus est inexistant de part et d'autre, et chez lequel le sinus sphénoïdal est, au contraire excessivement développé, au point de ne laisser au corps de l'os qu'une épaisseur minimale. Pour le sinus maxillaire, les rapports de celui-ci avec les racines des molaires sont toujours identiques.

2. — *Etude des formes générales.*

En recherchant la meilleure coïncidence pour des ensembles anatomiques tels que la face, la base du crâne, la voûte... l'on s'aperçoit que, pour une même forme moyenne du neuro-crâne, la hauteur du massif facial, peut être un peu différente d'un sujet à l'autre, à l'intérieur d'un même couple ; il en est de même de la hauteur de la branche de la mandibule.

L'angle de la base du crâne s'est révélé un peu différent, 2 fois sur 7.

Si maintenant on essaie de faire coïncider la face, on trouve que le neuro-crâne, bien que possédant toujours le même type (d'après la comparaison des 3 diamètres principaux) a généralement un profil un peu différent dans sa courbure ; un demi-centimètre peut s'observer entre les deux traits à certains endroits (variables selon les couples considérés). C'est cet élément qui, d'après nos observations, est le plus sujet à variations chez les jumeaux univitellins. Lorsqu'on essaie de faire coïncider l'ensemble du profil neuro-crânien sagittal, du mieux possible, la direction du trou occipital varie de 0 à 5°. Si la superposition est faite à clivus commun, la variation est un peu plus grande (mais nulle dans 3 cas).

B. — Etude de la position

Les superpositions ont ensuite été faites dans un même système d'axes vestibulaires, et les résultats ont alors été les suivants :

1. — Chez un couple (mâle), la coïncidence s'est révélée excellente à tous points de vue : même orientation du trou occipital, même position de l'astérion et de l'inion, plans palatins parallèles ; la base du crâne est identique dans sa forme et sa position, mais la voûte du crâne est légèrement décalée vers l'avant par rapport à la face, chez l'un des deux individus.

2. — Dans trois couples (2 mâles et 1 femelle), les formes et les positions générales sont identiques (même angle foraminien, même angle palatin...) mais un léger « mouvement de tiroir » est observé, soit d'avant en arrière (dans 2 cas), soit de haut en bas (dans le troisième). Il n'est pas exclu que, dans de tels cas, une légère erreur de centrage, d'un jumeau à l'autre, puisse suffire pour entraîner ces mouvements parallèles. (Par contre, notre technique ne peut entraîner d'erreur angulaire).

3. — Dans deux autres couples (femelles) il y a une très bonne superposition de la base du crâne et de la face, mais les voûtes diffèrent plus sensiblement. Un angle (4° et 10°) est observé entre l'orientation des trous occipitaux dans les axes vestibulaires.

4. — Enfin, dans un seul couple, (femelle, 18 ans), les orientations vestibulaires se sont révélées franchement différentes, et une rotation de 12° environ devrait être effectuée pour rétablir les profils à coïncidence (leur forme étant d'ailleurs assez semblable !). La possibilité d'une erreur technique devant être éliminée, l'orientation a été refaite complètement, et a redonné les mêmes résultats que lors du premier examen. A part une différence de 1 an dans la date d'apparition des règles, aucune cause organique n'a pu être décelée pour expliquer ce fait, mais il est très typique de noter que le sujet présentant une tête en situation trop « redressée » par rapport à sa jumelle, a une station en lordose très nette.

En somme, il est curieux de constater que c'est surtout dans le sexe féminin que les différences angulaires, petites ou grandes, ont été constatées, alors que dans le sexe masculin les angles sont identiques ou conservés par des glissements parallèles. D'autres études s'avèrent donc nécessaires, sur un effectif plus important.

CONCLUSION

En conclusion, il semble bien qu'il faille distinguer entre des structures localisées, dont la forme est strictement superposable (selle turcique, symphyse mentonnière...) chez les deux jumeaux d'un même couple monozygote, et le profil total de la tête (où le neuro-

crâne apparaît bien plus variable que le splanchno-crâne). Enfin, l'orientation de l'extrémité céphalique, dans les axes vestibulaires s'est révélée identique (ou parallèle) sauf lorsqu'un facteur positionnel est intervenu dans l'attitude adoptée habituellement.

Cette méthode démontre que, dans la forme de la tête, en plus des déterminants génétiques, l'influence de facteurs externes, mécaniques, n'est pas négligeable.

*Travail du Laboratoire de Craniologie Comp.
Faculté Libre de Médecine de Lille*

RESUME

7 couples de jumeaux monozygotes ont été orientés in vivo, selon les axes vestibulaires, et télé-radiographiés avec leurs parties molles. Certaines régions de la tête (selle turcique, symphyse...) se sont montrées identiques dans leur forme ; l'ensemble de la face s'est révélé plus constant que la voûte du neuro-crâne, et l'orientation vestibulaire montre que si la position de la tête est généralement identique ou très proche, des différences peuvent survenir, soit dans la direction du foramen magnum, soit dans l'ensemble du crâne, qui prouvent l'interférence non négligeable de facteurs externes (statiques et dynamiques) avec les déterminants génétiques.