

BULLETIN de la SOCIÉTÉ de BOTANIQUE du NORD de la FRANCE

Vol. 34
(1981)
fascicule 1-2

SOMMAIRE (Contents)

MERIAUX J.L. — Aperçu sur la végétation du Massif Forestier de Saint-Amand, Nord de la France (<i>Survey of vegetation in Saint-Amand forest area, Northern France</i>)	1-6
DURIN L. — Espèce nouvelle pour la France continentale: <i>Succovia balearica</i> Medik. au Cap Nègre, Var (<i>New species for continental Flora: Succovia balearica Medik. at Cap Nègre, Var</i>)	7-8
WATTEZ J.-R. — Répartition et écologie de <i>Seligera calcarea</i> (Hedw.) B.S.G. dans le département de la Somme et ses abords (<i>Distribution and Ecology of Seligera calcarea (Hedw.) B.S.G. in « département de la Somme, France » and surroundings</i>)	9-26
BOREL A. — Sur les Ptéridophytes de France, à propos d'un travail récent (<i>On the Pteridophyta of France, about a recent work</i>)	27-28
KLING R. et M. BODARD. — Sur la présence de <i>Rhodymenia pseudopalmata</i> var. <i>ellisiae</i> (Duby) Guiry dans l'étage infralittoral de la côte boulonnaise (<i>On the occurrence of Rhodymenia pseudopalmata var. ellisiae (Duby) Guiry in the lower midlittoral on the coast of Boulogne</i>)	29-33
BRIS B., C. DELBART et D. COUSTAUT. — Evolution des sulfolipides après pollinisations compatible et incompatible (<i>Evolution of sulfolipids after cross and self-pollinisation</i>)	34-40

Société de Botanique du Nord de la France

Fondée en 1947

Siège social : U.E.R. de Biologie, SN2 — 59655 VILLENEUVE D'ASCQ CEDEX

Bureau. — Président : M. R. BOURIQUET
Vice-Présidents : MM. P. GUIGNARD, J.-C. BRUNEEL
Secrétaire Général : M. E.-J. BONNOT
Secrétaire Adjoint : M. R. JEAN
Trésorière : M^{lle} M.-C. VERDUS

Conseil d'Administration. — Membres élus : MM. M. BODARD, R. BLONDEAU, J. DUBOIS, P. GIBON, P. CUIR, J.-L. MERIAUX, J.-M. SPAS, R. TROUVILLIEZ.
Membres de droit : MM. A. BOREL, E.-J. BONNOT, J.-M. GEHU.
Membres d'honneur : M. le Maire de Lille, Professeur Carlo CAPPELLETTI, Dr *honoris causa* de l'Université de Lille, Recteur Guy DEBEYRE, Professeur Charles DEHAY, M. Jacques MARQUIS, M. le Directeur MIGNOLET.

Séances. — Sauf modifications décidées par le Bureau, les séances ordinaires ont lieu le deuxième mercredi de chaque mois, de 17 heures à 19 heures, d'octobre à juin, soit au siège social, soit en tout autre lieu désigné en réunion de Bureau. Une ou plusieurs séances extraordinaires peuvent être organisées.

Excursions. — Une ou plusieurs excursions botaniques sont organisées chaque année par la Société.
Un *Bulletin de Liaison* tient les Membres au courant des différentes activités de la Société et diffuse l'Ordre du Jour des séances.

Cotisation. — Elle est exigible avant le 1^{er} mars de chaque année. Le montant en est fixé par l'Assemblée générale sur proposition du Conseil.

Membres ordinaires : 60 F ; Etablissements et personnes morales : 80 F à verser au C.C.P. Société Botanique 2846-58 F LILLE.

Nouveaux Membres. — Ils sont admis après présentation par deux parrains, vote favorable des Membres en séance et paiement de la cotisation en cours.

Publication. — La Société publie le *Bulletin de la Société de Botanique du Nord de la France*. Avant d'être acceptés pour publication, les notes, articles et travaux originaux inédits sont soumis à un Comité de Lecture. Les manuscrits sont reçus *ne varietur*. Les frais de clichage et de photogravure, de confection de tableaux hors-texte, sont à la charge des auteurs qui peuvent obtenir, sur leur demande et à leurs frais, des tirages à part de leurs travaux.

Comité de lecture. — M. BODARD, M. BON, E.-J. BONNOT, A. BOREL, R. BOURIQUET, J.-M. GEHU, L. LACOSTE.

Echanges. — Le *Bulletin* est échangé avec d'autres publications françaises et étrangères qui, intégrées à la Bibliothèque de la Société, peuvent être consultées sur place ou empruntées par les Membres à jour de leur cotisation.

Directeur de la Publication : E.-J. BONNOT

n° d'inscription à la C.P.P.P. : 27409.

APERÇU SUR LA VÉGÉTATION DU MASSIF FORESTIER DE SAINT-AMAND, NORD DE LA FRANCE

par J.-L. MERIAUX

Résumé. — Un aperçu d'ensemble de la flore du massif forestier est d'abord donné. Cette flore montre une remarquable diversification en raison de la complexité de structure d'un massif présentant de nombreux biotopes (forêts, mares, étangs et terrils intra-forestiers). L'auteur définit ensuite les phytocénoses arborescentes et arbustives du massif. Il dégage les secteurs primordiaux les plus riches et les plus intéressants du point de vue floristique et phytocénologique. La comparaison des résultats avec ceux des travaux anciens (XIX^e et début du XX^e siècle) et plus récents (1950 à 1980) est finalement réalisée au niveau global mais aussi au niveau des secteurs biologiquement primordiaux.

Summary. — *Survey of vegetation in Saint-Amand forest area (Northern France). First the author gives a general view of the forest area flora. This flora displays a remarkable diversification which can be attributed to the structure complexity of an area presenting numerous biotopes (forests, ponds, pods and intra-forest, colliery spoil-heaps). Then he defines the arborescent and shrubby phytocoenosis of the area. He brings out the sectors, the richest and most interesting ones from a floristic and phytocoenological point of view. The comparison of the main results with those of former works (19th and beginning of 20th century) and recenter ones (1950 to 1980) is finally achieved on a global level but also on the level of primordial biological sectors.*

Mots-clés : flore, biotopes, phytocoenoses, bibliographie.

Ce massif demeure le seul grand massif forestier existant entre le littoral et le massif de Mormal, lui-même ultime prolongement occidental de la forêt ardennaise. D'une superficie de 5.000 ha il constitue le noyau du Parc Naturel Régional de Saint-Amand - Raismes.

I. — LES DIFFERENTS BIOTOPES DU MASSIF

La structure du massif est complexe et de nombreux grands biotopes peuvent y être aisément distingués : forêts avec variantes selon le sous-sol (limons sableux, sables landéniens, alluvions de la Scarpe) et selon le degré d'hydromorphie, landes, drèves pavées et non pavées, mares intra-forestières, étangs intra-forestiers, terrils à l'intérieur même du massif.

Deux facteurs essentiels concourent à créer cette diversité : la nature du sous-sol, l'action de l'homme. Le rôle joué par l'homme apparaît considérable non seulement par son activité forestière mais aussi par son activité minière à l'origine de la création d'étangs, de mares et de secteurs forestiers marécageux liés aux affaissements miniers et de l'installation de terrils plats ou coniques plus ou moins boisés actuellement. Ce massif peut donc être considéré comme un remarquable complexe de biotopes n'ayant nulle part en France son équivalent.

II. — LA FLORE

Cette flore, en raison de la multiplicité des biotopes, est elle-même particulièrement originale. La diversification en espèces est accrue par la situation du massif dans une zone de transition subissant l'influence du climat subatlantique et du climat subcontinental.

La plupart des grandes familles de Spermatophytes sont présentes : *Ranunculaceae*, *Caryophyllaceae*, *Salicaceae*, *Primulaceae*, *Rosaceae*, *Apiaceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*... Plus de 470 espèces de Ptéridophytes et de Spermatophytes ont été relevées. Si l'on évalue à 10 % les espèces qui ont échappé à l'inventaire (espèces des genres *Rubus*, *Rosa*, les hybrides du genre *Salix*...) cela porterait à plus de 500 les espèces existant dans le massif. Le genre *Carex* avec 24 espèces notées (MERIAUX 1979), la classe des Filicopsides avec 15 espèces et 2 hybrides (MERIAUX 1977a) sont particulièrement bien représentées.

Si de nombreuses espèces sont communes, d'autres apparaissent rares voire très rares (rareté au niveau régional ou national). Elles figurent dans la liste ci-après accompagnées de leurs stations affectées des coordonnées de la grille cartographique de l'Institut floristique franco-belge.

Ptéridophytes

Azolla filiculoides Lam. : étangs de la Fosse M. Sabatier (G2.46).

Lycopodiella inundata (L.) Holub. : Sablière du Lièvre (G2.37).

Lycopodium clavatum L. : Sablière du Lièvre (G2.37), Bassy (G2.45).

Osmunda regalis L. : Petit Cor sauvage et Etoile de Suchemont (G2.46), Taille des Faux (G2.54), Mare à Goriaux (G2.55).

Polystichum setiferum (Forsk.) Woynar : Petit Cor sauvage (G2.46).

Spermatophytes

Alnus incana (L.) Moench : Mont des Bruyères (G2.45) ; introduit.

Callitriche hamulata Kütz. ex Koch : Grise Chemise (G2.45), étang de la Série de Saint-Amand (G2.45 et G2.46).

Callitriche stagnalis Scop. : Grise Chemise (G2.45).

Carex curta Good. : Sablière du Lièvre (G2.37), Bassy, étang du Prussien, les Glodennes (G2.45), Mare à Goriaux (G2.55).

Carex echinata Murr. : Sablière du Lièvre (G2.37).

Carex elongata L. : Prés Charniers (G2.46), Mare à Goriaux (G2.55).

Carex nigra (L.) Reichard : Sablière du Lièvre (G2.37), Bassy, étang du Prussien, les Glodennes (G2.45), Mare à Goriaux (G2.55).

Carex pendula Huds. : Saint-Amand-Thermal (G2.36).

Carex vesicaria L. : Etang de la Série de Saint-Amand (G2.45).

Digitalis purpurea L. : Etoile de la Princesse (G2.56).

Drosera rotundifolia L. : Sablière du Lièvre (G2.37).

Genista anglica L. : Mont des Bruyères (G2.45).

Juncus squarrosus L. : Terril du Prussien (G2.45), Mare à Goriaux (G2.55).

Lonicera xylosteum (1) : Mare à Goriaux (G2.55).

Naias marina L. : Mare à Goriaux (G2.55).

Ornithopus perpusillus L. : Terres apportées du secteur Est de la Mare à Goriaux (G2.55).

- Polygonum minus* Huds. : Etang de la Fosse M. Sabatier (G2.46).
Potamogeton polygonifolius Pourr. : Dépression au nord de l'étang du Prussien (G2.45), Mare à Goriaux (G2.55).
Prunus padus L. : Saint-Amand - Thermal (G2.46).
Ranunculus aquatilis L. : Etang de la Série de Saint-Amand (G2.45 et G2.46), Prés Charniers (G2.46).
Ranunculus trichophyllus Chaix : Prés Charniers (G2.46).
Salix acuminata Mill. : Mare à Goriaux (G2.55).
Scirpus sylvaticus (L.) : Mare à Goriaux (G2.55).
Senecio juchsii C.C. Gmel : Prés Charniers (G2.46).
Tamus communis L. : Saint-Amand - Thermal (G2.36).
Utricularia australis R. Br. : Bassy, étang de la Scarpe (G2.45), étang de la Fosse M. Sabatier et étang du Bois Brûlé (G2.46), Mare à Goriaux (G2.55).

Parmi ces espèces se remarque l'une des plus intéressantes et des plus spectaculaires de la flore régionale, l'Osmonde royale dont la distribution a été particulièrement étudiée dans le massif (MERIAUX et TOMBAL 1976). Les Bryophytes, Thallophytes (surtout les champignons) et même les Charophytes (abondant dans plusieurs étangs intra-forestiers, MERIAUX 1977a) sont aussi très bien représentées et mériteraient des inventaires approfondis.

III. — LES PHYTOCOENOSES ARBORESCENTES ET ARBUSTIVES

Là encore la nature du sous-sol, les variations importantes (latérales et saisonnières) du degré d'hydromorphie, la situation dans une zone de transition climatique sont à l'origine de la grande diversité des phytocoenoses arborescentes et arbustives constitutives de la végétation forestière. Aux groupements naturels s'ajoutent des groupements semi-naturels ou totalement artificiels liés à la foresterie.

Leur représentativité dans le massif est définie par le coefficient d'abondance-dominance de l'échelle de BRAUN-BLANQUET 1932, (5 : 75 à 100 %, 4 : 50 à 70 %, 3 : 25 à 50 %, 2 : 10 à 20 %, 1 : < à 10 %, + : présent mais non chiffrable, r : rare, i : un seul individu d'association) :

- 1 - Chênaie-Hêtraie, *Fago-Quercetum petraeae* R. TÜXEN 1955 ;
- 4 - Chênaie-Bétulaie, secondarisation de la Chênaie-Hêtraie, *Betulo-Quercetum petraeae* (MALCUIT 1929 p.p.) R. TÜXEN 1937 (2 type, 2 *caricetosum*, 1 *molinetosum*, + *carpinetosum*) ;
- 1 - Chênaie-Frênaie, *Querco-Fraxinetum* NOIRFALISE et SOUGNEZ 1963 ;
- 1 - Chênaie-Charmaie, *Endymio-Carpinetum* ;
- r - Frênaie-Aulnaie, *Fraxino-Alnetum* MATUSZKIEWICZ 1952 ;
- 1 - Saulaie à *Salix cinerea*, *Frangulo - Salicetum cinereae* (MALCUIT 1929), OBERDORFER 1964 ;
- r - Aulnaie à *Carex elongata*, *Carici elongatae - Alnetum* (ALLORGE 1922), SCHWICKERATH 1937 ;
- r - Bétulaie à Sphaignes, *Sphagno - Betuletum pubescentis* MERIAUX, SCHUMACKER, TOMBAL et DE ZUTTERE 1978 ;
- r - Saulaie à *Salix aurita*, *Salicetum auritae* JONAS p.p. 1935 ;
- i - Aulnaie à *Osmunda regalis*, *Osmundo - Alnetum* VANDEN BERGHEN 1971 ;
- 1 - Groupement pionnier à *Betula pendula* ;
- 3 - Plantations de *Pinus sylvestris* ;
- 1 - Plantations de *Picea abies* ;
- + - Plantations de *Pinus laricio* ;
- r - Plantations de *Larix decidua*.

IV. — SECTEURS FLORISTIQUEMENT PRIMORDIAUX

Plusieurs d'entre eux correspondent aux réserves biologiques du Parc Naturel Régional de Saint-Amand - Raismes. Leur flore, mais aussi les phytocoenoses qu'elles réalisent, sont bien connues et ont fait l'objet d'études anciennes ou récentes (GEHU 1967). Pour chacun, nous nous bornerons à citer les espèces et les phytocoenoses les plus remarquables.

Mare à Goriaux (2).

Un inventaire floristique et phytocoenologique en a été réalisé (MERIAUX 1977a) :

— phytocoenoses : *Sphagno-Betuletum*, *Osmundo-Alnetum*, *Carici elongatae-Alnetum*, *Najadetum marinae*, *Carici-Agrostidetum caninae* ;

— flore : *Carex curta*, *C. elongata*, *Najas marina*, *Osmunda regalis*, *Ricciocarpus natans*.

Sablère du Lièvre (3)

DURIN et LERICO (1963) ont défini les successions végétales dynamiques existant en ce site :

— phytocoenoses : *Rhynchosporium albae*, *Ericetum tetralicis*, *Calluno-Genistetum*, *Sphagno-Betuletum*, *Corynephorum canescentis* ;

— flore : *Drosera rotundifolia*, *Erica tetralix*, *Juncus acutiflorus*, *J. squarrosus*, *Lycopodiella inundata*, *Lycopodium clavatum*, *Sphagnum apiculatum*, *S. compactum*, *S. fimbriatum*, *S. molluscum*, *S. subsecundum*.

Sablère de Bassy (3)

— flore : *Lycopodium clavatum*.

Mont des Bruyères (3)

— phytocoenoses : *Calluno - Genistetum* ;

— flore : *Genista anglica*.

Bois des Eclusettes

— phytocoenoses : *Carici elongatae - Alnetum* ;

— flore : *Carex hudsonii*, *Hottonia palustris*.

Série forestière de Thermal (3)

— phytocoenoses : *Quercu - Fraxinetum mercurialeetosum* ;

— flore : plus de 60 espèces dont *Allium ursinum*, *Carex pendula*, *C. remota*, *Prunus padus*, *Tamus communis*.

Allée des hêtres

Etang du Prussien

— phytocoenoses : *Sphagno - Betuletum*, *Carici elongatae - Alnetum* ;

— flore : *Callitriche hamulata*, *Carex nigra*, *C. elongata*, *Juncus bulbosus* var. *kochii*, *Potamogeton polygonifolius*, *Ranunculus aquatilis*, *R. trichophyllus*.

(2) Réserve ornithologique du Parc Naturel Régional de Saint-Amand - Raismes.

(3) Réserve botanique du Parc Naturel Régional de Saint-Amand - Raismes.

V. — COMPARAISON AVEC LES TRAVAUX ANCIENS DE FLORISTIQUE

De nombreux botanistes se sont intéressés à la flore du massif forestier de Saint-Amand : HECART (1836), BOULAY (1878), GODON (1909) et plus près de nous BOREL et LERICQ (1959), DURIN et LERICQ (1963), GEHU (1967). La comparaison de leurs travaux avec ceux plus récents de GEHU (1973), MERIAUX (1975, 1977b, 1979), MERIAUX et TOMBAL (1976) et avec les résultats de nos herborisations menées de 1973 à 1980 permettent de constater une disparition d'espèces rares surtout au niveau des sites d'intérêt majeur (*Carex umbrosa*, *Drosera rotundifolia*, *Lycopodiella inundata*, *Ranunculus hederaceus*, *Viola canina*, *V. palustris*, au Mont des Bruyères ; *Drosera intermedia*, *Genista anglica* à la Sablière du Lièvre ; *Botrychium lunaria* à proximité de la Mare à Goriaux ou d'espèces disséminées dans le massif, *Carex extensa*, *C. divulsa*, *C. rostrata*, *Ophioglossum vulgatum*).

Les disparitions enregistrées au niveau des réserves sont liées à leur faible superficie et à leur situation intra-forestière ; elles devraient être « dirigées » et « entretenues » régulièrement ce qui est loin d'être le cas. Pour le Mont des Bruyères, particulièrement touché, ce sont les travaux d'aménagement du terrain de camping voisin qui ont appauvri le site par altération profonde de la lande tourbeuse installée en contre-bas. La diminution d'ensemble de la flore forestière également constatée est vraisemblablement due à la forte pression humaine en période estivale, la pénétration étant facilitée par un macadamisage et un schistage « irréguliers » des drèves forestières. Ces deux opérations ont entraîné d'autre part la disparition de la végétation spécifique des haies et des drèves forestières en plusieurs points du massif. Les plantations de résineux, multipliées après la guerre 1914-1918, ne sont pas non plus étrangères à la diminution de valeur floristique des biotopes forestiers. Les affaissements miniers ont contribué à l'extension de deux héliophytes communs, *Carex acutiformis* et *C. riparia* mais ils sont à l'origine de l'apparition de nouveaux biotopes (étangs, forêts marécageuses, mares) et d'une flore spécifique riche (*Callitriche stagnalis*, *C. hamulata*, *C. obtusangula*, *Carex vesicaria*...). Les phytocoenoses nées de ces affaissements sont remarquables : *Sphagno - Betuletum*, *Carici - Agrostidetum*, *Callitrichetum hamulatae*...). Le passage de l'autoroute C27 à travers le massif a causé la destruction de plusieurs stations d'espèces rares pour le massif et la région (*Callitriche stagnalis*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Carex nigra*...) mais ce sont les échangeurs prévus au Grand Rond, à la Mare à Goriaux, en marge du massif et surtout l'accroissement de la pression touristique consécutive à l'ouverture de l'autoroute qui causeront le plus de dommages à la flore du massif.

VI. — CONCLUSION

Malgré les vicissitudes qu'a connu le massif (guerre 1914-1918), la pression touristique de plus en plus forte favorisée par la création de voies accessibles aux automobiles, une mauvaise gestion des réserves, le massif forestier de Saint-Amand conserve par sa flore et les phytocoenoses qu'elle réalise, une valeur naturelle intrinsèque exceptionnellement élevée. Ce site doit être considéré comme d'intérêt majeur à préserver en priorité. Sa faune (avifaune, mammalofaune) est de même remarquable ce qui ne peut que renforcer la valeur biologique et lui conférer un haut intérêt pédagogique.

BIBLIOGRAPHIE

- BOREL A. et LERICQ R., 1959. — Une phytocoenose à *Botrychium lunaria* (L.) Sw. en forêt de Vicoigne (Nord). *Bull. Soc. bot. Fr.* 106 : 23-24.
- BOULAY N., 1878. — Révision de la Flore des départements du Nord de la France. I - Bibliographie et explorations, 63 p., Imp. Quarre, Lille.
- BRAUN-BLANQUET J., 1932. — Plant sociology, the study of plant communities. Ed. McGraw Hill Book Compagny.
- DURIN L. et LERICQ R., 1963. — La lande à *Erica* dans la forêt de Saint-Amand-les-Eaux. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 16 : 47-51.
- GEHU J.-M., 1967. — Parc naturel et réserve botanique en forêt de Saint-Amand-les-Eaux (Nord). *Science et Nature* 81 : 1-8.
- GEHU J.-M., 1973. — Notes de paléo-phytosociologie récentes dans le Parc Régional de Saint-Amand : I - La butte du Mont des Bruyères. *Doc. Phytosoc.* 4 : 41-46.
- GODON J., 1909. — Caractéristiques de la Flore du département du Nord. *In* : Lille et la région du Nord en 1909. Danel imp., 79-119, Lille.
- HÉCART G., 1836. — *Florula hannoniensis*. *Mém. Soc. Agr. Sc. Arts Valenciennes* 2 : 153-208.
- MÉRIAUX J.-L., 1975-1976. — Végétation de la Mare à Goriaux (Parc Naturel Régional de Saint-Amand - Raismes). *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 28-29 : 15-18.
- MÉRIAUX J.-L., 1977 a. — Etude analytique et comparative de la végétation aquatique d'étangs et marais du Nord de la France (Vallée de la Sensée et bassin houiller du Nord - Pas-de-Calais). *Thèse Doc. 3^e Cycle Metz, Doc. Phytosoc.*, 1978, N.S. III : 1-244.
- MÉRIAUX J.-L., 1977 b. — Les Filicopsides du massif forestier de Saint-Amand - Raismes (Nord). *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 30 : 33-40.
- MÉRIAUX J.-L., 1979. — Les *Carex* du Parc Naturel Régional de Saint-Amand - Raismes et leur place phytosociologique. *Ibid.* 32 : 33-38.
- MÉRIAUX J.-L. et TOMBAL P., 1976. — Les biotopes et phytocoenoses à *Osmunda regalis* L. dans le Nord de la France. *Doc. Phytosoc.* 19-20 : 11-25.

Université de Lille I
Laboratoire de Bryologie
U.E.R. de Biologie
59655 Villeneuve d'Ascq Cedex
et
Institut Européen d'Ecologie
57000 Metz

ESPÈCE NOUVELLE POUR LA FRANCE CONTINENTALE : *SUCCOVIA BALEARICA* MEDIK. AU CAP NÈGRE (Var)

par L. DURIN

Résumé. — *Succovia balearica* Medik. qui n'avait été jusqu'ici reconnu qu'en Corse, a été découvert récemment dans une crique du Cap Nègre. Cette Crucifère se situait dans un biotope qui correspond à ses exigences écologiques, ce qui semblerait indiquer que sa présence n'est pas fortuite.

Summary. — *Succovia balearica* Medik., that was at his day only found in Corsica and Balearis islands, was discovered at Cavalière near Le Lavandou, in a small gulf near Cap Nègre. That Brassicaceae was situated in a biotope who needs those ecologic environment that would explain very well the existence of *Succovia*.

Mot-clé : flore méditerranéenne.

Au cours d'une prospection méthodique réalisée en mai 1979, sur la côte des Maures, dans le secteur KN, en vue de la réalisation de l'*Atlas de la Flore française* sous la direction de Pierre DUPONT, nous avons eu la bonne fortune de rencontrer une plante qui nous était inconnue, alors que nous visitons régulièrement cette région depuis une dizaine d'années.

Il s'agit d'une Crucifère à fruit très caractéristique : *Succovia balearica* Medik. que FOURNIER donne comme ouest-méditerranéenne, croissant sur les falaises humides de la Corse où elle est d'ailleurs notée comme RR. COSTES dit que c'est une « plante annuelle, glabre ou presque ; tige de 30 à 60 cm, dressée ou ascendante, rameuse ; feuilles toutes pétiolées, pennatiséquées, à lobes oblongs ou linéaires ; ...fleurs jaunes assez grandes ; sépales dressés » ; la plante est surtout remarquable par son fruit, constitué par une « silicule sub-globuleuse, hérissée de longs aiguillons coniques à la fin déhiscente, style glabre en alène, une fois plus long que la silicule, graines globuleuses, solitaires dans chaque loge ».

COSTES ajoute qu'on la rencontre dans les lieux frais et abrités de la Corse.

M. R. LOISEL, de l'Université de Marseille, consulté, a bien voulu nous confirmer que la plante n'avait jamais été mentionnée en France continentale.

Flora Europea la signale dans les Iles Baléares, la Corse, la Sardaigne, la Sicile, l'Italie et en Espagne.

Dans sa thèse sur les Associations végétales de la Basse Provence, ARENES ne décrit comme association des falaises que celle à *Crithmum maritimum* et *Statice minuta* ; il n'a malheureusement pas étudié la végétation qui s'installe au niveau des suintements d'eau douce, que l'on rencontre parfois dans ce *Crithmo staticetum*.

C'est au fond d'une petite crique difficilement abordable par la falaise, orientée Sud-Ouest, et située entre le port du Cap Nègre et l'extrémité de ce Cap, que nous avons découvert *Succovia*, à environ 2,50 m au-dessus du niveau de la mer.

Rappelons que le Cap Nègre se situe à Cavalière, commune du Lavandou (Var), entre le Cap Bénat et la presqu'île de Saint-Tropez ; au large on aperçoit les Iles du Levant et de Port Cros.

Le Cap Nègre, comme l'ensemble des Maures, appartient à ce que l'on appelle la Provence cristalline.

Il est couvert par le *Quercetum suberis illicetosum*, mêlé de Pin d'Alep et de Pin maritime, et le maquis à arbousier et bruyère. Le haut de la falaise, lui-même, est généralement couvert par une frange d'*Oleo lentiscetum*, et les rochers proches de la mer portent quelques pieds de *Statice minuta* et de *Crithmum maritimum*.

Au fond de la crique on observe une anfractuosité où l'eau suinte, et l'humidité constante en ce lieu a amené la prolifération de nombreuses Bryophytes et la formation d'un groupement très typique dominé floristiquement par *Samolus valerandi* et *Adiantum capillus veneris* ; c'est sur la frange de ce groupement que se rencontre *Succovia* parmi diverses Cypéracées.

Nous sommes retournés sur les lieux fin septembre, mais la plante, une annuelle, avait complètement disparu ; toute la flore vasculaire avait d'ailleurs souffert de la terrible sécheresse qu'a connu le littoral varois en cet été 1979.

Nous espérons la voir reflleurir en mai prochain.

Introduction récente ou espèce méconnue ? Il est très difficile de se prononcer en ces sortes de problèmes. En faveur de la première hypothèse, le fait qu'elle n'ait jamais été rencontrée sur la côte varoise et les Iles d'Hyères pourtant bien prospectées, mais il faut dire qu'en dehors de sa période de floraison, la plante est peu discernable dans son milieu. En faveur de la seconde hypothèse le fait qu'elle s'inscrit parfaitement dans son biotope d'origine et que ces biotopes ne sont pratiquement accessibles que par la mer.

Soulignons enfin que la prospection méthodique en vue de l'établissement de cartes en réseau est souvent très enrichissante ; d'autre part elle ne peut que donner une vigueur nouvelle aux études floristiques, longtemps délaissées par les Botanistes.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

ARÈNES J., 1925. — Les associations végétales de la Basse Provence.

COSTES H., 1903. — Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes. Paris.

FOURNIER P., 1934-40. — Les quatre flores de France, Corse comprise. Chaumont.

1, rue des Hurées
F - 59360 Le Cateau

RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE DE *SELIGERA CALCAREA* (Hedw.) B.S.G. DANS LE DÉPARTEMENT DE LA SOMME ET SES ABORDS

par J.R. WATTEZ

Résumé. — *Seligeria calcarea* est une minime Dicranale calcicole qui constitue des peuplements monobryophytiques importants sur les parois verticales abritées et ombragées des carrières de craie (surtout sénonienne) ; sa répartition et son écologie ont été étudiées en Picardie occidentale (département de la Somme et abords) ; un aperçu sur la composition spécifique et la sociologie des groupements muscinaux calcicoles pionniers complète ce travail.

Summary. — *Seligeria calcarea* is a very small Dicranale which grows exclusively on chalk ; S.c. constitutes precisely conspicuous carpets upon vertical and sheltered surfaces in many chalk pits. His distribution and ecology have been carefully studied in western Picardie. An outline upon sociology of calcicolous pioneer mosses and liverworts concludes that work.

Mots-clés : *Seligeria calcarea*, biogéographie, édaphologie, phytosociologie.

I. — PREAMBULE : LES CARRIERES DE CRAIE

Le territoire correspondant à ce que l'on désigne depuis bientôt deux siècles sous le nom de « département de la Somme » repose presque entièrement sur un socle crétacique (crétacé supérieur) et sa physionomie justifie pleinement ce que A. DEMANGEON (1925) écrit à propos du « paysage de craie » : « il n'est jamais difficile d'atteindre la craie ; on la trouve partout près de la surface » ; « la craie blanche apparaît au regard à tout instant ; on la voit au loin découper en taches blanches la paroi des falaises et les versants des vallées ; des localités et des lieux-dits lui doivent son nom ; formes aux contours adoucis, pentes souvent étagées par des rideaux, sol blanchâtre d'un calcaire perméable et sec ». DEMANGEON précise encore : « souvent impropre à la construction par sa texture physique (la craie blanche) est, grâce à sa composition chimique un véritable trésor pour l'agriculture... ; elle constitue en effet l'amendement exact des sols argilo-limoneux ».

Dans ces conditions, il n'est pas surprenant que les cultivateurs picards aient été amenés à l'exploiter, soit en creusant « dans leurs champs à travers le limon et l'argile à silex, des puits jusqu'à la craie » (A.D.), soit en « entamant » directement les coteaux crayeux. Ajoutons que les variétés les plus dures de la craie

ont également été utilisées pour la construction d'édifices importants (en particulier les monuments : églises, châteaux), plus rarement de maisons. Aussi n'est-il pas rare d'apercevoir en maints endroits en Picardie occidentale des carrières de craie ; comme ce ne sont jamais des exploitations géantes, elles n'attendent pas de manière choquante à la qualité du paysage (souvent agréablement vallonné) tout en contribuant à diversifier le milieu.

Plusieurs de ces carrières connaissent un certain abandon (peut-être momentané ?) et la végétation tire profit de ce désintérêt pour reprendre possession du substrat crayeux mis à nu. Si les Phanérogames éprouvent de réelles difficultés à s'implanter sur les parois crayeuses verticales, les Cryptogames par contre et principalement les Bryophytes sont en mesure de prospérer localement sur ce substrat aride comme le remarquait GONSE (1885) : « nos vieilles carrières de craie nous fournissent quelques (Muscinées) intéressantes » ; parmi ces mousses calcicoles pionnières, celle dont l'importance physionomique est la plus conséquente est sans conteste *Seligera calcarea* (Hedw.) B.S.G.

Etudions la répartition et l'écologie de cette espèce dans le département de la Somme et à ses abords.

II. — PHYTOGEOGRAPHIE DE SELIGERA CALCAREA : LOCALITES ANCIENNEMENT SIGNALEES

S. calcarea est l'une des quatorze espèces du genre *Seligera* qui est connu d'Amérique septentrionale, d'Asie septentrionale et d'Europe. *S.c.* est l'une des cinq espèces de *Seligera* figurant dans la flore des Bryophytes de AUGIER (1966). L'opinion des auteurs diffère quant aux affinités phytogéographiques précises de *S.c.* ; ALLORGE (1924) en fait une eu-atlantique, GAUME (1931), AUGIER (1966) et LECOINTE (1981) une sub-atlantique ; DÜLL (1980) la tient pour une euryocéanique-montagnarde.

Il semble que *S.c.* soit répandu dans la partie nord-occidentale de l'Europe depuis le sud de la Suède et le Danemark jusque dans le centre, voire le sud de la France. En Allemagne, *S.c.* subsiste en Bavière, Bade, Wurtemberg, Hesse, Mecklembourg et Thuringe d'après DÜLL (1980) et MARSTALLER (1979). Dans les îles britanniques, la présence de *S.c.* est signalée par WARBURG (1963) dans 31 vice-comtés du S.E. de l'Angleterre ainsi que dans 2 comtés d'Irlande du Nord ; toutefois, selon WALLACE (*in litt.*) : « *S.c.* est incontestablement rare dans le S.E. de l'Angleterre où je l'ai rarement observée ». En Belgique, *S.c.* n'était pas signalé par DEMARET et CASTAGNE (1961) qui ne mentionnaient que *S. pusila* et *S. recurvata*. Or, de SLOOVER qui a mené à bien une révision du genre *Seligera* en Belgique a reconnu la présence de *S.c.* en une dizaine de localités situées pour la plupart dans le district brabançon (*in litt.* ; publication sous presse).

En ce qui concerne la France où AUGIER (1966) la tient pour A.R. sa présence est évoquée dans le Dauphiné et le Bugey par BOULAY (1872) et dans l'Allier par HUSNOT (1884-90) ; en outre, elle est signalée de façon plus précise dans les régions suivantes :

- dans les Causses (VANDEN BERGHEM 1963), A.R. sur les rochers calcaires et dolomitiques ombragés ;
- dans le Poitou (département de la Vienne), BARBIER (1973), rare ;
- en Lorraine, par COPPEY (1911) « très rare sur le jurassique de Lorraine », par BIZOT et GARDET (1935) « çà et là, toujours en petites quantités » ; 2 localités citées ;

— en Champagne, par GENEAU DE LAMARLIÈRE (1893-1904), rare ou très rare ; quelques localités mentionnées.

Davantage d'informations sont à notre disposition en ce qui concerne le Bassin Parisien, la Normandie et le Nord de la France ; aussi une distinction peut-elle être faite entre les références bibliographiques et les échantillons de *S.c.* conservés dans l'herbier de Bryophytes du Muséum national d'Histoire Naturelle ; notons que les unes et les autres « se recoupent » parfois.

a) Références bibliographiques

En Basse-Normandie DE BREBISSEON signale *S.c.* à St-Vigor près de Bayeux et à Grisy près de Falaise et DOUIN dans la vallée de l'Eure (en Eure-et-Loir) [indications que rapporte A. LECOINTE (1979)].

Dans l'Ile-de-France : Yonne aux environs de Sens, Auxerre et Joigny (RAVIN cité par HUSNOT) ; ex-Seine-et-Oise (Marly, Bougival, Beyne, in HUSNOT) en Seine-et-Marne (Montereau, Provins, in HUSNOT).

Il s'avère cependant que la partie occidentale du Nord de la France est une des régions où la présence de *S.c.* a été le plus souvent mentionnée ; aussi ai-je tenu à rapporter l'indication des localités antérieurement recensées et publiées par les bryologues ayant prospecté cette région ; ces observations ont été relevées dans plusieurs publications dues aux auteurs suivants : BLANCHE et MALBRANCHE (1864) Seine inférieure, DE VICO et WIGNIER (1877) environs d'Abbeville, BOULAY (1878-80) Nord de la France, HUSNOT (1882) N.O. de la France, GONSE (1879-1885-1889) département de la Somme, GENEAU DE LAMARLIÈRE (1894) Nord de la France, ROSE (1964) Nord de la France. Ajoutons que les auteurs précités reprennent des indications fournies par plusieurs auteurs tels : TILLIETTE DE CLERMONT environs d'Abbeville, DE MARCILLY N. du Bassin parisien, PREAUBERT Beauvaisis, BEHERE et LEVIEUX Haute Normandie, BOURGEOIS, forêt d'Eu, CARETTE Doullennais, etc... Par contre, ni GRAVES (1857) dans l'Oise, ni RIGAUX (1877) dans le Boulonnais, ni JOVET (1949) dans le Valois, ni STOTT et ROSE (1971) dans le Laonnois, ni FRILEUX et coll. (1972) en Haute-Normandie ne citent *S.c.* La liste des localités indiquées nommément dans cette région est la suivante ; la plupart remontent à la seconde moitié du 19^e siècle :

Pas-de-Calais, la Chaussée près de Calais, Coquelles, Menty près de Samer.

Somme, Vaux près d'Abbeville, Mont-Caubert, Mailly-Maillet, Amiens, St-Maurice, Picquigny, St-Pierre à Gouy, St-Fuscien, Boves, Namps-au-Mont, sapinière de Poix, Ailly-sur-Noye, Braches, Pierrepont, carrières de Montdidier.

Oise, Margny-lès-Compiègne, « commun autour de Beauvais » (PREAUBERT in HUSNOT).

Seine-Maritime, Côte-St-Laurent à Eu, la Couronne et la Bouille près de Rouen.

N.B. : Cette absence de références concernant le plateau crayeux du pays de Caux est réellement surprenante et s'explique vraisemblablement par un manque de prospections.

b) Echantillons de *S.c.* conservés en herbier

D'assez nombreux échantillons de *S.c.* sont conservés dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris où ils figurent en particulier :
— dans l'herbier de Bryophytes de la région parisienne. Les échantillons conservés

proviennent de localités situées dans les départements suivants : ex-Seine-et-Oise 5, Seine-et-Marne 3, Eure-et-Loir 3, Eure 1, Oise 2,
— dans l'herbier général de Bryophytes. Basse-Normandie 1, Haute-Normandie 8, Nord-Pas-de-Calais 5, Picardie (Somme-et-Oise) 7, ex-Seine-et-Oise 2, Seine-et-Marne 2, Champagne (Aube) 2, Lorraine 1, Maine (Sarthe) 1.

La liste nominative de ces localités figure en appendice à ce mémoire.

Bien que répandue dans la partie nord-occidentale de la France. S.c. n'y est pas cependant omni-présente ; ses exigences édaphiques strictes la confinent dans certains territoires précis du domaine médio-atlantique. A cet égard, les régions situées au nord-ouest de la Seine semblent particulièrement favorables à son développement ; aussi le territoire prospecté (sud de l'Artois, département de la Somme, confins picardo-normands, nord du département de l'Oise) se prêtait-il bien à une étude attentive de l'écologie de cette Muscinée discrète.

III. — LOCALITES RECEMMENT OBSERVEES DE SELIGERA CALCAREA DANS LA PARTIE OCCIDENTALE DU NORD DE LA FRANCE

A l'issue de plusieurs années de prospections dans les carrières du département de la Somme et des départements limitrophes, faisons le point sur les sites où a été notée la présence de S.c. La liste ci-après ne comporte que des indications de localités ; celles-ci ont été regroupées par départements et à l'intérieur de ceux-ci rassemblées selon leur proximité des localités les plus importantes.

Pas-de-Calais :

Haut-Artois : Cléty près de Fauquembergues ; Wizernes.

Montreuillois : Estréelles ; « la Culbute » près d'Airon ; St-Rémy-au-Bois ; Vieil-Hesdin.

Ternois : Vaulx ; Lannoy-lès-Auxi ; *St-Hilaire-lès-Frévent*.

Environs d'Arras : Bailleulval.

Somme :

Ponthieu et basse vallée de l'Authie : Dominois.

Environs d'Abbeville - basse vallée de la Somme : l'Etoile ; *Long* ; *le Catelet* ; Cocquerel ; *Condé-Folie* ; Vieulaines ; entre Yzeux et Bourdon ; *Flixecourt* ; Eron-delle ; *Gouy-Cahon*, *Grand-Laviers*.

Vimeu : St-Valéry ; *Embreville*. Vallée de la Bresle et abords : Frettemeule ; le Quesne ; Inval-Boiron ; le Mazis ; Bézencourt près de Tronchoy.

Environs d'Airaines : Dreuil-Hamel ; Vergies ; *Heucourt* ; Selincourt.

Environs de Molliens-Vidame et de Poix : Poix ; la Chapelle-sous-Poix ; *Moyencourt-sous-Poix* ; Courcelles-sous-Moyencourt ; *Fresnoy-au-Val* ; *Namps-au-Mont* ; *Namps-au-Val* ; *Frémontiers Contre* ; Fleury-lès-Conty ; Conty ; Luzières ; Taisnil ; *Saissemont* ; le Mesge ; *entre Bovelles et Seux* ; près de Molliens-Vidame ; Monteno ; *la Maison-Blanche près de Revelles*.

Vallée de la Selle et abords : *Culmont près de Vers-sur-Selle* ; Dury ; Buyon ; *Hébécourt* ; *St-Saufliou* (deux carrières distinctes) ; Petit-St-Jean près d'Amiens ; *Essertaux* ; *entre Lœuilly et Oresmaux* ; *Lœuilly* ; Fransures ; Nampty ; Wailly ; Rogv ; *le Bosquel*.

Sud-Amiénois : carrière St-Ladre près de Boves ; *Boves* ; *Oresmaux*, *Estrées-sur-Noye* ; *la Faloise* ; entre Chaussoy et Berny-sur-Noye ; Rouvrel ; *vallée Jean Midy près de Mailly-Raineval*.

Environs de Montdidier : *Fontaine-sous-Montdidier* ; *Sourdon* ; Ainval ; Morisel ; le Bois-Trannoy près de le Cardonnois ; Grivesnes ; le Forestel ; Ayencourt.

Contoire ; Pierrepont ; Davenescourt ; *Fignières*.

Santerre : Lamotte-en-Santerre ; Demuin ; Ignaucourt ; près de Foucaucourt-en-Santerre ; entre Caix et Beaucourt-en-Santerre ; *près de Caix* ; près de Villers-Bretonneux ; *le Blamont* près de St-Aurin.

Vallée de la Somme entre Amiens et Péronne : Hamelet près de Corbie ; Vaux-sur-Somme ; Froissy ; Etinehem ; entre Eclusier et Frise.

Environs d'Albert : *Miraumont* (localité la plus « riche » en S.c. de toutes celles qui ont été observées).

Ovillers-la-Boisselle ; Heilly ; Montauban de Picardie ; Hédauville.

Nord-Amiénois : près de la citadelle d'Amiens, près de Rainneville ; Camon ; Querrieu.

Vignacourt ; au bois des Noires près de Belloy-sur-Somme ; *entre Villers-Bocage et Talmas*.

Doullennais : *entre Vauchelles-lès-Domart et Brucamps* ; *Beauval* ; Naours ; Marieux ; Autheux ; Montrelet ; au-dessus de Domart-en-Ponthieu ; Bus-les-Artois ; *Maizicourt* ; Aquet ; Bernâtre.

Oise :

Environs de Breteuil-St-Just : Bacouel ; Troussencourt ; près de Cormeilles ; le Saulchoy ; Offoy ; Laverrière ; *Ste-Eusoye* ; Choqueuse-lès-Bénards ; Beaudéduit ; *Fontaine-Bonneleau* ; *Lavacquerie* ; *Croissy-sur-Celle* ; *Plainville* ; *Gannes* ; la Hérèle ; entre Rocquencourt et Sérévillers ; Bonvillers ; Thieux.

Environs de Clermont : Vaumont près Maignelay ; Bulles ; *Airion* ; la Neuville-St-Pierre ; FresnauX près de Montreuil-sur-Brèche ; Lamécourt ; *entre Noroy et Remécourt*.

Environs de Beauvais : Blicourt ; Bonnières-sur-Thérain ; *Fontaine-St-Lucien* ; *Fouquenies* ; Guignecourt.

Environs de Compiègne : Monchy-Humières ; Margny.

Environs de Grandvilliers : Thérines.

Environs de Formerie : St-Valéry-sur-Bresle.

Seine-Maritime :

Aumale ; *entre Envermeu et St-Nicolas-d'Aliermont*.

N.B. : Les localités dont le nom est en italique comportaient la présence de plages importantes de S.c. au moment de l'observation ; depuis celle-ci, l'importance de ces peuplements de S.c. peut s'être modifiée du tout au tout (en raison par exemple d'une reprise de l'exploitation de la carrière !...).

Que peut-on conclure de cette longue énumération de localités ? Peu commun dans le Pas-de-Calais (mais le Ternois a été insuffisamment prospecté), S.c. est plus fréquent dans le département de la Somme sans y être uniformément réparti. Rare, voire même absent de certains secteurs du Vimeu et du Ponthieu, S.c. est beaucoup plus répandu dans le sud de ce département, principalement dans le sud-Amiénois, région dont l'originalité phytogéographique a été récemment mise en évidence (WATTEZ 1981-1982). Il n'est pas rare non plus dans le nord et l'ouest du département de l'Oise au substrat similaire à celui de la Somme. Par contre, deux localités seulement ont été recensées dans la Seine-Maritime ; cette apparente rareté est due en fait d'un manque de prospections ; elle sera vraisemblablement infirmée lorsqu'un bryologue aura prospecté les carrières de craie et autres marnières qui ne doivent pas manquer dans le Pays de Caux...

IV. — ECOLOGIE DES PEUPELEMENTS DE SELIGERA CALCAREA

A. CLIMATOLOGIE.

A plusieurs reprises, j'ai eu l'occasion de préciser les traits généraux du climat de la partie occidentale du Nord de la France : Pas-de-Calais, Somme et abords... ; aussi ne les rappellerai-je que succinctement :

- fraîcheur de la température, 10° environ de moyenne annuelle avec une amplitude thermique assez faible ;
- peu de jours de gelées, une trentaine par an en moyenne ;
- ensoleillement limité, de 1.650 à 1.900 heures par an ;
- présence constante des vents d'ouest et du sud-ouest ;
- une réelle diversité dans le régime pluviométrique des régions ; aux collines d'Artois et à leurs abords très arrosés (1 m de précipitations annuelles) s'opposent le sud-Amiénois et les plaines de la Picardie intérieure (577 mm de précipitations annuelles à Roye sur une période de 10 ans 1964-74).

J'ai souligné également l'intérêt de la détermination de « l'indice d'océanité » selon une formule climatologique proposée par AMAN (1929) dans le but d'expliquer la répartition des Bryophytes d'après leurs affinités bioclimatiques. Etant donné le beau développement pris par *Seligera calcarea* en Picardie occidentale, il me semble judicieux de présenter dans le tableau ci-dessous quelques données concernant la valeur de l'hygrothermie H (1) dans plusieurs localités picardes et des régions limitrophes.

(1) Rappelons que l'hygrothermie H est déterminée comme suit :

$$H = \frac{P \times T}{tc - tf}$$

P précipitations en cm,
 T température moyenne annuelle,
 tc température moyenne du mois le plus chaud,
 tf température moyenne du mois le plus froid.

LOCALITES	ALTITUDE	Valeur de H
Fécamp	19	72,5
Eu	25	63,9
Formerie	env. 220	56,1
Abbeville	7	54,2
Amiens	48	45,5
Beauvais	env. 70	45
Saint-Quentin	98	45,6
Arras	66	49,8
Compiègne	env. 30	43,2

« Généralement parlant, on peut dire » écrit AMAN « qu'au climat océanique tempéré correspond une hygrothermie supérieure à 50, au climat continental une hygrothermie inférieure à 30 ». Les chiffres obtenus révèlent l'océanité du climat de la bande côtière et l'atténuation manifeste de l'influence océanique lorsqu'on parvient dans les régions de l'intérieur : sud-Amiénois, environs de Compiègne, département de l'Aisne.

Sans que l'on puisse établir de façon précise une relation directe entre les chiffres qui précèdent et l'implantation de *S.c.*, on peut cependant faire remarquer que *S.c.* :

- est présent voire abondant dans les carrières du sud du département de la Somme et du nord de l'Oise, régions dont le climat général est relativement sec ;
- se raréfie par contre dans les régions plus arrosées (par exemple, dans les collines d'Artois occidentales) où elle manque — ou en tout cas ne « forme pas faciès » — dans un certain nombre de carrières.

Remarque : Les fortes gelées des mois de janvier et février 1979 m'ont permis de constater que celles-ci avaient causé indirectement une notable régression des peuplements de *Seligera calcarea* ; en effet, sous l'effet du gel, certaines parois crayeuses (antérieurement minées par les eaux) se sont effondrées par pans entiers faisant disparaître du même coup les plages conséquentes de *S.c.* qui les recouvraient ; ces dernières mettront vraisemblablement plusieurs années à se reconstituer. Dans ces conditions, il n'est pas exclu de penser que le gel (si nuisible aux pierres gélives telle la craie) limite indirectement le développement de *S.c.* dans les régions plus continentales connaissant régulièrement des hivers très rudes.

B. LE SUBSTRAT.

Justifiant son nom spécifique, *Seligera calcarea* est une mousse exclusivement calcicole qui prospère de manière élektive sur la craie comme l'ont remarqué : ALLORGE (1922) « *S.c.*... est une espèce exclusivement localisée sur la craie... [elle est] fréquente sur les parois verticales exposées au Nord, dans les marnières et plus rare sur les faces déclives des rochers isolés », TANSLEY (1949) « *S.c.* est une calcicole stricte », WATSON (1968) « espèce pionnière colonisant les surfaces crayeuses bien exposées... *S.c.* est caractéristique des carrières de craie dans le sud de l'Angleterre... ».

Toutefois, les géologues distinguent plusieurs assises différentes au sein des formations crayeuses de la France septentrionale ; mentionnons par exemple les craies sénonienne, turonienne, cénomanienn... Il est remarquable de constater que *S.c.* paraît ne se développer et en tout cas ne prospère que sur la craie sénonienne (la craie blanche si répandue en Picardie occidentale) ; dans certaines carrières où se superposent les assises sénonienne et turonienne, *S.c.* est surtout implanté sur le Sénonien ; il en est ainsi sur les versants de la vallée de la Somme où le Turonien apparaît au niveau inférieur de ceux-ci : Yzeux, Gouy-Cahon...

- Au sein même du Sénonien, les géologues distinguent des couches différentes :
- le *Campanien*, souvent enrichi en phosphates que l'on exploite en plusieurs localités de la région picarde,
 - le *Santonien*, plus répandu dans le Bassin Parisien qu'en Picardie,
 - le *Coniacien*, qui est très commun dans le département de la Somme et à ses abords ; c'est sur le Coniacien que *S.c.* constitue ses peuplements les plus remarquables.

Curieusement, *S.c.* n'a pratiquement pas été observée sur les craies phosphatées de la carrière (actuellement abandonnée) d'Hardivilliers (Oise). Il est vrai que le « front » de cette exploitation importante est à la fois très « dégagé » et largement ensoleillé, conditions peu favorables au développement de *S.c.* De surcroît, *S.c.* recherche les bancs les plus tendres de craie sénonienne évitant les couches plus dures comme il est possible de l'observer dans certaines carrières picardes :

- elle paraît manquer sur les gros blocs de craie noduleuse situés en contrebas des carrières de Bourdon ;

- elle n'a pratiquement pas été observée sur la craie à bâtir non gélive des grandes carrières de Croissy-sur-Celle, Neuville-lès-Lœuilly, Epagny... où ce matériau constitue des bancs importants exploités de longue date pour élever des édifices importants : églises, châteaux, etc...

C) LOCALISATION STATIONNELLE.

Les observations effectuées dans la région picarde ont permis d'établir les affinités stationnelles de *S.c.* ; cette mousse n'est pas uniformément répandue dans les carrières de craie et il s'est avéré qu'elle manifeste des exigences très précises quant à son implantation.

1. Celle-ci a déjà fait l'objet d'observations attentives de la part de plusieurs auteurs tels :

- PREAUBERT (cité par HUSNOT), *S.c.* s'observe « dans toutes les tranchées de la craie blanche » ;
- GENEAU DE LAMARLIÈRE (1896), *S.c.* s'implante « sur les parois verticales des rochers de craie » ;
- ALLORGE (1922), *S.c.* se développe « sur les parois des marnières » ;
- WATSON (1968), *S.c.* s'observe « presque exclusivement sur la paroi verticale des falaises et des carrières de craie ».

Le fait est que cette espèce ne prospère que sur les parois crayeuses verticales ; la moindre inclinaison retient la terre calcaire (rendzine), la poussière de craie ou les limons argileux provenant de la couche superficielle d'argile à silex (cette dernière particulièrement épaisse dans l'Artois) ce qui empêche cette mousse exclusivement pionnière de s'implanter. De même, *S.c.* ne s'observe pas sur les vires rocheuses où s'accumulent parfois plusieurs centimètres de poussière crayeuse : par contre, ces petits replats sont favorables à l'implantation de Phanérogames pionnières tels *Thymus praecox*, *Catapodium rigidum* et *Linaria supina*...

2. L'exposition des parois dans les carrières de craie est un facteur important qui conditionne l'installation et *a fortiori* l'extension éventuelle de *S.c.* Cette mousse ne s'observe pas sur les parois largement ensoleillées ; elle manque par exemple dans les carrières suivantes, toutes orientées au sud et au sud-est :

- département de l'Oise : Bonneuil-les-Eaux, Reuil-sur-Brèche ;
- département de la Somme : Pozières, Berneuil, Epagny, Thoix, Epaumesnil, Neuville-lès-Lœuilly, Vergies, Sailly-Laurette ;
- département du Pas-de-Calais : Haravesnes.

Dans les carrières ensoleillées, *S.c.* peut n'exister qu'en certains recoins ombragés ou artificiellement protégés par une butte de terre d'apport récent ; il en est ainsi par exemple à Monchy-Humières et à Hardivilliers (Oise). Un ensoleillement prolongé provoque un réchauffement du substrat crayeux et entraîne l'évaporation de l'eau de pluie ou de ruissellement que la craie a pu absorber en période pluvieuse (1). Par contre, *S.c.* s'implante volontiers aux autres expositions prospérant tout particulièrement au Nord et à l'Ouest où elle constitue ses plus beaux peuplements ; ALLORGE (1922) faisait la même observation.

Ces exigences quant à l'orientation des parois expliquent que *S.c.* soit parfois abondant dans la partie ombragée d'une carrière et qu'elle manque complètement du côté ensoleillé de la même carrière.

(1) Les remarques figurant dans ce paragraphe ont été suggérées par le Pr. BOURIQUET lors de la présentation orale de cette étude le 10 juin 1981.

Cependant, les peuplements les plus remarquables qu'il m'ait été donné d'observer se situent dans d'assez petites carrières et plus précisément dans ce que je propose d'appeler des « carrières-encoches », formant une sorte de demi-cercle qui « entame » un coteau, un rideau ou même une simple dénivellation ; *S.c.* paraît trouver dans un tel biotope à la fois l'abri et l'ombrage qui semblent nécessaires à son développement et à son extension. Bien que fuyant l'ensoleillement excessif, *S.c.* est néanmoins une espèce à demi héliophile puisqu'elle disparaît dans les carrières abandonnées depuis longtemps et recouvertes de lierre ou bien voilées par la végétation arbustive : on ne l'observe pas davantage dans les marnières situées à la lisière des bois. De même, les anfractuosités profondes, les cavernes, l'entrée des galeries d'exploitation de la craie sont beaucoup trop ombragées pour que *S.c.* s'y développe ; les parois de ces recoins ténébreux sont recouvertes par une croûte algale boursouflée de couleur olive, brune ou orangée où abondent les Cyanophycées et *Trentepohlia aurea*.

3. *S.c.* colonise les parois crayeuses verticales selon deux modalités différentes :
- dans la plupart des cas, cette mousse s'implante tout d'abord dans les anfractuosités, les fissures de la craie (celle-ci est généralement scindée en d'innombrables petits parallépipèdes de forme sub-régulière) qu'elle souligne d'un trait de couleur sombre se détachant nettement sur la blancheur de la craie ; peu à peu, ces lignes se rejoignent, formant un véritable réseau qui sillonne la surface des parois crayeuses. Si l'exploitation ne reprend pas, *S.c.* est alors en mesure de s'étendre sur les parois proprement dites qu'elle parvient à couvrir entièrement par places ; les parois de certaines carrières sont parfois recouvertes sur quelques mètres carrés par un « velours muscinal » dont la teinte sombre leur procure une physionomie particulière ;
 - beaucoup plus rarement, *S.c.* s'implante directement sur les parois elles-mêmes par filots circulaires qui grossissent peu à peu, « maculant » la surface de la craie et finissant même par confluer. Cette seconde modalité d'implantation a été observée çà et là : à Essertaux, le Bosquel, Frémontiers, Caix... ; elle était particulièrement remarquable à Saissemont près de Molliens-Vidame.

4. *S.c.* s'implante également sur les petits blocs de craie (souvent de simples cailloux) éparpillés dans le tapis graminéen recouvrant les coteaux calcaires. STOTT (1971) à Eclusier-Vaux, BONNOT à Nesles, Pas-de-Calais (in herbier du Muséum) et moi-même en plusieurs localités de la Somme avons fait la même observation.

On note également sa présence sur les blocs de craie tombés des falaises et des abrupts de carrières ; toutefois, lorsque ces blocs se dissimulent sous le couvert d'une végétation arbustive, *S.c.* cède rapidement la place à des espèces telles que *Fissidens minutulus*, *Tortella inflexa* et diverses Hypnacées.

Par contre, WATSON (1968) et WALLACE (*in litt.*) soulignent que dans le S.E. de l'Angleterre, *S. paucifolia* se développe volontiers sur les blocs de craie épars bénéficiant de l'ombrage d'une végétation forestière et de son tapis herbacé « souvent sous *Mercurialis perennis* » (E.C.W.) ; il ne m'a pas été donné de vérifier cette localisation préférentielle de *S.p.* dans la région prospectée. Toutefois, *S.p.* vient d'être observé sur des pierres calcaires éparses sous l'ombrage d'une frênaie dans un vallon du bois Louvet proche d'Ailly-sur-Noye ; espèce très discrète, *S.p.* sera vraisemblablement revue en des biotopes similaires.

Remarques : fructification.

S. calcarea est généralement abondamment fructifiée sur les parois où elle a été rencontrée quelle que soit l'importance de ses peuplements ; nombreux ont été les bryologues à faire une telle observation.

V. — ESQUISSE BRYOSOCIOLOGIQUE ; PLACE OCCUPEE PAR *SELIGERA CALCAREA* DANS LES GROUPEMENTS DE BRYOPHYTES

D'un point de vue bryosociologique, que faut-il penser des plages de « velours muscinal » formées par *Seligera calcarea* sur certaines parois verticales des carrières de craie de la Picardie occidentale ?

Quelles informations nous procurent les données de la bibliographie quant aux peuplements de *S.c.* ; rapportons au préalable l'opinion de DEMARET (1944) : « la bibliographie bryosociologique ne fournit que très peu de renseignements concernant les groupements muscinaux sciaphiles ». Mentionnons en les résumant les observations effectuées par les auteurs suivants :

— DEMARET (1944) en Belgique décrit sous le nom de *Seligeretum pusillae* F.D. une association des parois fraîches ou humides verticales ou surplombantes.

— AUGIER (1966) énumère un certain nombre de formations bryophytiques habituellement rencontrées sur substrat rocheux calcaire et ombragé : les rochers ombragés et frais à *Fissidens minutulus* et *Tortula marginata*, les rochers très ombragés avec *Thamnum alopecurum* et *Homalia trichomanoides*, les rochers ombragés et frais en disposition de paroi verticale ; y ont été reconnues les associations à *Southbya nigrella* et *Cephaloziella Baumgartneri*, à *Gymnostomum calcareum* et *Rhynchostegiella tenella* ; citons, enfin pour mémoire les rochers humides ou ruisselants avec *Eucladium verticillatum* et *Didymodon tophaceus*.

— D'une manière plus générale, les observations faites par TANSLEY (1949) dans les îles britanniques méritent également d'être rapportées : « la succession depuis la craie nue jusqu'à la pelouse calcaire est susceptible d'être étudiée... dans les carrières de craie, la surface de la roche peut être colonisée par la mousse *Seligera calcarea*... qu'accompagnent souvent des filaments de l'algue *Chroolepus* sp. ».

— Toutefois, les informations les plus intéressantes concernant *Seligera calcarea* figurent dans le travail de P. ALLORGE sur « les Associations végétales du Vexin » (1992) ; cet auteur distingue deux groupements distincts colonisant les substrats calcaires frais et ombragés : un groupement à *Mnium rostratum* et *Seligera pusilla* sur rochers calcaires ombragés ; et un groupement à *Mesophylla nigrella* (= *Southbya nigrella*) sur parois calcaires fraîches. ALLORGE précise plus particulièrement : « *S.c.* qui existe seulement sur la craie forme sur les parois des carrières, des tapis purs très étendus et d'un vert sombre qui se détachent de loin sur la roche nue ; avec plusieurs Myxophycées spéciales à la craie (*Phormidium*...), cette mousse constitue ici un petit groupement à part... fréquent sur les parois verticales exposées au Nord... ».

Il s'avère qu'en Picardie occidentale les conditions de milieu sont particulièrement favorables à un beau développement de *Seligera calcarea* qui peut former des peuplements conséquents sur les parois verticales des carrières de craie ; comme le faisait remarquer ALLORGE, cette mousse discrète prospère au point d'imprimer une physionomie déterminée à certaines parois abritées. Il semble cependant qu'en Picardie occidentale, les places de *S.c.* soient toujours monobryophytiques ; dans aucune des carrières visitées, il n'a été remarqué de mousse ou d'hépatique qui soit véritablement associée à *S.c.* (1). Ce faisant, le comporte-

(1) Groupements monobryophytiques mais non pas monospécifiques ; en effet, les algues microscopiques paraissent abonder au sein des plages de *S.c.* On notera par ailleurs que des revêtements (souvent « mucilagineux ») de Chlorophycées et de Cyanophycées s'observent dans les anfractuosités des parois crayeuses ainsi qu'à l'entrée des excavations et des galeries d'exploitation ; de telles « croûtes algales » ont été observées entre autres à la Faloise et à Bézenecourt non loin d'Hornoy ; curieusement les Bryophytes ne semblent pas figurer dans ces peuplements — localement importants — d'algues microscopiques épilithiques.

ment sociologique de cette espèce paraît différer notablement dans les domaines atlantique et continental. MARSTALLER (1979) décrit en effet de Thuringe (Allemagne centrale) une association (multi-spécifique) à *Seligeria calcarea* (*Seligeretum calcareae* ass. nov.) dont l'édaphologie et la localisation stationnelle sont similaires aux plages de *S.c.* de la Picardie occidentale : « Cette association se tient souvent en contact étroit avec le *Trichostomo-Fissidendetum* ; dans les groupements les plus caractéristiques s'associent régulièrement à *S.c.* de petits coussinets de *Trichostomum crispulum* et de *Trentepohlia aurea* tandis qu'*Encalypta streptocarpa*, *Fissidens cristatus* et *Ctenidium molluscum* apparaissent dans les formes appauvries ; les localités les plus fraîches renferment *Leiocolea Mülleri*... ». Aucune de ces espèces n'a été observée dans les plages de *S.c.* ; par contre sur de petites vires rocheuses (où la poussière de craie s'accumule) s'observent par places *Bryum capillare*, *Barbula convoluta* ; *B. trifaria* a été noté à Sérévillers (Oise).

Il est opportun de rappeler l'observation effectuée par LECOINTE (1978) à propos d'un autre peuplement monobryophytique : « *Schistidium maritimum* semble faire partie de ces Bryophytes qui ont une écologie tellement stricte et une telle densité de peuplement qu'elles constituent des associations monospécifiques ». Le comportement sociologique de *S.c.* en Picardie occidentale paraît assez comparable à celui de *S. maritimum* dans le Massif armoricain.

Remarques chorologiques.

Quelles remarques chorologiques peut-on faire au sujet de la présence en Picardie occidentale et à ses abords des espèces caractérisant les associations bryophytiques précitées ?

1. Rochers ombragés et frais à *Fissidens minutulus* Sull. et *Tortula marginata* (B.S.G.) Spruce.
 - *F. minutulus* se développe préférentiellement à la surface des très petits blocs de craie épars sur la terre des sous-bois frais (en particulier dans les vallons, à la base des versants, souvent sous l'ombrage des frênes) ; plus d'une quinzaine de localités de *F. minutulus* (dont certaines importantes) ont été observées récemment en Picardie occidentale.
 - *T. marginata* ne paraît pas mentionnée dans la dition.
 - Par contre, *Tortella inflexa* (Bruch.) Broth. découverte dans la vallée de la Somme par WALLACE en 1967 (paru en 1972) a été observée en compagnie de *F. minutulus* sur les petits blocs jonchant le sol des pentes crayeuses boisées à le Quesne-sur-Liger, Bézenecourt, Wailly, Long et Cocquerel.
 - De même, *Rhynchostegium murale* (Hedw.) B.S.G. que GONSE (1885) signalait sur un certain nombre de vieux murs a été observée récemment sur la pierraille calcaire de vallons forestiers assez frais : à Gennes-Ivergny (62), non loin de l'Authie, Ayencourt (80) et surtout dans le bois Louvet proche d'Ailly-sur-Noye (80).
2. Rochers très ombragés et humides avec *Thamnum alopecurum* (Hedw.) B.S.G. et *Homalia trichomanoides* (Hedw.) B.S.G.
Espèces répandues qui représentent un stade avancé de colonisation des parois rocheuses très ombragées et fraîches ainsi que des blocs épars et des souches âgées ; elles n'offrent jamais un caractère pionnier.
3. Rochers ombragés présentant des anfractuosités humides avec *Eucladium verticillatum* (Brid.) B.S.G. et *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa.
Espèces strictement localisées au niveau de points de suintement ; inexistantes sur les parois calcaires étudiées mais présentes par contre en certains sites des falaises littorales du Boulonnais.

4. Rochers ombragés et frais en position de paroi verticale

- a) association à *Gymnostomum calcareum* Nees et *Rhynchostegiella tenella* (Dicks.) Limpr.
- *G. calcareum* paraît très rare dans la région où elle n'a été récoltée que dans les carrières de Picquigny et de Wailly (GONSE 1885-1889); carrières abandonnées désormais et « voilées » par la végétation arborescente;
 - sans être commune, *Rhynchostegiella tenella* est plus répandue et croît sur les parois ombragées ainsi que sur les pierres éparses sur le sol des frênaies de pentes ombragées (près de Boves, Essertaux, Wailly, la Faloise, Warsy, Authie...);
- b) association à *Southbya nigrella* (de Not.) Spruce et *Cephaloziella Baumgartneri* Schiffn. des parois verticales. Cette association offre des points de comparaison avec les groupements à *S.c.* observés sur tant de parois crayeuses verticales mais elle paraît beaucoup plus sciaphile. On notera simplement :
- que *Southbya nigrella* (= *Jungermannia nigrella*) a été signalée au XIX^e siècle dans le Sud-Amiénois (carrières de Wailly; GONSE 1885) où elle n'a pas été retrouvée. Cette Hépatique subméditerranéenne-subatlantique (rare en France selon AUGIER 1966) atteignait dans cette localité une des limites de son aire; un certain nombre de stations en ont été signalées dans le département de l'Oise (JOVET 1949); divers échantillons provenant du département de l'Oise et du Vexin sont d'ailleurs conservés dans l'herbier de Bryophytes de la région parisienne au Muséum de Paris;
 - qu'à l'opposé *C. Baumgartneri* ne figure dans aucune des listes de Bryophytes régionales mais que cette minime Hépatique a été découverte récemment en plusieurs localités de la Somme: le Quesne et Bézencourt dans la vallée du Liger, Oissy et Wailly. Elle y cohabite avec *T. inflexa* et *F. minutulus* sur les pierres calcaires éparses ombragées;
 - et surtout le Catelet dans la vallée de la Somme où elle figure dans les anfractuosités de la paroi subverticale d'une carrière exposée au Nord.

N.B. — La répartition et les caractères écologiques généraux de plusieurs des espèces précitées ont fait l'objet d'une étude récente concernant la Normandie (LECOINTE 1979); le cas de plusieurs mousses et hépatiques calcicoles thermophiles, peu répandues dans la France septentrionale, est envisagé par l'auteur: *Cephaloziella Baumgartneri*, *Southbya nigrella*, *Tortella inflexa*.

Le même auteur (1979-1981) a précisé les affinités phytogéographiques de la bryoflore normande; empruntons-lui les informations concernant plusieurs espèces rencontrées sur les parois crayeuses verticales ombragées ainsi que sur les pierres éparses jonchant le sol. *Southbya nigrella*, *C. Baumgartneri* et *Rhynchostegium murale* sont des méditerranéennes-atlantiques, *Rhynchostegiella tenella* et *Tortella inflexa* sont des subméditerranéennes.

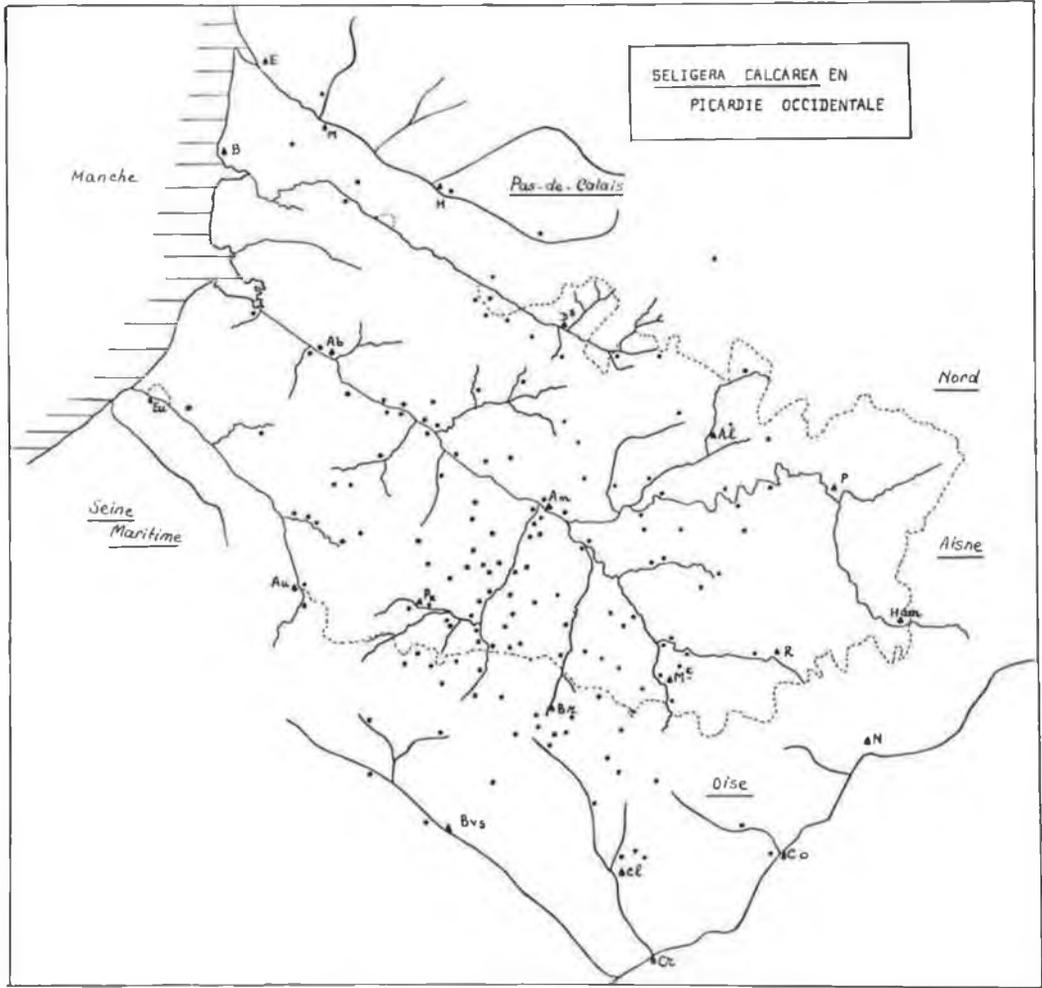
Appartiennent par contre à l'élément atlantique *Seligeria paucifolia* qui est une eu-atlantique tandis que *Fissidens minutulus* est une eury-atlantique.

CONCLUSION

Les prospections effectuées dans les carrières de craie de la Picardie occidentale ont permis de préciser les caractères écologiques de *Seligera calcarea*, espèce pionnière strictement calcicole. Dans certaines carrières abritées et ombragées, cette minime Dicranale constitue des peuplements si conséquents qu'ils représentent localement un véritable « paysage bryophytique » selon la judicieuse expression de E.J. BONNOT (comm. orale). D'un point de vue bryosociologique, les problèmes que posent les peuplements monospécifiques de *S.c.* ont fait l'objet d'une première approche. La nécessité de préserver certaines carrières de craie, trop souvent considérées désormais comme de simples « trous » devant servir à recueillir les immondices, se pose de manière impérative.

L'auteur de cette étude adresse ses remerciements au Chanoine Ch. MARTIN, géologue amiénois, et à M. J.-L. DE SLOOVER, bryologue de Namur, pour l'aide qu'ils lui ont apportée dans la réalisation de cette étude.





APPENDICE : ECHANTILLONS DE S.c. FIGURANT DANS
LES COLLECTIONS DU MUSEUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE DE PARIS

A) Dans l'herbier de la région parisienne

- 1864 Bougival (Seine-et-Oise) (BESCHERELLE).
mai 1877 près de Nemours, sur le calcaire de Beauce (BESCHERELLE).
juin 1895 Longueville (S.-et-M.).
3 mai 1896 Suisnes (S.-et-M.), rochers calcaires (DISMIER).
27 septembre 1897 Margny-les-Compiègne (BOULY DE LESDAIN).
1898 Beynes, carrières de craie (CAMUS, BRIN, BOULY DE LESDAIN) — plusieurs échantillons se rapportent à cette localité.
mai 1902 Jouy-le-Comte (S.-et-Oise), sur calcaire grossier (CAMUS et DISMIER).
19 septembre 1903 forêt de Dreux ; route d'Abondant, vieille carrière de craie.
avril 1904 Etampes, route d'Orléans, vieille carrière de calcaire de Beauce (CAMUS).
20 avril 1904 Goincourt près de Beauvais (CAMUS).
19 février 1911 Lèves près de Chartres (CAMUS).
25 mars 1913 Maintenon, Eure-et-Loir (CAMUS), vieilles carrières de craie.
3 mars 1919 Hodent (S.-et-Oise) (ALLORGE), sur les parois verticales de la craie dans une carrière.
20 octobre 1935 Lyons-la-Forêt (Eure) (GAUME), parois d'une carrière de craie.

B) Dans l'herbier de France

- mars 1851 Picquigny (Somme), rochers calcaires « espèce nouvelle pour la France ».
avril 1863 carrière de Margny-les-Compiègne.
septembre 1867 Long (Somme) (Dr ROUSSEL).
9 avril 1877 Amiens, carrières de St-Maurice (GONSE).
1878 Namps-au-Mont (Somme) (GONSE).
6 mars 1879 Mt Caubert près d'Abbeville.
avril 1880 Nancy, route de Toul (MANGIN).
1880 La Chaussée près de Calais (BOULAY).
28 novembre 1882 Beynes (CAMUS).
14 mai 1893 carrière près de Conlie (Sarthe) (MONGUILLON).
8 avril 1896 Caudebec-en-Caux ; pierres sur la route de Villequier.
1903 Dunkerque (BOULY DE LESDAIN), sur un seul bloc de craie près de la berge du canal.
20 avril 1904 Goincourt près de Beauvais (P. HARIOT).
16 juillet 1910 Maraye-en-Othe (Aube), sur débris calcaires (DISMIER).
avril 1916 citadelle d'Amiens (legs BRANDICOURT ; herbier THÉRIOT).
5 octobre 1917 Trescault (S.-E. d'Arras, P.-de-C.) (PARENT), pierres d'une carrière à chaux.
juin 1919 lisière de la forêt de Sourduin près d'Herme (GAUME ; det. ALLORGE), paroi d'une grotte... dans la craie.
22 avril 1923 lisière du bois de Tachy près de Longueville (S.-et-Marne) (GAUME), parois verticales d'une carrière de craie.
14 septembre 1924 Menesqueville (Eure) (ALLORGE), paroi verticale dans une carrière de craie.
14 mai 1972 Nesles (P.-de-C.) (E.J. BONNOT), sur les cailloux crayeux d'une carrière ; avec *S. paucifolia*.

Echantillon non situé

1843 par BRONGNIART.

Echantillons non datés

Normandie :

Rouen (DE BREBISSE); près de Rouen (Dr LEBEL); Petit-Quevilly (Abbé LETENDRE); La Bouille (ETIENNE), rochers calcaires; St-Vigor près de Bayeux, « sur les pierres dans les parties humides et ombragées des carrières » (récolte probable de BERTOT); Marcilly-sur-Eure (BOULY DE LESDAIN - herbier CAMUS).

Divers :

Malo-les-Bains (Nord) (BOULY DE LESDAIN).

Bougival (Seine-et-Oise) (PELVET).

Pierrepont (Somme) (N. DE MERCEY).

Aube; Crescey, sur la craie (DISMIER), Rosières, mur du parc.

Telles sont les informations que nous procurent les riches collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris; les indications figurant sur les enveloppes ont été intégralement transcrites.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLORGE P., 1922. — Les associations végétales du Vexin français. *Rev. Gén. Bot.* 34 : 278-284.
- ALLORGE P., 1924. — Etudes sur la flore et la végétation de l'Ouest de la France; à propos des espèces atlantiques de la flore française. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 71 : 1183-1194.
- AMANN J., 1929. — L'hygrothermie du climat, facteur déterminant la répartition des espèces atlantiques. *Rev. Bryol. Lichen.* II : 126-133.
- AUGIER J., 1966. — Flore des Bryophytes. 702 p. Encyclop. Biol. XIV, P. LECHEVALLIER Edit.
- BARBIER A., 1973. — Contr. à l'étude de la bryoflore du département de la Vienne. *Rev. Féd. Fr. Soc. Sc. Nat.* 12 (50) : 19.
- BIZOT M. et G. GARDET, 1935. — Muscinées du plateau lorrain. *Mém. Soc. Sc. Nancy Sér. G.* IV : 11.
- BLANCHE et MALBRANCHE, 1864. — Catalogue des plantes vasc. et cell. de Seine-inférieure : 71.
- BONNOT E.J., 1974. — Les Bryophytes; les grandes lignes de leur écologie in Quelques aspects de la faune des Mousses. *C.R.D.P. Clermont-Ferrand* : 4-20.
- BOULAY N., 1872. — Flore cryptogamique de l'Est : 567.
- BOULAY N., 1878-1880. — Révision de la flore du Nord de la France. 1 : 60-61 et 3 : 42.
- COPPEY M.A., 1911. — Sur quelques mousses nouvelles ou rares de l'Est de la France. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 58 : 137.
- CORLEY M.F.V., 1978. — Key to british *Seligeria* species and related genera based on vegetative characters. *Bull. British Bryol. Soc.* 23 : 26.
- DEMANGEON A., 1925. — La Picardie et les régions voisines. 496 p. A. COLIN Edit.
- DÉMARET F., 1944. — Coup d'œil sur les principaux groupements bryophytiques de quelques rochers calcaires en Belgique. *Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles.* 17 : 181-222.
- DÉMARET F. et E. CASTAGNE, 1961. — Flore générale de Belgique. Bryophytes. II (2) : 113-119.
- DÜLL R., 1980. — Die Moose (*Bryophyta*) des Rheinlandes. *Decheniana.* 24 : 308.

- FRILEUX P.N., P.A. STOTT et T.C.E. WELLS, 1972. — Données relatives à la répartition des Bryophytes et des Lichens en Haute-Normandie. *Rev. Soc. sav. Haute-Normandie*. 68 : 19-32.
- GAUME R., 1931. — Coup d'œil sur quelques groupements muscinaux de la Brie. *Trav. Crypt. dédiés à L. MANGIN* : 241-252.
- GENEAU DE LAMARLIÈRE L., 1893. — Notes bryologiques sur les environs de Reims. *Bull. Soc. Et. Scient. Nat. Reims* : 33 et 45.
- GENEAU DE LAMARLIÈRE L., 1896. — Cat. des Cryptogames vasculaires et des Muscinées du Nord de la France : 61.
- GENEAU DE LAMARLIÈRE L., 1904. — Supplément aux notes bryol. sur les environs de Reims. *Bull. Soc. Et. Sc. Nat. Reims*. 13 : 37.
- GONSE E., 1879. — Contribution à la flore locale ; mousses. *Bull. Soc. Linn. N. Fr.* 4 (89) : 360.
- GONSE E., 1885. — Catalogue des Muscinées de la Somme. *Mém. Soc. Linn. N. Fr.* VI, 70 p.
- GRAVES L., 1857. — Catalogue des espèces vasculaires du département de l'Oise ; Bryophytes. 157-173.
- HUSNOT P.T., 1882. — Flore des Mousses du Nord-Ouest. 175 p. SAVY Edit.
- HUSNOT P.T., 1884-90 reprint 1967. — *Muscologia gallica*. 458 p. SAVY Edit.
- JOVET P., 1949. — Le Valois ; phytogéographie et phytosociologie. 389 p.
- LECOINTE A., 1978. — Bryophytes rares, méconnues ou nouvelles pour la Normandie. *Bull. Soc. Linn. Normandie*. 106 : 90.
- LECOINTE A., 1979. — *Southbya nigrella*, *Cephaloziella Baumgartneri* et *Tortella inflexa*, Bryophytes nouvelles pour la Basse-Normandie aux carrières d'Orival près de Creully (Calvados). *Bull. Soc. Linn. Normandie*. 107 : 47-60.
- LECOINTE A., 1979-81. — Intérêts phytogéographiques de la bryoflore normande. *Bull. Soc. Linn. Normandie*. 107 : 61-71, 108 : 51-60.
- MARSTALLER R., 1979. — Die Moosgesellschaften des Ordnung *Ctenidetalia mollusci* Hadac - Smarda 1944. *Feddes Repertorium*. 89 (9-10) : 629-661.
- RALLET L., 1966. — Catalogue des Muscinées des Deux-Sèvres. *Rev. Féd. fr. Soc. Sc. nat.* V (19) : 20.
- RIGAUX A., 1877. — Catalogue des plantes vasculaires et des mousses observées dans les environs de Boulogne-sur-Mer. 38 p.
- ROISIN P., 1969. — Le domaine phytogéographique atlantique d'Europe. Eds DUCULOT, 262 p.
- ROSE F., 1964. — Contr. pour une flore des Bryophytes du Nord de la France. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 90^e session extr. : 220.
- STOTT P., 1970. — The study of chalk grassland in northern France ; an historical review. *Biol. J. Linn. Soc.* 2 (3) : 173-207.
- STOTT P.A., 1971. — A *Mesobrometum* referable to the sub. ass. *Mesobrometum seslerio-polygaletosum* Tüxen described from the Somme valley. *Vegetatio*. 23 (1-2) : 67.
- STOTT P. et ROSE F., 1971. — Contr. à la flore des Bryophytes et des Lichens du Laonnois. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 24 (3-4) : 155-159.
- TANSLEY A.G., 1949. — The british islands and their vegetation.
- VANDEN BERGHEN C., 1963. — Etude sur la végétation des Grands Causses du Massif Central de France. *Soc. Roy. Bot. Belg. Mém.* 1.

- VICO E. DE et C. WIGNIER, 1877. — Catalogue des mousses de l'arrondissement d'Abbeville. 44 p.
- WALLACE E.C., 1972. — *Tortella inflexa* in England. *J. of Bryol.* 7 : 153-156.
- WARBURG E.F., 1963. — Census Catalogue of british mosses. 3^e éd. *Br. Bryol. Soc.* 88 p.
- WATSON E.V., 1968. — British mosses and liverworts. 2^e édit. 495 p.
- WATTEZ J.R., 1977. — Note sur la répartition des Bryophytes dans le Nord de la France. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 30 : 53-63.
- WATTEZ J.R., 1979. — Contribution à l'étude du genre *Calypogeia* dans le Nord de la France. *Rev. Bryol. Lichen.* 48 (2) : 185-199.
- WATTEZ J.R., 1980-1982. — Le chêne pubescent dans le département de la Somme ; un îlot de végétation thermophile continentale dans le Sud-Amiénois. *Bull. Soc. Linn. N. Fr.* II : 15-29, III : 35-52.

U.E.R. de Pharmacie
3, place Dewailly
F - 80000 Amiens



SUR LES PTERIDOPHYTES DE FRANCE, A PROPOS D'UN TRAVAIL RÉCENT

par A. BOREL

Mots-clés : France, Floristique, Ptéridophytes.

C'est une mise à jour très actualisée qu'ont publiée F. BADRÉ et R. DESCHATRES dans CANDOLLEA (1979, 34 : 379-467) sous le titre : « Les Ptéridophytes de la France, liste commentée des espèces (taxinomie, cytologie, écologie et répartition générale). »

Après un rappel des principaux ouvrages floristiques traitant, parmi les autres groupes, des Ptéridophytes, et de ceux qui n'ont envisagé que cet embranchement et ses espèces françaises : travaux de REY-PALHADE (1893), et de TARDIEU-BLOT (1954), les auteurs justifient les modifications à la nomenclature. Celles-ci sont dues aux progrès qu'a faits la systématique, grâce aux acquits morphologiques, cytologiques, anatomiques et palynologiques, et d'autre part, à l'application de la règle internationale de priorité. L'application de cette règle n'est pas simple dans un pays comme la France, où de nombreux botanistes dans des travaux multiples ont autrefois localisé, inventorié et décrit les espèces, sans bénéficier des liaisons de toute nature qui existent maintenant.

Pour les taxons les plus courants, ils dressent un tableau des dénominations adoptées par COSTE, par FOURNIER, puis par FLORA EUROPAEA, et de celles qui correspondent à la nomenclature actuelle. C'est ainsi, par exemple, que les *Dryopteris linnaeana* et *robertiana* des deux floristes précités redeviennent *Gymnocarpium dryopteris* et *robertianum* — comme les avait nommés FLORA EUROPAEA — après avoir, entre-temps, été rattachés par LAWALREE (Flore de France du C.N.R.S.) au genre *Currantia* Copeland.

Les genres sont ensuite cités par ordre alphabétique, d'*Adiantum* à *Woodwardia*, en passant par *Equisetum*, *Isoetes* et *Lycopodium*, sans distinction de classes, d'ordres ou de familles. Cette présentation peut surprendre. Elle a le mérite de faciliter la consultation du document.

Chaque genre est accompagné de l'indication de son nombre chromosomique de base, des différents degrés de ploïdie que présentent ses espèces, le cas échéant des cas d'apogamie, enfin de la liste des hybrides interspécifiques connus, avec quelques mots sur leur répartition.

Chaque nom d'espèce est suivi de ses synonymes (21 pour *Dryopteris remota*!), de son nombre de chromosomes, de son écologie et de sa répartition géographique.

La comparaison de la liste des Ptéridophytes dressée par les auteurs avec celle des espèces citées par la Flore de France (LAWALREE, op. cit.) met en évidence

six espèces nouvelles pour la France : 4 Sinopteridacées du genre *Cheilanthes* (1) : *C. guanchica* Belle, *C. hispanica* Mett., *C. maderensis* Lowe, et *C. tinaei* Tod., à répartition plus ou moins circumméditerranéenne (2), 1 Athyriacée : *Cystopteris dickieana* R. Sim, à spores granuleuses, dont la répartition précise est encore mal connue, mais qui est signalée dans 10 départements de la moitié S. de la France, de la Haute-Vienne aux Alpes-Maritimes, enfin 1 Dryopteridacée : *Dryopteris cebennae* Fraser-Jenkins, de l'Ardèche et de la Lozère.

Aux espèces naturalisées déjà connues en France, il faut ajouter *Cyrtomium falcatum* (L. fil.) Presl, dans les « ravins obscurs » de Nice.

Dans le genre *Dryopteris*, dont les polyploïdes ont été analysés « par la méthode classique de la cytologie, et par celle plus moderne de la biochimie », des précisions nouvelles sont données pour le groupe de *D. filix-mas* (y compris *D. pseudo-mas* Holub et Pouzar) devenu *D. affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins, et pour le groupe de *D. carthusiana* où l'on trouve, comme l'un des ancêtres du *D. dilatata*, allotétraploïde, le *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins (= *D. assimilis* Walker), espèce montagnarde et subalpine diploïde, souvent confondue avec la précédente.

127 espèces et sous-espèces ont ainsi été recensées, tandis qu'une bibliographie riche de 221 références, la plupart très récentes, complète cette étude. Il faut regretter de n'y trouver que 31 références d'auteurs de langue française.

Cette constatation doit inciter les botanistes de notre pays aux recherches de tous ordres en Ptéridologie, notamment aux investigations sur le terrain. L'on peut encore trouver des localités nouvelles d'espèces rares, sinon des espèces nouvelles pour la France, comme *Cheilanthes hispanica* découverte en Lozère par DESCHATRES en 1977 (Rev. Scient. du Bourbonnais, 2-6, 1978).

Quel que soit le type de recherches sur les Ptéridophytes de France, il n'est plus possible de les entreprendre sans se référer à la « liste commentée » de BADRI¹ et DESCHATRES qui, bien plus qu'un catalogue, est une « somme » de connaissances nouvelles.

Faculté Libre des Sciences
13, rue de Toul
F - 59046 Lille Cedex

APPENDICE

Clé de détermination des *Cheilanthes* de France

- | | | |
|-----|---|------------------------|
| 1 a | Feuilles recouvertes à la face inférieure de poils glanduleux rougeâtres | 4 |
| 1 b | Feuilles sans poils glanduleux à la face inférieure | 2 |
| 2 a | Indusie fimbriée | <i>C. pteridioides</i> |
| 2 b | Indusie non fimbriée | 3 |
| 3 a | Pétiole couvert sur toute sa longueur de nombreuses écailles brun jaune pâle ;
extrémité des pennes non allongée, non oblongue | <i>C. maderensis</i> |
| 3 b | Pétiole couvert d'écailles brunes à noirâtres surtout à la base, mais écailles moins
nombreuses dans la moitié supérieure ; extrémité des pennes allongée, oblongue
<i>C. guanchica</i> | |
| 4 a | Poils glanduleux denses recouvrant la face inférieure de la feuille ; pétiole 2-4 fois
plus long que le limbe | <i>C. hispanica</i> |
| 4 b | Poils glanduleux plus épars, ne recouvrant pas entièrement la face inférieure de
la feuille | <i>C. tinaei</i> |

(1) *Cheilanthes marantae* L. Domin et *C. catanensis* (Cosent.) H.P. Fuchs sont redevenus *Notholaena marantae* (L.) Desv. et *N. vellea* (Aiton) Desv.

(2) Avec l'aimable autorisation des auteurs, la clé de détermination des *Cheilanthes* de France est reproduite en appendice.

SUR LA PRÉSENCE DE *RHODYMENIA PSEUDOPALMATA* VAR. *ELLISIAE* (DUBY) GUIRY DANS L'ÉTAGE INFRALITTORAL DE LA CÔTE BOULONNAISE

par R. KLING et M. BODARD

Résumé. — Si la présence de *Rhodymenia pseudopalmata* dans la frange infralittorale de la Côte boulonnaise est confirmée par plusieurs auteurs, sa distribution dans l'étage infralittoral est par contre peu connue. Des plongées en scaphandre autonome, sur une épave coulée par 30 m de fond, au large du port de Boulogne, ont permis d'observer cette algue sur les super-structures du navire et de confirmer ainsi sa présence dans l'étage infralittoral.

Summary. — *The occurrence of Rhodymenia pseudopalmata in the lower midlittoral on the Coast of Boulogne is clearly demonstrated. There are almost no report however about its presence and distribution in the infralittoral. Scuba diving observations on a sunken ships, of the city of Boulogne, 30 m below sealevel, has given us the certitude that this species occurs in the infralittoral on the coast of the channel.*

Mots-clés :

Rhodymenia pseudopalmata, Rhodophycées, infralittoral, Côte Est de la Manche, flore.

I. — DESCRIPTION

Plusieurs plongées estivales (août 1978 et août 1979) en scaphandre autonome, sur l'épave d'un pétrolier — l'OPHELIE — coulé au large de Wimereux au courant de la dernière guerre mondiale et gisant par une trentaine de mètres de fond, nous ont permis d'observer la présence d'une algue rouge appartenant au genre *Rhodymenia*.

Cette algue forme des touffes plus ou moins denses (fig. 1 a) qui se développent exclusivement sur les surfaces horizontales telles que les ponts avant du bateau, à une profondeur d'environ 17 mètres.

Les thalles de couleur rose offrent l'aspect de frondes rubannées divisées dichotomiquement aux extrémités et insérées sur un stipe qui se termine par un disque ou par un système de stolons (fig. 1 c et fig. 2). La hauteur des individus varie entre 15 et 38 mm. La largeur des frondes dépasse rarement 3 mm, tandis que leur épaisseur est comprise entre 75 et 100 μm .

Sur certains individus nous avons noté l'existence dans la région basale des frondes, de petits mamelons hémisphériques (entre 400 et 500 μm de diamètre) correspondant chacun à un cystocarpe (fig. 2).

II. — ANATOMIE

Les frondes coupées transversalement selon leur petit axe, présentent successivement de l'extérieur vers l'intérieur du thalle, une zone corticale composée de 2 à 3 couches de petites cellules densément colorées en rouge par les rhodoplastes et une zone médullaire composée de 3 à 4 strates de grandes cellules fortement vacuolisées.

Les cellules corticales constituant la surface du thalle et observées de face, s'arrangent entre elles de façon suffisamment lâche pour que les couches sous-corticales et médullaires se laissent distinguer par transparence.

Une coupe transversale dans le stipe (fig. 3) à la base de la fronde permet de reconnaître les zones corticales et sous-corticales composées de petites cellules et une région médullaire constituée par de grandes cellules étroitement imbriquées les unes dans les autres et qui se caractérisent par leur contour polygonal.

III. — STRUCTURE DU CYSTOCARPE

Une coupe transversale d'un cystocarpe passant dans la zone d'insertion sur la fronde (fig. 1 b) permet de distinguer un péricarpe composé de 7 à 8 couches de cellules qui abritent un gonimoblaste nettement divisé en deux gonimolobes correspondant à deux massifs de carpospores d'âge différent.

IV. — DISCUSSION

Si on se réfère à la clef de détermination proposée par GUIRY (1977) pour la reconnaissance des différentes espèces anglaises du genre *Rhodymenia*, on constate que l'ensemble des caractères observés chez cette algue correspondent à ceux de *Rhodymenia pseudopalmata* var. *ellisiae* (Duby) Guiry. La comparaison entre ces thalles (fig. 1 a - 1 c) et ceux récoltés par COPPEJANS (don personnel 1979) (fig. 1 d) à la même époque dans la frange infralittorale et qui correspondent à la variété *ellisiae* type, montre que les individus récoltés en profondeur sont plus petits et moins vivement colorés que ceux du niveau des BMVE (1). Si on poursuit la comparaison des tailles entre l'algue récoltée par nous (fig. 1 c) et celle recueillie par L'HARDY-HAIOS (1970) en profondeur dans la Baie de Morlaix et décrite par l'auteur comme une nouvelle espèce — *Rhodymenia phylloïdes* — on note que l'algue récoltée par nous ne peut en aucun cas être rapportée à l'espèce *phylloïdes* du genre *Rhodymenia* dont la taille ne dépasse jamais 20 mm (GUIRY 1977).

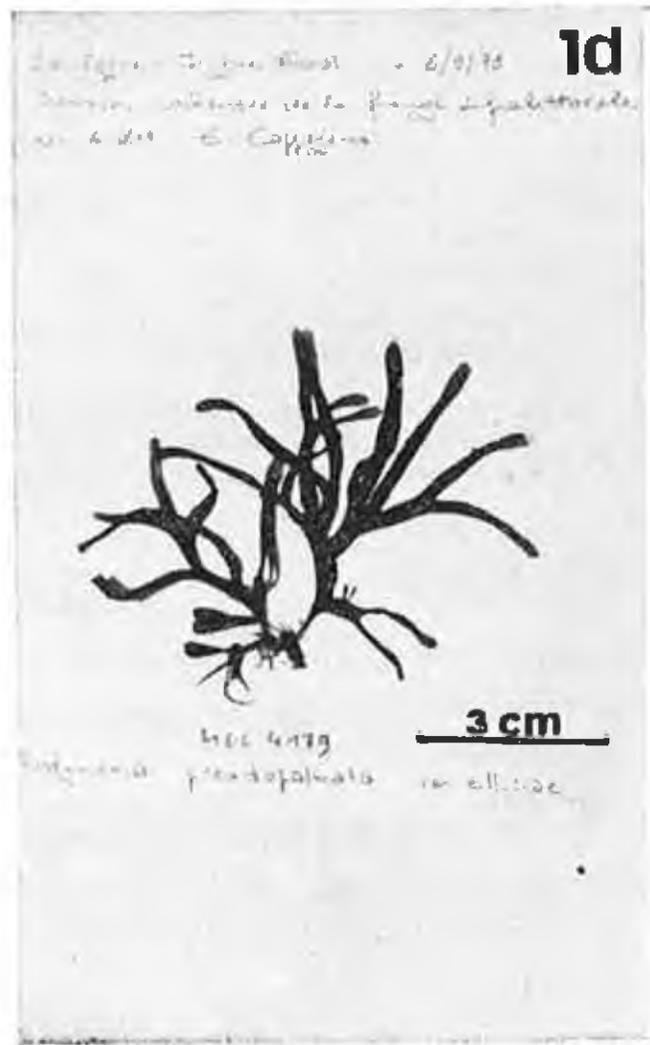
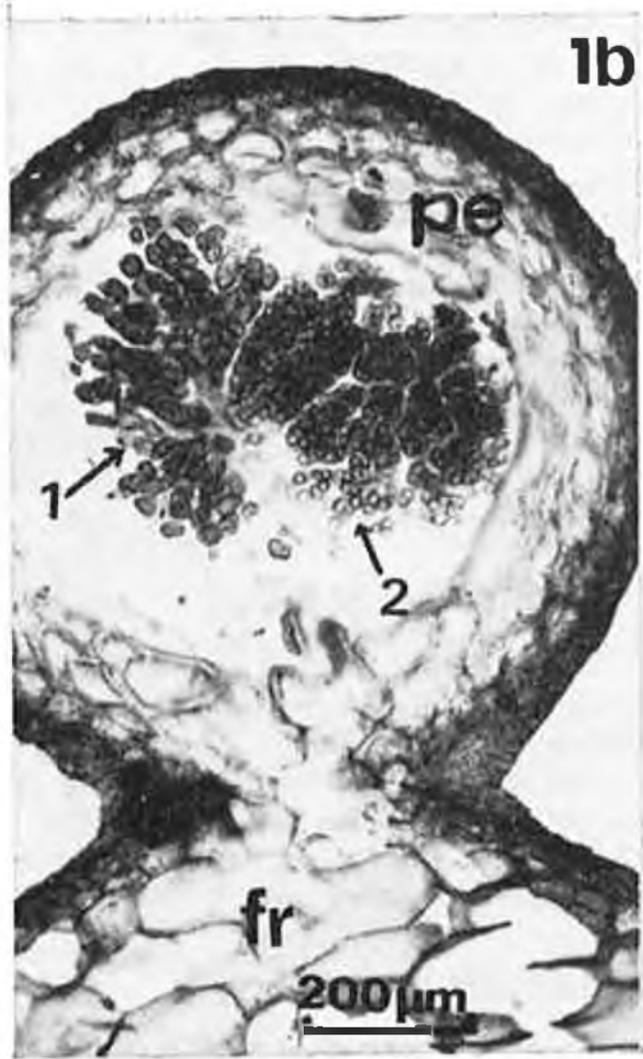
(1) BMVE : basses-mers de vives eaux.

Fig. 1 — a : Aspect des touffes (t) *in situ*.

b : Cystocarpe en coupe transversale (pe : péricarpe ; 1 : massif de carpospores âgées ; 2 : massif de carpospores jeunes).

c : Matériel d'herbier récolté par nous sur l'épave (août 1979) et montrant l'aspect des thalles de *R. pseudopalmata* var. *ellisiae* (Duby) Guiry.

d : Matériel d'herbier légué par E. COPPEJANS (Digue Nord, Boulogne 6/09/79, H EC 4 179).



Aussi, ces différences de taille et de couleur entre l'espèce récoltée en profondeur (fig. 1 c) et l'espèce de la frange littorale (fig. 1 d) ne peuvent-elles s'expliquer que par les différences des conditions écologiques — notamment l'éclairement — auxquelles sont respectivement soumises ces algues. En effet, nous avons pu constater, lors des plongées, qu'en pleine journée la forte turbidité des eaux produit une atténuation importante de l'éclairement.

La présence de *Rhodymenia pseudopalmeta* var. *ellisiae* dans la frange infralittorale des Côtes Est et Ouest de la Manche Nord est signalée par plusieurs auteurs (COPPEJANS 1979, communication personnelle et publication à paraître; TITTLE Y ET PRICE 1978, GUIRY 1977). Par contre, cette espèce a été très peu observée dans l'étage infralittoral de ces côtes, où il faut cependant admettre qu'elle existe, en raison des quantités importantes rejetées dans les laisses de mer, notamment sur les côtes britanniques (GUIRY 1977).

V. — CONCLUSION

L'absence d'informations concernant la répartition et l'importance des populations de *R. pseudopalmeta* var. *ellisiae* dans l'étage infralittoral, notamment sur la Côte Nord-Est de la Manche, se comprend pour deux raisons: d'une part l'importance du marnage qui rend les eaux particulièrement turbides même au large et diminue ainsi la visibilité et le temps de plongée; d'autre part les fonds de la Manche étant constitués de sables plus ou moins grossiers, leur nature empêche la fixation des macrophytes.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements s'adressent à M. COPPEJANS qui a eu la gentillesse de nous faire don de l'extrait d'herbier H EC 4 179, à notre ami plongeur M. Hans K. MARTSCHKE pour les clichés sous-marins dont il nous a fait également don, ainsi qu'à tous les amis plongeurs du Club de Plongée du Lille Université Club (L.U.C.).

Fig. 2 — Plants femelles de *R. pseudopalmeta* var. *ellisiae* (Duby) Guiry portant des cystocarpes (cy) et montrant la fronde (fr), le stipe (st), le stolon (sto) et les disques (d).

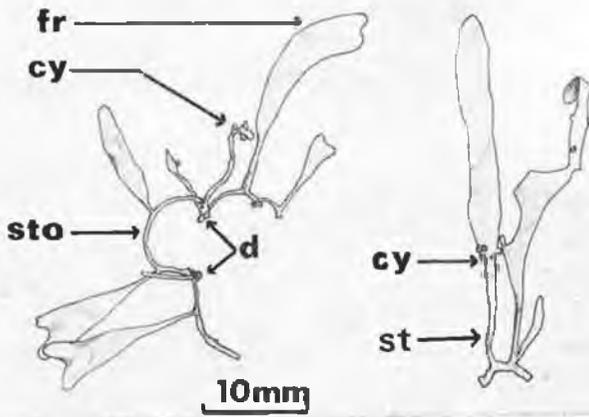
Fig. 3 — Coupe transversale du stipe, à la base de la fronde, montrant les zones corticale (co) et médullaire (me).

Fig. 4 — a: Surface d'une fronde montrant les cellules du cortex (co), les rhodoplastes (rh) et les cellules de la zone médullaire (me).
b: Coupe transversale de la fronde (mêmes abréviations que sur la fig. 3).

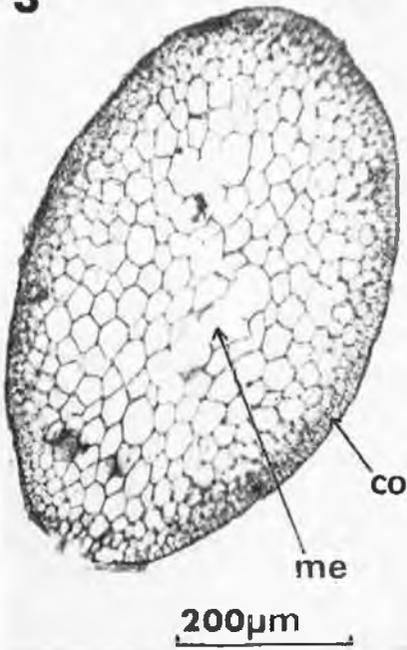
BIBLIOGRAPHIE

- COPPEJANS E., 1979. — Communication personnelle et extrait d'herbier H EC 4 179.
- GUIRY M.D., 1977. — Studies on marine algae of the British Isles: 10 The genus *Rhodymenia*. *Brit. phycol. J.* 4: 385-425.
- L'HARDY-HALOS Th., 1970. — *Rhodymenia phylloïdes* nov. sp. (Rhodophycées, Rhodyméniales) nouvelle espèce des Côtes de Bretagne. *Bull. Soc. phycol. Fr.* 15: 23-30.
- TITTLE Y I. et J.H. PRICE, 1978. — The benthic marine algae of the eastern english Channel: a preliminary floristic and ecological Account. *Bot. Mar.* 21: 499-512.

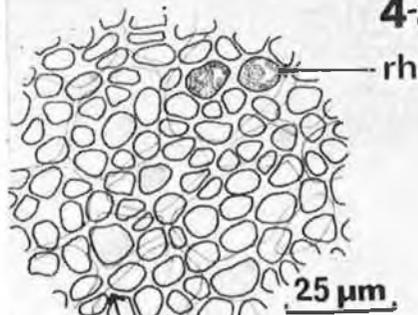
2



3



4-a



4-b

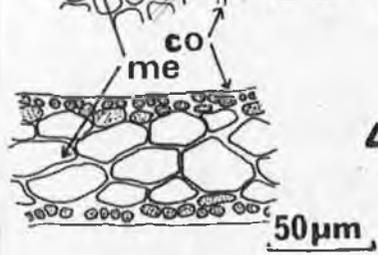


Fig. 2 - 3 - 4 Kling-Bodard

ÉVOLUTION DES SULFOLIPIDES APRÈS POLLINISATIONS COMPATIBLE ET INCOMPATIBLE

par Bernard BRIS*, Christiane DELBART et Denise COUSTAUT**

Résumé. — La reconnaissance d'un pollen par un stigmate peut être considérée comme un processus primordial dans le phénomène d'incompatibilité gamétophytique de fécondation. Cette étape fait intervenir les composés membranaires. La participation des sulfolipides (SL) a été envisagée au cours de pollinisations compatibles ou non chez *Oenothera missouriensis* et *Petunia hybrida*. L'étude de l'évolution du taux des sulfolipides a permis de mettre en évidence une nette augmentation du taux de ces sulfolipides après auto-pollinisation par rapport à la xéнопollinisation. Or les sulfolipides chez les plantes interviennent dans la perméabilité membranaire en favorisant la pénétration de certains ions. Cette évolution des sulfolipides pourrait donc entraîner des variations de pression osmotique dans le tube pollinique incompatible et limiter ainsi sa progression dans le style.

Summary. — *The recognition between a pollen and a stigma can be considered as the first event of the gametophytic incompatibility of fecundation. As this process involves membranous components, a study of sulfolipids has been achieved in Oenothera missouriensis and Petunia hybrida after cross and self-pollination. The most striking fact we observed is the enhancement of the total level of sulfolipids after self-pollination when compared with cross-pollination. Plant sulfolipids are tightly associated with the control of the membrane permeability and with ionic transport. Such a modification of the level of sulfolipids may induce perturbations in the osmotic balance and thus limits the growth of the incompatible pollen tube within the style.*

Mots-clés :

Incompatibilité de fécondation, Sulfolipides, *Oenothera missouriensis*, *Petunia hybrida*.

I. — INTRODUCTION

L'autoincompatibilité (AI) de fécondation, chez les angiospermes, a pour conséquence d'inhiber la croissance de tubes polliniques issus de pollen porteur d'un allèle S d'incompatibilité, dans des tissus stylaires porteurs d'un même allèle S d'incompatibilité. Le déterminisme et les manifestations physiologiques de cette réaction d'incompatibilité présentent des modalités variables.

Notre matériel d'étude (*Petunia hybrida* et *Oenothera missouriensis*) est régi par un système d'autoincompatibilité de type gamétophytique. Pour ces deux espèces, ceci se traduit par le blocage des tubes polliniques après leur pénétration dans les tissus conducteurs stylaires : soit pour *Oenothera* sous le stigmate, soit pour *Petunia* dans la partie supérieure du style.

Parmi les nombreuses perturbations métaboliques induites par la réaction d'autoincompatibilité (AI) nous avons choisi d'analyser celles qui étaient en relation avec la perméabilité membranaire aux ions et plus particulièrement l'évolution du métabolisme des sulfatides.

Les sulfatides sont des glycolipides membranaires localisés très particulièrement sur la partie externe du plasmalemme. Ils sont le support de nombreuses fonctions telles que reconnaissance cellulaire et perméabilité aux ions (KARLSSON, 8).

Il nous a semblé intéressant de vérifier si les variations de la perméabilité aux ions, enregistrées au cours de la réaction d'autoincompatibilité, sont en relation avec des modifications du métabolisme des sulfatides.

II. — MATERIEL ET METHODES

1. Matériel biologique

Nous avons utilisé deux plantes possédant le même système gamétophytique d'autoincompatibilité *Oenothera missouriensis* et *Petunia hybrida*.

a) Pour *Oenothera missouriensis* Sims, certains clones ont été isolés en fonction des allèles S et mis en culture : il s'agit des clones appelés S₁ porteurs des allèles S₁S₁, Bb (allèles S₁S₂) et Bg (allèles S₂S₄).

A la floraison, les boutons floraux sont cueillis et les étamines sont prélevées ; les pollinisations sont effectuées *in vitro*.

Quinze heures après la pollinisation, temps nécessaire à la traversée du style par le tube pollinique en situation compatible (11), les styles sont recueillis et conservés à — 20 °C avant l'analyse.

L'étude porte sur les styles vierges de S₁S₁, S₁S₂, et S₂S₄, les styles après pollinisation compatible : S₁S₁ x S₂S₄, S₂S₄ x S₁S₁ (xénopollinisation), les styles après pollinisation incompatible : S₁S₁ x S₁S₁, S₁S₂ x S₁S₂, S₂S₄ x S₂S₄ (autopollinisation), les styles ayant subi une pollinisation demi-compatible (S₁S₂ x S₂S₄) : dans ce cas, seuls les grains de pollen porteurs de l'allèle S₄ donnent des tubes polliniques normaux.

b) De même pour *Petunia hybrida*, le Professeur H.F. LINSKENS de l'Université de Nimègue (Hollande) a mis à notre disposition le pollen et les styles vierges des clones W166K correspondant aux allèles S₁S₂ et T₂U correspondant aux allèles S₃S₃. Des autopollinisations (S₁S₂ x S₁S₂) et des xénopollinisations (S₂S₂ x S₃S₃) de 8 heures et de 24 heures ont été réalisées *in vitro*. Le matériel est ensuite lyophilisé puis congelé.

2. Méthodes

a) Isolement des sulfolipides.

Dans un premier temps les lipides totaux sont extraits du matériel congelé (*O. missouriensis*) ou lyophilisé (*P. hybrida*) selon la méthode de FOLCH (4) modifiée par KARLSSON (9).

L'extrait lipidique obtenu est ensuite soumis à une hydrolyse alcaline douce qui ne respecte que les glycosphingolipides (GSL) et détruit lipides neutres et phospholipides. L'extrait lipidique est évaporé à sec et repris par 100 ml de KOH 0,1 M en méthanol aqueux (CH₃OH-H₂O 9/1 - v/v). L'hydrolyse se poursuit à l'abri de la lumière pendant 12 heures, sous agitation, en atmosphère azotée et à température ambiante. Après arrêt de la réaction par addition jusqu'à neutralité d'HCl

2 M, le déphasage est obtenu par addition de CHCl_3 et d' H_2O pour obtenir des concentrations finales $\text{CHCl}_3\text{-CH}_3\text{OH-H}_2\text{O}$ de 8-4-3 v/v/v. La phase inférieure contient les GSL totaux.

Les GSL ainsi obtenus sont purifiés par chromatographie d'adsorption sur colonne d'acide silicique équilibrée en CHCl_3 . La charge est de 100 mg de lipides par gramme d'acide silicique et la vitesse d'élution 3 ml/mn. Les pigments et résidus d'hydrolyse alcaline sont élués au niveau de la fraction A par passage de CHCl_3 (200 ml). Les GSL sont élués au niveau des fractions B ($\text{CHCl}_3/\text{CH}_3\text{OH}$, 1/3 v/v 200 ml) et C (CH_3OH 200 ml).

Les GSL des fractions B et C réunies sont ensuite fractionnés en GSL neutres et acides par chromatographie d'échange ionique sur colonne de DEAE cellulose équilibrée selon KARAN et coll. (7) en $\text{CHCl}_3/\text{CH}_3\text{OH}$ (2/1 v/v). Le schéma d'élution est celui proposé par KARLSSON (9). La charge lipidique est de 50 mg de lipides/g de cellulose. L'élution est assurée par le passage successif de :

- fraction D : $\text{CHCl}_3/\text{CH}_3\text{OH}$ 2/1 v/v à raison de 100 ml/g de cellulose,
- fraction E : CHCl_3 contenant 5 % de LiCl à raison de 25 mg/g de cellulose.

Les sulfolipides sont exclusivement élués au niveau de la fraction E. Une dialyse de 4 jours à 4 °C permet l'élimination de LiCl et l'obtention de sulfatides dont la pureté est testée par chromatographie en couche mince dans le solvant classique : $\text{CHCl}_3/\text{CH}_3\text{OH/H}_2\text{O}$ (65/25/4 - v/v/v).

b) Dosage des sulfolipides.

La technique utilisée est celle préconisée par NAOI (1974, 12). La sphingosine est libérée par une hydrolyse acide des GSL à 70 °C pendant 18 heures en présence de 0,5 ml d' HCl 1 M en méthanol aqueux. Après refroidissement sur glace, l'hydrolyse est arrêtée par addition de NaOH 2 N (0,25 ml) et de tampon borate 0,2 M pH 8,0 (0,75 ml). Puis 1,5 ml de diéthyléther sont ajoutés pour extraire la sphingosine qui est ensuite rendue fluorescente par 0,5 ml de diéthyléther contenant 0,015 % de fluorescamine. Après agitation vigoureuse, la phase étherée est prélevée. L'intensité de la fluorescence est appréciée pour une longueur d'onde d'excitation de 385 nm et une longueur d'onde d'émission de 480 nm.

Les résultats exprimés en nanomoles par g de tissu sont reportés tableau I.

III. — RESULTATS

1. Sulfatides des pollens et des styles vierges

Le diagramme présenté fig. 1 met en relief le fait suivant : les teneurs en sulfolipides du pollen sont plus élevées que celles des styles vierges du clone correspondant. Ainsi, pour *Oenothera missouriensis*, la teneur en sulfatides des pollens représente jusqu'à 26 fois celle du style. Cette disproportion est retrouvée pour chaque génotype. Elle est moins évidente pour *Petunia hybrida* car ce matériel est d'abord lyophilisé puis congelé. Il n'apparaît cependant pas de relation directe entre génotype et teneur en sulfolipides.

2. Evolution du taux des sulfatides après pollinisation

Si on envisage le rapport auto/xénopollinisation, le diagramme (fig. 2) permet de dégager les conclusions suivantes :

Plantes	<u>Oenothera missouriensis</u>									<u>Petunia hybrida</u>		
	1) nmoles/g tissu frais			2) Taux relatifs par rapport aux styles vierges			3) Taux relatifs par rapport à la xénopollinisation			1) nmoles/g tissu lyophilisé	2	3
Génotypes	S ₁ S ₂	S ₁ S ₂	S ₂ S ₄	S ₁ S ₂	S ₁ S ₂	S ₂ S ₄	S ₁ S ₁	S ₁ S ₂	S ₂ S ₄	S ₁ S ₂		
Styles vierges	1,3	3	1,5	1	1	1				48,7	1	
Pollen	34	27	22	26	9	21				42,6	1,29	
Autopollinisation	2,6	5	6				1,3	2,5	3	43,6		2
Xénopollinisation	2,0	2	2				1	1	1	21,8		1

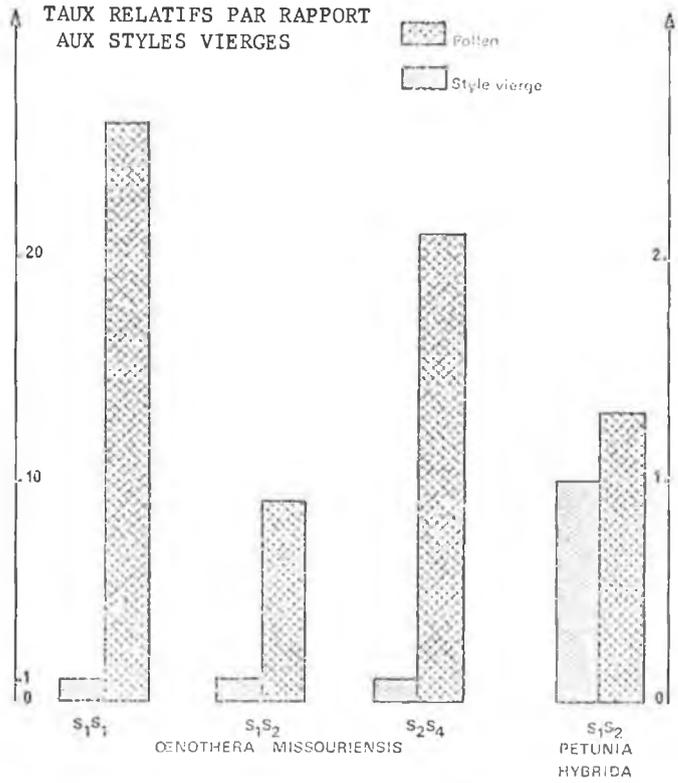


Figure 1 : Sulfatides du pollen.

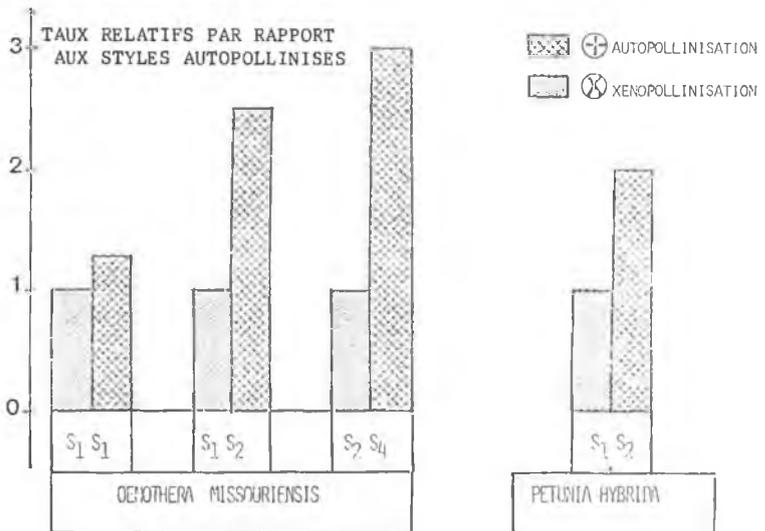


Figure 2 : Evolution des sulfatides au cours de la pollinisation

- a) pour *Oenothera missouriensis*, la teneur en sulfatides après autopollinisation est bien supérieure à celle observée après xénopollinisation, et ceci quel que soit le génotype envisagé ;
- b) on observe des résultats allant dans le même sens pour *Petunia hybrida*. En xénopollinisation, les taux en sulfatides sont 2 fois moindres par rapport à l'autopollinisation. Il semble donc que l'autopollinisation s'accompagne après 15 ou 24 heures d'une synthèse accrue en sulfatides.

IV. — DISCUSSION

Les résultats montrent que des variations dans les teneurs en sulfolipides sont enregistrées après auto et xénopollinisation. L'autopollinisation s'accompagne, pour *Oenothera missouriensis* et *Petunia hybrida* d'une augmentation importante des taux de sulfatides par rapport à la xénopollinisation.

Les sulfolipides, par les charges négatives qu'ils portent, ont une affinité prononcée pour les cations. Ils jouent donc un rôle dans le transport ionique et dans les mouvements d'eau à travers la membrane (6). Il est de plus bien établi qu'il existe une relation entre la distribution des sulfatides et l'ATPase Na^+ et K^+ dépendante dans les tissus animaux et végétaux (5). Les sulfatides interviennent donc dans les mouvements des ions et de l'eau à deux niveaux.

Or, en cas de pollinisation incompatible, le tube pollinique commence sa croissance, consomme énormément d'oxygène et établit des échanges avec les tissus environnants. Puis la tension en O_2 diminue au fur et à mesure qu'il pénètre dans le style. Un bouchon de callose se dépose : cette callose est impliquée dans le maintien de l'eau par imbibition et dans le maintien de la pression osmotique : en effet, au cours de la pénétration du tube pollinique, d'importants mouvements d'eau ont lieu entre tissus conducteurs stylaires et tube pollinique. Ces mouvements d'eau sont très importants en autopollinisation. Ce phénomène peut donc être relié à la présence de fortes concentrations en sulfatides dans le cas incompatible, et aux fortes concentrations en ATPase Na^+ - K^+ dépendante. En effet, ces deux facteurs, ATPase et sulfatides, pourraient être la source de tels mouvements d'eau par mobilisation intensive d'ions à l'intérieur du tube pollinique.

Ces résultats sont par ailleurs à rapprocher de ceux déjà obtenus pour les GSL neutres (1, 2, 3). En effet, après autopollinisation on enregistre une forte augmentation de la longueur des chaînes des acides gras et des bases qui conditionnent également la perméabilité membranaire.

Il semblerait donc que la structure membranaire du tube pollinique en autopollinisation n'est pas adaptée pour une croissance normale.



BIBLIOGRAPHIE

- 1) BRIS B., DELBART C., COUSTAUT D. et LINDER R., 1981. — Changes in glycosphingolipids during pollination in *Oenothera missouriensis*. *Phytochem.*, 20 (6), 1255-1258.
- 2) DELBART C., BRIS B., LINSKENS H.F., LINDER R. et COUSTAUT D., 1980. — Analysis of glycosphingolipids of *Petunia hybrida* a self incompatible species II. *Proc. K. Ned. Akad. Wet.*, ser. C, 83 (3), 241-254.
- 3) DELBART C., BRIS B., LINSKENS H.F. et COUSTAUT D., 1980. — Analysis of glycosphingolipids of *Petunia hybrida* a self incompatible species III. *Proc. K. Ned. Akad. Wet.*, ser. C, 83 (3), 255-269.
- 4) FOLCH J., LEES M., SLOANE S. et STANLEY G.H., 1957. — A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.*, 226, 497-509.
- 5) HANSSON G.C., HEILBRONN E., KARLSSON K.A. et SAMUELSSON B.E., 1979. — The lipid composition of the electric organ of the ray *Torpedo marmorata* with specific reference to sulfatides and Na + K + ATP ase. *J. Lipid. Res.*, 20, 509-518.
- 6) HITCHCOCK C. et NICHOLS B.W., 1975. — The role of lipids in plant metabolism. In : « *Plant lipid biochemistry* » (HITCHCOCK C. and NICHOLS B.W., ed.). Academic Press London and New York, 263-278.
- 7) KARAN K. et LESTER R.L., 1975. — Characterization of inositol containing phosphosphingolipids from Tobacco leaves. *Plant Physiol.*, 55, 120-129.
- 8) KARLSSON K.A., SAMUELSSON B.E. et STEEN G.O., 1968. — Structure and function of glycosphingolipids. Difference in glycosphingolipid concentration, especially concerning sulfatides between some regions of bovine kidney. *Acta Chem. Scand.*, 22 : 2723-2724.
- 9) KARLSSON K.A., SAMUELSSON B.E. et STEEN G.O., 1973. — Sphingolipid composition of bovine kidney cortex, medula and papilla. *Biochim. Biophys. Acta*, 306, 317-328.
- 10) LINDER R., 1954. — Etude génétique de mécanismes qui limitent la fertilité dans *Oenothera missouriensis* et *Oenothera fruticosa*. Thèse Doctorat Sciences Naturelles, Strasbourg.
- 11) LINDER R. et DELAY J., 1969. — Vitesse de croissance du tube pollinique chez *Oenothera missouriensis*, espèce autoincompatible. *Bull. Soc. Bot. N. France*, 22, 15-17.
- 12) NAOI M., LEE Y.C. et ROSEMAN S., 1974. — Rapid and sensitive determination of sphingosine base and sphingolipid with fluorescamine. *Anal. Biochem.*, 58, 571-577.

* BRIS B. : Université des Sciences et Techniques de Lille, Laboratoire de Génétique Ecologique et de Biologie des Populations Végétales. F - 59655 Villeneuve d'Ascq Cedex.

** DELBART C. et COUSTAUT D. : Faculté de Pharmacie, Laboratoire de Biologie Cellulaire et Génétique, rue du Professeur-Laguesse. F - 59045 Lille Cedex.

BULLETIN

de la

SOCIÉTÉ de BOTANIQUE

du

NORD de la FRANCE

Vol. 34

(1981)

fascicule 3-4

SOMMAIRE

(Contents)

- KLING R. et M. BODARD. — Sur la présence d'une variété de *Callithamnion tetragonum* (Withering) C. Ag. dans la frange infralittorale de la côte boulonnaise (*The occurrence of a variety of Callithamnion tetragonum (Withering) C. Ag. in the lower midlittoral on the Coast of Boulogne*) . . . 41-46
- MERIAUX J.L. — Les macrophytes et l'épuration biologique des eaux douces (*The macrophytes and the biological epuration of the soft waters*) . . . 47-50
- DEVAUX P., J. LEBEVRE et R. JEAN. — Analyse de la ségrégation mendélienne « 2 rangs d'épillets, 6 rangs d'épillets » sur l'épi d'orge cultivée (*Analysis of the mendelian segregation « 2 row spikelets, 6 row spikelets » on the spike of cultivated barley*) 51-58
- JEAN R. — Les systèmes génétiques dans le genre *Oenothera*, section *Oenothera*, sous-section *Euoenothera* (*Genetic systems of the genus Oenothera, section Oenothera, subsection Euoenothera*) 59-66
- BURNOUF T., A. FACON-LEBLANC, P. POUILLARD et R. BOURIQUET. — Etude de la transmission héréditaire des sous-unités de gluténine dans la descendance F₁ et F₂ d'un croisement réciproque entre deux cultivars de blé tendre (*Study of the inheritance of glutenin protein subunits in F₁ and F₂ progeny of the reciprocal cross between two hexaploid wheat cultivars*) 67-74

Société de Botanique du Nord de la France

Fondée en 1947

Siège social : U.E.R. de Biologie, SN2 — 59655 VILLENEUVE D'ASCQ CEDEX

Bureau. — Président : M. R. BOURIQUET
Vice-Présidents : MM. P. GUIGNARD, J.-C. BRUNEEL
Secrétaire Général : M. E.-J. BONNOT
Secrétaire Adjoint : M. R. JEAN
Trésorière : M^{lle} M.-C. VERDUS

Conseil d'Administration. — Membres élus : MM. M. BODARD, R. BLONDEAU, J. DUBOIS, P. GIBON, P. CUIR, J.-L. MERIAUX, J.-M. SPAS, R. TROUVILLIEZ.
Membres de droit : MM. A. BOREL, E.-J. BONNOT, J.-M. GEHU.
Membres d'honneur : M. le Maire de Lille, Professeur Carlo CAPPELLETTI, Dr *honoris causa* de l'Université de Lille, Recteur Guy DEBEYRE, Professeur Charles DEHAY, M. Jacques MARQUIS, M. le Directeur MIGNOLET.

Séances. — Sauf modifications décidées par le Bureau, les séances ordinaires ont lieu le deuxième mercredi de chaque mois, de 17 heures à 19 heures, d'octobre à juin, soit au siège social, soit en tout autre lieu désigné en réunion de Bureau. Une ou plusieurs séances extraordinaires peuvent être organisées.

Excursions. — Une ou plusieurs excursions botaniques sont organisées chaque année par la Société.
Un *Bulletin de Liaison* tient les Membres au courant des différentes activités de la Société et diffuse l'Ordre du Jour des séances.

Cotisation. — Elle est exigible avant le 1^{er} mars de chaque année. Le montant en est fixé par l'Assemblée générale sur proposition du Conseil.

Membres ordinaires : 60 F ; Etablissements et personnes morales : 80 F à verser au C.C.P. Société Botanique 2846-58 F LILLE.

Nouveaux Membres. — Ils sont admis après présentation par deux parrains, vote favorable des Membres en séance et paiement de la cotisation en cours.

Publication. — La Société publie le *Bulletin de la Société de Botanique du Nord de la France*. Avant d'être acceptés pour publication, les notes, articles et travaux originaux inédits sont soumis à un Comité de Lecture. Les manuscrits sont reçus *ne varietur*. Les frais de clichage et de photogravure, de confection de tableaux hors-texte, sont à la charge des auteurs qui peuvent obtenir, sur leur demande et à leurs frais, des tirages à part de leurs travaux.

Comité de lecture. — M. BODARD, M. BON, E.-J. BONNOT, A. BOREL, R. BOURIQUET, J.-M. GEHU, L. LACOSTE.

Echanges. — Le *Bulletin* est échangé avec d'autres publications françaises et étrangères qui, intégrées à la Bibliothèque de la Société, peuvent être consultées sur place ou empruntées par les Membres à jour de leur cotisation.

Directeur de la Publication : E.-J. BONNOT
n° d'inscription à la C.P.P.P. : 27409.

SUR LA PRÉSENCE D'UNE VARIÉTÉ DE *CALLITHAMNION TETRAGONUM* (WITHERING) C. AG. DANS LA FRANGE INFRALITTORALE DE LA CÔTE BOULONNAISE

par KLING R. et M. BODARD

Résumé. — Dans la présente note est confirmée la présence de *Callithamnion tetragonum* (Withering) C. Ag. dans la frange infralittorale de la Côte bouonnaise; présence dont il est fait peu mention dans la littérature algale. L'analyse des structures du thalle et du mode de croissance laisse supposer que l'espèce récoltée présente les caractères intermédiaires entre ceux des variétés *tetragonum* et *brachiatum*.

Summary. — Confirmation of the occurrence of *Callithamnion tetragonum* (Withering) C. Ag. in the lower midlittoral on the coast of Boulogne, is given in this work. This species has been rarely mentioned in the area in previous work. From our analysis of the structure, growth type and size of different parts of the thallus, we have reached the conclusion that our species is a hybrid between variety *tetragonum* and *brachiatum*.

Mots-clés : *Callithamnion tetragonum*, rhodophycées, flore, côte est Manche.

1. - LOCALISATION

Lors d'une excursion sur le littoral bouonnaise et plus précisément au Cap de la Crèche à Boulogne (digue nord) au cours du mois de mars 1980, notre attention fut éveillée par les touffes d'une algue rouge sombre fixée à des frondes de *Chondrus crispus*. Relativement peu abondante, cette algue se développe tant sur les banquettes rocheuses portlandiennes que dans les cuvettes de l'étage médiolittoral inférieur.

De par l'aspect de ses frondes cette rhodophycophyte nous fit d'emblée penser au genre *Callithamnion*.

2. - DESCRIPTION

a) Morphologie du thalle

Le thalle offre l'aspect de touffes d'un rouge sombre, longues de 5 à 6 cm (fig. 1), constituées par des axes ramifiés hélicoïdalement selon un ordre de divergence de 1/4 qui peut passer vers le sommet des axes à un ordre de divergence de 1/2. Chaque ramification est élaborée non par des pleuridies végétatives mais par un système de brachyblastes (1) (L'HARDY-HALOS, 1964) plus ou moins développés (fig. 4, 7D).

(1) Brachyblaste : ce terme est utilisé ici dans le sens qui lui a été donné par FELDMANN et FELDMANN (1943 et 1946). L'HARDY-HALOS (1966) a proposé de remplacer le terme brachyblaste par celui de *brachycladome*. GINSBURG-ARDRE et CHADEFAUD (1964) désignent le système de *brachycladomes* par le terme brachyblaste. Précisons qu'une analyse de ces différents termes a été faite par Bodard et Kling (1981).



Dans les régions moyennes et basales des axes primaires ceux-ci donnent naissance à des filaments articulés, faiblement colorés en rose, parallèles entre eux qui recouvrent partiellement les axes, réalisant ainsi une ébauche de cortex pleuridien (fig. 2). Nous avons constaté, par ailleurs, l'extension de ces filaments corticants sur le support qu'offre la plante hôte, et rien ne permet de nier leur rôle fixateur et propagateur de l'espèce.

b) Cytologie

L'observation des siphons au microscope photonique révèle la présence de nombreux plastes dont la forme et la dimension varient en fonction de la position du siphon dans le thalle. Ainsi, dans la région moyenne des « brachyblastes », les plastes offrent l'aspect de plaquettes ou de bandelettes au contour sinueux, imbriquées les unes dans les autres un peu à la manière d'un puzzle (fig. 5, 7B). Par contre, dans la région moyenne des axes primaires, ils se présentent sous forme de bandelettes allongées aux bords irrégulièrement découpés (fig. 7C). Une coloration préalable des thalles par l'hématoxyline acétique permet une mise en évidence simple des noyaux. On note que seuls les articles apicaux et subapicaux des rameaux et des axes sont uninucléés tandis que tous les autres sont plurinucléés (fig. 5). L'emploi de l'acide picrique — cf. L'HARDY-HALOS (1964) — nous a permis de mettre en évidence des cristaux losangiques (fig. 6).

c) Les organes reproducteurs

Sur les échantillons récoltés nous n'avons observé que les tétrasporocystes. Ces organes apparaissent au sommet des frondes où ils forment des masses ovoïdes qui s'insèrent isolément, plus rarement par deux, sur les articles des brachyblastes (fig. 3). Ces tétrasporocystes sont du type crucié.

3. - DISCUSSION

a) Position taxonomique

Nous nous sommes référés pour la détermination de l'échantillon aux différentes clefs proposées par L'HARDY-HALOS (1964) mais également aux suggestions, aux échantillons et aux dessins dont elle nous a personnellement et aimablement fait part (1980).

Ainsi l'absence de pleuridies végétatives, la présence d'un seul noyau dans les articles apicaux et subapicaux des rameaux, le caractère plurinucléé des autres articles nous ont amenés à ranger cette algue dans le genre *Callithamnion*. Les ramifications hélicoïdales sur toute la longueur des axes, l'existence de filaments corticants parallèles entre eux, d'une part, la croissance sympodiale à partir d'un système de brachyblastes, d'autre part, nous ont conduits à l'espèce *tetragonum*. Restait à définir la position de cette espèce par rapport aux deux variétés connues (var. *tetragonum* et var. *brachiatum*). Grâce à l'amabilité de L'HARDY-HALOS qui a bien voulu nous adresser (communication personnelle 1980) des échantillons et des dessins des deux variétés ainsi qu'un dessin de la forme *disticha* de la variété *brachiatum*, il nous a été possible de préciser ce point chez l'espèce récoltée. Comme cela est figuré dans le tableau 1, on constate que l'échantillon récolté à Boulogne se caractérise par des mensurations intermédiaires entre celles observées respectivement chez la variété *tetragonum* et la variété *brachiatum*.

Fig. 1. — Aspect des touffes de *C. tetragonum*.

Fig. 2. — Région basale d'un axe primaire montrant les filaments corticants (f).

Fig. 3. — Brachyblastes portant des tétrasporocystes ovoïdes (t).

Fig. 4. — Voir légende de la fig. 7.

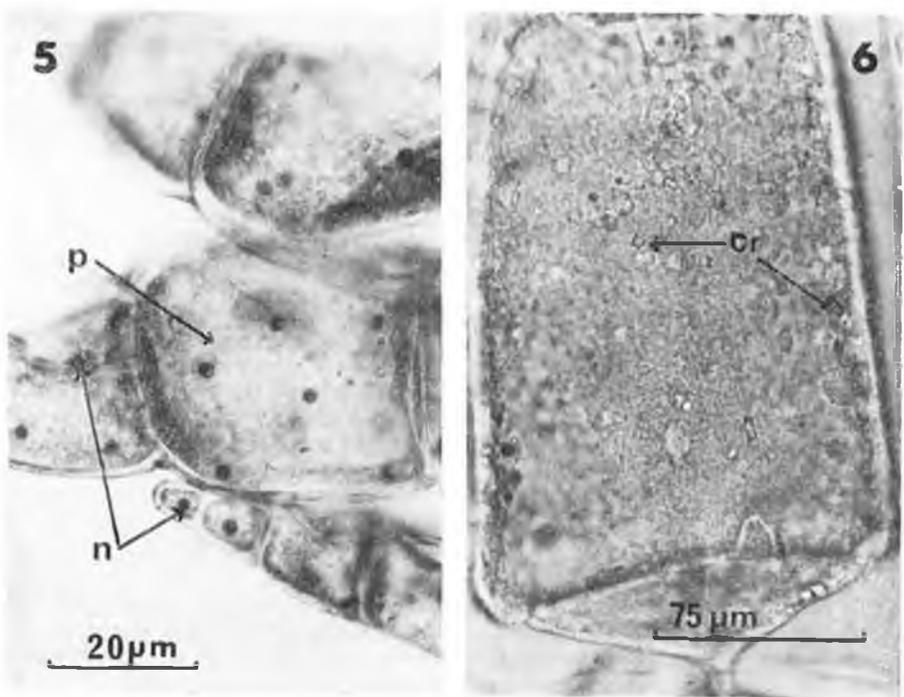


Fig. 5. — Noyaux (n) et plastes (p) dans les articles des brachyblastes ; coloration par l'hématoxyline acétique.

Fig. 6. — Cristaux losangiques (cr) dans le cytoplasme des articles ou siphons constituant l'axe principal. Coloration par l'acide picrique.

TABEAU 1

	Mensurations des articles des régions moyennes des brachyblastes
<i>C. tetragonum</i> var. <i>tetragonum</i>	220 × 125 µm (1)
<i>C. tetragonum</i> (Boulogne)	140 (130) × 90 (85) µm
<i>C. tetragonum</i> var. <i>brachiatum</i> f. <i>disticha</i>	140 × 60 µm
<i>C. tetragonum</i> var. <i>brachiatum</i>	135 × 65 µm

(1) Données aimablement transmises par M^{me} L'HARDY-HALOS.

Ces données laissent à penser que le *Callithamnion tetragonum* (With.) C. Ag. de Boulogne ne correspond pas exactement à la variété *tetragonum* type — bien qu'en première approximation on puisse l'appeler *C. tetragonum* var. *tetragonum* — chez laquelle les articles des brachyblastes sont plus longs et plus larges (220 × 125 µm contre 150 × 90 chez la forme récoltée à Boulogne) mais plutôt à une forme intermédiaire voire hybride — mais cela reste à démontrer — entre les variétés *tetragonum* et *brachiatum*.

b) Données bibliographiques concernant la répartition de cette espèce sur la côte boulonnaise

Si l'on se réfère aux données bibliographiques antérieures concernant la présence de *C. tetragonum* sur la côte boulonnaise, il est intéressant de faire

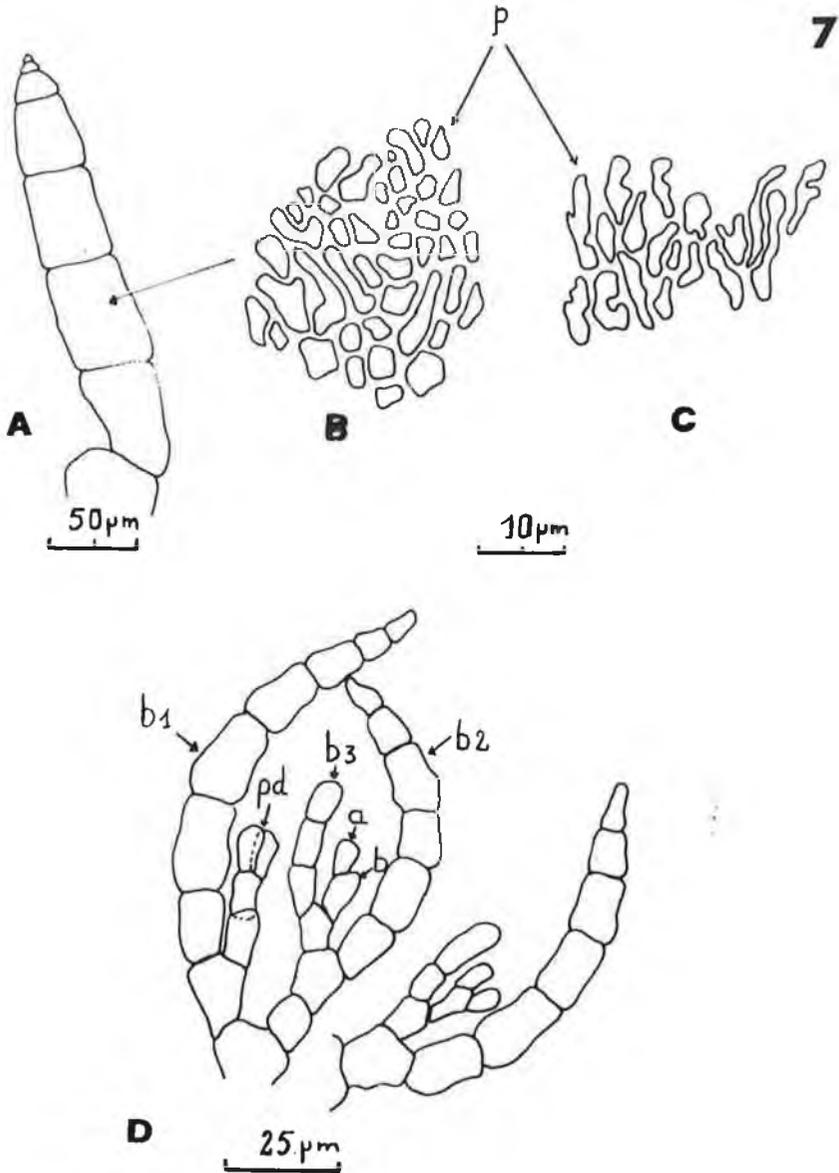


Fig. 7. — A : un brachyblaste.
B : aspect du plastidome (p) dans les articles des régions moyennes des rameaux secondaires.
C : aspect du plastidome (p) dans les articles de la région moyenne de l'axe principal.
D : aspect d'un jeune système de brachyblastes montrant le caractère sympodial de sa croissance.
b₃ : troisième brachyblaste apparu. a : première pousse apparu.
b₂ : second brachyblaste apparu. b : seconde pousse apparu.
b₁ : premier brachyblaste apparu. pd : pseudodichotomie.

algue entre Fécamp et le Havre mais n'en parlent pas lorsqu'ils étudient la côte boulonnaise. L'Inventaire faunistique et floristique de la Station biologique de Wimereux (1973) fait mention du seul *Callithamnion tetricum*. VAN HEURCK (1908), dans son « Prodrome de la flore des algues marines des Iles Anglo-normandes et des côtes Nord-Ouest de la France », indique seulement que le *C. tetragonum* étend son aire de répartition du nord à l'extrême ouest de la côte française sans apporter d'autres renseignements stationnels.

Par contre, MONIEZ (1881) en établissant une liste des algues marines observées à Wimereux écrit au sujet de *C. tetragonum* (With.) C. Ag. — que DEBRAY (1883) appellera *Dorythamnion tetragonum* (With.) Näg. dans son Inventaire des algues marines du Nord de la France — : « peu commune à Wimereux. Sur des Laminaires ».

Enfin, tout récemment, COPPEJANS (communication personnelle, avril 1980) a récolté cette algue à plusieurs reprises (1977, 1978) près de la digue nord à Boulogne.

4. - CONCLUSION

De ce qui vient d'être exprimé plus haut on peut conclure, d'une part que le *Callithamnion tetragonum* appartient bien à la flore algologique de la côte boulonnaise, d'autre part qu'il s'agit d'une forme atypique de la variété *tetragonum* qui est vraisemblablement une forme hybride entre les variétés *tetragonum* et *brachiatum*.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements s'adressent à M^{me} L'HARDY-HALOS qui a eu la gentillesse de nous aider dans nos déterminations par ses remarques, par les dessins et par les échantillons qu'elle nous a envoyés. Ils vont également à M. COPPEJANS qui a bien voulu nous apporter des renseignements concernant ses propres récoltes de *C. tetragonum* (variété non précisée).

BIBLIOGRAPHIE

- BODARD M. et J. GODIN, 1976. — Eléments de morphogenèse des algues rouges. I - Les *Laurencia* : une construction originale des cladothalles parenchymateux. *Phycol.*, 15 (3/4) : 263-274.
- COPPEJANS E., 1980. — Communication personnelle et références d'herbier : HEC 3450 et HEC 3883.
- DEBRAY F., 1883. — Les Algues Marines du Nord de la France. 35 p.
- FELDMANN J. et G. FELDMANN, 1943. — Le développement des spores et le mode de croissance de la fronde chez *Spyridia filamentosa* (Wulf.) Harvey. *Bull. Soc. Hist. nat. A. Nord*, 34 : 213-221.
- FELDMANN J. et G. FELDMANN, 1946. — Sur le *Gymnothamnion elegans* (Schowsboe) J. Ag. et la situation des organes femelles chez les Céramiacées. *Rev. Gén. Bot.*, 73 : 5-17.
- GINSBURG-ARDRE F. et M. CHADEFAUD, 1964. — Remarques et précisions sur la structure des Floridées Rhodoméloïdes. *C. R. Acad. Sci., sér. D*, 259 : 1429-1431.
- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1964. — Thèse de 3^e Cycle, 119 p.
- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1966. — Remarques sur la morphologie des Céramiacées : la notion de brachycladome. *C. R. Acad. Sci., sér. D*, 262 : 64-67.
- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1980. — Communication personnelle et don des échantillons R 3210 et R 3196.
- MONIEZ R., 1881. — Algues marines observées à Wimereux. *Bull. sci. Dpt. Nord*, 2 (6) : 197-206.
- TITLEY I. et J.H. PRICE, 1978. — The Benthic Marine Algae of the Eastern English Channel : a preliminary Floristic and Ecological Account. *Bot. Mar.*, 21 : 499-512.
- VAN HEURCK H., 1908. — Prodrome de la Flore des algues marines des Iles Anglo-normandes et des Côtes Nord-Ouest de la France. 120 p.

LES MACROPHYTES ET L'ÉPURATION BIOLOGIQUE DES EAUX DOUCES

par Jean-Luc MERIAUX

Résumé. — L'utilisation actuelle de Phanérogames dans l'épuration biologique des eaux douces, les études auto-écologiques y ayant conduit sont présentées et quelques exemples précis sont plus particulièrement développés. Les données nouvelles concernant les macrophytes utilisables dans cette épuration et leur rôle dans les différents stades de l'épuration sont ensuite indiqués.

Summary. — *The actual use of Phanerogames in the biological epuration of the soft waters, the autoecological studies having conducted to it are shown and some definite examples are more specially développéd. The new knowledges about the Macrophytes useful in this epuration and their use in the different degrees of the epuration are afterwards indicated.*

Mots-clés : épuration biologique, eaux douces, macrophytes, stades d'épuration.

INTRODUCTION

Les besoins en eaux des sociétés actuelles, besoins des populations, besoins industriels, sont devenus considérables. En de nombreuses régions, le Nord en particulier, les réserves des nappes aquifères, dans lesquelles sont effectués les prélèvements pour couvrir les besoins, baissent régulièrement (1 à 2 m/an pour la nappe du calcaire carbonifère dans la région lilloise). Afin d'économiser au maximum les eaux souterraines et les réserver aux populations, l'utilisation des eaux superficielles en industrie est nécessaire. Or, ces eaux de surface sont polluées (pollutions physiques, organiques, minérales, pollutions par les détergents, les métaux lourds, les hydrocarbures, les micro-organismes). Il convient donc de traiter ces eaux afin qu'elles puissent être utilisées mais les stations d'épuration classiques sont non seulement coûteuses à installer, onéreuses à l'entretien, mais surtout elles ne fonctionnent bien souvent qu'à 50 % (1 sur 2), parfois à moins de 10 % (1 sur 5), de leur capacité et sont mal adaptées aux petites agglomérations. Aussi serait-il nécessaire dans certains cas de s'orienter vers des moyens de traitements plus naturels essentiellement basés sur les possibilités épuratrices de la macroflore, possibilités bien connues de nos anciens qui utilisaient couramment à de telles fins l'écosystème-marais existant à proximité des villages.

1. - DONNEES ACTUELLES

Les études de SEIDEL (1953 et 1955) sur l'écologie de *Scirpus lacustris*, celles de SCHEER (1949), RODEWALD-RUDESCU (1959), ABROSZOV (1963), AMBÜHL (1963), BJÖRK (1967), TÖTH (1972), HASLAM (1973) sur le *Phragmites*, les travaux de DEKSBAKH (1964) sur les rapports entre pollutions et végétation macrophytique, ceux de SEIDEL (1964 et 1966) sur le rôle des végétaux dans l'épuration, ont favorisé la mise au point de stations expérimentales basées sur les possibilités épuratrices du *Phragmites australis* et du *Scirpus lacustris* comme celle de l'Institut de Recherche de Krefeld dirigé par SEIDEL à Rasted (République Fédérale Allemande).

Une station classique assurant l'épuration des eaux urbaines montre 2 ou 3 phases distinctes : l'épuration mécanique, l'épuration biologique assurée soit par le procédé du lit bactérien soit par celui des boues activées et l'épuration chimique.

industrie locale, l'épuration mécanique se fait au niveau de roselières à *Phragmites* ; elles assurent, outre le rôle de décantation de boue, une partie de l'épuration biologique, cette fonction essentielle étant cependant dévolue aux roselières à *Scirpus lacustris*, hélophyte dont les racines sécrètent un antibiotique détruisant les germes bactériens comme *Escherichia coli*, *Salmonella sp.*, *Enterococcus sp.* et *Streptococcus faecalis*, la décomposition des matières organiques, phénols en particulier, est aussi réalisée. L'intérêt d'une telle station réside dans l'absence d'odeur, l'insertion facile dans le paysage et l'utilisation à des fins artisanales (vannerie, fabrication de toits de chaume et de pâte à papier) des produits du métabolisme des *Scirpus* et des *Phragmites*.

Des stations similaires, mais de dimensions plus restreintes, existent aux Pays-Bas et en Belgique. En France, en Seine-Maritime, des expérimentations concluantes ont été effectuées par FRILEUX (Université de Rouen) en collaboration avec le S.R.A.E. de Rouen (1978) sur un abattoir de volailles à Sahurs et au niveau d'une habitation individuelle à Fréville. Dans la région de Blois, une station de type Rasted (emploi de *Phragmites australis* et *Scirpus lacustris*) épure les eaux d'un établissement scolaire, la charge polluante traitée étant de 50 équivalents habitants par jour. Dans le Nord, à Wavrin, l'agence de Bassin Artois-Picardie a expérimenté dans ce sens un « bassin pilote » de lagunage dans lequel l'eau excessivement polluée de la Deûle séjourne pendant 30 jours, et l'Agence dans son rapport annuel de 1974 indique : « Les conclusions des essais ont montré que l'effet conjugué de l'air, de la lumière, de la flore et de la faune réduisait de façon très satisfaisante la pollution ». (Inf' eau 74). Ainsi les matières organiques apparaissent éliminées à 77 %, les matières en suspension à 88 % et les germes bactériens à 98 %.

C'est toutefois en Amérique du Nord que la technique de lagunage est la plus largement répandue, ainsi 7.000 installations y existaient en 1975. Cette méthode d'épuration des eaux usées est par ailleurs préconisées par l'O.M.S. principalement en ce qui concerne les régions peu développées, en raison de sa simplicité d'utilisation, de son coût peu onéreux, et de l'état des eaux à l'issue du traitement.

Les données récentes sur l'écologie des hélophytes, des hydrophytes et de certains hémi-cryptophytes, et celles sur les liens étroits entre ces macrophytes et la trophie de l'eau résultant des travaux de UOTILA (1971), KÖLHER (1972), LACHAVANNE et WATTENHOFER (1975), CARBIENER (1977), MÉRIAUX (1977), FELZINES (1977), HASLAM (1978), permettent d'envisager l'utilisation rationnelle des systèmes naturels d'épuration des eaux usées soit par reconstitution de marais altérés ou aménagement particulier de marais, soit par création d'unité type Rasted avec bassins en séries pour les collectivités n'excédant pas 1.000 habitants, les installations saisonnières (camping), les industries à activité périodique (sucreries), dans ces derniers cas un couplage avec une station classique étant possible.

L'emploi à des fins d'épuration de marais naturels ou semi-naturels doit être soumis à des contingences strictes : les sites choisis ne sauraient être en aucun cas d'intérêt écologique majeur (floristique, phytocoenologique ou faunistique) et ne devraient pas être de nature tourbeuse, la tourbe servant en effet de filtre, risque de se trouver rapidement colmatée ce qui engendrerait la mort du biotope à plus ou moins brève échéance, les cuvettes prairiales très hygrophiles à *Phragmites australis*, *Carex gracilis*, *C. disticha* ou à *Juncus effusus* sont en ce sens les plus favorables.

2. - LES MACROPHYTES UTILISABLES POUR L'EPURATION DES EAUX

Le choix des espèces à implanter pourra se faire en fonction du type de pollution. Afin d'obtenir un rendement maximum, l'établissement de séquences, de cascades dont les éléments seraient fonction de polluants connus, est envisageable. L'effet rhizosphère, fonction du système d'ancrage des hélophytes et hydrophytes considérés, l'action de la microflore associée aux portions immergées de tiges d'hélophytes et aux organes des hydrophytes en contact avec l'élément liquide, ou l'effet phyllosphère est loin d'être négligeable : les macrophytes favorisent grâce à leur

activité métabolique le développement des micro-organismes associés intervenant directement dans l'épuration des eaux par oxydation des matières organiques qu'elles renferment. Les groupements constitués peuvent par ailleurs être spécifiques aux différents macrophytes utilisés, ceci est le cas d'associations de Diatomées (FABRI et LECLERC, communication orale).

Trois stades distincts peuvent se concevoir en ce qui concerne l'action dominante des macrophytes que l'on peut regrouper en 3 catégories :

— **Macrophytes utilisables au stade primaire de l'épuration :**

lagunage (mais intervenant aussi dans l'épuration biologique et chimique)
Phragmites australis - *Carex gracilis* - *Carex acutiformis* - *Carex riparia* -
Juncus effusus - *Glyceria maxima* - *Alisma plantago aquatica* - *Myosotis scorpioides*

— **Macrophytes intervenant au stade secondaire :**

(mais intervenant aussi dans l'épuration chimique)

Scirpus lacustris - *Scirpus tabernaemontani* - *Sparganium erectum* -
Typha latifolia - *Typha angustifolia* - *Typha x glauca*

— **Macrophytes intervenant au stade tertiaire :**

Elodea canadensis - *Elodea ernstae* - *Callitriche obtusangula* - *Callitriche platycarpa* - *Potamogeton crispus* - *Ranunculus peltatus*

Ainsi RADOUX (1978), dans son étude expérimentale sur les marais reconstitués, montre l'efficacité des actions combinées mais successives des *Juncus effusus*, *Carex gracilis*, *Phragmites australis* sur les populations bactériennes pathogènes (Streptocoques fécaux, Coliformes totaux, Coliformes fécaux), celle de *Urtica dioica*, *Phragmites australis*, *Typha latifolia*, *Sparganium erectum* sur l'élimination de l'azote, du potassium et des matières organiques ; d'autre part, il précise le rôle d'*Elodea canadensis* sur l'absorption de l'azote, du phosphore et l'élimination du calcium des eaux.

Selon nos propres résultats *Callitriche platycarpa* et *Callitriche obtusangula* montrent une bonne assimilation de l'azote, du phosphore, des sels de calcium, potassium et permettent une décomposition importante de matières organiques ; *Scirpus tabernaemontani* adapté aux eaux subsaumâtres doit être substitué à *Scirpus lacustris* dans les eaux chlorurées ; *Elodea ernstae* résiste mieux au gel qu'*Elodea canadensis* ce qui permet de maintenir l'effet épurateur l'hiver ; *Ranunculus peltatus* assure une bonne élimination des substances organiques.

L'implantation des hélophytes se fera par diverses méthodes connues et expérimentées plus particulièrement en République Fédérale Allemande et aux Pays-Bas, méthodes que nous avons nous-mêmes utilisées lors d'aménagements d'étangs artificiels dans l'Aisne et préconisées pour l'intégration de carrières dans le paysage en Lorraine (travaux inédits). Celle d'hydrophytes est difficile à réaliser et nécessite des techniques spécifiques comme nous le montrerons dans une étude actuellement en préparation.

CONCLUSION

La parfaite connaissance de l'écologie des espèces hélophytiques, hydrophytiques est la condition primordiale de leur utilisation à des fins épuratrices. Le danger d'accélération de l'eutrophisation par augmentation de la teneur en substances minérales et organiques dans le cas d'un mauvais choix de macrophytes implantés (marais, maillages de chenaux de drainage) n'est pas à négliger. L'approfondissement de la connaissance des espèces mais aussi celle des sous-espèces, des variétés, des écotypes physiologiques, la définition de leur capacité épuratrice de facteurs polluants connus apparaissent comme une nécessité et permettront de développer ce principe de l'épuration des eaux à partir des macrophytes dans les marais artificiels.

BIBLIOGRAPHIE

- ABROSZOV V.N. (1963). — Theoreticeszkije predposzülki preobrazovania kiszlovodniikh ozer evtorfñuje. *Izv. Gosz. Naucs - Issled. Inzst. Ozern. Reesn. Riion. Khoz.*, 55 : 60-69.
- AMBÜHL H. (1963). — Der Zustand unserer Gewässer - Limnologische Fragen der Gewässerreinigung. *Schweiz. Tech. Z.*, 60 : 414-428.
- BJÖRK S. (1967). — Ecologic investigations of *Phragmites communis* Studies in theoretic and applied Limnology. *Folia Limnologia Scandinavia*. 248 pp. Lund.
- CARBIENER R. (1977). — Etude d'une séquence phytosociologique de végétaux supérieurs bioindicateurs d'eutrophisation progressive dans les cours d'eaux phréatiques du Ried d'Alsace. *Comm. Congrès de Limnologie*. Metz. 2 p.
- DEKSBAKH N.K. (1964). — Aquatic vegetation and its importance in controlling the consequences of industrial pollution. In : *Okhr. Prir. (Conserv. in the Urals)*, 4 : 63-66.
- FELZINES J.C. (1977). — Analyse des relations entre la minéralisation des eaux douces stagnantes et la distribution des végétaux qui les peuplent. Etude sur les étangs en Bourbonnais, Nivernais, Morvan, Puisaye. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 18 : 221-250.
- FRILEUX P.N., I. JOISEL et P. FERLIN (1978). — Essais d'utilisation de végétaux aquatiques pour l'épuration des eaux résiduaires industrielles et domestiques. *Université de Rouen, S.R.A.E. de Rouen*, 26 pp.
- KÖHLER A. (1972). — Zur Ökologie submerser Gefässmakrophyten in Fließgewässern. *Ber Dtsch. Bot. Ges.*, 84 : 713-720.
- HASLAM S.M. (1973). — Some aspects of the life history and autoecology of *Phragmites communis* Trin. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 20 : 79-100.
- HASLAM S.M. (1978). — River Plants. *Cambridge University Press*, 396 pp. Cambridge.
- LACHAVANNE J.B. et R. WATTENHOFER (1975). — Contribution à l'étude des macrophytes du Léman. *Conservatoire botanique de Genève*, 147 pp.
- MÉRIAUX J.L. (1977). — Etude analytique et comparative de la végétation aquatique d'étangs et marais du Nord de la France (Vallée de la Sensée et Bassin houiller du Nord-Pas-de-Calais). Aspects physiologiques, floristiques, systématiques, chorologiques et écologiques. *Thèse Doct. 3^e Cycle. Doc. phytos.* (1978) N.S., 3 : 1-245.
- RADOUX M. (1978). — L'épuration des eaux en marais reconstitués. *Colloque C.E.E.*, Metz, 8 pp.
- RODEWALD-RUDESCU L. (1959). — Schilfrohr und Fischkultur im Donaudelta. *Arch. Hydrobiol.*, 54 : 303-339.
- SCHEER K. (1949). — Das Aussendeichsgebiet des Jadebusens, seine heutigen Anlandungsgesellschaften und das Auftreten von *Phragmites communis*, Unveröff. *Diss. Kiel*.
- SEIDEL K. (1953). — Ecologie et économie de *Scirpus lacustris* L. *La Pêche maritime, la Pêche fluviale et la Pisciculture*, 32 : 199-202.
- SEIDEL K. (1955). — « Die Fiechtbinse, *Scirpus lacustris* L. Ökologie, Morphologie und Entwicklung, ihre Stellung bei den Völkern und ihre wirtschaftliche Bedeutung ». *Binnengewässer*, 21, Stuttgart.
- SEIDEL K. (1964). — Abbau von *Bacterium coli* durch höhere Wasserpflanzen. *Naturwissenschaften*, 51 : 395-397.
- SEIDEL K. (1966). — Water purification by means of Higher plants. *Naturwissenschaften*, 53 : 289-297.
- TÖTH L. (1972). — Reeds control eutrophication of Balaton lake. *Water Research*, 6 : 1533-1539.
- UOTILA P. (1971). — Distribution and ecological features of hydrophytes in the polluted Lake Vanajavesi, S-Finland. *Ann. Bot. Fennici*, 8 : 257-295.
- WIEGLEB G. (1978). — Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen hydrochemischen Umweltfaktoren und Makrophytenvegetation in stehenden Gewässern. *Arch. Hydrobiolog.*, 83 : 443-487.
- INF'EAU. — Agence de bassin Artois-Picardie. Rapport annuel 74. 4 p.

ANALYSE DE LA SÉGRÉGATION MENDELIIENNE « 2 RANGS D'ÉPILLET, 6 RANGS D'ÉPILLET » SUR L'ÉPI D'ORGE CULTIVÉE

par P. DEVAUX (1, 2), J. LEFEBVRE (2) et R. JEAN (1)

Résumé. — En prenant comme exemple l'hérédité du caractère « 2 rangs, 6 rangs » sur l'épi des orges cultivées, nous démontrons comment est mise en évidence l'action de deux gènes mendéliens indépendants. Cette expérimentation nous conduit à faire des remarques sur la répartition des mutations « 2 rangs » et « 6 rangs » dans les orges sauvages qui ont donné des orges cultivées et sur l'unité taxinomique que forment les orges cultivées.

Summary. — *The inheritance of the character « 2 rows of spikelets, 6 rows of spikelets » in the cultivated barleys is an appropriate example to demonstrate the action of two independent mendelian factors in previsible and regular way. The difficulties of the experimentation are emphasized, and archaeological and taxonomical remarks are reported.*

Mots-clés : *Hordeum distichon*, *H. hexastichon*, caractère « 2 rangs, 6 rangs » de l'épi, épistasie, déterminisme plurifactoriel, épi d'*Hordeum spontaneum*.

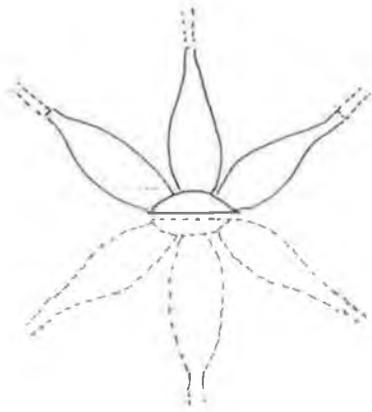
INTRODUCTION : LE FACTEUR MENDELIEN

En génétique formelle, un caractère d'un individu est dit déterminé par un facteur génétique lorsqu'il suit le mécanisme rigoureux de la ségrégation en méiose. Chez les végétaux haploïdes, la démonstration est immédiate, puisque l'analyse génétique des tétrades issues des méiocytes, est possible : si les spores de la tétrade se partagent par moitié en deux phénotypes, il est démontré que ceux-ci sont déterminés par deux allèles, situés au même locus d'un chromosome du caryotype de l'individu. Cette facilité d'analyse ne nous est malheureusement pas offerte chez les plantes et les animaux. La mise en évidence du facteur génétique d'origine nucléaire ne peut se faire que sur les individus diploïdes qui représentent les différentes combinaisons possibles des gamètes, issus des tétrades. Celles-ci se font suivant les lois du hasard. Or, l'initiateur de la génétique formelle, Grégor MENDEL, qui ignorait la distinction entre végétaux haploïdes et diploïdes, a eu l'intuition qu'un caractère est déterminé par deux unités indépendantes, appelées facteurs génétiques, l'un transmis par le père et l'autre par la mère et que ceux-ci se combinent au hasard suivant les lois de la probabilité (MENDEL, 1865). Donc, selon MENDEL, la démonstration qu'un caractère est déterminé par un facteur génétique ou gène se fait en vérifiant que la proportion des différents phénotypes (ou leur pourcentage) suivent les lois du hasard. Cette méthode de travail reste toujours valable aujourd'hui pour la première approche d'un gène, car elle donne la certitude de son existence.

Nous avons voulu refaire la même démarche sur le caractère « morphologie de l'épi » de l'orge. Ce caractère présente évidemment une grande importance économique, car il conditionne le rendement en grain de la céréale. Aussi a-t-il été

FIGURE 1 :

6 RANGS



2 RANGS



FIGURE 2 :

EPILLET LATERAL



6 RANGS

$$\frac{v}{v}$$



2 RANGS
HETEROZYGOTE

$$\frac{v}{v}$$



2 RANGS
HOMOZYGOTE

$$\frac{v}{v}$$

analysé par des agronomes, tels CAUDWELL (1956), ELLIOT et POEHLMAN (1975) et WIKLUND (1954). Nous nous inspirons de leurs travaux pour faire l'analyse génétique de nos populations d'orges cultivées en ségrégation. L'exposé de la démarche expérimentale constituera la partie résultat de ce travail, nous en extrairons deux corollaires biologiques, l'un sur la morphologie de l'inflorescence de l'orge sauvage qui a donné les orges cultivées et l'autre sur la valeur taxinomique des différentes variétés d'orges cultivées.

RESULTATS : LA DEMARCHE EXPERIMENTALE

La démonstration de l'hérédité du caractère « morphologie de l'inflorescence » se fait en trois étapes : 1. La description de l'inflorescence sous ses deux formes, l'une considérée comme la forme normale et l'autre la forme mutante ; 2. La description de la morphologie de l'épi dans la population F_1 , issue du croisement entre les deux formes ; 3. La ségrégation « morphologie de l'inflorescence » dans la population F_2 , issue par autofécondation de la F_1 . Les résultats de l'analyse sont résumés dans le tableau 1. Les différentes populations d'orge ont été constituées aux Ets Florimond-Desprez dans le cadre d'un programme de sélection.

1. L'inflorescence « 2 rangs d'épillets » ou « 6 rangs d'épillets » de l'orge

L'épi d'orge est caractérisé par un triplet d'épillets, un épillet médian et 2 épillets latéraux. Les triplets d'épillets sont insérés en disposition distique sur le rachis. L'épi a ainsi une structure bilatérale : de chaque côté de l'épi, 3 épillets, insérés au même nœud, se superposent d'un entre-nœud à l'autre et ils alternent entre côté d'épi. Il en résulte que l'épi est constitué de 6 rangs d'épillets. Mais dans un triplet d'épillets, les épillets latéraux sont soit fertiles, soit stériles, caractère qui permet de séparer deux morphologies d'épi :

— l'épi dans lequel les trois épillets du triplet enferment chacun un grain, le grain de l'épillet médian étant plus gros que les grains des deux épillets latéraux ; c'est l'orge à 6 rangs, *Hordeum hexastichon* L. (ou *Hordeum vulgare* L. ssp. *hexastichon* (L.) Celak) (fig. 1) ;

— l'épi dans lequel seul l'épillet médian du triplet porte un grain, les deux épillets latéraux étant petits et sans grain. Apparemment l'épi porte deux rangs d'épillets ; c'est l'orge à 2 rangs, *Hordeum distichon* L. (fig. 1).

L'épillet est uniflore. Il est composé de deux glumes lancéolées, petites, insérées côte à côte, et de deux glumelles, l'inférieure ou la lemme, ovale avec 5 nervures bien saillantes et prolongée par une arête rigide, de longueur variable (que les agronomes appellent barbe), la supérieure ou palea, enveloppant le grain, non visible extérieurement. Les 3 épillets du triplet des orges à 6 rangs sont identiques (fig. 2). Ils sont différents sur les orges à 2 rangs : l'épillet médian fertile est identique aux épillets des orges à 6 rangs ; les deux épillets latéraux ont les mêmes glumes lancéolées que l'épillet fertile, mais la lemme a une forme nouvelle, elle est étroite, tronquée au sommet et non aristée (fig. 2). Les arêtes des épillets rendent ainsi visible la distinction entre orge à 6 rangs et 6 rangées d'arêtes, et orge à 2 rangs et 2 rangées d'arêtes.

Fig. 1. — Le triplet d'épillets de l'orge à 6 rangs, *H. hexastichon* et de l'orge à 2 rangs, *H. distichon* ; à droite, les épillets de profil, à gauche, les épillets en projection sur le plan ; le tracé en tiret marque la disposition à des niveaux différents des deux triplets d'épillets (disposition distique).

Fig. 2. — Morphologie de l'épillet latéral ; à gauche, l'épillet fertile de l'orge à 6 rangs avec la lemme aristée ou barbue ; au milieu, l'épillet stérile du phénotype hybride à lemme avec ébauche de barbe ; à droite, l'épillet stérile de l'orge à 2 rangs à lemme tronquée. A la base de tous les épillets sont insérées les deux glumes lancéolées.

2. L'épi de la population F₁

Les deux espèces sont interfertiles. Le croisement a été réalisé dans le sens « 6 rangs » × « 2 rangs », les grains étant récoltés sur le parent 6 rangs. La population F₁, issue de ces grains, est homogène. A première vue, l'épi est à deux rangs nets, les épillets latéraux sont stériles. Mais un caractère nouveau apparaît sur les lemmes des épillets latéraux, qui permet de distinguer les deux rangs de la F₁ des deux rangs parentaux : les lemmes ne sont pas tronquées, mais pointues ébauchant une barbe (fig. 2). Ce phénotype marque l'état hétérozygote de la plante. Les facteurs génétiques « 2 rangs » et « 6 rangs » sont donc codominants.

3. La ségrégation « morphologie de l'épi » dans la génération F₂, issue de la F₁ par autofécondation

Deux plantes F₁ sont autofécondées. Comme un épi à 2 rangs donne environ 30 grains et qu'une plante d'orge comporte environ 5 à 6 talles, d'où 5 à 6 épis, on récolte environ 350 grains à la suite de l'autofécondation. La descendance F₂ que nous avons obtenue, est composée de 321 individus. Cette population est nettement hétérogène par la morphologie des épis. A première vue, on sépare 3 phénotypes : a) le phénotype « 2 rangs », dont les lemmes des épillets latéraux sont tronquées, comme chez l'espèce parentale ; b) le phénotype « 6 rangs » ; c) le phénotype intermédiaire appelé phénotype hybride dont les épillets latéraux sont plus ou moins fertiles ; pour certains épis les limites avec les deux autres phénotypes seraient difficiles à fixer si nous ne disposions pas du caractère de la lemme à barbe courte des épillets latéraux qui indique que ce phénotype est le génotype hétérozygote. Nous avançons ainsi l'hypothèse de ségrégation : 1/4 « 2 rangs », 1/4 « 6 rangs », et 1/2 le phénotype hybride. Nous vérifions alors par le test du χ^2 , si l'écart entre les proportions observées et les proportions théoriques (1/4 ou 1/2 de 321), s'insère dans l'intervalle de confiance de la fluctuation d'échantillonnage de la ségrégation 1/2/1. Le χ^2 se révèle non significatif (tab. 1, colonne 2). L'hypothèse de ségrégation, formulée plus haut, n'est donc pas infirmée. On déduit que la morphologie d'épi « 2 rangs », « 6 rangs » est déterminée par le couple d'allèles, appelé par les auteurs V,v. En analysant la F₁, nous avons vu que l'interaction entre les deux allèles est de la codominance, mais comme le phénotype intermédiaire conserve la morphologie d'un épi à 2 rangs, il est justifié que le gène déterminant la morphologie « 2 rangs » ait le symbole de la lettre majuscule, V. Le croisement et la descendance sont ainsi écrits par les génotypes suivants :

$$\begin{array}{rcc}
 \text{(I)} & \text{Parents : « 6 rangs »} & \text{« 2 rangs »} & & \text{F}_1 \text{ : « hybride »} \\
 & \frac{v}{v} & \frac{V}{V} & \times & \frac{V}{v} \\
 & & & & \\
 & \text{F}_2 \text{ : « 2 rangs »} & \text{« hybride »} & & \text{« 6 rangs »} \\
 & \frac{1}{4} \frac{V}{V} & \frac{1}{2} \frac{V}{v} & & \frac{1}{4} \frac{v}{v}
 \end{array}$$

Il reste à analyser la variabilité morphologique à l'intérieur des 3 phénotypes. Parmi les plantes au phénotype hybride, un tri plus précis entre les différents épis permet de séparer :

— d'une part, des épis à épillets latéraux munis de grains de manière irrégulière, certains épis ressemblant à des épis « 6 rangs » ;

— d'autre part, des épis aux épillets latéraux sans grains ou ça et là un grain. Les premiers sont appelés hybrides forts, les seconds hybrides faibles. Leurs proportions observées sont respectivement proches de 1/4 et 3/4 (tab. 1, colonne 5). Le test du χ^2 n'infirmé pas l'hypothèse de ségrégation 3/4, 1/4. D'où on déduit que la fertilité

TABLEAU 1

COMPOSITION GENETIQUE DE LA POPULATION F₂, ISSUE PAR AUTOFECONDATION DE L'HYBRIDE *HORDEUM HEXASTICHON* × *H. DISTICHON*

Ségrégation nombre de rangs				Ségrégation fertilité épillet latéral			
Phénotype	Nbre de plantes	Nbre théorique	Génotype	Phénotype	Nbre de plantes	Nbre théorique	Génotype
6 rangs	71	80,25	$\frac{v}{v}$	(épistasie partielle)	—	—	—
hybride	163	160,5	$\frac{V}{v}$	épillet latéral stérile	126	122	$\frac{W}{W}$ ou $\frac{W}{w}$
				épillet latéral fertile	$\Sigma : 163$	163	$\frac{w}{w}$
2 rangs	$\frac{87}{\Sigma : 321}$	$\frac{80,25}{321}$	$\frac{V}{V}$	(épistasie partielle)	—	—	—
	$\chi^2 = 1,67$				$\chi^2 = 0,50$		
	$\chi^2_{0,05} (2) = 5,99$				$\chi^2_{0,05} (1) = 3,84$		

des épillets latéraux est déterminée par un 2^e couple d'allèles, appelé W, w, l'homozygote dominant et l'hétérozygote étant l'hybride faible. Cependant, comme pour le couple d'allèles V, v, il est probable que le phénotype intermédiaire existe, mais le caractère « épillets latéraux plus ou moins fertiles » étant un caractère plus quantitatif que qualitatif, il est difficile de fixer des limites de classes.

Connaissant maintenant l'existence de ce 2^e couple d'allèles, nous voyons qu'il ne s'exprime pas de la même manière en présence des deux génotypes homozygotes V/V et v/v qu'en présence du génotype V/v. En effet les « 6 rangs » et « 2 rangs » vrais de la F₂ (à lemme des épillets latéraux tronquée) ne sont pas aussi homogènes que les « 6 rangs » et « 2 rangs » parentaux : parmi les « 2 rangs », certains épillets latéraux portent des grains et parmi les « 6 rangs » le poids et la taille des grains des épillets latéraux sont différents entre eux (la variabilité de ces deux caractères a été analysée de manière approfondie par CAUDWELL, 1956). Mais il n'a pas été possible de séparer les 2 ou 3 classes de grains qui correspondraient aux génotypes du couple d'allèles W, w, comme nous l'avons fait plus haut pour le phénotype « hybride ». Nous en déduisons que les génotypes V/V et v/v ont un effet épistatique partiel sur les génotypes W/W, W/w, w/w.

De l'ensemble de ces déductions, nous pouvons donner une définition plus précise qu'en (1) des génotypes parentaux, F₁ et F₂ :

(2) Parents :	6 rangs $\frac{vw}{vw}$		2 rangs $\frac{VW}{VW}$		
F ₁ :	Hybride faible $\frac{VW}{vw}$				
F ₂ :	6 rangs		hybride		
	$\frac{1 \ v \ W}{4 \ v \ W}$	} non séparés	$\frac{1 \ V \ W}{2 \ v \ W}$	} 3 hybride faible	
	W		W		} 4 V W W w w w
	w		w		
	w		w		
	w		w		
			$\frac{1}{8}$ hybride fort		

L'analyse statistique de la population F₂ démontre donc que la morphologie de l'épi chez l'orge est déterminée par deux couples d'allèles indépendants. Le passage le plus difficile dans l'analyse est la définition du phénotype qui sert de base au dénombrement. Lorsque nous avons su séparer nettement le phénotype hybride des deux autres phénotypes, nous avons pu interpréter les ségrégations et aboutir à la démonstration que la morphologie de l'épi est déterminée par deux couples d'allèles indépendants ; c'est un déterminisme bifactoriel. Certains auteurs, comme HARLAN (1979), pensent que le déterminisme est plurifactoriel. Dans ce cas il est possible que la définition des génotypes, donnée en (2), puisse être améliorée mais celle-ci reste une base de départ pour décrire la génétique de l'épi d'orge.

DISCUSSION : LES COROLLAIRES BIOLOGIQUES DE LA SEGREGATION

Les résultats de l'analyse génétique des populations d'orges soulèvent deux problèmes, l'un de génétique évolutive, l'autre de taxinomie.

1. Le caractère « 2 rangs, 6 rangs » dans la domestication de l'orge

Pour simplifier la discussion, nous ne considérons que le couple d'allèles V, v. Lequel des deux est primitif ? Cette question revient à se demander lequel des deux allèles est normal et apporté par la population d'orge sauvage, et lequel est le mutant. Dans l'organogénèse évolutive des inflorescences, il est démontré que l'inflorescence ramifiée est primitive, l'inflorescence simple est évoluée, dérivant de la première par réduction (TROLL, 1964). Suivant cette vue, l'épi 6 rangs doit être considéré comme primitif et l'épi 2 rangs comme un début de simplification de l'inflorescence. Or, dans le schéma de domestication de HARLAN (1976), l'espèce sauvage des orges cultivées est *Hordeum spontaneum*, orge à 2 rangs et à rachis cassant et grain vêtu. La domestication a abouti à une orge à 2 rangs et à rachis rigide et ensuite à une orge à 6 rangs. Sur le plan archéologique, l'inflorescence à 2 rangs apparaît la plus ancienne et l'homme a sélectionné le mutant à 6 rangs. Il y a là une contradiction entre les principes de la phylogénie et l'histoire de la domestication, contradiction que les auteurs ne relèvent pas¹.

(1) Lors de la présentation de la note, M. P. GUIGNARD, Vice-Président de la Société, nous a signalé qu'il avait reçu de l'orge sauvage à 6 rangs de l'Ethiopie. Or la carte de répartition des orges sauvages que donne HARLAN (1966 et 1976) porte sur les sites archéologiques du Moyen-Orient (le Croissant fertile et le Nord de l'Egypte), les régions plus méridionales n'entrent pas dans l'inventaire. Il semblerait donc que l'inventaire des sites

2. Les orges sauvages et cultivées forment un seul taxon spécifique

L'analyse génétique des populations d'orge n'a été possible que parce que les deux formes mutantes sont inter-fertiles. Cette aptitude avait déjà été relevée par les auteurs (HARLAN, 1964, TAKAHASHI, 1955) qui précisent en plus que les croisements avec *Hordeum spontaneum* sont également fertiles. Par contre les barrières de stérilité sont très nettes entre le groupe orges sauvages - orges cultivées et les autres espèces du genre *Hordeum*. Aussi la distinction de la section *Hordeum* à l'intérieur du genre *Hordeum*, faite par HUMPHRIES (1980) dans *Flora Europaea*, est-elle tout à fait justifiée. Malheureusement ce même auteur n'a pas pris en compte le critère de fertilité pour la section *Hordeum*, car l'élévation au rang d'espèce des orges à 2 rangs et des orges à 6 rangs, selon la nomenclature de LINNÉE, n'est maintenant plus justifiée. Comme nous l'avons vu, *H. distichon* et *H. hexastichon* sont des variétés, déterminées par des facteurs mendéliens et appartenant à la même espèce qui pourrait être appelée *H. vulgare*. Lorsqu'un taxinomiste dispose pour un genre de documents génétiques, il ne peut les ignorer. En effet, ces documents ont une valeur supérieure aux analyses floristiques, parce qu'ils sont fondés sur le fonctionnement rigoureux de la ségrégation mendélienne.

CONCLUSION : LA RIGUEUR DE LA SEGREGATION MENDELIENNE

La ségrégation « épi 2 rangs », « épi 6 rangs » n'est pas simple parce qu'elle est bifactorielle avec effet d'épistasie, mais la combinaison au hasard des 4 allèles est simple et prévisible. Cette remarquable précision est due à la disjonction rigoureuse des bivalents à la méiose et à la structure particulière du matériel génétique. Selon les termes de WHITEHOUSE (1973, p. 57), l'hérédité mendélienne définit la descendance « par la ségrégation régulière de caractères différents en des proportions simples de divers phénotypes, et par des résultats identiques dans les croisements réciproques ».

REMERCIEMENT

Le premier auteur remercie M. Michel DESPREZ, Directeur de la Station de sélection de la Maison Florimond-Desprez, de lui avoir permis de réaliser cette recherche, faite dans le cadre d'un programme de sélection sur l'orge.

BIBLIOGRAPHIE

- CAUDWELL A., 1956. — Possibilités d'obtention d'orges à 6 rangs à gros grains latéraux à partir de croisements d'orges *hexastichum* × *distichum*. *Ann. Amélior. Plantes*, 2 : 191-216.
- ELLIOT W.A. et J.M. POEHLMAN, 1975. — Inheritance of kernel-weight in six-rowed × two-rowed barley crosses (*Hordeum vulgare* L. × *Hordeum distichum* L.). *Proc. 3rd Int. Barley Genetics Symp.*, 678-685.
- HARLAN J.R., 1979. — Barley, *Hordeum vulgare* (Gramineae, Triticinae) in Evolution of Crop Plants. Ed. Simmonds N.W. (Longman, London), p. 93-98.
- HARLAN J.R. et Z.D. ZOHARY, 1966. — Distribution of wild wheats and barley. *Science*, 153 : 1074-1080.
- HUMPHRIES C.J., 1980. — *Hordeum* L. In : *Flora Europaea*, 5 : 204-205.
- MENDEL G., 1865. — Versuche über Pflanzenhybriden. Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften, Tschermak E. Ed. (Verlag Wilhelm Engelmann, 1901), p. 2-46.

- TAKAHASHI R., 1955. — The origin and evolution of cultivated barley. *Adv. Genet.*, 7 : 227-266.
- TROLL W., 1964. — Die Infloreszenzen. Ed. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, vol. 1.
- WHITEHOUSE H.L.K., 1973. — Towards an understanding of the Mechanism of Heredity. Edward Arnold (Publishers) Limited, London.
- WIKLUND K., 1954. — The breeding of early two-rowed barley from crosses between two-rowed and six-rowed varieties. *Kungl. lantbruks högskolans annaler*, Uppsala, 21 : 457-485.

- (1) *Laboratoire de Génétique écologique et
de Biologie des populations végétales
Université de Lille I
59655 Villeneuve d'Ascq Cedex*
et
- (2) *Maison de sélection Florimond-Desprez
Cappelle-en-Pévèle
59242 Templeuve*



LES SYSTÈMES GÉNÉTIQUES DANS LE GENRE *ÆNOTHERA*, SECTION *ÆNOTHERA*, SOUS-SECTION *EUCÆNOTHERA*

par Raymond JEAN

Résumé. — A partir de notre matériel expérimental, les différents systèmes génétiques de la sous-section *Eucænothera* sont décrits. Il est insisté sur la distinction, faite par STUBBE, entre espèces hétérozygotes de complexes génétiques et espèces hétérozygotes de complexes structuraux, en prenant comme exemple *Ænothera suzukiana*.

Summary. — *The different genetic systems, which act in the species of the subsection Eucænothera, are described. There are structural homozygotes, structural complex heterozygotes defined by STUBBE (Æ. suzukiana follows this system), gene complex heterozygotes and translocation mutants.*

Mots-clés :

Eucænothera, *Ænothera suzukiana*, cytogénétique, complexe structural, complexe génique.

INTRODUCTION : POSITION TAXINOMIQUE DES *EUCÆNOTHERA* DANS LE GENRE *ÆNOTHERA*

A la suite des travaux de DIETRICH (1977), qui portent sur l'inventaire systématique des *Ænothères* du continent sud-américain, la systématique à l'intérieur du genre *Ænothera* a été modifiée et précisée par STUBBE et RAVEN (1979 a) et RAVEN *et al.* (1979). A côté des 14 sections (appelées antérieurement sous-genre, et parmi lesquelles nous mentionnons la section *Megapterium* aux capsules ailées, qui comprend l'espèce *Æ. missouriensis*), la section *Ænothera* regroupe toutes les *Ænothères* à fleur jaune, à stigmate tétralobé, à capsule fusiforme à cylindrique, contenant des graines sans sillons. Elle est divisée en 4 sous-sections, dont 3 ont une valeur géographique : la sous-section *Emersonia* à espèces pérennes (dont *Æ. organensis* qui a servi à définir l'autoincompatibilité de fécondation, EMERSON, 1938), la sous-section *Munzia*, la plus importante, réunissant toutes les espèces sud-américaines, la sous-section *Raimannia* à graines non anguleuses, comprenant des espèces nord-américaines en faible nombre, et enfin la sous-section *Eucænothera* à graines anguleuses, indigène du continent nord-américain. Les deux dernières sous-sections ont fourni des adventices anciennes pour la flore européenne : les *Raimannia*, d'introduction plus récente, même de la période historique, sont localisées dans le Sud et le Sud-Ouest de la France ; les *Eucænothera*, introduites durant le Quaternaire, participent aux formations pionnières dans toute l'Europe, en particulier à celles des terrasses alluviales remaniées par les travaux d'aménagement.

Trois auteurs sont à l'origine de nos connaissances sur les *Ænothères* : l'Allemand RENNER, l'Américain CLELAND et l'Anglais CATCHESIDE. Les travaux de ces auteurs ont familiarisé les généticiens et les systématiciens avec la notion d'hétérozygote de complexes (DARLINGTON, 1937, LINDER, 1959, 1962, TILQUIN, 1981) et ont donné des *Eucænothera* l'image d'un système génétique original. Mais l'attrait scien-

tifique qu'a suscité un tel système, ne doit pas voiler l'état génétique de l'ensemble des taxons de la sous-section *Euænothera* sur le continent nord-américain. En effet, l'hétérozygotie de complexe n'est pas le seul système génétique des *Euænothera*. A mesure que le nombre d'espèces analysées augmente, d'autres systèmes sont décrits, et nous nous proposons d'en donner une vue d'ensemble, dont nous pouvons dégager les caractères communs, qui font la cohésion de la sous-section *Euænothera*.

DESCRIPTION DES SYSTEMES GENETIQUES

1. - Les homozygotes de structure

Nous les mentionnons en premier, car ils prennent une place tout à fait à part dans la sous-section. En effet, ce sont des *Ænothères* qui présentent en diacynèse 7 bivalents, possèdent un pollen homogène de grains pleins (avec des grains vides accidentels, jusqu'à 20 %) et ne ségrègent pas de complexe en méiose. Ces plantes suivent une génétique classique. Si les espèces hétérozygotes, décrites ci-dessous, n'avaient pas existé, on n'aurait pas relevé leurs propriétés génétiques. C'est par référence aux espèces à complexes que ces plantes ont été dénommées homozygotes de structure, sans qu'on sache vraiment si elles sont issues de plantes hétérozygotes de structure.

La majorité des homozygotes appartiennent à l'espèce collective *Æ. hookeri*. Celle-ci est endémique du plateau californien et elle est isolée des autres *Euænothères* du continent nord-américain. A cette espèce s'ajoutent deux espèces à aire étroite et disjointe : *Æ. grandiflora*, près de Mobile dans l'Alabama, *Æ. argillicola*, en Pennsylvanie (CLELAND, 1972). La flore européenne possédait une seule espèce homozygote, *Æ. purpurata*, dans la région de Hanover (KLEBAHN, 1913), malheureusement disparue, mais maintenue dans les collections d'*Euænothère* (la collection standard de RENNEN).

2. - Les hétérozygotes de complexes

La majorité des *Euænothera* sont de ce type, et ce groupe était considéré comme très homogène. Mais des analyses récentes d'espèces nouvelles, *Æ. suzukiانا* par nous-même (1979), *Æ. wolfii* par STUBBE (1980) ont conduit à reconnaître et préciser deux systèmes génétiques, l'un fonctionnant avec complexes structuraux et géniques et l'autre avec des complexes uniquement structuraux.

a) LES HÉTÉROZYGOTES DE COMPLEXES GÉNÉTIQUES

Ces hétérozygotes ont été les premiers décrits et les travaux des auteurs de la première moitié de ce siècle se réfèrent à eux.

Ces espèces ségrègent en méiose deux complexes qui sont analysés dans les croisements réciproques interspécifiques. Le complexe est un bloc factoriel dont la liaison s'étend aux 7 chromosomes du lot haploïde.

Le support cytologique du complexe est un système de translocation, étendu aux 14 chromosomes du caryotype. Il en résulte en diacynèse de méiose l'anneau de 14 chromosomes, qui définit les *Ænothères* comme des hétérozygotes de structure. L'anneau se dispose de manière alternée en métaphase I, de sorte qu'à chaque pôle de la cellule-mère se réunissent les mêmes 7 chromosomes, à la suite de la disjonction anaphasique. Tout se passe comme s'il y avait une liaison entre les 7 chromosomes du caryotype haploïde. Il en découle, au niveau du génome une liaison étroite entre les gènes des 7 chromosomes, à la condition que les échanges entre les segments de chromosomes homologues, lors de l'appariement, soient empêchés. Depuis CATCHESIDE (1940), les cytogénéticiens ont toujours pensé que la raison de cet empêchement réside dans la structure des chromosomes. Tous les chromosomes du caryotype sont métacentriques, et, de part et d'autre du centromère, les segments proximaux sont hétérochromatiques et doivent être libres de chiasmata, les segments

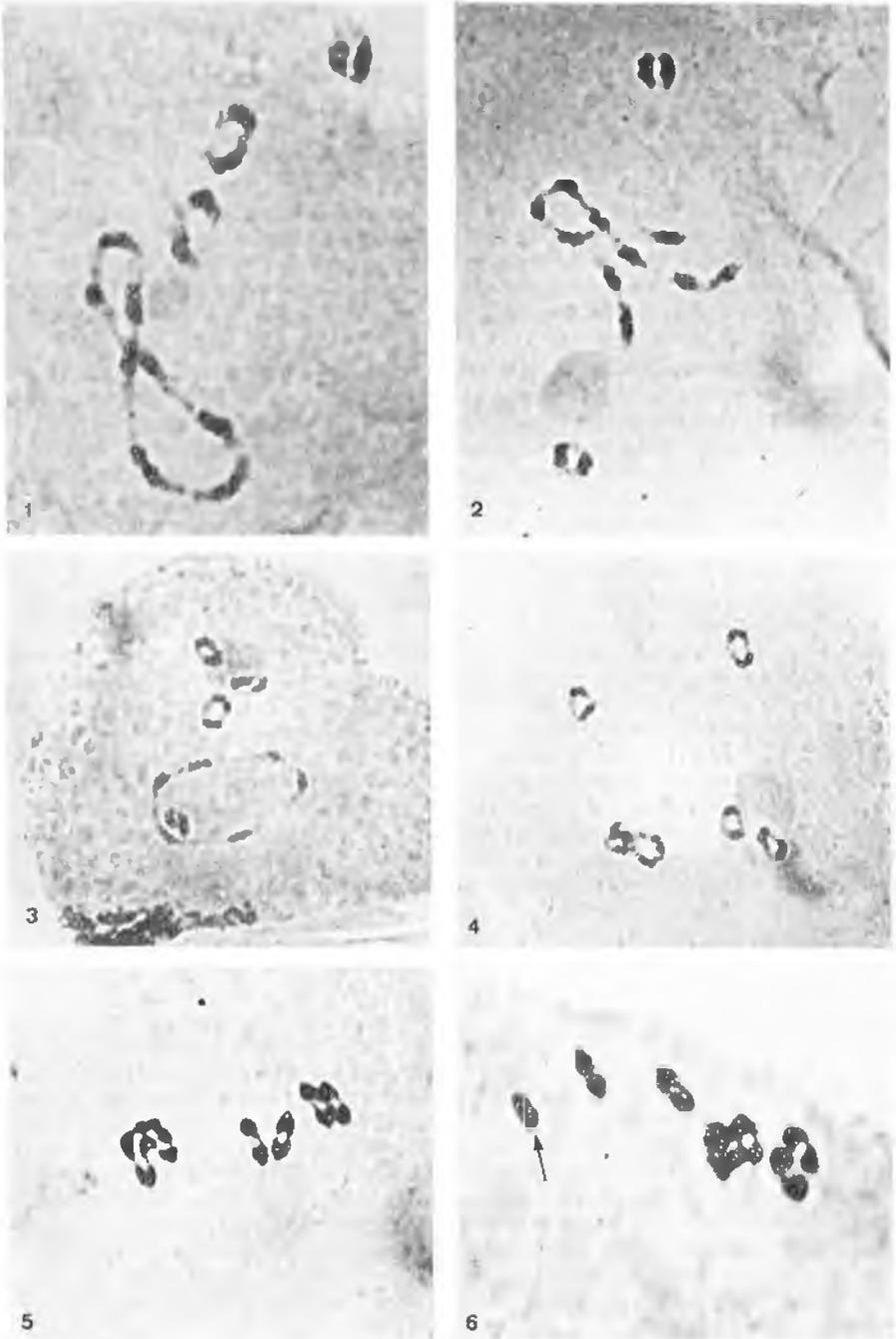
les « segments différentiels ». Ce sont eux qui portent les gènes marqueurs des complexes. Lorsqu'une mutation apparaît au locus d'un gène de ce segment, elle ne pourra s'échanger avec l'allèle du segment homologue. En réalité, nous avons montré qu'il faut nuancer cette hypothèse : les recombinaisons entre complexes existent, mais les complexes recombinés ne sont pas viables et sont éliminés dans les grains vides, caractéristiques de la population pollinique des *Euænothères* (JEAN, 1974, 1977).

La résultante de l'ensemble de ces faits cytologiques est que les mutations qui apparaissent au cours des temps restent liées à un complexe. En outre, il est probable que l'espèce est un hybride interspécifique, chaque parent apportant un complexe. Les deux complexes d'une espèce sont ainsi hétérozygotes. L'espèce est dite hétérozygote de complexes géniques selon la terminologie introduite par STUBBE (1980).

En régime d'autofécondation, une telle espèce doit donner des combinaisons de complexes hétérozygotes et homozygotes. Or, la particularité étonnante de l'espèce hétérozygote de complexes géniques est que l'hétérozygotie est permanente : elle se maintient de génération en génération. Si un complexe est dénommé A et l'autre B, seule est transmise la combinaison AB qui est celle de l'espèce, les combinaisons AA et BB n'étant pas réalisées. Les mécanismes génétiques varient suivant les espèces : ou bien les combinaisons AA et BB sont inviabilés, les graines sont vides (cas d'*Œ. erythrosepala*) ; ou bien l'un des complexes n'intervient pas à la fécondation et de manière compensée dans les deux gamétophytes : par exemple, le pollen au complexe A donne les tubes polliniques, le pollen au complexe B ne germant pas ; et inversement seule la macrospore B donne un sac embryonnaire. Ce mécanisme a été dénommé létalité gamétophytite compensée. Son fonctionnement n'a pas encore été élucidé de manière claire, et différentes hypothèses sont proposées : HARTE (1975) qui a analysé le phénomène dans le gamétophyte mâle, démontre une compétition pollinique dans la germination entre les pollens des deux complexes. STEINER (1956, 1964) met en évidence un système d'auto-incompatibilité gamétophytite, chaque gamète portant un gène S différent ; enfin GÖPEL (1970) fait appel à l'interaction génome - plastome, un des deux génomes étant en harmonie avec le plastome de la plante. Quoi qu'il en soit de ces mécanismes, chacun aboutit au même résultat : seule la combinaison AB est assurée à la fécondation. L'espèce d'*Euænothera* à complexes géniques est ainsi une lignée pure d'hétérozygotes.

Sur le plan taxinomique, deux conséquences pratiques se dégagent de cet état génétique : 1. l'espèce doit être décrite par la composition génique et la structure chromosomique de chacun des deux complexes, travail très long, mais qui a l'avantage de bien pouvoir situer une espèce nouvelle par rapport aux espèces connues ; 2. les complexes différant entre eux par des caractères morphologiques très fins, les espèces sont à la fois distinctes et proches morphologiquement et sont souvent limitées à quelques populations et même à une seule population (comme *Œ. atrovirens*, JEAN et LINDER (1977) et les espèces décrites en Europe centrale par ROSTANSKI (1965, 1968, 1977)). Devant cet état de fait, les solutions adoptées par les systématiciens nord-américains (MUNZ 1965, CLELAND 1972) et les systématiciens européens ont été différentes. Les premiers ont constitué des espèces collectives basées sur des caractères cytogénétiques et de plastome, et à l'intérieur desquelles, ils distinguent des populations dénommées suivant leur localité ; les seconds ont la tendance inverse qui est de limiter l'espèce à de petites populations et ainsi de multiplier les taxons spécifiques, ce qui est une attitude non conforme à l'état génétique des *Euænothera*.

Toutes les espèces européennes sont des hétérozygotes de complexes géniques. Les stations privilégiées sont les terrasses alluviales, où se développent les groupe-



Diacinèse d'hétérozygotes et d'homozygotes de structure d'*Enothera suzukiana*.

ments pionniers, vallées du Rhin, du Rhône et de la Loire pour la France (LINDER, 1957). D'autres populations croissent dans des zones purement sableuses ou gréseuses, les Landes, les dunes du littoral de la Manche et de la Méditerranée, certains terrils du Bassin houiller du Nord de la France. Sur le continent nord-américain, la majorité des espèces des grandes plaines des Etats-Unis et du Canada sont également des hétérozygotes de complexes géniques. Leur répartition suit une loi phylogénétique qu'a si bien démontré CLELAND (1972) : en allant du Sud vers le Nord, les populations peuvent se déduire les unes des autres par la suite ordonnée des translocations qui sont d'excellents marqueurs génétiques. Par contre, les populations européennes sont mélangées sans ordre logique dans les translocations ; des populations voisines ne peuvent se comparer. Par ce caractère de discontinuité, la flore européenne des *Euænothera* révèle bien sur le plan cytogénétique son origine de flore adventice.

b) LES HÉTÉROZYGOTES DE COMPLEXES STRUCTURAUX

Quand nous analysons, entre les années 1975 et 1978, les complexes d'*Æ. suzukiana*, espèce nouvelle de la flore japonaise (JEAN et LINDER, 1979), nous avons rencontré un fait génétique nouveau : cette plante à anneau de 8 chromosomes et 3 bivalents en diacynèse (fig. 1) présentait bien deux types de gamète à formule chromosomique différente, mais ces gamètes n'étaient pas reconnaissables par des caractères génétiques propres. Cette espèce n'était donc pas hétérozygote génique, mais avait simplement le caractère d'hétérozygote structurale. De son côté, STUBBE (1980) rencontrait les mêmes caractéristiques génétiques sur *Æ. wolfii* du groupe *hookeri*. Et il a introduit une distinction nouvelle dans les *Euænothères* : il sépare celles qui portent des complexes géniques (analysées plus haut) de celles qui portent des complexes uniquement structuraux.

En définitive, les *Ænothères* hétérozygotes de complexes structuraux sont des *Ænothères* qui présentent un système de translocation réciproque étendu à tous les chromosomes ou à une partie des chromosomes du caryotype. Mais les deux complexes structuraux ne portent pas de gènes marqueurs qui auraient permis de les différencier génétiquement. La méiose se déroule comme chez les hétérozygotes de complexes géniques, mais à la suite de la fécondation une des deux ou les deux combinaisons homozygotes de complexes (AA et BB, suivant la terminologie définie plus haut) peuvent rester viables. En outre les complexes peuvent être remaniés dans leur structure, sans que la morphologie de la plante change. La descendance d'une telle *Euænothère* est instable dans sa structure chromosomique, mais demeure bien stable dans sa morphologie. Voici les résultats cytologiques pour *Æ. suzukiana*. Un sondage caryologique sur une population d'une vingtaine de plantes, issue par autofécondation d'une plante à anneau de 8 chromosomes et 3 bivalents, a donné à côté de plantes de structure parentale, une plante à anneau de 10 et 2 bivalents (fig. 2), une plante à anneau de 6 et 4 bivalents (fig. 3 et 5) et une plante à 7 bivalents (fig. 4). Toutes ces plantes ont la même morphologie, cependant celle à 7 bivalents est reconnaissable, parce qu'elle présente en début

Fig. 1. — Type spécifique, 8,3 II (\times 3 500).

Fig. 2. — Type 10,2 II (\times 2 000).

Fig. 3. — 6,4 II (\times 1 000).

Fig. 4. — Type homozygote de structure à 7 II (\times 1 000).

Fig. 5. — Type 6,4 II ; l'anneau de 6 chromosomes tend à prendre la disposition alternée (\times 2 500).

Fig. 6. — Homozygote de structure trisomique, 7 II + 1 I ; l'univalent est indiqué par la flèche (\times 3 100). Coloration au carmin acétique ferrique.

de floraison des boutons floraux avortés et que son feuillage est légèrement vert-jaunâtre. Ces caractères nous ont permis d'isoler plus facilement dans des populations plus importantes les homozygotes de structure qui sont confirmés par un sondage cytologique de 2 ou 3 plantes. Voici les résultats pour 3 populations, chacune issue d'une plante à structure chromosomique différente :

Figure de diacinese de la plante autofécondée	Nbre de plantes issues de l'autofécondation	Nbre de plantes à 7 bivalents	%
8, 3 II	87	26	30
10, 2 II	62	18	29
6, 4 II	45	13	27

L'analyse cytologique de ces homozygotes n'a pas été entreprise, de sorte que nous ne savons pas si les deux combinaisons ou l'une des deux combinaisons de complexes AA et BB sont réalisées.

Cette lacune ne nous empêche pas de constater que l'hétérozygotie structurale n'est pas maintenue de manière absolue : les hétérozygotes de structure restent prépondérants, mais les homozygotes de structure les accompagnent. Il est possible qu'en population naturelle, ceux-ci ne se maintiendraient pas, car ils sont fragiles, comme nous l'avons signalé plus haut et ils présentent des anomalies de méiose : une plante à 7 bivalents a donné une plante trisomique stérile (fig. 6).

Le nombre des espèces qui suivent ce système génétique n'est pas encore connu. Celles-ci se situent dans les zones de contact des populations du groupe *hookeri* et du groupe *biennis* à l'est du plateau californien. Il est possible qu'il y ait une relation de parenté entre les homozygotes et les hétérozygotes de structure. L'appartenance d'*Æ. suzukiana* au groupe *hookeri* par les caractères du plastome vient à l'appui de cette hypothèse.

3. - Les mutants de translocation

Ils constituent un cas particulier d'hétérozygotes de complexes géniques. Ils ont été observés et décrits la première fois par de VRIES (1913) et leurs caractères génétiques ont été définis par RENNER (1943). Ils sont issus d'espèces dont l'un des complexes est *velans*. Ces espèces sont pour la flore européenne *Æ. erythrosepala*, *Æ. coronifera*, *Æ. conferta*. Elles présentent toutes les trois en diacinese un anneau de 12 chromosomes et un bivalent. Dans leur descendance par autofécondation peuvent apparaître dans la proportion de 0,1 à 1 % un type morphologique nouveau, caractérisé par des boutons floraux trapus et fortement striés, d'où la dénomination floristique de *forma rubrisepala* que leur a donné RENNER (1956). Leur figure de diacinese est soit un anneau de 6 chromosomes et 4 bivalents, soit un anneau de 4 chromosomes et 5 bivalents. La *forma rubrisepala* est donc issue d'un remaniement chromosomique par translocations, elle est un mutant de translocations. Son génotype est composé du complexe *velans*, identique à celui de la plante-mère et d'un complexe nouveau appelé *subvelans*, dont 4 ou 5 chromosomes sont de type *velans* et les 2 ou 3 chromosomes restants sont des chromosomes du complexe femelle de la plante-mère. Le mutant est ainsi partiellement homozygote, le complexe génique est limité aux 4 ou 6 chromosomes de l'anneau.

Les mutants que de VRIES (1913), RENNER (1943) et CATCHESIDE (1940) ont obtenu à partir d'*Æ. erythrosepala* ont donné dans leur descendance par autofécondation des plantes homozygotes de complexes à 7 bivalents, appelées homozygotes de translocations. Le complexe à l'état homozygote diploïde est le complexe *subvelans* du mutant de translocations.

Dans notre propre matériel, *Ĉ. erythrosepala* ne nous a pas donné de mutant de translocations. Par contre, *Ĉ. coronifera* et *Ĉ. conferta* ont donné des mutants de translocations, caractérisés par un anneau de 4 chromosomes et 5 bivalents en diacnèse. Depuis dix ans que nous les avons en culture, ces mutants ont eu la particularité de rester stables dans la lignée d'autofécondation, ils se comportent comme des hétérozygotes de complexes géniques. Ce n'est que dans la descendance issue du croisement entre le mutant de *Ĉ. conferta* et celui de *Ĉ. coronifera* que sont apparus des homozygotes de structure, ayant le complexe nouveau à l'état homozygote. On voit que ces mutants présentent un intérêt fondamental en génétique évolutive, car ils illustrent une voie de retour vers l'état homozygote pour les plantes à complexes géniques, en passant par un stade d'hétérozygote partiel.

CONCLUSION

Une vue d'ensemble sur les espèces d'*Euœnothera* nous permet de dire qu'il existe 3 systèmes génétiques : les homozygotes, les hétérozygotes de complexes géniques et les hétérozygotes de complexes structuraux. Les deux premiers systèmes sont nettement tranchés, car ils se sont formés dans des aires géographiques bien distinctes. En particulier, les *Euœnothères* aux complexes géniques ont pu se diversifier au maximum par l'espace qui leur était offert dans la grande plaine nord-américaine. A l'opposé, les *Euœnothères* aux complexes structuraux offrent un système plus souple dans lequel homozygotes et hétérozygotes de structure coexistent.

Le caractère commun à ces systèmes réside dans leur finalité qui est d'assurer l'hétérozygotie. Vu les mécanismes cytologiques que nous avons décrits, ce fait est évident pour les espèces à complexes géniques, qu'elles soient autopolinisées ou xénopolinisées. On pourrait même penser que le nombre d'allèles à l'état hétérozygote soit très élevé, plus élevé du moins que dans n'importe quelle autre espèce. Il n'en est rien si on prend comme référence le nombre d'allèles qui déterminent les allozymes. En effet, l'équipe de LEVIN (1975) a montré par cette technique que l'hétérozygotie est nette, mais de même valeur que celle d'autres taxons.

Les hétérozygotes à complexes structuraux et les homozygotes assurent l'hétérozygotie par des mécanismes plus classiques : la pollinisation entomophile y est de règle. Certaines espèces ajoutent des dispositions empêchant l'autofécondation : le style long dépassant les anthères chez les espèces du groupe *hookeri* et du groupe *argillicola*, le système génique S d'auto-incompatibilité chez *Ĉ. grandiflora* (STUBBE et RAVEN, 1979 b). Si on considère ainsi la stratégie de reproduction de l'ensemble des espèces de la sous-section *Euœnothera*, l'hétérozygotie de complexes perd son caractère de singularité, elle apparaît comme un mécanisme parmi d'autres qui maintient l'hétérozygotie dans les populations.

BIBLIOGRAPHIE

- CATCHESIDE D.G., 1940. — Structural analysis of *Ĉnothera* complexes. *Proc. Roy. Soc.*, London, B 12 : 509-535.
- CLELAND R.E., 1972. — *Ĉnothera*. Cytogenetics and Evolution. *Experimental Botany*, 5 : 1-366.
- DARLINGTON C.D., 1937. — Recent advances in Cytology. Ed. J. & A. Churchill Ltd., London, p. 388-345.
- DE VRIES H., 1919. — *Ĉnothera lamarckiana erythrina*, eine Halbmutante. *Z. ind. Abst. u. Vererb.*, 21 : 91-118.
- DIETRICH W., 1977. — The south american species of *Ĉnothera*, sect. *Ĉnothera* (*Raimannia*, *Renneria*, *Onagraceae*). *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 64 : 425-626.
- EMERSON S.H., 1938. — The genetics of self-incompatibility in *Ĉnothera organensis*.

- HARTE C., 1975. — Competition in haploid generation in *Œnothera*. I : Gamete and Competition in plants and animals. Ed. D.L. Mulcahy, p. 31-41.
- GÖPEL G., 1970. — Plastomabhängige Pollensterilität bei *Œnothera*. *Theor. appl. Genet.*, 40 : 111-116.
- JEAN R., 1974. — La létalité pollinique dans le système génétique du sous-genre *Euœnothera*. *Thèse de Doctorat d'Etat*, Université de Lille I, 175 p.
- JEAN R., 1977. — An attempted analysis of the tetrads in the complex heterozygote species of the genus *Euœnothera*. *Theor. appl. Genet.*, 49 : 219-227.
- JEAN R. et R. LINDER, 1977. — Étude cytogénétique d'*Œ. atrovirens*, SHULL et BARTLETT (1914), nouvelle adventice en Europe. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 124 : 427-443.
- JEAN R. et R. LINDER, 1979. — *Œnothera suzukiana*, *species nova*. Analyse floristique et cytogénétique. *Cytologia*, 44 : 757-780.
- KLEBAHN H., 1913. — Formen, Mutationen und Kreuzungen bei einigen *Œnotheren* aus der Lüneburger Heide. *Jahrb. Hamb. Wiss. Anst.*, 31 : 1-64.
- LEVIN D.A., 1975. — Genetic correlates of translocation heterozygosity in plants. *Bioscience*, 25 : 724-728.
- LEVY M., E. STEINER et D.A. LEVIN, 1975. — Allozyme genetics in permanent translocation heterozygotes of *Œnothera biennis* complexes. *Biochem. Gen.*, 13 : 487-500.
- LINDER R., 1957. — Les *Œnothera* récemment reconnus en France. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 104 : 515-524.
- LINDER R., 1959. — Les *Œnothères* et leurs particularités. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.*, 12 : 95-101.
- LINDER R., 1962. — La caryosystématique particulière des *Œnothères*. *Rev. Cytol. Biol. vég.*, 25 : 343-347.
- MUNZ P.A., 1965. — North American Flora. *Onagraceae*. II (5) : 79-177.
- RAVEN P.H., W. DIETRICH et W. STUBBE, 1979. — An outline of the systematics of *Œnothera*, subsec. *Euœnothera* (*Onagraceae*). *Systematic Bot.*, 4 : 242-252.
- RENNER O., 1943. — Über die Entstehung homozygotischer Formen aus komplexheterozygotischen *Œnotheren*. II. Translokationshomozygoten. *Z. Bot.*, 39 : 49-105.
- RENNER O. et U. HIRMER, 1956. — Zur Kenntniss von *Œnothera*. I - Über *Œnothera conferta*. *Biol. Zblatt.*, 75 : 513-531.
- ROSTANSKI K., 1965. — Some new taxa in the genus *Œnothera* L., subgenus *Euœnothera*. *Fragm. flor. geobot.*, 11 : 499-523 ; *ibid*, 14 : 189-195, 1968 ; *ibid.*, 23 : 285-293, 1977.
- STEINER E., 1956. — New aspects of the balanced lethal mechanism in *Œnothera*. *Am. J. Bot.*, 41 : 486-500.
- STEINER E., 1964. — Incompatibility studies in *Œnothera* : the distribution of S_1 alleles in *biennis* 1 populations. *Evolution*, 18 : 370-378.
- STUBBE W., 1980. — Über die Bedingungen der Komplexheterozygotie und die beiden Wegen der Evolution komplexheterozygotischer Arten bei *Œnothera*. *Ber. deutsch. bot. Ges.*, 93 : 441-447.
- STUBBE W. et P.H. RAVEN, 1979a. — A genetic contribution to the taxonomy of *Œnothera*, sect. *Œnothera* (including subsections *Euœnothera*, *Emersonia*, *Raimannia* and *Munzia*). *Pl. Syst. Evol.*, 133 : 39-59.
- STUBBE W. et P.H. RAVEN, 1979b. — Genetic selfincompatibility in *Œnothera*, subsec. *Euœnothera*. *Science*, 207 : 327.
- TILQUIN J.P., 1981. — La caténation des chromosomes. *Bull. Soc. Roy. bot. Belg.*, 114 : 161-175.

ÉTUDE DE LA TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE DES SOUS-UNITÉS DE GLUTÉNINE DANS LA DESCENDANCE F₁ ET F₂ D'UN CROISEMENT RÉCIPROQUE ENTRE DEUX CULTIVARS DE BLÉ TENDRE

par Thierry BURNOUF (1), Annick FACON-LE BLANC (1), Pierre POUILLARD (2)
et Robert BOURIQUET (1)

Résumé. — La composition en sous-unités de gluténine de haut poids moléculaire (H P M) (133 000 à 65 000 daltons) de grains hybrides F₁ et F₂ obtenus par croisements réciproques entre les cultivars « Capitole » et « Clément » est examinée à l'aide de l'électrophorèse en gel de polyacrylamide, en présence de dodécyl sulfate de sodium (S D S). L'analyse des grains de première génération révèle que l'ensemble des composants de H P M présents dans les géniteurs sont transmis à la descendance. En raison de la triploïdie de l'albumen, et à cause des doses différentes des gènes d'origine maternelle et paternelle (rapport égal à 2 : 1) dans ce tissu, on observe un effet marqué du sens du croisement sur la synthèse des protéines caractéristiques d'un seul des parents. Il apparaît que les gènes codant les sous-unités de H P M s'expriment au sein de l'albumen hybride quelle que soit la dose à laquelle ils sont présents (1 : 2 ou 3). L'analyse des grains de la deuxième génération met en évidence que certains grains possèdent la même composition en sous-unités de gluténine que l'un ou l'autre des parents, tandis que d'autres contiennent des composants issus de chacun des deux géniteurs. Une analyse statistique de la présence de deux sous-unités de H P M (bande 4, P M = 111 000 ; bande 5, P M = 108 000) au sein des grains des populations F₂ réciproques révèle que ces deux polypeptides sont codés par des gènes dominants. D'une façon générale, l'étude des grains F₁, tout comme celle des grains F₂, indique que la transmission génétique des sous-unités de gluténine suit le mode de la co-dominance.

Summary. — The composition in high molecular weight glutenin subunits (from 133 000 to 65 000 daltons) of F₁ and F₂ hybrid kernels obtained from a reciprocal cross between hexaploid wheat cultivars « Capitole » and « Clément », was studied by means of sodium dodecyl sulphate polyacrylamide gel electrophoresis. The analysis showed that these polypeptides were transmitted to the F₁ grain generation from the parental cultivars. In accordance with the triploid nature of the endosperm tissue (3 n) and with the maternal and paternal gene dosage ratio (2 : 1) in the endosperm itself, a significant effect of the maternal parent was registered when focusing on subunits which were unique to one of the parents and when comparing pairs of reciprocal grains. Genes coding for the H M W subunits manifested themselves whatever their doses were (one, two or three) in the hybrid endosperm. The analysis of F₂ grains evidenced that some of them had the same composition in glutenin subunits as one or the other of the parental cultivars, others having all the bands detected in the patterns of the parents. The χ^2 tests for the presence of two H M W subunits of glutenin (band 4, 111 000 ; band 5, 108 000) in the F₂ populations indicated that these polypeptides, which were unique to one or the other of the parents, were coded by dominant genes since they were present in the ratio of three present to one absent. So, this study of F₁ and F₂ wheat hybrid kernels evidence that the glutenin subunits inheritance is consistent with the co-dominant type.

Mots-clés : gluténines, valeur boulangère, blé, déterminisme génétique.

INTRODUCTION

Tenant d'expliquer les différences de qualité boulangère existant entre les variétés de blé hexaploïde (blé tendre), de nombreux auteurs ont signalé l'influence possible des gluténines qui constituent une des fractions majeures des protéines de réserve du grain de blé. En effet, cette classe de protéines à haut poids moléculaire (H P M) semble être responsable de la force et de l'élasticité des pâtes boulangères (voir WALL, 1979, pour revue). Les gluténines sont constituées par l'assemblage de sous-unités protéiques à P M différent, reliées entre elles par des ponts disulfures. Ces liaisons peuvent être réduites par l'action d'un réducteur, comme le β -mercapto-éthanol ; cette réaction qui accroît la solubilité des gluténines permet les analyses électrophorétiques de leur composition unitaire.

C'est par ce biais qu'ont été révélées les différences de composition en sous-unités de gluténine entre des blés à propriétés technologiques diverses. Ainsi, la présence du génome D chez les blés hexaploïdes se traduit par la synthèse de sous-unités à H P M qui sont absentes des blés tétraploïdes (blés durs) non utilisés en panification (ORTH et BUSHUK, 1973 b ; BIETZ et al., 1975). De même, des différences sont enregistrées au sein d'un échantillonnage de variétés hexaploïdes nord-américaines (HUEBNER, 1970 ; ORTH et BUSHUK, 1973 a ; BIETZ et al., 1975) et australiennes (LAWRENCE et SHEPHERD, 1980), mais les relations existant avec la valeur en panification restent imprécises. Par contre, l'analyse de cultivars européens qui présentent des liens génétiques (ZEVEN et ZEVEN-HISSINK, 1976), indique que certaines sous-unités à H P M peuvent influencer la qualité (BURNOUF et BOURIQUET, 1980). Cette même constatation est réalisée chez diverses lignées issues de croisements entre variétés anglaises (PAYNE et al., 1979 ; 1981).

Sur la base des données que nous avons obtenues (BURNOUF et BOURIQUET, 1980), nous avons entrepris des croisements entre des cultivars de valeur boulangère différente, se distinguant par la nature des gluténines. Dans cet article, nous décrivons les résultats de l'analyse électrophorétique de grains de 1^{re} et 2^e génération issus d'un croisement réciproque entre « Capitole », cultivar de bonne qualité, et « Clément », impanifiable. Cette étude permet de préciser le déterminisme génétique des sous-unités de gluténine.

MATERIEL ET METHODES

Croisements : les croisements réciproques entre les cultivars parentaux sont effectués selon les méthodes classiques de castration des étamines et de pollinisation manuelle. Les épis sont alors protégés de toute allopollinisation étrangère par des sachets. La génération F₂ est obtenue par autopolinisation des fleurs portées par les épis des plantes F₁.

Extraction des gluténines : d'une façon générale, les grains F₁ analysés sont divisés en deux parties ; celle portant l'embryon est conservée puis semée, l'autre étant soumise à l'extraction chimique des gluténines selon la méthode décrite par BIETZ et al. (1975). On extrait les albumines et les globulines, encore appelées « protéines solubles », par une solution saline (NaCl 0,04 N) et les gliadines par une solution éthanolique (Éthanol 70 %). L'analyse électrophorétique porte sur le culot résiduel qui contient les gluténines.

Le nombre de grains F₂ analysés étant important, les études électrophorétiques sont entreprises directement sur un demi-grain broyé selon la technique choisie par PAYNE et al. (1979). Nous avons comparé ces deux méthodes et vérifié la parfaite cohérence des résultats obtenus lorsqu'il s'agit d'étudier les sous-unités de gluténine à H P M (BURNOUF, 1981).

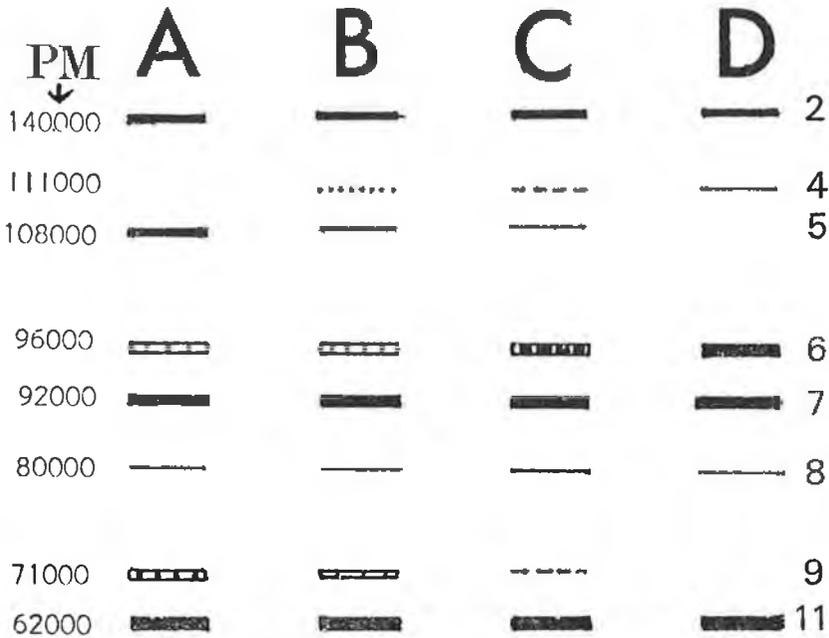


Fig. 1. — Diagramme des sous-unités à HPM extraites des cultivars parentaux « Capitole » (A) et « Clément » (D) ainsi que des grains hybrides F₁ « Capitole » × « Clément » (B) et « Clément » × « Capitole » (C). Electrophorèse en gel de polyacrylamide - SDS. PM : Poids moléculaire (en Daltons).

Electrophorèse en gel de polyacrylamide - S D S* : la méthode d'électrophorèse est similaire à celle décrite précédemment (BURNOUF et BOURIQUET, 1980) si ce n'est que pour ce travail une concentration en acrylamide de 7,5 % a été utilisée. Le colorant des protéines est le Bleu Brillant de Coomassie R 250. Après décoloration des gels (WEBER et OSBORN, 1969), l'intensité de coloration des bandes protéiques est déterminée à l'aide d'un lecteur intégrateur VERNON P H I muni d'un filtre orange (n° 16, 588 nm). La numérotation des bandes électrophorétiques suit les critères choisis préalablement (BURNOUF et BOURIQUET, 1980).

RESULTATS

Les diagrammes électrophorétiques de la figure 1 indiquent la composition en sous-unités de gluténine de H P M des cultivars parentaux « Capitole » (A) et « Clément » (D) ; ils diffèrent par les polypeptides à PM supérieur à 62 000. Les sous-unités 5 (PM 108 000) et 9 (71 000) qui existent dans les grains de « Capitole » sont absentes dans les grains de « Clément » qui contiennent, par contre, la sous-unité 4 (111 000). Les diagrammes B et C représentent l'électrophorégramme des sous-unités de gluténine extraites des grains hybrides F₁ réciproques obtenus respectivement par croisements « Capitole » × « Clément » et « Clément » × « Capitole ». La comparaison de la distribution des bandes protéiques dans les diagrammes électrophorétiques des parents et des hybrides indique que les sous-unités de gluténine sont transmises dans les grains F₁, qu'elles soient présentes simultanément dans chacun des parents (bandes 2, 7, 8 et 11) ou simplement dans un seul (bandes 4, 5 et 9). Dans ce dernier cas, l'intensité de la coloration des bandes qui est en

relation avec la quantité de protéines, varie en fonction du sens du croisement. Des enregistrements réalisés à l'aide du lecteur de gel permettent de préciser que l'intensité de coloration de ces bandes est sensiblement réduite aux 2/3 de celle des mêmes bandes parentales, si elles sont héritées du parent ♀, et au 1/3 si elles sont transmises par le parent ♂. La composition en gluténine des grains F₁ est donc largement influencée par celle du parent ♀.

L'analyse des grains prélevés au sein des populations F₂ est résumée par les figures 2 (« Capitole » × « Clément ») et 3 (« Clément » × « Capitole »). On retrouve les diagrammes des gluténines des cultivars parentaux : « Capitole » (Fig. 2 A et 3 B) et « Clément » (Fig. 2 B et 3 A). Parmi la population des grains F₂ existent à la fois des grains dont la composition en sous-unités de gluténine est identique à celle des parents (Fig. 2 C et 2 D ; 3 C et 3 D), d'autres qui possèdent l'ensemble des polypeptides détectés dans les deux parents (Fig. 2 E et 2 F ; 3 E et 3 F). L'intensité relative de la coloration des sous-unités détectées dans un seul des parents varie au sein de l'ensemble des grains F₂ (par exemple bandes 4 et 5 ; diagrammes 2 D, 2 E et 2 F).

Nous avons réalisé une analyse statistique du pourcentage de la présence des sous-unités 4 et 5, au sein d'un échantillonnage des grains F₂. Les résultats sont transcrits dans le tableau I pour le croisement « Capitole » × « Clément » et dans le tableau II pour le croisement réciproque. Les dénombrements sont faits, respectivement sur 157 et 99 grains. Les valeurs trouvées indiquent que ces sous-unités sont chacune présentes dans la population F₂ à un taux de fréquence proche de 3 : 1 (χ^2 : 1,55 et 1,33, croisements « Capitole » × « Clément » ; χ^2 : 0,27 et 0,66, croisement « Clément » × « Capitole » ; p = 0,05). Il est donc vraisemblable que ces deux sous-unités soient codées par des gènes dominants. Il convient de noter que sur le total des 256 grains analysés, aucun n'est dépourvu simultanément des bandes 4 et 5, événement qui devrait se produire statistiquement dans 1/9 des grains analysés, soit 28 grains, si ces deux sous-unités étaient codées par des gènes situés sur des chromosomes différents.

Tableau I : Croisement « Capitole » × « Clément » : dénombrement du taux de présence des bandes 4 et 5 dans la population F₂ et test de χ^2 (hypothèse d'un gène dominant codant ces sous-unités).

	Nombre de grains avec la sous-unité			
	4		5	
	Absente	Présente	Absente	Présente
Proportion attendue	46	111	33	124
χ^2 (3 : 1)	i	3	i	3
	1,55		1,33	

χ^2 3,84 ; l'hypothèse est acceptable à la quasi certitude 0,95.

Tableau II : Croisement « Clément » × « Capitole ».

	Nombre de grains avec la sous-unité			
	4		5	
	Absente	Présente	Absente	Présente
χ^2 (3 : 1)	72	27	78	21
	0,27		0,66	

χ^2 3,84 ; même hypothèse que pour le croisement réciproque cf. Tableau 1.

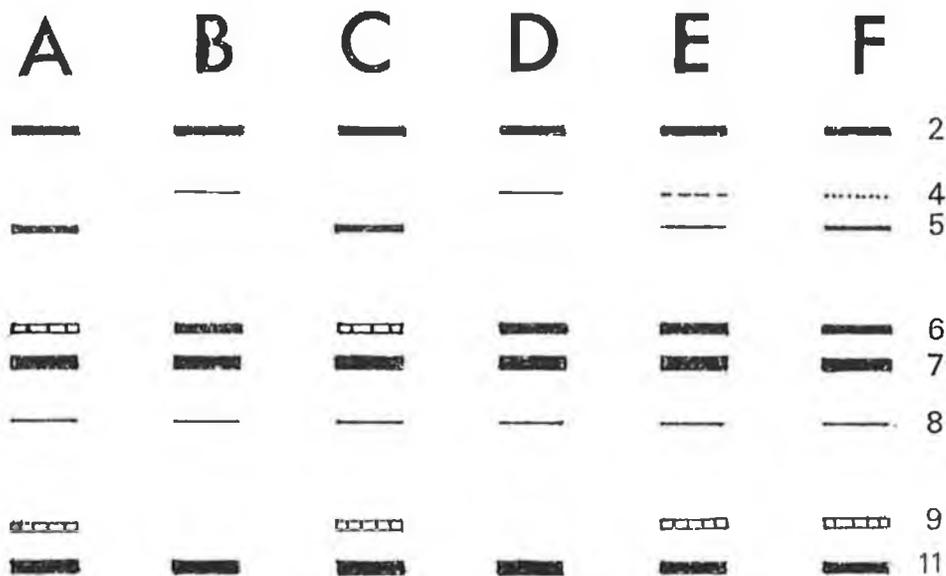
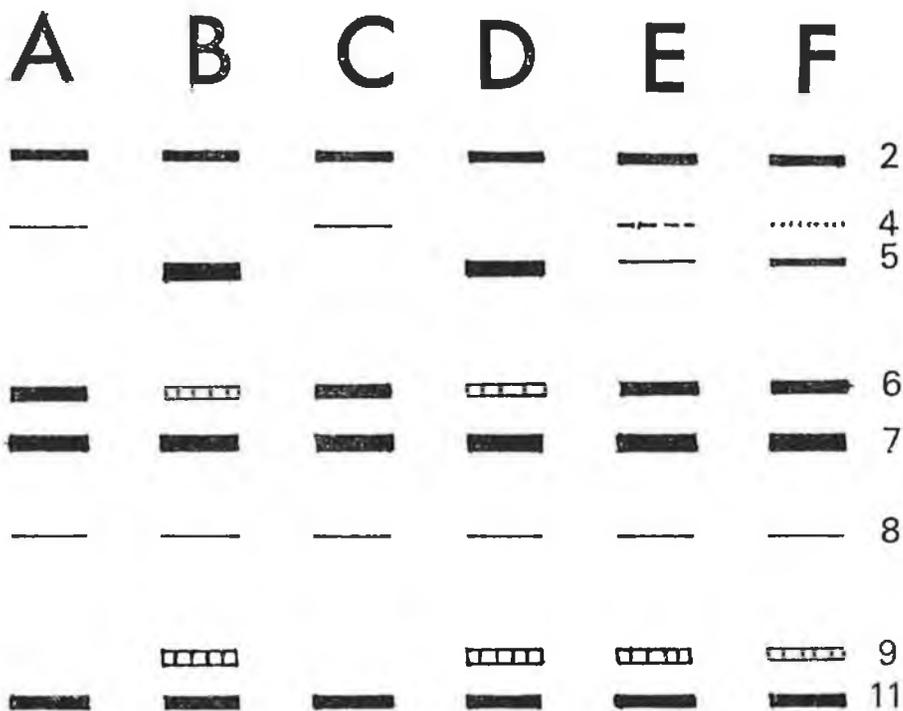


Fig. 2. — Diagramme des sous-unités de gluténine à HPM des cultivars parentaux « Capitole » (A) et « Clément » (B) ainsi que des grains F₂ (C à F). SDS-PAGE.



DISCUSSION

Tel que le laissent apparaître les analyses de la composition en sous-unités de gluténine de H P M des grains de 1^{re} génération, et comme le confirment les études statistiques sur les grains de 2^e génération, le déterminisme génétique des gluténines suit le mode de la co-dominance. En effet, d'une part, toutes les sous-unités protéiques synthétisées par les génomes parentaux sont élaborées dans le grain hybride F₁; d'autre part, chaque polypeptide révélé dans un seul des parents du croisement est mis en évidence dans environ 75 % des grains de la 2^e génération.

L'influence du sens du croisement, étudiée avec les grains F₁, illustre clairement le processus de la double fécondation chez les angiospermes qui se traduit par le développement de l'albumen triploïde caractérisé par un rapport entre les gènes d'origine maternelle, d'une part, et paternelle, d'autre part, égal à 2 : 1. Ceci permet d'établir que les gènes codant les sous-unités de gluténine de H P M s'expriment au sein de l'albumen du grain hybride, qu'ils soient présents en 1, 2, ou 3 exemplaires. C'est aussi une démonstration que la synthèse de ces composants est en relation avec le nombre de doses du gène de structure correspondant présent.

En F₂, certains grains ont une constitution identique à celle de l'un des géniteurs tandis que d'autres possèdent des composants apportés par les deux parents. Les sous-unités de gluténine parentales se transmettent donc en F₂. On observe une redistribution des bandes apportées par les géniteurs mâle et femelle. Ces disjonctions peuvent s'accompagner, suivant le nombre de gènes présents, d'une variation dans le niveau des synthèses protéiques. L'ensemble des observations réalisées indique que les processus de transmission héréditaire des sous-unités de gluténine sont identiques à ceux qui gouvernent l'héritabilité des gliadines (DOEKES, 1973; MECHAM et al., 1978; AUTRAN, 1979; SOZINOV et POPERELYA, 1980), des hordéines (SHEWRY et al., 1978) ou des avénines (KIM et al., 1979).

L'analyse d'une quantité importante de grains F₂ nous conduit à émettre l'hypothèse que les bandes 4 et 5 sont codées par des allèles. Cette hypothèse est corroborée par l'étude de la composition en gluténine d'hybrides F₂ issus d'autres combinaisons de géniteurs (FACON - LE BLANC et al., en préparation), de même que par le fait qu'aucun des cultivars, par définition homozygotes, analysés par ailleurs (BURNOUF et BOURIQUET, 1980), ne possèdent simultanément ces deux bandes. L'existence d'allèles d'un même gène gouvernant la synthèse de différentes protéines de réserve ne paraît pas être un fait exceptionnel; de tels cas ont été rapportés pour les gliadines des blés durs (DAMIDAUX et al., 1978) et des blés tendres (DOEKES, 1973; BAKER et BUSHUK, 1978; MECHAM et al., 1978) comme pour les hordéines (ORAM et al., 1975). De leur côté, PAYNE et al. (1980, 1981) ont établi que certaines des sous-unités de gluténine des cultivars qu'ils ont analysés sont codées par des allèles. Chez « Capitole » et « Clément », les bandes 4 et 5 sont synthétisées avec une intensité différente, à en juger par la coloration au bleu de coomassie. Ce phénomène ne semble pas pouvoir s'expliquer par des différences de composition en acides aminés qui modifieraient la quantité de colorant complexé aux protéines; en effet, on peut estimer que des sous-unités codées par des allèles ont des structures voisines.

Nous imaginons, en fait, que les teneurs différentes en constituants 4 et 5 peuvent être attribuées soit à un nombre différent de gènes de structure codant ces composants, soit à des modifications structurales de ces gènes chez l'un des parents, soit encore, à l'influence de gènes régulateurs étroitement liés, comme certaines de ces hypothèses ont déjà été proposées (SALCEDO et al., 1978).

Il paraît également important de signaler que l'analyse des populations F₂ ne fait apparaître aucune influence du sens du croisement sur la composition en sous-unités de gluténine. Ce point est essentiel pour le sélectionneur de semences

quand on connaît l'importance que la nature des gluténines revêt sur la valeur boulangère.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier vivement M. Emile WAAST (Moulin WAAST, Mons-en-Pévèle) pour sa collaboration lors du déroulement de cette étude.

BIBLIOGRAPHIE

- AUTRAN J.C., 1979. — Déterminisme génétique de certains composants des gliadines. *Journée sur la « Biochimie-génétique » du blé*, Paris.
- BAKER R.J., BUSHUK W., 1978. — Inheritance of differences in gliadin electrophoregrams in the progeny of neepawa and pitric 62 wheats. *Can. J. Plant. Sci.*, 58, 325-329.
- BIETZ J.A., SHEPHERD K.W., WALL J.S., 1975. — Single kernel analysis of glutenin: use in wheat genetics and breeding. *Cereal Chem.*, 52, 513-532.
- BURNOUF T., 1981. — Eléments de recherche sur la valeur boulangère. Etudes électrophorétiques des sous-unités de gluténine et leur déterminisme génétique. Thèse 3^e Cycle (Lille).
- BURNOUF T., BOURIQUET R., 1980. — Glutenin subunits of genetically related european hexploïd wheat cultivars: their relation to bread-making quality. *Theor. Appl. Genet.*, 58, 107-111.
- DAMIDAUX R., AUTRAN J.C., GRIGNAC P., FEILLET P., 1978. — Relation applicable en sélection entre l'électrophorogramme des gliadines et les propriétés visco-élastiques du gluten de *Triticum durum* Desf. *C. R. Acad. Sci.*, 287, D, 701-704.
- DOEKES G.J., 1973. — Inheritance of gliadin composition in bread wheat, *Triticum aestivum* L. *Euphytica*, 22, 28-33.
- HUEBNER F.R., 1970. — Comparative studies on glutenins from different classes of wheat. *J. Agric. Food Chem.*, 18, 256-259.
- KIM S.I., SAUR L., MOSSE J., 1979. — Some features on the inheritance of avenins, the alcohol soluble proteins of oat. *Theor. Appl. Genet.*, 54, 49-54.
- LAWRENCE G.J., SHEPHERD K.W., 1980. — Variation in glutenin protein subunits of wheat. *Aust. J. Biol. Sci.*, 33, 221-233.
- MECHAM D.K., KASARDA D.D., QUALSET C.O., 1978. — Genetic aspects of wheat gliadin proteins. *Biochem. Genet.*, 16, 831-853.
- ORAM R.N., DOLL N., KOYE B., 1975. — Genetics of two storage protein variants in barley. *Hereditas*, 80, 53-58.
- ORTH R.A., BUSHUK W., 1973 a. — Studies of glutenin - II. Relation of variety, location of growth and baking quality to molecular weight distribution of subunits. *Cereal Chem.*, 50, 191-197.
- ORTH R.A., BUSHUK W., 1973 b. — Studies of glutenin - III. Identification of subunits coded by the D-genome and their relation to breadmaking quality. *Cereal chem.*, 50, 680-687.
- PAYNE P.I., CORFIELD K.G., BLACKMAN J.A., 1979. — Identification of a high-molecular-weight subunit of glutenin whose presence correlates with bread-making quality in wheats of related pedigree. *Theor. Appl. Genet.*, 55, 153-159.
- PAYNE P.I., CORFIELD K.G., HOLT L.M., BLACKMAN J.A., 1981. — Correlations between the inheritance of certain high-molecular-weight subunits of glutenin and bread-making quality in progenies of six crosses of bread wheat. *J. Sci. Food Agric.*, 32, 51-60.
- PAYNE P.I., LAW C.N., MUDD E.E., 1980. — Control by homoeologous group 1 chromosomes of the high-molecular-weight subunits of glutenin, a major protein of wheat endosperm. *Theor. Appl. Genet.*, 58, 113-120.
- SALCEDO G., ARAGONCILLO C., RODRIGUEZ-LOPERENA M.A., CARBONERO P., GARCIA-OLMEDO F., 1978. — Differential allelic expression at a locus encoding an endosperm protein in tetraploïd wheat. *Genetics*, 89, 147-156.

- SOZINOV A.A., POPERELYA F.A., 1980. — Classification génétique des prolamines et leur utilisation dans la sélection des plantes. *Ann. Techn. Agric., Workshop on the physico-chemical properties of wheat gluten proteins*, Nantes, 29, 229-245.
- WALL J.S., 1979. — The role of wheat proteins in determining baking quality. In : *Recent advances in the biochemistry of cereal* (Eds. Laidman, D.L. ; Wyn Jones, R.G.), 275-311. London, New York, San Francisco, Acad. Press.
- WEBER K., OSBORN M., 1969. — The reliability of molecular weight determinations by dodecyl sulfate polyacrylamide gel electrophoresis. *Biol. Chem.*, 244, 4406-4412.
- ZEVEN A.C., ZEVEN-HISSINK N.C., 1976. — Genealogies of 14 000 wheat varieties. *Netherlands Cereal Center*. N.G.C. Wageningen.

- (1) *Laboratoire de Physiologie Végétale*
Université de Lille I
59655 Villeneuve d'Ascq Cedex (France)
et
(2) S. C. A. Adrien MOMONT *et Fils*
59246 Mons-en-Pévèle (France)



TABLE DES MATIERES DU VOLUME 34

BOREL A. — Sur les Ptéridophytes de France, à propos d'un travail récent (<i>On the Pteridophyta of France, about a recent work</i>)	27-28
BRIS B., C. DELBART et D. COUSTAUT. — Evolution des sulfolipides après pollinisations compatible et incompatible (<i>Evolution of sulfolipids after cross and self-pollinisation</i>)	34-40
BURNOUF T., A. FACON-LEBLANC, P. POUILLARD et R. BOURIQUET. — Etude de la transmission héréditaire des sous-unités de gluténine dans la descen- dance F ₁ et F ₂ d'un croisement réciproque entre deux cultivars de blé tendre (<i>Study of the inheritance of glutenin protein subunits in F₁ and F₂ progeny of the reciprocal cross between two hexaploid wheat cultivars</i>)	67-74
DEVAUX P., J. LEFEBVRE et R. JEAN. — Analyse de la ségrégation mendélienne « 2 rangs d'épillets, 6 rangs d'épillets » sur l'épi d'orge cultivée (<i>Analysis of the mendelian segregation « 2 row sipkelets, 6 row spikelets » on the spike of cultivated barley</i>)	51-58
DURIN L. — Espèce nouvelle pour la France continentale : <i>Succovia balearica</i> Medik. au Cap Nègre, Var (<i>New species for continental Flora : Succovia balearica Medik. at Cap Nègre, Var</i>).....	7-8
JEAN R. — Les systèmes génétiques dans le genre <i>Œnothera</i> , section <i>Œnothera</i> , sous-section <i>Eucœnothera</i> (<i>Genetic systems of the genus Œnothera, section Œnothera, subsection Eucœnothera</i>)	59-66
KLING R. et M. BODARD. — Sur la présence de <i>Rhodymenia pseudopalmata</i> var. <i>ellisiae</i> (Duby) Guiry dans l'étage infralittoral de la côte boulonnaise (<i>On the occurrence of Rhodymenia pseudopalmata var. ellisiae (Duby) Guiry in the lower midlittoral on the coast of Boulogne</i>)	29-33
KLING R. et M. BODARD. — Sur la présence d'une variété de <i>Callithamnion</i> <i>tetragonum</i> (Withering) C. Ag. dans la frange infralittorale de la côte boulonnaise (<i>The occurrence of a variety of Callithamnion tetragonum (Withering) C. Ag. in the lower midlittoral on the Coast of Boulogne</i>)	41-46
MERIAUX J.L. — Aperçu sur la végétation du Massif Forestier de Saint- Amand, Nord de la France (<i>Survey of vegetation in Saint-Amand forest area, Northern France</i>)	1-6
MERIAUX J.L. — Les macrophytes et l'épuration biologique des eaux douces (<i>The macrophytes and the biological épuration of the soft waters</i>) ..	47-50
WATTEZ J.R. — Répartition et écologie de <i>Seligera calcarea</i> (Hedw.) B.S.G. dans le département de la Somme et ses abords (<i>Distribution and Ecology of Seligera calcarea (Hedw.) B.S.G. in « departement de la Somme, France » and surroundings</i>)	9-26

