

Sur la systématique foliaire en paléobotanique (*)

PAR J.-A. MOUTON

Résumé. — L'auteur étudie les difficultés et les possibilités d'identifier les feuilles en paléobotanique. Les difficultés sont indiquées : variabilité, convergence des formes, perte de caractères par fossilisation, présence de folioles isolées. La région floristique, les inégales possibilités de fossilisation familiale et le paléoclimat, décelable par la méthode Raunkiaer, sont des atouts à ne pas négliger. L'identification peut se faire soit par des clés dont on donne la valeur des caractères, soit par des fiches perforées.

L'auteur indique tout particulièrement l'aptitude à la fossilisation des divers caractères foliaires (tableau 1), la manière de distinguer une foliole d'une feuille simple et mentionne les différents résultats acquis jusqu'à présent sur les types biologiques foliaires de RAUNKIAER (tableau 3).

Summary. — The systematic-determination of fossil leaves.

Are mentioned difficulties and possibilities of identify the fossil leaves. Difficulties indicated are : variability, parallelism of forms, loss of characters by fossilisation and isolated leaflets. Floristic region, uneven possibilities of family fossilisation and paleoclimate revealed by Raunkiaer's method are good matters for identification. That is possible either by key or perforated cards. Are specially noted : possibilities of preservation of many foliar characters (table I), method for distinguish leaflet from single leaf and few results, under the tropics, on biological leaf forms of RAUNKIAER (table 3).

* * *

INTRODUCTION.

Nous limiterons le sujet à l'étude des Dicotylédones fossiles de la flore tertiaire ou quaternaire. En effet, c'est à ces époques que l'on retrouve bon nombre de plantes comparables aux espèces actuelles. Cependant les paléontologistes ont de très grandes difficultés à les déterminer : le procédé utilisé jusqu'à présent consiste à comparer l'échantillon fossile à des numéros d'herbier. Comme il s'agit d'espèces tropicales ou subtropicales pour la plupart, la méthode présente des risques d'erreur. Une samare, par exemple, oriente le botaniste européen vers les Acéracées et le tropical vers les Malpighiacées ! Cette confrontation est longue, difficile, toujours à recommencer et sujette à caution... car la systématique tropicale est en pleine évolution.

Nous exposerons d'abord les *difficultés* et les *facilités* propres à la paléobotanique foliaire et, ensuite, nous jetterons les bases de *méthodes* d'identification.

* Séance du 16 décembre 1966.

O. R. S. T. O. M.
Collection de Référence

30 OCT. 1967

n° 11744 *lyg*

I. — DIFFICULTÉS PROPRES A LA SYSTÉMATIQUE FOLIAIRE.

Les difficultés propres à la systématique foliaire — espèces actuelles ou fossiles — sont :

- la variabilité des formes et des dimensions foliaires,
- la convergence de formes de familles différentes, due soit à l'hérédité, soit à une sélection par le milieu.

S'ajoutent à cela, en paléobotanique foliaire :

- la perte de caractères par fossilisation,
- la réduction des feuilles composées à l'état de folioles,
- la méthode actuelle d'identification.

1^o Variabilité des formes et des dimensions foliaires.

En fait, la feuille tend vers une « forme adulte caractéristique de l'espèce » (DE CANDOLLE). Les formes divergentes ne sont que des anomalies de croissance dues soit à une nutrition déficitaire (débourrement de bourgeon, terrain très pauvre, manque d'eau) ou excédentaire (feuilles de rejet, de gourmand, feuilles axillantes de rameau orthotrope,...) soit à une période de croissance bloquée par le froid ou la sécheresse. Cette difficulté se résoud aisément par échantillonnage : les feuilles normales sont les plus abondantes et d'un type morphologique stable. Cette observation est valable pour les espèces actuelles ou fossiles. La non observation de cette règle aboutit à la pulvérisation en espèces fossiles fictives (HANTKE 1965). Cette règle concerne également les feuilles composées (DILCHER 1965).

Toutefois, il ne faut pas oublier les phénomènes de polymorphisme et d'hétérophyllie. Le polymorphisme — cette propriété qu'a l'espèce de présenter différents types morphologiques — est rare chez les arbres : toutes les feuilles d'un même arbre ont même physiologie. Les différentes formes de polymorphisme foliaire peuvent se ramener aux cas suivants :

- écotypes, variétés, ex : *Populus alba*, *P. tremula* (NYLSEN, 1966) ;
- dioecie, ex : *Salix* spp. ;
- variation suivant la strate de végétation (hauteur et âge de l'arbre), ex : *Morus mesozygia*, *Ficus exasperata*.

En paléontologie, une espèce polymorphe risque fort de se trouver fractionnée en différentes espèces.

L'hétérophyllie — propriété qu'a la plante de présenter plusieurs types foliaires — est un phénomène très fréquent dans la nature mais il est masqué sur les fossiles parce que le type normal est très nettement prépondérant. En dehors d'un grand échantillonnage, il est fort difficile de déceler l'hétérophyllie en paléobotanique, à moins que l'on ne soit averti de son éventualité.

2^o Convergence des formes foliaires.

Les familles botaniques se répartissent pratiquement en deux grands groupes : dans le premier, la morphologie foliaire tourne autour d'un type dont genres et espèces s'éloignent fort peu. C'est le cas des Acéracées, Annonacées, Apocynacées, Hippocratéacées, Ochnacées, Rubiacées, Tiliacées, Umacées. Dans un second groupe, existe une variation familiale continue de la morphologie, passant de la feuille composée à la feuille simple : feuille composée imparipennée — paripennée — digitée — feuille simple, palmatinerviée et pennatinerviée. Cette variation est commune

à plusieurs familles très répandues sous les tropiques, notamment : Anacardiaceés, Euphorbiacées, Légumineuses, Moracées, Rutacées. La connaissance de cette variation ne facilite pas précisément les recherches mais a, par contre, l'avantage de préciser les causes d'erreur de détermination. On peut ajouter toutefois qu'une observation minutieuse permet de départager ces grands groupes.

3° Perte de caractères par fossilisation.

Après examen de feuilles fossiles récoltées par nous-même, nous pouvons donner un tableau récapitulatif de la conservation des caractères morphologiques par fossilisation. Ces faits ont été confirmés par Mlle PONS, du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Paris, à qui sont d'ailleurs dues les photographies qui illustrent cet article, ce dont nous la remercions vivement (fig. 1 et 2).

TABLEAU I.

TENUE DES CARACTÈRES FOLIAIRES A LA FOSSILISATION.

Caractères conservés	Caractères souvent détruits
	<i>Phyllotaxie.</i>
<i>Morphologie.</i>	
1. Feuille simple et foliole Rachis de la feuille composée	Ensemble de la feuille composée
2. Nervation primaire et secondaire type vigueur émergence (angle) écartement internervaire nervation tertiaire forte (échelle)	Nervation tertiaire (souvent) et ultime (presque toujours) Maille et arbuscule Réseaux laticifères et résinifères (Guttifères, Apocynacées)
3. Forme générale du limbe Bord et base	Acumen souvent cassé Pétiole presque toujours absent Stipule et sève
4. Domaties Glandes externes Glandes internes de grand diamètre (Caesalpiniacées).	Pilosité Glandes internes de faible diamètre Druses et stegmata.
<i>Biométrie</i> (fig. 3).	
5. Largeur (l) Distance à la base de la largeur maxima (h) Largeur de la base de l'acumen (a) Denture (nombre de dents rapporté à 10 cm de bord de limbe) (D) Nombre de paires de nervures secondaires (Np) Angle acuminé (α)	Longueur (L) Surface (S) Épaisseur du limbe (e) Longueur du pétiole (p) Longueur acuminale (A)
6.	Rapports : L/l, h/L, p/L, A/L
<i>Diagnose épidermique.</i>	
7. Types de cellule (c) et de stomates (s) et leur répartition	Stomates enfoncés dans le limbe
8. Rapport : s/c	



FIG. 1. — Guttifère : *Calophyllum* — 5 × 1,8 cm —
n° 3826, Falan I, Tolima, Colombie.



FIG. 2. — Elaeocarpacee : *Muntingia* — 8 × 2,5 cm —
n° 3855, Hato grande, Tolima, Colombie.

Nous pouvons déduire de ce tableau que bien des caractères disparaissent par fossilisation et notamment : la phyllotaxie, la nature de la feuille composée et le limbe dans son intégralité par destruction de l'acumen et du pétiole. En l'absence de ces certitudes, on peut déduire qu'un fossile a seulement une forte probabilité d'appartenir à une espèce donnée, probabilité d'ailleurs fonction de la patience et des connaissances du déterminateur.

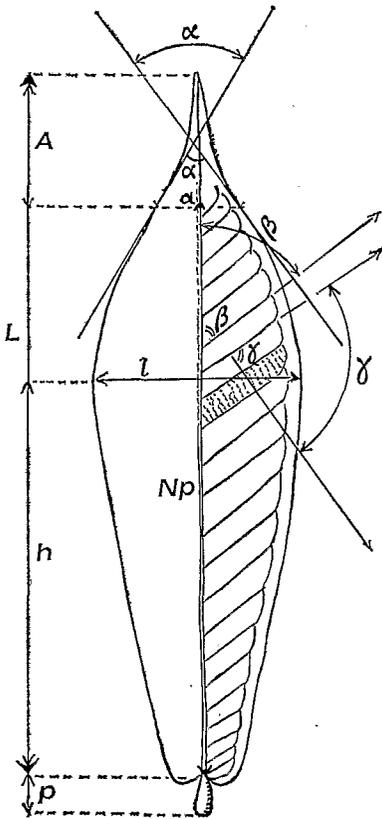


FIG. 3. — Biométrie foliaire.
Explications dans le texte.

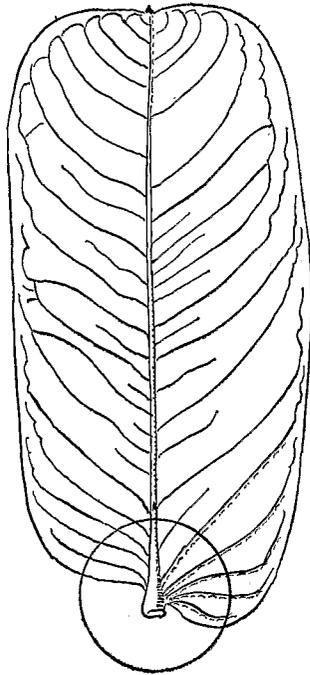


FIG. 4. — Foliolle de *Cassia alata* L.
(Caesalpiniciacée) montrant les nervures
secondaires divergentes
groupées à la base.

Si l'on possède un grand nombre d'échantillons d'une flore fossile, plusieurs milliers comme chez certaines flores fossiles américaines ou la flore fossile du Coiron, France (GRANGEON, 1958), on obtient toujours quelques spécimens entiers ; parfois certains fragments se complètent mutuellement, la diagnose est alors plus facile.

4° Feuille simple ou foliole : possibilité d'identification.

Si l'on connaît l'existence de familles à feuilles composées par la présence de bois ou de pollen fossiles, la détermination est alors plus aisée.

Ainsi la nervation des folioles de Juglandacées permet-elle d'arriver au genre.

Mais identifier la nature d'une feuille composée d'après une foliole est chose difficile. En dehors de cas particuliers (feuille trifoliolée, rachis ailé), on ne peut distinguer avec certitude une foliole d'une feuille simple car tous les éléments morphologiques et biométriques se retrouvent dans les deux cas. Dans l'état actuel de nos connaissances il nous semble impossible de reconnaître une foliole de feuille digitée. Par contre, certains critères que nous énumérons ci-dessous permettent d'identifier les folioles de feuilles pennées mais ils se retrouvent quelquefois sur les rameaux de phyllotaxie alterne distique :

- 1 – renflement pétiolaire soudé à la base du limbe, ou se développant en secteur avec départ de nervures secondaires en éventail ;
ex : foliole de légumineuse : *Cassia alata* (fig. 4) ;
exception : deux renflements pétiolaires : sur feuille simple seulement, jamais sur feuille composée ;
ex : Ménispermacées, Légumineuses Papilionées et Caesalpiniées, Sterculiacées ;
- 2 – rachis articulé ;
ex : Araliacées, Bignoniacées, Mimosacées ;
rachis ailé avec sommet de l'article tronqué ou obtus :
ex : Bignoniacées (*Crescentia*), Mélianthacées, Rutacées, Simaroubacées (*Quassia*), Cunoniacées ;
- 3 – nervure médiane en diagonale, foliole rhomboïdale ou falciforme ;
ex : Caesalpiniées, Mimosées ;
exception : feuille simple de Thymélacées ;
- 4 – base dissymétrique ou décrochée : cas également fréquent en phyllotaxie alterne distique. Ceci est dû à une compression inégale des deux bords lors de l'embryologie foliaire (GODRON, 1861) ;
- 5 – acumen totalement arrondi ou même retus : commun sur les folioles petites (Caesalpiniées, Mimosées) rare sur les feuilles simples (*Crotalaria retusa*, *Voacanga obtusa*) ;
- 6 – pour une surface foliaire donnée, la probabilité d'être feuille simple ou foliole, varie. Sur 654 espèces ligneuses de Côte d'Ivoire, classées d'après leur surface, on a les probabilités suivantes correspondant d'ailleurs à des familles différentes (tableau 2).

TABLEAU 2.

PROBABILITÉ D'AVOIR, POUR LA ZONE TROPICALE HUMIDE,
DES FEUILLES COMPOSÉES ET LISTE DES FAMILLES CORRESPONDANTES.

Surface cm ²	Nombre d'espèces	%feuille simple	% foliole	F a m i l l e s
0- 25	123	57	43	Mimosées, Phyllanthées.
25- 50	149	80	20	Araliacées, Bignoniacées, Bombacacées,
50- 75	137	81	19	Burséracées, Connaracées, Euphorbiacées,
75-100	73	82	18	Légumineuses, Mélianthacées, Rutacées.
100-125	53	93	7	
125-150	22	68	32	Anacardiées, Méliacées, Sapindacées.
150-175	23	91	9	
175-200	17	94	6	
200-250	17	100	0	
250-300	8	75	25	Caesalpiniées, Méliacées.
+300	32	97	3	
Total	654	79%	21%	

Ainsi en zone tropicale humide, la probabilité d'avoir une foliole arrive une fois sur deux entre 0 et 25 cm², une fois sur cinq entre 25 et 100 cm², une fois sur trois entre 125 et 150 cm², et une fois sur quatre entre 250 et 300 cm². Ceci doit inciter à la prudence !

En conclusion, nos investigations actuelles ne sont pas suffisantes pour que certains critères — 2 et 3 tout particulièrement — désignent avec certitude une foliole mais ils sont tout de même d'une grande valeur.

5^o Méthode actuelle d'identification.

La méthode actuelle d'identification est des plus simples dans son principe : on compare le fossile à des échantillons en herbier de plantes actuelles. On notera, en particulier, la forme du limbe et celle de la nervation. Les paléobotanistes accordent depuis toujours aux nervations primaire et secondaire une importance spéciale et de nombreux travaux y ont trait. Citons entre autres la révision de von ETTINGSHAUSEN (1861) et ses nombreuses classifications foliaires d'espèces actuelles. Malheureusement son vocabulaire utilisant des racines grecques et la très faible diffusion de ses écrits, tirés à quelques exemplaires — souvent interprétés par des tiers — font que les termes créés il y a un siècle ont aujourd'hui plusieurs sens ou sont tombés dans l'oubli. Une révision illustrée s'impose donc et sera publiée incessamment. On doit noter également les travaux sur la nervation ultime de l'école américaine dont R. WYLIE et A. FOSTER sont les chefs de file (*Amer. Jl. Bot.*, 1939-1965). La nervation des feuilles n'aboutit qu'à une probabilité de déterminer l'espèce en raison des « convergences végétatives » (variations parallèles) interfamiliales. Le procédé classique pour lever cette indétermination est d'utiliser — si elles existent — les empreintes épidermiques ; nature et dispersion des stomates, forme des cellules et ornements épidermiques permettent, en général, d'identifier un genre sans contestation. Au niveau du genre ou de la famille, il y a de très nombreux travaux de morphologie épidermique, mais fort peu de récapitulation (BOUREAU, 1954, vol. I : stomates, épiderme) ; il a fallu attendre le dixième Congrès international de botanique (1964) pour que des botanistes — DUNN et STACE (U.S.A.), SVESNIKHOVA (U.R.S.S.) — reprennent le travail dans son ensemble sous l'angle systématique. Actuellement, seuls les premiers éléments d'une clé épidermique sont déjà publiés (DUNN, 1965). Au niveau de l'espèce, l'essai de classification des *Panicum* par C. C. HSU (1965) et, au niveau de la famille, celui des Ombellifères par M. GUYOT (1965) nous paraissent de bons exemples de l'objectif à atteindre.

La comparaison peut également se faire, non plus entre espèce actuelle et fossile, mais entre deux fossiles dont l'un a été identifié et décrit. Cela n'a peut-être pas une grande valeur botanique mais cela présente un grand intérêt stratigraphique puisque cette méthode permet d'affirmer qu'à un niveau donné, on peut retrouver les mêmes fossiles dans deux régions différentes et par conséquent leur attribuer soit un même âge, soit des paléoclimats analogues.

II. — FACILITÉS PROPRES A LA PALÉOBOTANIQUE FOLIAIRE.

Ce qui précède donne l'impression que déterminer un fossile est véritablement une gageure. En fait, le champ d'investigations est restreint par 3 groupes de faits importants d'ordre géographique, systématique et écologique.

— Géographique : Les flores tertiaire, quaternaire et actuelle sont en rapport étroit et l'on sait que les variations observées sont dues à des accidents topographiques ou à des variations climatiques progressives ou alternées (BENSON, 1962, p. 180). Il est donc normal de rechercher, d'abord, un apparentement entre fossiles sud-américains par exemple et la flore actuelle de ce continent, et non avec celles d'Afrique ou d'Australie.

— Systématique : Les feuilles sont inégalement fossilisables. Certaines familles ligneuses sont privilégiées par la solidité de leur cuticule ou la présence de sclérenchyme autour des vaisseaux. D'autres familles ont été protégées des insectes, des Champignons, des bactéries ou des levures par des produits toxiques : alcaloïdes, saponines, tannins, huiles essentielles, terpènes, quinones (HEITZ, 1964).

— Écologique : Certains caractères morphologiques sont favorisés par le milieu et donc plus fréquent en un lieu donné. RAUNKIAER (1934) a mis en évidence la surface du limbe en fonction du climat général. Plus récemment, divers auteurs et nous-même ont avancé des hypothèses sur des observations chiffrées portant sur la denticulation du bord du limbe, la nervation secondaire bouclée (fermée), la longueur de l'acumen. Ce travail est actuellement en cours mais une expérimentation serait souhaitable.

La récapitulation que nous avons faite des types biologiques foliaires de phanérogames ligneuses actuelles permet de lier un type climatique à des proportions de surface du limbe (tableau 3). Ce tableau ne tient pas compte de la récente modification de WEBB (1959), malgré son bien fondé, car nous n'aurions pu retenir que les articles de GRUBB (1963) et de WHITMORE (1966).

Sur un gîte fossilifère, il est possible de faire un spectre spécifique de RAUNKIAER et d'obtenir ainsi des indications sur le paléoclimat (chaud, tempéré, froid) permettant d'orienter les recherches sur des familles à préférence climatique.

Cet ensemble de difficultés et de facilités entraîne malgré tout le déterminateur à consulter les échantillons d'herbier par centaines sinon par milliers et dans beaucoup de familles. On ne peut que s'incliner devant le courage, la patience et la somme de connaissance qu'il faut au paléobotaniste pour n'aboutir qu'à une approximation. Pour éviter un tel labeur, ne pourrait-on pas utiliser des clés systématiques foliaires s'inspirant des clés florales (*sensu lato*) des botanistes, dans le but de réduire le champ d'investigation et d'orienter la recherche ?

III. — MÉTHODES D'IDENTIFICATION DES FEUILLES FOSSILES.

On peut réduire le champ d'investigation du paléobotaniste de deux façons, toutes deux ayant leurs adeptes et des objectifs différents. Ce sont :

- une clé systématique,
- des fiches de détermination.

L'emploi de la clé systématique serait préférable pour la détermination d'une espèce inconnue dans des gisements à l'étude. Les fiches trouveraient un meilleur emploi dans l'identification de fossiles dont l'espèce a déjà été décrite. Toutefois ces modes d'emploi se recoupent et l'on ne saurait éliminer l'un ou l'autre *a priori*.

TABLEAU 3.

POURCENTAGE DES TYPES BIOLOGIQUES FOLIAIRES SPÉCIFIQUES DES PHANÉROPHYTES
EN FONCTION DU CLIMAT, CALCULÉ D'APRÈS LA BIBLIOGRAPHIE.

× 15 % d'espèces non analysées.

Climat pays	Equat.	Tropical humide					Montagnard			Subtrop. hum.	Trop. sec. Brésil	Subtrop. sec. USA	désert Austr.	Temp. France
	Brésil	C.Iv.	Nigé.	Equa.	Suri.	Vani.	Congo	Equat.	Australie					
Réf. { année n°	1956 6	1963 18	1962 15	1963 11	1966 24	1966 27 ^x	1960 17	1963 11	1959 26	1956 6	1956 6	1960 5	1959 26	1963 18
Surface type Cm ² bio.														
0 Aphyllé	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,8	0	1,3	0	0
0,25 leptó-	2,5	0	1	0	0	0	1	0	0	5,5	5,4	2,6	10,8	0,9
0,2-2,2 nano-	0,6	1,2	3	0	2	2	3	0	0	5,5	2,8	19,7	45,7	21,2
2,2-20,2 micro-	12,4	12,1	16	9	38	10	42	13	95	48,6	32,4	58.	43,5	38,7
(20,2-45) (noto-	-	-	-	(14)	-	(34)	-	(26)	(5)	-	-	-	-	-
20,2-182 meso-	75,9	75,5	72	64	55	71	53	83	5	31,8	59,4	18,4	0	34,9
182-1640 macro-	8,6	10,7	9	27	5	2	1	4	0	1,8	0	0	0	3,8
+ 1640 mega-	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5
N. sp. Total	162	654	99	31	39	-	68	27	-	72	37	-	-	212

1° *Clé de détermination.*

A partir de notre expérience sur les feuilles des plantes ligneuses tropicales (MOUTON, 1963), nous pensons devoir modifier complètement l'ordre des critères employés *in vivo* dans les clés de détermination car certains caractères de grande valeur disparaissent par fossilisation, la phyllotaxie et la feuille composée par exemple. Nous n'avons pas ici l'intention d'ébaucher une clé foliaire à usage des paléobotanistes mais d'indiquer seulement la valeur des caractères sur lesquels on pourrait l'établir. On en déduirait soit un ordre d'emploi, soit des groupements familiaux significatifs. Ces caractères peuvent être rangés en trois groupes. Dans chacun de ces groupes, l'ordre d'emploi sera indifférent et fonction de la systématique.

Groupe I : Caractères de valeur fondamentale et de bonne conservation :

- nervation primaire et secondaire (fig. 3):
 - type,
 - nombre de paires de nervures secondaires, à compter à partir de la base de l'acumen,
 - écartement internervaire,
 - variation d'implantation des nervures secondaires sur la nervure médiane,
 - angle d'émergence (β) des nervures secondaires (dans le cas de nervures rectilignes);
- nervation tertiaire :
 - type,
 - angle d'émergence basiscopique (γ);
- forme générale du limbe et localisation de la nervure médiane;
- domaties primaires et secondaires;
- bord du limbe.

Groupe II : Caractères de valeur secondaire et de bonne conservation :

- biométrie foliaire, notamment :
 - surface du limbe,
 - finesse du limbe (L/l);
- morphologie de la base et de l'acumen;
- nervures intercalaires secondaires;
- géométrie du champ intersecondaire;

Groupe III : Caractères de valeur aléatoire en raison de leur destruction fréquente :

- biométrie : longueur du limbe, rapport acuminal (A/L), et h/L ;
- pétiole (longueur relative) et présence du pulvinus;
- glandes internes et cystolithes;
- poils et stomates;
- phyllotaxie et stipules.

Étant donnée la rapide évolution de la botanique tropicale, il ne nous paraît pas nécessaire d'établir une clé aboutissant à l'espèce, mais arrivant seulement à l'ordre, à la tribu ou parfois même au genre si cela est indispensable. Et pourquoi pas à la famille ? Eh bien, la feuille possède une valeur au niveau de la variété et beaucoup de ses caractères sont au niveau de l'ordre ou de la tribu. La notion de famille est ainsi cernée mais difficile à formuler par la feuille car la famille a été *uniquement* construite sur la structure florale.

2° *Fiches perforées d'identité.*

Pour déterminer les feuilles fossiles, outre la clé, on peut employer un système de fiches perforées où des aiguilles permettent d'indiquer les caractères existant sur l'échantillon et de retirer les fiches présentant les dits caractères. Nous avons employé le système « Sélectri » avec cartedouble à pré-perforation de 516 caractères codés (Firme Sélection, Vanves, France). Il nous a donné satisfaction sur les feuilles tropicales actuelles. Il nous semble qu'on peut l'employer sans hésitation pour déterminer les espèces, fossiles ou non, dans une région où la flore a déjà été étudiée. Le grand avantage du système est d'employer tous les caractères existant sur le fossile sans faire intervenir un ordre d'emploi alors qu'on peut trouver des caractères détruits en début de clé. Ainsi un caractère exceptionnel permettra-t-il d'identifier l'espèce même en l'absence de tous autres éléments.

IV. — CONCLUSION.

Nous pensons que ces quelques remarques permettront de mieux connaître les difficultés auxquelles se heurtent les paléobotanistes ainsi que les moyens de les surmonter. De toute façon ce n'est pas l'œuvre d'un seul qui apportera la solution à un tel problème. Cependant, les flores tertiaire et quaternaire sont, en général, moins étudiées dans les ouvrages de paléobotanique et l'on préfère œuvrer sur des espèces beaucoup plus anciennes sans liaisons étroites avec la flore actuelle.

En fait, la feuille est un nouvel élément que l'on utilisait jusqu'ici sans méthode et partant avec difficulté. On ne doit pas pour autant la surestimer par rapport au pollen ni à l'anatomie du bois. Toutefois, seule, la feuille présente des macro-caractères et permet à tous l'identification des fossiles végétaux, réservée jusqu'ici à des spécialistes bien équipés.

*
* *

Nous remercions tout particulièrement MM. les Professeurs G. MANGENOT, E. BOUREAU et L. GRAMBAST d'avoir bien voulu examiner ce travail et suggérer plusieurs remarques, confirmées d'ailleurs par la grande expérience de P. GRANGEON à qui nous exprimons notre vive reconnaissance.

BIBLIOGRAPHIE CONSULTÉE.

- BATALER (R.), DEPAPE (G.), 1950. Flore oligocène de Cervera (Catalogne). *Anales escola de peritos agricolas*, Barcelone 9, 60 pp., 4 pp. réf.
- BENSON (L.), 1962. Plant taxonomy. *Ronald press*, N. Y. 1 vol. de 494 pp.
- BLACKMAN (E.), 1964. The deposition of silica in the Gramineae. *10th intern. bot. congr. abst.*, Edinb., 334-335.
- BOUREAU (E.), 1954. Anatomie végétale. *P.U.F. Paris*, 3 vol., vol. I, 338 pp.
- CAIN (S. A.), DE CASTRO (G. M.), 1960. Manual of vegetation analysis. *Harper and broth.*, N.Y., 327 pp.
- CAIN (S. A.), DE CASTRO (G. M.), PIRES (J. M.), DA SILVA (N. T.), 1956. Application of some phytosociological techniques to Brazilian rain forest. *Amer. J. Bot.*, 43, 911-941.

- DILCHER (D. L.), 1965. Sapindaceous leaflets from eocene deposits of Tennessee. *Amer. Jl. Bot.*, 1965, 52, 6/2, 639.
- DUNN (D. B.), SHARMA (G. K.), CAMPBELL (C. C.), 1965. Stomatal patterns of dicotyledons and monocotyledons. *Amer. midland nat.*, 74, 1, 185-195.
- GODRON (A.), 1861. Mémoire sur les feuilles inéquilatères. *Mém. Acad. Stanislas*, Nancy, 9 pp.
- GRUBB (P. J.), LLOYD (J. R.), PENNINGTON (T. D.), WHITMORE (T. C.), 1963. A comparaison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy and floristics. *Jl. of Ecol.*, 51, 3, 567-601.
- GRANGEON (P.), 1958. Contribution à l'étude de la paléotologie végétale du massif du Coiron. *Thèse Clermont-Ferrand* (1956), 16 E ; 1958, 299 pp.
- GUYOT (M.), 1965. Les types stomatiques et la classification des Ombellifères. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 260, 3739-3742.
- HANFKE (R.), 1965. Die fossilen Eichen und Ahorne aus der Molasse der Schweiz und von Ohningen (Sud-Baden). *Neujahrsbl. v. d. Naturfor. Ges. in Zurich*, n° 167.
- HEITZ (S.), 1964. Sur quelques substances chimiques endogènes responsables de la résistance des plantes aux parasites. *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, Sér. 2, 36, 5, 713-726.
- HOPKINS (B.), 1962. Vegetation of the Olokemeji reserve, Nigeria. I. General features of reserve and the research sites. *Jl. of Ecol.*, 50, 3, 559-598.
- HSU (C. C.), 1965. The classification of *Panicum* (Gramineae) and its allies, with special reference to the characters of lodicule, style-base and lemma. *Jl. Fac. Sc., Univ. Tokyo*, sect. Bot., 9, 1/5, 43-150.
- LEBRUN (J.), 1960. Études sur la flore et la végétation des champs de lave au nord du lac Kivu (Congo belge). *Inst. parcs nat. Congo B.*, Bruxelles, fasc. 2, 352 pp.
- MOUTON (J.), 1963. De la possibilité d'identifier les feuilles des espèces des phanérogames ligneuses de Côte d'Ivoire. *Mém. inédit*, 357 pp. dact., 112 fig.
— 1966 (sous presse). Les types biologiques foliaires de Raunkiaer. État actuel de la question. *Mém. Soc. bot. Fr., Coll. Montpellier*, 1965, 7 pp. dact.
- RAUNKIAER (C.), 1934. The use of leaf size in biological plant geography. *In* : The life forms of plants and statistical plant geography. *Clarendon press*, Londres, 632 pp. (368-378).
- STACE (C.), 1964. Some uses of the epidermis in taxonomy and phylogeny. *10th intern. bot. congr., abst.* Edinb., p. 478.
- SVESHNIKOVA (I. N.), 1964. Epidermal cuticular investigations in the U.S.S.R. *10th intern. bot. congr., abst.*, p. 484.
- VAN DONSELAAR (W. A. E.), HUININK (Ten Bokkel), 1966. Structure, root systems and periodicity of savanna plants and vegetation in northern Surinam. *Wentia, Amsterdam*, 17, 162 pp.
- ETTINGSHAUSEN (C. v.), 1861. (La nervation des feuilles de dicotylédones dans le but de rechercher et de déterminer les végétaux fossiles) allemand. Vienne, 1861, 1 vol., 95 pl.
- WEBB (L. J.), 1959. A physionomic classification of australian rain forests. *Jl. of Ecol.*, 1959, 47, 3, 551-570.
- WHITMORE (T. C.), 1966. The social status of Agathis in a rain forest in Melanesia. *Jl. of Ecol.*, 54, 2, 285-301.

BULLETIN
DE LA
SOCIÉTÉ BOTANIQUE
DE FRANCE

FONDÉE LE 23 AVRIL 1854 ET RECONNUE COMME ÉTABLISSEMENT
D'UTILITÉ PUBLIQUE PAR DÉCRET DU 17 AOUT 1875.

Publication subventionnée par le Centre national de la Recherche Scientifique.

—
Tome 113
—

EXTRAIT
—

НОВТОВ (J. A.)

4, Avenue de l'Observatoire
PARIS (VI^e)
—
1966

11744