

BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

FONDEE EN 1822

RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE PAR DECRET DU 9 AOUT 1937
des SOCIETES BOTANIKUES DE LYON, D'ANTHROPOLOGIE ET DE BIOLOGIE DE LYON
REUNIES
et de leurs GROUPES REGIONAUX : ROANNE, VALENCE, etc.

Siège social et Secrétariat général : 33, rue Bossuet, 69006 Lyon

TRESORERIE :

T A R I F

	1978	1979
Abonnement France	55 F	60 F
Membre scolaire	27 F	30 F
Abonnement Etranger	60 F	66 F
Changement d'adresse, inscription ou réintégration en sus	7 F	8 F

N.B. — Les virements à notre C.C.P. LYON 101-98 ou les chèques bancaires, doivent être rédigés au nom de la SOCIETE LINNEENNE DE LYON.

SOMMAIRE

CAVOT-ABRIGEON E. et LEMOIGNE Y. — La ligule chez les Ptéridophytes fossiles et actuelles	506
NAVATTE J. — Deux formes individuelles remarquables de <i>Lobobunaea falcatisissima</i> Rougeot	594
KÜHNER R. — Les grandes lignes de la classification des Agaricales, Plutéales, Tricholomatales (suite)	517

PARTIE SCIENTIFIQUE

LA LIGULE CHEZ LES PTERIDOPHYTES FOSSILES ET ACTUELLES

par Edmée CAVOT-ABRIGEON et Yves LEMOIGNE.

Résumé. — Les études morphologique et anatomique des ligules des Sélaginelles, des Isoètes et les Lépidophytales fossiles, l'étude histochimique et l'étude de l'infrastructure des cellules des ligules chez des Sélaginelles, la comparaison des ligules avec les poils mucifères de certaines Bryophytes et les squamules des Monocotylédones aquatiques, ont conduit les auteurs à confirmer l'opinion exprimée par GIBSON en 1896, selon laquelle la ligule des Ptéridophytes serait un organe glandulaire sécrétant un mucilage qui assure une protection des apex végétatifs. L'importance écologique des ligules est également soulignée. Il est enfin, proposé de considérer les poils mucifères des Bryophytes, les ligules des Ptéridophytes et les squamules des Monocotylédones aquatiques comme des organes homologues et de les désigner sous l'appellation « glandes mucifères ».

Abstract — The morphological and anatomical studies of the ligula of Selaginella, Isoetes and fossil Lepidophytales, the histochemistry and ultrastructure of the cells of the ligula in some Selaginella, the comparison of the ligula with the mucilaginous glandular hairs in some Bryophyta and with the squamulae of aquatic Monocotyledons, have led the authors to confirm the opinion given by Gibson in 1896 according to the ligula of Pteridophytes would be a glandular organ which secretes mucilage for the protection of vegetative apex. The ecological importance of the ligula is also mentioned. At last it is proposed here to consider the mucilaginous glandular hairs of Bryophyta, the ligula of Pteridophytes and the squamulae of aquatic Monocotyledons as homologous organs and to call them « glandes mucifères ».

Considérant l'ensemble des Ptéridophytes, la ligule s'observe dans la classe des *Lycopsidea* et plus précisément chez les Sélaginelles, les Isoètes et les Lépidophytes (ces dernières étant toutes fossiles). La ligule a été longtemps considérée comme un organe énigmatique. La plupart des études la concernant ont été publiées entre le milieu du XVIII^e et le début du XIX^e. Celles-ci se bornent, généralement, à décrire les similitudes et les différences anatomiques entre la ligule des Sélaginelles et celle des Isoètes. HOFMEISTER (1851, 1862) a été le premier à décrire la ligule des Sélaginelles, il a montré qu'elle dérivait de 2 rangées de cellules. PFEFFER, en 1871, observa que chez *Selaginella martensii* la ligule dérivait d'une seule rangée de cellules. GIBSON (1896) a fourni la plus importante étude anatomique en étudiant plus de 50 espèces de Sélaginelles ; il a décrit la ligule chez ces espèces comme ayant 2, ou plus, rangées parallèles de cellules à la base, et, il a montré que des variations de taille s'observaient non seulement d'une espèce à l'autre mais aussi chez une même espèce.

La fonction de la ligule a été l'objet d'interprétations variées à partir de spéculations basées sur des données anatomiques. Elle a d'abord été considérée comme un indusium (cf. GIBSON, 1896). Mc. NAB (1887) a suggéré qu'elle pouvait être un organe d'absorption. GIBSON (1896) l'a considérée comme un organe spécialisé gardant l'apex et les jeunes feuilles moites (il a basé son interprétation sur : la différenciation très précoce des ligules encore enveloppées par les jeunes feuilles, la proximité du faisceau vasculaire qui peut fournir de l'eau, la présence de mucilage). KOHLENBACH et GEIER (1970) ont considéré, d'après des expérimentations sur *S. kraussiana*, qu'elle devait jouer un rôle dans l'ascension de l'eau ; opinion exprimée aussi par LERBS (1974). SIGEE (1974) a suggéré qu'elle ne sécrétait pas activement le mucilage qui est observé dans les cellules centrales parce qu'elle est recouverte d'une cuticule continue, dépourvue de pores ou de discontinuités, toutefois le mucilage peut être libéré lors de la senescence de la ligule par destruction des cellules.

Les travaux récents ont surtout porté sur l'étude en microscopie électronique de l'infrastructure des différentes catégories cellulaires constituant la ligule.

Si la morphologie et l'anatomie de la ligule sont assez bien connues chez les Sélaginelles et chez les Isoètes, par contre sa fonction demeure énigmatique : absorption de l'eau ? sécrétion d'eau ou de mucilage ? accumulation de mucilage ? production — collection — transport de matériaux des parties les plus jeunes aux plus vieilles de l'axe feuillé en développement (BIERHORST, 1971) * ?

A) ETUDE MORPHO-ANATOMIQUE

- 1) LA LIGULE DES SÉLAGINELLES (Pl. 2, fig. 1 et 2 ; Pl. 3, fig. 1 à 5 ; Pl. 5, fig. 1 à 5 ; Pl. 6, fig. 1 et 2)

Chez les Sélaginelles la ligule est située sur la face adaxiale et à la base de la feuille dans laquelle elle paraît être enchassée. Toujours orientée obliquement par rapport à la feuille, elle se présente habituellement sous la forme d'un petit organe conoïde opalescent, légèrement aplati dorso-ventralement, dépourvu de chlorophylle et de pigments. Elle est turgescente et fonctionnelle seule-

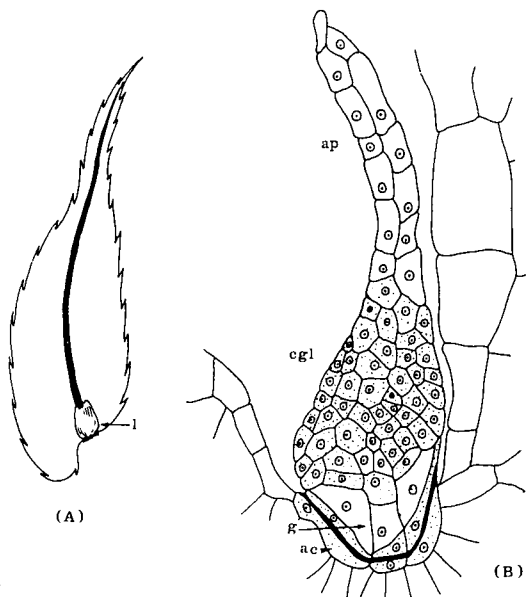


Fig. 1 : La ligule des Sélaginelles.

(A) Aspect et position de la ligule sur la feuille chez *Selaginella martensii*; G x 7,5.

l, ligule.

(B) Organisation cellulaire de la ligule de *Selaginella grandis*; G x 100.

ap, apex ou pointe;

cg1, corps glandulaire;

g, glossopodium ou pied;

ac, assise casparienne.

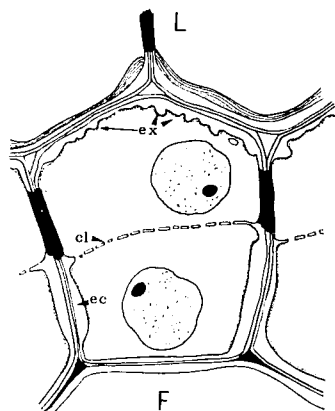


Fig. 2 : Elément de la couche casparienne constitué de 2 cellules superposées résultant du reclouisonnement transversal d'une cellule initiale.

L, côté ligule;

F, côté feuille;

ex, excroissance de la paroi;

cl, cloison transversale densément perforée;

ec, épaississement en cadre.

* « The ligule may be involved with an « upward movement of inorganic solutes » as they may be passed on from leaf primordium to leaf primordium within the orthostichies ».

ment au niveau des apex et des parties jeunes des axes ; elle se « fane » très rapidement.

La ligule en activité montre 4 parties : une couche casparienne, un pied ou glossopodium, un corps ligulaire actif et une partie terminale en forme de « pointe » ou de lamelle.

— *La couche casparienne* est formée par une strate de cellules en continuité avec l'épiderme (dont elle paraît être une plage différenciée) séparant la ligule des tissus foliaires. En réalité les cellules sont toutes recloisonnées transversalement, les cloisons transversales étant minces et densément perforées : la couche casparienne est donc en fait bi-stratifiée. Les parois latérales des cellules de la couche inférieure (côté feuille) sont renforcées par un épaissement lignifié formant un cadre comparable au cadre de Caspary des cellules endodermiques. La paroi supérieure des cellules de la couche supérieure, donc au contact du glossopodium, montrent des excroissances arrondies (aspect festonné en coupe). Les cloisons minces qui séparent les deux couches cellulaires sont traversées par de nombreux plasmodesmes (beaucoup plus denses que dans les parois latérales), ce qui indique un intense processus d'échanges entre les protoplasmes qu'elles séparent. Au cours du vieillissement de la ligule ces cloisons s'épaississent et se sclérifient. Les cellules renferment 1 ou 2 vacuoles creusées dans un cytoplasme granuleux, et, un noyau assez volumineux avec nucléole très apparent. Dans le cytoplasme : les mitochondries et les plastes sont assez nombreux, les Golgi sont moyennement nombreux.

Le faisceau vasculaire foliaire émet un cordon de courtes trachéides (à ornementation annelée, ou spiralee, ou réticulée) qui parvient au contact de la couche casparienne (par exemple, chez *S. kraussiana* cf. pl. 5, fig. 2) ou en est séparé par une couche de cellules parenchymateuses banales.

L'organisation de la couche casparienne incite à penser que des échanges importants doivent avoir lieu entre la feuille et la ligule.

— *Le glossopodium ou pied*, est constitué par une seule couche de 8 à 30 grosses cellules disposées en 2 ou 3 rangées. Dans les jeunes ligules ces cellules sont fortement colorées par les réactifs d'identification de l'ARN. La paroi au contact de la couche casparienne montre de nombreuses excroissances arrondies (aspect festonné en coupe). Le protoplasme des cellules comporte un noyau à nucléole bien visible ; les Golgi sont peu fréquents.

— *Le corps ligulaire* : Sur le glossopodium repose un massif de 5 à 10 assises de cellules isodiamétriques, petites, qui laissent entre elles de petits méats. Si ces cellules sont traitées au bleu d'aniline et soumises à un rayonnement d'U.V., leurs parois deviennent fluorescentes ce qui indiquerait la présence de callose. Les plasmodesmes au niveau des parois cellulaires sont peu nombreux. Chaque cellule renferme un noyau relativement volumineux et bosselé. L'infrastructure du cytoplasme varie avec l'âge de la ligule : tandis que les cellules des très jeunes ligules offrent tous les caractères de cellules méristématiques, c'est-à-dire des parois cellulaires minces, un cytoplasme basophile contenant des ribosomes libres, des mitochondries et des proplastes développés mais peu de profils golgiens ou ergastoplasmiques ; ces mêmes cellules montrent dans une ligule active une multiplication des divers organites cytoplasmiques : mitochondries (avec cristae proéminents), proplastes, et, surtout, ergastoplasme et Golgi (nombreux Golgi avec vésicules associées) ; assez rapidement on assiste à une sénescence caractérisée par la dégénérescence des divers organites cytoplasmiques et par l'augmentation marquée du taux d'hydratation cellulaire. Les caractères infrastructuraux du protoplasme des cellules du corps ligulaire, chez les

dium sont entièrement logés dans une dépression de la surface adaxiale de la feuille.

— chez *S. uncinata* la couche casparienne et la moitié du glossopodium seulement sont dans la « dépression ligulaire ».

— chez *S. arborea*, *S. kraussiana* et *S. vogellii* l'enfoncement des ligules est encore moins prononcé.

— chez un grand nombre d'autres espèces la couche casparienne est sur le même plan que l'épiderme foliaire.

TABLEAU A — Variation de la forme de la ligule comparée à celle de la feuille.

Espèces	Forme du limbe foliaire	Façonnement ligulaire	
		dans les 3 dimensions	contour de la ligule vue de face
<i>S. denticulata</i>	cordiforme	pyramidale	triangulaire à base large
<i>S. helvetica</i>			
<i>S. plumea</i>			
<i>S. martensii</i>	lancéolée	sub-cubique	carrée plus ou moins hasté
<i>S. arborea</i>	oblongue	conique	triangulaire très allongé
<i>S. biformis</i>			
<i>S. uncinata</i>			
<i>S. kraussiana</i>	pointue	cylindrique	aiguille plus ou moins trapue
<i>S. wildenowii</i>			
<i>S. grandis</i>	rhomboïdale	parallélépipédique	rectangulaire
<i>S. bakeriana</i>	triangulaire	sub-pyramidale	triangulaire pyriforme
<i>S. vogellii</i>			

ETUDE MATHÉMATIQUE DE LA LIGULE :

L'étude a porté sur 4 espèces : *S. kraussiana*, *S. pilifera*, *S. uncinata* et *S. martensii*, choisies en raison de leurs modes de vie différents :

— *S. kraussiana* (qui figurera sous le n° 1 dans les calculs) vit en milieu très humide ; elle forme des touffes.

— *S. pilifera* (n° 2) et *S. uncinata* (n° 4) vivent en milieu semi-humide : *S. pilifera* forme des rosaces au ras du sol, *S. uncinata* se développe en ramifications bifurquées rampantes.

— *S. martensii* (qui figurera sous le n° 3 dans les calculs), vit en milieu relativement sec.

L'idée directrice pour les calculs a été d'essayer de répondre aux 2 questions suivantes :

- existe-t-il une corrélation entre la taille des feuilles et celle des ligules ?
- la surface ligulaire est-elle liée à l'humidité ?

Etant admis que :

— les ligules étudiées appartiennent à des zones jeunes, elles correspondent donc à des organes actifs,

— les mesures sont homologues pour les 2 sortes de feuilles, lorsque leurs insertions sur la tige se correspondent,

— la croissance des ligules est analogue dans les différentes feuilles, avec des vitesses de développement semblables,

— les échanges au niveau des ligules sont proportionnels à leur surface,
 — il existe des gradients hygrométriques depuis la « vie en touffe » où la vitesse d'évaporation est donnée par la loi de DALTON : $v = k.s/H (F-h)$, jusqu'au « milieu franchement aérien » où l'évaporation est fonction de la ventilation et de la température de l'atmosphère (dans la formule de DALTON : $v =$ la vitesse d'évaporation, $s =$ la surface d'échange, $H =$ la pression surmontant le liquide de saturation, F et $h =$ les pressions à vapeur constante et partielle).

Espèces feuilles		Caractères			
		L	S	l	s
(1)	f	1 616	39 801	587	4 658
	F	2 833	110 209	841	5 311
(2)	f	1 528	25 781	399	4 673
	F	1 819	37 130	454	5 696
(3)	f	1 188	62 287	689	11 944
	F	2 724	122 370	853	18 971
(4)	f	1 106	20 238	622	3 652
	F	2 518	94 836	734	4 685

L et *l* : les plus grandes longueurs de la feuille (*L*) et de la ligule (*l*).

S et *s* : les surfaces de la feuille (*S*) et de la ligule (*s*).

f et *F* : valeurs mesurées pour les petites feuilles (*f*) et pour les grandes feuilles (*F*).

(1) *S. kraussiana* ; (2) *S. pilifera* ; (3) *S. martensii* ; (4) *S. uncinata*.

Pour faciliter les mesures il a été procédé de la manière suivante : nous avons dessiné la projection, à la chambre claire, de la ligule et de la feuille correspondante ; nous avons noté successivement le poids des différents dessins et pour pouvoir déterminer les surfaces réelles pour l'élaboration de modèles mathématiques il a suffi de procéder par comparaison au poids de 1 cm² de papier.

Les mesures étant effectuées, nous avons procédé par étapes afin d'obtenir de plus en plus de précision, et de bien vérifier les principes admis.

a) les mesures peuvent être résumées dans le tableau matriciel ci-après (il s'agit de moyennes exprimées en μm).

Nous avons effectué une analyse de variance à deux facteurs contrôlés : l'espèce et le caractère feuille. Pour rendre l'analyse plus fine, nous avons calculé l'interaction entre espèce et feuille, ce qui nous a conduit à dresser la matrice ci-après donnant les analyses de variance pour les surfaces ligulaires (valeurs *s* du tableau précédent) en fonction de l'espèce et du type feuille (la ligule est codée : I et, la feuille : II) :

II	I	(1)	(2)	(3)	(4)	Σ
f		4 658	4 673	11 944	3 652	24 927
F		5 311	5 696	18 971	4 686	34 664
Σ		9 969	10 369	30 915	8 336	59 591

L'analyse de la variance donne les résultats suivants :

Source de variation	Degrés de liberté	Sommes des carrés centrés	Variance	F : calculé	F dans table à 1 %
Effet espèce (I) ..	3	8 609 619,2	2 869 873,0	127,2	3,78
Effet feuille (II) ..	1	592 557,3	892 557,3	26,2	6,64
Interaction (I)-(II) ..	3	705 462,5	235 154,1	10,4	3,78
Résidu	152	3 429 026,5	22 559,3		
Total	159	13 336 665,5			

Dans le test F, nous constatons que les valeurs de F sont très importantes ce qui indique que l'expérience est « puissante ». En effet, celle-ci porte sur 40 mesures par espèce (pour chaque espèce : 20 pour les petites feuilles et 20 pour les grandes feuilles) soit un ensemble de 160 mesures d'où il en résulte des valeurs de F très élevées dans l'effet espèce. Dans tous les cas la valeur de F

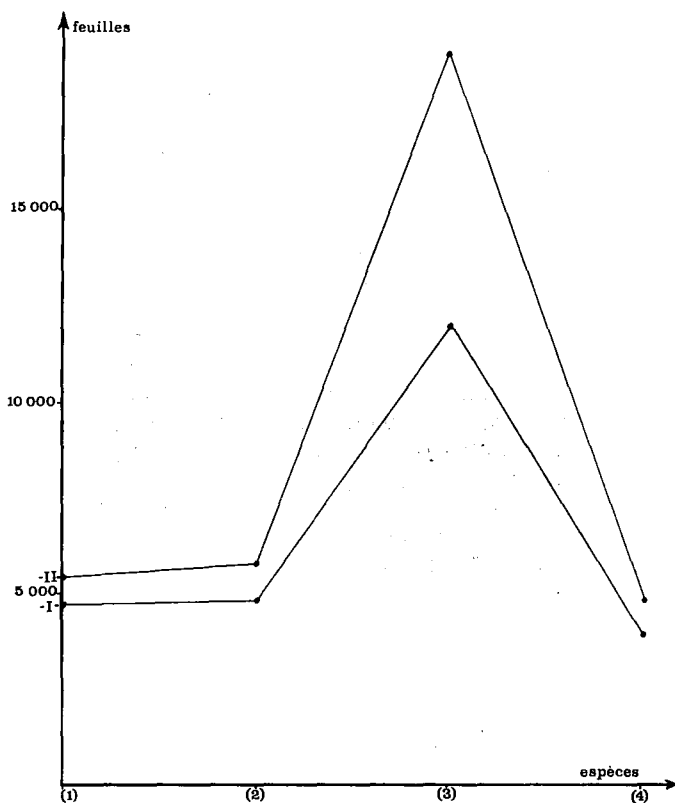


Fig. 3 : Représentation graphique des surfaces des ligules et des feuilles en fonction des espèces.
I, petites feuilles ; II, grandes feuilles.

calculée est supérieure à la valeur de F lue dans la table, donc les effets sont significatifs. L'effet feuille apparaît moins significatif que l'effet espèce. En calculant l'interaction l'analyse devient plus fine puisque nous la retranchons de la valeur de la résiduelle.

Il existe une interaction significative entre l'espèce et la taille des feuilles.

Au terme de cette première étude nous constatons que :

- les ligules des différentes espèces ne se ressemblent pas ;
- les ligules des petites feuilles (microphylles) et des grandes feuilles (mégaphylles) ne sont pas identiques ;
- les ligules des 2 types de feuilles ne varient pas de la même manière chez les 4 espèces considérées.

b) Représentation graphique des surfaces des ligules et des feuilles en fonction des espèces :

Nous constatons qu'il n'existe pas de corrélation entre les surfaces ligulaires des grandes et des petites feuilles (les droites, n'étant pas parallèles). Nous remarquons également que pour l'espèce *S. martensii* (3), qui vit en milieu franchement aérien, les relations entre la taille des ligules et celle des feuilles ne sont pas les mêmes que pour les trois autres espèces étudiées. Il est à noter que les grandes feuilles sont très décollées de la tige tandis que les petites feuilles (microphylles) restent plaquées contre elle. Chez *S. martensii* ce caractère de discontinuité entre la disposition des feuilles est accentué et par voie de conséquence le caractère humidité aussi.

c) Sens de la variation des ligules en fonction de l'espèce et des feuilles :

Pour préciser ce sens nous avons construit le tableau matriciel établissant les rapports entre :

- la hauteur des ligules (*l*) et la longueur des feuilles correspondantes (*L*) ;
- les surfaces ligulaires (*s*) et foliaires (*S*) homologues.

Espèces feuilles		Rapport l/L	Rapport s/S
(1)	f	7,29828553	2,50696146
	F	5,28856712	0,980980138
(2)	f	5,32840105	3,71651941
	F	5,03671272	3,22921459
(3)	f	11,8325855	5,76488905
	F	6,35707615	3,20424966
(4)	f	11,3769324	3,58669459
	F	5,86576439	1,00938152

Le tableau des ensembles de mesures nécessaires à l'analyse de variance des valeurs du rapport surface ligulaire à surface foliaire homologue (valeurs de $\frac{s}{S}$ du tableau précédent) est le suivant :

Feuilles	E s p è c e s				
	(1)	(2)	(3)	(4)	Σ
f	2,507	3,717	5,765	3,587	15,576
F	0,981	3,229	3,204	1,009	8,423
Σ	3,488	6,946	8,969	4,596	23,999

Le tableau de l'analyse de variance est le suivant :

Source de variation	Degrés de liberté	Somme des carrés centrés	Variance	F. calculé	F table à 1 ‰
Effet espèce	3	0,45	0,15	36,6	5,42
Effet feuille	1	0,32	0,32	78,0	10,83
Interaction	3	0,03	0,010	2,4	5,42
Résidu	152	0,63	0,0041		(2,6 à 5 ‰)
Total	159	1,57			

Les rapports sont très significatifs pour l'effet espèce et pour l'effet feuille, donc l'espèce et la catégorie de feuilles ont une incidence sur la surface de la ligule.

Nous remarquons qu'au risque 5 ‰, et même 1 ‰, le F pour l'interaction entre l'espèce et la feuille n'est pas significatif. Ce résultat est néanmoins normal puisqu'il s'agit de rapports, et il confirme, en outre, les conclusions énoncées précédemment.

d) *Matrice des moyennes des rapports de la surface de la ligule à la surface foliaire :*

	(1)	(2)	(3)	(4)	Σ
f	0,125	0,185	0,288	0,179	0,194
F	0,049	0,161	0,160	0,050	0,105
Σ	0,087	0,173	0,224	0,114	0,149

Nous constatons donc que la ligule des petites feuilles (*microphylles*) est, toutes proportions gardées, plus petite que celle des grandes feuilles (*macrophylles*), que les ligules gardent des tailles semblables pour les espèces rampantes et qu'elles varient pour les espèces en touffe ou dressées aériennes. Il apparaît nettement, que la taille des ligules est fonction du mode de vie, c'est-à-dire du degré hygrométrique du milieu.

Comment les ligules opèrent-elles leurs variations en fonction de l'humidité ?

Nous pouvons calculer les coefficients de corrélation de BRAVAIS-PEARSON entre nos 4 caractères.

La matrice de corrélation est :

	L	S	l	s
L	1,00	0,747	0,482	0,284
S		1,000	0,605	0,415
l			1,000	0,552
s				1,000

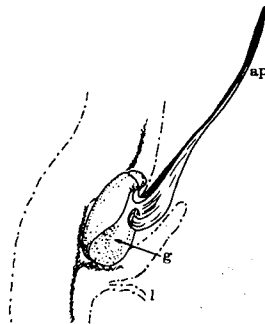
Nous remarquons que les corrélations sont très significatives. Les corrélations des tailles des ligules rapportées à celles des feuilles étant importantes nous pouvons préciser le sens des variations et dire que lorsque la longueur de la ligule croît, la surface correspondante croît également ainsi que celle de la feuille ; des rapports d'homothétie existent donc entre les ligules et les feuilles.

Conclusion de l'étude mathématique : Les ligules chez toutes les espèces sont plus grandes pour les grandes feuilles (macrophylls) que pour les petites feuilles (microphylls). D'autre part, toutes proportions gardées, les ligules des formes à port dressé (aériennes), sont plus grandes que celles des formes rampantes, elles-mêmes plus grandes que celles des formes vivant en touffe ; il semble que plus le degré hygroscopique du « milieu de vie » est élevé, plus les ligules sont petites.

2) LA LIGULE DES ISOËTES (Pl. 3, fig. 6 ; Pl. 4, fig. 1 à 5).

Chez les Isoètes la ligule est, aussi, située sur la face supérieure et vers la base des feuilles, en avant du sporange, dans une dépression du limbe appelée *fovéole*. Entre le sporange et la ligule on observe, habituellement, une mince languette (1 ou 2 assises de cellules) qui recouvre en partie ou en totalité la ligule. La « base » de la ligule se présente sous la forme d'un double renflement (chaque renflement ayant un contour réniforme) profondément enchassé dans la feuille. La ligule est séparée du mésophylle par 1 à 3 assises de cellules à paroi épaissie ; ces assises paraissent être équivalentes à la couche casparienne de la ligule des Sélaginelles. Le « double renflement » est constitué de nombreuses petites cellules isodiamétriques, laissant entre elles de petits méats, renfermant un cytoplasme granuleux avec vacuome développé et un noyau excentré à 1 ou 2 nucléoles ; l'infrastructure du cytoplasme est celle d'un cytoplasme de cellules sécrétrices. Ces cellules sont séparées des petites cellules équivalentes de la couche casparienne, par une couche de cellules un peu plus grosses et équivalentes à celles du glossopodium des ligules des Sélaginelles. Le « double

Fig. 4 : Vue d'ensemble d'une ligule d'*Isoetes*. G \times 50.
 ap, apex ou pointe ;
 g, glossopodium ;
 l, languette mince.



renflement» est équivalent au « corps ligulaire » de la ligule des Sélaginelles. Il se prolonge par une longue lame qui se termine en pointe. Les cellules de la lame sont lobées, elles laissent entre elles de larges méats ou espaces.

De l'étude comparée des ligules de différentes espèces d'Isoètes, il ressort que la taille des ligules n'est pas fonction de la taille de la plante mais des conditions de vie :

— chez les Isoètes aquatiques (exemple *Isoetes lacustris*), la ligule est relativement grosse ;

— chez les Isoètes amphibies (exemple : *Isoetes cetacea*, *Isoetes melanotheca*), la ligule est très grosse ;

— chez les Isoètes adaptées à la vie terrestre aérienne (exemple : *Isoetes duriaei*, *Isoetes pitotii*), la ligule est de petite taille.

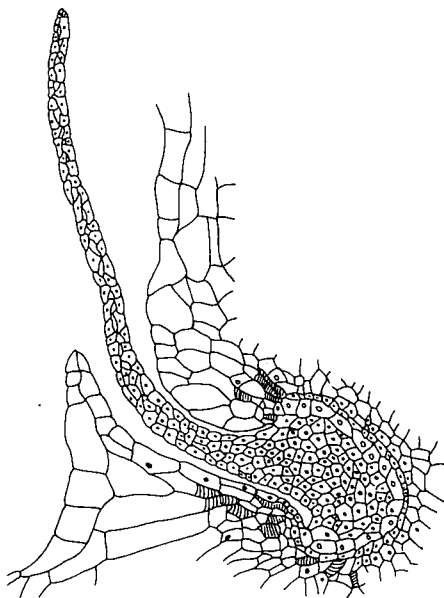


Fig. 5 : Organisation d'une ligule d'*Isoetes* (*Isoetes cetacer*). G \times 120.

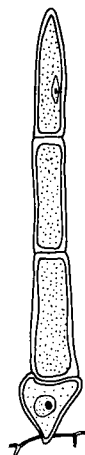


Fig. 6 : Poil mucifère de *Thuidium tamariscinum*. G \times 700.

3) LA LIGULE DES LÉPIDOPHYTALES DU PRIMAIRE (Pl. 1, fig. 1 à 5).

Les Lépidophytales étaient des plantes arborescentes ou semi-arborescentes, à tronc s'élevant d'un seul jet et ramifié 1 ou 2 fois à son extrémité (formes sigillarioïdes) ou ramifié abondamment à partir d'une certaine hauteur (formes lépidodendroïdes). Les feuilles laissaient après leur chute, sur le tronc et sur les branches, une « cicatrice d'attache » ou « cicatrice foliaire ». Les Lépidophytales étaient toutes ligulées. Les ligules étaient logées dans une fossette (fossette ligulaire) qui était située sur le « coussinet foliaire », au-dessus de la surface d'attache de la feuille ; dans les strobiles les ligules s'inséraient sur la face supérieure des sporophylles en avant du sporange. La position de la ligule était telle qu'il est peu vraisemblable qu'elle ait pu jouer un rôle d'absorption. La ligule des Lépidophytales était un petit organe à base élargie et à extrémité renflée, aplatie dorso-ventralement. Le faisceau vasculaire foliaire, avant de

Suite page 581

Suite de la page 516

pénétrer dans la feuille émettait un cordon de courtes trachéides qui parvenait jusqu'à la base de la ligule au contact de la double assise de cellules comparables à la « couche casparienne » de la ligule des Sélaginelles (cf. Pl. 1, fig. 1 et 2).

Si la trace de la fossette ligulaire s'observe nettement sur les empreintes et contre-empreintes de jeunes axes, elle s'efface et disparaît sur les empreintes et contre empreintes d'axes âgés, ce qui incite à penser qu'elle n'était fonctionnelle que dans les parties jeunes des axes.

B) ETUDE PHYSIOLOGIQUE

a) LIGULE DES SÉLAGINELLES.

Un certain nombre d'observations nous ont conduit à reconnaître un rôle sécréteur à la ligule des Sélaginelles.

1) Dans les parties jeunes des axes, les ligules montrent au niveau de leur pointe de petits amas blancs ou jaunâtres d'une substance finement cristallisée.

2) Des Sélaginelles ont été cultivées en chambre humide sur un sol riche en substances nutritives à la lumière diffuse avec alternance jour-nuit, les ligules ayant eu leur surface soigneusement séchée à l'aide de papier filtre, une observation de celle-ci étant faite toutes les 90 minutes, nous avons alors constaté qu'au niveau des extrémités des ramifications (« bourgeons »), les ligules devenaient brillantes et humidifiaient du papier filtre à grain fin ; ce phénomène était particulièrement accentué la nuit.

3) De jeunes feuilles avec leur ligule ont été montées dans de l'huile de cèdre et observées à la loupe binoculaire, les ligules ont montré au bout d'une demi-heure à une heure des gouttelettes de sécrétion à la fois à leur extrémité et au niveau de leur partie basale (cf. Pl. 2, fig. 3 et 4).

4) L'analyse d'un broyat aqueux et concentré de quelques 800 ligules (provenant de jeunes feuilles et placées au congélateur immédiatement après leur prélèvement) a révélé la présence d'aldoses et de cétooses, ainsi que la présence de glucose, de saccharose et de raffinose. En 1964, QUILLET et SOULET avaient déjà signalé la présence de saccharose et d'autres sucres, peu connus, dans les ligules de quelques Sélaginelles exotiques.

5) Des coupes de ligules soumises au P.A.S. ont montré, à l'observation microscopique, des plages fortement colorées en rouge dans les cellules du corps ligulaire ; cette coloration, non hydrosoluble, met en évidence la présence de polysaccharides libres dans les cytoplasmes. Par ailleurs, des coupes colorées au lugol (lequel teinte en bleu les grains d'amidon) montrent des cytoplasmes granuleux.

6) La recherche d'une activité enzymatique par la « méthode des phosphatases acides », révèle une intense activité enzymatique au niveau du corps ligulaire.

b) LIGULE DES ISOÈTES.

SCOTT et HILL (1900), WEST et TAKEDA (1915) ont clairement montré que les jeunes ligules d'Isoètes sécrètent du mucilage qui couvre l'apex de la tige et qui peut être observé sur les jeunes feuilles.

C) COMPARAISON AVEC D'AUTRES ORGANES

a) Avec les hydathodes foliaires des Prêles.

Chez les Prêles, et plus, précisément chez *Equisetum arvense* pris comme exemple, les feuilles montrent sur leur face supérieure, environ aux 2/3 de

leur longueur et en position adaxiale, un organe aquifère ou hydathode. Cet hydathode est délimité à sa base par une assise de cellules à épaississement en fer à cheval tout à fait comparable à la couche casparienne de la ligule des Sélaginelles, et il communique avec l'extérieur par un stomate, son tissu aquifère se révèle constitué de parenchyme et de cellules glandulaires (isolées ou groupées par 2 ou 3) en position sous-stomatique.

b) Avec les poils mucifères des Bryophytes.

Chez la plupart des Bryales, on observe à l'aisselle des très jeunes feuilles des « poils mucifères » considérés comme des poils sécréteurs de mucilage. E.-J. BONNOT (1966) a bien étudié ces poils mucifères chez *Thuidium tamariscinum* (Hedw.) B.S.G. :

L'apparition de ces poils mucifères est extrêmement précoce, en effet, à l'aisselle des très jeunes feuilles ils se montrent déjà entièrement formés et différenciés ; ils sont constitués habituellement par :

— une cellule basale courte, évasée vers le haut, à noyau sphérique et nucléolé ;

— une, deux ou trois cellules à mucilage, rectangulaires, allongées, remplies d'un contenu dense, hétérogène, granuleux et vacuolisé, il est parfois possible d'y observer des plastes filamenteux (mitoplastes) ; le noyau de ces cellules mucifères est lenticulaire, plus ou moins allongé selon l'axe du poil, avec nucléole et, à une distance variable de ce dernier un corpuscule beaucoup plus petit : le mégachromocentre.

c) Avec les glandes à sel de certaines halophytes.

Beaucoup de plantes halophytes ont des glandes épidermiques sur leurs feuilles et sur leur tige, qui sécrètent du sel. Ces glandes sont habituellement considérées comme assurant le rejet de sel accumulé dans les tissus (en particulier l'excès de sel accumulé dans les feuilles ou dans les tiges à cause de la transpiration).

De telles glandes à sel sont communes dans les familles des *Plumbaginaceae* et des *Frankeniaceae*, on en trouve aussi, mais occasionnellement, dans d'autres familles.

L'organisation de ces glandes est similaire à celle des ligules, elles sont, en effet, composées à leur base, par une ou plusieurs grandes cellules vacuo-

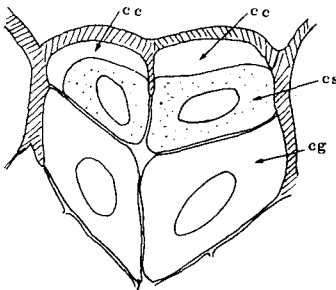


Fig. 7 : Glande à sel de *Frankenia*.

cc, cavité d'accumulation de la sécrétion ;

cs, cellule sécrétrice ;

cg, cellule de « glossopodium » (collecting cell des auteurs anglo-saxons).

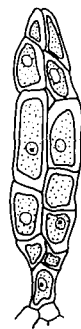


Fig. 8 : Squamule d'*Elodea canadensis*. G × 170.

lées appelées « *collecting cells* » (nom donné par RUHLAND en 1915), surmontées par une ou plusieurs cellules glandulaires à cytoplasme dense (avec nombreuses mitochondries et petites vacuoles) et gros noyau. Une épaisse cuticule encapsule en grande partie la glande (la cuticule ne recouvre pas les assises glandulaires les plus inférieures), des pores auraient été observés dans cette cuticule ; le passage des sels de la glande vers l'extérieur pourrait s'effectuer par de fins canalicules qui traverseraient la cuticule.

d) *Avec les squamules des Monocotylédones aquatiques.*

Les Monocotylédones aquatiques, appartenant au groupe des Hélobiées et chez quelques Aracées, possèdent à l'aisselle des feuilles de l'apex végétatif, des organes d'origine épidermique ayant l'aspect de petites écailles, désignés sous le nom de *squamules*, identifiés parfois à des stipules, à des ligules ou le plus généralement à des trichomes mais dont la fonction, peu étudiée, serait de protéger les structures méristématiques avoisinantes en sécrétant du mucilage.

Lorsqu'elles sont en grand nombre, les squamules sont disposées en véritables couronnes translucides intercalées entre les rangées de feuilles successives des apex végétatifs (par exemple, chez *Butomus umbellatus*, *Alisma ranunculoides*). Elles sont peu nombreuses, 2 au niveau de chaque base foliaire, chez *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus ranae*, *Ruppia maritima* ; on en compte davantage chez *Sagittaria sagittifolia*, *Triglochin maritimum*, *Cymodocea*...

Les squamules ont une morphologie externe, une structure et une taille variables en fonction des genres ; elles ne possèdent souvent qu'une ou deux assises cellulaires et sont alors en forme de lames allongées ou ovoïdes ressemblant à des écailles, ou bien prennent l'aspect de petits massifs renfermant plusieurs couches de cellules superposées. Dans tous les cas les squamules sont dépourvues d'éléments vasculaires. Elles se différencient à partir de l'épiderme. L'origine des squamules a été très controversée, et selon le mode d'origine qui leur a été attribué elles ont été désignées sous les noms de squamules intravaginales ou intraaxillaires (IRMISCH 1858 ; ARBER 1923, 1925), de stipules intrafoliaires (CASPARY 1858 ; PRILLIEUX 1864) ou encore de ligules (BUCHENEAU 1903).

Hormis les recherches consacrées à la morphologie et l'ontogénie des squamules, peu de travaux sont relatifs à leur physiologie. En 1858, IRMISCH montrait que les « écailles axillaires » étaient des trichomes et les considérait comme des organes protecteurs de structures méristématiques avoisinantes. PRILLIEUX (1864) les a homologuées à des stipules tandis que GIBSON (1905) a démontré leur analogie avec les ligules des Sélaginelles, des Isoètes et des Lépidophytales fossiles, en se basant uniquement sur des critères morphologiques et ontogéniques. Dès 1894, SCHILLING se préoccupait de la fonction de ces organes et les considérait comme des trichomes sécréteurs de mucilage tandis que SOLEREDER (1913) mettait ce rôle en doute. GAVAUDAN et Coll. (1962), FUSTEC-MATHON (1963), ROUGIER, M. (1969) ont reposé le problème de l'éventualité de la fonction sécrétrice des squamules au niveau cytologique apportant des arguments cytologiques en faveur de l'hypothèse qui avait été émise par SCHILLING.

L'homologie entre les ligules des Ptéridophytes et les squamules des Monocotylédones aquatiques est grande :

— *morpho-structure* : la squamule différenciée, comme la ligule comprend 3 parties : un pied, un corps glandulaire et un apex ; l'étude microscopique de coupes de squamules révèle que des communications nombreuses unissent les cellules du pied, dont le cytoplasme est peu basophile et contient des profils golgiens et ergastoplasmiques peu développés, aux cellules basales du corps des

squamules offrant une infrastructure glandulaire. L'apex des squamules ne montre pas de particularités dans les cellules jeunes mais des accumulations de matériaux membranaires sont souvent observées à son niveau dans les squamules différenciées, tandis que dans les squamules âgées une dégénérescence cellulaire très poussée peut-être localisée dans les cellules apicales (ce qui, d'après certains auteurs suggère qu'il y aurait sécrétion de matériaux qui viendraient s'accumuler à l'apex des squamules et pourraient être rejetés à l'extérieur de l'organe par lyse de l'apex) ;

— *évolution fonctionnelle* : les squamules, comme les ligules, ne sont fonctionnelles que dans les apex végétatifs, elles deviennent rapidement sénescentes ; par ailleurs les squamules, comme les ligules, sont relativement plus développées chez les plantes amphibiés (comme le *Triglochin* par exemple) que chez les plantes franchement aquatiques ;

— *infrastructure et fonction sécrétrice* : les cellules du corps glandulaire des squamules et du corps glandulaire des ligules présentent les mêmes caractéristiques infrastructurales et histochimiques.

DISCUSSION

L'étude de l'ultrastructure des cellules de la ligule conduit à considérer celle-ci comme un organe actif à cellules glandulaires (corps ligulaire) mais actif seulement dans les parties très jeunes des axes feuillés. La couche casparienne et l'existence fréquente d'un cordon de trachéides courtes émis vers la base de la ligule par le cordon vasculaire foliaire, impliquent des échanges entre la feuille et la ligule en relation avec l'activité ligulaire.

Certains auteurs ont estimé que la ligule absorbait de l'eau. Une telle interprétation ne paraît guère plausible lorsque l'on considère la disposition de la ligule chez les Lépidophytales arborescentes du Primaire : elle était, en effet, portée par la tige au-dessus et au voisinage de l'insertion de la feuille, dans une crypte (fossette ligulaire) qui communiquait avec le milieu extérieur par un petit pore (le pore ligulaire).

D'autres auteurs ont estimé que la ligule était un organe sécréteur :

— rejetant de l'eau afin d'assurer une meilleure montée de la sève, ce qui n'est guère compréhensible chez les plantes immergées ;

— sécrétant du mucilage.

Nous avons mis en évidence une sécrétion par la ligule chez des Sélaginelles, sans qu'il nous ait été possible d'analyser et de déterminer la nature chimique du liquide sécrété. Les tests histochimiques et les ultrastructures cellulaires suggèrent une synthèse intense de polysaccharides. Le rôle des appareils de Golgi, nombreux dans les cellules glandulaires des ligules, dans la synthèse des polysaccharides a été confirmée dans les cellules animales et végétales par des expériences d'autoradiographie utilisant des éléments marqués ; ^{14}C , ^3H administrés sous la forme de glucose ^{14}C , D — glucose — ^6_3H et galactose ^3H . Le glucose et le galactose sont les précurseurs des polysaccharides végétaux du type amidon et composants des parois cellulaires pectocellulosiques. Les corps de Golgi sont susceptibles d'incorporer des sucres marqués (glucose ^{14}C , glucose ^3H ou galactose ^3H) qui sont transférés dans les vésicules golgiennes (sites de polymérisation des polysaccharides), transportés puis déversés par elles dans la paroi cellulaire qu'ils traversent ensuite. Ce matériel sécrété par les Golgi contribue à la formation de mucilage. Par ailleurs, une activité intense de phosphatase acide a été mise en évidence dans les cellules glandulaires des ligules, or, les phosphatases sont considérées comme intervenant dans la synthè-

se et la migration des hydrates de carbone et de diverses substances, dans le métabolisme des phosphates et des lipides. Enfin, en nous basant sur les analogies structurales et histochimiques existant entre les ligules et divers autres organes glandulaires (notamment les squamules des Monocotylédones aquatiques, et, les poils mucifères de certaines Bryophytes) nous pensons pouvoir dire que les ligules des Ptéridophytes sont des organes glandulaires qui, à un stade déterminé de leur développement produisent une sécrétion de nature polysaccharidique et composée en grande partie de pectines. Comme GIBSON (1896) nous pensons que les ligules des Ptéridophytes sont des organes spécialisés dont la sécrétion (vraisemblablement du mucilage) assure une protection de l'apex (méristème et jeunes feuilles dont la cuticule n'est pas encore différenciée), en permettant le maintien d'une certaine humidité à leur niveau. Il nous paraît important de souligner que précisément les ligules sont très développées chez les formes amphibies sensibles à la dessiccation : l'étude comparée des ligules chez les Sélaginelles et, d'autre part, chez les Isoètes est très suggestive. La ligule apparaît être un organe à signification écologique.

Nous pensons pouvoir considérer les poils mucifères des Bryophytes, les squamules des Monocotylédones aquatiques et les ligules des Ptéridophytes comme des organes homologues, ayant la même fonction, nous proposons de les appeler « glandes mucifères ».

Laboratoire de Paléobotanique et Botanique,
et Centre de Paléontologie stratigraphique et paléo-écologie,
Laboratoire associé au C.N.R.S. n° 11,
Université Claude-Bernard, Lyon I,
43, boulevard du 11-Novembre-1918, F 69621 Villeurbanne.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE 1

Fig. 1. Coupe longitudinale au niveau d'une crypte ligulaire chez un *Lepidodendron*. G × 100.

La ligule apparaît avec une base massive et une extrémité renflée.

Fig. 2. Coupe longitudinale au niveau d'une crypte ligulaire chez un *Sigillaria*. G × 50.

La trace d'un cordon de courtes trachéides, émis par le faisceau vasculaire foliaire vers la base de la ligule, est visible.

Fig. 3. Coupe transversale au niveau de la base massive d'une ligule, celle-ci apparaît constituée de petites cellules isodiamétriques à paroi relativement mince. G × 100.

Fig. 4. Coupe longitudinale au niveau d'une crypte ligulaire chez un *Bothrodendron*. G × 5.

La ligule montre une base massive et une extrémité élargie aplatie dorso-ventralement.

Fig. 5. Coupe transversale d'un coussinet foliaire d'un *Bothrodendron*. G × 10.

p : parenthèses ou traces de cordons d'aérenchyme,

tf : trace du faisceau vasculaire foliaire,

cl : crypte ligulaire avec, au centre, la trace d'une coupe transversale de l'extrémité élargie de la ligule.

PLANCHE 2

Fig. 1. Coupe longitudinale d'un apex végétatif de *Selaginella helvetica*. G × 130. Différents stades de l'ontogénèse de la ligule sont visibles.

el : initium ligulaire (on notera l'origine épidermique de la ligule).

Fig. 2. Coupe longitudinale d'une ligule de *Selaginella grandis*. G × 150.

Les différentes parties de la ligule sont visibles :

ac : l'assise casparienne,

g : le glossopodium formé par une assise de grosses cellules,

cgl : le corps glandulaire (partie ayant fortement réagi au PAS),

ap : apex, ou pointe, formé de cellules oblongues en files.

Fig. 3. Observation de sécrétions à l'extrémité et au niveau du corps glandulaire chez une ligule de *Selaginella kraussiana*. G × 200.

Fig. 4. Observation de sécrétions à l'extrémité et au niveau du corps glandulaire chez une ligule de *Selaginella uncinata*. G × 200.

Fig. 5. Coupe transversale au niveau d'un hydathode d'*Equisetum arvense*. G × 12.
st : stomate.

agl : tissu glandulaire.

PLANCHE 3

Fig. 1. Ligule des *Selaginella martensii*. G × 100.

Fig. 2. Ligules de *Selaginella martensii* ayant été soumises au PAS. G × 140.

Le corps ligulaire apparaît fortement coloré après action du PAS.

Fig. 3. Ligule de *Selaginella grandis*. G × 140.

Fig. 4. Ligule de *Selaginella plumea*. G × 185.

Le corps ligulaire apparaît fortement coloré après action du PAS. On notera la forme particulière de l'apex ligulaire.

Fig. 5. Coupe transversale au niveau du glossopodium d'une ligule de *Selaginella kraussiana*. G × 200.

cc : trace de la couche casparienne dont les cellules sont recloisonnées.

gl : cellules du glossopodium.

Fig. 6. Coupe longitudinale d'une ligule d'*Isoetes cetacea*. G × 50.

PLANCHE 4

Fig. 1. Coupe longitudinale d'une ligule d'*Isoetes durei*. G × 50.

l : ligule,

sp : sporange.

Fig. 2. Coupe transversale au niveau de la base d'une ligule d'*Isoetes lacustris*. G × 50.

Double insertion de la base de la ligule dans la feuille.

Fig. 3. Coupe oblique dans la base d'une ligule d'*Isoetes lacustris*. G × 50.

Double insertion de la base de la ligule dans la feuille.

Fig. 4. Coupe longitudinale dans la base d'une ligule d'*Isoetes duriei*. G × 100.

tf : trace du faisceau vasculaire foliaire.

cr : cordon de courtes trachéïdes émis par le faisceau vasculaire foliaire vers la base de la ligule (des trachéïdes arrivent au contact de la couche casparienne).

cc : couche casparienne.

gl : couche de grosses cellules constituant le glossopodium.

cgl : corps glandulaire.

Fig. 5. Coupe longitudinale dans la base d'une ligule d'*Isoetes lacustris*. G × 90.

La coupe a été effectuée au niveau de l'un des 2 renflements insérés dans la feuille.

gl : cellules du glossopodium.

PLANCHE 5

Fig. 1. Cellule recloisonnée de la couche casparienne. MnO₃K. Epon. Araldite. G × 4 000 (Hitachi).

ec : épaissement en cadre.

cl : cloison transversale densément perforée.

ex : excroissances de la paroi.

Fig. 2. Coupe au niveau de la couche casparienne chez *Selaginella kraussiana*. MnO₃K. Epon. Araldite. G × 2 400 (Hitachi).

On peut voir une trachéïde arrivant au contact de la couche casparienne.

Fig. 3. Cloison transversale (avec nombreux plasmodesmes) séparant les deux protoplastes d'une « cellule » de la couche casparienne. MnO₃K. Epon. Araldite. G × 3 500 (Hitachi).

Fig. 4. Coupe au niveau du contact entre une cellule de la couche casparienne et une cellule du glossopodium. MnO₃K. Epon. Araldite. G × 9 500 (Hitachi).

Fig. 5. Cellule glandulaire de la ligule de *Selaginella willdenovii*. MnO₃K. Epon. Araldite. G × 8 000 (Hitachi).

PLANCHE 6

Fig. 1. Cellules montrant le développement des structures golgiennes et ergastoplasmiques ainsi que des mitochondries. MnO₃K. Epon. Araldite. × 4 000 (Hitachi).

Fig. 2. Portion de cellule glandulaire montrant des « groupes de dictyosomes » vésiculeux. MnO₃K. Epon. Araldite. × 35 000 (Hitachi).

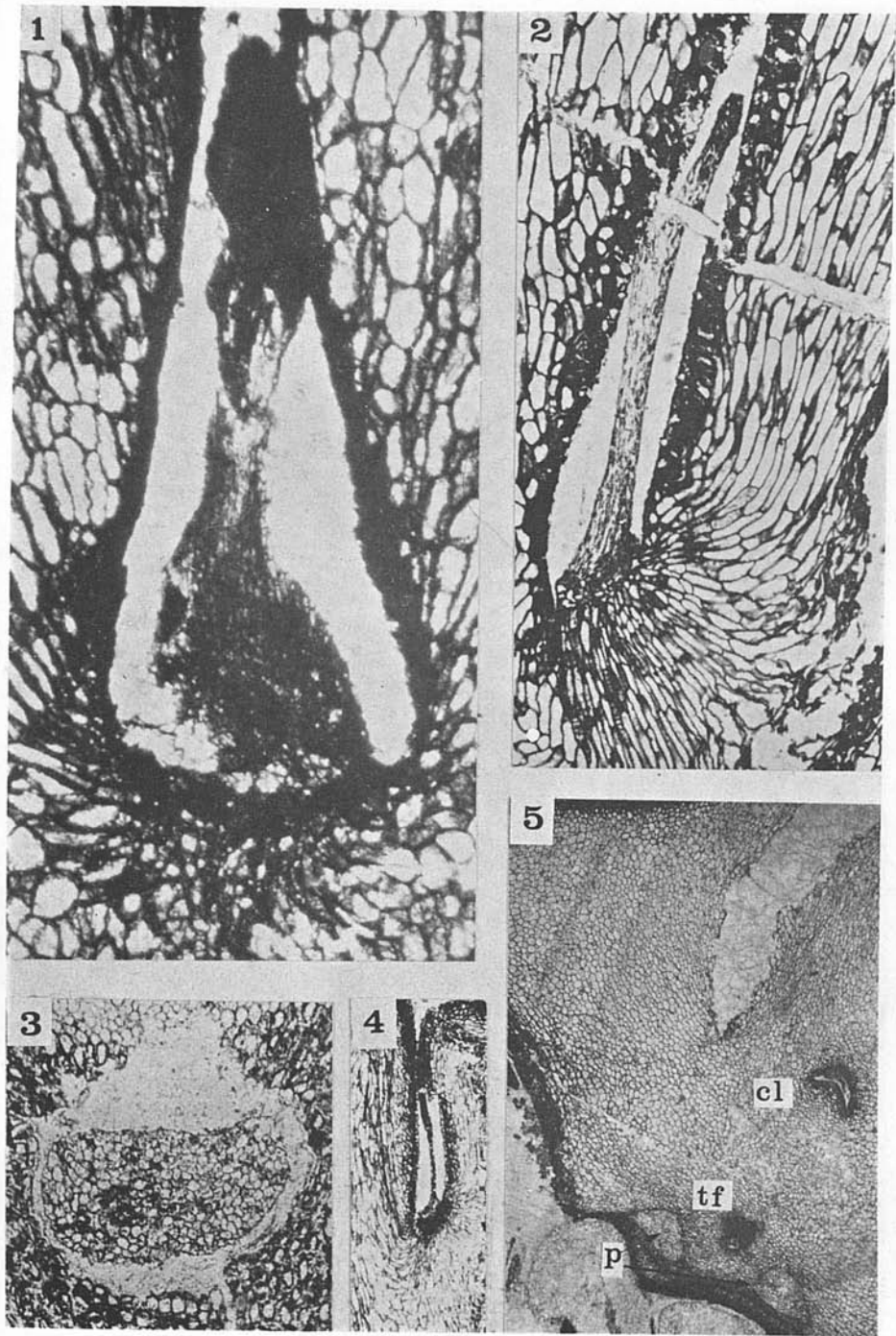


PLANCHE 1

La ligule des Lépidoxytes du Primaire

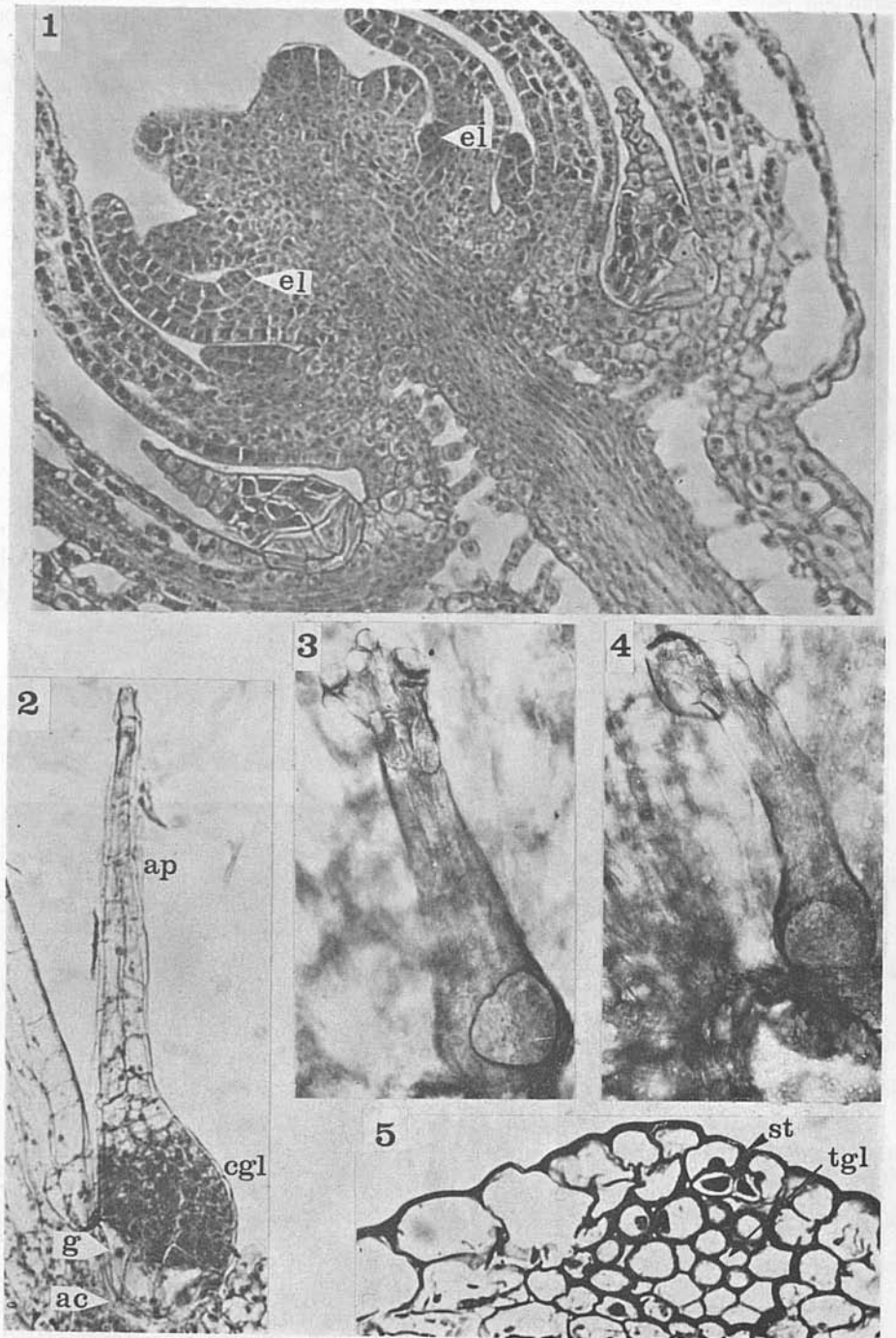


PLANCHE 2
La ligule des Sélaginelles

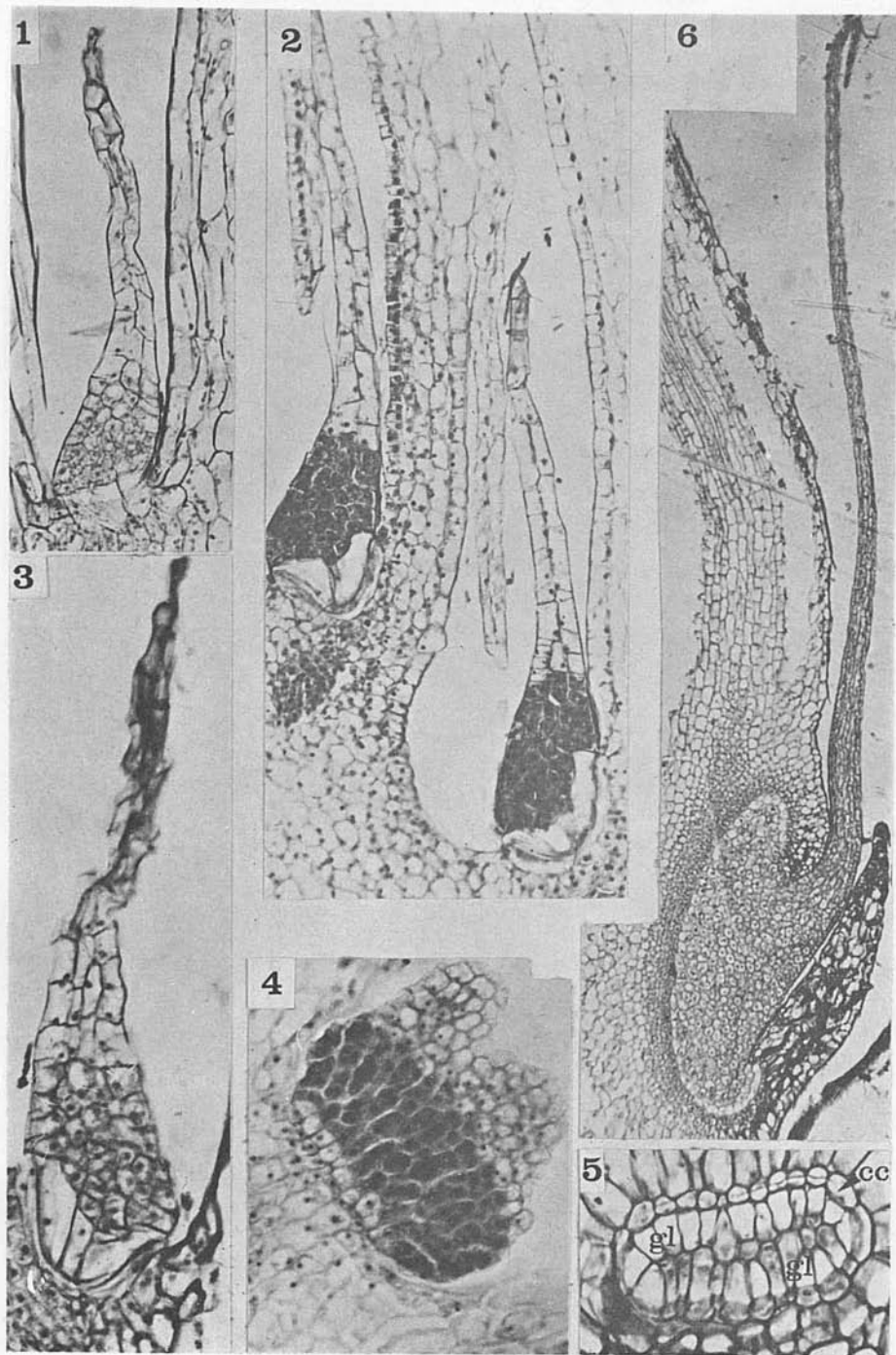


PLANCHE 3

La ligule des Sélaginelles et des Isoètes

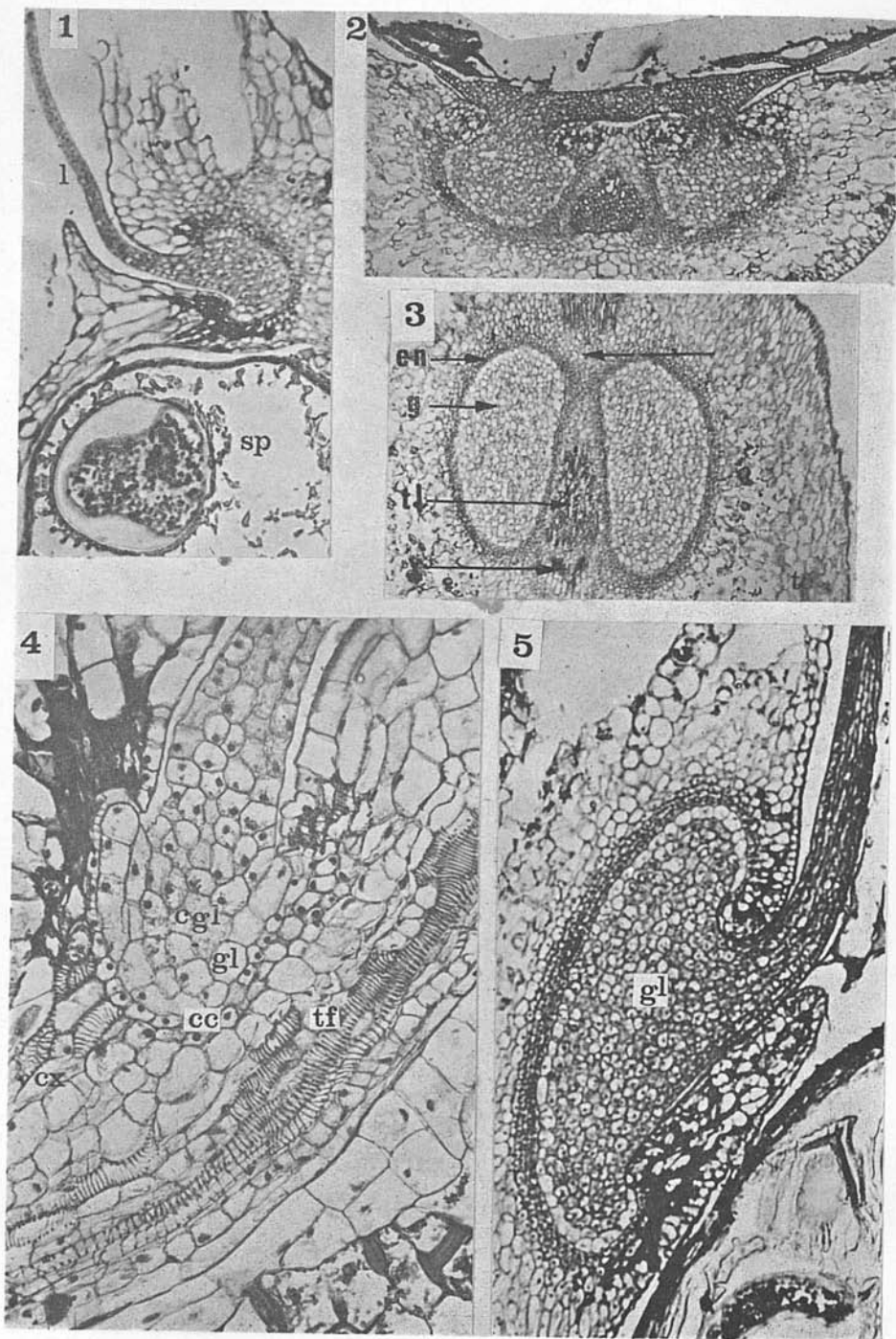


PLANCHE 4
La ligule des Isoètes

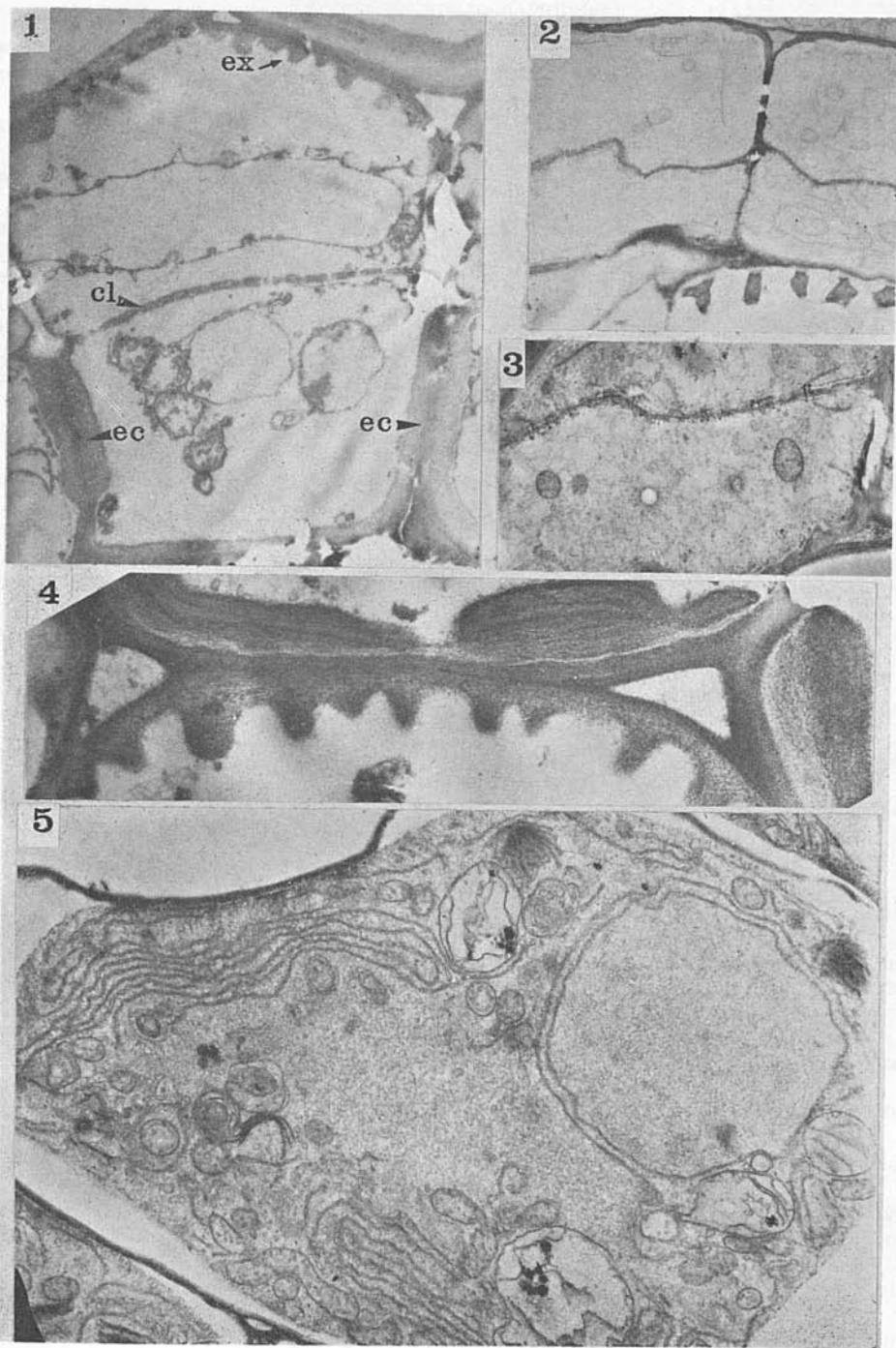


PLANCHE 5

Infrastructure des cellules de la ligule des Sphagnum

BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON, 47^e année, n° 9, novembre 1978.

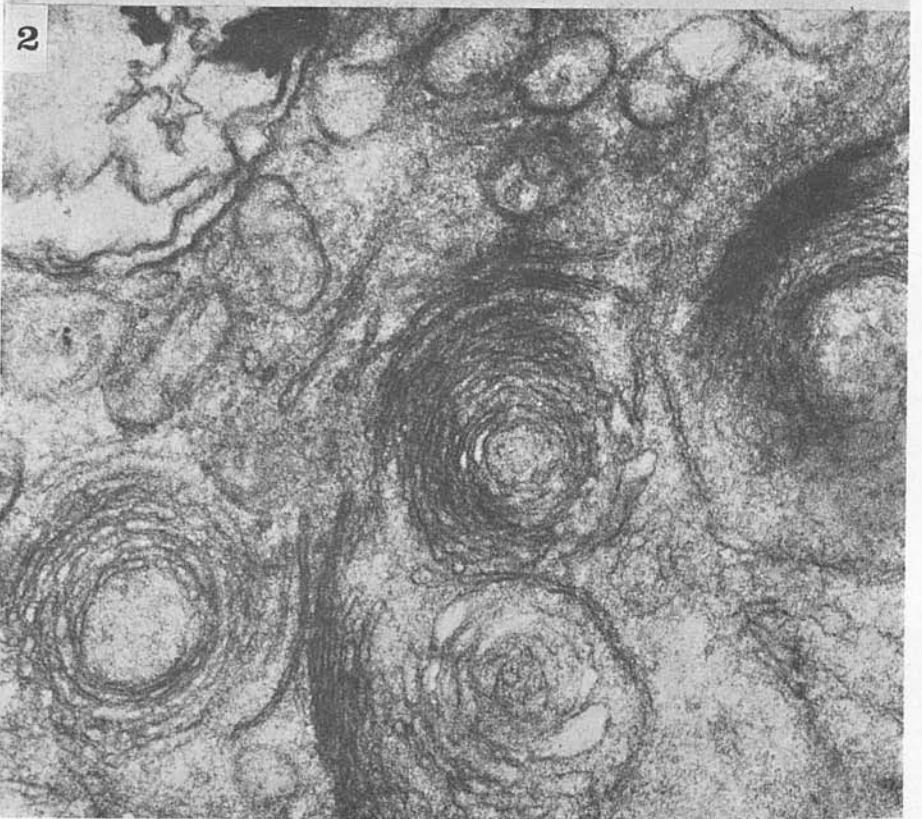
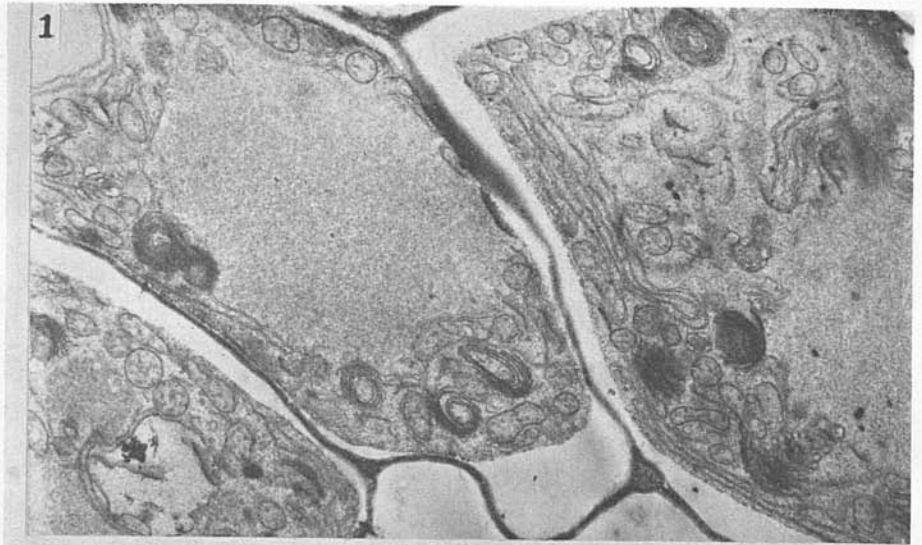


PLANCHE 6

Ultrastructure des cellules glandulaires de la ligule de *Selaginella willdenovii*

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARBER A., 1923. — On the squamulae intravaginales of the Helobieae. *Ann. Bot.*, 37 : 31-40.
- ARBER A., 1925. — On the squamulae intravaginales of the Alismataceae and Butomaceae. *Ann. Bot.*, 39 : 169-173.
- BALL N. G., 1925. — On the occurrence of a double ligule in *Selaginella martensii*. *Ann. Bot.*, 39 : 884.
- BIERHORST D. W., 1971. — Morphology of vascular plants. The Macmillan Company, New York.
- BONNOF E.-J., 1966. — Poils mucifères et paraphylles chez *Thuidium tamariscinum* (Hedw.) B.S.G. *Rev. Bryologique et Lichénologique*, t. XXXIV, fig. 1-2 : 331-335, pl. VIII.
- BUCHENEAU F., 1903. — Scheuchzeriaceae, Alismataceae, Butomaceae. in : *das Pflanzenreich*, A. Engler éd., Leipzig, 4 : 14-16.
- CASPARY R., 1858. — Die Hydrilleen (Anacharideen Endl.) Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., 1 : 377-513.
- CUSSET G., 1964. — Ontogénie de la ligule nerviée d'*Oriza sativa*. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, III, n° 5-6 : 262-273.
- CUSSET G., 1966. — Du complexe ligulaire de certains *Bumusoïdeae*. *C.R. Acad. Sc. Paris, Sér. D*, 263 : 1963-1968.
- DUNLOP D. W., 1949 a. — Casparian strips in *Isoetes macrospora*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 76 : 134-135.
- DUNLOP D. W., 1949 b. — Endoderme de la ligule d'*Isoetes muricata* var. *Braunii*. *Bull. Torrey Bot. Club*, U.S.A., t. 76, n° 6. 4440-443.
- FUSTEC-MATHON E., 1963. — Ergastoplasme glandulaire chez l'*Elodea canadensis* (Hydrocharidacées). *C.R. Soc. Biol.*, 157 : 1288-1291.
- GAVAUDAN P., POUSSEL H., FUSTEC-MATHON E., et BENISEAU-BOSCHER J., 1962. — Ergastoplasme, sécrétion glandulaire et respiration cellulaire chez les végétaux. 87^e Congr. soc. Sav., Poitiers, p. 941-955.
- GIBSON R. J. H., 1896. — Contributions towards a knowledge of the anatomy of the genus *Selaginella*. Spr. II. The ligule. *Ann. Bot. (Lond.)*, 19 : 77-88.
- GIBSON R. J. H., 1905. — The axillary scales of aquatic Monocotyledons. *J. Linn. Soc. Bot.*, 37 : 228-237.
- HOFMEISTER W., 1851. — Vergleichende Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen. Leipzig.
- HOFMEISTER W., 1862. — The higher cryptogamia. *R. Soc. Londres*.
- HORNER H. T., BELTZ Jr et C., JAGELS R., et BOUDREAU R. E., 1975. — Ligule development and fine structure in two heterophyllous species of *Selaginella*. *Canadian Journ. Bot.* Vol. 52, n° 2 : 127-143.
- IRMISCH T., 1858. — Ueber das Vorkommen von schuppen oder haarformigen Gebilden innerhalb der Blattscheiden bei monokotylichen Gewächsen. *Bot. Zeit. Jahrg.*, 26 : 177-179.
- JOHNSON M., 1937. — Hydathodes in the genus *Equisetum* *Bot. Gaz.* 98, n° 3 : 598-608.
- KOHLNBACH H. W. et GEIER T., 1970. — Untersuchungen an *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Br. Zur Funktion der Ligula. *Beitr. Biol. Pflanz.* 47 : 141-153.
- LAFONT A. M. et LEMOIGNE Y., 1965. — Sur l'existence de canaux dans la ligule de *Selaginella willdenovii* B. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, n° 8 : 328-334.
- Mc NAB, 1887. — Note on the stomata and ligules of *Selaginella* *Rep. Br. Assoc. Adv. Sci. Trans., Sec. D* : 743-744.
- PATE J. S. et GUNNING B. E. S., 1972. — Transfer cells. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 23 : 173-196.
- PFEFFER W., 1871. — Die Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella*. *Hanstein's Bot. Abhandl.* Bonn.
- PRILLIEUX E., 1864. — Recherches sur la végétation et la structure de l'*Althenia filiformis*. *Ann. Sc. Nat. (5^e sér.)*, 15 et 16 : 169-190.
- ROCK C. O. et SEGAL R. H., 1973. — Observations on the ligule of *Selaginella fraiponti*. *Southwest. Nat.* 17 : 405-408.
- ROUGIER M., 1966. — Mucopolysaccharides des squamules de l'apex d'*Elodea canadensis* *C.R. Biol.*, n° 11 : 2181.

- ROUGIER M., 1969. — L'ultrastructure et la fonction des squamules des Monocotylédones aquatiques. Etude cytochimique de leur sécrétion polysaccharidique. Thèse d'Etat, Univ. Poitiers, 1969.
- SCOTT D. H. et HILL T. G., 1900. — The structure of *Isoetes hystrix*. Ann. Bot. (Lond.), 14 : 413-454.
- SCHILLING A. J., 1894. — Anatomisch - biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen. Flora, 78 : 280-360.
- SIGEE D. C., 1974. — Structure and function in the ligule of *Selaginella kraussiana*. Protoplasma, 79 : 359-375.
- SOLEREDER H., 1913. — Systematisch anatomische Untersuchungen des Blattes der Hydrocharitaceen. Beihefte zum Bot. Centralbl., 39 : 24-104.
- WEST C. et TAKEDA, 1915. — X. On *Isoetes Japonica*. A. Br. Trans. Linn. Soc. Lond., Bot., 8 : 333-376.

DEUX FORMES INDIVIDUELLES REMARQUABLES DE *LOBOBUNAEA FALCATISSIMA* ROUGEOT

par Jocelyne NAVATTE.

Dans la série de *Lobobunaea* des Collections du Muséum national d'Histoire naturelle, figurent deux très curieux spécimens de *L. falcatisissima* Rougeot : je crois utile de donner ici leurs figures, ainsi que leur description.

1 ♂. (Zaire, Shaba, Ruwe, Dr Allard).

Envergure : 130 mm ; longueur de l'aile antérieure : 68 mm (Fig. 2).

Cette aberration diffère des spécimens normaux (Fig. 1) par :

Dessus : L'ocelle de l'aile antérieure prolongé distalement par des flammes rouges, à lisière rose, jusqu'à la marge de l'aile, le long des nervures 4 à 8.

A l'aile postérieure, le centre noir de l'ocelle, concave proximale, s'irradie en deux longues pointes sur 4 et 5 jusqu'au bord externe de l'aile ; l'anneau rouge qui l'entoure subit la même déformation.

Dessous : L'ocelle de l'aile antérieure se prolonge également sur les nervures 5 à 7, et est mélangé de rouge.

A l'aile postérieure, les taches ocellaires brunes s'agrandissent pour former une large tache allongée avec deux petites taches rouges internes.

1 ♂. (Zaire, Shaba, Kolwezi, 1-XI-1964, Dr ALLARD).

Envergure : environ 155 mm ; longueur de l'aile antérieure : environ 85 mm (Fig. 3).

Cette aberration ne diffère que peu du spécimen précité.

Dessus : La tache ocellaire de l'aile antérieure s'étend sur trois nervures, 6 à 8, jusqu'au bord externe.

A l'aile postérieure, la tache noire plus vaste s'étire en une seule pointe. L'anneau rouge qui l'entoure se termine par quatre flammules.

Dessous : A l'aile antérieure la fenêtre hyaline est plus grande. La tache ocellaire se termine également en pointes sur les nervures 4 à 7.

A l'aile postérieure la tache ocellaire est également fort agrandie et irrégulière mais est dépourvue de rouge en dedans.

Je propose de nommer **flammulata** ce type de formes individuelles à ocelles fortement déformés.

(Muséum national d'Histoire naturelle, 45, rue de Buffon, 75005 Paris).