



<https://www.biodiversitylibrary.org/>

**Les Ombelliferes : contributions pluridisciplinaires a la systematique : actes du 2e Symposium International sur les Ombelliferes, Centre Universitaire de Perpignan, 18-21 mai 1977**

[St.Louis], Missouri Botanical Garden, 1982

<https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/149703>

**Item:** <https://www.biodiversitylibrary.org/item/251768>

Article/Chapter Title: Contribution a letude de Genere Tetrataenium

Author(s): Mandenova

Page(s): Page [675], Page 676, Page 677, Page 678, Page 679, Page 680, Page 681, Page 682, Page 683, Page 684, Page 685, Page 686, Page 687, Page 688, Page 689, Page 690, Page 691, Page 692, Page 693, Page 694, Page 695, Page 696, Page 697, Page 698, Page 699, Page 700, Page 701, Page 702, Page 703, Page 704, Page 705, Page 706, Page 707, Page 708, Page 709, Page 710, Page 711, Page 712, Page 713, Page 714, Page 715, Page 716, Page 717, Page 718, Page 719, Page 720, Illustration, Blank, Blank, Page 722, Page [723], Page [724], Page 725, Page [726], Page [727]

Holding Institution: Missouri Botanical Garden, Peter H. Raven Library

Sponsored by: Missouri Botanical Garden

Generated 9 July 2024 9:28 AM

<https://www.biodiversitylibrary.org/pdf4/1713975i00251768.pdf>

This page intentionally left blank.

CONTRIBUTION A L'ETUDE DU GENRE TETRATAENIUM (DC.) MANDEN.

[*Pastinaceae* K.-Pol. emend Manden. ; *Apioideae*]

par

I.P. MANDENOVA

J. CARBONNIER, M.-C. CARBONNIER-JARREAU, A.-M. CAUWET-MARC, M.-T. CERCEAU-  
LARRIVAL, M. GUYOT, D. MOLHO & J.-P. REDURON

RCP 286

MOTS-CLES : *Heracleum*, *Semenovia*, *Tordyliopsis*, *Tetrataenium*, *Pastinaceae*, *Api-  
oideae*, *Umbelliferae*. Morphologie, Anatomie, Pollen, Stomates, Caryo-  
logie, Coumarines, Indes, Himalaya.

SUMMARY : The genus *Tetrataenium* (DC.) Manden. arises from the change of ta-  
xonomic rank of one section belonging to the genus *Heracleum* L. Some  
fifteen taxa originating from southern Asia (India and the Himalayas)  
previous merged in the genus *Heracleum*, are investigated.

The characters taken into account are morphological (floral, foliar,  
carpological morphology and habit), micromorphological (pollen, stoma-  
ta, pilosity), anatomical, caryological and chemical (coumarins).

All these data point to these taxa being separate from the genus  
*Heracleum* (the latter thus becoming much more homogeneous), and fur-  
ther that the expansion and the propagation of the genus *Heracleum*  
occured distinctly in the north of Himalayas, the southern Asia  
being never implicated.

Amongst the group of species investigated, representatives of the  
genus *Tordyliopsis* DC., *Semenovia* Rgl. & Herd. and *Vanasushava* Mukher-  
jee & Constance, could be recognized ; their value was thus corrobo-  
rated.

On the contrary, the genus *Tetrataenium* is not very clearly defi-  
ned and investigations of much more numerous populations is needed ;  
the existence of subgroups revealed by this pluridisciplinary re-  
search and apparently not correlated with the area disjunction of  
the genus (the Himalayas and the southern India, with a gap in the  
North India), must be understood before any satisfactory classifica-  
tion is forwarded.

## РЕЗЮМЕ

Род Tetrataenium (DC.) Manden. образован изменением таксономического ранга одной из секций рода Neocleum. В работе рассматриваются 15 видов, происходящих из Южной Азии (Индия и Гималаи), ранее включаемые в состав рода Neocleum.

Изучены следующие признаки: морфологические (морфология цветка, плода, листа), микроморфологические (пыльца, устицы, опушение), анатомические, карпологияческие и химические (кумарины).

Полученные данные исключают изученные таксоны из состава рода Neocleum, который представляется более гомогенным. Результаты исследования делают очевидным, что распространение и развитие рода Neocleum происходило на севере от Гималайской цепи и не затронуло Южную Азию.

Среди изученной группы видов имеются представители родов Tordyliopsis DC., Semenovia Rgl. et Herd., Vanasushava Mukerjee & Constance, таксономическое значение которых подтвердилось.

В настоящее время род Tetrataenium является таксоном недостаточно четко очерченным, для уточнения его границ необходимы исследования значительно большего числа популяций. Подгруппы, выявленные настоящим исследованием, коррелятивно не связанные с разрывом ареала (Гималаи и Южная Индия со значительным hiatusом в Северной Индии) представляют явление, объяснение которого должна предшествовать разработка удовлетворительной классификации рода.

## INTRODUCTION

Trois espèces du genre *Heracleum* L. ont été rangées par DE CANDOLLE (1830) dans la section *Tetrataenium* DC. Cette section, composée de *H. nepalense* Don., *H. obtusifolium* Wall. et *H. rigens* Wall., était décrite par l'auteur en ces termes : "*Commissura quadrivittata. Flores non radiantés*". Ce groupe, méconnu par la suite, présente d'autres caractéristiques que l'on doit considérer comme de nature générique ; aussi, devint-il nécessaire d'élever la section *Tetrataenium* DC. au rang de genre (MANDENOVA, 1959). A cette date, seulement cinq espèces sont admises dans le nouveau genre : *T. rigens* (Wall.) Manden. (considérée comme type), *T. nepalense* (Don.) Manden., *T. sprengelianum* (Wight & Arn.) Manden., *T. hookerianum* (Wight & Arn.) Manden. et *T. olgae* (Rgl. & Schm.) Manden. ; l'auteur souligne toutefois que l'aire de répartition du genre *Tetrataenium* englobe d'autres espèces encore considérées comme des *Heracleum*. On pouvait donc s'attendre à ce que de nouvelles combinaisons s'avèrent ultérieurement nécessaires.

C'est effectivement ce qui s'est produit au cours des travaux concernant l'établissement de Flora Iranica (en cours de parution), où l'on relève les nouvelles combinaisons : *T. cardiocarpum* (Rech.f. & Riedl.) Manden. et *T. leucocarpum* (Aitch & Hemsl.) Manden.

Parallèlement à ces travaux de systématique, certains parmi nous constataient le particularisme des *Heracleum* indiens :

- métabolisme coumarinique inattendu chez *H. sprengelianum* Wight & Arn. et chez *H. ceylanicum* Gardn. ex C.B. Clarke (MOLHO & al., 1972) ;
- pollens anormalement primitifs pour le genre chez : *H. sprengelianum*, *H. rigens*, *H. aquilegifolium* C.B. Clarke et *H. concanense* Dalz. (CERCEAU & al., 1977) ;
- nombre chromosomique tétraploïde ( $2n = 44$ ) chez *H. sprengelianum* (CAUWET in MOLHO & al., 1971). Cette dernière donnée s'avérait d'autant plus intéressante que tous les *Heracleum* s.s. se sont jusqu'à présent révélés diploïdes à  $2n = 22$ .

Tous ces résultats sont en accord pour différencier très nettement les *Heracleum* indiens du reste du genre. Or, à la lumière des travaux de l'une d'entre nous (MANDENOVA, 1950 et 1959), il apparaît que la propagation du genre *Heracleum* s'est effectuée nettement au nord des chaînes himalayennes ; on devrait donc s'attendre à ne trouver aucun *Heracleum* en Inde du Sud. Nous nous proposons donc d'examiner les espèces actuellement rattachées à ce genre et localisées dans la péninsule : *H. aquilegifolium*, *H. ceylanicum*, *H. concanense* et *H. candolleanum* Gamble.

Les espèces himalayennes posent un problème encore plus complexe. En effet, si le genre *Tetrataenium* possède une aire de répartition qui embrasse le sud de la Chine, l'Afghanistan oriental, le Pakistan occidental, l'Himalaya, l'Inde, Ceylan et probablement l'Indochine, il existe une continuité d'aire avec celle du genre *Heracleum* (surtout la section *Pubescentia* Manden, au sud de la Chine et en Afghanistan. C'est pourquoi, il est apparu du plus haut intérêt d'examiner les espèces himalayennes actuellement considérées comme des *Heracleum*. Tels sont les cas de *H. barmanicum* Kurz, *H. bivittatum* H. de Boissieu, *H. cachemiricum* C.B. Clarke, *H. candicans* Wall., *H. hirsutum* Edgew. (*H. canescens* Lindl.), *H. jacquemontii* C.B. Clarke, *H. obtusifolium*, *H. pinnatum* C.B. Clarke, *H. sublineare* C.B. Clarke et *H. wallichii* DC.

Du point de vue systématique les genres *Heracleum* et *Tetrataenium* sont rattachés aux *Pastinaceae* K.-Pol. emend Manden. Cette tribu est considérée comme la plus primitive des *Apioideae* Drude et le genre *Tetrataenium* comme le plus archaïque des *Pastinaceae* (MANDENOVA, 1959). Cette situation lui confère le plus grand intérêt en ce qui concerne l'aspect évolutif de la tribu et même celui de l'ensemble des *Apioideae*.

A côté des *Tetrataenium* et des *Heracleum* indiens et himalayens, nous avons examiné quelques représentants des genres les plus proches, en choisissant des exemples dont l'aire de répartition est contiguë à celle des *Tetrataenium* : *Heracleum afghanicum* Kitam., *Semenovia thomsonii* (C.B. Clarke) Manden., et *Tordyliopsis brunonis* (Wall.) DC. (genre monotypique).

Ce travail se propose de donner un aperçu synthétique des différents résultats, originaux ou partiellement publiés, qu'il nous a été possible de réunir à propos du genre *Tetrataenium* et ceci, afin :

- 1°) de tester son homogénéité par l'étude des espèces qui lui sont déjà rattachées,
- 2°) de le situer par rapport à *Heracleum*, *Semenovia* Rgl. & Herd. et *Tordyliopsis* DC. qui apparaissent présentement comme proches de lui,
- 3°) d'envisager d'un aspect critique, avant révision systématique classique, dans quelle mesure les espèces indiennes et himalayennes — dont le statut actuel d'*Heracleum* n'est pas satisfaisant — peuvent être rattachées au genre *Tetrataenium*.

## METHODES

73 spécimens (ou populations dans certains cas) répartis en 25 espèces ont été examinés ; la liste en est donnée en annexe. Chaque fois que cela a été possible, les divers moyens d'investigations ont été engagés sur le même matériel : voir Tableau I.

Les techniques particulières à chaque discipline sont décrites en détail par ailleurs : caryologie et anatomie (CAUWET-MARC, 1976), phytochimie : analyses des coumarines et données analytiques (MOLHO et al., 1971; CARBONNIER et MOLHO, 1977), préparation des pollens pour examen en microscopie photonique (ERDTMAN, 1943) examens palynologiques au M.E.B. (CERCEAU-LARRIVAL et al., 1970), observation des stomates (GUYOT, 1966) et micromorphologie de la pilosité (GUYOT, 1978).

## RESULTATS ET DISCUSSION

Les genres inclus dans la tribu des *Pastinaceae* se répartissent en plusieurs groupes selon les lignes déterminantes de leur développement. Au groupe mésophyte appartiennent les genres *Tetrataenium*, *Tordyliopsis*, *Heracleum* et *Pastinaca* L. Les conditions de vie des espèces du genre *Tetrataenium* du sud-est asiatique vont des régions boisées humides aux bas-fonds argileux sans ombrage. Toutes les espèces du genre, ainsi que *Tordyliopsis brunonis*, ont un port mésophile caractéristique. Par contre, le genre mésophile holarctique *Heracleum* renferme des espèces quelque peu atteintes par les processus de cryophilisation (section *Wendia* (Hoffm.) Manden.) et de xérophilisation (section *Villosa* Manden.). Les espèces prises ici comme termes de comparaison (*H. sphondylium* L. pour la section *Heracleum* et *H. afghanicum* pour la section *Pubescentia* Manden.) sont, toutes deux, des mésophytes stricts. L'une et l'autre sont des espèces pluriannuelles de pleine terre. Si *H. sphondylium* peut être récolté en plaine dans des champs ou des sous-bois humides peu denses, nous n'avons rencontré *H. afghanicum* que dans un seul type d'habitat : proximité immédiate de ruisseaux sans ombrage. La plante peut atteindre 3 m à 3 m 50 de hauteur et s'élève jusqu'à 3.500 m d'altitude, nous ne l'avons pas relevée au-dessous de 2.500 m. Abondante dans ses stations, elle est utilisée comme plante fourragère.

Le genre *Semenovia* ne comprend que des xérophytes et des cryoxérophytes. La majorité des espèces sont rupicoles ou se développent sur des éboulis caillouteux de la zone alpestre. *S. thomsonii*, examinée ici, est localisée en Himalaya occidental où elle est signalée jusqu'à 4.500 mètres d'altitude.

TABLEAU I

POPULATION OU SPECIMENS ETUDIES DANS CHACUNE DES DISCIPLINES ENVISAGEES

TAXONS	Morphologie générale	Morphologie florale	Phytodermologie	Anatomie fruits	Palynologie	Phytochimie	Caryologie
<i>Heracleum</i>							
<i>H. sphondylium</i>	(1)	64	63,64	64	64	64	
<i>H. afghanicum</i>	1	1	1	1	1	1	
<i>Semenovia</i>							
<i>S. thomsonii</i>	(2)			71	71	70,71	
<i>Tordyliopsis</i>							
<i>T. brunonis</i>	(2)	12,13	12,13	11	12,13,14		
<i>Tetrataenium</i>							
<i>T. rigens</i>	(2)	62	62	62	59 à 62	62	62
<i>T. hookerianum</i>	(2)		43		43,45 à 47	43,44	
<i>T. nepalense</i>	(2)		51	50	50,52	50	
<i>T. olgae</i>	(2)	56	56		56	56	
<i>T. sprengelianum</i>	(2)	65,66	65	65,66	65	65,66	65,66
<i>Heracleum à reviser</i>							
<i>H. aquilegifolium</i>					3		
<i>H. barmanicum</i>	4		4		5	4	
<i>H. bivittatum</i>	7 à 10		8 à 10	10	8,9	6,7,10	
<i>H. cachemiricum</i>	16	18	16		15,17	16 à 18	
<i>H. candicans</i>	19,20,22	20	20,22	22	21 à 23	22	
<i>H. candolleanum</i>						24 à 26	
<i>H. canescens</i>	27		27		27,28	27	
<i>H. ceylanicum</i> a)	29	29	29	29	29,31	29	29
" b)			30	30	32	30	30
" c)	34	35	34,35		34,35,37	36,37	
<i>H. concanense</i>	39	39	39,41	39	38,40,41	39,42	
<i>H. jacquemontii</i>	48		48	48	48		
<i>H. obtusifolium</i>					54,55		
<i>H. pinnatum</i>			58		57,58		
<i>H. sublinearae</i>	69	67	67	69	68,69	69	
<i>H. wallichii</i>	73		73	73	72	73	73

a) petite forme } des Palni Hills (Indes)  
 b) grande forme }  
 c) de Ceylan

(1): Mandenova 1950

(2): Mandenova 1959

Numéros : Voir localité dans la liste du matériel en annexe



Si la tribu des *Pastinaceae* - à laquelle se rattachent les 73 spécimens examinés - est très homogène, la délimitation des genres à l'intérieur de celle-ci présente quelques difficultés conséquentes à l'unité, probablement phylétique, des taxons composant ce groupe.

Il n'est pas nécessaire de rappeler que la structure du fruit a fourni les données essentielles à la systématique des Ombellifères. Néanmoins, les indices anatomo-carpologiques doivent être considérés, non pas d'une manière isolée, mais dans l'ensemble des particularités morphologiques, écologiques, palynologiques et phytochimiques propres à tel ou tel type générique.

## 1. Morphologie

L'examen d'un grand nombre de représentants de la tribu des *Pastinaceae* a amené MANDENOVA (1959) à donner du genre *Tetrataenium* la diagnose suivante :

*Tetrataenium* (DC.) Manden., Trudy Tbilis. Bot. Inst., 20 : 16 (1959). - *Heracleum* L., sect. *Tetrataenium* DC. Prodr. 4 : 191 (1830).

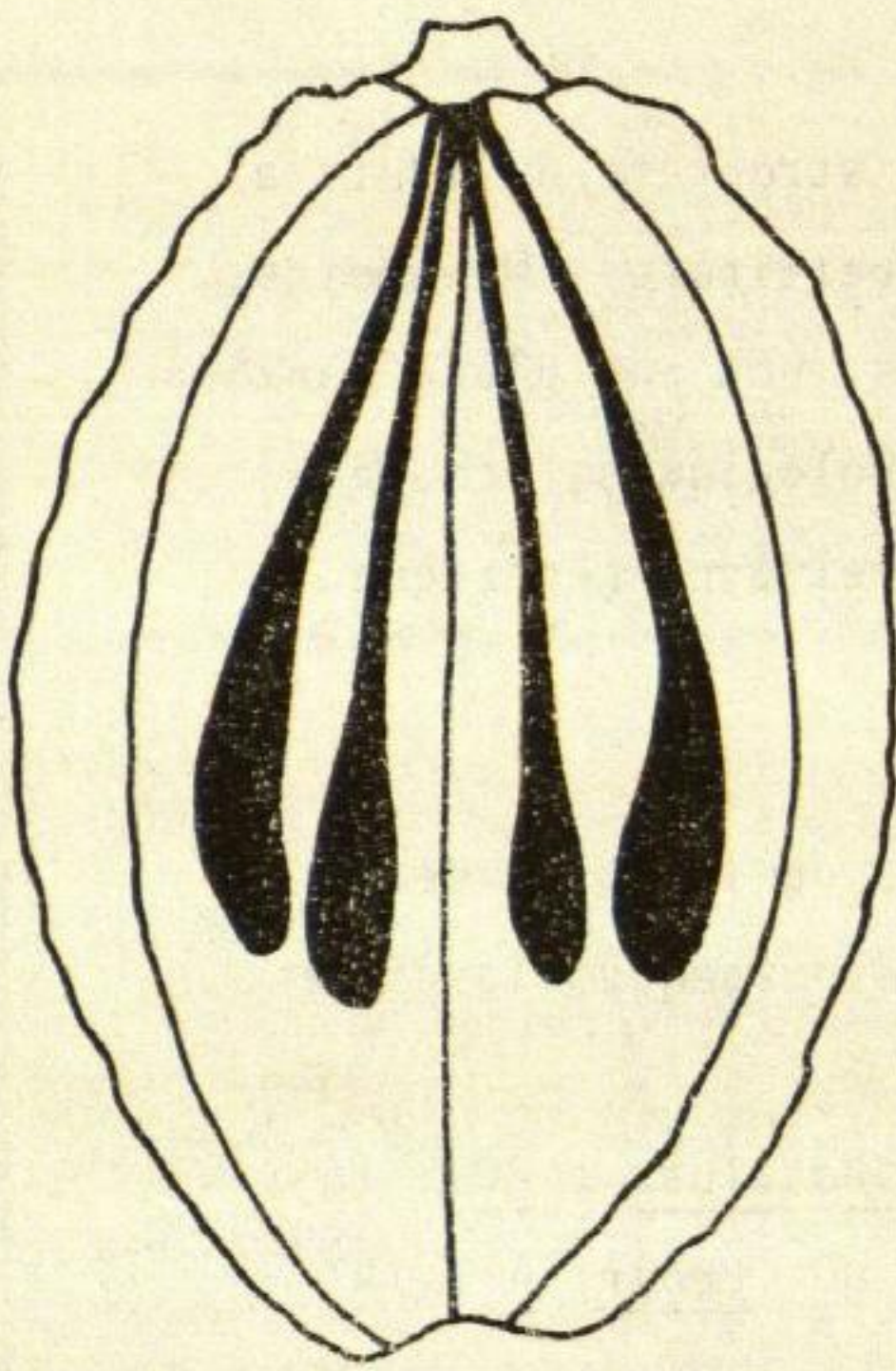
*Herbae perennes plerumque procerae. Folia basalia et caulina inferiora longe petiolata semel vel bipinnatisecta, ternata, palmatisecta vel rarius indivisa vel sublobata, folia caulina sensim decrescentia. Involucri et involucelli phylla saepe bene evoluta persistentia. Flores polygami in umbellis terminalibus hermaphroditi in umbellis lateralibus interdum masculi. Calycis dentes conspicui minuti. Petala lutea vel viridulo - lutea rarius alba, obovata apice inflexa, rarius obcordata, marginalia interdum radiantia. Stylopodium conicum. Styli filiformes. Mericarpia a dorso valde plano-compressa, jugis tribus intermediis anguste carinatis approximatis aequidistantibus, duobus marginalibus filiformibus remotis margo ptericoideo contiguus, spatium inter semen et juga lateralia pellucidum, vittae plus minusve abbreviatae et acutatae non clavatae, valleculares intermediae singulae, laterales interdum geminae, commissurales 2-4 (6), rarrissime desunt.*

*Typus generis. Tetrataenium rigens* (Wall.) Manden.

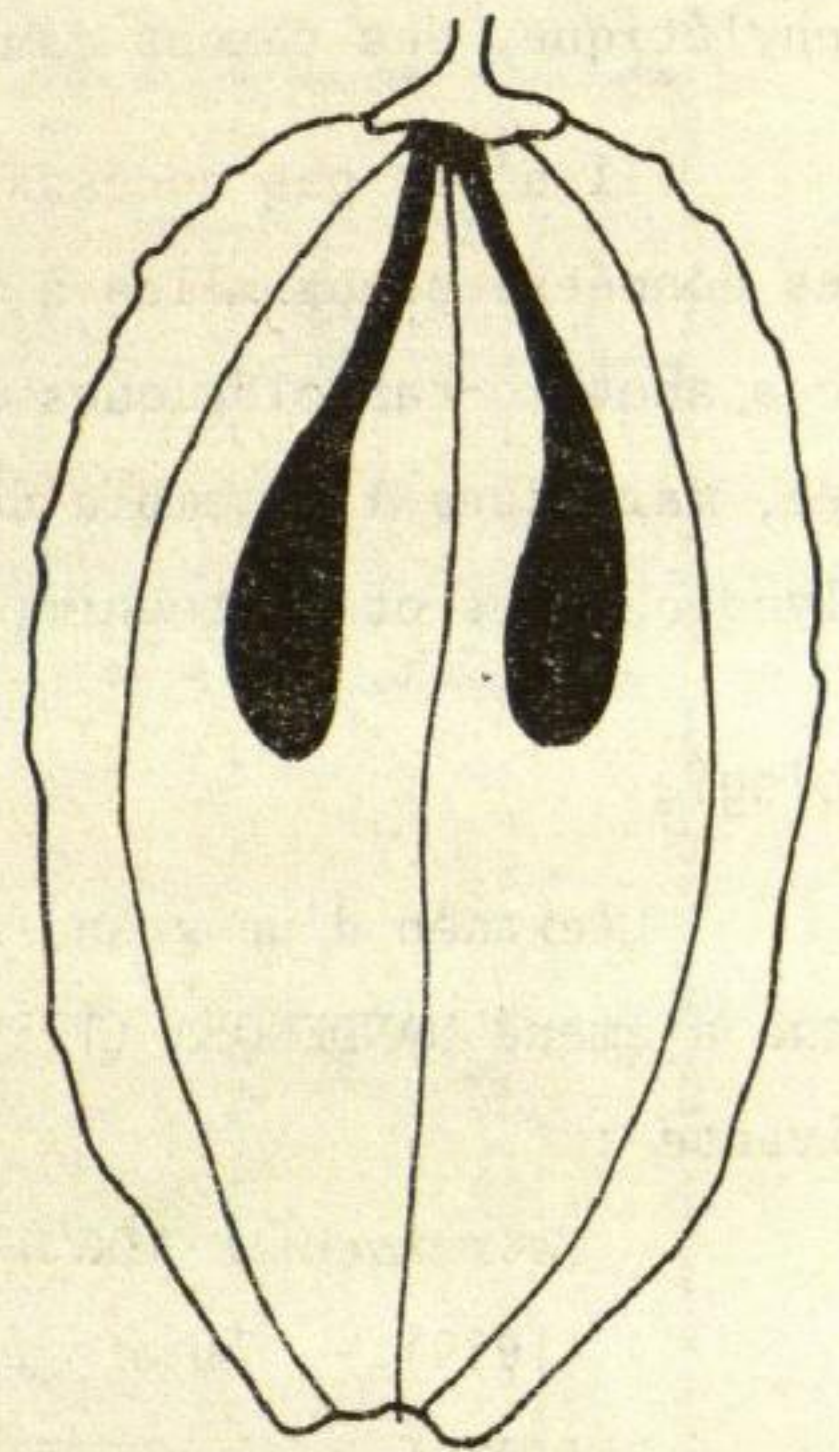
Le genre *Tetrataenium* se différencie donc nettement du genre *Heracleum* par des méricarpes possédant trois côtes médianes dorsales bien marquées, plus ou moins saillantes en forme de carène, par des canaux sécréteurs (bandelettes) nullement claviformes<sup>1</sup> et par la présence fréquente, sur la face dorsale et commissurale, de bandelettes supplémentaires.

<sup>1</sup> Voir Figure 1.

FIGURE 1 : EXEMPLE ILLUSTRANT LA DIFFERENCE DE MORPHOLOGIE DES BANDELETTES  
CHEZ *HERACLEUM* ET *TETRATAENIUM*.



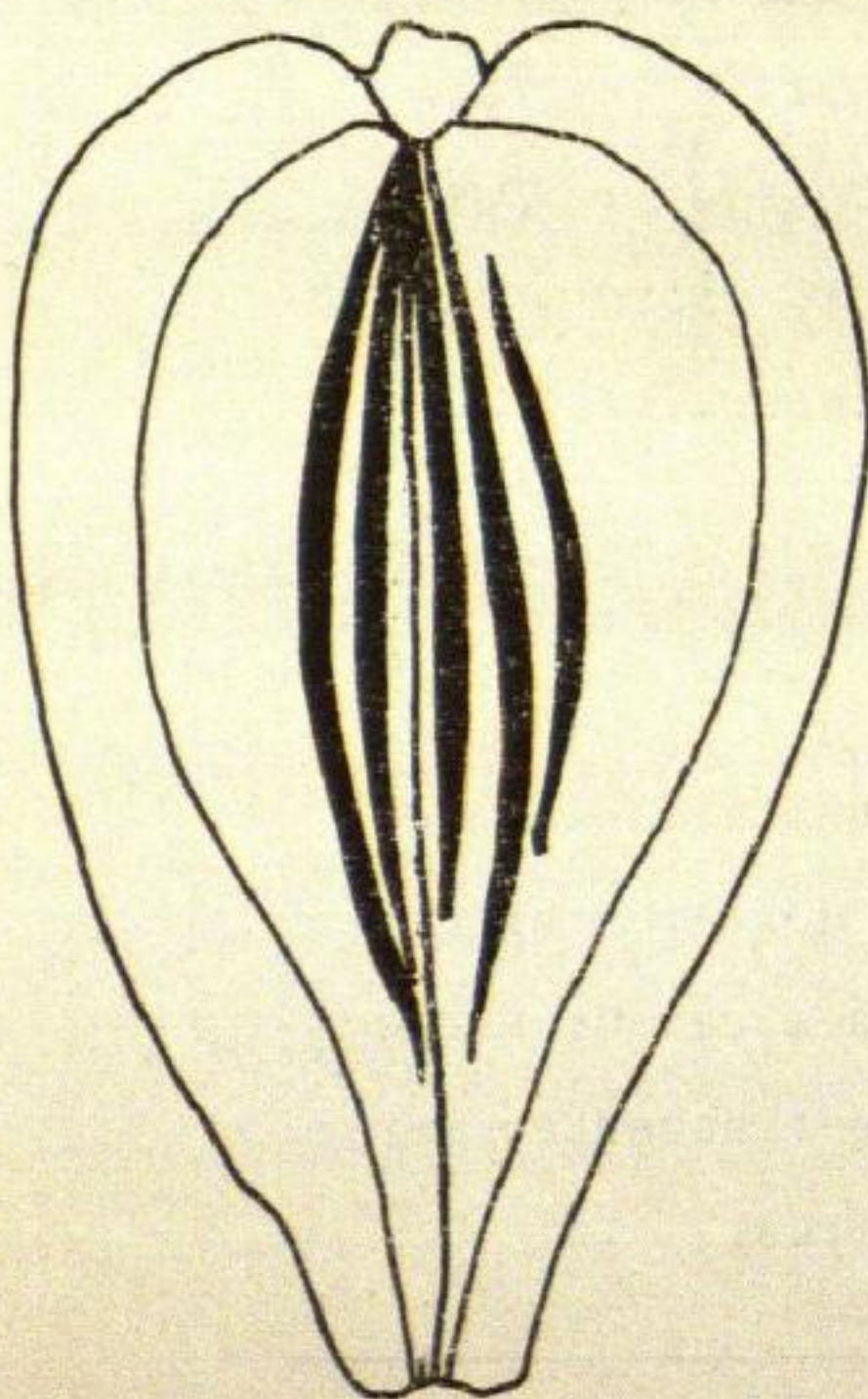
Face dorsale



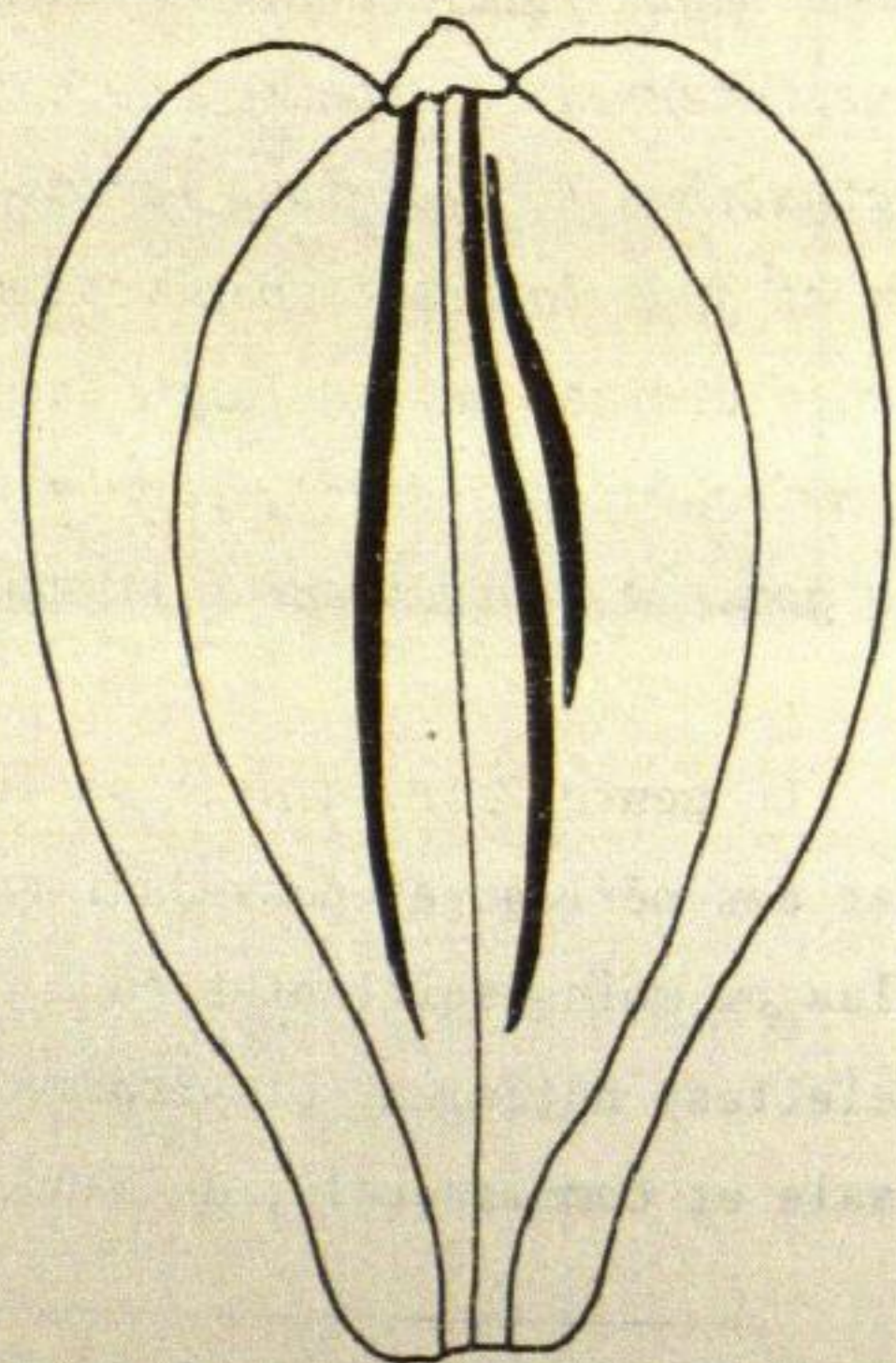
Face commissurale

H. afghanicum

4 mm



Face dorsale



Face commissurale

T. nepalense

Nous insistons sur la forme des *vittae*<sup>1</sup> qui constituent certainement le caractère le plus évident pour distinguer *Tetrataenium* et *Heracleum*. Chez ces derniers, elles sont plus ou moins fines dans la partie supérieure, s'épaississent brusquement dans la partie médiane, leur donnant ainsi l'allure d'une massue ; chez *Tetrataenium*, fines et aiguës aux deux extrémités, plus larges dans la partie médiane du méricarpe, elles prennent la forme d'un croissant plus ou moins étroit<sup>2</sup>.

L'examen d'un nombre beaucoup plus grand d'espèces que celles utilisées pour l'établissement de la diagnose du genre ne nous a pas permis de retenir "les pétales non rayonnants" comme caractère principal de celui-ci.

Il découle des points de vue précédents que, en plus des espèces ayant déjà fait l'objet d'une recombinaison (*T.rigens*, *T.hookerianum*, *T.nepalense*, *T.olgae*, *T.sprengelianum*, *T.leucocarpum* et *T.cardiocarpum*), se rattachent au genre *Tetrataenium* les espèces suivantes : *H.barmanicum*, *H.bivittatum*, *H.cachemiricum*, *H.candicans*, *H.canescens*, *H.ceylanicum*, *H.jacquemontii*, *H.sublineare* et *H.wallichii*.

A côté des indices carpologiques, nous attachons de l'importance à la forme du stylopode dans la fleur et sur le fruit, aux dents du calice, et à la forme des pétales.

En fonction du type de stylopode et de l'importance relative des sépales, on observe un bon regroupement de *T.rigens*, *T.olgae*, *H.ceylanicum*, *T.sprengelianum*, *T.nepalense*, *H.bivittatum*, *H.candicans* et *H.canescens* (voir Tableau II).

Les deux *Heracleum sensu stricto*, pris comme exemples, se démarquent nettement avec des sépales réduits, mais deux espèces himalayennes : *H.cachemiricum* et *H.pinnatum* s'en trouvent rapprochées. Toutefois, la forme des pétales internes constitue un critère de séparation très net entre les deux *Heracleum* et ces deux espèces.

<sup>1</sup> Chez *Heracleum wallichii*, dont la description morphologique correspond à celle d'un *Tetrataenium*, ces bandelettes sont septées.

<sup>2</sup> La séparation du genre *Tetrataenium* paraît également justifiée par le fait que les aires de répartition des genres *Heracleum* et *Tetrataenium*, à l'exception du sud de la Chine (provinces: Suchuan et Yunnan), ne se recouvrent pas. Les espèces du genre *Heracleum* sont réparties dans la zone tempérée de l'hémisphère nord, principalement dans les montagnes de l'Europe et de l'Asie ; les représentants du genre *Tetrataenium* constituent un groupe très remarquable d'endémiques qui se trouvent dans les monts Himalaya et, après un important hiatus, dans les monts du sud de l'Inde, de Ceylan (Shri-Lanka) et d'Indochine.

TABLEAU II : Regroupements possibles en fonction des caractères morphologiques du calice et du stylopode ainsi que de la taille relative des pétales : groupe Heracleum - Tetrataenium

	stylopode conique-aplati débordant, à bord lobé	stylopode de type intermédiaire	stylopode conique, non débordant, à bord entier
sépale nul ou faiblement développé	H. SPHONDYLIIUM *v		TORDYLIOPSIS BRUNONIS V
	H. AFGHANICUM *v		
	H. CACHEMIRICUM v		
	H. PINNATUM v		
sépale développé en une dent courte et triangulaire	H. CEYLANICUM V		
	H. RIGENS =	H. JACQUEMONTII v	
	H. OLGAE =	H. HOOKERIANUM v	
sépale bien développé très visible à contour allongé	H. SPRENGELIANUM =		
	H. NEPALENSE v	H. CONCANENSE v	
	H. CANESCENS v		
	H. CANDICANS v	H. SUBLINEARE v	VANASUSHAVA PEDATA *v
	H. BIVITTATUM v		

= : pétales égaux, v : pétales inégaux, V : pétales très inégaux, \* : pétale central différent

Plus éloignés, se situent *H.jacquemontii* et *H.hookerianum* d'une part, et *H.concanense* avec un très grand calice, d'autre part.

Nettement plus différencié par un stylopoide beaucoup plus simple, se place *H.sublineare*.

Quant au genre *Tordyliopsis*, son type de stylopoide suffit à l'isoler complètement du groupe étudié.

A la lumière de l'ensemble des données morphologiques les taxons suivants peuvent être retenus comme appartenant au genre *Tetrataenium* : *T.rigans*, *T.olgae*, *T.nepalense*, *T.sprengelianum*, *H.ceylanicum*, *H.bivittatum*, *H.candicans* et *H.canescens*.

Si, du point de vue des indices anatomo-carpologiques, *H.cachemiricum*, *H.sublineare*, *H.jacquemontii* et *T.hookerianum* peuvent être rattachés au genre *Tetrataenium*, leurs caractéristiques florales apportent quelques réserves à cette conclusion. Par contre, il est évident que *Heracleum concanense* ne peut être rattaché ni au genre *Tetrataenium*, ni aux autres genres examinés ici : *Semenovia*, *Tordyliopsis* et *Heracleum*.

## 2. Phytodermologie

L'étude des feuilles du matériel envisagé a montré des stomates de taille relativement uniforme (38 à 40  $\mu$ ), excepté pour *Heracleum sphondylium* et *H.afghanicum* chez lesquels ils sont relativement petits (30  $\mu$  environ) ainsi que chez trois espèces singularisées par la présence de stomates de très grande taille : *H.barmanicum* (52  $\mu$ ), *H.aquilegifolium* (58  $\mu$ ) et *H.concanense* (62  $\mu$ ).

Les stomates sont le plus souvent du type anomocytiques ; cependant, nous avons rencontré des stomates bicytiques mésogènes du type paracytique (4) chez *T.olgae* et *T.sprengelianum* et du type diacytique (5) chez *H.afghanicum* et *T.sprengelianum*. Leur présence confirme l'existence de stomates anisocytiques mésopérigènes (3) dans toutes les espèces à stomates anomocytiques périgènes (1) et mésopérigènes (2). (Voir la définition des types stomatiques (1), (2), (3), (4) et (5) in GUYOT, 1971).

A côté du type et de la taille des stomates, nous avons retenu des caractères des poils de la face inférieure de la feuille :

- forme (aiguë, émoussée ou arrondie),
- distribution (seulement sur la nervure ou sur tout le limbe),
- ornementation.

Les résultats sont donnés dans le Tableau III.

*Heracleum sphondylium* et *H. afghanicum* présentent des poils striés, plus ou moins couverts de tubercules, de forme aiguë, qui les différencient nettement de ceux des *Tetrataenium* qui, en général, sont lisses.

Les espèces d'Asie méridionale, qui nous intéressent, ont des poils lisses ; mais l'on distingue, toutefois, deux formes nettement différenciées au niveau de l'apex (Voir Planche 1, hors-texte).

- Un premier groupe d'espèces possède des poils arrondis : c'est le cas de *T. rigens*, *H. aquilegifolium*, *H. barmanicum*, *T. sprengelianum* et *H. concanense*.

- Un second groupe présente des poils nettement mucronés : *T. olgae*, *H. sublineare*, *H. wallichii*, *H. ceylanicum*, *H. hockerianum*, *H. canescens* et *T. nepalense*.

En dehors de ces deux ensembles, il convient de noter les structures des poils mucronés et ornementés de *Tordyliopsis brunonis*, ceux arrondis et très ornementés de *Semenovia thomsonii* et de *Heracleum bivittatum*.

Les mêmes caractères font une place à part à *Heracleum jacquemontii* et *H. pinnatum*, ainsi qu'à *H. cachemiricum*.

Enfin, la grande taille des poils de *H. concanense* constitue un caractère remarquable.

A ce stade de la connaissance micromorphologique des différents taxons étudiés il n'est pas possible de proposer une définition du genre *Tetrataenium* étant donné que chaque taxon apparaît comme le maillon d'une évolution complexe et partant difficile à cerner. De ce point de vue, l'unité du groupe, telle qu'elle apparaissait sous l'aspect macromorphologique, se doit d'être quelque peu nuancée.

### 3. Anatomie des méricarpes

L'étude anatomique des fruits a été effectuée sur 15 taxons se rapportant aux genres *Tetrataenium*, *Heracleum*, *Semenovia* et *Tordyliopsis*.

Huit caractères ont été retenus :

#### 1 - Bandelettes valléculaires dorsales de même taille

Sur la coupe transversale, effectuée dans la région moyenne du méricarpe, on observe que le diamètre des bandelettes valléculaires dorsales est identique (Voir figure 2a), ou différent (Voir figure 2b). Dans ce dernier cas, ce sont toujours les bandelettes les plus extérieures qui ont la section la plus importante. Il faut cependant

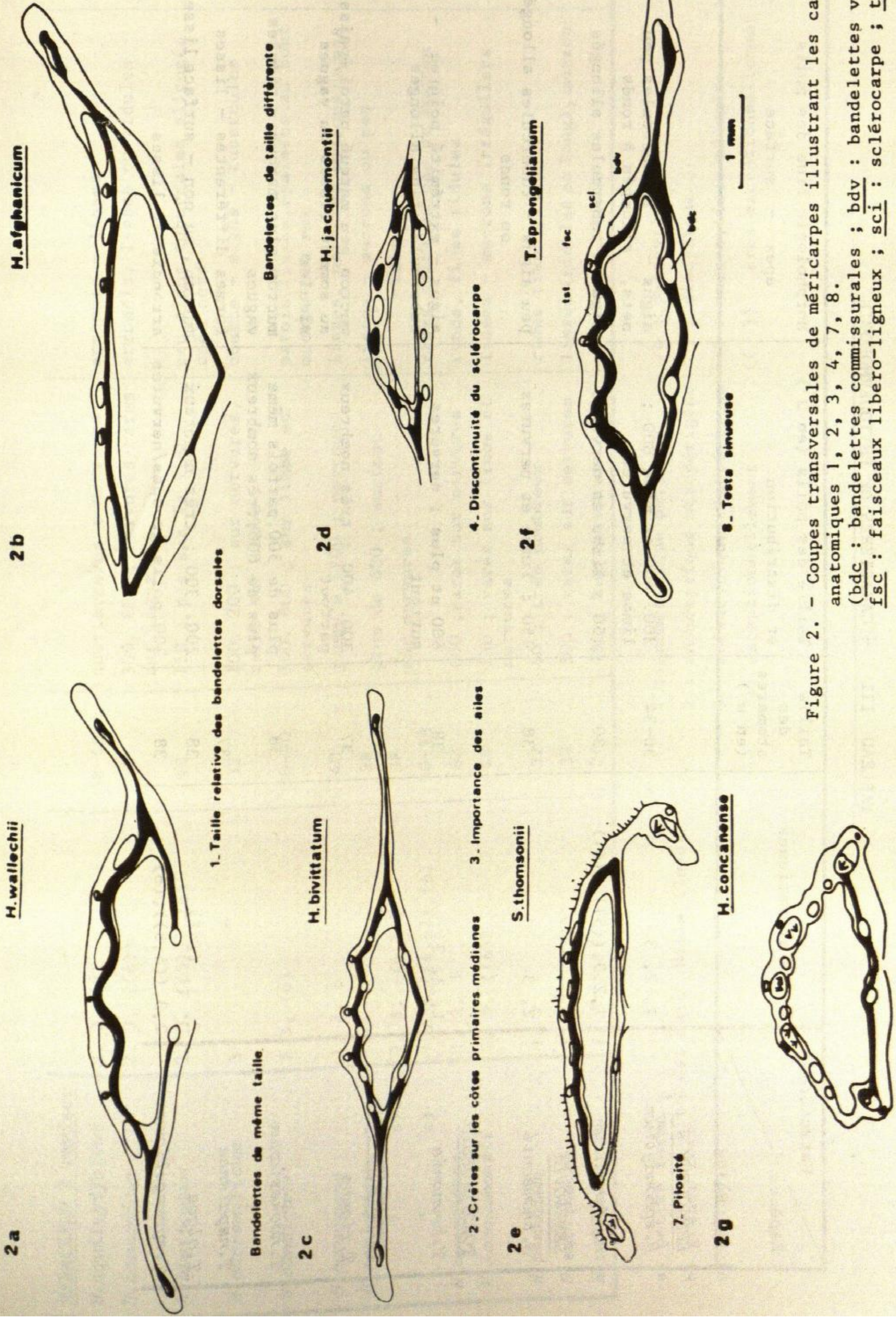


Figure 2. - Coupes transversales de méricarpes illustrant les caractères anatomiques 1, 2, 3, 4, 7, 8.  
 (bdc : bandelettes commissurales ; bdv : bandelettes valléculaires ; fsc : faisceaux libero-ligneux ; sci : sclérocarpe ; tst : testa).

Abasco de entrecarpe

TABLEAU III - CARACTERES DE PHYTODERMOLOGIE

Caractères Espèces	Types stomatiques	Taille des stomates (en $\mu$ )	Taille des poils (en $\mu$ ) et distribution	Morphologie fine des poils apex - surface	N° Popul.
<u>HERACLEUM s.s.</u>					
<i>H. sphondylium</i>	1, 2, 3	30-34	300. 400 et même 800 ; limbe et nervures	aigus - à tubercules peu nets, allongés à ronds	63-64
<i>H. afghanicum</i>	1, 2, 3, ((5)), ((6))	30	150 ; limbe et nervures	aigus - tubercules allongés	1
<u>SEMENOVIA</u>					
<i>S. thomsonii</i>	2, 3	38	150 ; limbe et nervures	peu aigus - tubercules allongés ou ronds	71
<u>TORDYLIOPSIS</u>					
<i>T. brunonis</i>	1, 2, 3	38	600 et plus ; nervures surtout	aigus - extrémité pointue - tubercules fins allongés	13
<u>TETRATAENIUM</u>					
<i>T. rigens</i>		37	300. 400 ; très nombreux partout	mucron peu marqué, paroi épaisse au sommet - lisses ou vagues ridules	62
<i>T. hookerianum</i>		38	plus de 300, parfois même plus de 600; très nombreux	mucron plus marqué - ridules vagues	43
<i>T. nepalense</i>		37		formes différentes - lisses	51
<i>T. olgae</i>	2, 3, ((4))	38	200. 300 ; très nombreux	mucron ou non - surface lisse	56
<i>T. sprengelianum</i>	2, 3, ((4, 5)), (6)	38	300; poils groupés/nervures	arrondis et lisses	65



<u>HERACLEUM à reviser</u>					
<i>H. aquilegifolium</i>	2, 3, (6)	58-66	courts, rares ; nervures	arrondis - lisses	2
<i>H. barmanicum</i>	2, 3, ((6))	52	300. 600 ; nervures, rares sur limbe	arrondis, lisses ou ridules	4
<i>H. bivittatum</i>	2, 3, ((5)), (6)	40	150 ; pas sur le limbe	peu aigus, tubercules allongés très nets	8
<i>H. cachemiricum</i>	3	32	100. 200 ; sur nervures, rares sur limbe	courts - aigus - tubercules	16
<i>H. candidans</i>	2, 3, (6)	38-40	300. 600 ; sur limbe et nervures	parois lisses, épaisses au bout mucron peu net	20
<i>H. canescens</i>	1, 2, 3	40	jusqu'à 1200 ; partout	lisses, nervures, mucrons ou pas	27
<i>H. ceylanicum</i> a)	3	38	plus de 600 ; surtout sur nervures	lisses - mucrons ou pas	29
" b)	2, 3, ((4,5))	38		-idem-	30
" c)	1, 2, 3, ((4,5)), (6)	30-38		rides apicales, pas de mucron	34-35
<i>H. concanense</i>	1, 2, 3	62	600 ; rares sur nervures	ronds, fines ridules	39-41
<i>H. jacquemontii</i>	2, 3, ((6))	44	150 ; rares sur limbe et nervures	lisses - mucrons irréguliers	48
<i>H. pinnatum</i>	1, 2	32	60 ; très nombreux	rides transverses	58
<i>H. sublineare</i>	1, 2, 3, ((5))	38	500 ; rares sur nervures	lisses (ridules en long), mucron	67
<i>H. wallichii</i>	2, 3	26	400 ; sur nervures	mucron net, lisse	73

a) petite forme } des Palni Hills (Indes)  
 b) grande forme }  
 c) de Ceylan

1 : anomocytique périgène  
 2 : anomocytique mésopérigène  
 3 : anisocytique mésopérigène  
 4 : paracytique  
 5 : diacytique  
 6 : anisocytique mésogène  
 ( ) : exceptionnellement  
 (( )) : très exceptionnellement

remarquer que cette différence de taille peut être très grande (c'est le cas chez les *Heraclium* s.s., ou moins sensible (*T.nepalense* et *H. candicans*)).

2 - Crêtes sur les côtes primaires

Ces crêtes n'intéressent que les trois côtes centrales et peuvent être plus ou moins développées (Voir figure 2c) ; elles sont essentiellement constituées par un faisceau libéro-ligneux qui a été repoussé vers l'extérieur à la suite d'un développement plus important de la couche mécanique.

3 - Présence d'ailes

Elles sont dues à l'élargissement considérable des deux côtes primaires latérales ; leur importance est plus ou moins grande selon les espèces (Voir figure 2c).

4 - Couche mécanique continue

Cette couche ou scléocarpe correspond à la partie la plus interne du mésocarpe ; elle est formée de 2 à 5 assises de stéréides dressées et de 1 à 4 assises de stéréides couchées. Elle peut être continue (Voir figure 2c) ou réduite à des paquets de sclérenchyme (Voir figure 2d).

5 - Nombre de bandelettes valléculaires

6 - Nombre de bandelettes commissurales

7 - Présence de poils

Il convient de manipuler ce caractère avec précaution ; en effet, comme le précise BRIQUET (1924) au sujet d'*Heraclium alpinum* L. : " Les poils très abondants sur les très jeunes fruits ont généralement disparu à maturité ". Dans les deux cas où nous les avons observés les poils sont abondants sur la face dorsale du méricarpe, arrondis et présentent une paroi ornementée (Voir figure 2e) qui n'est pas sans rappeler ce qui a été remarqué sur les poils des feuilles.

8 - Testa sinueuse sur la face dorsale

Ce caractère correspond à un enfoncement des bandelettes valléculaires dans le mésocarpe, elles font alors saillie dans la graine donnant à celle-ci, vue en coupe, un contour sinueux (Voir figure 2f).

Les résultats obtenus, espèce par espèce, sont donnés dans le Tableau IV. En ne tenant compte que des taxons dont le statut a fait l'objet d'une révision récente (MANDENOVA, 1950, 1959 et Flora Iranica, sous presse), il est possible d'extraire les caractéristiques anatomiques des 4 genres envisagés. Le Tableau V résume celles-ci.

TABLEAU IV - DONNEES ANATOMIQUES

Caractères Taxons	1 Bd.vall.dorsales de même taille	2 Crêtes sur côtes primaires médianes	3 Présence d'ailes	4 Sclérocarpe continu sur la face dorsale	5 Nombre bd.vall.	6 Nombre bd.commiss.	7 Poils	8 Albumen sinueux face dorsale
<i>Heracleum</i>								
1. <i>sphondylium</i>	-	-	+	+	4	2	-	-
2. <i>afghanicum</i>	-	-	+	+	4	2	-	-
<i>Semenovia</i>								
3. <i>thomsonii</i>	±	-	+	+	4	2	+	-
<i>Tordyliopsis</i>								
4. <i>brunonis</i>	+	-	+	+	4	2	-	-
<i>Tetrataenium</i>								
5. <i>rigens</i>	+	-	+	+	4	2	-	+
8. <i>nepalense</i>	+	±	+	+	4	2	-	+
10. <i>sprengelianum</i>	+	-	+	+	4	2	-	+
<i>Heracleum</i> à réviser								
12. <i>barmanicum</i>	+	+	+	+	8	4	-	-
13. <i>bivittatum</i>	+	+	+	+	6/8	2/4	-	+
15. <i>candicans</i>	+	-	+	+	4	2	-	+
17. <i>canescens</i>	-	+	+	-	4	2	+	-
18. <i>ceylanicum</i> (Palni)	+	-	+	+	4	2	-	+
19. <i>concanense</i>	+	+	-	o	6	2	-	-
20. <i>jacquemontii</i>	+	-	+	-	5	4	-	-
25. <i>wallechii</i>	+	-	+	+	4	2	-	+

TABLEAU V - CARACTERISTIQUES ANATOMIQUES GENERIQUES

(Observations faites sur des fruits mûrs)

Caractères	Genres	<i>Tetrataenium</i>	<i>Heracleum</i>	<i>Semenovia</i>	<i>Tordyliopsis</i>
1. Bd.vall.dorsales de même taille		±	-	±	+
2. Crêtes sur les côtes primaires		±	-	-	-
3. Présence d'ailes		+	+	+	+
4. Sclérocarpe continu		+	+	+	+
5. Band.vall. = à 4		+	+	+	+
6. Band.commiss. = à 2		+	+	+	+
7. Poils		-	-	+	-
8. Albumen sinueux face dorsale		+	-	-	-
Espèces dont la position taxonomique a fait l'objet d'une révision récente		<i>rigens</i> <i>nepalense</i> <i>sprengelianum</i>	<i>sphondylium</i> <i>afghanicum</i>	<i>thomsonii</i>	<i>brunonis</i>

On observe dans le Tableau V que, si certains caractères sont invariants dans l'espace taxonomique concerné (caractères 3,4,5 et 6), d'autres (1 et 2) varient à l'intérieur du genre (*Tetrataenium*) ou même de l'espèce (*Semenovia thomsonii*), tandis que les caractères 7 et 8 permettent de distinguer clairement *Tetrataenium*, *Heracleum* et *Tordyliopsis*. L'ambiguïté entre *Heracleum* et *Tordyliopsis* est levée par la prise en considération du caractère 1 qui différencie ces deux genres et chez lesquels il est stable.

Il convient maintenant de proposer un statut à chacune des espèces posant un problème systématique.

Le Tableau V indique clairement que ne sont acceptables comme *Tetrataenium* que les taxons possédant une testa sinueuse (caractère 8) ; *H. bivittatum*, *H. candicans*, *H. ceylanicum* et *H. wallichii* sont dans ce cas (cf. Tableau IV). Les autres caractères sont pour ces espèces dans le même état que ceux requis pour des représentants du genre *Tetrataenium*, excepté *H. bivittatum* dont le nombre de bandelettes (caractères 5 et 6) dépasse très largement les seuils retenus. Ces derniers caractères rapprochent *H. bivittatum* de *H. barmanicum*, mais la testa non sinueuse de ce dernier l'éloigne plus profondément du genre *Tetrataenium*.

Il devient maintenant possible d'énoncer une définition anatomique du genre *Tetrataenium* : "Fruits ailés, sclérocarpe continu, bandelettes valléculaires en nombre égal à 4, bandelettes commissurales en nombre égal (ou supérieur) à 2, absence de poils à maturité, testa sinueuse."

*H. barmanicum* (8 bandelettes valléculaires, testa non sinueuse), *H. jacquemontii* (sclérocarpe discontinu, testa non sinueuse) et *H. canescens* (sclérocarpe discontinu, poils, testa non sinueuse) sont donc exclus du genre, comme d'ailleurs des genres *Heracleum*, *Semenovia* et *Tordyliopsis*.

Ils restent cependant proches de ces taxons par bien des aspects, ce qui n'est nullement le cas d'*H. concanense* ; ce dernier est en effet la seule espèce, parmi celles examinées ici, à posséder un méricarpe dépourvu de sclérocarpe sur la face dorsale (Voir Figure 2g) ; le nombre élevé de canaux sécréteurs, le fait que ses bandelettes valléculaires dorsales atteignent la base du fruit<sup>1</sup> le font, non seulement rejeter loin du groupe étudié, mais aussi considérer comme un taxon beaucoup plus primitif.

<sup>1</sup> Chez tous les autres taxons examinés dans cette étude, la longueur des bandelettes valléculaires dorsales atteint seulement les 2/3 de la longueur du fruit.

Nous serons beaucoup plus nuancés pour *H. bivittatum* qui, par l'ensemble de ses caractères, est très proche de *Tetrataenium* et surtout en possède le trait anatomique essentiel : une testa sinueuse ; seul son nombre plus élevé de bandelettes valléculaires (6/8) constitue une réserve qu'il conviendra de discuter à la lumière des autres résultats.

Parmi les quinze espèces examinées du point de vue de l'anatomie des fruits : *T. rigens*, *T. sprengelianum*, *T. nepalense*, *H. wallichii*, *H. ceylanicum*, *H. candicans* et éventuellement *H. bivittatum* peuvent prétendre au statut de *Tetrataenium*.

Il est possible de subdiviser cet ensemble en deux sous-groupes en prenant pour critère la section des bandelettes valléculaires externes dorsales sachant que celle-ci peut être identique ou différente de celle des deux bandelettes valléculaires médianes dorsales :

1°) Bandelettes valléculaires de même section chez *T. rigens*, *H. wallichii*, *H. ceylanicum*, *T. sprengelianum* et *H. bivittatum*.

2°) Bandelettes valléculaires de sections inégales chez *T. nepalense* et *H. candicans*.

#### 4. Palynologie

L'étude pollinique, entreprise dans ce travail, a permis une révision palynologique de l'ensemble des Ombellifères himalayennes et du sud de l'Inde rapportées au genre *Tetrataenium* ou encore incluses dans le genre *Heracleum* ; elle a précisé et confirmé les caractéristiques originales d'un grand nombre d'entre elles, caractéristiques déjà signalées dans une récente publication consacrée à *Vanasushava pedata* (Wight) Mukherjee & Constance, Ombellifère archaïque du sud de l'Inde (CERCEAU-LARRIVAL et al., 1977).

Les données relatives aux 22 taxons étudiés et aux 56 échantillons observés ont été mises sur deux types de fiches qui rassemblent les caractères qualificatifs et quantitatifs retenus, respectivement en microscopie photonique et en microscopie électronique.

A partir de ces données le Tableau VI a été établi. Il regroupe les taxons selon :

- d'une part leur type pollinique (Voir planche 2) défini par le contour interne de l'endexine en coupe optique méridienne (CERCEAU-LARRIVAL, 1959,

1962<sup>1</sup>, 1967<sup>1</sup>, 1968<sup>1</sup>, 1971<sup>1</sup>, 1974<sup>1</sup>),

- d'autre part les caractères de la surface tectale aux pôles (Voir Planche 3) qui peut être cérébroïde, rugulée, striée-rugulée ou striée (CERCEAU-LARRIVAL, 1971 ; CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1976) ; la structure du tectum qui peut être simple ou structurée (CERCEAU-LARRIVAL, 1974 ; CERCEAU-LARRIVAL et DEROUET, 1975 ; CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1976 ; CERCEAU-LARRIVAL et al., 1977) ; et enfin l'ordre de symétrie (CERCEAU-LARRIVAL, 1959, 1962, 1967, 1971).

De ce tableau il ressort que :

1°) *Heracleum afghanicum*, espèce endémique d'Afghanistan, et *H. sphondylium*, espèce eurasiatique très commune, possèdent un type de pollen ovale, de grande taille, avec un tectum simple à surface tectale cérébroïde à rugulée aux pôles, tout à fait comparable au type de pollen observé chez les autres espèces eurasiatiques (y compris caucasiennes) (CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1963, 1971).

2°) Les espèces indiennes et himalayennes étudiées se répartissent en deux groupes principaux, l'un caractérisé par un type de pollen primitif subrhomboïdal (RH), l'autre par un type de pollen subrectangulaire (RG) plus évolué, dans lequel se range *Tordyliopsis brunonis*.

3°) *Semenovia thomsonii* est la seule espèce à présenter un pollen de type équatorialo-constricté, qui est, à ce jour, le type considéré comme le plus évolué chez les Ombellifères (CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1967, 1971 et CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1976). Ce type rapproche cette plante du genre *Synelcosciadium* Boiss. et de certaines espèces du genre *Tordylium* L. également caractérisés par un axe de symétrie d'ordre 2 (CERCEAU-LARRIVAL, 1963). Mais *Semenovia* présente une tendance, à l'intérieur de ce type, tout à fait originale (équatorialo-constricté subcarré ; E ca).

4°) A l'intérieur des deux types principaux (subrhomboïdal : RH et subrectangulaire : RG) se rangent toutes les espèces du sud de l'Inde (*Tetrataenium rigens*, *T. sprengelianum* et *T. hookerianum*, *Heracleum aquilegifolium*, *H. concanense*<sup>2</sup> et *H. ceylanicum* de Ceylan), ainsi que certaines espèces himalayennes,

<sup>1</sup>Cinq types polliniques fondamentaux ont été ainsi observés avec des corrélations de caractères et un sens évolutif et phylétique a été proposé, confirmé par des travaux postérieurs (CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1976 ; GRAUAS-CAVAGNETTO et CERCEAU-LARRIVAL, 1978) : pollen subrhomboïdal (type très primitif) - pollen subcirculaire (type primitif) - pollen ovale (type peu évolué) - pollen subrectangulaire (type évolué) - pollen équatorialo-constricté (type très évolué).

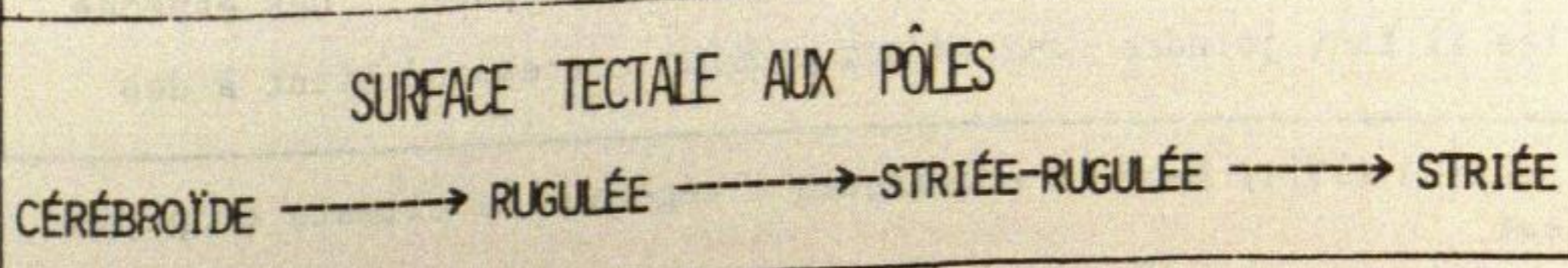
<sup>2</sup>Le travail de G. VASANTHY (1976) nous permet de rapprocher de ce groupe *H. candolleanum* (autre espèce du sud de l'Inde).

voir Planche 4

R H		0	R G		E	
RH TYPE	RH RG		RG TYPE (ALLONGÉ)	RG EN OSSELET	E TYPE	E CA
		<b>HERACLEUM</b>			(Synelcosciadium)	<b>SEMENOVIA</b>
		H. AFGHANICUM 50x25			(Tordylium)	S. THOMSONII 27x16
		H. SPHONDYLIIUM 43x21				
			H. BARMANICUM 38x15	T. NEPALENSE 35x17		
			T. OBTUSIFOLIUM 38x16	H. CACHEMIRICUM 32x13		
			T. OLGAE 39x16	H. CANESCENS 36x15		
				H. PINNATUM 36x15		
				<b>H. BRUNONIS</b> 40x18		
				<b>TORDYLIOPSIS</b>		
T. RIGENS 36x17						
T. SPRENGELIANUM 32x17	H. BIVITTATUM 35x15			T. HOOKERIANUM 39x17		
H. AQUILEGIFOLIUM 29x17	H. CEYLANICUM 32x16 (Palni)			H. CEYLANICUM 36x17 (Ceylan)		
H. CONCANENSE 31x19	H. SUBLINEARE 35x18					
H. JACQUEMONTII 30x20	H. WALLICHII 37x19					

SYMÉTRIE D'ORDRE 2

SYMÉTRIE D'ORDRE 3



Types polliniques observés dans le groupe *Heracleum* - *Tetrataenium*

en particulier *H. jacquemontii*, *H. sublineare*, *H. wallichii* et *H. candicans*. Les pollens de ces espèces se caractérisent par une structure complexe du tectum devenant de plus en plus striée aux pôles, structure déjà décrite pour *Vanasushava pedata* (CERCEAU-LARRIVAL et al., 1977) dont le pollen de type subrhomboïdal la rapproche de *Tetrataenium rigens* et *T. sprengelianum*, ainsi que d'*H. aquilegifolium*, *H. concanense* et *H. jacquemontii*.

Nos observations actuelles confirment l'hypothèse que cette structure tectale particulière : tectum composé de plusieurs niveaux de portées de têtes columellaires soudées, donnant une surface tectale striée-rugulée à striée (stries visibles au microscope photonique), peut être considérée comme "une caractéristique tectale" de certaines Ombellifères indiennes et himalayennes (CERCEAU-LARRIVAL et al., 1977).

5°) A l'intérieur du type subrhomboïdal RH, une tendance subrectangulaire RHrg, originale, a été observée pour certaines espèces himalayennes (*Heraacleum sublineare* et *H. wallichii*), une espèce du sud de l'Inde (*H. ceylanicum*, des Palni) et une espèce du Tonkin (*H. bivittatum*). Cette tendance semblerait être un argument en faveur, dans cette région, de la continuité de l'évolution entre les plantes à pollen subrhomboïdal et celles à pollen subrectangulaire. Ainsi, le type pollinique subrhomboïdal, reconnu comme le plus primitif dans la série évolutive des Ombellifères (CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1967, 1968, 1971, 1974 ; CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1976 ; GRUAS-CAVAGNETTO et CERCEAU-LARRIVAL, 1978) s'observe chez toutes les espèces des montagnes du sud de l'Inde (à l'exception de *Tetrataenium hookerianum*), chez certaines espèces himalayennes (*H. jacquemontii* du nord-ouest de l'Himalaya, *H. sublineare* du Sikkim et *H. wallichii* du Népal et du Sikkim) et chez une espèce du Tonkin (*H. bivittatum*).

Ce type pollinique primitif associé à un caractère élaboré de tectum souligne, une fois encore, les possibilités d'adaptation de l'ectexine et en particulier du tectum (CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1976 ; CERCEAU-LARRIVAL et DEROUET, 1975) qui sont indépendantes du type pollinique (caractère retrouvé chez des pollens de type subrectangulaire).

Cette caractéristique tectale présentée par l'ensemble des espèces des montagnes du sud de l'Inde<sup>1</sup>, par *H. ceylanicum* de Ceylan, par certaines espèces himalayennes et par une espèce du Tonkin, est en faveur de relations biogéographiques anciennes qui ont dû exister entre les ancêtres des espèces actuelles, endémiques de territoires séparés. Ces espèces (auxquelles il faut joindre *Vanasushava pedata*) correspondraient à des

<sup>1</sup> d'après BLASCO (1971) espèces endémiques - végétaux de climats tropicaux montagneux.



reliques<sup>1</sup> à aires actuellement disjointes de plantes ayant dû avoir une distribution géographique continue et qui ont dû constituer un centre originel pour de nombreuses Umbellifères.

Enfin, étant donné que "la forme du pollen" donnée par le contour interne de l'endexine définit parfaitement un bon genre, et qu'elle est constante pour toutes les espèces du même genre (CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1971 ; CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1978), cette révision palynologique aboutit aux conclusions systématiques suivantes :

1°) L'espèce *T.rigens* (caractérisée par un pollen subrhomboïdal) étant considérée comme l'espèce type du genre *Tetrataenium*, seules les espèces à pollen subrhomboïdal peuvent être rapportées à ce genre (suivant que l'on ait ou pas convergence de forme ou réalité systématique). Il s'agit de : *T.sprengelianum*, *H.aquilegifolium*, *H.concanense* et *H.ceylanicum*, avec *Vanasushava pedata* des montagnes du sud de l'Inde, *H.jacquemontii* du nord-ouest de l'Himalaya, *H.sublineare* et *H.wailichii* du Népal et du Sikkim et *H.bivittatum* du Tonkin.

2°) Les espèces himalayennes *T.obtusifolium*, *T.olgae* et *T.nepalense*, ainsi que l'espèce *T.hookerianum* des Nilgiri, n'ayant pas le même type pollinique que *T.rigens*, ne peuvent pas, du point de vue palynologique, faire partie du genre *Tetrataenium*.

3°) Enfin, les espèces himalayennes *H.barmanicum*, *H.cachemiricum*, *H.canescens*, *H.candicans* et *H.pinnatum*, ainsi que *H.ceylanicum* de Ceylan, à pollen subrectangulaire ne peuvent pas faire partie du genre *Heraacleum*, qui possède un pollen de type cvale. Le même argument interdit pour *T.obtusifolium*, *T.olgae*, *T.nepalense* et *T.hookerianum* un retour à leur ancien statut d'*Heraacleum*.

Des études complémentaires au niveau ultrastructural permettront de préciser, ultérieurement, la position systématique de l'ensemble de ces plantes.

---

<sup>1</sup> "...les espèces reliques des Nilgiri appartiennent en grande partie aux cortèges floristiques Est Himalayens et Sinohimalayens, et à moindre degré aux cortèges de l'Himalaya occidental."  
(LEGRIS, 1963, p.430).

## 5. Caryologie

Très peu de nombres chromosomiques sont connus dans ce groupe ; nous avons nous-même observé les plaques chromosomiques de :

*T. sprengelianum* :  $2n = 44 + 4B$  (deux échantillons provenant des Palni),

*H. ceylanicum* :  $2n = 44$  (un échantillon provenant des Palni) et *H. wallichii* :  $2n = 22$  (un échantillon provenant du Népal).

*H. ceylanicum* a été compté à  $n = 22$  par BELL et CONSTANCE<sup>1</sup> (1976), sur un échantillon provenant de Ceylan. Le nombre chromosomique de *H. nepalense* a été établi par SHARMA et SARKAR (1968) comme étant de  $n = 24$  ; *H. candicans* a été compté à  $n = 11$  par MEHRA et DAHAWAN en 1971.

Il convient de remarquer que le nombre chromosomique diploïde de tous les *Heracleum sensu stricto* étudiés à ce jour est  $2n = 22$ , alors que le groupe qui nous intéresse ici présente des tétraploïdes (*T. rigens*, *T. sprengelianum*, *H. ceylanicum* et *T. nepalense*) pour lesquels on ne connaît pas actuellement de diploïde.

Notons, toutefois, que le groupe himalayen renferme des diploïdes (*H. candicans* et *H. wallichii*), mais il est tout à fait remarquable de constater que 100 % des espèces du sud de l'Inde dont le nombre chromosomique est établi sont polyploïdes (3 taxons sur les 7 recensés)<sup>2</sup>.

Si les premiers résultats caryologiques constituent des éléments intéressants, ils sont cependant très insuffisants pour que des conclusions taxonomiques valables ainsi que des arguments de géographie botanique historique puissent présentement en être déduits.

---

<sup>1</sup> La plante de référence à ce comptage est cultivée dans le jardin botanique de l'Université de Californie sous le N° C. 1432. Tout récemment, et à l'occasion d'un dédoublement de l'individu, nous avons eu la possibilité d'examiner le contenu en coumarines des racines de ce spécimen. L'analyse de ce matériel - originellement récolté à Horton Plains (Nuwara Eliya district ; Ceylan) par THEOBALD & KRAHULIK (2726) en décembre 1970 - s'est avérée identique à celle des lots 36 et 37 récoltés par HLADIK en 1969, également à Horton Plains, mais dont nous n'avons pu effectuer l'examen caryologique. Nous tenons à remercier le Professeur L. CONSTANCE de nous avoir permis cette vérification.

<sup>2</sup> *T. rigens*, *T. sprengelianum*, *T. ceylanicum*, *H. aquilegifolium*, *H. hookerianum*, *H. candolleianum* et *H. concanense*.

## 6. Chimie : Composition en coumarines

Du point de vue phytochimique, plusieurs espèces provenant d'Asie méridionale ont déjà été étudiées sous le nom d'*Heracleum* :

- 2 alcaloïdes ont été isolés d'*H. wallichii* (GUPTA et al., 1976),
- 1 flavonol : le kaempférol d'*H. rigens* (CROWDEN et al., 1969),
- 1 stérol : le stigmastérol d'*H. wallichii* (GUPTA et al., 1976)
- et 1 diterpène : l'acide candicopimarique d'*H. candicans*

(BANDOPADHYAY et al., 1973a).

Le kaempférol et le stigmastérol sont des produits trop répandus pour avoir une signification au niveau taxonomique où nous nous situons. L'acide candicopimarique et les deux alcaloïdes n'ont été isolés qu'une seule fois et leur distribution générale n'est pas connue.

Du point de vue coumarinique, *H. canescens*, *H. pinnatum*, *H. thomsonii*, *H. concanense*, *H. wallichii*, *H. candicans*, *T. olgae* et *T. nepalense* ont été partiellement étudiés (Voir Tableau VII).

Nous avons réexaminé ces espèces et élargi nos recherches à *T. sprengelianum*, *H. bivittatum*, *T. hookerianum*, *H. barmanicum*, *H. cachemiricum*, *H. candolleanum* et *H. ceylanicum*. (Voir Tableaux VIII et IX).

Ces résultats sont en accord avec les données déjà parues dans la littérature, excepté quant à la présence d'isoimpératorine et d'isobergapène chez *H. thomsonii* que nous n'avons pas retrouvés malgré des recherches approfondies. Afin de conserver l'unité de ce travail, en ce qui a trait à l'origine du matériel étudié, nous n'interpréterons que nos propres résultats. Vingt-deux coumarines ont été reconnues (Voir leurs structures Figure 3). Celles-ci peuvent être regroupées en 5 catégories en fonction de leur squelette et de la nature de leurs substitutions (Voir Tableau X). Les taxons étudiés sont ensuite rangés selon les 5 caractères ainsi définis ( Voir Tableau XI).

Une telle présentation des données permet alors de dégager un certain nombre de conclusions.

TABLEAU VII - COMPOSITION EN COUMARINES DES HERACLEUM INDIENS ET HIMALAYENS  
( DONNEES DE LA LITTERATURE )

ORGANES	<i>H. cardicans</i>		<i>H. concanense</i>		<i>T. nepalense</i>		<i>H. thomsonii</i>		<i>H. wallichii</i>		<i>H. canescens</i>		<i>H. pinnatum</i>		<i>T. olgae</i>	
	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F
<u>Coumarines simples</u>																
Ombelliférone																
Osthol											1					16
<u>Dihydrofurocoumarines</u>																
<u>linéaire</u>																
Marmésine										5						
<u>angulaires</u>																
Columbianétine										5						
Vaginidiol										5						
<u>Furocoumarines</u>																
<u>linéaires</u>																
Psoralène	11.12															
Bergaptène	11.12	6	3		4	15			4							16
Isoimpérorine								2								
Xanthotoxol	9.10.12															
Xanthotoxine	9.10.11.12															
Impérorine	8.11							2			1		1			
Héraclénine	11.13										1		1			
Héraclénol	7.11															
Géranxyloxy-8 psoralène	8.11															
Isohéraclénine	10.12										1		1			
tert-0-méthyl héraclénol	10.12															
Byak-angélicine						15										
Phelloptérine		12														
Isopimpinelline		12	3													
Alloimpérorine										4						16
<u>angulaires</u>																
Angélicine	11.12															
Isobergaptène																
Lanatine					4			2		4						
Heratomol								2								
Hératomine								2								
Sphondine	10.12				4			2		4						16
<u>Glycosides</u>																
tert-0-β-glucosyl héraclénol	17															
<u>Molécules doubles</u>																
tert-0-impéroyl héraclénol (candicanine)	12.14															

1 KUMAR et al., 1976

2,4,5 GUPTA et al., 1976a, 1975, 1976

7,8,13 SHARMA et al., 1964a, 1966, 1964

10,11,12,14,17 BANDOPADHYAY et al.,  
1970, 1971a, 1973, 1971, 1970a

3 BANERJEE et al., 1959

6 NATH, 1961

9 HANDA et al., 1970

15 KOMISSARENKO, 1961

16 BAHR, 1947

TABLEAU VIII: CONSTITUANTS COUMARINIQUES DES FRUITS

Coumarines Heracleum Tetrataenium Semenovia Tordyliopsis (To)	Esters de marmésine Esters de columbianétine	Furocoumar. uniquement méthoxylées		Furocoumarines comportant un reste isoprényle		Angélicine Psoralène Columbianétine Marmésine Osthol Umbelliférone	Numéros des populations	
		Lin.	Ang.	Lin.	Ang.			
		Bergaptène Xanthoxine Isopimpinelline	Sphondine Isobergaptène Pimpinelline	Impérorine Phelloptérine Byak-angélicol Byak-angélicine Cnidicine	Lanatine Hératomol Hératomine			
H.sphondylium		+	+	+	+	+	+	64
H.afghanicum		+	+	+			+	1
T.rigens	+	+	+	+	+	+	+	62
T.hookerianum	+	+			+		+	44
T.nepalense		+	+	+				50
T.olgae	+	+			+	+		56
T.sprengelianum	+	+			+	+		65-66
H.barmanicum					+	+		4
H.bivittatum		+		+	+		+	7-10
H.cachemiricum		+						16
H.candicans			+	+		+	+	22
H.candolleianum	+	+			+	+	+	24,25,26
H.canescens		+			+			27
H.ceylanicum Palni	+	+			+	+	+	29-30
Ceylan	+	+	+	v	+	v	+	36-37
H.concanense	+	+	+	+	+			39-42
H.wallichii		+	+	+	+	+	+	73
S.thomsonii					+			71
To.brunonis	+	+			+		+	11

TABLEAU IX : CONSTITUANTS COUMARINIQUES DES RACINES

H.sphondylium		+	+	+	+		+	+	+	64
H.afghanicum		+	+	+				+	+	1
T.rigens	+	+	+	+	+		+	+	+	62
T.hookerianum	+	+			+			+		43
T.nepalense		+	+	+	+		+	+	+	50
T.sprengelianum	+	+					+	+		65-66
H.bivittatum		+	+	+						6
H.cachemiricum		+			+	+				17
H.candicans	+	+	+	+	+		+	+	+	22
H.ceylanicum Palni	+	+					+	+	+	29-30
Ceylan	+	+			+	+				36-37
H.concanense		+								39
H.wallichii	+	+	+	+	+		+	+		73
S.thomsonii	+				+	+	+	+	+	70

v : présence observée seulement dans certains échantillons.

## TABLEAU X

ETABLISSEMENT DE 5 CARACTERES PAR REGROUPEMENTS DES COUMARINES  
selon la nature de leurs substituants et la structure de leurs squelettes

## CATEGORIE I

Esters de dihydrofurocoumarines

Columbianadine	(4)
Sprengélianine	(6)
Autres esters	(6')

Furocoumarines uniquement méthoxyléesCATEGORIE II  
Série linéaire

Bergaptène	(15)
Xanthotoxine	(16)
Isopimpinelline	(17)

CATEGORIE III  
Série angulaire

Sphondine	(8)
Isobergaptène	(9)
Pimpinelline	(10)

Furocoumarines comportant un reste O-isoprényleCATEGORIE IV  
Série linéaire

Impératorine	(18)
Phelloptérine	(19)
Byak-angélicol	(20)
Byak-angélicine	(21)
Cnidicine	(22)

CATEGORIE V  
Série angulaire

Lanatine	(12)
Hératomine	(13)

1 - Le particularisme du genre *Semenovia*, dont l'espèce *S. thomsonii* est seule capable, parmi les espèces examinées, de synthétiser des furocoumarines angulaires O-isoprénylées : l'hératomine et l'hératomol qui sont, à ce jour, spécifiques de ce taxon. Une autre particularité de cette espèce réside dans son orientation en série linéaire, comme angulaire, vers la synthèse des dérivés oxygéné-isoprénylés au détriment des furocoumarines méthoxylées habituellement rencontrées chez les *Pastinaceae*.

2 - L'homogénéité du genre *Heracleum* s.s. dans lequel toutes les espèces présentent une tendance très marquée vers la synthèse de furocoumarines angulaires.

3 - La différence entre les *Heracleum* eurasiatiques et l'ensemble des *Tetraetanium* et espèces affines d'Asie méridionale qui se caractérisent par leur aptitude à accumuler des esters de marmésine et de columbianétine.

Toutefois, ce groupe se répartit nettement en deux sous-ensembles selon l'aptitude des espèces à synthétiser des furocoumarines méthoxylées.

COMPOSITION COUMARINIQUE (FRUITS ET RACINES)

DES ESPÈCES D'ASIE MÉRIDIONALE DÉCRITES SOUS HERACLEUM

TABLEAU XI

	ESTERS DE DIHYDRO- FUROCOUMARINES	FUROCOUMARINES UNIQUEMENT MÉTHOXYLÉES		FUROCOUMARINES OXYGÉNO- ISOPRÉNYLÉES	
		LINÉAIRES	ANGULAIRES	LINÉAIRES	ANGULAIRES
SEMENOVIA	•			•	•
HERACLEUM		•	•	•	
T. RIGENS	•	•	•	•	
T. NEPALENSE	•	•	•	•	
H. BIVITTATUM	•	•	•	•	
H. CANDICANS	•	•	•	•	
H. CONCANENSE	•	•	•	•	
H. WALLICHII	•	•	•	•	
T. OLGAE	•	•	•	•	
H. CEYLANICUM (CEYLAN)	•	•		•	
T. HOOKERIANUM	•	•		•	
T. SPRENGELIANUM	•			•	
H. BARMANICUM	•			•	
H. CACHEMIRICUM	•			•	
H. CANDOLLEANUM	•			•	
H. CANESCENS	•			•	
H. CEYLANICUM (PALNI)	•			•	
CARACTÈRES	I	II	III	IV	V

Le premier va de *T.rigens* à *T.olgae* (Voir Tableau XI) et le second<sup>1</sup> de *T.sprengelianum* à *H.ceylanicum* (Palni). Notons que la disparition des furocoumarines angulaires méthoxylées s'accompagne de celle des furocoumarines linéaires méthoxylées. Remarquons à ce sujet le rôle d'intermédiaires entre ces deux sous-ensembles que jouent *T.hookerianum* et *H.ceylanicum* de Ceylan (que nous différencions nettement des populations des Palni Hills<sup>2</sup>) et qui, parmi les furocoumarines méthoxylées ne conservent plus que des représentants de la série linéaire.

Le critère "absence de furocoumarine angulaire", permet de subdiviser ce groupe "*Tetrataenium* et espèces affines" en deux sous-groupes différenciant des précédents, puisque *H.ceylanicum* de Ceylan et *T.hookerianum* se trouvent rattachés, dans ce cas, à *T.sprengelianum*, *H.barmanicum*, *H.cachemiricum*, *H.candolleanum*, *H.canescens* et *H.ceylanicum* des Palni et, non plus, au groupe de *T.rigens*.

Quel que soit le critère de subdivision retenu (présence de furocoumarines uniquement méthoxylées ou présence de furocoumarines angulaires), une place à part devra être faite à *H.ceylanicum* (Ceylan et Palni), à *T.sprengelianum* et à *T.hookerianum* sur la base de données quantitatives et non plus qualitatives : ces trois espèces renferment, en effet, des quantités tout à fait remarquables d'esters de dihydrofurocoumarines puisqu'ils constituent à eux seuls plus de 50 % en poids des coumarines présentes.

Nous devons néanmoins constater qu'il n'existe aucune correspondance entre les groupes de *Tetrataenium* définis par l'un quelconque des 3 critères ci-dessus et leur répartition géographique.

o o o

<sup>1</sup> Apportons toutefois quelques réserves en ce qui concerne l'appartenance d'*H.barmanicum*, *H.candolleanum* et *H.canescens* à ce second sous-ensemble. En effet, nous n'avons pas disposé de racines pour ces trois espèces et des substances définies comme des caractères II ou III du tableau XI pourraient se trouver, effectivement, dans cet organe.

<sup>2</sup> Comme en palynologie, nos résultats nous amènent à considérer les taxons des deux provenances comme des unités séparées. La coupure est d'ailleurs très nette, car plusieurs échantillons de Ceylan ont conduit à des analyses identiques ; il en a été de même pour plusieurs populations (recouvrant les deux écotypes existant en Inde) provenant des Palni Hills.





## CONCLUSION

Avant d'envisager le problème dans son ensemble, il apparaît nécessaire de faire quelques remarques au sujet de certaines espèces étudiées.

Il s'agit, en premier lieu, de la variabilité observée chez *Heracleum ceylanicum* en fonction de son origine.

Nous avons vu que les résultats palynologiques et phytochimiques étaient différents selon celle-ci. Le type pollinique du matériel provenant de Ceylan est subrectangulaire, tandis que celui des spécimens récoltés en Inde est subrhomboïdal ; de même le matériel de Ceylan, contrairement à celui des Palni Hills, renferme des furocoumarines méthoxylées en 5 et 8. Ces variations ont leurs correspondances morphologiques, ainsi des fruits prélevés sur des échantillons de Ceylan<sup>1</sup> présentent quatre bandelettes commissurales, alors que les méricarpes provenant de Madras<sup>2</sup> n'en possèdent que deux ; on peut encore noter que les folioles de l'involucelle sont linéaires, légèrement lancéolées chez le taxon croissant à Ceylan et nettement plus étroites (filiformes) chez celui de Madras.

Ces observations pourraient suggérer la nécessité d'une révision des spécimens indiens. Notons, toutefois, que les deux unités sont très proches l'une de l'autre (port identique, absence de furocoumarines angulaires, tétraploïdie à  $2n = 44$ , présence d'une surface tectale pollinique structurée) mais qu'il est néanmoins possible d'envisager — la dernière séparation entre Ceylan et le continent datant tout de même de 10.000 ans (BLASCO, 1971) — que le taxon ait sensiblement évolué dans l'une au moins des fractions de son aire de répartition.

A l'inverse, les divers aspects envisagés dans ce travail ont montré de grandes ressemblances entre *Heracleum wallichii* et *H. sublineare* d'une part, et *H. candicans* et *T. nepalense* d'autre part. Le nombre d'échantillons étudiés étant très faible et les types non examinés, il ne nous est pas possible de statuer sur ces binômes. Il semble cependant que ces unités taxonomiques soient, deux à deux, beaucoup plus proches entre elles que ne le sont les autres espèces de ce groupe.

---

Par ailleurs, certaines espèces se sont singularisées par un

<sup>1</sup> *H. ceylanicum* Gardn. - Ceylan - col. Walker ; déterm. C.B. Clarke (K.)  
2 échantillons.

<sup>2</sup> *H. ceylanicum* Gardn. - Herb. of Sir H.G. and Lady Bourne - Flora of Madras -  
déterm. J.S. Gamble (K.) - 5 échantillons.

nombre élevé de bandelettes valléculaires dorsales. Tel est le cas d'*H. bivittatum*, *H. jacquemontii* et *H. barmanicum* qui en possèdent respectivement 6/8, 5 et 8 au lieu des 4 généralement observées chez les autres taxons. Toutefois, ce caractère n'est pas de nature générique (MANDENOVA, 1950 ; CAUWET-MARC, 1976) et ne préjuge donc en rien de l'appartenance ou non de ces taxons au genre *Tetrataenium*.

Enfin, il convient de noter que l'accord entre les différentes disciplines concernées dans ce travail ne s'est pas fait au sujet de 4 taxons : *H. jacquemontii*, *H. barmanicum*, *H. cachemiricum* et *H. canescens*. Certaines données conduisent, en effet, à rejeter ces espèces à la fois des genres *Heracleum*, *Tetrataenium*, *Semenovia* et *Tordyliopsis*, sans qu'aucune affinité particulière entre elles ne soit, pour autant, mise en évidence.

Les auteurs s'accordent à les maintenir dans la tribu des *Pastinaceae*, mais les réserves formulées par certains d'entre eux concernant les divers rapprochements possibles nous conduisent à les écarter de la suite de la discussion, position provisoirement adoptée devant la nécessité de réexaminer un échantillonnage plus important de matériel.

Au terme de ce travail il s'avère nécessaire d'effectuer un bilan synthétique qui permette une interprétation d'ensemble.

Après avoir examiné la plupart des espèces de *Pastinaceae* indiennes et himalayennes, nous croyons pouvoir dire que le genre *Heracleum* n'est pas présent en Asie méridionale. A ce sujet, il convient de remarquer que les botanistes qui récoltèrent des plantes dans ces régions rapportèrent à ce genre des espèces qui sont, d'ores et déjà, classées dans les genres *Semenovia*, *Tordyliopsis*, *Vanasushava* ou *Tetrataenium*.

Nous noterons, tout d'abord, que les caractères successivement envisagés s'accordent, dans tous les cas, à rapprocher très étroitement *H. sphondylium* et *H. afghanicum* qui avaient été choisis pour représenter le genre *Heracleum*. Compte tenu des résultats précédemment acquis (MANDENOVA, 1950, 1959 ; GUYOT, 1978 ; CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1963, 1971 ; MOLHO et al., 1971) ce genre apparaît désormais comme très homogène.

Le genre *Semenovia* a fait l'objet d'une révision systématique classique (MANDENOVA, 1959). Son aire de répartition embrasse le Tian-Chan, le Pamiro-Alaj (région du Turkestan), l'Himalaya occidental, l'Afghanistan et l'Iran. La présente étude permet d'apporter d'autres précisions dans la mesure où *Semenovia thomsonii*<sup>1</sup> est suffisamment représentatif du genre.

<sup>1</sup> A notre connaissance, cette espèce est la seule du genre ayant fait l'objet d'études anatomiques, palynologiques, phytodermologiques et chimiques.

Nous avons observé chez ce taxon : des poils foliaires peu aigus et très ornementés, des méricarpes couverts de poils pluricellulaires très abondants sur la face dorsale et des pollens de petite taille ( $27 \times 16 \mu$ ) de type équatorialo-constricté à tendance carrée et à tectum simple. Sa composition en coumarines est très particulière, puisque *S. thomsonii* est, à ce jour, la seule *Pastinaceae* à renfermer des furocoumarines O-isoprénylées angulaires, dérivés très rares à l'état naturel.

Le genre *Tordyliopsis* ne comprend qu'une seule espèce : *T. brunonis* dont une description morphologique figure dans la monographie des *Pastinaceae* de MANDENOVA (1959). Son stylopode est particulièrement simple, son calice remarquablement réduit et ses pétales très inégaux ; ses poils foliaires sont mucronés et ornementés, ses bandelettes dorsales sont, contrairement à celles des méricarpes d'*Heracleum*, de section identique, son pollen est de taille moyenne ( $40 \times 18 \mu$ ), de type rectangulaire en osselet avec un tectum présentant une légère tendance à la structuration. Son aire de répartition est restreinte et se limite au Garhwal, au Kumaon et au Sikkim.

Le genre *Vanasushava*, dont l'espèce unique *V. pedata* a fait l'objet d'une révision récente (MUKHERJEE & CONSTANCE, 1974), a été étudié sous plusieurs aspects : palynologie (CERCEAU-LARRIVAL & al., 1977), anatomie (CAUWET-MARC, 1977), chimie des coumarines (CARBONNIER & MOLHO, 1977), écologie (BLASCO, 1978) et synthèse pluridisciplinaire (BLASCO & al., 1978). Il s'agit d'une espèce endémique du sud de l'Inde.

Au cours du présent travail, chaque spécialiste a été amené à dégager le ou les caractères essentiels du genre *Tetrataenium*. Il est ainsi possible de donner une définition pluridisciplinaire de celui-ci : " Ombellifère d'Asie méridionale (y compris l'Himalaya) possédant un méricarpe plat, ailé, dépourvu de poils à maturité, dont les bandelettes non claviformes atteignent les 2/3 de la longueur du fruit ; stylopode à bords ondulés, styles divergents ; calice à sépales développés à moins développés. Poils foliaires lisses. Stomates généralement anomocytiques de  $38$  à  $40 \mu$  ; sclérocarpe continu, albumen sinueux. Pollen de type subrhomboïdal ou subrectangulaire de  $32$  à  $39 \mu$ . Fruits renfermant des esters de dihydrofurocoumarines en quantité de très importante à moins importante. "

Une telle définition, comportant une quinzaine de caractères, ne permet pas de se prononcer sur des espèces incomplètement étudiées ; tel est le cas d'*H. aquilegifolium*, *H. candolleianum*, *H. pinnatum* et *H. obtusifolium* pour lesquels nous n'avons, respectivement, de réponse qu'à l'égard de 4, 2, 6 et 2 caractères.

La même définition rejette *H. concanense* du genre *Tetrataenium*,

ainsi d'ailleurs que des genres *Heracleum*, *Tordyliopsis* et *Semenovia*.

Notons que le fruit, dépourvu de sclérocarpe, possédant des bandelettes atteignant la base, et présentant un nombre élevé de bandelettes valléculaires (6), nous amènent à le considérer comme un taxon plus archaïque que les représentants du genre *Tetrataenium*.

Dix taxons peuvent donc, actuellement, être rattachés au genre *Tetrataenium* ; cinq<sup>1</sup>, d'entre eux ont déjà fait l'objet d'une recombinaison. Toutefois ces espèces ne constituent pas un ensemble homogène et plusieurs réserves doivent être apportées, en particulier si l'on considère que la co-existence de deux types polliniques au sein d'un même genre constitue une anomalie.

Notons que chacun des types polliniques est en corrélation, d'une part avec un caractère anatomique (diamètre relatif des bandelettes valléculaire) et, d'autre part, avec un caractère micromorphologique (présence d'un mucron sur les poils foliaires). Ainsi les espèces à pollen subrhomboïdal possèdent également des bandelettes valléculaires dorsales de section identique et des poils foliaires non mucronés, alors que celles dont le pollen est de type subrectangulaire présentent une section de bandelettes extérieures plus importante que celle des bandelettes médianes et des poils mucronés<sup>2</sup>. Il s'en suit que la prise en considération de ces trois caractères nous conduit à proposer une subdivision du genre en deux sous-ensembles (Voir Tableau XII).

TABLEAU XII

Type pollinique	RH	RG	Furocoumarines
Sect. bandelettes	égale	inégaie	rines
Poils foliaires		mucronés	Angulaires
Présence de faible quantité relative de dihydrofurocoumarines par rapport au contenu coumarinique total	<i>T. rigens</i> <i>H. wallichii</i> <i>H. sublineare</i> <i>H. bivittatum</i>	<i>H. candicans</i> <i>T. hookerianum</i> <i>T. olgae</i>	présentes
Accumulation de très grandes quantités de dihydrofurocoumarines	<i>T. sprengelianum</i> <i>H. ceylanicum</i> (Palni)	<i>T. hookerianum</i> <i>H. ceylanicum</i> (Ceylan)	absentes

<sup>1</sup> *T. rigens*, *T. nepalense*, *T. sprengelianum*, *T. hookerianum* (MANDENOVA, 1959) et *T. olgae* (MANDENOVA, 1959 et 1977).

<sup>2</sup> Seules exceptions : *H. sublineare* et *H. wallichii* dont les poils foliaires sont mucronés, alors que, en fonction de leur type pollinique RH et de l'existence de bandelettes à section égale, ils devraient, dans le cas d'une corrélation absolue, être pourvus de poils non mucronés. Notons, toutefois, que ces 2 espèces possèdent un pollen de type RH à tendance RG, ce qui leur confère une position intermédiaire.

Par ailleurs, la composition en coumarines de ces dix taxons met en évidence une certaine hétérogénéité de l'ensemble : deux caractères, l'un quantitatif, l'autre qualitatif, sont en corrélation et leur prise en considération conduit à subdiviser le groupe d'espèces d'une manière différente de celle proposée ci-dessus. En effet, l'absence de furocoumarine angulaire s'accompagne d'une accumulation considérable d'esters de dihydrofurocoumarines. Ce phénomène n'est observé que chez trois espèces : *H.ceylanicum*, *H.hookerianum* et *T.sprengelianum*, et constitue un nouveau critère de distinction (Voir Tableau XII). Nous noterons toutefois que la signification taxonomique de ce métabolisme n'est pas établie, car, au moins en ce qui concerne *T.sprengelianum* et *H.ceylanicum*, il a pu être montré qu'il s'agissait de populations polyploïdes ; la variation observée pourrait donc être sous la dépendance d'un processus caryologique, comme cela a été observé chez *Briza media* L., pour les flavonoïdes (MURRAY et WILLIAMS, 1973) et donc ne pas traduire une réalité systématique.

Du point de vue taxonomique, le présent travail délimite de façon plus précise le genre *Tetrataenium* et argumente en faveur du rattachement à celui-ci de cinq nouvelles espèces : *H.wallichii*, *H.sublineare*, *H.bivittatum*, *H.candicans*, *H.ceylanicum* (y compris son homonyme indien)

Il a également permis de montrer la nécessité de subdiviser le genre en (au moins) deux unités dont le rang et la diagnose restent à établir.

A ce sujet il convient de remarquer qu'aucune des subdivisions proposées n'a trouvé de correspondance dans la répartition géographique des espèces qui les composent. En effet, aucune des données phénotypiques ne rend compte de la disjonction d'aire qui sépare les populations de l'Himalaya de celles que l'on rencontre en Inde du sud.

Toutefois ce constat permet d'avancer certaines hypothèses concernant l'histoire du groupe et pour laquelle nous disposons des données suivantes : 1°) On observe que les représentants des subdivisions actuelles du genre *Tetrataenium* sont présents à la fois en Himalaya et en Inde du sud.

2°) Cette flore est une flore montagnarde, absente des basses plaines du nord de l'Inde.

3°) Les *Tetrataenium* du sud de l'Inde semblent pouvoir être rattachés aux 2 % de phanérogames communs à l'Himalaya et au sud de l'Inde (BLASCO, 1971, p.263).

4°) La réunion de la péninsule indienne à l'Himalaya ne s'est réalisée, par comblement, qu'au début du Pleistocène (LEGRIS, 1963, p.455).

De plus, en ce qui concerne cette flore, LEGRIS (1963) et BLASCO (1971) suggèrent que "la migration vers le sud des espèces subtropicales

aurait pu s'effectuer lors de la 3<sup>ème</sup> glaciation qui fut la plus longue et la plus froide des glaciations en Inde" (LEGRIS, 1963, p.430). Les taxons se seraient ensuite réfugiés en altitude au moment du réchauffement favorisant ainsi leur isolement. La spéciation ultérieure expliquerait l'endémisme actuellement observé.

Le fait que l'on retrouve des représentants de toutes les subdivisions, aussi bien en Himalaya qu'en Inde du sud, tend à prouver que la différenciation de ces subdivisions s'était effectuée avant la glaciation. L'évolution ultérieure à l'intérieur de celles-ci semble avoir été de faible amplitude et s'être limitée à la différenciation de nouvelles espèces. On peut expliquer l'existence d'espèces à pollen subrectangulaire dans les deux fractions de l'aire de répartition par une évolution parallèle dans chacune d'elles.

Si ces hypothèses sont retenues, la formation du groupe et l'évolution ayant conduit aux différentes subdivisions actuellement observées seraient antérieures au début du Pléistocène.

Cet argument biogéographique confirme l'assertion de MANDENOVA (1959) qui considérait, sur la base d'arguments phénotypiques et écologiques, le genre *Tetrataenium* comme le représentant d'une lignée archaïque résiduelle.

On peut regretter pourtant que les données caryologiques soient trop restreintes pour pouvoir apporter des indications de biogéographie botanique historique, d'autant que ce genre est un des rares dans les *Pastinaceae* à renfermer des polyploïdes et que, au moins dans la partie sud de l'aire de répartition du genre, 100 % des espèces comptées sont tétraploïdes.

Ainsi donc ce travail pluridisciplinaire sur un groupe complexe de taxons aura non seulement permis la révision taxonomique de celui-ci, mais nous aura conduit à soulever des problèmes de fond inhérents à la phylogénie du groupe et que seule une étude d'un nombre encore plus important de populations pourra nous permettre de résoudre.

ANNEXE : LISTE DU MATÉRIEL ETUDIÉHeracleum L.- H. afghanicum Kitam.

- 1 - Afghanistan. Shibar Kotal. 2.500 m. (*locus classicus*).  
Coll. Carbonnier 22.8.1970  
Herb. Carbonnier JC.70.29 (fleurs et fruits)

- H. aquilegifolium C.B. Clarke

- 2 - Malabar Concan. Regio temp. Ind.or.  
Coll. Stocks et Zaw.  
Herb. Ind.or. Hook. fil et Thomson (P) (fruits avortés)

## 3 - Ceman.

- Coll. Stertes (K) (fleurs)

- H. barmanicum Kurz (sous-label H. burmanicum Kurz )

- 4 - Khasia. Regio temp. Ind.or. 5.000-6.000 ped  
Coll. J.D.H. et J.J.  
Herb. Ind.or. Hook. fil et Thomson (P) (fleurs et fruits)

## 5 - Yunnan.

- Coll. A. Henry 1898.  
9325<sup>B</sup> (K) (fleurs)

- H. bivittatum H. de Boissieu

- 6 - Kouy-Yong. Prov. Kouy-Tcheou. Chine  
Coll. M. Cavalerie 1.6.1908 N°2796  
Herb. Mus. Paris (P) (fleurs)

## 7 - Route Muong-Xen à Lao-Kay. Prov. Zao-Kay. Tonkin. 700-1.400 m.

- Coll. A. Chevalier. 5.12.1913 N°29340

Herb. d'Indochine A. Chevalier (P)

## 8 - Tonkin. Cha pa.

- Coll. Hautefeuille. 1912. N°211  
Herb. Mus. Paris (P) (jeunes fleurs)

## 9 - Tonkin. Cha pa. Prov. Lao-Kay. Marais dans la forêt. 1.400-1.500 m.

- Coll. A. Chevalier. 5.12.1913 N°29376

Herb. d'Indochine A. Chevalier (P) (fleurs avancées)

10 - Indochine. N du Tonkin. Col des Nuages, 25 à 30 km à l'Est de Phong-thô;  
prov. Lao-Kay. 1.500-1.600 m.

- Coll. M. Poilane. (aut. 1.6.1938) N°26685

Institut de Recherche Agronomique d'Indochine (P) (fruits)

- H. brunonis Benth.

## 11 - Himalaya. Sikhim. Regio temp. 10.000-12.000 fts.

- Coll. Hook. f.

Herb. Ind.or. Hook. f. et Thomson (P) (fruits)

## 12 - Himalaya. Koshmir.

- Herb. Falconer

Herbarium of the late India Company N°497 (fleurs)

## 13 - Himalaya. Nepal. Balangra pass. 13.000 fts.

- Coll. O. Polunin, W.R. Sykes et L.H.J. Williams 22.7.1952 N°2541

Herb. Mus. Paris (P) (fleurs)

## 14 - Himalaya. Lahul.

- N.L. Bar. 15521. 1.8. 41

(K) (fleurs)



- *H. cachemiricum* C.B. Clarke  
 15 - India N.W.  
 Coll.L.T.col.Sir Harold Deane. KCSI  
 presented by Lady Deane 1910 (K) (fleurs)
- 16 - Indes or. Himal. Bor.occ. regio temp. 5.000-6.000 fts  
 Coll.J.J.  
 Herb.Ind.or. Hook f. et Thomson (P) (fruits avortés)
- 17 - Himalaya  
 Voyage de Jacquemont N°594 (P) (fleurs)
- 18 - Himalaya  
 Voyage de Jacquemont N°731 (P) (fleurs)
- *H. candicans* Wall.  
 19 - Himalaya. Kanaor inf.  
 Voyage de Jacquemont v. aux Indes orient. (fleurs & fruits immatures)
- 20 - Himalaya.  
 Voyage de Jacquemont v.aux Indes orient. (P) (fleurs et fruits)
- 21 - Indes. Upper-Shillong. 5.000 fts  
 K.et J.Hills. 14.6.1943  
 N.L.Bar. 1779<sup>t</sup> (FP 11543) (fleurs)
- 22 - Himal. Bor. occ. Reg.temp. Indes 7.000-10.000 fts  
 Coll.J.J.  
 Herb.Ind.or. Hook.f. et Thomson (P) (fleurs et fruits)
- 23 - Yunnan  
 Camillo Schneider 16.8.1914 (K) (fleurs)
- *H. candolleanum* Gamble  
 24 - Anamalloi. Indes.  
 1851  
 Herb.Wight (K) (fruits)
- 25 - Nilgiri. Indes. Dodabetta. 8.000 fts  
 Oct.1885  
 Herb.Kew N°16952 (K) (fruits)
- 26 - Peninsules indiae orientalis.  
 The royal garden Kew 1867)  
 Herb.Wight N°11941 (P) (fruits)
- *H. canescens* Lindl. (*H. hirsutum* Edgew sous-label *H. canescens*)  
 27 - Himal. Bor. Regio temp. 6.000-8.000 ped.  
 Coll.J.J.  
 Herb.Ind.or. Hook. f. et Thomson (P) (fleurs et fruits)
- 28 - Simla.  
 3 août 1831 (K) (fleurs)
- *H. ceylanicum* Gardn. Ex C.B. Clarke a): petite forme  
 b): grande forme  
 29 a) Indes Sud. Palni Hills. Savane basse, Top station.  
 2.300 m , crêtes bien drainées  
 Coll.Blasco 4.7.1974 (fl.) ; sept 1974 (fr.)  
 Herb.Blasco 2683 (fleurs et fruits)
- 30 b) Indes Sud. Palni Hills. Lac de Berijam.  
 Coll.Blasco 1973  
 Herb.Blasco 2702 (fruits mûrs)

- 31 a) Indes Sud. Kodaikanal.  
Coll.Ph.Guinet  
Herb.Institut français de Pondichéry (fleurs)
- 32 b) Indes Sud. Kodaikanal  
Coll.Ph.Guinet  
Herb.français de Pondichéry (fleurs)
- 33 - Culture Jardin écologique de Brunoy, M.N.H.N.  
à partir fruits popul.30 5.11.75 - 24.02.76 (stage végétatif)  
Herb.Cerceau 3384
- 34 - Prov. Ceylan  
Leg.Thwaites 1854 N°145 (P) et (LE) (fleurs et fruits)
- 35 - Ceylan. Horton plains. 2.000 m  
Coll.Hladik 15 juillet 1969  
Herb.Hladik 875 (fleurs)
- 36 - Ceylan. Horton plains. 2.000 m  
Coll.Hladik 15 mars 1969  
Herb.Hladik 627 (fruits)
- 37 - Ceylan. Horton plains. 2.000 m  
Coll.Hladik 15 juillet 1969  
Herb.Hladik 876 (fleurs et fruits)
- H.concanense Dalz.  
38 - India (K) (fleurs)
- 39 - Malabar Concan. regio temp.  
Coll.Stocks Law.  
Herb.Ind.or. Hook.f. et Thomson (P) (fleurs et fruits)
- 40 - Kamdla region. Harte Pt. Indes.  
Coll.Irani 19.8.1960 N° NI 5102  
Blatter Herbarium Bombay (BLAT) (fleurs)
- 41 - Dasturi Panorama. Indes.  
Coll.Irani 22.7.1959 N°NI 4268  
Blatter Herbarium Bombay (BLAT) (fleurs)
- 42 - Katroz Ghat - Indes  
Coll.Sedjwick Août 1920  
Herb.St Xavier's College. Bombay N°7534 (fruits)
- H.hookerianum Wight & Arn.  
43 - Dodabetta. Indes.  
Coll.M.Penotet 1840  
Herb.Mus.Paris N°524 (P) (fleurs)
- 44 - Oty. Indes. 2.200 m  
Coll.Butcher 1818  
Herb.de Bourne 6462 (K) (fruits)
- 45 - Tsichi. Indes.  
Herb.St Joseph's College  
Herb.Institut français de Pondichéry (fleurs)
- 46 - Nilgiri Indes  
Herb. Luzd. Bat. 908 260 789  
Herb. Ind.or. Hook.f. et Thomson (NBV) (fleurs)
- 47 - Madras.  
Coll. G.T.  
Herb.Hooker 1867 (K) (fleurs)

- *H. jacquemontii* C.B Clarke  
48 - Indes orientales  
Voyage de Jacquemont  
Herb.Mus.Paris 421 (P) (fleurs et fruits)
- *H. leucocarpum* Ait. & Hemsl.  
49 - Pakistan occ. Kuram Valley.  
Coll. Aitchinson 1879  
*Isotypus* N°760 (LE) (fruits)
- *H. nepalense* Don.  
50 - W.Himalaya. Prov.Simla.  
Herb.Schlagintweit from India and High Asia  
1-20 Mai 1856 N°4892 (P) (fruits)
- 51 - Himalaya  
Herb. Hook.f. et Thomson (K)
- 52 - Himalaya, Chumbi.  
Coll.Dungboo 1878 (K) (fleurs)
- *H. nubigenum* C.B.Clarke  
53 - Sikkim. Indes.  
Coll. J.D.H. (K) (fleurs)
- *H. obtusifolium* Wall.  
54 - Asam.  
Coll.G.K.Deka 18.7.1944 21729  
Herb.Institut français de Pondichéry 12081 (fleurs)
- 55 - Sikkim. Indes.  
Coll. J.D.H. 14.7.1849 (K) (fleurs)
- *H. olgae* Rgl. & Schm.  
56 - Plantes du Turkestan. Entre Ansah et Vassaout  
Coll.M.Capus 528 ; 25.6.1881  
Herb.Mus.Paris (P) (fleurs et fruits immatures)
- *H. pinnatum* C.B.Clarke  
57 - Tibet.  
Coll. J.J. (K) (fleurs)
- 58 - Tibet occidental. Regio temp. 10.000-16.000 fts.  
Coll. J.J.  
Herb.Ind.or. Hook f. et Thomson (P) (fleurs et jeunes fruits)
- *H. rigens* Wall.  
59 - Collection pollen Ph.Guinet 1155 Montpellier. (fleurs)
- 60 - Attavath. Indes. 1.000 m  
Coll.Ph.Guinet  
Herb.Institut français de Pondichéry 3153 (fleurs)
- 61 - Madras.  
30.8.1914 N°10726 (K) (fleurs)
- 62 - Indes sud. Palni Hills. Moir Point. 2.200 m  
Coll.Blasco (fleurs et fruits)  
Herb.Blasco 2684
- *H. sphondylium* L.  
63 - France. Malesherbes (Loiret)  
Leg. Jeanpert 8.9.1898 (P) (fleurs)  
Herb.C.G.Camus 1711
- 64 - France. Corvol l'Orgueilleux (Nièvre). "Les Caillons"  
Coll. M.-C.Jarreau 9.6.1971 (fleurs et fruits)  
Herb.Carbonnier JC 71.75

- *H. sprengelianum* Whight & Arn.  
 65 - Indes Sud. Palni Hills. Bassin de Koniar 2.200 m  
 Coll. Blasco 29.11.1973  
 Herb. Blasco 2685 (fleurs et fruits)
- 66 - Indes Sud. Palni Hills. Pulavachian 2.200 m  
 Coll. Bulosabramian Juillet et Septembre 1973  
 Herb. Blasco 1893 (fleurs et fruits)
- *H. sublineare* C.B. Clarke  
 67 - Sikkim. Indes. Regio temp. 10.000-13.000 fts  
 Coll. J.D.H.  
 Herb. Ind. or. Hook f. et Thomson (P) (fleurs)
- 68 - Sikkim. Indes.  
 presented by Dr. Treutler May 1875 (K) (fleurs)
- 69 - Nepal. Paushae Khola 3.800 m Récolte de fruits.  
 Coll. Dobremez 581 (Culture effectuée au Jardin alpin de  
 l'Université de Grenoble.)  
 Herb. Carbonnier JC 75.426 (fleurs)
- *H. thomsonii* C.B. Clarke  
 70 - Keylang- Lahul. 10.000 fts  
 Flora du Penjab.  
 Herb. Hort. bot. Reg. Edin. 5337 (P) (fleurs)
- 71 - Lingti Plain Ladak. 14.000 fts  
 R.E. Cooper Coll. for A.K. Bulley Esq. Cheshire  
 Herb. Hort. bot. Reg. Edin. 5413 (P) (fleurs et fruits)
- *H. wallichii* DC.  
 72 - Nepal.  
 Coll. A.D. Schillug 969 27.7.1966 (K) (fleurs)
- 73 - Nepal. N.W. Région de Nar-Kyang. Naur khola 3.800 m  
 84°15' long E ; 28°44' lat N.  
 Coll. fruits : R.C.P. Nepal 1972  
 Culture Muséum national d'Histoire naturelle de Paris  
 référence Carbonnier 73-57 (fruits et appareil végétatif)

Herbier CERCEAU et Herbier HLADIK sont déposés au Laboratoire d'Ecologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Herbier CARBONNIER au Laboratoire de Chimie du M.N.H.N., Herbier BLASCO à l'Université Paul Sabatier, Service de la Carte, Toulouse. Herbier I.F.P. à l'Institut français de Pondichéry.

#### Remerciements

Nous tenons à remercier F. BLASCO pour l'aide considérable qu'il nous a apportée tant par sa connaissance de l'Inde du Sud que par le matériel qu'il a bien voulu collecter ou faire collecter pour nous.

## BIBLIOGRAPHIE

- BHAR C., 1947. Cristalline components of the seeds of Heracleum nepalense - Science and culture (Calcutta), 12 : 504-5.
- BANDOPADHYAY M., SESHADRY T.R. & TURUVEN KATA P., 1970. Components of Heracleum candicans I.- Indian J.Chem., 8 : 855-6.
- BANDOPADHYAY M. & SESHADRY T.R., 1970a. Components of Heracleum candicans II. - Indian J.Chem., 8 : 1146-7.
- BANDOPADHYAY M., MALIK S.B. & SESHADRY T.R., 1971. Candicanin, a novel bicoumarinyl derivate from the roots of Heracleum candicans.- Tetrah. Lett., N°45 : 4221-2.
- BANDOPADHYAY M., MALIK S.B. & SESHADRY T.R., 1971a. Minor components of Heracleum candicans.- Indian J.chem., 9 : 731-2.
- BANDOPADHYAY M., MALIK S.B. & SESHADRY T.R., 1973. Coumarins from the roots and the seeds of Heracleum candicans.- Indian J.Chem., 11 : 410-2.
- BANDOPADHYAY M., MALIK S.B. & SESHADRY T.R., 1973a. Candicopimaric acid. Diterpene acid from the roots of Heracleum candicans.- Indian J. Chem., 11 : 1097-8.
- BANERJEE A.K. & BOSE P.K., 1959. Chemical investigations of Heracleum conca-nense.- Ann.Biochem.exptl.Med. (Calcutta), 19 : 181-2.
- BLASCO F., 1971. Montagnes du Sud de l'Inde. Forêt, savanne, écologie (Thèse). Institut Français de Pondichéry. Trav.de sect.sci.techn., 10 (1) : 436 p. Madras (Inde).
- BLASCO F., 1978. Particularités biogéographiques et écologiques des Ombellifères du sud de l'Inde. in : Actes du 2ème Symposium international. Ombellifères. "Contribution pluridisciplinaire à la systématique". Perpignan 1977.
- BLASCO F., CARBONNIER J., CARBONNIER-JARREAU M.C., CAUWET-MARC A.M., CERCEAU-LARRIVAL M.T., GUYOT M., MOLHO D., REDURON J.P. & ROLAND -HEYDACQUER F., 1978. Etudes multidisciplinaires du genre Vanasushava. in : Actes du 2ème Symposium international. Ombellifères. "Contribution pluridisciplinaire à la systématique". Perpignan 1977.
- BRIQUET J., 1924. L'anatomie du fruit et le comportement des bandelettes dans le genre Heracleum.- Candollea, 2 : 1-62.
- CANDOLLE A.P.de, 1830. Prodomus systematis naturalis regni vegetabilis. 4. Paris.
- CARBONNIER J. & MOLHO D., 1977. Contribution phytochimique à l'étude de la position systématique de Vanasushava pedata (Wight) Mukherjee & Constance (Heracleum pedatum Wight).- Bull.Mus.nation.Hist.nat.Paris, 3ème Sér., 484 Sc. Phys.-Chim. 12 : 1-17.
- CAUWET-MARC A.-M., 197. Biosystématique des espèces vivaces de Bupleurum L. (Umbelliferae) du bassin méditerranéen occidental.-(Thèse), Centre universitaire de Perpignan. 848 p.
- CAUWET-MARC A.-M., 1977. Anatomie comparée du fruit de Vanasushava pedata (Wight) Mukherjee & Constance et de quelques genres voisins.- Newsletter Umbelliferae, 2 : 30-4
- CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1959. Clé de détermination d'Ombellifères de France et d'Afrique du Nord, d'après leurs grains de pollen.- Pollen et Spores, 1 : 149-90.

- CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1962. Plantules et pollens d'Ombellifères, leur intérêt systématique et phylogénique. (Thèse) Toulouse 1961. Mém. du Muséum nation. Hist. nat., nouvelle Sér., Botanique, 14 : 166 p.
- CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1963. Le pollen d'Ombellifères méditerranéennes. II, Tordylinae Drude.- Pollen et Spores, 5 : 297-323.
- CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1967. Corrélations de caractères chez les grains de pollen d'Ombellifères.- Rev. Paleobot. Palynol., 4 : 311-24.
- CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1968. Contribution palynologique et biogéographique à l'étude biologique de l'Amérique Australe.- in : Biologie de l'Amérique australe. Etudes sur la faune du sol. IV. "Documents biogéographiques et écologiques" C.N.R.S. (Ed.) 1968 : 1-197.
- CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1971. Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Ombellifères.- in : V.H. Heywood (Ed.), The biology and chemistry of the Umbelliferae.- 109-56. London. 438p.
- CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1974. Palynologie et répartition des Ombellifères australes actuelles. Relations avec les géoflores tertiaires.- Sci. Géol. Bull., 27 : 117-34.
- CERCEAU-LARRIVAL M.-Th. & DEROUET L., 1975. Apport de la microscopie électronique à balayage à la connaissance de l'ultrastructure de l'exine de pollens d'Ombellifère.- Soc. bot. Fr. Coll. Palynol., 122 : 93-5.
- CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., HIDEUX M., MARCEAU L. & ROLAND F., 1970. Cassure du pollen par les ultrasons pour l'étude structurale de l'exine au M.E.B.- C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. D, 270 : 66-9.
- CERCEAU-LARRIVAL M.-Th. & ROLAND-HEYDACKER F., 1976. The evolutionary significance of the ultrastructure of the exine in Umbelliferous pollen grains.- in : I.K. Ferguson and J. Muller (Ed.), The evolutionary significance of the exine. Linn. Soc. Symposium Ser. N°1 : 481-98.
- CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., ROLAND-HEYDACKER F. & CARBONNIER-JARREAU M.-C., 1977. Contribution palynologique à l'étude de Vanasushava pedata, Ombellifère archaïque du Sud de l'Inde.- Pollen et Spores, 19 : 285-97.
- CERCEAU-LARRIVAL M.-Th. & ROLAND-HEYDACKER F., 1978. Apport de la palynologie à la connaissance des Ombellifères actuelles et fossiles.- in : Actes du 2ème Symposium international Ombellifères. "Contribution pluridisciplinaire à la systématique". Perpignan 1977.
- CLARKE C.B., 1879. Umbelliferae.- in : J.D. Hooker, Flora british India, 2 : 665-720.
- CONSTANCE L., CHUANG T.I. & BELL R., 1976. Chromosome numbers in Umbelliferae. V.- Amer. J. Bot., 53 : 608-25.
- CROWDEN R.K., HARBORNE J.B. & HEYWOOD V.H., 1969. Chemosystematics of the Umbelliferae. A general survey.- Phytochemistry, 8 : 1963-84.
- ERDTMAN G., 1943. An introduction to pollen analysis.- Chronica botanica (new Ser. of Plant Sci. book), 12. Ronald Press Cy, New York, 239 p.
- GRUAS-CAVAGNETTO C. & CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1978. Présence de pollens d'Ombellifères fossiles dans le Paléogène du bassin anglo-parisien.- in : Actes du 2ème Symposium international Ombellifères. "Contribution pluridisciplinaire à la systématique". Perpignan 1977.

- GUPTA B.D., BANERJEE S.K. & HANDA K.L., 1975. Coumarins from Heracleum walli-  
chii and H. nepalense - Phytochemistry, 14 : 2533.
- GUPTA B.D., BANERJEE S.K. & HANDA K.L., 1976. Alkaloids and coumarins of Hera-  
cleum wallichii - Phytochemistry, 15 : 576-7.
- GUPTA B.D., BANERJEE S.K., HANDA K.L. & ATAL C.K., 1976a. Heratomin and hera-  
tomol, new coumarins from Heracleum thomsonii - Phytochemistry,  
15 : 1319-20.
- GUYOT M., 1966. Les stomates des Ombellifères. - Bull. Soc. bot. Fr., 113 : 244-73.
- GUYOT M., 1971. Phylogenetic and systematic value of stomata of the Umbelli-  
ferae - in V.H. Heywood, The biology and chemistry of the Umbel-  
liferae 199-211 London 438 p.
- GUYOT M., 1978. Intérêt des études de phytodermologie dans la famille des  
Ombellifères. - in : Actes du 2ème Symposium international Ombelli-  
fères. "Contribution pluridisciplinaire à la systématique". Per-  
pignan 1977.
- HANDA K.L. & RAO P.R., 1970. Xanthotoxin from Heracleum candicans. - Res. Ind.,  
New Delhi, 15 : 164-5.
- KOMISSARENKO N.F., 1961. Coumarines d'Heracleum olgae (en russe). - Biokhimiya,  
26 : 980-6.
- KUMAR R., BANERJEE S.K. & HANDA K.L., 1976. Coumarins of Heracleum canescens  
and Heracleum pinnatum. - Planta med., 30 : 291-4.
- LEGRIS P., 1963. La végétation de l'Inde. Ecologie et flore. Travaux du labo-  
ratoire forestier de Toulouse. V. Géographie forestière du monde,  
2ème Sect. : l'Asie. - Vol. II : l'Asie méridionale. 589 p.
- MANDENOVA I.P., 1950. Espèces caucasiennes du genre Heracleum. Monogr. (en  
russe). - Systematics et Plant Geogr. (Ser. A). Acad. Sci. Georgie,  
Tbilissi (Ed.) 103 p.
- MANDENOVA I.P., 1959. Matériel pour la systématique de la tribu des Pastina-  
ceae K.-Pol emend. Manden. (Umbelliferae - Apioideae). Monogr.  
(en russe) - Trudy Tbilissi Bot. Inst., 20. Acad. Sci. Georgie,  
Tbilissi (Ed.) 57 p.
- MANDENOVA I.P., 1977. Le genre Tetrataenium (DC.) Manden. - Newsletter Umbel-  
liferae, 2 : 28-9.
- MOLHO D., JOSSANG P., JARREAU M.-C. & CARBONNIER J., 1971. Dérivés furanocou-  
mariniques du genre Heracleum et plus spécialement d'H. spreng-  
elianum et H. ceylanicum. - in : V.H. Heywood, The biology and che-  
mistry of the Umbelliferae 337-360. London 438 p.
- MOLHO D., JOSSANG P. & CARBONNIER J., 1972. Structure de la sprengélianine,  
dihydrofurocoumarine extraite de deux Heracleum indiens : H.  
ceylanicum et H. sprengelianum. - Bull. Soc. chim. : 203-12.
- MUKHERJEE P.K. & CONSTANCE L., 1974. Vanasushava, an old south indian Umbel-  
liferae renamed. - Kew Bull., 29 : 593-6.
- MURRAY B.G. & WILLIAMS C.A., 1973. - Polyploidy and flavonoid synthesis in  
Briza media L. - Nature, 243 : 87-8.
- NATH Y., NAZIR B.N. & HANDA K.L., 1961. Bergaptène from the fruits of Hera-  
cleum candicans. - Indian J. Pharm., 23 : 303-4.

- SHARMA A. & SARKAR A.K., 1967-1968. Chromosome number report of plant.- Annual Report, Cytogenetics lab.Dept Bot.; Univ.Calcutta, Res.Bull., 2 : 38-48.
- SHARMA Y.N., ZAMAN A. & KIDWAI A.R., 1964. Examination of Heracleum candicans. I - Isolation and structure of a new furocoumarin, heraclenin.- Tetrahedron, 20 : 87-90.
- SHARMA Y.N., SHARMA R.C., ZAMAN A. & KIDWAI A.R., 1964a. Chemical examination of Heracleum candicans. II. Isolation and structure of a new furocoumarin, heraclenol.- Naturwissenschaften, 51 : 537-40.
- SHARMA Y.N., ZAMAN A., KIDWAI A.R., BATES R.B. & THALACKER V.P., 1966. Coumarin constituents of Heracleum candicans. III. - Tetrahedron, 22 : 3221-5.

I.P. MANDENOVA

*Institut de Botanique, Académie des Sciences de Georgie, Tbilissi (U.R.S.S.).*

J. CARBONNIER & D. MOLHO

*Laboratoire de Chimie des Corps Organisés, Muséum National d'Histoire Naturelle, 63, rue Buffon, 75005 Paris (France).*

M.T. CERCEAU-LARRIVAL, M.C. CARBONNIER-JARREAU & J.P. REDURON

*Laboratoire de Palynologie de l'E.P.H.E., Muséum National d'Histoire Naturelle, 61, rue Buffon, 75005 Paris (France).*

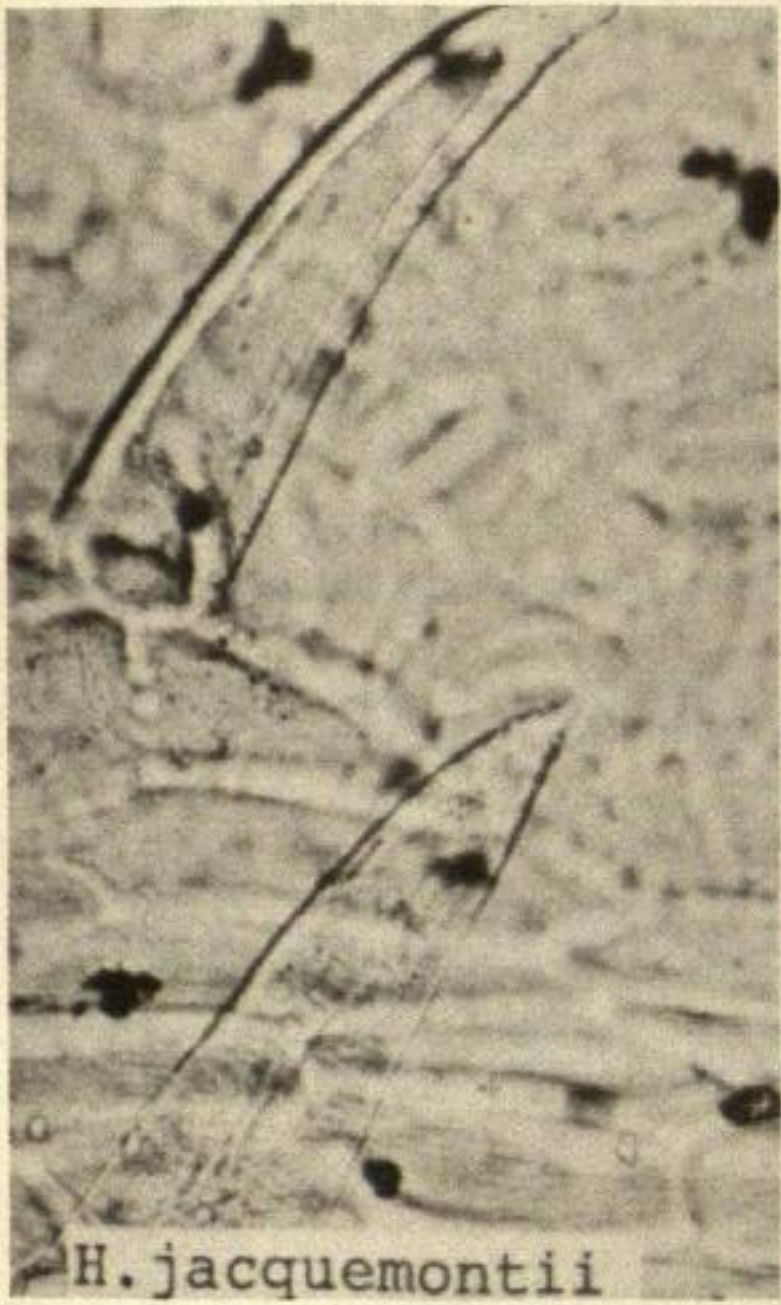
M. GUYOT

*Laboratoire de Biologie Cellulaire et Végétale, Faculté des Sciences - Mirande, 21000 Dijon (France).*

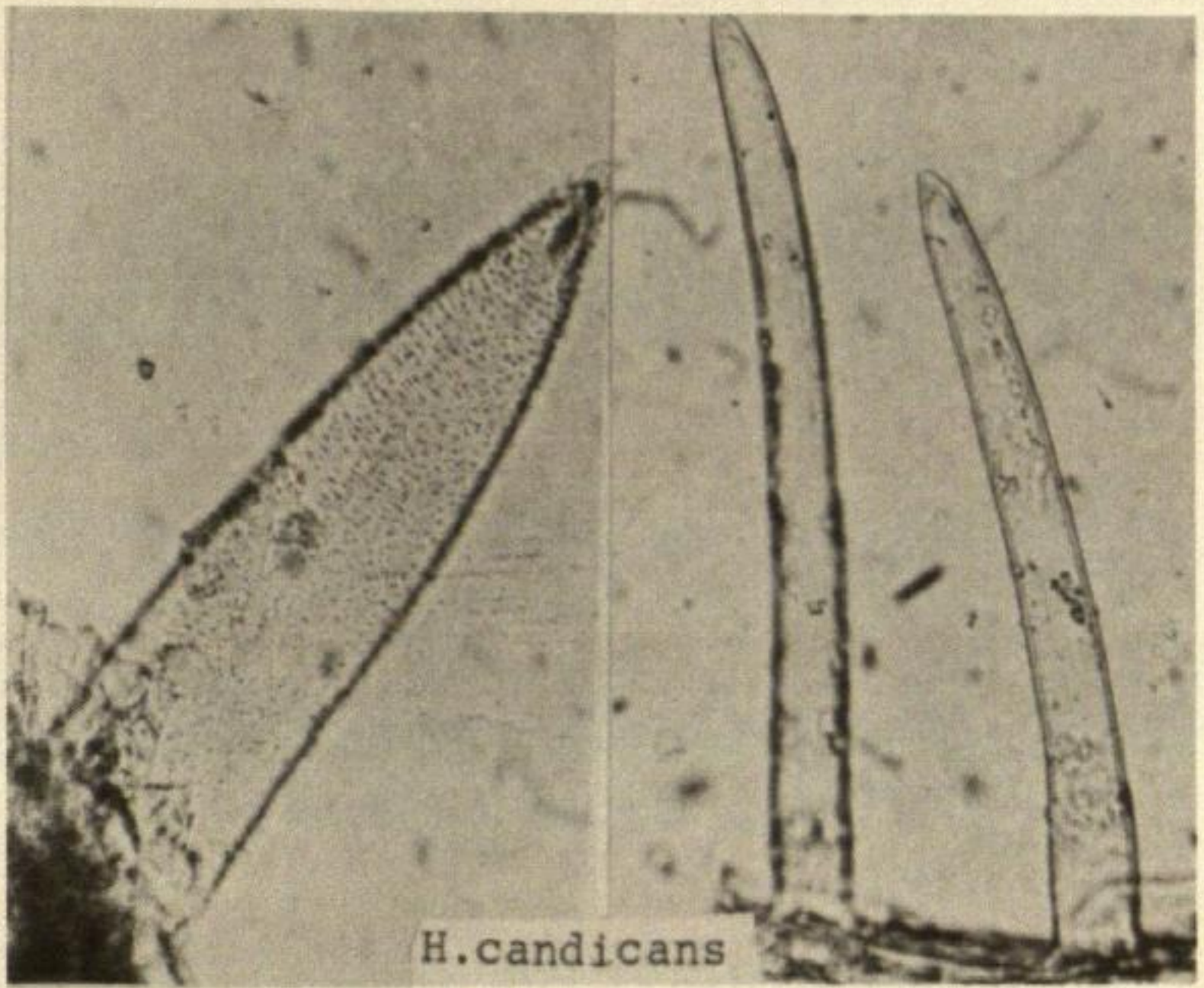
A.M. CAUWET-MARC

*Laboratoire de Botanique, Centre Universitaire, Avenue de Villeneuve, 66025 Perpignan Cédex (France).*

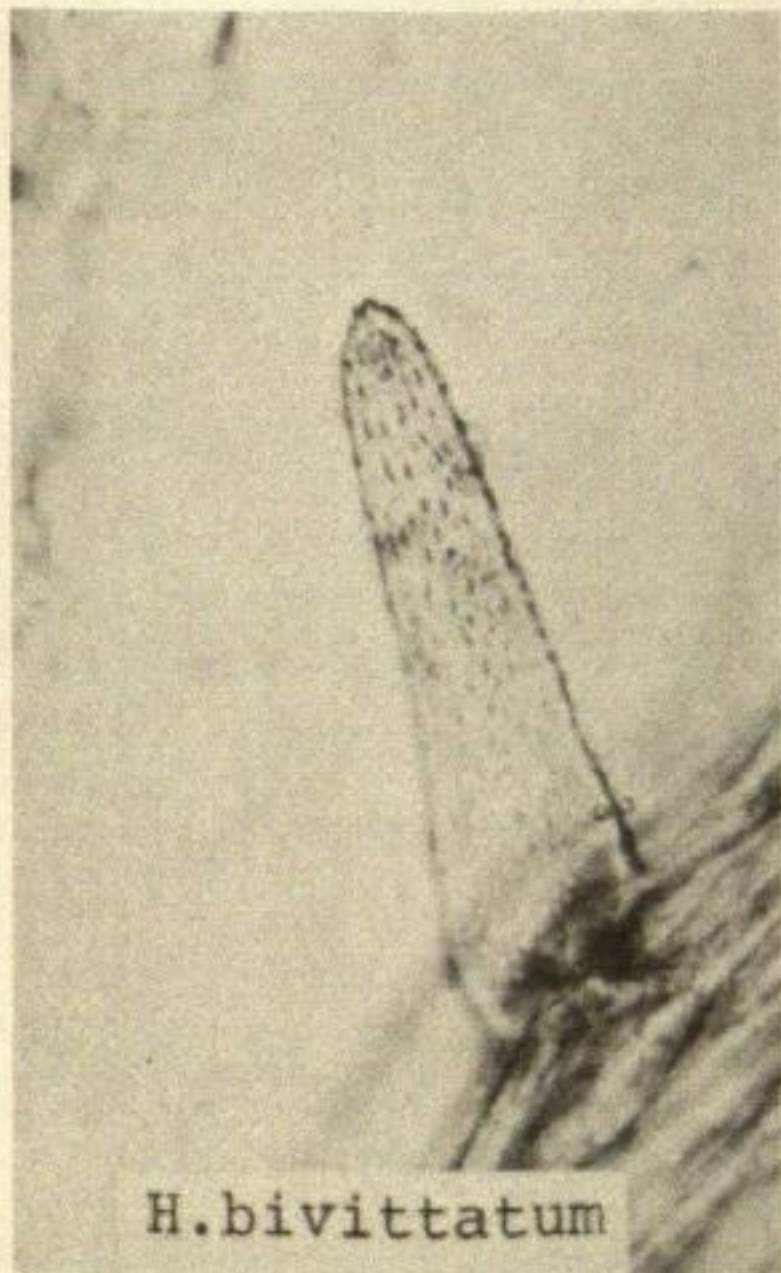




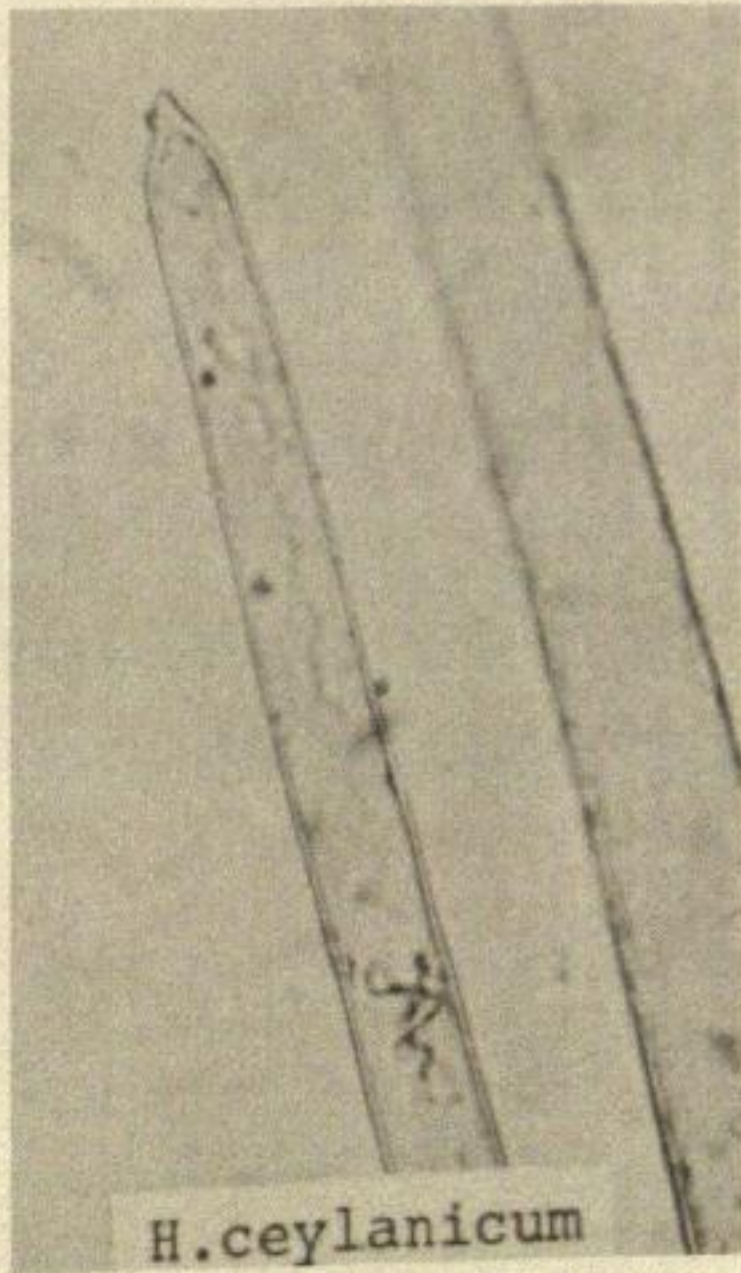
*H. jacquemontii*



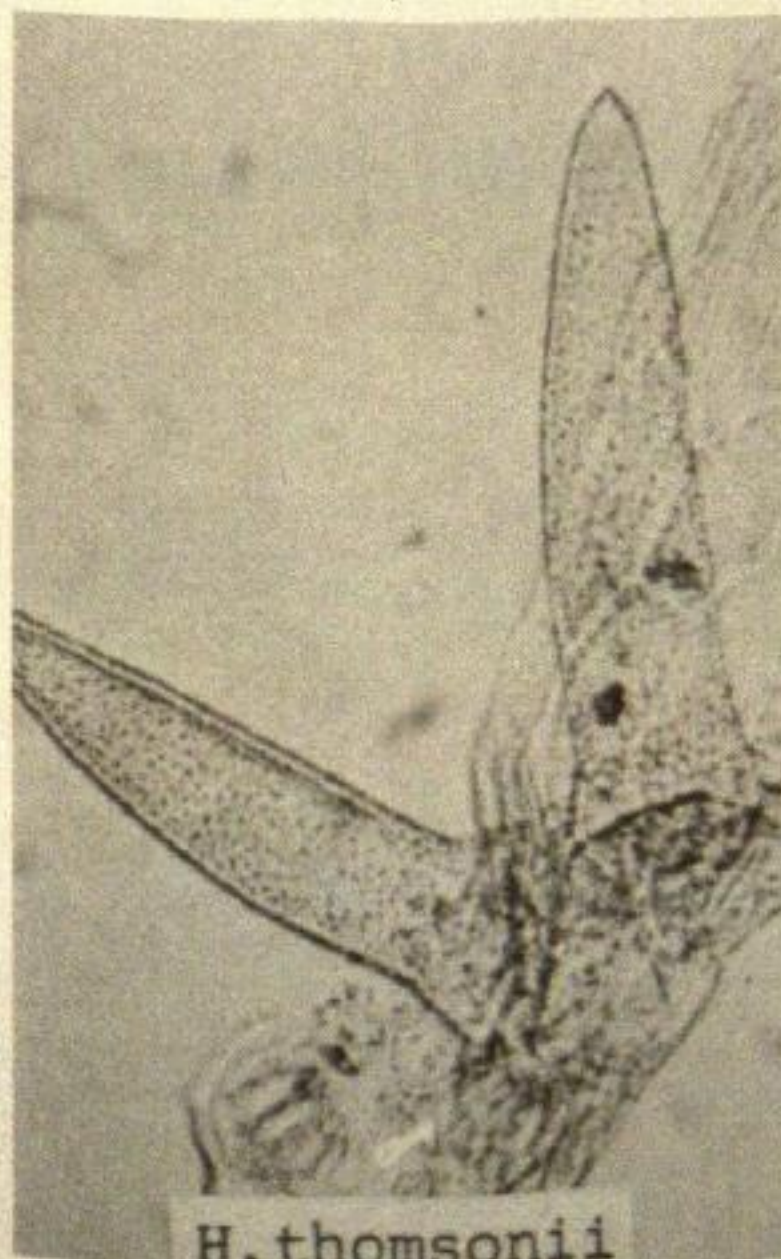
*H. candicans*



*H. bivittatum*



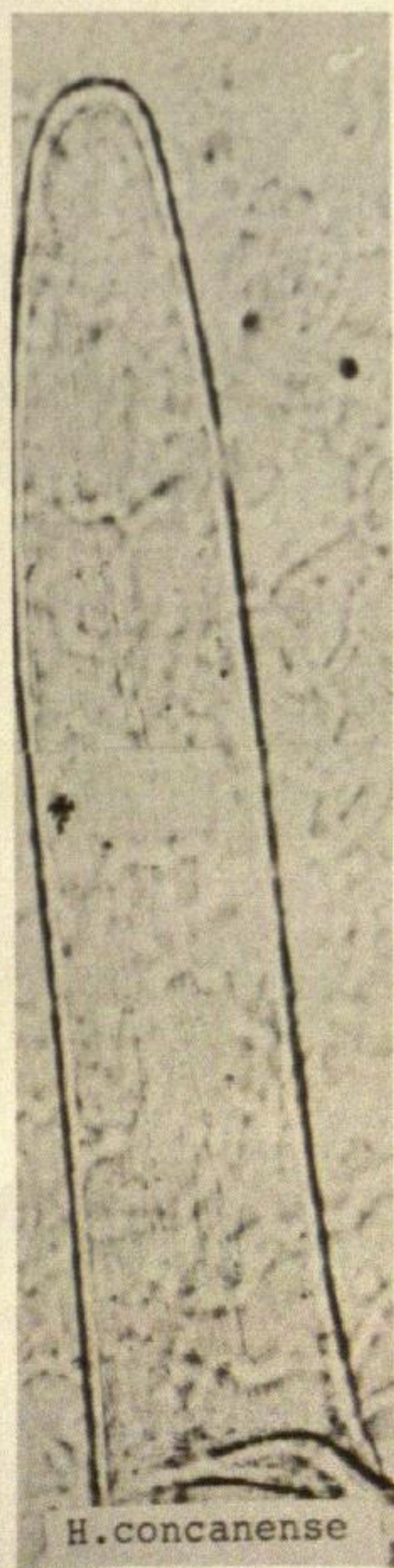
*H. ceylanicum*



*H. thomsonii*

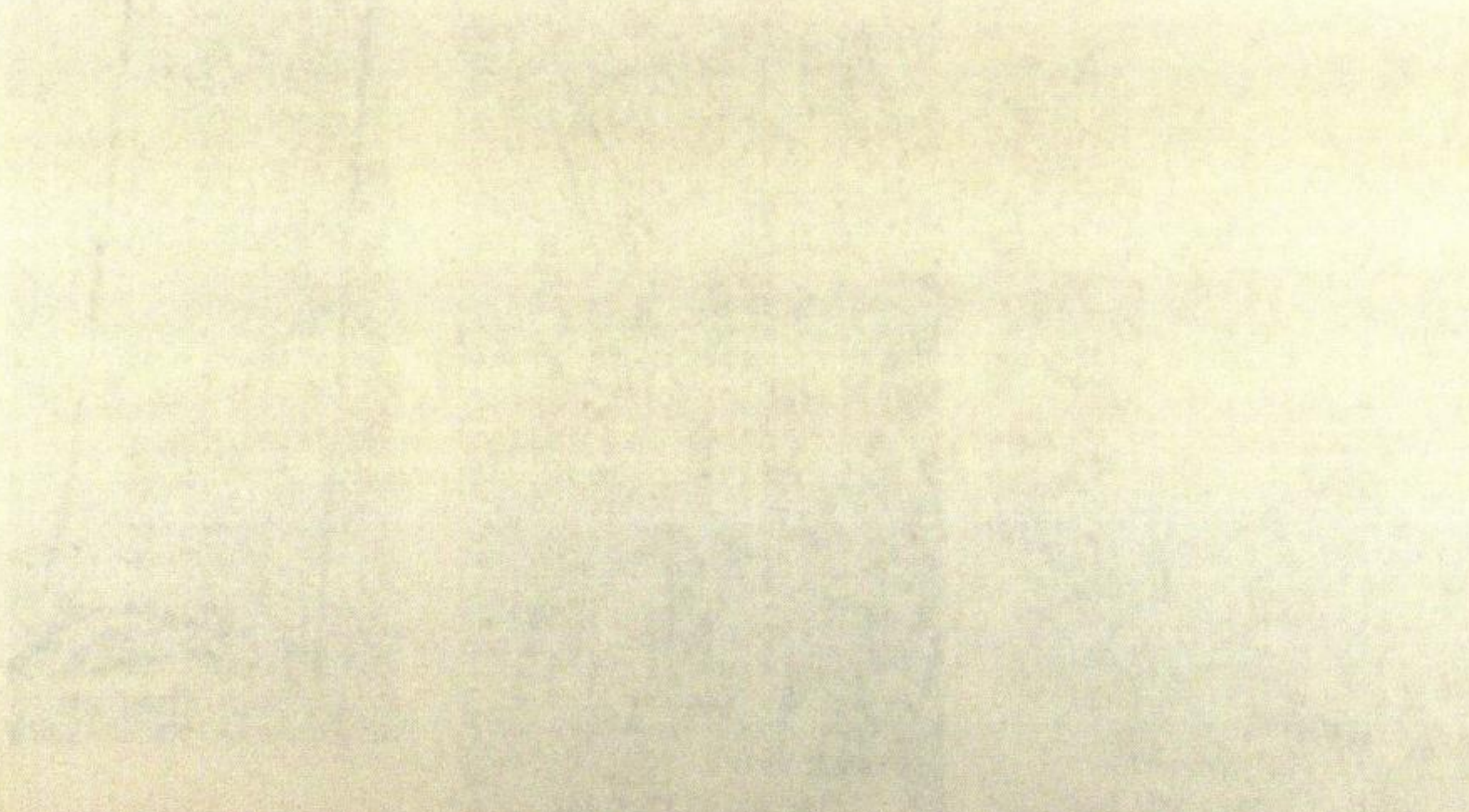
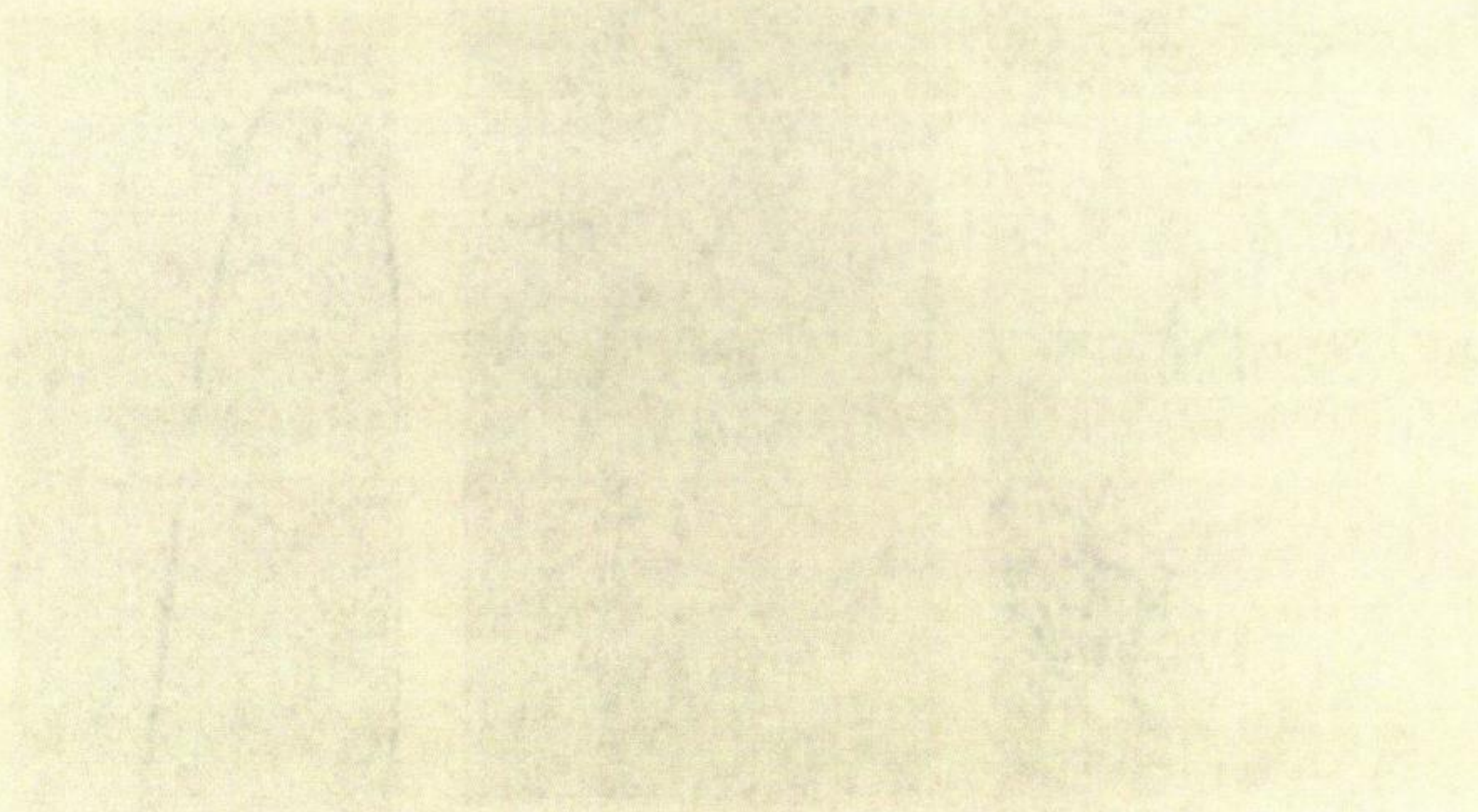
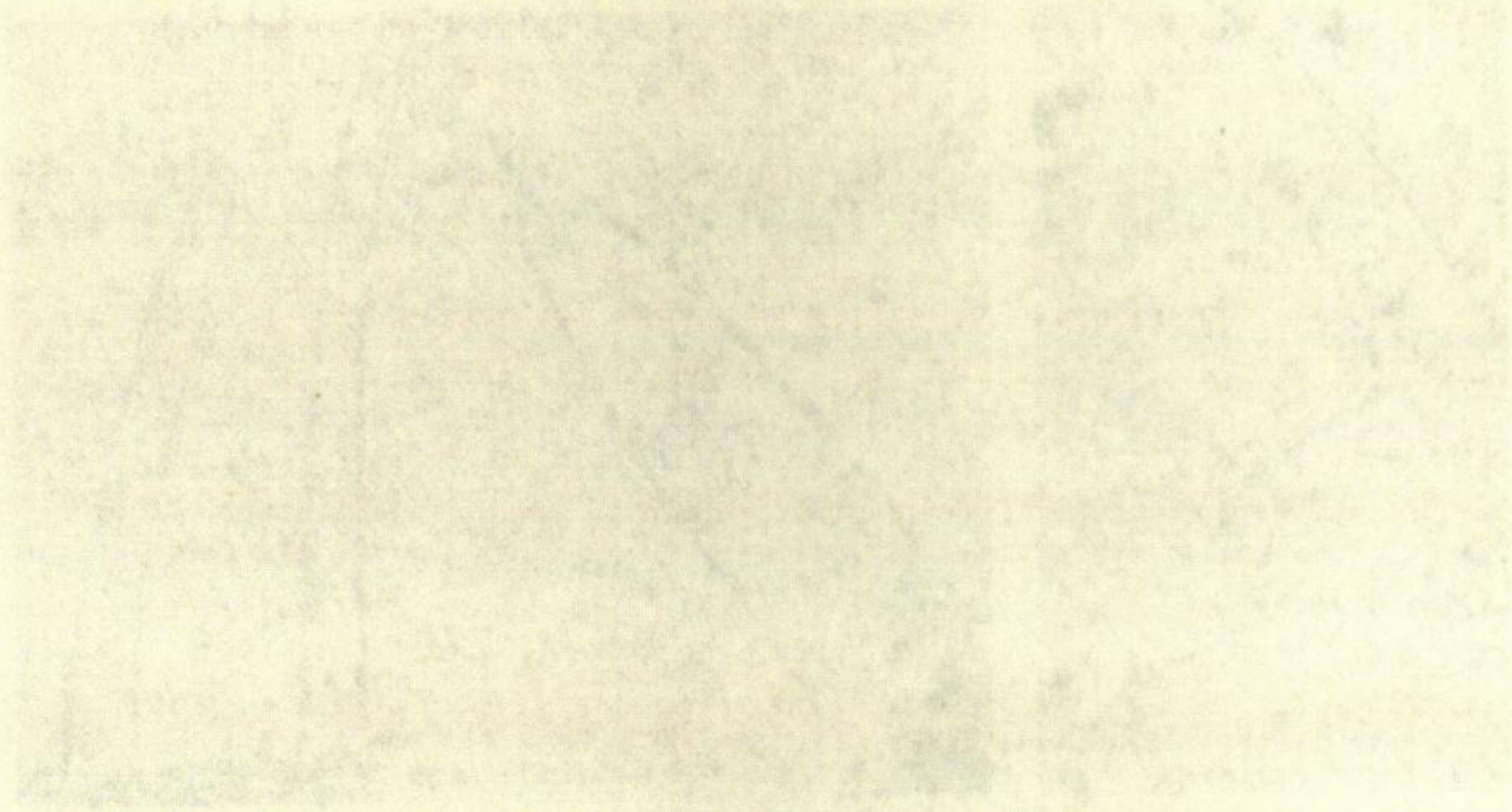


*H. cachemiricum*



*H. concanense*

PLANCHE I : Différents types de poils observés sur les feuilles d'espèces appartenant au groupe Heracleum - Tetrataenium.



INDEX

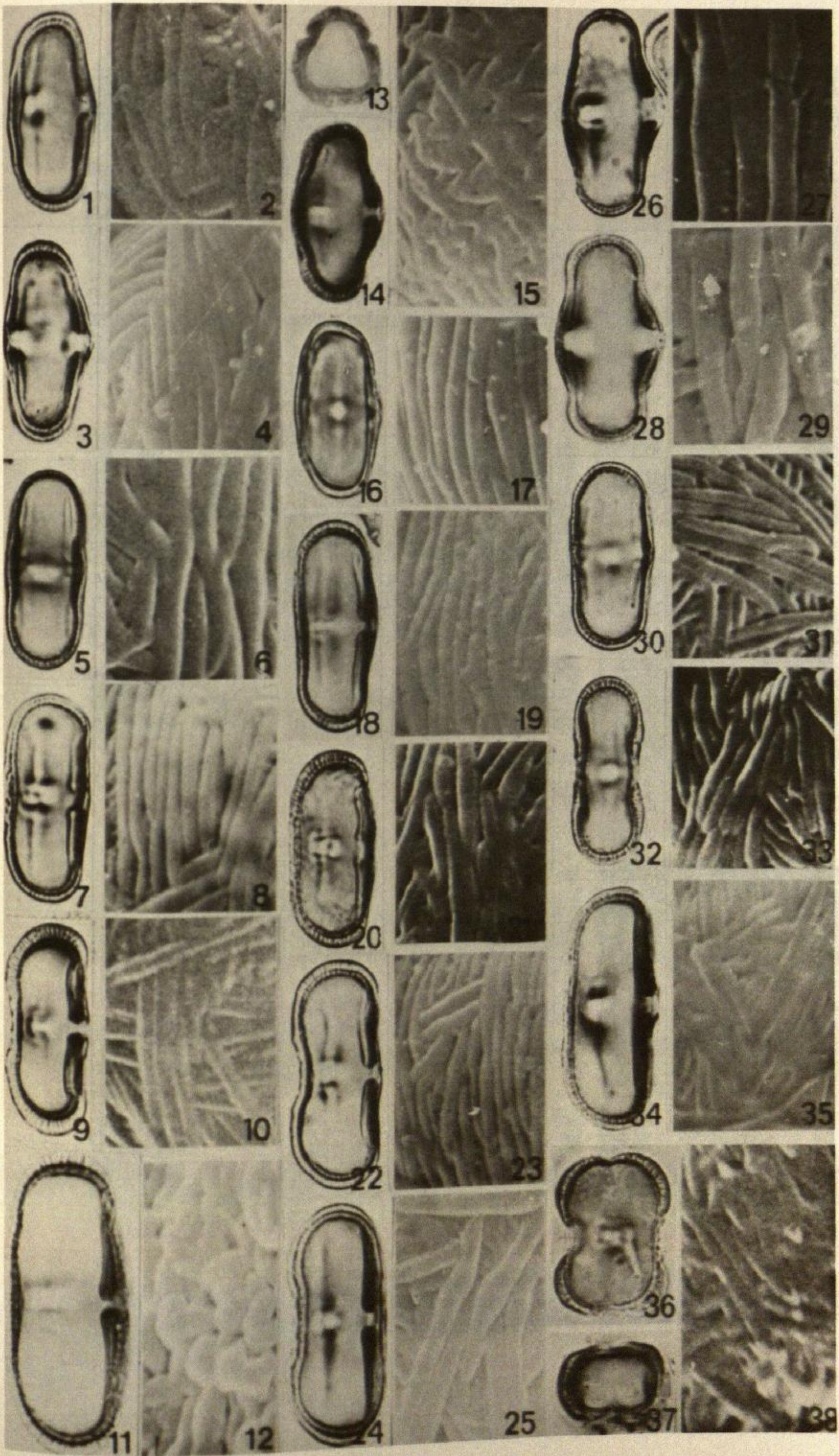
[Faint, illegible text covering the majority of the page, likely bleed-through from the reverse side.]

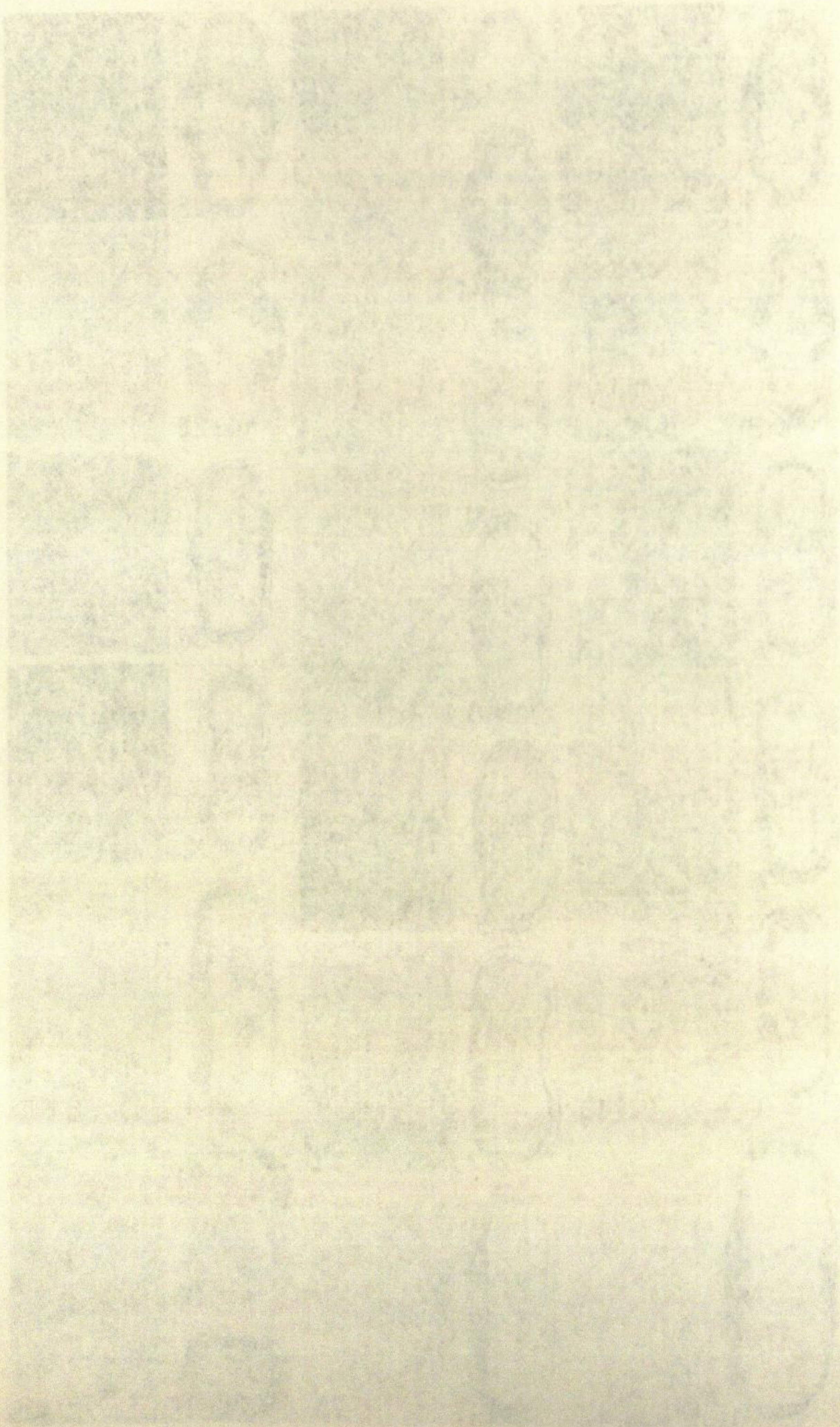
- 1 - 1
- 2 - 2
- 3 - 3
- 4 - 4
- 5 - 5
- 6 - 6
- 7 - 7
- 8 - 8
- 9 - 9
- 10 - 10
- 11 - 11
- 12 - 12
- 13 - 13
- 14 - 14
- 15 - 15
- 16 - 16
- 17 - 17
- 18 - 18
- 19 - 19
- 20 - 20
- 21 - 21
- 22 - 22
- 23 - 23
- 24 - 24
- 25 - 25
- 26 - 26
- 27 - 27
- 28 - 28
- 29 - 29
- 30 - 30
- 31 - 31
- 32 - 32
- 33 - 33
- 34 - 34
- 35 - 35
- 36 - 36
- 37 - 37
- 38 - 38
- 39 - 39
- 40 - 40
- 41 - 41
- 42 - 42
- 43 - 43
- 44 - 44
- 45 - 45
- 46 - 46
- 47 - 47
- 48 - 48
- 49 - 49
- 50 - 50
- 51 - 51
- 52 - 52
- 53 - 53
- 54 - 54
- 55 - 55
- 56 - 56
- 57 - 57
- 58 - 58
- 59 - 59
- 60 - 60
- 61 - 61
- 62 - 62
- 63 - 63
- 64 - 64
- 65 - 65
- 66 - 66
- 67 - 67
- 68 - 68
- 69 - 69
- 70 - 70
- 71 - 71
- 72 - 72
- 73 - 73
- 74 - 74
- 75 - 75
- 76 - 76
- 77 - 77
- 78 - 78
- 79 - 79
- 80 - 80
- 81 - 81
- 82 - 82
- 83 - 83
- 84 - 84
- 85 - 85
- 86 - 86
- 87 - 87
- 88 - 88
- 89 - 89
- 90 - 90
- 91 - 91
- 92 - 92
- 93 - 93
- 94 - 94
- 95 - 95
- 96 - 96
- 97 - 97
- 98 - 98
- 99 - 99
- 100 - 100

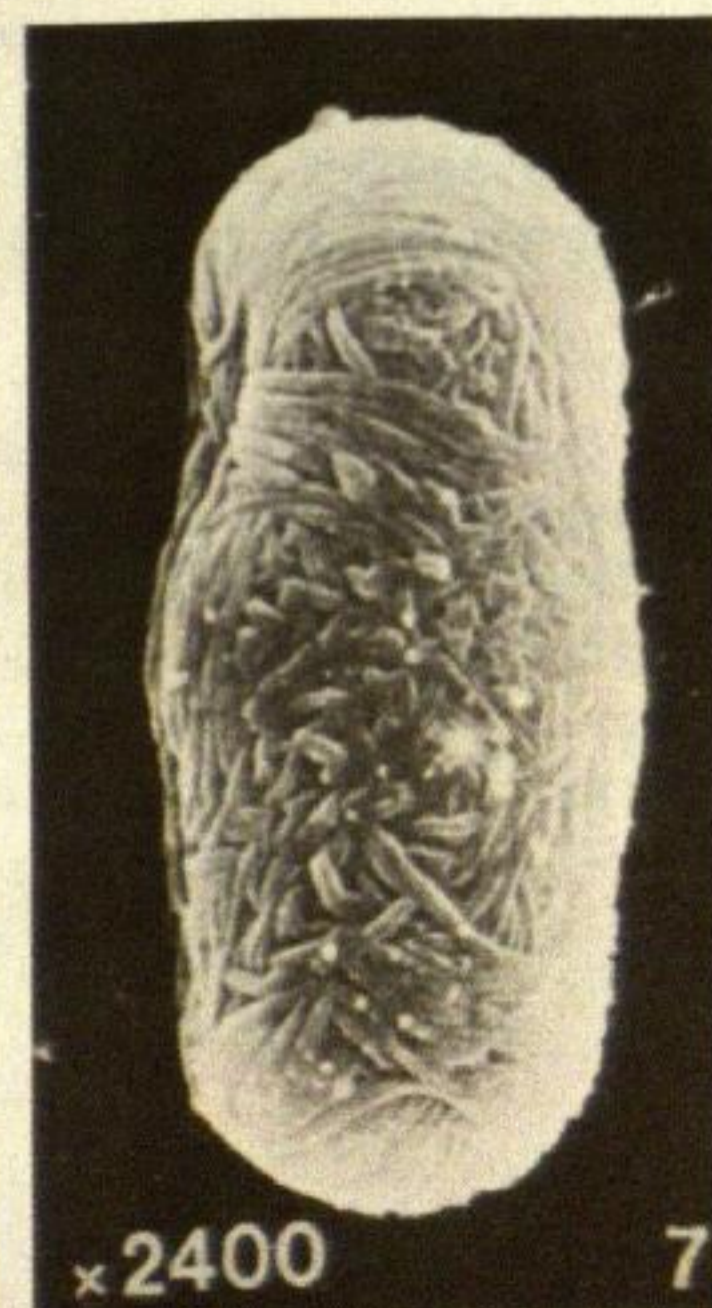
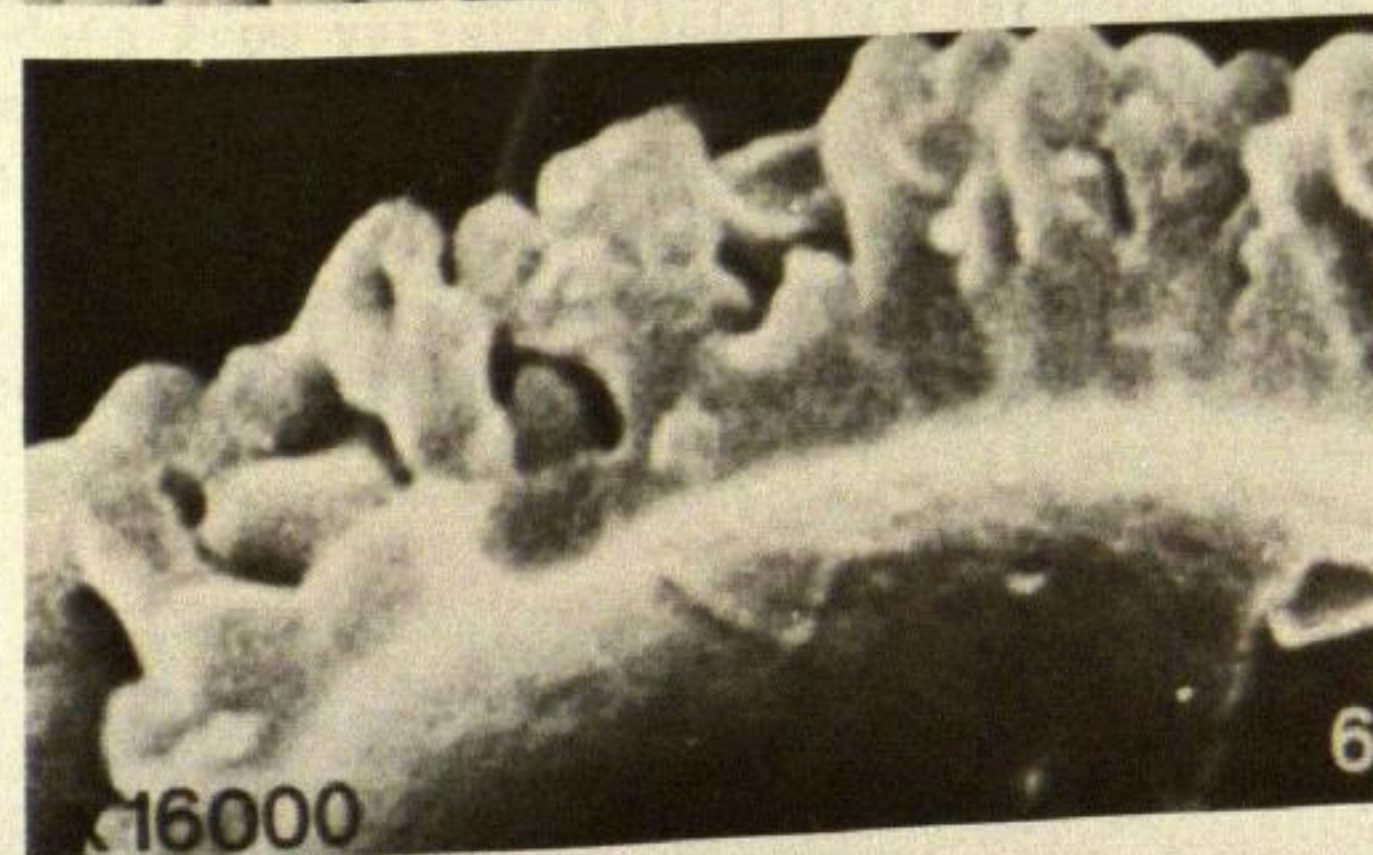
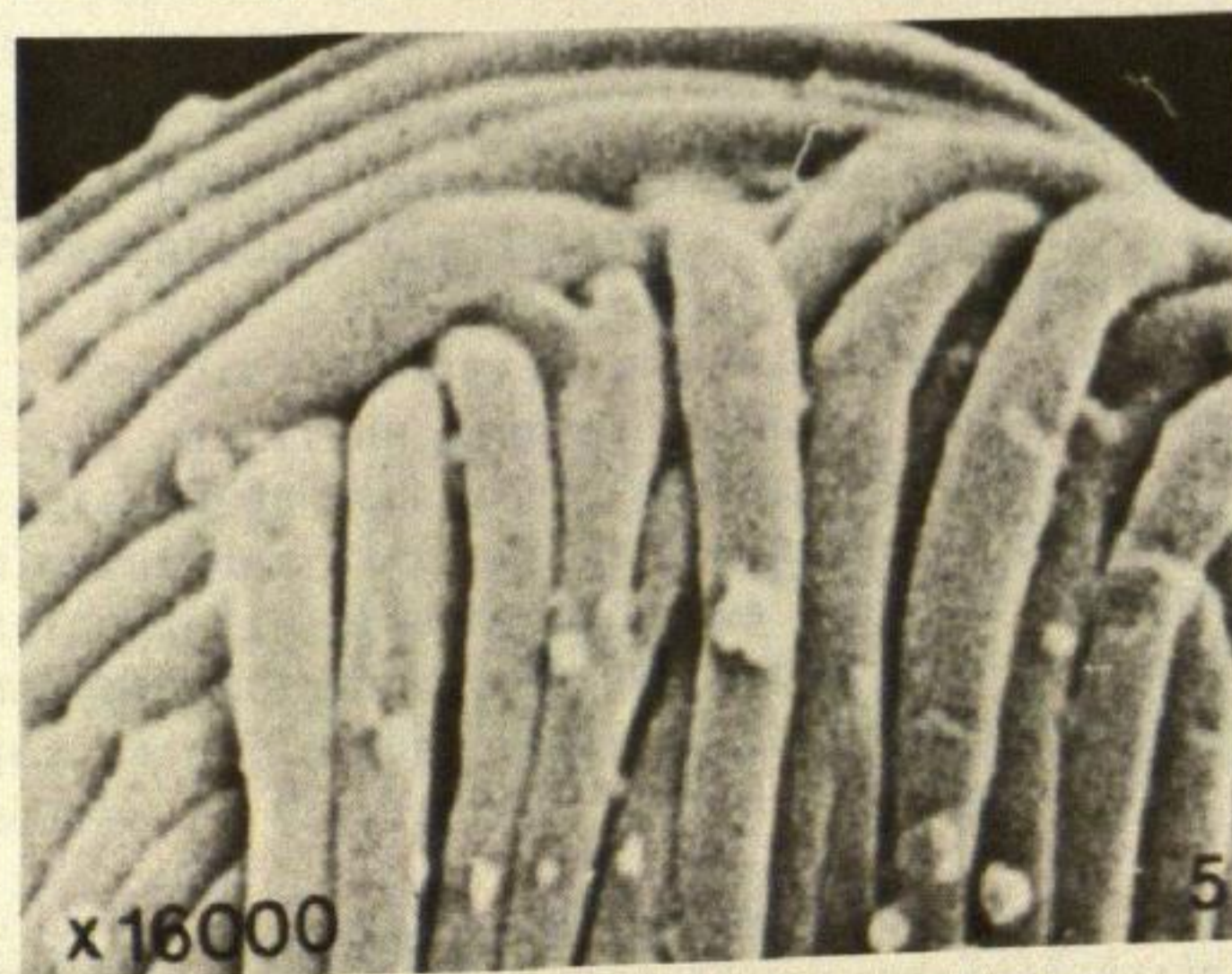
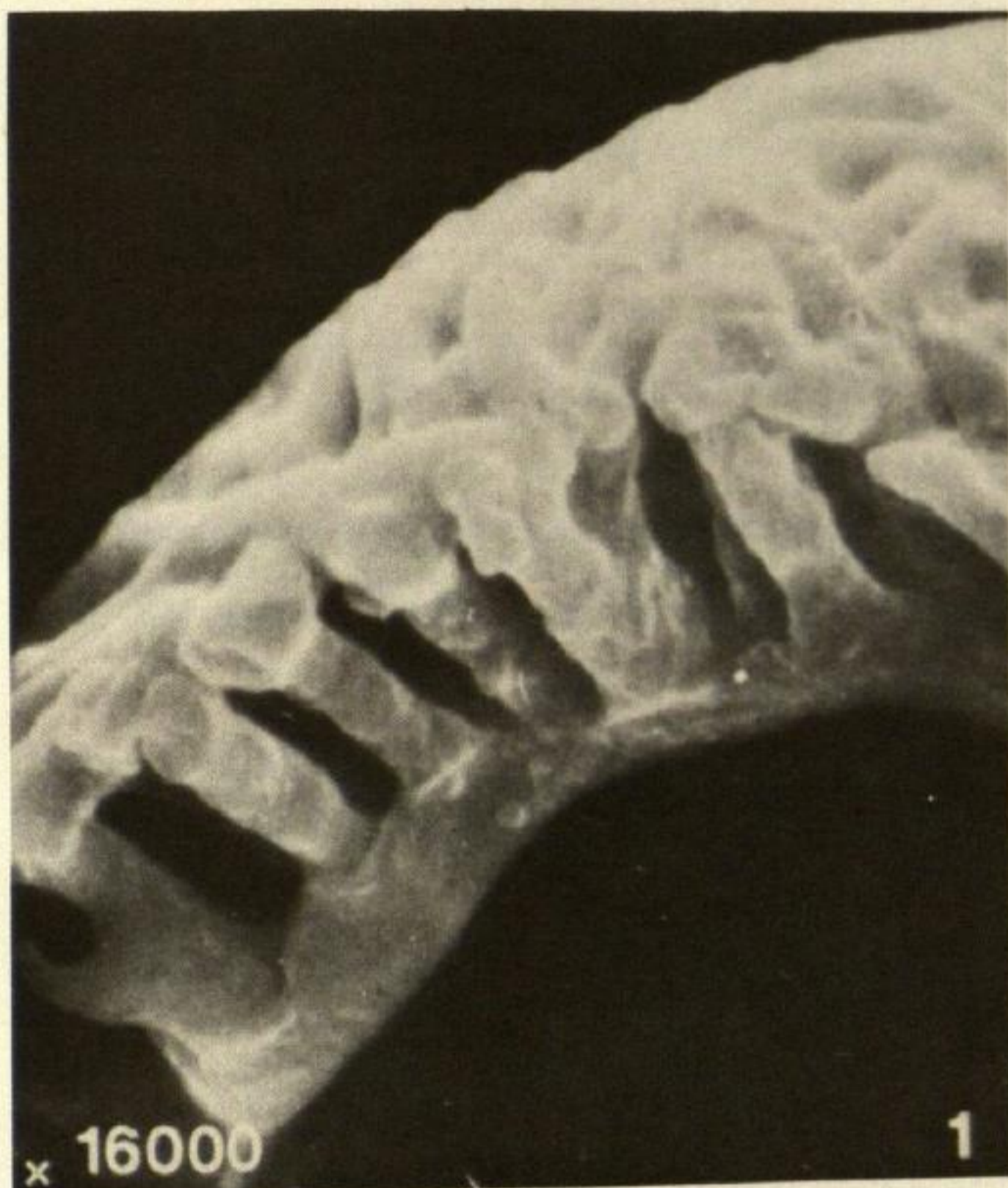
LEGENDE DE LA PLANCHE 2

Types polliniques d'après le contour interne de l'endexine en coupe optique méridienne ( x 1 000) et surfaces tectales au pôle.

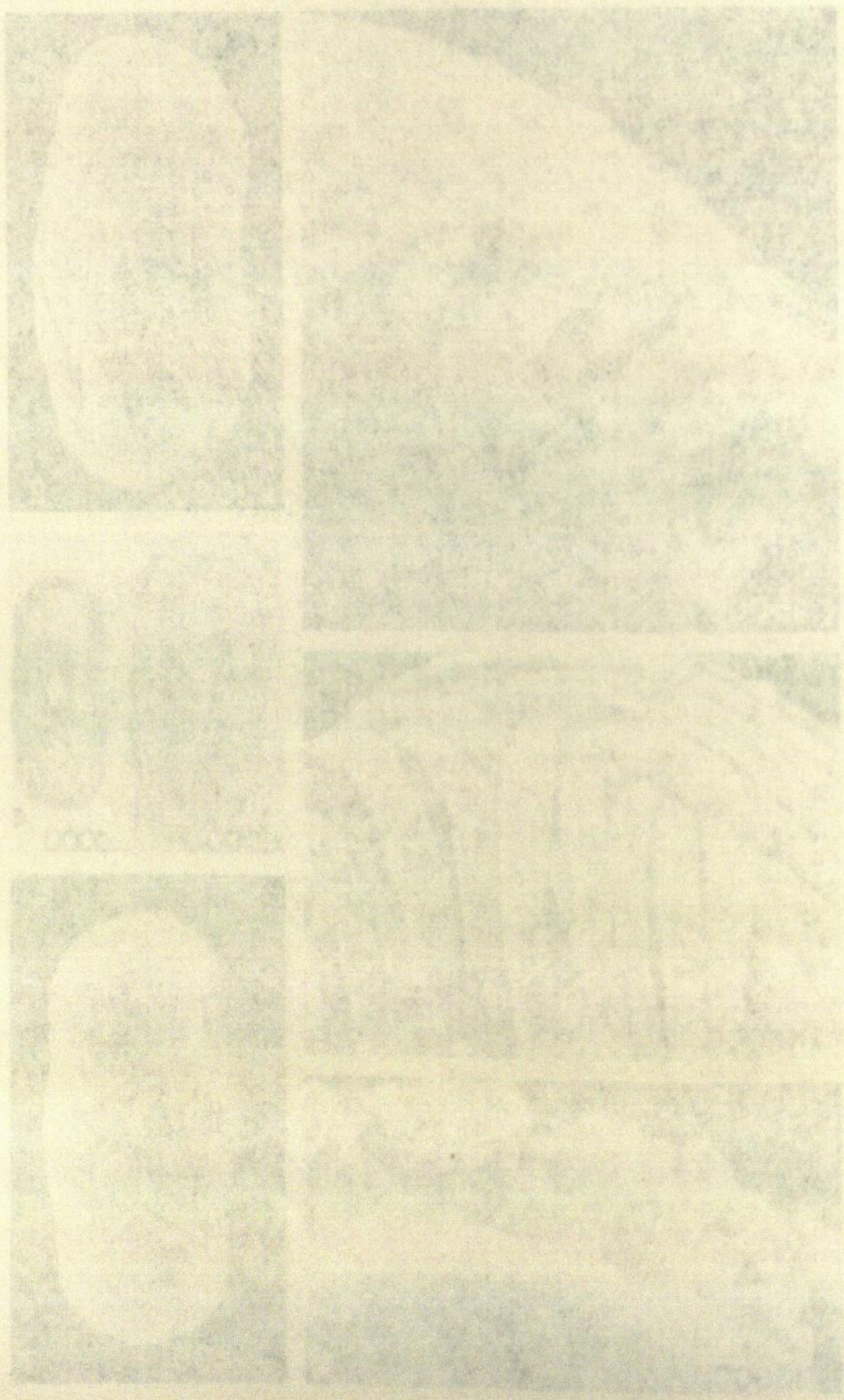
- 1 - 2 : *T. rigens* : type RH, surface tectale striée (x 11 500).  
3 - 4 : *H. ceylanicum* (Palni) : type RHrg, surface tectale striée (x 11 500).  
5 - 6 : *H. ceylanicum* (Ceylan) : type RG en osselet, surface tectale striée (x 11 000).  
7 - 8 : *H. candicans* : type RG allongé, surface tectale striée (x 12 000).  
9 - 10 : *H. canescens* : Type RG en osselet, surface tectale striée (x 11 500).  
11 - 12 : *H. afghanicum* : type O, surface tectale cérébroïde à rugulée (x 11 000).  
13 - 14 - 15 : *T. sprengelianum* : type RH, surface tectale striée-rugulée (x 11 000),  
13 : exemple de symétrie d'ordre 3 en c.o.é.  
16 - 17 : *H. concanense* : type RH, surface striée (x 11 500).  
18 - 19 : *H. barmanicum* : type RG allongé, surface tectale striée (x 11 000).  
20 - 21 : *T. nepalense* : type RG en osselet, surface tectale striée (x 10 500).  
22 - 23 : *H. pinnatum* : type RG en osselet, surface tectale striée (x 11 500).  
24 - 25 : *T. hookerianum* : type RG en osselet, surface tectale striée (x 11 500).  
26 - 27 : *H. jacquemontii* : type RH, surface tectale striée (x 11 000).  
28 - 29 : *H. sublineare* : type RHrg, surface tectale striée (x 11 000).  
30 - 31 : *T. olgae* : type RG allongé, surface tectale striée (x 11 000).  
32 - 33 : *H. cachemiricum* : type RG en osselet, surface tectale striée (x 11 500).  
34 - 35 : *H. brunonis* : type RG en osselet, surface tectale striée (x 11 500).  
36 - 37 - 38 : *S. thomsonii* : type Eca, surface tectale striée-rugulée (x 11 500),  
37 : exemple de symétrie d'ordre 2 en c.o.é.







1,2,3 : HERACLEUM SPHONDYLIIUM : TECTUM SIMPLE (I)  
4,5,6,7 : HERACLEUM WALLICHTII : TECTUM STRUCTURE (II)





MULTIVARIATE TAXONOMIC SYNTHESIS OF THE

TRIBE CAUCALIDEAE

by

V. H. HEYWOOD

**KEY-WORDS** : Umbelliferae - Caucalideae - tribal revision - generic limits - data presentation - Check List.

**RESUME** : Les problèmes relatifs à la réalisation d'une synthèse multidisciplinaire, à partir de données obtenues sur la tribu des Caucalidées au cours d'un programme de recherches concertées (R.C.P.) sont discutés. On rencontre non seulement des difficultés techniques à utiliser ces résultats mais toute la question de la présentation des données demande à être revue. Une liste des changements taxonomiques apportés dans la tribu depuis le commencement du projet, ainsi qu'une révision de la Check List des genres et espèces ont été établies et figurent en appendice.

**SUMMARY** : The problems involved in producing a multidisciplinary synthesis of the data from various disciplines obtained during the cooperative research programme in the tribe Caucalideae are discussed. Not only are there technical difficulties in using these data to prepare a revision of the entire tribe but the whole question of data presentation requires rethinking. The taxonomic changes that have been made to the tribe since the project began are listed and a revised Check List of the genera and species is appended.

The following text is generated from uncorrected OCR or manual transcriptions.

[Begin Page: Page [675]]

Notes du 2e SYMPOSIUM INTERNATIONAL sur les OMBELLIFERES (Perpignan, 1977)

"Contributions pluridisciplinaires a la Systematique Paru 1978 : 675-725 ,  
CONTRIBUTION A L'ETUDE DU GENRE TETRATAENIUM (DC.) MANDEN-  
[Pastineoae K -Pol emend Manden, ; Apioideae]

par

I.P- MANDENOVA

J. CARBONNIER, M.-C. CARBONNIER-JARREAU, A--M- CAUWET-MARC, M--T. CERCEAU-  
LARRIVAL, M. GUYOT, D. MOLHO & J."P- REDURON

RCP 286

MOTS-CLES : Heracieum<sup>^</sup> Semenovia , Tordyliopsis , Tetrataenim, Pastinaceae 3 Api-  
oideae 3 Umbelliferae. Morphologie, Anatomie, Pollen, Stomates, Caryo-  
logie, Coumarines, Indes, Himalaya.

SUMMARY . The genus Tetrataenim (DC.) Manden. arises from the change of ta-  
xonomic rank of one section belonging to the genus Heracieum L. Some  
fifteen taxa originating from southern Asia (India and the Himalayas)  
previous merged in the genus Heracieum, are investigated.

The characters taken into account are morphological (floral, foliar,  
carpological morphology and habit), micromorphological (pollen, stoma-  
ta, pilosity), anatomical, caryological and chemical (coumarins).

All these data point to these taxa being separate from the genus  
Heracieum (the latter thus becoming much more homogeneous), and fur-  
ther that the expansion and the propagation of the genus Heracieum  
occured distinctly in the north of Himalayas, the southern Asia  
being never implicated.

Amongst the group of species investigated, representatives of the  
genus Tordyliopsis DC., Semenovia Rgl. & Herd, and Vanasusha Va Mukher-  
jee & Constance, could be recognized ; their value was thus corrobo-  
ra On d the contrary, the genus Tetrataenim is not very clearly defi-  
ned and investigations of such note numerous populations is needed ;  
the existence of subgroups revealed by this pluridisciplinary re-  
search and apparently not correlated with the area disjunction of  
the genus (the Himalayas and the southern India, with a gap in the  
North India), must be understood before any satisfactory Classifies-  
tion is forwarded.

[Begin Page: Page 676]

676 -

UP. MMPENOVA & al.

PE310IE

Pbfl Tetrataenium (DC.) Manden. otfpaoBan K3ueHeHHen TaiccoHO-  
aanecicoro paHra oahoh aa oicnaft pofla Heraclum . B patfoTt pao-  
OMLTpaBasToa 15 non, npoacxonHaax as 10 xho 2 Aaaa( Hhahh a Pi-  
yanaa), panee BKAAAaeioie b cocTai poaa Heraclna.

BayaeHH CAAtAy@W npaanawi: Mop\$onorrackMe ( aop\$SoAor\*H ub«-  
Tica, nnona, jwcTa), aaKpoaopifconorMAeckHe (niiAma, ycTimi, ©ny-  
6 hh®) aHatovneckHe, KapaonoraecKae xuonecraw (Kjaapami).  
nonyieHHue AaHHiie ackA@xa»T aByaeamie tsilkohh mb cocraBa  
poaa Heraclum, kotophB npeacTaBjifleTCH (SoAee roiioreHHH\*. Pe-

ayjikTaTM aecneAOBaHHH AenasT oaeBHAHva, ato pacnpocTpaHemie a pasBBTae poAa Heracleum apohcxoama© na eeBepe ot raaaAai«©Koft ueni a He 3aTponyAO JOray® Asa®.

CpeAH aayaehHOii rpymw bhaob hm6»tch npencTaBHTe a® poaob T ordyliopsis DC., Semenovia Rgl. et Herd., Vanasushava Mukerjee & Constance, TaxcoHoiuriekKoe SHaneHHe kotophx no atb ep ahaoc b• B HacTonaee Bpean poa T etra t aenium HSjweTCH TaKOOHOM hcao-CTaTOAHO A6TK0 OAepAeHHHH, AAfl yTOAHeHHfl 6 TO rpaHMU HaodXOAHflffl HCcneaoBaHMH 3HauHTeABHO (SoABBero AHcna nonyAHUMg. rionrpynnii, BHHBJieHHlie HaCTOHflUia BCCA6 AOBBHif CM, KOPpeATHHBHO He CBHSaHHH® c paapuBoa apeana (raaaAaa a IOZHan Mhamh co 3HaHT6ABHua raaTycoa b CeBepHOH Hhahh) np«ACTaBAfl»T HBAeiiiae, oGiACHeHa® KOToporo AonaHa npenmeCTBOBaTi paapaCotica yAOBneTBopuTeAKHok jcAceca<\$aica-uhh pona.

## [Begin Page: Page 677]

### TETRATAENIUM : ETUVE PLURIVISCmmWE INTRODUCTION

- 677 -

Trois especes du genre *Heraoleum* L. ont ete rangees par DE CANDOLLE (1830) dans la section *Tetrataenivm* DC. Cette section, composee de *H. nepalense* Don. , *H. obtusifolium* Wall, et *H. rigens* Wall., etait decrite par l'auteur en ces termes : "Commissura quadrivittata. Flores non radiantes ". Ce groupe, meconnu par la suite, presente d'autres caracteristiques que l'on doit considerer comme de nature generique ; aussi, devint-il necessaire d'elever la section *Tetrataenim* DC. au rang de genre (MANDENOVA, 1959). A cette date, seulement cinq especes sont admises dans le nouveau genre : *T. rigens* (Wall.) Manden. (consideree comme type), *T. nepalense* (Don.) Manden., *T. spvengelianum* (Whight & Arn.) Manden., *T. kookerianum* (Wight & Arn.) Manden. et *T. olgae* (Rgl. & Schm.) Manden. ; l'auteur souligne toutefois que l'aire de repartition du genre *Tetrataenium* englobe d'autres especes encore considerees comme des *Heraclern*. On pouvait done s'attendre a ce que de nouvelles combinaisons s'averent ulterieurement necessaires.

C'est effectivement ce qui s'est produit au cours des travaux concernant l'etablissement de *Flora Iranica* (en cours de parution), ou l'on releve les nouvelles combinaisons : *T. cardioarpum* (Rech.f.S Riedl.) Manden. et *T. leuoaarpwn* (Aitch & Hemsl.) Manden.

Parallelement a ces travaux de systematique, certains parmi nous constataient le particularisme des *Heraaleum* indiens :

- metabolisme coumarinique inattendu chez *H. sprengelianum* Wight A Arn. et chez *H. ceylanicum* Gardn. ex C.B. Clarke (MOLHO A al., 1972) ,
- pollens anormalement primitifs pour le genre chez *H. sprengelianwn*, *H. rigens*, *H. aquilegifolium* C.B. Clarke et *B. comxmenee* Dalz. (CERCEAU A al., 1977);
- nombre chromosomque tetraploide ( $2n - W$  chez *i. spr -engelimm* (CAUWET In MOLHO A al., 1971). Cette derniere donnee s'averait d'autant plus interessante que tous les *Hemclem* s.s. se sont jusqu'a present reveles diploides.

A 2 n • 22.

Tous ces resultats sont en accord pour differencier tres nettement les *Heraclern* indiens du reste du genre. Or, a la suite des travaux de Nilgiri (Mandeno et 1959), il apparait que la propagation de l'une d'entre nous (MANDENOVA, 1959) effectuée nettement au nord des chaines himalayennes ; on devrait done s'attendre a r

il n'a été trouvé aucun *Heracleum* t  
Sud. Nous nous proposons donc d'ajouter les espèces actuellement rattachées  
» ce genre et localisées dans la péninsule de l'É. agui-ugifolium, *B. ceylanicum*, *H.*  
*concanense* et *H. andolicum* Gamble.

## [Begin Page: Page 678]

678 -

I.P. MASIVENOVA & al.

Les espèces himalayennes posent un problème encore plus complexe.  
En effet, si le genre *Tetraena* possède une aire de répartition qui embrasse  
le sud de la Chine, l'Afghanistan oriental, le Pakistan occidental, l'Himalaya,  
l'Inde, Ceylan et probablement l'Indochine, il existe une continuité  
d'aire avec celle du genre *Heracleum* (sur la section *Pubettcenzza* Mandu,  
au sud de la Chine et en Afghanistan. C'est pourquoi, il est apparu du plus  
haut intérêt d'examiner les espèces himalayennes actuellement considérées comme  
des *Heracleum*. Tels sont les cas de *H. barmanicum* Kurz, *H. bivittatum* H. de  
Boissieu, *H. cachemicum* C.B. Clarke, *H. eandioans* Wall., *H. hirsutum* Edgew. (*H.*  
*oanesoens* Lindl.), *H. jaoquemontii* C.B. Clarke, *H. obtusifolium*, *H. pinnatum* C.B.  
Clarke, *H. sublineare* C.B. Clarke et *H. wallichii* DC.

Du point de vue systématique les genres *Heracleum* et *Tetraena*  
sont rattachés aux *Pastinaceae* K.-Pol. emend Manden. Cette tribu est  
considérée comme la plus primitive des *Apioideae* Drude et le genre *Tetraena*  
comme le plus archaïque des *Pastinaceae* (MANDENOVA, 1959). Cette situa-  
tion lui confère le plus grand intérêt en ce qui concerne l'aspect évolutif de  
la tribu et même celui de l'ensemble des *Apioideae*.

À côté des *Tetraena* et des *Heracleum* indiens et himalayens,  
nous avons examiné quelques représentants des genres les plus proches, en choi-  
sissant des exemples dont l'aire de répartition est contiguë à celle des *Tetraena*  
*Heracleum afghanicum* Kit am., *Semenovia thomsoni* (C.B. Clarke) Manden.,  
et *Tordyliopsis brunonis* (Wall.) DC. (genre monotypique).

Ce travail se propose de donner un aperçu synthétique des diffé-  
rents résultats, originaux ou partiellement publiés, qu'il nous a été possible  
de réunir à propos du genre *Tetraena* et ceci, afin :

1°) de tester son homogénéité par l'étude des espèces qui lui sont déjà ratta-  
chées,

2°) de le situer par rapport à *Heracleum*, *Semenovia* Rgl. & Herd, et *Tordyliop-*  
*sis* DC. qui apparaissent présentement comme proches de lui

3°) d'envisager d'un aspect critique, avant révision systématique classique,  
dans quelle mesure les espèces indiennes et himalayennes - dont le statut ac-  
tuel d'*Heracleum* n'est pas satisfaisant - peuvent être rattachées au genre  
*Tetraena*,

## [Begin Page: Page 679]

TETRATAENIUM : ETUDE PLURIVJSCmmiRE

METHODS

- 679 -

73 spécimens (ou populations dans certains cas) répartis en 25  
espèces ont été examinés ; la liste en est donnée en annexe. Chaque fois que  
cela a été possible, les divers moyens d'investigation ont été engagés sur le  
même matériel : voir Tableau I,

Les techniques particulières à chaque discipline sont décrites

en detail par ailleurs : caryologie et anatomie (CAUWET-MARC, 1976), phytochimie : analyses des coumarines et donnees analytiques (MOLHO et al., 1971; CARBONNIER et MOLHO, 1977), preparation des pollens pour examen en microscopie photonique (ERDTMAN, 1943; examens palynologiques au M.E.B, (CERCEAU-LARRIVAL et al., 1970), observation des stomates (GUYOT, 1966) et micromorphologie de la pilosite (GUYOT, 1978).

#### RESULTATS ET DISCUSSION

Les genres inclus dans la tribu des Pastinaceae se repartissent en plusieurs groupes selon les lignes determinantes de leur developpement. Au groupe mesophyte appartiennent les genres *Tetvataentum*, *Tovdylioepie*, *Heracleion* et *Pastinaca*. L. Les conditions de vie des especes du genre *Tetvataenium* du sud—est asiatique vont des regions boisees humides aux bas-fonds argileux sans ombrage. Toutes les especes du genre, ainsi que *Tordylicpsis brunonis*, ont un port mesophile caracteristique. Per contre, le genre mesophile holarctique *Heracleum* renferme des especes quelque peu atteintes par les processus de cryophilisation (section *Wendia* (Hoffm.) Manden.) et de xerophilisation (section *Villosa* Manden.). Les especes prises ici comme termes de comparaison (*H.sphondylium* L. pour la section *Heracleum* et *E.afghanicum* pour la section *Pubescentia* Manden.) sont, toutes deux, des mesophytes stricts. L'une et l'autre sont des especes pluriannuelles de pleine terre. Si *B.sphondylium* peut etre recolté en plaine dans des champs ou des sous-bois humides peu denses, nous n'avons rencontre *H.afghanicum* que dans un type d'habitat : Proximite immediate de ruisseaux sans ombrage. La plante peut atteindre 3 m de hauteur et s'élève jusqu'à 3.500 m d'altitude, nous ne l'avons pas relevee au-dessous de 2.500 m. Abondante dans ses stations, elle est utilisee comme plante fourragere.

Le genre *Semnovia* ne contient que des xerophytes et des cryoxydrophytes. La majorite des especes sont rupicoles ou se developpent sur des eboulis caillouteux de la zone alpestre. *S.thompsonii*, exaniuee ici, est localisee jusqu'à 4.500 metres d'altitude en Himalaya occidental ou elle est signalée.

#### [Begin Page: Page 680]

680 -

Tableau I

Population ou specimens etudies dans chacune des disciplines envisagees

TAXONS

Morphologie

generale

Morphologie

florale

Phytodermologie

Anatomie

fruits

Palynologie

o

ir

Caryologie

*Heracleum*

*H.sphondylium*

(1)

64

63,64

64  
64  
64  
H.afghanicum  
1  
1  
1  
1  
1  
1  
Semenovia  
S.thomsonii  
(2)  
71  
71  
70,71  
Tordyliopsis  
T.brunonis  
(2)  
12,13  
12,13  
11  
12,13,14  
Tetrataenium  
T.rigens  
(2)  
62  
62  
62  
59 a 62  
62  
62  
T.hookerianum  
(2)  
43  
43,45 3 47  
43,44  
T.nepalense  
(2)  
51  
50  
50,52  
50  
T.olgae  
(2)  
56  
56  
56  
56  
T. sprengelianum  
(2)  
65,66  
65  
65,66  
65  
65,66  
65,66

Heracleum a reviser

H.aquilegifolium

3

H. barmanicum

4

4

5

4

H.bivittatum

7 a 10

8 a 10

10

8,9

6,7,10

H. cachemicwn

16

18

16

15,17

16 a 18

H. candicans

19,20,22

20

20,22

22

21 a 23

22

H.candelleanum

24 a 26

H.canescens

27

27

27,28

27

H.ceylanicwn a)

29

29

29

29

29,31

29

29

" b)

30

30

32

30

30

" c)

34

35

34,35

34,35,37

36,37

H.concanense

39

39

39,41

39

38,40,41

39,42

H.jacquemontii

48

48

48

48

H.obtusi folium

54,55

H.pinnatum

58

57,58

H. sublinearae

69

67

67

69

68,69

69

H.wallichii

73

73

73

72

73

73

tl petl ^ e ^ Orae ides Palni Hills (Indes)

b) grande forme J

c) de Ceylan

Numeros : Voir localite dans la liste du materiel en annexe

0

(1): Mandenova 1950

(2h Mandenova 1959

0 0

## [Begin Page: Page 681]

TEfRAI AENIUM : ETUVL PLURWISCmMm

- 681 -

Si la tribu des Pasiinaceae - a laquelle se rattachent les 73

specimens examines - est tres homogene, la delimitation des genres a l'interieur de celle-ci presente quelques difficultes consequentes a l'unite, probablement phyletique, des taxons composant ce groupe.

Il n'est pas necessaire de rappeler que la structure du fruit a

fourni les donnees essentielles a la systematique des Umbelliferes. Neanmoins, - les indices anatomo-carpologiques doivent etre consideres, non pas d'une maniere isolee, mais dans l'ensemble des particularites morphologiques, ecologiques, palynologiques et phytochimiques propres a tel ou tel type generique.

### 1. Morphologie

L'examen d'un grand nombre de representants de la tribu des

Pastinaeae a amene MANDENOVA (1959) a donner du genre Tetrataenim la diagnose suivante :



Tetrataenim (DC-) Manden., Trudy Tbilis.Bot.Inst -, 20 : 16  
(1959).- Heraalem L., sect. Tetrataenim DC. Prcdr. \_4 : 191  
(1830).

Eerbae perennes plerumque procerae. Folia basalia ei cau'lina inferior a longe petiolata semeZ vet bipinnatiseeta 3 temata , pdlmatiseeta vel rax-ius indivisa vel sublcabata, folia caulina sensim decrescenvia. Involucri et involuoelli phylla saepe bene evoluta persistentia . Flores polygami in umbellis teminalibus hermaphrodiis in mbellis lateralibus interim masculi. Calycis dentes acmispicui minuti. Petala lutea vel viridulo - lutea rarius alba ., obovata apiae inflexa , rarius obcordata, marginalia interim radianta. Stylopo-dim cenicum. Styli fit if ernes- Merioarpia a dorso valie plano-aompressa ., Jugis tribus interned™ anguste carinatis appronmtie aequiaistantibus, duobus marginalibus filiformibus remtis margo pierddeo contiguus , spatium inter semen et juga lateralialia pellucidm, uittae plus minusoe abbreviates et acutatae non clavatae ,, valleculares intermediae singulae 3 laterales interim geminae, cormissurales 2-4 (6), rarrissime desunt.

Typus generis, Tetrataenim vicens (Wall.) Manden.

Le genre Tetrataenim se difference done nett.ment d, genre Heracleum par des merLearpes possedant rrois i.6tes media tie-^rquees, plus ou moins saillantes en forme de careue, par de, canaux secre-teurs (bandelettes) nullement claviforme^t par la presence irequente, sur la face dorsale et commissure, de bandelettes supplemental.  
Voir Figure 1.

**[Begin Page: Page 682]**

682 -

FIGURE 1 : EXEMPLE ILLUSTRANT LA DIFFERENCE DE MORPHOLOGIE DES RANDELETTES CHEZ HERACLEUM ET TETRATAENIUM.

H. afghanicum

4

mm

T. nepalense

**[Begin Page: Page 683]**

TETRATAENIUM : ETUVE PLURIVISCIPLWAIRE

683 -

Nous insistons sur la forme des vittae 1 qui constituent certainement le caractere le plus evident pour distinguer Tetrataenim et Reraclem. Chez ces derniers,elles sont plus ou moins fines dans la partie superieure, s'epaississent brusquement dans la partie mediane, leur donnant ainsi 1 allure d'une massue ; chez Tetrataenim, fines et aigues aux deux extremités, plus larges dans la partie mediane du mericarpe, elles prennent la forme d'un crois-sant plus ou moins etroit 2 .

L'examen d'un nombre beaucoup plus grand d'especes que celles utilisees pour l'etablissement de la diagnose du genre ne nous a pas permis de retenir "les petales non rayonnants" comme caractere principal de celui-ci.

Il decoule des points de vue precedents que, en plus des especes ayant deja fait l'objet d'une recombinaison (T.rigens, T .hookerianum 3 T.nepalense 3 T.olgae , T. sprengelianum, T,, leucocarpm et T.cardiocar'pm), se rattachent au genre Tetrataenim les especes suivantes : B. harmonicm, HMvttatum., H.cachemiricum, H.oandicans 3 H.canescens 3 R.ceylaniom, H.gacquemntii 3 H.su-

blinaire et *H. wallichii*.

A côté des indices carpologiques, nous attachons de l'importance à la forme du stylopede dans la fleur et sur le fruit, aux dents du calice et à la forme des pétales.

En fonction du type de stylopede et de l'importance relative des sépales, on observe un bon regroupement de *T. rigens*, *T. olgae*, *H. ceylanicum*, *T. sprengelianum*, *T. nepalense*, *B. UHttatm*, *B. candioanense* et *H. anescens* (voir la figure II).

Les deux *Hemclen* sensu stricto, par exemple, se démarquent nettement avec des sépales réduits, mais deux espèces himalayennes = *B. caahemiriawan* et *B. pimatm* s'en trouvent rapprochées. Toutefois, la forme a été critiquée de séparation très nette entre les

des pétales internes constitue un critère  
deux *Heracleum* et ces deux espèces.

Il faut à la description morphologique correspond à

Chez *Heracleum walltchii*, dont la septième,

celle d'un *Tetrataenium*, ces bandelettes

, n'ont également justifiée par le fait

La séparation du genre *T.* et *H.* dans *Heracleum* et *Tetrataenium*, à l'ex-

ception des aires de répartition (et Yunnan), ne se recouvrent

pas. Les espèces du genre *Hera* dans les montagnes de l'Europe et de

l'Asie ; les représentants du genre *Tetrataenium* constituent un groupe

très remarquable d'endémiques du sud de l'Inde, de Ceylan

après un important hiatus, dans

(Sri-Lanka) et d'Indochine

## [Begin Page: Page 684]

- 684 -

## [Begin Page: Page 685]

TETRATAENIUM : ETIQUETTE PLURISCIPLINAIRE

- 685 -

Plus éloignées, se situent *H. jacquemontii* et *H. hookerianum*

d'une part, et *H. ceylanicum* avec un très grand calice, d'autre part.

Nettement plus différenciée par un stylopede beaucoup plus

simple, se place *H. sublineare*.

Quant au genre *Tordyliopsis*, son type de stylopede suffit à

l'isoler complètement du groupe étudié.

À la lumière de l'ensemble des données morphologiques les taxons

suivants peuvent être retenus comme appartenant au genre *Tetrataenium* :

*T. rigens*, *T. olgae*, *T. nepalense*, *T. sprengelianum*, *H. ceylanicum*, *H. bivittatum*

*B. candioanense* et *H. anescens*.

Si, du point de vue des indices anatomo-carpologiques, *H. cache-*

*miricum*, *H. sublineare*, *H. jacquemontii* et *T. hookerianum* peuvent être rattachés

au genre *Tetrataenium*, leurs caractéristiques florales apportent quelques res-

servances à cette conclusion. Par contre, il est évident que *Hemclen* cey-

lanicum ne peut être rattaché ni au genre *Tetrataenium*, ni aux autres genres

examinés ici : *Semenovia*, *Tordyliopsis* et *Herculeum*\*

2. Phytodermologie

L'étude des feuilles du matériel envisagé a montré des stomates de taille relativement uniforme (38 à 40 µ), excepté chez *Hemaleum sphondylium* et *H. afghanicum* chez lesquels ils sont relativement petits (30 µ environ) ainsi que chez trois espèces singularisées par la présence de stomates de très grande taille : *H. barmanicum* (52 µ), *R. aquilegi folium* (58 µ) et *R. concanense* (62 µ).

Les stomates sont le plus souvent du type anomocytiques ; cependant, nous avons rencontré des stomates bicytiques mesogènes du type paracytique (4) chez *T. olgae* et *T. sprengelianum* et du type d'acrotique (5) chez *H. afghanicum* et *T. sprengelianum*. Leur présence confirme l'existence de stomates anisocytiques mesoperigènes (3) dans toutes les espèces à stomates anomocytiques perigènes (1) et mesoperigènes (2). (Voir la définition des types stomatiques (1), (2), (3), (4) et (5) in GUYOT, 1971).

À côté du type et de la taille des stomates, nous avons retenu des caractères des poils de la face inférieure de la feuille :

- forme (aiguë, émoussée ou arrondie),
- distribution (seulement sur la nervure ou sur tout le limbe),
- ornementation.

Les résultats sont donnés dans le Tableau IH-

## [Begin Page: Page 686]

- 686 -

I.P, MAWPEWOIM à JL\*

*Erectum sphondylium* et *E. afghanicum* présentent des poils striés, plus ou moins couverts de tubercules, de forme aiguë, qui les différencient nettement de ceux des *Tetrataenium* qui, en général, sont lisses.

Les espèces d'Asie méridionale, qui nous intéressent, ont des poils lisses ; mais l'on distingue, toutefois, deux formes nettement différenciées au niveau de l'apex (Voir Planche 1, hors-texte),

- Un premier groupe d'espèces possède des poils arrondis :

ce sont : le cas de *T. rigens*, *E. aquilegifolium*, *E. barmanicum*, *T. sprengelianum* et *H. concanense*.

- Un second groupe présente des poils nettement mucronés : *T.*

*olgae*, *E. sublineare*, *H. wallianum*, *E. ceylanicum*, *H. hookerianum*, *E. concanense* et *T. nepalense*.

En dehors de ces deux ensembles, il convient de noter les structures des poils mucronés et ornements de *Tardylipsis brunckii*, ceux arrondis et très ornements de *Semenovia thomsonii* et de *Evaclem bivittatum*.

Les mêmes caractères font une place à part à *Retaciwi jacquemontii* et *B. pinnatum*, ainsi qu'à *Ercachemtricum*,

Enfin, la grande taille des poils de *H. concanense* constitue un caractère remarquable.

À ce stade de la connaissance micromorphologique des différents taxons étudiés il n'est pas possible de proposer une définition du genre *Tetrataenium* étant donné que chaque taxon apparaît comme le maillon d'une évolution complexe et partant difficile à cerner. De ce point de vue, l'unité du groupe, telle qu'elle apparaissait sous l'aspect macromorphologique, se doit d'être quelque peu nuancée-

### 3. Anatomie des méricarpes

L'étude anatomique des fruits a été effectuée sur les taxons se rapportant aux genres *Tetrataenium*, *Hevaeleum*, *Semenovia* et *Tardylipsis*.

Huit caractères ont été retenus :

1 - Baies à valves dorsales de même taille

Sur la coupe transversale, effectuée dans la région moyenne du méricarpe, on observe que le diamètre des bandelettes valliculaires dorsales est identique (Voyez figure 2a), ou différent (Voyez figure 2b). Dans ce dernier cas, ce sont toujours les bandelettes les plus extérieures qui ont la section la plus importante. 11 faut cependant

**[Begin Page: Page 687]**

«>tlinnicum

**[Begin Page: Page 688]**

- 688 -

**[Begin Page: Page 689]**

**[Begin Page: Page 690]**

- 690 -

l.p. MANPENOI/A t at.

remarquer que cette différence de taille peut être très grande (c'est le cas chez les *Hemicleum* ?,s, ou moins sensible (*T 0 nepalense* et *H. candicans* ')).

2 - Cotes sur les côtes primaires

Ces crêtes n°1 intéressent que les trois côtes centrales et peuvent être plus ou moins développées (Voyez figure 2c) ; elles sont essentiellement constituées par un faisceau libero-ligneux qui a été repoussé vers l'extérieur à la suite d'un développement plus important de la couche mécanique.

3 - Présence d' ailes

Elles sont dues à l'élargissement considérable des deux côtes primaires latérales ; leur importance est plus ou moins grande selon les espèces (Voyez figure 2c).

4 - Couche mécanique contenue

Cette couche ou sclérocarme correspond à la partie la plus interne du méricarpe ; elle est formée de 2 à 5 assises de stéréides dressées et de 1 à 4 assises de stéréides couchées. Elle peut être continue (Voyez figure 2c) ou réduite à des paquets de sclérenchyme (Voyez figure 2d).

5 - Nombre de bandelettes valliculaires

6 - Nombre de bandelettes commissurales

7 - Présence de poils

Il convient de manipuler ce caractère avec précaution ; en effet, comme le précise BRIQUET (1924) au sujet de *Hemicleum alpinum* L.:

" Les poils très abondants sur les très jeunes fruits ont généralement disparu à maturité. Dans les deux cas où nous les avons observés les poils sont abondants sur la face dorsale du méricarpe, arrondis et présentent une paroi ornementée (Voyez figure 2e) qui n'est pas

sans rappeler ce qui a été remarqué sur les poils des feuilles,

8 - T est sinuée sur la face dorsale

Ce caractère correspond à un enfoncement des bandelettes valvulaires dans le mesocarpe, elles font alors saillie dans la graine donnant à celle-ci, vue en coupe, un contour sinués (Voir figure 2f).

Les résultats obtenus, espèce par espèce, sont donnés dans le

Tableau IV „ En ne tenant compte que des taxons dont le statut a fait l'objet d'une révision récente (MANDENOVA, 1950, 1959 et Flora Iranica, sous presse), il est possible d'extraire les caractéristiques anatomiques des 4 genres envisagés. Le Tableau V résume celles-ci.

**[Begin Page: Page 691]**

#### TABLEAU IV - DONNÉES ANATOMIQUES

- Genres

Tetrataenium

Beraclem

Tordyliopsis

1. Bd. vall. dorsales

de même taille

2. Crêtes sur les côtes

primaires

i

-

-

-

3. Présence d'ailes

^ Sclerocarpe continu

5. Band. vall. » a 4

6. Band. commiss. « a 2

+

+

7. Poils

8. Albumen sinués face dorsale

-

-

-

Especies dont la position taxonomique a fait l'objet

rigene

nepalense

sprengeluvnan

sphondylium

afghanicum

thomsonii

brunonis

**[Begin Page: Page 692]**

692 -

I .P. MAMPEWOI/A L al.

On observe dans le Tableau V que, si certains caracteres sont invariants dans l'espace taxonomique eoncerne (caracteres 3,4,5 et 6), d'autres (1 et 2) varient a l'interieur du genre ( Tetrataenium ) ou meme de l'espece ( Semenovia thomsonii ) , tandis que les caracteres 7 et 8 permettent de distinguer clairement Tetrataenium, Heraacleum et Tordyliopsis, L'ambiguite entre Heraacleum et Tordyliopsis est levee par la prise en consideration du caractere 1 qui differencie ces deux genres et chez lesquels il est stable.

Il convient maintenant de proposer un statut a chacune des especes posant un problems systematique.

Le Tableau V indique clairement que ne sont acceptables comme Tetrataenium que les taxons possedant une testa sinueuse (caractere 8) ; fl. bivittatum, H.candicans , H.ceylanicum et H.wallichii sont dans ce cas (c£. Tableau IV). Les autres caracteres sont pour ces especes dans le meme etat que ceux requis pour des representants du genre Tetrataenium , excepte H.bivittatum dont le nombre de bandelettes (caracteres 5 et 6) depasse tres largement les seuils retenus. Ces derniers caracteres rapprochent H.bivittatum de H.barmaniaum, mais la testa non sinueuse de ce dernier l'eloigne plus profondement du genre Tetrataenium.

Il devient maintenant possible d'enoncer une definition anatomique du genre Tetrataenium : " Fruits ailes , sclerocarpe continu , bandelettes valleculaires en nombre egal a 4 , bandelettes commissurales en nombre egal (ou superieur) a 2 , absence de polls a maturite , testa sinueuse ."

H. bcammiaum (8 bandelettes valleculaires, testa non sinueuse), H.jaequemontii (sclerocarpe discontinu, testa non sinueuse) et H.oanescens (sclerocarpe discontinu, poils, testa non sinueuse) sont done exclus du genre, comme d'ailleurs des genres Heraacleum, Semenovia et Tordyliopsis .

Ils restent cependant proches de ces taxons par bien des aspects, ce qui n'est nullement le cas d 'H.concanense ; ce dernier est en effet la seule espece, parmi celles examinees ici, a posseder un mericarpe depourvu de sclerocarpe sur la face dorsale (Voir Figure 2g) ; I e nombre eleve de canaux secreteurs, le fait que ses bandelettes valleculaires dorsales atteignent la base du fruit 1 le font, non seulement rejeter loin du groupe etudie, mais aussi considerer comme un taxon beaucoup plus primitif.

1 Chez tous les autres taxons examines dans cette etude, la longueur des bandelettes valleculaires dorsales atteint seulement les 2/3 de la longueur du fruit.

**[Begin Page: Page 693]**

TETRATAENIUM : ETUDE PLURIVALESCULAIRE

- 693 -

Nous serous beaucoup plus nuances pour H.bivittatum qui, par l'ensemble de ses caracteres, est tres proche de Tetrataenium et surtout en possede le trait anatomique essentiel : une testa sinueuse ; seul son nombre plus eleve de bandelettes valleculaires (6/8) constitue une reserve qu'il conviendra de discuter a la lumiere des autres resultats,

Parmi les quinze especes examinees du point de vue de l'anatomie des fruits : T.vigens t T.sprengelianum> T.nepalense, H.wallichii, H.ceylanicum H.candicans et eventuellement H.bivittatum peuvent pretendre au statut de Tetrataenium.

Il est possible de subdiviser cet ensemble en deux sous-groupes en prenant pour critere la section des bandelettes valleculaires externes

dorsales sachant que celle-ci peut être identique ou différente de celle des deux bandelettes valleculeaires medianes dorsales :

1°) Bandelettes valleculeaires de memesection chez *T. rigens*, *H. wallichii*, *H. eeylccnieum*, *T. sprengelianum* et *H. bivittatum*.

2°) Bandelettes valleculeaires de sections innégales chez *T. nepalense* et *H. candieans*.

#### 4. Palynologie

L'étude pollinique, entreprise dans ce travail, a permis une révision palynologique de l'ensemble des Umbellifères himalayennes et du sud de l'Inde rapportés au genre *Tetvatani* ou encore incluses dans le genre *Wrightia* ; elle a précisé et confirmé les caractéristiques originales d'un grand nombre d'entre elles, caractéristiques signalées dans une récente publication consacrée à *Vamuzbava pedata* (Wight) *Mulherjee* & *Constance*, Umbellifère archaïque du sud de l'Inde (CERCEAU-LARRIVAL et al., 1977). Les données relatives aux 22 taxons étudiés et aux 56 échantillons observés ont été mises sur deux types de fiches qui rassemblent les caractères qualitatifs et quantitatifs retenus, respectivement en microscopie photonique et en microscopie électronique.

• J'ai résumé le Tableau VI qui a été établi. Il regroupe

À partir de ces données je

les taxons selon :

1. *Wrightia* (Voir planche 2) défini par le contour

d'une part leur type pollinique

2. *Wrightia* méridionale (CERCEAU-LARRIVAL, 1959,

Série de l'endexine en coupe optique méridionale

#### [Begin Page: Page 694]

- 694 -

I.P. MANDENOVA & al.

1962 1, 1967 1, 1968 1, 1971 1, 1974 1),

- d'autre part les caractères de la surface tectale aux pôles (Voir Planche 3)

qui peut être cérébroïde, rugulée, striée-rugulée ou striée (CERCEAU-LARRIVAL,

1971 ; CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1976) ; la structure du tectum

qui peut être simple ou structurée (CERCEAU-LARRIVAL, 1974 ; CERCEAU-LARRIVAL

et DEROUET, 1975 ; CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1976 ; CERCEAU-LARRIVAL

et al., 1977) ; et enfin l'ordre de symétrie (CERCEAU-LARRIVAL, 1959, 1962,

1967, 1971).

De ce tableau il ressort que :

1°) *Heracleum afghanicum*, espèce endémique d'Afghanistan, et *H. sphondylium*,

espèce eurasiatique très commune, possèdent un type de pollen ovale, de grande

taille, avec un tectum simple à surface tectale cérébroïde à rugulée aux

pôles, tout à fait comparable au type de pollen observé chez les autres espèces

eurasiatiques (y compris caucasiennes) (CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1963,

1971).

2°) Les espèces indiennes et himalayennes étudiées se répartissent en deux

groupes principaux, l'un caractérisé par un type de pollen primitif subrhomboidal

(RH), l'autre par un type de pollen subrectangulaire (RG) plus évolué,

dans lequel se range *Tordyliopsis brunonis*.

3°) *Semenovia thomsonii* est la seule espèce à présenter un pollen de type

équatorial-constricté, qui est, à ce jour, le type considéré comme le plus

évolué chez les Umbellifères (CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1967, 1971 et CERCEAU-

LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1976). Ce type rapproche cette plante du genre

*Synelcosciadium* Boiss. et de certaines espèces du genre *Tordylium* L. également

caractérisés par un axe de symétrie d'ordre 2 (CERCEAU-LARRIVAL, 1963).

Mais *Semenovia* présente une tendance, à l'intérieur de ce type, tout à fait originale (équatorialo-constricté subcarré ; E ca).

4°) À l'intérieur des deux types principaux (subrhomboïdal : RH et subrectangulaire : RG) se rangent toutes les espèces du sud de l'Inde (*Tetrataenium rigens*, *T. sprengelianum* et *T. hookerianum*, *Heracleum aquilegifolium*, *H. concanense* 2 et *H. ceylanicum* de Ceylan), ainsi que certaines espèces himalayennes. ^Cinq types polliniques fondamentaux ont été ainsi observés avec des corrélations de caractères et un sens évolutif et phylétique a été proposé, confirmé par des travaux postérieurs (CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1976 ; GRAUAS-CAVAGNETTO et CERCEAU-LARRIVAL, 1978) : pollen subrhomboïdal (type très primitif) - pollen subcirculaire (type primitif) - pollen ovale (type peu évolué) - pollen subrectangulaire (type évolué) - pollen équatorialo-constricté (type très évolué).

2 Le travail de G. VASANTHY (1976) nous pousse à rapprocher de ce groupe *H. candolleianum* (autre espèce du sud de l'Inde).

### [Begin Page: Page 695]

#### TABLEAU VI

#### TECTUM SIMPLE

: Planche 4

#### \* TECTUM STRUCTURE

S3

lltj

b

5 " 5 £|~

ziz zn zc ziz

.|\_5,,

l 2

LU 3

#### SURFACE TECTALE AUX POLES

Mitt-

#### STRIDE

, '» a \*le groupe *Heracleum* - *Tetrataenium*

Types polliniques observés dans le groupe P

### [Begin Page: Page 696]

696 -

I-P- MANDENOT/A t al -

en particulier *H. jacquemontii* } *H. sublineare*, *H. wallichii* et *H. candicans*. Les pollens de ces espèces se caractérisent par une structure complexe du tectum devenant de plus en plus striée aux pôles, structure déjà décrite pour *Vanasushava pedata* (CERCEAU-LARRIVAL et al., 1977) dont le pollen de type subrhomboïdal se rapproche de *Tetrataenium rigens* et *T. sprengelianum*, ainsi que de *H. aquilegifolium*, *H. concanense* et *H. jacquemontii*.

Nos observations actuelles confirment l'hypothèse que cette structure tectale particulière ; tectum composé de plusieurs niveaux de portées de têtes columellaires soudées, donnant une surface tectale striée-rugulée à striée (stries visibles au microscope photonique), peut être considérée comme "une caractéristique tectale" de certaines Ombellifères indiennes et himalayennes (CERCEAU-LARRIVAL et al., 1977),

5°) À l'intérieur du type subrhomboïdal RH, une tendance subrectangulaire



RHrg, originale, a été observée pour certaines espèces himalayennes ( *Hera-cleum sublineare* et *H. wallichii* ), une espèce du sud de l'Inde ( *H. ceylanicum* , des Palni) et une espèce du Tonkin ( *E. bivittatum* ), Cette tendance semblerait être un argument en faveur, dans cette région, de la continuité de l'évolution entre les plantes à pollen subrhomboidal et celles à pollen subrectangulaire. Ainsi, le type pollinique subrhomboidal, reconnu comme le plus primitif dans la série évolutive des Ombellifères (CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1967, 1968, 1971, 1974 ; CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1976 ; GRUAS-CAVAGNETTO et CERCEAU-LARRIVAL, 1978) s'observe chez toutes les espèces des montagnes du sud de l'Inde (à l'exception de *Tetrateaenium hookerianum* ), chez certaines espèces himalayennes ( *H. jacquemontii* du nord-ouest de l'Himalaya, *H. sublineare* du Sikkim et *H. Wallichii* du Nepal et du Sikkim) et chez une espèce du Tonkin ( *H. bivittatum* )

Ce type pollinique primitif associé à un caractère élaboré de tectum souligne, une fois encore, les possibilités d'adaptation de l'ectexine et en particulier du tectum (CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1976; CERCEAU-LARRIVAL et DEROUET, 1975) qui sont indépendantes du type pollinique (caractère retrouvé chez des pollens de type subrectangulaire), Cette caractéristique tectale présentée par l'ensemble des espèces des montagnes du sud de l'Inde, par *H. ceylanicum* de Ceylan, par certaines espèces himalayennes et par une espèce du Tonkin, est en faveur de relations biogéographiques anciennes qui ont dû exister entre les ancêtres des espèces actuelles, endémiques de territoires séparés. Ces espèces ( auxquelles il faut joindre *Vanasushava pedata*.) correspondent à des espèces d'après BLASCO (1971) espèces endémiques - végétaux de climats tropicaux montagneux

[Begin Page: Page 697]

TETRATEAENM : ETUVT PLURIPISCIPLINAIRE

- 697 -

religieuses à aires actuellement disjointes de plantes ayant dû avoir une distribution géographique continue et qui ont dû constituer un centre originel pour de nombreuses Ombellifères,

Enfin, étant donné que "la forme du pollen" donnée par le contour interne de l'endexine définit parfaitement un bon genre, et qu'elle est constante pour toutes les espèces du genre (CERCEAU-LARRIVAL, 1962, 1971 ; CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1978), cette révision palynologique aboutit aux conclusions systématiques suivantes :

1°) L'espèce *T. rigens* (caractérisée par un pollen subrhomboidal) étant considérée comme l'espèce type du genre *Tetrateaenium* , seules les espèces à pollen subrhomboidal peuvent être rapportées à ce genre (suivant que l'on ait ou pas convergence de forme ou réalité systématique) Il s'agit de : *T. sprengelianum*, *E. aquilegi folium*, *H. concanense* et *E. oeylanicum*, avec *Vanasushava pedata* des montagnes du sud de l'Inde, *E. jacquemontii* du nord-ouest de l'Himalaya, *H. sublineare* et *H. wallichii* du Nepal et du Sikkim et *H. bivittatum* du Tonkin.

2°) Les espèces himalayennes *T. obtusifolium*, *T. olgae* et *T. nepalense*, ainsi que l'espèce *T. hookerianum* des Nilgiri, n'ayant pas le même type pollinique que *T. rigens*, ne peuvent pas, du point de vue palynologique, faire partie du genre *Tetrateaenium* .

3°) Enfin, les espèces himalayennes *H. bamanicum*, *E. oahemiricum*, *H. canesoensis*, *H. candiocms* et *H. pinnatum*, ainsi que *E. oeylanicum* de Ceylan, à pollen subrectangulaire ne peuvent pas faire partie du genre *Heraaleum*, qui possède un pollen de type ovale. Le même argument interdit pour *T. obtusifolium*, *T.*

algae, T.nepalense et T.hockerianum un retour a leur ancien statut d'Hera-  
eleum.

Des etudes comple»entaires a,, ntveau ultrastructural pemet-  
tront de preciser, ulterteurement, la position syst&satique de l'ensemble de  
ces plantes.

1 les especes reliques des Nilgiri appartiennent en  
corteges floristiques Est Himalayens et Smohimalayens,  
aux corteges de l'Himalaya occidental.

(LEGRIS, 1963, p.430).

gvande partie aux  
et a moindre degre

[Begin Page: Page 698]

- 698 -

i-p. mvtmA i ai-

5, Caryologie

Ires peu de nombies chromcsomiquei sent ccnnus dans ~e groape ;  
nous avens nous-meme observe ies plaques chromosomiques de :  
T.appengeuaniAm . 2n = 44 • 4B (deux echantillons prevenant des Palni),  
H.ceylamciMn • 2\* - 44 (un eohantillon prevenant des Pa:m) er Hotialtichii :  
2 n - 22 (un echantillon prevenant du Nepal),  
H - ce y ianiem a ete compte a n - 22 par BELL et CONSTANCE \* (1976;,  
sur un echantLil:n prevenant de Ceylan, Le nombre chromosomique de H.nepa-  
lense a ete etabli par SHARMA et SARKAR ('968) c;mme etant de n - 24 ; Eocccn-  
dicans a ete compte an- iJ par MEHRA et DAHAWAN en 197 4  
l. convieat de rema:qu=: que le nembre chromosomique diploide  
de tous les Beraclemm &ensu atrictc etudies a ce jour esr ln - 22, alor\* que  
le groupe qui nous mteresse ici presence des tetraploides ( T.rigens s T,spreng-  
geliamur,, H^ceylantern et T,nepaler>.8a) pour lesquels on ne connait pas actuel-  
lement de diploide-

Ncfons, tcuteicis, que le groupe hunalayen renferme des diploides  
(H oandzeans er . ichtl), mars li est: tout a fait remarquable de constater  
que 00 % des especes du sud de i 1 Inde dent ie nombre chromosomique est etabli  
sent polyp.oides (3 taxens sur ies 7 re;enses) :

Si les premiers resultatrs raryologiques constituent des elements  
interessants, ils sont cependant tres insufisants pour que des conclusions  
taxcncmiques a tables ainsi que des arguments de geographie boranique histori-  
que puissent p:esentement en etre deduitsc

La pianre de refeten-e a ce cmp\*-age est cultivee dans le jardin botanique  
de l'Umversice de Califc-nie sous ie N C 432 Tout re.emment, er a  
rocc&sicn dun deloubiement de i'cndividu, nous avens eu la possibility  
d'exam.ner le contenu en rcumannes des t.rines de ce specimen L analyse  
de >.e matent, - or lginellement re-cite a Horton Plains (Nuwara Eliya dis-  
trict ; Ceylan; pat THEOBALD & KRaHULIK (2726) en decembre 19/0 - s est  
averee identique a celle des lets 36 et 37 reectes par HLaDIK en t 969,ega-  
lement a Horton Plains, mais dent nous n'avicns pu effectuer l'examen earyo-  
logique. Nous tenons a remercier le Prolesseur L.CONSTANCE de nous avoir  
permis cette verification.

2 T-rigens, 1.speengelianum, H,,uqiMegvfl-i,m, U,hc:,kerianm 3  
Htcancnkilemm et H,ccwanensa.

[Begin Page: Page 699]

## TETRATAENIUM : ETUVE PLURWISCIPLINAIRE

- 699 -

### 6. Chimie : Composition en coumarines

Du point de vue phytochimique, plusieurs espèces provenant d'Asie méridionale ont déjà été étudiées sous le nom d'*Heracleum* :

- 2 alcaloïdes ont été isolés d'*H. wallichii* (GUPTA et al., 1976),
- 1 flavonol : le kaempferol d'*H. rigens* (CROWDEN et al., 1969),
- 1 stérol : le stigmastérol d'*H. wallichii* (GUPTA et al., 1976)
- et 1 diterpène : l'acide candicopimarique d'*H. candicans* (BANDOPADHYAY et al., 1973a),

Le kaempferol et le stigmastérol sont des produits très répandus pour avoir une signification au niveau taxonomique ou nous nous situons. L'acide candicopimarique et les deux alcaloïdes n'ont été isolés qu'une seule fois et leur distribution générale n'est pas connue.

Du point de vue coumarinique, *H. coccinense*, *H. pinnastratum*, *H. thomsonii*, *H. aonense*, *H. wallichii*, *H. candicans*, *T. oligae* et *T. nepalense* ont été partiellement étudiés (Voir Tableau VII).

Nous avons réexaminé ces espèces et élargi nos recherches à *T. sprengelianum*, *H. bivittatum*, *T. hockeianum*, *H. barmanicum*, *H. aethiopicum*, *H. candolleianum* et *H. ceylanicum* (Tableaux VIII et IX).

Ces résultats sont en accord avec les données déjà parues dans la littérature, excepté quant à la présence d'isobergap-tène chez *H. thomsonii* que nous n'avons pas retrouvés malgré des recherches approfondies. Afin de conserver l'unité de ce travail, en ce qui a trait à l'origine du matériel étudié, nous n'interpréterons que nos propres résultats. Vingt-deux coumarines ont été reconnues (Voir leurs structures Figure 3). Celle-ci peuvent être regroupées en 5 catégories en fonction de leur squelette et de la nature de leurs substitutions (Voir Tableau X). Les taxons étudiés sont ensuite rangés selon les 5 caractères ainsi définis ( Voir Tableau XI).

Une telle présentation des données permet alors de dégager un certain nombre de conclusions-

## [Begin Page: Page 700]

- 700 -

### TABLEAU VII - COMPOSITION EN COUMARINES DES *HERACLEUM* INDIENS ET HIMALAYENS ( DONNÉES DE LA LITTÉRATURE )

*H. candicans*

*H. aonense*

*T. nepalense*

*H. thomsonii*

S

*H. aethiopicum*

|

a.

o

ORGANES

R

F

R

R

F

R  
R  
R  
R  
F  
Coumarines simples  
Ombelliferone  
Osthol  
•  
-  
Dihydrofurocoumarines  
lineaire  
Marmesine  
angulaires  
Columbianetine  
Vaginidiol  
5  
5  
Furocoumarines  
lineaires  
Psoralene  
Bergaptene  
Isoimperatorine  
Xanthotoxol  
Xanthotoxine  
Imperatorine  
Heraclenine  
Heraclenol  
Geranyloxy-8 psoralene  
Isoheraclenine  
tert-0-methyl heraclenol  
Byak-angelicine  
Phellopterine  
Isopimpinelline  
Alloimperatorine  
1112  
11.12  
9.10.12  
9.10.11.12  
8.11  
It.13  
8 .11  
10.12  
12  
12  
3  
15  
15  
15  
2  
2  
'  
16  
angulaires  
Angelicine  
Isobergaptene  
Lanatine

Heratomol  
Heratomine  
Sphondine  
11.12  
10.12

•  
2  
2  
2  
2  
\*

Glycosides

tert-O-6-glucosyl heraclenol

Molécules doubles

12.U

tert-O-imperatoryl heraclenol

(candicanine)

KUMAR et al., 1976

2,4,5 GUPTA et al., 1976a, 1975, 1976

7,8,13 SHARMA et al., 1964a, 1966, 1964

10,11,12,14,17 BANDOPADHYAY et al.,

1970, 1971a, 1973, 1971, 1970a

3 BANERJEE et al., 1959

6 NATH, 1961

9 HANDA et al., 1970

15 KOMISSARENKO, 1961

16 BAHR, 1947

**[Begin Page: Page 701]**

- 701 -

TABLEAU VIII: CONSTITUANTS COUMARINIQUES DES FRUITS

\ Coumarines

Heracleum \

Tetrataenium \

Semenovia \

Tordyliopsis (To)\

Esters de marmesine

Esters de columbianetine

Furocoumar.

uniquement

methoxylees

Furocoumarines

comportant un

reste isoprenyle

Angelicine

Psoralene

Columbianetine

Marmesine

Osthol

Umbel L iferone

Numeros des populations

Lin.

Ang.

Lin.

Ang.  
Bergaptene  
Xanthoxine  
Isopimpinelline  
Sphondine  
Isobergaptene  
Pimpinelline  
Imperatorine  
Phellopterine  
Byak-angelicol  
Byak-angelicine  
Cnidicine  
Lanatine  
Heratomol  
Heratomine  
H.sphondylium

+++  
+++  
++++  
+++

64  
H.afghanicum

+++  
+++  
++

1  
T.rigens

++  
+++  
+++  
+++  
++++

62  
T. hookerianum

++  
++  
++

44  
T.nepalense

+  
++  
+

+  
+

50  
T.olgae

++  
++  
+

56  
T.sprengelianum

++  
++  
++

65-66  
H.bannanicum

+

++  
++  
4  
H.bivittatum  
+  
+  
+  
++  
+  
7-10  
H.cachemicum  
+  
16  
H.candicans  
+  
++  
+  
+  
+++  
22  
H.candolleianum  
++  
++  
+++  
24,25,26  
H.canescens  
+  
+  
27  
H.ceylanicum Palni  
++  
++ V V  
++++  
29-30  
Ceylan  
++  
+ v +  
++ V  
+ v +  
36-37  
H.concanense  
++  
++  
+  
+  
39-42  
H.wallichii  
+++  
~ -  
-1. t-  
73 ,  
^Chomsonn  
To.brunonis  
\*\*  
+  
+  
11

TABLEAU IX : CONSTITUANTS COUMARINIQUES DES RACINES~|

H.sphondylium

H.afghanicum

r:

III

+ + +1

64

1

T.rigens

T.hookerianum

T.nepalense

T. sprengel ianum

\*\*

II

62

43

50

65-66

H.bivittatum

H.cachemiricum

H.candicans

.H.ceylanicum Palni

Ceylan

( ^•concanense

\*\*

6

17

22

29-30

36-37

39

73

|S.thomsonii

+

+ +

+ + +

- 1 - t L

Zfl

observee seulement dans certains ichantillons.

**[Begin Page: Page 702]**

- 702 -

I.p. MAN0EM0I/A \* a£.

TABLEAU X

ETABLISSEMENT DE 5 CARACTERES PAR REGROUPEMENTS DES COUMARINES

selon la nature de leurs substituants et la structure de leurs squelettes

CATEGORIE I

Esters de dihydrofurocoumarines

Columbianadine (4)

Sprengelianine (6)

Autres esters (6')

Furocoumarines uniquement methoxylees



## CATEGORIE II

Serie lineaire

## CATEGORIE III

Serie angulaire

Bergaptene

(5)

Sphondine

(8)

Xanthotoxine

(16)

Isobergaptene

(9)

Isopimpinelline

(17)

Pimpinelline

(10)

Furocoumarines comportant un reste O-isoprenyle

## CATEGORIE IV

Serie lineaire

## CATEGORIE V

Serie angulaire

Imperatorine (18)

Phellopterine (19)

Byak-angelicol (20)

Byak-angelicine (21)

Cnidicine (22)

Lanatine (12)

Heratomine (13)

1 - Le particularisme du genre *Semenovia*, dont l'espece *S.thomsonii* est seule capable, parmi les especes examinees, de synthetiser des furocoumarines angulaires O-isoprenylees : l'heratomine et l'heratomol qui sont, a ce jour, specifics de ce taxon. Une autre particularite de cette espece reside dans son orientation en serie lineaire, comme angulaire, vers la synthese des derives oxygeno-isoprenyles au detriment des furocoumarines methoxylees habituellement rencontrees chez les Pastinaceae.

2 - L'homogeneite du genre *Heracleum* s.s. dans lequel toutes les especes presentent une tendance tres marquee vers la synthese de furocoumarines angulaires.

3 - La difference entre les *Heracleum* eurasiatiques et l'ensemble des *Tetraena* et especes affines d'Asie meridionale qui se caracterisent par leur aptitude a accumuler des esters de marmesine et de columbianetine. Toutefois, ce groupe se repartit nettement en deux sous-ensembles selon l'aptitude des especes a synthetiser des furocoumarines methoxylees.

**[Begin Page: Page 703]**

- 703 -

COMPOSITION COUMARINIQUE (fruits et racines)

DES ESPACES D'ASIE MERIDIONALE DECRIES SOUS HYPATJRM

Tableau XI

Esters de dihydro-

FUROCOUMARINES

et JUROCOUMARINES

UNIQUEMENT

METHOXYLES

FUROCOCTIARI NES

oxyg£no~

ISOPR^NYiIES

s

s

z

!!i

ANGULAIRES

g

3

z

ANGULAIRES

SEfNOVIA

•

•

•

HERACLELJM

•

•

•

T. rigens

•

•

•

•

T. nepalense

•

•

•

•

H. BIVITTATUM

•

•

•

•

H. CANDICANS

•

•

•

•

H, CONCANENSE

•

•

•

•

H. WALLICHII

•

•

•

•

T. OLGAE

•

•

•

•

H. CEYLANICUM (CEYLAN)

•

- 
- 
- T. HOOKERIANUM
- # H
- 
- 
- 
- T. SPRENGELIANUM
- 
- 
- 
- 
- H. BARMANICIJM
- 
- H. CACHEMIRIOJM
- 
- 
- H. CANDOLLEANLM
- 
- 
- 
- 
- H. CANESCENS
- 
- H, CEYLANICUM (PALNI)
- 
- Caract^res
- I
- II
- III
- IV
- V

**[Begin Page: Page 704]**

- 704 - I.P, MAN0EN01/A £ at.

Le premier va de T\*rigens a T r olgae (Voir Tableau XI) et le second de ToSprengelianum a E<,ceylanicum (Palni). Notons que la disparition des furocoumarines angulaires methoxylees s'accompagne de celle des furocoumarines lineaires methoxylees. Remarquons a ce sujet le role d' intermediaires entre ces deux sous-ensembles que jouent T,hookev-ianum et E.oeylanicm de Ceylan (que nous differencions nettement des populations des Palni Hills 1 2 ) et qui, parod-ies furocoumarines methoxylees ne conservent plus que des representants de la serie lineaire.

Le critere "absence de furocoumarne angulaire' , permet de subdiviser ce groupe "Tetvataenim et especes affines" en deux sous-groupes differant des precedents, puisque H'Ceylanicum de Ceylan et T.hookerianm se trouvent rattaches.dans ce cas,a T . sprengelianwn, B\*barmanicvm, E.cacherrirn.-awn, E'Candolleannum, E, cane scene et E a oey lantern des Palni et, non plus, au groupe de T.rigens .

Quel que soit le critere de subdivision retenu (presence de furocoumarines uniquement methoxylees ou presence de furocoumarines angulaires) , une place a part devra etre faite a E^ceylanicum (Ceylan et Palni), a T ,, spvengelianwn et a T,hookeTiamm sur la base de donnees quantitatives et non plus qualitatives : ces trois especes renferment, en effet, des quantites

tout a fait remarquables d'esters de dihydrofurocoumarines puisqu'ils constituent à eux seuls plus de 50 % en poids des coumarines présentes.

Nous devons néanmoins constater qu'il n'existe aucune correspondance entre les groupes de Tectaria définis par l'un quelconque des 3 critères ci-dessus et leur répartition géographique,

1 Apportons toutefois quelques réserves en ce qui concerne l'appartenance d'*E. hamcycium*, *E. candolleianum* et *E. canescens* à ce second sous-ensemble. En effet, nous n'avons pas disposé de ratines pour ces trois espèces et des substances définies comme des caractères II ou III du tableau XI pourraient se trouver, effectivement, dans cet organe.

Comme en palynologie, nos résultats nous amènent à considérer les taxons des deux provenances comme des unités séparées. La coupure est d'ailleurs très nette, car plusieurs échantillons de Ceylan ont conduit à des analyses identiques ; il en a été de même pour plusieurs populations (recouvrant les deux écotypes existant en Inde) provenant des Palni Hills.

### [Begin Page: Page 705]

- 705 -

FIGURE 3

ch 2 -ch=c;

,C H

CH

3

3

I

CH 2 .-CH - C'

\/'

ch 3

CH 3

II

,ch 3

CH 2 -CH-C- OH

OH ' CH 3

III

7 -Angelicine H. h

8 - sphondine h och 3

9 -isopergaptene OCh 3 h

10-Pimpinelline OCH 3 OCH 3

11 - Lanatine O-i h

12 -Heratomol. h OH

13 -Heratomine .H O-I

14 -Psoraïene h h

15-Bergaptenone OCH 3 H

16 -xanthoxine h och 3

17 - isopimpinelline och 3 och 3

18 -Imperatorine h O-i

19 -phellopterine och 3 o-i

20 Byakangelicine och 3 O-ii

21- Byakangelicine och 3 o-iii

22- Cnidicine O-I O-I

Structures des coumarines identifiées au cours de ce travail.

**[Begin Page: Page 706]**

- 706 -

I.P. MANDENHILL et al.

**CONCLUSION**

Avant d'envisager le problème dans son ensemble, il apparaît nécessaire de faire quelques remarques au sujet de certaines espèces étudiées.

Il s'agit, en premier lieu, de la variabilité observée chez *Hemclerodendron ceylanicum* en fonction de son origine.

Nous avons vu que les résultats palynologiques et phytochimiques étaient différents selon celle-ci. Le type pollinique du matériel provenant de Ceylan est subrectangulaire, tandis que celui des spécimens récoltés en Inde est subrhomboidal ; de même le matériel de Ceylan, contrairement à celui des Palm Hills, renferme des furocoumarines méthoxylées en 5 et 8. Ces variations ont leurs correspondances morphologiques, ainsi des fruits prélevés sur des échantillons de Ceylan présentent quatre bandelettes commissurales, alors que les méricarpes provenant de Madras n'en possèdent que deux ; on peut encore noter que les folioles de l'involucelle sont linéaires, légèrement lancéolées chez le taxon croissant à Ceylan et nettement plus étroites (filiformes) chez celui de Madras.

Ces observations pourraient suggérer la nécessité d'une révision des spécimens indiens. Notons, toutefois, que les deux unités sont très proches l'une de l'autre (port identique, absence de furocoumarines angulaires, tétraploidie à  $2n = 44$ , présence d'une surface tectale pollinique structurée) mais qu'il est néanmoins possible d'envisager — la dernière séparation entre Ceylan et le continent datant tout de même de 10,000 ans (BLASCO, 1971) — que le taxon ait sensiblement évolué dans l'une au moins des fractions de son aire de répartition.

À l'inverse, les divers aspects envisagés dans ce travail ont montré de grandes ressemblances entre *Hemclerodendron lichii* et *H. sublineare* d'une part, et *Boehmeria candicans* et *T. nepalense* d'autre part. Le nombre d'échantillons étudiés étant très faible et les types non examinés, il ne nous est pas possible de statuer sur ces binômes. Il semble cependant que ces unités taxonomiques soient, deux à deux, beaucoup plus proches entre elles que ne le sont les autres espèces de ce groupe.

Par ailleurs, certaines espèces se sont singularisées par un

1 *H. ceylanicum* Gardn., - Ceylan - col. E. Walker ; determ. C.B. Clarke (K.)

2 échantillons,

2 *H. ceylanicum* Gardn. - Herb. of Sir H.G. and Lady B. Curne - Flora of Madras - determ. J.U.S. Gamble (K.) - 5 échantillons

**[Begin Page: Page 707]**

**TETRATAENIUM : ETUDE PLUMVISCIPALINAÏPE**

- 707 -

nombre élevé de bandelettes valéculaires dorsales, Tel est le cas *A.H. bivittatum*, *H. jacquemontii* et *H. barmanicum* qui en possèdent respectivement 6/8, 5 et 8 au lieu des 4 généralement observées chez les autres taxons. Toutefois, ce caractère n'est pas de nature générique (MANDENOVA, 1950 ; CAUWET-MARC, 1976) et ne préjuge donc en rien de l'appartenance ou non de ces taxons au genre *Tetrataeniium*.

Enfin, il convient de noter que l'accord entre les différen-

tes disciplines concernées dans ce travail ne s'est pas fait au sujet de 4

taxons : *H. jacquemontii*, *H. barmanicum*, *H. cachemiricum* et *H. caneensis*. Cer-

taines donnees conduisent, en effet, a rejeter ces especes a la fois des genres *Heracleum*, *Tetrataenium*, *Semenovia* et *Tordyliopsis*, sans qu'aucune affinite particuliere entre elles ne soit, pour autant, mise en evidence, Les auteurs s'accordent a les maintenir dans la tribu des Pastinaceae, mais les reserves formulees par certains d'entre eux concernant les divers rapprochements possibles nous conduisent a les ecarter de la suite de la discussion, position provisoirement adoptee devant la necessite de reexaminer un echantillonnage plus important de materiel. Au terme de ce travail il s'avere necessaire d'effectuer un bilan synthetique qui permette une interpretation d'ensemble, Apres avoir examine la plupart des especes de Pastinaceae indiennes et himalayennes, nous croyons pouvoir dire que le genre *Heracleum* n'est pas present en Asie meridionale. A ce sujet, il convient de remarquer que les botanistes qui recolerent des plantes dans ces regions rapportent a ce genre des especes qui sont, d'ores et deja, classees dans les genres *Semenovia*, *Tordyliopsis*, *Vanasushava* ou *Tetrataenium*, Nous noterons, tout d'abord, que les caracteres successivement envisages s'accordent, dans tous les cas, a rapprocher tres etroitement *H.* de *Heracleum*, « *H. afghanicum* qui n'est autre que *H. thomsonii* pour reprendre le genre *Heracleum*, C'est le resultat des precedents travaux (MANDENOVA, 1950, 1959 ; GUYOT, 1978 ; CERCEAU-VAL, 1982, 1963, 1971 ; HODGKINSON et al., 1971) ce genre apparait desormais comme tres homogene. Il fait l'objet d'une revision systematique classique (MANDENOVA, 1959). Le genre *Semenovia* Son aire de repartition embrasse le Tian-Chan, l'Himalaya occidentale, l'Afghanistan et le Pamir-Alai (region du Turkestan), 1 Himalaya, ... a'annoter d'autres precisions dans l'Iran. La presente etude permet d'apporter a - pst suffisamment representatif du genre, mesure ou *Semenovia thomsonii* est \_\_\_\_\_ 7 TIT est la seule du genre ayant fait l'objet A notre connaissance, cette \* phytodermologiques et chimiques, d' etudes anatomiques, palynologiques, v >

**[Begin Page: Page 708]**

- 708 -

MANDENOVA 1 et .

• Nous avons observe chez ce taxon : des poils foliaires peu aigus et tres ornementes, des mericarpes couverts de poils pluricellulaires tres abondants sur la face dorsale et des pollens de petite taille (27x16µ) de type equatorialo-constricte a tendance carree et a tectum simple. Sa composition en coumarines est tres particuliere, puisque *S. thomsonii* est, a ce jour, la seule Pastinaceae a renfermer des furocoumarines O-isoprenylees angulaires, derives tres rares a l'etat naturel.

Le genre *Tordyliopsis* ne comprend qu'une seule espece : *T. brunonis* dont une description morphologique figure dans la monographie des Pastinaceae de MANDENOVA (1959). Son stylopode est particulierement simple, son calice remarquablement reduit et ses petales tres inegaux ; ses poils foliaires sont mucrones et ornementes, ses bandelettes dorsales sont, contrairement a celles des mericarpes de *Heracleum*, de section identique, son pollen est de taille moyenne (40x18µ), de type rectangulaire en osselet avec un tectum presentant une legere tendance a la structuration. Son aire de

repartition est restreinte et se limite au Garhyal, au Kumaon et au Sikkim.

Le genre *Vanasushava*, dont l'espèce unique *V. pedata* a fait l'objet d'une révision récente (MUKHERJEE & CONSTANCE, 1974), a été étudié sous plusieurs aspects : palynologie (CERCEAU-LARRIVAL & al., 1977), anatomie (CAUWET-MARC, 1977), chimie des coumarines (CARBONNIER & MOLHO, 1977), écologie (BLASCO, 1978) et synthèse pluridisciplinaire (BLASCO & al., 1978). Il s'agit d'une espèce endémique du sud de l'Inde.

Au cours du présent travail, chaque spécialiste a été amené à dégager les caractères essentiels du genre *Tetrataenium*. Il est ainsi possible de donner une définition pluridisciplinaire de celui-ci : " Ombellifère d'Asie méridionale (y compris l'Himalaya) possédant un méricarpe plat, ailé, dépourvu de poils à maturité, dont les bandelettes non claviformes atteignent les 2/3 de la longueur du fruit ; stylopode à bords ondules, styles divergents ; calice à sépales développés à moins développés. Poils foliaires lisses. Stomates généralement anomocytiques de 38 à 40 µ ; sclérocarme continu, albumen sinueux. Pollen de type subrhomboidal ou subrectangulaire de 32 à 39 µ. Fruits renfermant des esters de dihydrofurocoumarines en quantité de très importante à moins importante. "

Une telle définition, comportant une quinzaine de caractères, ne permet pas de se prononcer sur des espèces incomplètement étudiées ; tel est le cas d'*H. aquilegifolium*, *H. carubleanum*, *H. pinnatum* et *H. obtusifolium* pour lesquels nous n'avons, respectivement, de réponse qu'à l'égard de 4, 2, 6 et 2 caractères.

La même définition rejette *E. ooncanense* du genre *Tetrataenium*,

## [Begin Page: Page 709]

### TETRATAENIUM • ETUVE PLURIVTSCmmiEE

- 709 -

ainsi d'ailleurs que des genres *Heracleum*, *Tardyllopsis* et *Semenovia*.

Notons que le fruit, dépourvu de sclérocarme, possédant des bandelettes atteignant la base, et présentant un nombre élevé de bandelettes valéculaires (6), nous amènent à le considérer comme un taxon plus archaïque que les représentants du genre *Tetrataenium*.

Dix taxons peuvent donc, actuellement, être rattachés au genre *Tetrataenium* ; cinq d'entre eux ont déjà fait l'objet d'une recombinaison. Toutefois ces espèces ne constituent pas un ensemble homogène et plusieurs réserves doivent être apportées, en particulier si l'on considère que la coexistence de deux types polliniques au sein d'un même genre constitue une anomalie.

Notons que chacun des types polliniques est en corrélation, d'une part avec un caractère anatomique (diamètre relatif des bandelettes valéculaires) et, d'autre part, avec un caractère micromorphologique (présence d'un mucron sur les poils foliaires). Ainsi les espèces à pollen subrhomboidal possèdent également des bandelettes valéculaires dorsales de section identique et des poils foliaires non mucronés, alors que celles dont le pollen est de type subrectangulaire présentent une section de bandelettes extérieures plus importante que celle des bandelettes médianes et des poils mucronés. Il s'en suit que la prise en considération de ces trois caractères nous conduit à proposer une subdivision du genre en deux sous-ensembles (Voir Tableau XII),

TABLEAU XII

Type pollinique

RH

RG

Furocouma-

Sect. bandelettes  
 egale  
 inegale  
 Angulaires  
 Poils foliaires  
 mucrones  
 Presence de faible quantite  
 relative de dihydrofurocou-  
 marines par rapport au  
 contenu coumarinique total  
 T. rigens  
 E. mlidhii  
 E. sublineare  
 H. Hvittatm  
 H. eandieans  
 T. hookerianm  
 T. olgae  
 presences  
 Accumulation de tres gran-  
 ges quantites de dihydro-  
 fur ocoumarines  
 T. sprengelium  
 H. ceylanicum  
 (Palni)  
 T. hookerianum  
 H. ceylanicum  
 (Ceylan)  
 absentes  
 ' T-rigense, T. nepalense, T. sprengelium, Wmzmu, (1959) et  
 T. olgae (MANDENOVA, 1959 et 1977).

\* Seules exemptes : ^

Pour les mucrones, alors que, en soi, il n'y a pas, dans le cas d'une  
 existence de bandelettes à ils non mucrones Notons, toutefois,  
 correlation absolue, entre pour d t e rh £ tendance RG, ce qui leur  
 que ces 2 especes possedent un pollen de type  
 confere une position intermediaire.

**[Begin Page: Page 710]**

- 710 -

1, P, MANPENOI/A i at.

Par ailleurs, la composition en coumarines de ces dix taxons  
 met en evidence une certaine heterogeneite de l'ensemble : deux caracteres,  
 l'un quantitatif, l'autre qualitatif, sont en correlation et leur prise en  
 consideration conduit a subdiviser le groupe d'especes d'une maniere diffe-  
 rente de celle proposee ci-dessus. En effet, l'absence de furocoumarine  
 angulaire s'accompagne d'une accumulation considerable d'esters de dihydro-  
 furocoumarines. Ce phenomene n'est observe que chez trois especes : HcCeyta-  
 nicum 3 #, hookerianum et ToSprengelium, et constitue un nouveau critere de  
 distinction (Voir Tableau XII). Nous noterons toutefois que la significa-  
 tion taxonomique de ce metabolisme n'est pas etablie, car, au moins en ce qui  
 concerne T. sprengelium et H. ceylanicum, il a pu etre montre qu'il s'agissait  
 de populations polyploides ; la variation observee pourrait donc etre sous la  
 dependance d'un processus caryologique, comme cela a ete observe chez Trifolium  
 media L., pour les flavonoides (MURRAY et WILLIAMS, 1973) et donc ne pas tra-



duire une reaiite systematique,

Du point de vue taxonomique, le present travail delimite de facon plus precise le genre Tetmtaenium et argumente en faveur du rattachement a celui-ci de c-inq nouvelles especes : H,wallichii t U . sublineare, H. bivittatum 3 H candicans, R-.c-eylanicum ( y compris son homonyme indien) Il a egalement permis de montrer la necessite de subdiviser le genre en (au moins) deux unites dont le rang et la diagnose restent a etabli r. A ce sujet il convient de remarquer qu'aucune des subdivisions proposees n'a trouve de correspondance dans la repartition geographique des especes qui les composent En effet, aucune des donnees phenotypiques ne rend compte de la disjonction d'aire qui separe les populations de l'Himalaya de celles que l'on rencontre en Inde du sud.

Toutefois ce constat permet d'avancer certaines hypotheses concernant l'histoire du groupe et pour laquelle nous disposons des donnees suivantes : l s ) On observe que les representants des subdivisions actuelles du genre Tetmtaenium sont presents a la fois en Himalaya et en Inde du sud, 2°) Cette flore est une flore montagnarde, absente des basses plaines du nord de l'Inde

3°) Les Tetmtaenium du sud de l'Inde semblent pouvoir etre rattachés aux 2 l de phanerogames communs a l'Himalaya et au sud de l'Inde (BLASCO, 1971, p 263)

4 s ) La reunion de la peninsule indienne a l'Himalaya ne s'est realisee, par combienent, qu'au debut du Pleistocene (LEGRIS, 1963, p r 455) = De plus, en ce qui concerne cette flore, LEGRIS (1963) et BLASCO (1971) suggerent que "la migration vers le sud des especes subtropicales

**[Begin Page: Page 711]**

TETRATAENIUM : ET UVE PLURIVISMI NAIRE

- 711 -

aurait pu s'effectuer lors de la phase glaciaire qui fut la plus longue et la plus froide des glaciations en Inde" (LEGRIS, 1963, p,430), Les taxons se seraient ensuite refugies en altitude au moment du rechauffement favorisant ainsi leur isolement. La speciation ulterieure expliquerait l'endemisme actuellement observe.

Le fait que l'on retrouve des representants de toutes les subdivisions, aussi bien en Himalaya qu'en Inde du sud, tend a prouver que la differentiation de ces subdivisions s'etait effectuee avant la glaciation.

L'evolution ulterieure a l'interieur de celles-ci semble avoir ete de faible amplitude et s'etre limitee a la differentiation de nouvelles especes., On peut expliquer l'existence d'especes a pollen subrectangulaire dans les deux fractions de l'aire de repartition par une evolution parallele dans chacune d'elles.

Si ces hypotheses sont retenues, la formation du groupe et l'evolution ayant conduit aux differentes subdivisions actuellement observees seraient anterieures au debut du Pleistocene.

Cet argument biogeographique confirme l'assertion de MANDENOVA (1959) qui considerait, sur la base d'arguments phenotypiques et ecologiques, le genre Tetrataenium comme le representant d'une lignee archaïque resxduelle.

On peut regretter pourtant que les donnees caryologiques soient trop restreintes pour pouvoir apporter des indications de biogeographie botanique historique, d'autant que ce genre est un des rares dans les Pastinaceae a renfermer des polyploides et que, au moins dans la partie sud de l'aire de repartition du genre, 100 % des especes comptees sont tetraploides.

Ainsi done ce travail pluridisciplinaire sur un groupe complexe

de taxons aura non-seulement pennis la revision taxonomique de celui-ci, mais nous aura conduit a soulever des problemes de fond inherants a la phylogenie-du groupe-et que seule une etude d'un nombre encore plus important de populations pourra nous pennettre de resoudre.

**[Begin Page: Page 712]**

- 712 -

I.P. MANVENOVA t al.

Annexe : Liste du materiel etudie

Hevaeleum L.

- E,afgfamiaum Kitam.

1 - Afghanistan. Shibar Kotal. 2.500 m . (locus classicus).

Coll.Carbonnier 22.8.1970

Herb.Carbonnier JC.70.29 (fleurs et fruits)

- E.aguileciifolium C.B.Clarke

2 - Malabar Concan. Regio temp. Ind.or.

Coll.Stocks et Zaw.

Herb.Ind.or.Hook.fil et Thomson (P) (fruits avortes)

3 - Ceman.

Coll.Sertes (K) (fleurs)

- E.bamaniaum Kurz (sous-label E.bumanicum Kurz )

4 - Khasia. Regio temp. Ind.or. 5.000-6.000 ped

Coll.J.D.H. et J.J,

Herb.Ind.or.Hook.fil et Thomson (P) (fleurs et fruits)

5 - Yunnan.

Coll.A.Henry 1898.

9325® (K) (fleurs)

- H.bivitta tum H. de Boissieu

6 - Kouy-Yong. Prov. Kouy-Tcheou. Chine

Coll.M.Cavalerie 1.6.1908 N°2796

Herb.Mus.Paris (P) (fleurs)

7 - Route Muong-Xen a Lao-Kay. Prov. Zao-Kay. Tonkin. 700-1.400 m.

Coll.A.Chevalier. 5.12.1913 N°29340

Herb.d'Indochine A.Chevalier (P)

8 - Tonkin. Cha pa.

Coll.Hautefeuille. 1912. N°211

Herb.Mus.Paris (P) (jeunes fleurs)

9 - Tonkin. Cha pa. Prov. Lao-Kay. Marais dans la foret. 1.400-1.500 m.

Coll.A.Chevalier. 5.12,1913 N°29376

Herb.d'Indochine A.Chevalier (P) (fleurs avancees)

10 - Indochine, N du Tonkin. Col des Nuages, 25 a 30 km a l'Est de Phong-tho prov. Lao-Kay. 1.500-1.600 m.

Coll.M.Poilane. (aut. 1.6.1938) N°26685

Institut de Recherche Agronomique d'Indochine (P) (fruits)

- E.brunonis Benth.

11 - Himalaya. Sikhim. Regio temp. 10.000-12.000 fts.

Coll. Hook.f.

Herb.Ind.or.Hook.f. et Thomson (P) (fruits)

12 - Himalaya. Koshmir.

Herb. Falconer

Herbarium of the late India Company N°497 (fleurs)

13 - Himalaya. Nepal. Balangra pass. 13.000 fts.

Coll.O.Polunin, W.R.Sykes et L.H.J.Williams 22.7.1952 N°2541

Herb.Mus.Paris (P) (fleurs)

14 - Himalaya. Lahul.  
N.L.Bar. 15521. 1.8. 41  
(K)  
(fleurs)

**[Begin Page: Page 713]**

TETRATAENIUM : ETUVE PLURIPISCIPLIWAIRE

- 713 -

- E.aobsmiriaum C.B.Clarke

15 - India N.W,

Coll,L.T.col,Sir Harold Deane. KCSI

presented by Lady Deane 1910 (K) (fleurs)

16 - Indes or. Himal. Bor.occ. regio temp. 5.000-6.000 fts

Coll.J.J.

Herb.Ind.or. Hook f. et Thomson (P) (fruits avortes)

17 - Himalaya

Voyage de Jacquemont N°594 (P) (fleurs)

18 - Himalaya

Voyage de Jacquemont N°731 (P) (fleurs)

- R.candioans Wall.

19 - Himalaya. Kanaor inf.

Voyage de Jacquemont v. aux Indes orient. (fleurs & fruits immatures)

20 - Himalaya.

Voyage de Jacquemont v.aux Indes orient. (P) (fleurs et fruits)

21 - Indes. Upper-Shillong. 5.000 fts

K.et J.Hills. 14.6.1943

N.L.Bar. 1779 c (FP 11543) (fleurs)

22 - Himal. Bor. occ. Reg.temp. Indes 7.000-10.000 fts

Coll.J.J.

Herb.Ind.or. Hook.f. et Thomson (P) (fleurs et fruits)

23 - Yunnan

Camillo Schneider 16.8.1914 (K) (fleurs)

- H.candolleianum Gamble

24 - Anamalloi. Indes.

1851

Herb.Wight (K) (fruits)

25 - Nilgiri. Indes. Dodabetta. 8.000 fts

Oct.1885

Herb.Kew N°16952 (K) (fruits)

26 - Peninsules indiae orientalis.

The royal garden Kew 1867)

Herb.Wight N°11941 (P) (fruits)

~ R.caneseens Lindl. ( H.hirsutum Edgew sous-label H.aanesoens )

27 - Himal. Bor. Regio temp. 6.000-8.000 ped.

Coll.J.J

Herb.Ind.or. Hook. f. et Thomson (P)

28 - Simla.

3 aout 1831 ( K )

(fleurs et fruits)

^•aeyltmicum Gardn. Ex C.B.Clarke a)> forme

29 a) Indes Sud. Palni Hills. Savane basse. Top station.

2.300 m , cretes bien drainees

Coll.Blasco 4.7.1974 (fl-) 5 sept 1974 (fr.)

Herb.Blasco 2683

30 b) Indes Sud. Palni Hills. Lac de Berijam.  
Coll.Blasco 1973  
Herb.Blasco 2702  
(fleurs et fruits)  
(fruits murs)

**[Begin Page: Page 714]**

714 -

I.P. MAnVcNOvA £ at.

31 a) Indes Sud,, Kodaikanal.

Coll.Ph.Guinet

Herb.Institut frangais de Pondichery (fleurs)

32 b) Indes Sikh Kodaikanal

Coll.Ph.Guinet

Herb.frangais de Pondichery (fleurs)

33 - Culture Jardin ecologique de Brunoy, M.N.H.N,

a partir fruits popul.30 5.11.75 - 24.02.76 (ata-'o v""cta

Herb.Cerceau 3384

34 - Prov. Ceylan

Leg.Thwaites 1854 N°145

(P) et (LE)

(fleurs e

35 - Ceylan. Horton plains. 2.000 m

Coll.Hladik 15 juillet 1969

Herb.Hladik 875

(fleurs)

36 - Ceylan. Horton plains. 2.000 m

Coll.Hladik 15 mars 1969

Herb.Hladik 627

(fruits)

37 - Ceylan. Horton plains. 2.000 m

Coll.Hladik 15 juillet 1969

Herb.Hladik 876

(fleurs i

- H.ooncanense Dalz.

38 - India (K)

(fleurs)

39 - Malabar Concan. regio temp.

Coll.Stocks Law.

Herb.Ind.or. Hook.f. et Thomson

(P)

(fleurs «

40 - Kamdla region. Harte Pt. Indes

Coll.Irani 19.8.1960 N° NI 5102

Blatter Herbarium Bombay

(BLAT)

(fleurs)

41 - Dasturi Panorama. Indes.

Coll.Irani 22.7.1959 N°NI 4268

Blatter Herbarium Bombay

(BLAT)

(fleurs)

42 - Katroz Ghat - Indes

Coll.Sedjwick Aout 1920

Herb.St Xavier's College. Bombay  
N°7534  
(fruits)  
- H.hookerianum Wight & Arn.  
43 - Dodabetta. Indes.  
Coll.M.Penotet 1840  
Herb.Mus.Paris N°524 (P)  
44 - Oty. Indes. 2.200 m  
Coll.Butcher 1818  
Herb.de Bourne 6462 (K)  
45 - Tsichi. Indes.  
Herb.St Joseph's College  
Herb.Institut frangais de Pondichery  
46 - Nilgiri Indes  
Herb. Luzd. Bat. 908 260 789  
Herb. Ind.or. Hook.f. et Thomson (NBV)  
47 - Madras.  
Coll. G.T.  
Herb.Hooker 1867 (K)  
(fleurs)  
(fruits)  
(fleurs)  
(fleurs)  
(fleurs)  
tif)  
: fruits)  
: fruits)  
: fruits)

**[Begin Page: Page 715]**

TETRATAENIUM : ETIWE PLMUVISCJPLM1RE  
- 715 -  
- E.gaoquemontii C.B Clarke  
48 - Indes orientales  
Voyage de Jacquemont  
Herb.Mus,Paris 421 (P) (fleurs et fruits)  
- H.leuocarpum Ait, & Hemsl.  
49 - Pakistan occ. Kuram Valley.  
Coll. Aitchinson 1879  
I so typus N' J 760 (LE)  
- H.nepalense Don.  
50 - W.Himalaya. Prov.Simla,  
Herb. Schlagintweit from India and High Asia  
1-20 Mai 1856 N°4892 (P)  
51 - Himalaya  
Herb . Hook.f, et Thomson (K)  
52 - Himalaya- Chumbi,  
Coll Dungboo 1878 (K)  
- H.nubigenum C.B Clarke  
53 - Sikkim. Indes  
Coll. J.D.H. (K)  
- H.obtusifclium Wall.  
54 - Asam.  
Coll.GK.Deka 18.7.1944 21729

Herb Institut frangais de Pondichery 12081

55 - Sikkim, Indes

Coll., J.D.H. 14.7.1849 (K)

(fruits)

(fruits)

(fleurs)

(fleurs)

(fleurs)

(fleurs)

H'Olgae Rgl., & Schm.

56 - Plantes du Turkestan. Entre Ansah et Vassaout

Coll.M.Capus 528 ; 25.6.1881

Herb,Mus,Paris (?) (fleurs

• H.pinna tum C B Clarke

57 - Tibet .

Coll. J.J, 00

: fruits immatures)

(fleurs)

58 - Tibet occidental. Regio temp. 10.000-16.000 fts.

Herb. Indoor. Hook f, et Thomson (P) (fleurs et jeunes fruits)

- H,ripens Wall, .

59 - Collection pollen Ph.Guinet 1155 Montpellier.

60 - Attavath. Indes. 1.000 m

Coll , Ph.Guinet

Herb,Institut fran\$ais de Pondichery 315J

(fleurs)

(fleurs)

61 - Madras

30,8.19)4 N°10726

(K)

(fleurs)

62 - Indes sud, Palni Hills- Moir Point. 2.200 m

Coll.Blasco (fleurs et fruits)

Herb-Blasco 2684

~ H' 8 vhonduli um L . ,

63 - France. Malesherbes (Loiret)

Leg. Jeanpert 8.9.1898 (fleurs)

Herb C G. Camus 1711

64 - France, Corvol l'Orgueilleux (Nievre). Les Caillons

Coll,, M,,-C.Jarreau 9.6.19 (fleurs et fruits)

Herb.Carbonnier JC 71.75

## [Begin Page: Page 716]

- 716 -

I.P. mDEUOVA t al.

- H. sprengelianum Whight & Arn.

65 - Indes Sud. Palni Hills. Bassin de Koniar 2.200 m

Coll.Blasco 29.11.1973

Herb.Blasco 2685 (fleurs et fruits)

66 - Indes Sud. Palni Hills. Pulavachian 2.200 m

Coll.Bulosabramian Juillet et Septembre 1973

Herb.Blasco 1893 (fleurs et fruits)

- H.sublinea re C.B.Clarke

67 - Sikkim. Indes. Regio temp. 10.000-13.000 fts

Coll. J.D.H.

Herb.Ind.or. Hook f. et Thomson (P) (fleurs)

68 - Sikkim. Indes.

presented by Dr.Treutler

May 1875 (K)

(fleurs)

Nepal. Paushae Khola 3.800 m Recolte de fruits.

Coll. Dobremez 581 (Culture effectuee au Jardin alpin de l'Universite de Grenoble.)

Herb. Carbonnier JC 75.426 (fleurs)

- H.thomsonii C.B.Clarke

70 - Keylang- Lahul. 10.000 fts

Flora du Penjab.

Herb.Hort.bot. Reg.Edin. 5337 (P) (fleurs)

71 - Lingti Plain Ladak. 14.000 fts

R.E.Cooper Coll.for A.K.Bulley Esq.Cheshire

Herb.Hort.bot. Reg.Edin. 5413 (P) (fleurs et fruits)

- H.wallichii DC.

72 - Nepal.

Coll.A.D.Schillug 969 27.7.1966 (K) (fleurs)

73 - Nepal. N.W. Region de Nar-Kyang. Naur khola 3.800 m

84°15' long E ; 28°44' lat N.

Coll, fruits : R.C.P. Nepal 1972

Culture Museum national d'Histoire naturelle de Paris

reference Carbonnier 73-57 (fruits et appareil vegetatif)

Herbier CERCEAU et Herbier HLADIK sont deposees au Laboratoire d'Ecologie du

Museum National d'Histoire Naturelle, Herbier CARBONNIER au Laboratoire de

Chimie du M.N.H.N., Herbier BLASCO a l'Universite Paul Sabatier, Service de

la Carte, Toulouse. Herbier I.F.P. & l'Institut franqais de Pondichery.

Remerciements

Nous tenons a remercier F.BLASCO pour l'aide considerable qu'il

nous a apportee t... L par sa connaissance de l'Inde du Sud que par le materiel

qu'il a bien voulu collecter ou faire collecter pour nous.

## [Begin Page: Page 717]

### TETRATAENIUM : ETUDE PLURIVISCIPLINAIRE

#### Bibliographie

717 -

BHAR Cc, 1947o Crystalline components of the seeds of *Heracleum nepalense* - Science and culture (Calcutta),12 : 504-F"

BANDOPADHYAY M., SESHADRY 1R, & TURUVEN KATA P,,, 1970., Components of *Heracleum candicans* I.- Indian J, Chem , 8 : 855-6.

BANDOPADHYAY M. & SESHADRY T.R., 1970a. Components of *Heracleum candicans* II. - Indian J Chem ,8 : 1146-7.

BANDOPADHYAY M,,, MALIK S.B, & SESHADRY T.R., 1971. Candicanin, a novel bicoumarinyl derivate from the roots of *Heracleum candicans*,- Tetrah.

Lett .,N°45 : 4221-2.

BANDOPADHYAY M, , MALIK S.B. & SESHADRY T.R., 1971a. Minor components of *Heracleum candicans* .- Indian J,chem .,9 : 731-2.

BANDOPADHYAY M. , MALIK S.B. & SESHADRY T.R., 1973. Coumarins from the roots and the seeds of *Heracleum candicans* .- Indian J,Chem .,11 :410-2.

BANDOPADHYAY M., MALIK S.B. & SESHADRY T.R-, 1973a. Candicopimaric acid, Di-terpene acid from the roots of *Heracleum candicans* .- Indian J.

Chem. ,11 : 1097-8,

BANERJEE A.K. & BOSE P.K., 1959. Chemical investigations of *Heracleum conca-nense* - Ann.Biochem.exptl.Med . (Calcutta), 9 : 181-2,

BLASCO F., 1971. Montagnes du Sud de l'Inde. Forêt, savanne, écologie (These). Institut Français de Pondichéry, Trav.de sect.sci.techn. , 10 (1) : 436 p, Madras (Inde).

BLASCO F., 1978. Particularité biogéographiques et écologiques des Umbellifères du sud de l'Inde. in : Actes du 2ème Symposium international Umbellifères."Contribution pluridisciplinaire à la systématique". Perpignan 1977.

BLASCO F., CARBONNIER J. , CARBONNIER-JARREAU M.C., CAUWET-MARC A M., CERCEAU-LARRIVAL M.T. , GUYOT M., MOLHO D., REDURON J.P, & ROLAND " HEYDACQUER F., 1978. 2ème Symposium international Umbellifères."Contribution pluridisciplinaire à la systématique". Perpignan 1977.

BRIQUET J., 1924. L'anatomie du fruit et le comportement des bandelettes dans le genre *Heracleum* .- Candollea , 2 : 1-62.

CANDOLLE A.P.de, 1830, Prodomus systematis naturalis regni vegetabilis. 4, Paris,

CARBONNIER J & MOLHO D., 1977. Contribution phytochimique à l'étude de la position systématique de *Vanasushava pedata* (Might) Mukherjee S Constance ( *Heracleum pedatum* Might). -Bull.Mus nation.Hist . nat-Pans, 3ème Ser., 484 Sc. Phys & Chim : 1-17.

CAUMET-MARC A -M 197 . Biosystématique des espèces vivaces de *Bupleurum* L. (Umbelliferae) du bassin méditerranéen occidental.-(These) . Centre universitaire de Perpignan. 848 p.

CAUMET-MARC A -M 1977. Anatomie comparée du fruit de *Vanasushava pedata* Mukherjee s Constance et de quelques genres voisins.- Newsletter Umbelliferae , 2 : 30-4

-- TTT rrr. ^termination d'Umbellifères de France

KCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1959. Les grains de pollen.- Pollen Spores, 1 : 149-90.

## [Begin Page: Page 718]

- 718 -

I.P. MAWONENI/A & al.

CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1962. Plantules et pollens d'Umbellifères, leur intérêt systématique et phylogénétique.(These) Toulouse 1961. Mem. du Museum nation.Hist .nat ., nouvelle Ser..Botanique, 1.4 : 166 p.

CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1963. Le pollen d'Umbellifères méditerranéennes. II\* Tordylieae Drude.- Pollen et Spores , 5 : 297-323.

CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1967. Correlations de caractères chez les grains de pollen d'Umbellifères.- Rev.Paleobot.Palynol ., 4 : 311-24.

CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1968. Contribution palynologique et biogéographique à l'étude biologique de l'Amérique Australe.- in : Biologie de l'Amérique australe. Etudes sur la faune du sol. IV. "Documents biogéographiques et écologiques" C.N.R.S. (Ed.) 1968 : 1-197.

CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1971. Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Umbellifères.- in : V.H.Heywood (Ed.), The biology and chemistry of the Umbelliferae.- 109-56. London. 438p.

CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1974. Palynologie et répartition des Umbellifères australes actuelles. Relations avec les géoflores tertiaires.

- Sci.Géol.Bull ., 27 : 117-34.

CERCEAU-LARRIVAL M.-Th. & DEROUET L., 1975. Apport de la microscopie électronique à balayage à la connaissance de l'ultrastructure de



- l'exine de pollens d'Ombellifere.- Soc.bot.Fr. Coll.Palynol., 122 : 93-5.
- CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., HIDEUX M., MARCEAU L. & ROLAND F., 1970. Cassure du pollen par les ultrasons pour l'etude structurale de l'exine au M.E.B.- C.R.Acad.Sci. Paris , Ser.D, 270 : 66-9.
- CERCEAU-LARRIVAL M.—Th. & ROLAND-HEYDACKER F., 1976. The evolutionary significance of the ultrastructure of the exine in Umbelliferous pollen grains.- in : I.K.Ferguson and J.Muller (Ed.), The evolutionary significance of the exine.Linn.Soc.Symposium Ser. N°1 : 481-98. -
- CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., ROLAND-HEYDACKER F. & CARBONNIER-JARREAU M.-C., 1977. Contribution palynologique a l'etude de *Vanasushava pedata*, Ombellifere archaïque du Sud de l'Inde.- Pollen et Spores, 19 : 285-97. - ==
- CERCEAU-LARRIVAL M -Th.& ROLAND-HEYDACKER F., 1978. Apport de la palynologie a la connaissance des Ombelliferes actuelles et fossiles.- in : Actes du 2eme Symposium internation.Ombelliferes."Contribution pluridisciplinaire a la systematique". Perpignan 1977.
- CLARKE C.B., 1879. Umbelliferae .- in : J.D.Hooker, Flora british India 2 ' 665-720. ' = \*
- CONSTANCE L., CHUANG T.I. & BELL R., 1976. Chromosome numbers in Umbelliferae. V.- Amer.J.Bot ., 53 : 608-25. -
- CROWDEN R.K., HARBORNE J.B. & HEYWOOD V.H., 1969. Chemosystematics of the Umbelliferae . A general survey.- Phytochemistry, 8 : 1963-84.
- ERDTMAN G., 1943. An introduction to pollen analysis.- Chronica botanica (new Ser. of Plant Sci.book), JJ . Ronald Press Cy, New York, 239 p.
- GRUAS-CAVAGNETTO C. & CERCEAU-LARRIVAL M.-Th., 1978. Presence de pollens d'Ombelliferes fossiles dans le Paleogene du bassin anglo-parisien.- in : Actes du 2eme Symposium internation.Ombelliferes. Contribution pluridisciplinaire a la systematique". Perpignan 1977.

### [Begin Page: Page 719]

#### TETRATAENIUM : ETUDE PLUVIDISCIPLINAIRE

- 719 -

- GUPTA B.D., BANERJEE S, K & HANDA K L , 1975. Coumarins from *Heracleum wallichii* and *H nepalense* - Phytochemistry , |4 : 2533-
- GUPTA B.D., BANERJEE S.K, & HANDA K.L , 1976. Alkaloids and coumarins of *Heracleum wallichu* - Phytochemistry , £5 : 576-7:
- GUPTA B.D., BANERJEE S.-K-, HANDA K L & ATAL C K. , 1976a Heratomin and heratomol, new coumarins from *Heracleum thomsonn* - Phytochemistry, 15 : ' .319-20,
- GUYOT M, , 1966 Les stomates des Ombelliferes.,- Bull-Soc bot Fr , ££3 : 244-73.
- GUYOT M,,, 1971- Phylogenetic and systematic value of stomata of the Umbelliferae - in V.H Heywood, The biooav and chemistry of the Umbelliferae 199-211 London 438 p
- GUYOT M. , 1978 Interet des etudes de phytodermologie dans la famille des Ombellifeies.- in : Actes du 2eme Symposium internation.Ombelliferes. "Contribution pluridiscipl i naire a la systematlque" Perpignan 1977,
- HANDA K L & RAO P R,, 1970 Xanthotoxin from *Heracleum candleans* - Res, Ind , New Delhi, 15 : 164-5
- KOMISSARENKO N-F,, 1961- Coumatmes d' *Heracleum olgae* (en russe),- Biokhimia , 26 : 980-6.

KUMAR R., BANERJEE S.K. & HANDA K.L., 1976 Coumarins of *Heracleum canescens* and *Heracleum pinnatum*, - *Planta med*, 30 : 291-4.

LEGRIS P., 1963- La vegetation de l'Inde. Ecologie et flore Travaux du laboratoire forestier de Toulouse. V, Geographic forestiere du monde, jere Sect- : l'Asie Vol.11 : l'Asie meridionale, 589 p

MANDENOVA I.P., 1950 Especies caucasiennes du genre *Heracleum*. Monogr.(en russe) *Svstematica et Plant Geogr*, (Ser.A). Acad.Sci.Georgie, Tbilissi (Ed) 103 p.

MANDENOVA  
IP 1959 Materiel pour la systematique de la tribu des Pastinacaceae K.-Pol emend- Manden- (Umbelliferae - Apioideae) Monogr, Ten (russe) - Trudy Tbilissi Bot-Inst, 20 Acad.Sci-Georgie, Tbilissi (Ed); 5? p.

MANDENOVA I.P., >1977 Le genre *Tetrataemum* (DC.) Manden.- Newsletter Umbelliferae, 2 : 28—9.

MOTUN N. & JARREAU M., & CARBONNIER J., <1971. Derives furocoumols de *Heracleum* D. , JOSSANG P. " £ *Heracleum* et plus specialement d'*H. sprengeri* H. ceylanicum - in : V.H. Heywood, The biology and chemistry of Umbelliferae 337-360 London 438 p.

D. JOSSANG P. J.—L  
ceylanicum et *H. sprengeri*. - *Bull-Soc, chim* : 20J.-2, 1971, n°7 VanAsushava. an old south Indian Umbelliferae renamed - *KewBull*, 29 593 6

, Q7i \_ Polynoidy and flavonoid synthesis in *Heracleum* D. , MURRAY B.G. & WILLIAMS C.A., 1973. *Phytochemistry* 12 : 181-185

Briza medLa L.- *Nature*, 24. : W 8

-Tr,\* vi 1961 Bergaptene from the fruits of *Heracleum* D. ... NAZIR B.A.

**[Begin Page: Page 720]**

- 720 -

I.P. MANPENOM et al.

SHARMA A. & SARKAR A.K., 1967-1968. Chromosome number report of plant.- Annual Report, Cytogenetics lab.Dept Bot.; Univ.Calcutta, Res.Bull. ,2 : 38-48.

SHARMA Y.N., ZAMAN A. & KIDWAI A.R., 1964. Examination of *Heracleum candicans*. I - Isolation and structure of a new furocoumarin, heraclenin.- *Tetrahedron*, 20 : 87-90.

SHARMA Y.N., SHARMA R.C., ZAMAN A. & KIDWAI A.R., 1964a. Chemical examination of *Heracleum candicans*. II. Isolation and structure of a new furocoumarin, heraclenol.- *Naturwissenschaften*, 51 : 537-40.

SHARMA Y.N., ZAMAN A., KIDWAI A.R., BATES R.B. & THALACKER V.P., 1966. Coumarin constituents of *Heracleum candicans*. III. - *Tetrahedron*, 22 : 3221-5.

I. P. MANDENOVA

Institut de Botanique, Academie des Sciences de Georgie, Tbilissi (U.R.S.S.).

J. CARBOMIER & D. MOLHO

Laboratoire de Chimie des Corps Organises, Museum National d'Histoire Naturelle, 63, rue Buffon, 75005 Paris (France).

M.T. CERCEAU-LARRIVAL, M.C. CARBONNIER-JARREAU & I.P. REDURON

Laboratoire de Palynologie de l'E.P.H.E.,  
Museum National d'Histoire Naturelle, 61,  
rue Buffon, 75005 Paris (France).

M. GUIOT

Laboratoire de Biologie Cellulaire et Ve-  
getale, Faculte des Sciences - Mirande,  
21000 Dijon (France).

A.M. CAUWET-MARC

Laboratoire de Botanique, Centre Universi-  
taire. Avenue de Villeneuve, 66025 Perpignan  
Cedex (France).

### [Begin Page: Illustration]

PLANCHE 1 :

appartenant au

Different\* type\* de pollens observe\* sur les feuilles d'espèces  
groupe *Heracleum* - *Tetrataenium*..

### [Begin Page: Blank]

### [Begin Page: Blank]

### [Begin Page: Page 722]

- 722 -

#### LEGENDE DE LA PLANCHE 2

Types polliniques d'après le contour interne de l'endexine en  
coupe optique meridienne ( x 1 000) et surfaces tectales au pôle.

1-2:2' : type RH, surface tectale strie (x 11 500).

3-4 : *H. oeylctnium* (Palni) : type RHrg, surface tectale strie (x 11 500).

5 - 6 : *H. ceylanicum* (Ceylan) : type RG en osselet, surface tectale strie (x11 000).

7-8 : *H. candicans* : type RG allonge, surface tectale strie (x 12 000).

*H. oanescens* : Type RG en osselet, surface tectale strie (x 11 500).

*H. afghanicum* : type 0, surface tectale cerebroide a rugulee (x 11 000).

15 : *T. spvengelianum* : type RH, surface tectale strie-rugulee (x11 000),

13 : exemple de symetrie d'ordre 3 en c.o.e.

type RH, surface strie (x 11 500).

type RG allonge, surface tectale strie (x 11 000).

type RG en osselet, surface tectale strie (x 10 500).

osselet, surface tectale strie (x 11 500).

osselet, surface tectale strie (x 11 500).

9 - 10 : 1

11 - 12 :

13 - 14 -

16 - 17 :

18 - 19 :

20-21 :  
22-23 :  
24 - 25 :  
26-27 :  
28-29 :  
30-31 :  
32 - 33 :  
34-35 :  
36 - 37 -  
H. aonacmense  
H. bamani-oum  
T. nepalense  
H. pinnatum : type RG en  
T. hookeHanwn : type RG  
H. jacquemontii : type RH, surface tectale stree (x 11 000).  
E. subHneare : type RHrg, surface tectale stree (x 11 000).  
T. olgae : type RG allonge, surface tectale stree (x 11 000).  
H. eaehemiri-cum : type RG en osselet,surface tectale stree (x 11 500).  
H. brmonis : type RG en osselet,surface tectale stree (x 11 500).  
38 : S. thomsonii : type Eca, surface tectale stree-rugulee (x11 500),  
37 : exemple de symetrie d'ordre 2 en c.o.e.

**[Begin Page: Page [723]]**

PLANCHE 2

**[Begin Page: Page [724]]**

**[Begin Page: Page 725]**

Planche 3

**[Begin Page: Page [726]]**

**[Begin Page: Page [727]]**

Actes du 2e SYMPOSIUM INTERNATIONAL eur lee OMBELLIFERES (Perpignan, 1977)  
"Contributions pluridisoiplinaires a la SystAmatique". Paru 1978 : 727-726.

MULTIVARIATE TAXONOMIC SYNTHESIS OF THE  
TRIBE CAUCAL1VEAE

by  
V.H. HEYWOOD

KEY-WORDS : Umbelliferae - Caucalideae - tribal revision - generic limits  
data presentation - Check List.

RESUME : Les problemes relatifs a la realisation d'une synthese moltidisci-

plinaire, a partir de donnees obtenues sur la tribu des Caucalidees au cours d'un programme de recherches concertees (R.C.P.) sont discutees. On rencontre non seulement des difficultes techniques a utiliser ces resultats mais toute la question de la presentation des donnees demande a etre revue. Une liste des changements taxonomiques apportes dans la tribu depuis le commencement du projet, ainsi qu'une revision de la Check List des genres et especes ont ete etablies et figurent en appendice.

SUMMARY : The problems involved in producing a multidisciplinary synthesis of the data from various disciplines obtained during the cooperative research programme in the tribe Caucalideae are discussed. Not only are there technical difficulties in using these data to prepare a revision of the entire tribe but the whole question of data presentation requires rethinking. The taxonomic changes that have been made to the tribe since the project began are listed and a revised Check List of the genera and species is appended.