

55.376

1961

N^o D'ORDRE: 107.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Yves LEMOIGNE

Agrégé de l'Université.

Première thèse : ÉTUDES ANALYTIQUES ET COMPARÉES DES
STRUCTURES INTERNES DES SIGILLAIRES.

Deuxième thèse : 1. NOTION D'AQUIXYLÈME DANS LA SÉRIE
DES VÉGÉTAUX FOSSILES ET ACTUELS.

2. PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 25 mai 1961 devant la Commission d'examen.

MM. CORSIN.....	<i>Président.</i>
HOCQUETTE	} <i>Examineurs.</i>
WATERLOT	
DEFRETIN	
EMBERGER	<i>Examineur-invité.</i>



PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURSLIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)

1961

<i>Chapitre V. — Comparaison des structures internes des tiges des Eu-Sigillaires et des Sub-Sigillaires entre elles et avec les Lépidodendrons</i>	544
— Comparaison Eu-Sigillaires et Sub-Sigillaires	544
— Comparaison des Eu-Sigillaires et des Sub-Sigillaires avec les Lépidodendrons	547
BIBLIOGRAPHIE	550

DEUXIÈME PARTIE : ÉTUDE DE LA FEUILLE DES EU-SIGILLAIRES.

<i>Chapitre I. — Genèse et émission du faisceau vasculaire de la feuille</i>	553
— Chez <i>Sigillaria Bretoni</i> (P. B.) P. C.	553
— Chez <i>Sigillaria elegans</i> (A. Brongniart)	558
— Chez <i>Sigillaria rugosa</i> (A. Brongniart) Zeiller	560
— Conclusion.	
<i>Chapitre II. — La feuille des Eu-Sigillaires</i>	562
— Historique	562
— Morphologie	563
— Structure interne	565
— Rapports anatomiques entre la feuille et la tige	571
— Déductions physiologiques	574
— Comparaison de la structure de la feuille des Eu-Sigillaires avec celle des formations foliaires d'autres Lépidophytes	577

DEUXIÈME THÈSE

NOTION D'AQUIXYLÈME
DANS LA SÉRIE DES VÉGÉTAUX FOSSILES ET ACTUELS

I. — INTRODUCTION	581
II. — CHEZ LES VÉGÉTAUX FOSSILES	581
— Chez les Sigillaires	581
— Chez les Lépidodendrons	581
— Chez les autres végétaux fossiles	584
III. — CHEZ LES VÉGÉTAUX ACTUELS	584
— Tissu de transfusion des Gymnospermes	584
— Chez les Hépatiques	590
— Chez les Sphaignes	591
— Chez <i>Drosera</i>	593
— Dans les racines aériennes d'Orchidées épiphytes	593
— Dans les tissus néoformés et dans les tissus traumatisés	594
IV. — GÉNÉRALISATION DE LA NOTION D'AQUIXYLÈME DANS LA SÉRIE DES VÉGÉTAUX FOSSILES ET ACTUELS	595
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	597

THÈSES

PRÉSENTÉES

**A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE**

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Yves LEMOIGNE

Agrégé de l'Université.

**Première thèse : ÉTUDES ANALYTIQUES ET COMPARÉES DES
STRUCTURES INTERNES DES SIGILLAIRES.****Deuxième thèse : 1. NOTION D'AQUIXYLÈME DANS LA SÉRIE
DES VÉGÉTAUX FOSSILES ET ACTUELS.****2. PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.****Soutenues le 25 mai 1961 devant la Commission d'examen.**MM. CORSIN *Président.*

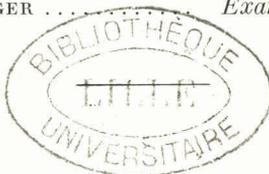
HOCQUETTE }

WATERLOT }

DEFRETIN }

Examineurs.

EMBERGER

Examineur-invité.**PARIS****MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS**LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)

1961

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

DOYEN HONORAIRE

M. PRUVOST.

PROFESSEURS HONORAIRES

MM. ARNOULT, BEGHIN, CAU, CHAPELLON, CHAUDRON, CORDONNIER, DECARRIÈRE, DEHORNE, DOLLE, FLEURY, P. GERMAIN, LAMOTTE, LELONG, M^{me} LELONG, MM. MAZET, A. MICHEL, NORMANT, PARISELLE, PASCAL, PAUTHENIER, ROUBINE, WIEMANN, ZAMANSKY.

DOYEN ET PROFESSEUR

M. LEFEBVRE Professeur de Chimie appliquée et Chimie de la Houille.

ASSESEUR

M. ROUELLE Professeur de Physique et Électricité industrielles.

PROFESSEURS

MM. BONNEMAN-BEMIA Chimie et Physico-Chimie industrielles.
BONTE Géologie appliquée.
CORSIN Paléobotanique.
DECUYPER Mathématiques.
DEFRETIN Zoologie.
DEHEUVELS Analyse supérieure et Calcul des Probabilités.
DEHORS Physique industrielle.
DELATRE Géologie.
M^{lle} DELWAULLE Chimie minérale.
MM. DESCOMBES Calcul différentiel et intégral.
DURCHON Zoologie.
GABILLARD Radio-électricité et Électronique.
J. E. GERMAIN Chimie générale et Chimie organique.
GLACET Chimie.
HEIM DE BALSAC Zoologie.
HOCQUETTE Botanique générale et appliquée.
KAMPE DE FERIET Mécanique des Fluides.
KOURGANOFF Astronomie.
LEBÈGUE Botanique.
LEBRUN Radio-électricité et électronique.
MARTINOT-LAGARDE Mécanique des Fluides.
PARREAU Mathématiques.
POITOU Algèbre supérieur.
ROIG Physique générale.
ROSEAU Mécanique rationnelle et expérimentale.
WATERLOT Géologie Houillère.

PROFESSEURS SANS CHAIRE

MM. HEUBEL Chimie.
M^{lle} MARQUET Mathématiques.
MM. MONTREUIL Chimie biologique.
PÉREZ Physique.
SAVARD Chimie générale.
TILLIEU Physique.
TRIDOT Chimie appliquée.

MAITRES DE CONFÉRENCES

MM. BOUISSET Physiologie animale.
CERF Mathématiques.
M^{lle} CHAMFY Mathématiques.
MM. GONTIER Mécanique des Fluides.
GUILBERT Physique.
M^{lle} LENOBLE Physique.
MM. LINDER Botanique.
LUCQUIN Chimie minérale.
LURÇAT Physique.
MARION Chimie.
MAUREL Chimie.
POLVÈCHE Géologie.
SCHÉLLER Zoologie.
VIVIER Zoologie.
WERTHEIMER Physique.

SECRÉTAIRE

M^{me} BOUCHEZ.

ÉTUDES ANALYTIQUES ET COMPARÉES DES STRUCTURES INTERNES DES SIGILLAIRES

NOTION D'AQUIXYLÈME DANS LA SÉRIE DES VÉGÉTAUX FOSSILES ET ACTUELS

Par Yves LEMOIGNE

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE THÈSE

ÉTUDES ANALYTIQUES ET COMPARÉES DES STRUCTURES INTERNES DES SIGILLAIRES

PREMIÈRE PARTIE : ÉTUDES ANALYTIQUES ET COMPARÉES DES STRUCTURES INTERNES
DE DIVERS FRAGMENTS DE TIGES DE SIGILLAIRES.

<i>Chapitre I. — Études analytiques des structures internes de divers fragments de tiges d'Eu-Sigillaires</i>	479
— <i>Sigillaria Bretoni</i> (P. Bertrand) P. Corsin.....	479
— <i>Sigillaria rugosa</i> (A. Brongniart) Zeiller.....	493
— <i>Sigillaria elegans</i> (A. Brongniart).....	499
— <i>Sigillaria mamillaris</i> (A. Brongniart) Zeiller.....	505
— <i>Sigillaria approximata</i> (Fontaine-White) Zeiller.....	509
— <i>Sigillaria Saulii</i>	511
<i>Chapitre II. — Étude comparée de divers fragments de tiges d'Eu-Sigillaires</i> ..	512
<i>Chapitre III. — Études analytiques des structures internes de divers fragments de tiges rapportées aux Sub-Sigillaires</i>	520
— Introduction.....	521
— <i>Sigillaria Brardi</i> , partie supérieure de tige (= <i>S. elegans</i> décrite par A. Brongniart).....	521
— <i>Sigillaria Brardi</i> , partie moyenne de tige (= <i>S. spinulosa</i> décrite par B. Renault).....	523
<i>Chapitre IV. — Étude comparée des structures internes de divers fragments de tige de Sub-Sigillaires</i>	532
— Étude comparée.....	532
— Remarques : Rapports entre structures internes et empreintes.....	542

<i>Chapitre V. — Comparaison des structures internes des tiges des Eu-Sigillaires et des Sub-Sigillaires entre elles et avec les Lépidodendrons</i>	544
— Comparaison Eu-Sigillaires et Sub-Sigillaires	544
— Comparaison des Eu-Sigillaires et des Sub-Sigillaires avec les Lépidodendrons	547
BIBLIOGRAPHIE	550

DEUXIÈME PARTIE : ÉTUDE DE LA FEUILLE DES EU-SIGILLAIRES.

<i>Chapitre I. — Genèse et émission du faisceau vasculaire de la feuille</i>	553
— Chez <i>Sigillaria Bretoni</i> (P. B.) P. C.	553
— Chez <i>Sigillaria elegans</i> (A. Brongniart)	558
— Chez <i>Sigillaria rugosa</i> (A. Brongniart) Zeiller	560
— Conclusion.	
<i>Chapitre II. — La feuille des Eu-Sigillaires</i>	562
— Historique	562
— Morphologie	563
— Structure interne	565
— Rapports anatomiques entre la feuille et la tige	571
— Déductions physiologiques	574
— Comparaison de la structure de la feuille des Eu-Sigillaires avec celle des formations foliaires d'autres Lépidophytes	577

DEUXIÈME THÈSE

NOTION D'AQUIXYLÈME
DANS LA SÉRIE DES VÉGÉTAUX FOSSILES ET ACTUELS

I. — INTRODUCTION	581
II. — CHEZ LES VÉGÉTAUX FOSSILES	581
— Chez les Sigillaires	581
— Chez les Lépidodendrons	581
— Chez les autres végétaux fossiles	584
III. — CHEZ LES VÉGÉTAUX ACTUELS	584
— Tissu de transfusion des Gymnospermes	584
— Chez les Hépatiques	590
— Chez les Sphaignes	591
— Chez <i>Drosera</i>	593
— Dans les racines aériennes d'Orchidées épiphytes	593
— Dans les tissus néoformés et dans les tissus traumatisés	594
IV. — GÉNÉRALISATION DE LA NOTION D'AQUIXYLÈME DANS LA SÉRIE DES VÉGÉTAUX FOSSILES ET ACTUELS	595
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	597

AUX MEMBRES DE MON JURY,

M. le Professeur PAUL CORSIN,
Membre correspondant de l'Institut,
Président du Jury.

M. le Professeur HOCQUETTE,
Directeur de l'Institut de Botanique de la Faculté des Sciences de Lille,
Examineur.

M. le Professeur WATERLOT,
de la Faculté des Sciences de Lille,
Examineur.

M. le Professeur DEFRETIN,
de la Faculté des Sciences de Lille,
Examineur.

M. le Professeur LOUIS EMBERGER,
Membre correspondant de l'Institut,
Directeur de l'Institut de Botanique de la Faculté des Sciences de Montpellier,
Examineur, invité.

*Vous me faites l'honneur de juger ces thèses.
Je vous en exprime tous mes sentiments de
respectueuse gratitude.*

INTRODUCTION

Actuellement, beaucoup de jeunes chercheurs sont malheureusement persuadés que le manque, ou plutôt l'insuffisance de matériel ne permet pas de réunir une documentation suffisante pour un travail de Paléobotanique valable. Or, dans les différents laboratoires que j'ai pu fréquenter, le matériel est abondant et divers. Certes, pour un tel travail, il faut savoir s'astreindre à demeurer des heures durant l'œil fixé sur l'oculaire du microscope, cherchant à démêler des restes plus ou moins transformés et souvent très mal conservés de végétaux à jamais disparus. En Paléobotanique, il n'est pas question de se complaire dans la facilité. Tout travail de recherche y implique en premier la connaissance des données actuellement connues en Botanique. Ainsi, l'étude des structures internes chez les Lépidophytes du Carbonifère m'a obligé, au départ, à bien connaître les tissus, l'anatomie et la physiologie des végétaux actuels. Aux connaissances doit s'allier une méthode de recherche adéquate. Ainsi, je pense qu'une étude histologique et anatomique en botanique fossile doit comprendre trois phases successives avec, pour chacune d'elles, un cortège de difficultés.

Dans un premier temps, il faut analyser, selon une observation dans un plan, des fragments de tissus et, à la manière d'un puzzle très délicat, s'efforcer de reconstituer les coupes de façon aussi complète que possible. Puis, dans un second temps avec lequel on bute sur une deuxième série de difficultés, il faut passer de l'observation dans un plan à une vue suivant les trois axes de l'espace. Enfin la troisième série d'embûches apparaît lorsque l'on passe de l'observation statique à une observation dynamique.

Faire œuvre de Paléobotaniste ne consiste pas dans la seule description des tissus végétaux, mais aussi dans un essai de définition de leur physiologie. Cela représente bien des dangers dans la mesure où l'état du matériel, objet d'étude, la rend difficile. Malgré leur aspect figé les tissus des plantes fossiles ont subi, de leur vivant, un continuel remaniement ; ils se sont modelés et adaptés selon les nécessités du développement architectural de la plante. Nous ne devons pas perdre de vue qu'une plante, comme tout être vivant, n'est pas constituée de rouages artificiels inertes agencés par quelques ingénieurs adroits ! Elle s'est construite par multiplication, diversification et organisation de ces merveilleuses cellules vivantes, sensibles, qui constituent l'élément obligatoire susceptible d'une infinie complexité. A partir d'un matériel inerte plus ou moins désorganisé et altéré, reconstituer la plante vivante est la difficulté et par là même la beauté de l'œuvre du Paléobotaniste !

Il me sera sans doute reproché d'avoir extrapolé, d'avoir eu trop

d'audace. Par exemple : après avoir étudié la structure des feuilles des Eu-Sigillaires je me suis hasardé à énoncer des « déductions physiologiques ». J'estime que les observations doivent être, dans un premier temps, statiques, mais ce serait une œuvre inachevée si celui-ci n'était le tremplin d'interprétations dynamiques. La Paléobotanique ayant les plantes disparues pour objets d'études, elle se doit de les reconstituer telles qu'elles étaient, c'est-à-dire : vivantes ! Dans la mesure du possible, elle se doit de tendre à réaliser une « résurrection intégrale du passé » !

J'ai éprouvé le sentiment d'être parfois quelque peu téméraire, mais j'ai tenu à ne pas me complaire dans une recherche incomplète et facile. Il m'était possible de restreindre l'exposé des résultats et conclusions de mes recherches en me limitant à une simple description qui aurait eu l'avantage de prêter moins à critiques. Mais je suis animé de la volonté de montrer, peut-être de façon maladroite, que l'on peut en Paléobotanique sortir des « sentiers battus ».

Les résultats et conclusions que j'expose dans ce mémoire ont dû être limités à l'essentiel en raison de contingences matérielles qui m'ont obligé à réduire, à effectuer un douloureux travail de chirurgie dans un texte et une figuration beaucoup plus importants dans leur forme initiale. Il en résulte, malheureusement, des incidences dans la clarté et la précision de l'ensemble, ce dont on voudra bien m'excuser. La recherche est une, mais l'édition est autre.

Dans ce mémoire, je me suis efforcé de donner un aperçu aussi complet que possible sur les structures internes des tiges des Sigillaires et des feuilles des Eu-Sigillaires. Force m'a été parfois d'extrapoler faute de matériel suffisant, mais en restant dans les limites de ce qui m'a paru permis.

Après maints changements de plan, j'ai cru bon finalement de distinguer deux sujets. Le deuxième intitulé : « Notion d'Aquixylème dans la série des Végétaux actuels et fossiles » peut paraître, *a priori*, très différent du premier qui traite des « Structures internes des tiges et des feuilles des Sigillaires ». A vrai dire, cette notion d'Aquixylème résulte de mes études des Sigillaires et même des Lépidophytes, mais l'importance du sujet abordé dépassant le cadre des seules Sigillaires, j'ai été conduit à faire une séparation tranchée. Je tiens à préciser que j'ai développé l'étude de l'Aquixylème pour mieux définir ce tissu représenté chez les Sigillaires. Or celle-ci ne pouvait se faire sans considérer toute la série des végétaux ou du moins une grande partie de cette série.

Dans l'exposé des études analytiques et comparées des structures internes des Sigillaires je n'ai pu rassembler, en temps utile, la documentation suffisante pour l'étude des formations foliaires des Sub-Sigillaires (ce qui m'aurait permis une comparaison avec celle des Eu-Sigillaires). Mais j'espère, par la suite, si toutefois possibilité m'était donnée, compléter ce mémoire et peut-être étendre le champ de mes observations.

Après avoir précisé l'essentiel de l'état d'esprit qui a présidé à mes recherches, il m'appartient maintenant, et ce m'est un bien agréable devoir,

d'exprimer toute ma vive reconnaissance et mes remerciements aux personnes qui, de près ou de loin, m'ont permis d'arriver au terme du travail que je présente à la bienveillante critique des Hommes de Science.

* * *

C'est, en premier, à M. le Professeur Paul CORSIN, membre correspondant de l'Institut, Directeur du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille, que je tiens à exprimer mon affectueuse reconnaissance et ma respectueuse gratitude pour son enseignement et sa bienveillante direction dans mes recherches. En dépit des multiples difficultés vous m'avez toujours fait confiance. Vous m'avez livré les magnifiques collections de votre Laboratoire. A tout moment, vous avez bien voulu me guider et — ce à quoi j'ai été particulièrement sensible — vous avez bien voulu admettre et discuter mes points de vue et comprendre mes intentions. Tout en me faisant prendre conscience de mes responsabilités, vous avez toujours manifesté le scrupule de ne pas porter atteinte à ma façon de voir.

* * *

J'adresse mes remerciements et mon affectueuse reconnaissance à M. l'Inspecteur général A. MARIE, en résidence à Paris, auquel je dois d'avoir pu entreprendre et poursuivre une carrière scientifique.

Toute ma gratitude s'adresse à MM. les Professeurs :

— Roger HEIM, membre de l'Institut, Directeur du Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris,

— et Louis EMBERGER, membre correspondant de l'Institut, Directeur de l'Institut de Botanique de la Faculté des Sciences de Montpellier, codirecteurs des *Annales des Sciences Naturelles Botaniques*, qui m'ont permis d'éditer ce travail.

Que MM. les Professeurs qui m'ont permis d'effectuer des observations à partir des lames minces en collection dans leurs laboratoires croient en ma respectueuse reconnaissance :

— M. le Professeur J. WALTON, Directeur du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow ;

— M. le Dr Tom WEST, du British Museum de Londres ;

— M. le Professeur LEHMAN et M. GINIES, du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris ;

— M. le Professeur Claude ARNAL de l'Institut de Botanique de la Faculté des Sciences de Dijon.

Je remercie toutes les personnes qui m'ont permis de poursuivre mes recherches dans les meilleures conditions :

— M. l'Inspecteur général de l'Instruction publique A. OBRE, docteur ès sciences ;

— M. le Doyen MOREAU, de la Faculté des Sciences de Caen ;

d'exprimer toute ma vive reconnaissance et mes remerciements aux personnes qui, de près ou de loin, m'ont permis d'arriver au terme du travail que je présente à la bienveillante critique des Hommes de Science.

* * *

C'est, en premier, à M. le Professeur Paul CORSIN, membre correspondant de l'Institut, Directeur du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille, que je tiens à exprimer mon affectueuse reconnaissance et ma respectueuse gratitude pour son enseignement et sa bienveillante direction dans mes recherches. En dépit des multiples difficultés vous m'avez toujours fait confiance. Vous m'avez livré les magnifiques collections de votre Laboratoire. A tout moment, vous avez bien voulu me guider et — ce à quoi j'ai été particulièrement sensible — vous avez bien voulu admettre et discuter mes points de vue et comprendre mes intentions. Tout en me faisant prendre conscience de mes responsabilités, vous avez toujours manifesté le scrupule de ne pas porter atteinte à ma façon de voir.

* * *

J'adresse mes remerciements et mon affectueuse reconnaissance à M. l'Inspecteur général A. MARIE, en résidence à Paris, auquel je dois d'avoir pu entreprendre et poursuivre une carrière scientifique.

Toute ma gratitude s'adresse à MM. les Professeurs :

— Roger HEIM, membre de l'Institut, Directeur du Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris,

— et Louis EMBERGER, membre correspondant de l'Institut, Directeur de l'Institut de Botanique de la Faculté des Sciences de Montpellier, codirecteurs des *Annales des Sciences Naturelles Botaniques*, qui m'ont permis d'éditer ce travail.

Que MM. les Professeurs qui m'ont permis d'effectuer des observations à partir des lames minces en collection dans leurs laboratoires croient en ma respectueuse reconnaissance :

— M. le Professeur J. WALTON, Directeur du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow ;

— M. le Dr Tom WEST, du British Museum de Londres ;

— M. le Professeur LEHMAN et M. GINIES, du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris ;

— M. le Professeur Claude ARNAL de l'Institut de Botanique de la Faculté des Sciences de Dijon.

Je remercie toutes les personnes qui m'ont permis de poursuivre mes recherches dans les meilleures conditions :

— M. l'Inspecteur général de l'Instruction publique A. OBRE, docteur ès sciences ;

— M. le Doyen MOREAU, de la Faculté des Sciences de Caen ;

— M. ROUSSEAU, Directeur des Études au Prytanée militaire de La Flèche ;

— M. le Colonel LAVIGNE, commandant le Prytanée militaire de La Flèche.

Ma tâche fut très largement facilitée grâce à l'aide de M. André LEBLANC, photographe du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lille, à la compétence et à l'art duquel je dois la qualité des microphotographies qui illustrent ce mémoire. A lui vont mes remerciements.

A tous mes Instituteurs, Institutrices et Professeurs :

— de l'École Primaire de Montreuil-L'Argille,

— du Cours Complémentaire de garçons de Coutances,

— de l'École Normale d'instituteurs de Saint-Lô,

— de la Faculté des Sciences de Lille (notamment, pour ne citer que les professeurs décédés : M. le Professeur DUPARQUE et M. Pierre FROMENT), auxquels je dois connaissances et formation d'esprit, va toute ma gratitude.

Enfin, je remercie toutes les personnes qui m'ont aidé et soutenu dans mon travail, mais que je regrette de ne pouvoir nommer ici.

PREMIÈRE THÈSE

**ÉTUDES ANALYTIQUES ET COMPARÉES
DES STRUCTURES INTERNES
DES SIGILLAIRES**

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDES ANALYTIQUES ET COMPARÉES DES STRUCTURES INTERNES DE DIVERS FRAGMENTS DE TIGES DE SIGILLAIRES

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDES ANALYTIQUES DES STRUCTURES INTERNES DE DIVERS FRAGMENTS DE TIGES D'EU-SIGILLAIRES

SIGILLARIA BRETONI (P. BERTRAND) P. CORSIN.

1^o Présentation de l'échantillon de tige.

En 1899, à Hardighen (Pas-de-Calais), dans les mines de charbon du Boulonnais, fosse « La Glaneuse », « Veine perdue avec boulets » (1) fut découverte une concrétion de sidérose dans laquelle était inclus un fragment de tige dont la structure était, par endroits, bien conservée (2).

Ch.-Eg. BERTRAND fit tailler à partir de cet échantillon carbonaté quarante-neuf lames minces qu'il étudia très sommairement et dont nous avons repris l'étude de détail (3). Dans la Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille nous avons retrouvé les restes de l'échantillon sous la forme d'un culot de taille aux dimensions suivantes : longueur : 10 cm, largeur : 9,7 cm dans la partie la plus large, épaisseur maximum : 5,8 cm. Il a l'avantage très rare de correspondre à un fragment de tige conservé à la fois en structure et en moulage-empreinte. Il présente donc une surface externe qui correspond au moulage de la surface externe de la tige avec des caractères suffisamment nets et bien représentés pour permettre une détermination spécifique facile. Les côtes et les sillons « calamitoïdes » d'une part et les cicatrices foliaires que portent les côtes nous permettent d'affirmer que nous sommes en présence d'un fragment de tige de *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin. Comme empreinte,

(1) Au point de vue stratigraphique, cette veine appartient à l'assise Vicoigne (Wesphalien A) du bassin houiller du Nord et du Pas-de-Calais.

(2) Cette concrétion correspond à un nodule représentant un mode de fossilisation lié à des circonstances particulières et généralement décrit sous l'appellation de « Pétrification par carbonatation », mais il est rare que de telles formations renferment des végétaux en structure conservée.

(3) *Annals of Botany*, t. XIII, 1899, p. 607-610.

cette espèce dont le nom est dû à Paul BERTRAND (1) a été décrite et figurée pour la première fois par Paul CORSIN en 1932 dans son *Guide Paléontologique* (2).

L'observation du culot de taille et des quarante-neuf lames minces nous permet de penser que le spécimen dans son état initial devait correspondre à un fragment de tige d'au moins 20 cm de longueur, quelque peu aplati au cours de la fossilisation et dont l'état de conservation des divers tissus n'était pas également parfait dans toutes ses parties. Presque seuls les tissus vasculaires ligneux, qui fournissent d'ailleurs les caractères les plus essentiels de la tige, n'ont pas été détruits avant la minéralisation ; ils ont été cependant disjoints, empiétant plus ou moins les uns sur les autres. En quelques points, les tissus ont toutefois conservé suffisamment leurs positions respectives pour que l'on soit en mesure de reconnaître leur interdépendance.

A l'intérieur de la concrétion, plongés dans un mélange de sidérose et de tissus désorganisés, se trouvaient deux cylindres vasculaires ligneux très aplatis provenant, en réalité, de la division longitudinale d'un cylindre central unique sous le jeu d'actions mécaniques relevant des processus de fossilisation. Un fait essentiel nous paraît devoir être signalé : à savoir que le fragment de tige à la partie superficielle de son écorce conservée sur toute sa surface et que ses deux extrémités se sont trouvées pincées de sorte que les tissus non détruits sur place ne furent pas rejetés à l'extérieur. De plus, mises à part les quelques radicules qui ont pu s'insinuer, peu profondément d'ailleurs, par la fente longitudinale de l'écorce, aucun élément exogène n'est venu s'ajouter aux tissus conservés. Dans des conditions aussi particulières, ces derniers n'ont subi qu'un déplacement relatif les uns par rapport aux autres et nous avons eu le privilège de pouvoir observer des formations jusque-là passées inaperçues ou du moins jamais signalées.

(1) P. BERTRAND, 1927, *Ann. Soc. Géol. Nord*, t. LII, p. 65. A la suite de la présentation d'un travail sur la Sigillaire d'Hardinghen par Ph. HAGÈNE, P. BERTRAND, lors d'une séance de la Société géologique du Nord de la France, souligna l'importance des résultats obtenus par cet auteur et fit les remarques suivantes : « La Sigillaire d'Hardinghen est une forme à côtes étroites de la *Sigillaria rugosa* (Zeiller). Cette forme, très commune dans l'assise de Vicoigne du bassin houiller du Nord et du Pas-de-Calais, mérite un nouveau nom. » Il proposa alors de lui donner le nom de *Sigillaria Bretoni* en souvenir de Ludovic BRETON, découvreur de la Sigillaire en question.

(2) P. CORSIN, 1932, *Guide Paléontologique dans le terrain houiller du Nord de la France*, *Sigillaria Bretoni*, p. 15, Pl. VI, fig. 1 a et 1 b : « La *Sigillaria Bretoni* représente une des espèces caractéristiques de l'assise de Vicoigne, plus précisément du faisceau d'Olympe. Toutefois, des échantillons de cette espèce sont déjà observés dans les sédiments du Namurien supérieur, mais aucun spécimen, à notre connaissance, n'a été jusqu'ici découvert dans des assises supérieures à celle de Vicoigne. » P. CORSIN compléta les figurations par la description suivante :

« Sigillaire cannelée, à aspect de Calamite : côtes élevées, étroites, et sillons profonds et étroits également. Cicatrices foliaires de très petite taille, distantes les unes des autres, allongées, de forme ovoïde, rétrécies et échancrées au sommet. Cette Sigillaire n'est qu'une forme de la *Sigillaria rugosa* à côtes très étroites. »

2^o Études antérieures.

1899. Ch. Eg. BERTRAND, *Annals of Botany*, vol. XIII, p. 607.

1910. A. C. SEWARD, *Fossil Plants*, vol. II, p. 218 à 224, fig. 202 C.

1920. D. H. SCOTT, *Studies in Fossil Botany*, 3^e éd., vol. I, p. 205.

1927. Ph. HAGÈNE, Structure de la crête ligneuse dans quelques Sigillaires (*Ann. Soc. Géologique Nord*, p. 56 à 64, fig. 1 et 2).

En 1899, dans une étude préliminaire de la structure interne du fragment de tige trouvé à Hardingham, Ch.-Eg. BERTRAND, alors professeur à la Faculté des Sciences de Lille, donna la description suivante :

« La structure du bois, qui, par endroits, est parfaitement préservée, ressemble à celui du *Diploxyylon* (1) ; le bois primaire constitue une couronne continue à développement centripète. Extérieurement, celle-ci est entourée par une zone de bois secondaire centrifuge, mais le cambium et le phloème ainsi que les tissus centraux sont complètement disparus. La région périphérique carbonisée de la tige consiste en un tissu sclérifié dont les éléments aux parois épaisses et brunes contiennent une substance amorphe jaune. » D'autre part, il distingua la présence d'éléments particuliers au niveau des dents. Il décrivit « des groupes superficiels de trachées spiralées placées latéralement de part et d'autre des dents saillantes à quelque distance du point de départ d'une trace foliaire. Dans le voisinage immédiat de l'origine d'une trace foliaire, les éléments spiralés forment une bande médiane dans le milieu du sinus ».

Les observations de Ch.-Eg. BERTRAND furent reprises plus tard successivement par A. C. SEWARD (2) et D. H. SCOTT (3) dans leurs traités généraux.

En 1927, dans une note présentée à la Société géologique du Nord, Ph. HAGÈNE compara la structure interne de la *Sigillaria Bretoni* à celle observée par KIDSTON dans la *Sigillaria scutellata* et tira les conclusions suivantes : « Nous avons constaté que les deux groupes ou cordons latéraux formés par les plus petits éléments du bois primaire (c'est-à-dire du protoxylème) et disposés de part et d'autre de chaque dent du cylindre ligneux primaire, groupes décrits seulement dans la Sigillaire d'HARDINGHEN, existaient aussi dans d'autres espèces du même genre. Latéralement, à ces groupes, on observe des lames tangentielles des mêmes éléments, lames aux dépens desquelles se forment les traces foliaires. Cette structure

(1) Pendant longtemps le genre *Sigillaria* n'a été connu en structure que par deux catégories de fragments :

— la première étant composée d'une partie de l'écorce dépourvue de cicatrices foliaires et présentant partout la même structure. A. BRONGNIART les avait provisoirement réunies sous l'appellation de *Dictyoxyylon* à cause de l'aspect réticulé du tissu ;

— la seconde groupant des fragments cylindriques assez fréquents qui offraient l'aspect d'un tissu ligneux rayonnant de tige de Dicotylédone très régulier. Ces fragments avaient été désignés par A. BRONGNIART sous le nom de *Sigillaria xylyna*. La présence simultanée de ces deux sortes de fragments dans les mêmes gisements avait conduit ce dernier à conclure à leur rapport probable, idée qui se trouva vérifiée par la suite lors de la découverte d'échantillons plus complets.

(2) A. C. SEWARD, 1910, *Fossil Plants*, t. II, p. 221.

(3) D. H. SCOTT, 1920, *Studies in Fossil Botany*, t. I, p. 205.

accentue les étroites relations des deux genres voisins *Sigillaria* et *Lepidodendron*. Elle nous montre un premier indice de séparation des faisceaux, séparation qui est partiellement réalisée dans la *Sigillaria spinulosa* et est complète dans la *Sigillaria Menardi* » (1).

D'une façon générale, les différentes notes relatives à la structure interne de la *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin ne sont que préliminaires et ne font état que d'études ayant essentiellement porté sur la structure de la stèle vasculaire ligneuse de la tige, et cela avec, semble-t-il, le seul souci d'éclairer les rapports entre les deux genres *Sigillaria* et *Lepidodendron*.

3^o Étude analytique de l'anatomie de la tige.

1^o **Introduction.** — L'étude analytique de l'anatomie de la tige de la *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin que nous allons exposer est le développement d'un travail réalisé pour une thèse de diplôme d'études supérieures soutenue devant la Faculté des Sciences de Lille en juin 1957 et dont certains chapitres condensés sont déjà parus dans diverses publications (2).

Nous avons repris et développé ce travail tout en précisant certains points pour son sujet même et surtout en vue de l'étude plus générale de la comparaison des structures internes de diverses espèces de Sigillaires entre elles et avec le genre *Lepidodendron*, qui est, en général, considéré comme leur étant très voisin.

2^o **Étude des différents tissus** (Pl. I et Pl. II). — Anatomiquement, la tige de la *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin se révèle constituée par :

— une stèle vasculaire libéro-ligneuse centrale avec une zone médullaire axiale et pourvue de tissus de seconde formation (3) ;

(1) *Sigillaria Menardi* = *Sigillaria Brardi*.

(2) 1957. Différenciation de la structure de la paroi des trachéides dans le tissu vasculaire ligneux de la tige chez *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin (*Bull. Soc. Bot. Nord de la France*, t. X, n° 2, p. 65-71, Pl. I, fig. 1, 2, 3, 4, Pl. II). — Caractéristiques anatomiques de la tige de *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin [*Comptes rendus Acad. Sc.*, t. 224, p. 2959-2961 (en collaboration avec P. Corsin)]. — Sur la genèse et l'émission des cordons vasculaires ligneux destinés aux feuilles chez *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin [*Comptes rendus Acad. Sc.*, t. 244, p. 3077-3080 (en collaboration avec P. Corsin)]. — Étude de la structure interne de la tige chez *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, t. XIII, 11^e série, p. 71-89, Pl. I, II, III, A, et fig. 1, 2 et 3).

(3) Nous utilisons les appellations « bois de première formation » au lieu de « bois primaire », « bois de seconde formation » au lieu de « bois secondaire », « écorce de première formation » au lieu de « écorce secondaire »... non pour compliquer à plaisir une nomenclature déjà fournie, mais parce que nous avons voulu mettre en valeur le fait que ces appellations désignent des tissus qui diffèrent par leur mode de formation. Au cours du développement de la plante, et cela est particulièrement net chez les Lépidophytes arborescentes, il y a deux formations « successives » de bois : une première (protoxylème et métaxylème) en liaison avec la phase de croissance en hauteur de la plante, la seconde (deutéroxylème) correspondant à la phase d'accroissement diamétral. Chez les plantes actuelles à formations dites « secondaires », les deux phases de leur développement sont moins nettement exprimées dans l'anatomie, la deuxième estompe la première à cause du caractère lent et discontinu du développement de ces plantes et de la différenciation plus précoce des tissus de seconde formation (compte tenu des degrés dans l'évolution générale des flores).

— une écorce très puissante au sein de laquelle s'est développé un tissu de seconde formation important, mais en grande partie détruite lors de la fossilisation.

A. La stèle centrale (Pl. I). (Lames nos 1289-29, 1289-43, 1289-49. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.) La stèle centrale est composée d'une région médullaire axiale (*rm*, Pl. I, fig. 1) entourée par une couronne de tissus vasculaires ligneux formée de xylème de première formation (b^1 , Pl. I, fig. 1) dans sa partie interne et de xylème de seconde formation ou deutéroxylème ($dx = b^2$, Pl. I, fig. 1 ; Pl. II, fig. 1) dans sa partie externe. Le contact entre ces deux tissus ligneux se fait suivant une ligne régulièrement ondulée avec dents et sinus alternant (1). Une couronne de tissu vasculaire libérien faisait suite, vers l'extérieur, au bois.

1° La région médullaire (*rm*, Pl. I, fig. 1). Elle correspond à une colonne axiale qui, dans les différentes lames minces observées, nous est apparue occupée par de la matière minérale dans laquelle sont inclus divers débris non identifiables. Cette région médullaire présente un développement important et devait être, sur le vivant, occupée par un tissu parenchymateux.

2° La stèle vasculaire (Pl. I) : dans les différentes lames minces qui correspondent à des coupes transversales de la tige, la stèle vasculaire montre successivement en allant de la région médullaire vers l'extérieur :

I. — UN BOIS DE PREMIÈRE FORMATION (b^1 , Pl. I, fig. 1) qui se présente sous la forme d'une couronne continue, entourant la région médullaire à laquelle il fait suite. Il est composé d'éléments (2) très allongés et de grosseur inégale : les plus fins étant situés vers l'extérieur et les plus gros près de la région médullaire (le contact moelle-bois ne peut être défini). Ceux-ci diffèrent entre eux à la fois par leur longueur et le diamètre de leur section. Les plus petits sont aussi les plus courts et leurs deux extrémités en biseau se présentent souvent ensemble dans le champ du microscope pour un grossissement faible. Les plus gros, dont le contour est polygonal avec allongement radial, sont beaucoup plus allongés ; ils ont aussi des extrémités closes et arrondies (*éu*, Pl. I, fig. 4).

Ce ne sont pas de vrais vaisseaux, mais des sortes d'utricules ligneux ou trachéides (2). Les coupes radiales (Pl. I, fig. 3, 3 *a*, 3 *b*, 3 *c* et 4) et les coupes tangentielles montrent que presque tous ces trachéides ont des parois ornées de fines stries transversales nombreuses et parallèles les unes

(1) L'appellation de « dents » est réservée aux parties convexes vers l'extérieur et de « sinus » aux parties concaves. Les dents et les sinus alternent régulièrement, ils correspondent respectivement aux sections transversales des côtes et des sillons qui s'étendent verticalement sur toute la surface externe du cylindre de bois de première formation.

(2) Ces éléments, dont la paroi présente une ornementation ligneuse sous forme de barres très fines transversales et parallèles, ont été appelés par A. BRONGNIART « trachéides ». Signalons que dans le *Dictionnaire des Sciences Naturelles, par plusieurs professeurs du Jardin du Roi et des principales écoles de Paris* (1827), il était signalé que le terme « utricule » était « quelquefois employé comme synonyme de cellule, vaisseau cellulaire ».

aux autres. Ils rappellent les vaisseaux rayés — ou scalariformes — des Fougères et des Lycopodiacées actuelles.

Le bois de première formation comprend le protoxylème et le métaxylème :

a. *Le protoxylème* : les éléments les plus fins, situés à la périphérie de la couronne de bois de première formation, ont une paroi ornée d'un filament de lignine en forme de spirale. Ils représentent de véritables trachées (1) dont l'ensemble correspond au protoxylème (*px*, Pl. I, fig. 1 et 3 ; et fig. 1 du texte). A première vue, ils paraissent être diffus le long des « sinus » de la ligne de démarcation, entre le bois de première formation et le deutéroxylème. Bien que ce contact ait été à l'origine d'un décollement à ce niveau, rendant par suite très délicate l'étude des tissus qui s'y trouvaient, un examen approfondi permet de remarquer que les trachées absentes au sommet des « dents » sont localisées suivant une ou deux assises au niveau des « sinus ». Plus précisément, comme l'avait remarqué Ph. HAGÈNE (2), les trachées sont localisées dans chacun des sinus en deux « pointements trachéens » symétriques, orientés vers le fond de ceux-ci. Dans un même sinus, les deux pointements présentent un développement égal ; par contre, d'un sinus au suivant, ils sont inégalement développés.

b. *Le métaxylème* (*mx*, Pl. I et fig. 1 du texte) : l'ensemble des trachéides rayés constituant la presque totalité du bois de première formation représente le métaxylème. Si, à première vue, ceux-ci semblent disposés sans ordre défini, en fait ils se sont différenciés suivant des directions divergentes (3) à partir de chaque pointement trachéen. Comme chaque sinus possède deux pointements, il y a également deux groupes correspondants d'éléments de métaxylème dont la rencontre se fait sensiblement au niveau du plan médian de celui-ci tandis que les points de jonction avec les groupes correspondant à deux sinus voisins ont lieu approximativement selon le plan radial passant par le sommet de chacune des deux dents adjacentes. Pour une même dent, à l'inégalité des deux pointements trachéens correspond un développement inégal des deux groupes de trachéides rayés correspondants. Dans la région interne de la couronne de métaxylème les directions de différenciation prennent toutes la même orientation vers l'axe de la tige ; aussi, de divergentes qu'elles étaient initialement, ces directions deviennent-elles secondairement centripètes et les trachéides, au

(1) C'est leur ressemblance avec les tubes respiratoires des Insectes qui leur vaut le qualificatif de trachées.

(2) Ph. HAGÈNE, 1927, Structure de la crête ligneuse dans quelques Sigillaires (*Ann. Soc. Géol. Nord*, p. 56-64, fig. 1 et 2).

(3) Nous employons ici l'expression « différenciation divergente » dans le sens de « différenciation suivant des directions divergentes » sans qu'il y ait un rapport avec la notion de « divergent », unité vasculaire que BEAUVERIE a redéfinie dans son *Étude sur les Cryptogames vasculaires vivantes et fossiles* (p. 11) comme étant « la pièce libéro-ligneuse la plus simple que l'on puisse trouver chez les Fougères. Il comprend : un pôle ligneux, les deux lames divergentes qui en partent et le liber qui les tapisse sur les deux faces. » Cette notion de « divergent » est, à vrai dire, due à Ed. Russow (1872). Elle fut reprise également par Ch. Eg. BERTRAND.

contour polygonal varié, paraissent alors disposés sans ordre. De ce mode de différenciation, il résulte que les plus petits éléments du métaxylème se trouvent localisés au voisinage des pointements alors que les plus gros sont situés vers l'extérieur au contact de la région médullaire. Par ailleurs, il est remarquable de constater que les dents sont constituées par de fins trachéides. Malgré son apparence de continuité, l'anneau de bois de pre-

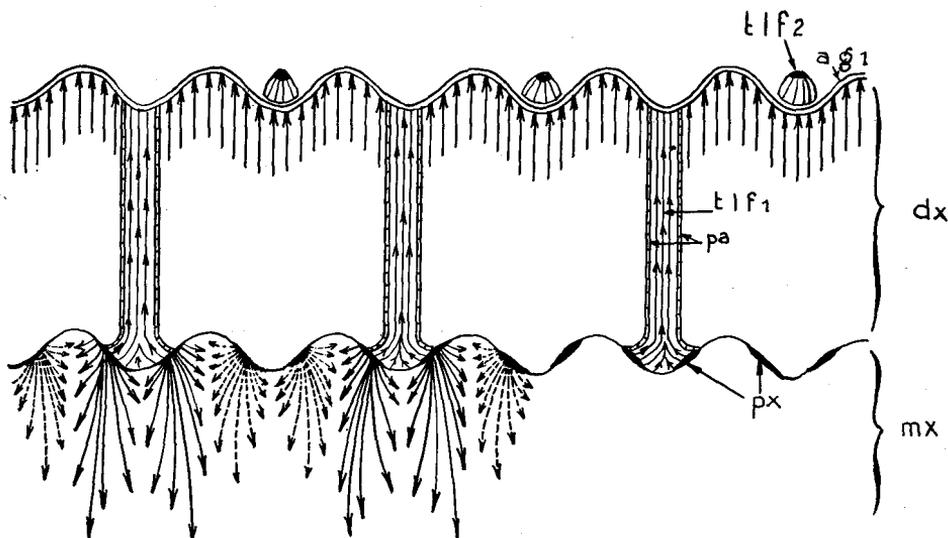


FIG. 1. — Schéma indiquant les directions de différenciation des éléments ligneux de la stèle vasculaire de la tige de *Sigillaria Bretoni* (P. B.) P. C. (coupe transversale).

mx, métaxylème ; *px*, protoxylème ; *dx*, deutéroxyème ; *ag*₁, assise génératrice libéro-ligneuse ; *pa*, cellules parenchymateuses ; *tl*₁, trace du faisceau ligneux foliaire traversant le deutéroxyème selon un trajet horizontal ; *tl*₂, trace foliaire : coupe transversale du faisceau ligneux foliaire cheminant le long du cylindre central de la tige.

mière formation résulte donc, en réalité, de la juxtaposition de plusieurs groupes d'éléments vasculaires ligneux qui, s'interpénétrant plus ou moins, se sont formés à raison de deux par sinus. La distinction de ces groupes est nette au moment de l'émission d'un faisceau vasculaire ligneux foliaire.

Dans le métaxylème, nous n'avons observé aucune trace de rayons parenchymateux, les éléments sont parfaitement contigus et ne laissent pas subsister de méats entre eux.

Le protoxylème étant situé à la périphérie du métaxylème, il est exarche.

c. *Étude de la différenciation des éléments vasculaires ligneux* (1) (Pl. I, fig. 3, 3 a, 3 b, 3 c et 5 ; fig. 2 du texte). Une coupe radiale à travers la couronne de bois de première formation (lame n° 1289-2, Collection du

(1) Nous reprenons notre note intitulée : « Différenciation de la structure de la paroi des trachéides dans le tissu vasculaire ligneux de la tige chez *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin, 1957 (*Ann. Soc. Bot. Nord*, t. X, n° 2, p. 65-71, Pl. I, fig. 1, 2, 3 et 4, Pl. II).

Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille) nous a permis d'observer divers stades successifs dans l'espace de la différenciation des ornements ligneux de la paroi des trachées et des trachéides du métaxylème (1) :

Stade 1 : trachée dont la paroi est ornée d'une spirale ligneuse unique.

Stade 2 : trachée dont la paroi présente deux spirales tournant en sens inverses.

Stade 3 : trachéide dont la paroi a une structure que nous qualifierons

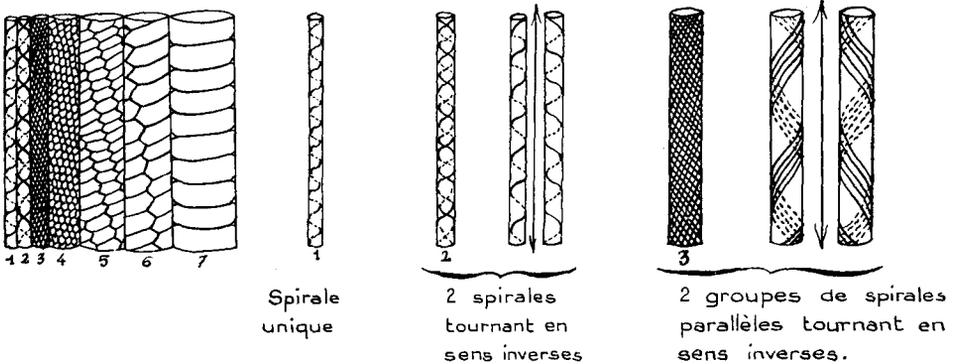


FIG. 2. — Schémas montrant la différenciation et l'évolution de la structure de la paroi des éléments vasculaires ligneux depuis la trachée à spirale unique jusqu'au trachéide rayé.

1, spirale ligneuse unique ; 2, deux spirales ligneuses tournant en sens inverses ; 3, structure grillagée à maille losangique ; 4, structure grillagée à maille hexagonale ; 5, structure grillagée à maille sub-hexagonale ; 6, structure grillagée à maille sub-rectangulaire ; 7, structure rayée ou à maille rectangulaire.

de « grillagée à mailles losangiques » correspondant à deux groupes de spirales ligneuses parallèles tournant en sens inverses.

Stade 4 : trachéide dont la paroi est à structure « grillagée à mailles hexagonales ». Les mailles sont disposées suivant des spirales assez fermées et parallèles entre elles.

Stade 5 : trachéide dont la paroi présente une structure « grillagée à mailles subhexagonales ». Les mailles sont disposées suivant des spirales parallèles moins fermées qu'au stade précédent.

Stade 6 : trachéide dont la paroi a une structure « grillagée à grandes mailles subrectangulaires ». Cette structure se traduit dans une coupe radiale par des « raies » transversales fréquemment dichotomes. Nous n'observons, en effet, qu'une partie de la paroi du trachéide dont les mailles sont disposées suivant des spirales parallèles très lâches correspondant en quelque sorte à des obliques légèrement incurvées.

Stade 7 : trachéide parfaitement rayé. Cette structure est en réalité une structure « grillagée à mailles rectangulaires » ordonnées suivant des

(1) La numérotation des trachéides dans la figure 2 du texte correspond aux numéros des stades.

files verticales. Parfois, les raies transversales (ou épaisissements transversaux de la paroi) présentent une dichotomie. Ce type de trachéide est représenté par la presque totalité des éléments vasculaires du métaxylème.

Du stade 1 au stade 7, les trachéides s'accroissent simultanément en longueur et en diamètre ; de plus, les épaisissements transversaux qui apparaissent au stade 4 présentent au cours des stades 6 et 7 une évolution relativement rapide : ils s'allongent très vite, tout en s'écartant les uns des autres. Signalons que dans quelques cas très favorables (Pl. I, fig. 5), on peut observer à l'aide d'un très fort grossissement de fins filaments verticaux ligneux (*fl.*, Pl. I, fig. 5) qui réunissent deux épaisissements transversaux consécutifs.

Il est remarquable de constater que les trachéides à structure grillagée présentent une très nette évolution de la « maille » qui, initialement de forme losangique, devient rectangulaire en passant successivement par les formes géométriques intermédiaires : hexagonale, subhexagonale et subrectangulaire. Ainsi la structure grillagée à mailles losangiques dériverait du stade 2 par suite de l'accroissement du nombre de spirales et par les « soudures » que celles-ci contracteraient à leur point de contact. Nous serions alors en présence d'une succession, dans l'espace, de stades de différenciation de la paroi depuis la forme à une spirale unique jusqu'à la forme trachéide rayé. Par ailleurs, dans la lame n° 1289-1 (Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille), nous avons observé un trachéide qui présentait :

- à son extrémité inférieure, une structure grillagée à mailles subhexagonales (stade 5),
- dans sa partie moyenne, une structure grillagée à mailles hexagonales (stade 4),
- à son extrémité supérieure, une structure grillagée à mailles losangiques (stade 3).

Passant de la simple observation statique à un point de vue dynamique, nous sommes conduits à penser qu'il y a parallélisme entre les divers stades de différenciation observés dans l'espace à un moment donné et le développement d'un trachéide. Autrement dit : un trachéide, au cours de sa différenciation à partir d'un élément parenchymateux d'origine procambiale, passerait successivement, *in situ*, par des phases correspondant aux stades observés dans l'espace. C'est ainsi qu'un trachéide rayé passerait par une série de phases homologues respectivement aux stades 1, 2, 3, 4, 5 et 6. Nous retrouvons là une donnée bien connue en embryologie et anatomie comparée animales, à savoir que « l'ontogénie résumerait la phylogénie ». Mais des phénomènes d'accélération pourraient toutefois se manifester : au fur et à mesure de leur ordre de formation, les trachéides présenteraient une différenciation de plus en plus rapide et poussée. L'accélération pourrait aller jusqu'à des sortes de sauts de phases, par exemple le stade 3 peut être atteint d'emblée à partir de la cellule procambiale sans avoir été précédé par des phases correspondant aux stades 1 et 2 ; ce serait notamment le cas des trachéides constituant le bois de seconde

formation qui, comme nous le remarquons ultérieurement, présentent toujours la structure rayée.

L'observation d'une différenciation progressive de la paroi des trachéides dans l'espace, depuis la trachée à spirale unique jusqu'au trachéide de structure rayée nous permet de constater un passage progressif et continu du protoxylème au métaxylème, termes relevant d'une nomenclature habituellement utilisée, mais qui ne devraient désigner que des degrés de différenciation de la paroi des trachéides dans le bois de première formation au moins chez *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin.

II. — UN BOIS DE SECONDE FORMATION OU DEUTÉROXYLÈME ($dx = b_2$ Pl. I, fig. 1, 2 et 3 ; dx , fig. 1 du texte). — Le deutéroxylème se présente sous la forme d'une couronne continue dont le bord interne épouse étroitement le contour du bois de première formation et dont le bord externe

est également ondulé avec régularité de sorte que cette couronne de deutéroxylème conserve sur tout sa longueur une largeur égale. Ce bois est constitué par un tissu dont les éléments à contour hexagonal ou subcarré sont disposés régulièrement en séries rayonnantes, tantôt contiguës, tantôt séparées par d'étroits intervalles. Ces derniers sont occupés par une ou, plus rarement, deux rangées de très petites cellules de contour rectangulaire ou carré, à paroi très fine, de nature parenchymateuse (*ép*, Pl. I, fig. 2). De temps à autre, surtout dans la région externe, une nouvelle file de trachéides s'intercale entre les rangées déjà existantes. Dans une même file, les trachéides sont de plus en plus gros lorsque l'on va de l'axe vers la périphérie de la tige ; ils ont été engendrés par une assise cambiale qui

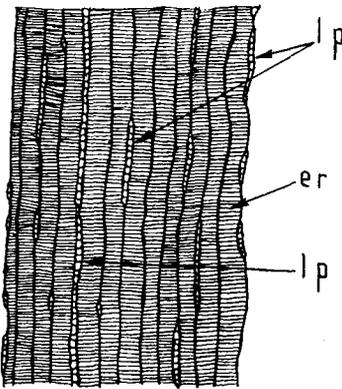


FIG. 3. — Schéma d'une coupe tangentielle dans le deutéroxylème.

lp, lame de cellules pa renchymateuses ; *er*, éléments vasculaires dont la paroi présente des raies transversales ligneuses.

était située à la périphérie de la couronne de deutéroxylème, ce dernier a donc un développement du mode centrifuge. Les coupes radiales et tangentielles (lames 1289-1 et 1289-2) (Pl. I, fig. 3, 3 a, 3 b et 3 c ; fig. 3 du texte) révèlent que tous les éléments vasculaires qui le composent sont des trachéides rayés sur toutes leurs faces différant des éléments du métaxylème par : leurs dimensions en général plus faibles et leurs épaisissements ligneux transversaux qui sont plus fins et plus proches les uns des autres. Les coupes tangentielles mettent également en évidence la présence de rayons parenchymateux. Ceux-ci correspondent à des lames radiales de tissu à petites cellules parenchymateuses analogues à celles que nous avons signalées dans les coupes transversales. Elles sont composées, en largeur, d'une ou parfois deux cellules et sont peu développées dans le

sens vertical, de sorte qu'elles s'intercalent entre les files de trachéides en ne déterminant que de légères courbures de ceux-ci à leur niveau. En divers endroits, les cellules ont été détruites et l'espace vide qu'elles ont laissé entre les trachéides est important et doit probablement correspondre au passage d'un faisceau vasculaire ligneux foliaire.

Le deutéroxyème par les modalités de sa formation et son développement à partir d'une assise cambiale située à sa périphérie, est lié à l'accroissement diamétral de la plante tandis que le bois de première formation est lié à la croissance en hauteur. Aussi peut-on concevoir que la structure spiralée des trachées permet l'élongation alors que les ornements (ou épaississements) en rayures transversales favoriseraient l'accroissement diamétral du trachéide.

Nous avons utilisé les appellations « bois de première formation » au lieu de « bois primaire » et « bois de seconde formation » au lieu de « bois secondaire » parce qu'il ne faut pas voir en eux deux degrés d'évolution de cellules d'une même origine, mais deux tissus ou plus précisément deux formations d'éléments vasculaires ligneux liées, la première, à la phase de croissance en hauteur de la tige et, la seconde, à la phase de croissance diamétrale, laquelle dans le temps commence après le début de la première. En effet, au début du développement de la plante, seule la croissance en hauteur se manifeste, puis, ensuite, l'accroissement diamétral commence à se produire et l'importance de ce dernier augmente, puis se maintient tandis que la première décroît en intensité. Tout se passe comme si le potentiel vital, ou l'énergie de croissance, de la plante s'exprimait en premier suivant des vecteurs de direction verticale (vers le haut pour la tige et vers le bas pour les organes souterrains), puis ensuite suivant des vecteurs horizontaux (radiaux pour la plupart, parfois tangentiels). Au début de la croissance, toute l'énergie est manifestée suivant les vecteurs verticaux (tissus dits primaires), puis suivant des vecteurs horizontaux (tissus dits secondaires), ces derniers prenant une valeur de plus en plus importante tandis que les premiers tendent à s'annuler. Dans la tige de la *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin, de la coexistence d'un bois de première formation et d'un bois de seconde formation aussi développés l'un que l'autre, il faut en déduire non seulement la place de cette plante dans une série phylogénétique, mais aussi une modalité de développement caractérisée par une croissance en hauteur rapide et un accroissement diamétral plus lent, continu et plus long. Chez les plantes actuelles dites à « formations secondaires » les deux phases du développement sont moins nettement exprimées dans l'anatomie, la deuxième estompant la première à cause du caractère lent et discontinu (saisonnier) du développement de ces plantes et par suite de l'apparition plus précoce des tissus de seconde formation. Par ailleurs, lors de l'étude des tissus corticaux des tiges rapportées à *Sigillaria Brardi* (Brongniart), nous préciserons qu'un tissu d'origine cambiale peut rester à un stade de développement primaire ou évoluer secondairement.

3° Une assise cambiale libéro-ligneuse : elle a été complètement détruite lors de la fossilisation, et cela en raison même de la fragilité des éléments parenchymateux qui devaient la constituer. Par son activité mitotique intense, elle formait : vers l'axe de la tige le deutéroxyème et, vers l'extérieur, du liber de seconde formation ou deutérophloème.

4° Un tissu vasculaire libérien : nous n'avons observé aucun élément qui puisse être rapporté au liber. Qu'il soit de première ou de seconde formation, le liber a été totalement détruit. Il devait, très probablement, former, en coupe transversale, une couronne peu large qui entourait le bord externe du deutéroxyème.

B. Les tissus corticaux (Pl. II). — Les tissus qui constituaient les différentes régions de l'écorce ont été pour la plupart désorganisés et détruits lors de la fossilisation, aussi notre connaissance sur les formations corticales de la tige de la *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin n'est-elle que très partielle. Nous distinguerons l'écorce interne, l'écorce moyenne et l'écorce externe.

I. — LA RÉGION CORTICALE INTERNE OU ÉCORCE INTERNE (*éi*₂, Pl. II, fig. 1). — Dans les coupes transversales de la tige (lames nos 1289-6, 1289-7, 1289-8, 1289-29, 1289-43 et 1289-48, Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille), nous avons observé, à l'extérieur et au voisinage du bois de seconde formation, de nombreux groupes d'éléments ligneux dispersés dans la sidérose et que nous avons dénommés « îlots » en raison de leur aspect général. La plupart se présentent, dans la mesure où ils n'ont pas été trop désorganisés, sous la forme d'une couronne plus ou moins circulaire et constituée de gros éléments à contour polygonal avec allongement radial par rapport au centre de l'îlot, et à paroi foncée assez épaisse. Ces éléments rappellent, à s'y méprendre, les trachéides du métaxylème de la stèle vasculaire centrale, au point que l'on pourrait en première analyse les considérer comme des parties détachées de celui-ci.

Dans les lames 1289-6 et 1289-7, plusieurs îlots sont coupés obliquement et l'on peut alors observer qu'ils sont constitués d'éléments à paroi ornée d'épaississements ligneux transversaux, aussi leur analogie avec les trachéides du métaxylème est-elle encore plus frappante.

Le tissu qui occupait la région centrale des îlots a été généralement détruit et le vide ainsi laissé a été occupé par de la sidérose ; toutefois, dans la lame 1289-48, nous avons remarqué trois îlots où il a subsisté (Pl. II, fig. 2). En effet, ceux-ci présentent une partie centrale occupée par des éléments à contour polygonal, un peu moins gros et surtout à paroi beaucoup plus mince que celle des éléments rayés qui les entourent. Il s'agit d'un tissu parenchymateux médullaire. Dans cette même lame, deux îlots présentent à leur périphérie de petits éléments à contour subhexagonal (*uls*, Pl. II, fig. 2), à paroi un peu plus mince que celle des éléments rayés,

mais plus épaisse que celle des éléments de la partie centrale de l'ilot ; ils semblent être ordonnés avec régularité en files contiguës radiales par rapport au centre de l'ilot, mais ils ne sont pas assez nombreux pour qu'on puisse affirmer la réalité de ce dernier caractère.

Récemment, nous avons pu observer dans la lame 1289-43, après l'avoir éclaircie, un ilot entouré par une couronne de trachéides ordonnés en files radiales contiguës (*uls*, Pl. II, fig. 3). De toute évidence il s'agit d'une couronne de bois de seconde formation. Ainsi les ilots sont des sections transversales de cordons vasculaires ligneux constitués comme la stèle centrale de la tige par un parenchyme médullaire en position axiale, entouré par un cylindre constitué de trachéides correspondant à un bois de première formation, auquel fait suite immédiatement, vers l'extérieur, un cylindre de trachéides régulièrement ordonnés en files radiales par rapport à l'axe du cordon. Le bois de seconde formation devait être entouré par du tissu vasculaire libérien, mais celui-ci aurait été détruit.

La nature anatomique et le rôle physiologique de ces « cordons corticaux » nous sont demeurés longtemps énigmatiques d'autant plus que, du moins à notre connaissance, de telles formations n'avaient jamais été signalées dans les tiges de Sigillaires et de Lépidodendrons étudiées en structure. Nous avons été réduits jusqu'à présent à envisager quelques hypothèses sur la nature et le rôle de ces cordons. Ainsi nous avons discuté les interprétations suivantes :

Première interprétation : les cordons corticaux seraient des faisceaux vasculaires foliaires. Mais ils sont bien trop nombreux et surtout leur organisation est différente de celle de tels faisceaux connus à la périphérie immédiate de la stèle centrale et dans les feuilles.

Deuxième interprétation : ces cordons auraient eu essentiellement un rôle de soutien et de résistance aux forces de flexion. Cette interprétation nous a toujours paru peu vraisemblable considérant que si les éléments rayés pouvaient jouer un rôle de soutien (rôle d'un sclérenchyme) ils devaient représenter surtout des éléments vasculaires.

Troisième interprétation : il s'agirait de véritables cordons vasculaires libéro-ligneux spéciaux.

Et, dans ce cas, deux éventualités sont à considérer :

— ou bien ils appartiendraient à la tige qui deviendrait polystélisque et par suite serait, chez *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin, bien différente de celle des autres Sigillaires et des Lépidodendrons ; aussi à notre avis cette hypothèse est à exclure ;

— ou bien ils seraient émis par la stèle caulinaire et destinés à certains organes de la plante, notamment aux épis sporifères portés par la tige. Cette hypothèse à laquelle nous nous rallions permettrait d'expliquer la grande abondance de ces cordons vasculaires (habituellement le collier sporifère des Sigillaires contient un grand nombre d'épis). On comprendrait également pourquoi de telles zones d'« ilots » ne sont pas trouvées fréquemment (les régions fertiles sont beaucoup moins abondantes à l'état fossile que les autres parties de la tige).

Au contact de la couronne de deutéroxylème, nous avons remarqué la présence de groupes d'éléments ligneux (*tf*, Pl I, fig. 1 et Pl. II, fig. 1) de contour général presque semi-circulaire. Nous montrerons par la suite qu'ils représentent les sections transversales de faisceaux vasculaires émis par la stèle centrale de la tige et se rendant aux feuilles (1).

Du tissu fondamental de l'écorce interne, très probablement parenchymateux, il n'en demeure plus aucune trace. Les cordons ligneux mécaniquement plus résistants et plus rigides ayant joué les uns par rapport aux autres au cours de la fossilisation ont dû dilacérer et favoriser la destruction de ce tissu déjà fragile par nature et le vide laissé à la suite de sa disparition a été comblé par de la matière minérale.

II. — LA RÉGION CORTICALE MOYENNE OU ÉCORCE MOYENNE (*ém*, Pl. II, fig. 5, 6 et 7). — Dans plusieurs lames (n^{os} 1289-7, 1289-19, 1289-33 et 1289-40, Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille) correspondant à des coupes transversales de la tige, nous avons remarqué, situées à l'extérieur de la « zone à îlots », des plages d'un tissu à l'état carbonisé remarquable par la forme et la disposition régulières de ses éléments. Ceux-ci ont, en effet, un contour carré ou rectangulaire et sont ordonnés en files radiales comprenant chacune au moins 150 éléments. Il s'agit d'un tissu homogène qui doit dériver du fonctionnement d'une assise cambiale située dans la région moyenne de l'écorce. Aussi ces plages de tissu carbonisé doivent-elles représenter les restes d'une importante écorce de seconde formation dont la présence ne paraît nullement invraisemblable dans une tige où la stèle vasculaire renfermait des tissus d'origine cambiale relativement bien développés. Les lames 1289-7, 1289-17, 1289-24 et 1289-38 présentent, à l'extérieur des plages de tissu carbonisé, des régions brunâtres (Pl. II, fig. 6) plus ou moins ondulées traduisant un aspect cannelé. Leur position dans la tige paraît être très proche de la surface externe. Elles présentent fréquemment des déchirures qui semblent correspondre à des fentes de retrait. Tout concourt à donner l'apparence d'une localisation élective d'une matière d'origine organique ou minérale sur un substratum bien défini. Un examen approfondi des parties les plus minces nous a permis d'y reconnaître une structure organisée sous forme d'éléments cellulaires ordonnés en files radiales parfaitement contiguës à paroi assez mince, de contour carré dans les assises les plus internes et rectangulaire dans les assises les plus externes. Ce tissu présente de grandes affinités avec celui des plages précédemment décrites. L'un et l'autre doivent dériver de la même assise cambiale. L'imprégnation par une substance bitumineuse aurait empêché la carbonisation de ces éléments.

(1) Par « trace foliaire » on désigne habituellement le système vasculaire de la feuille tel qu'il peut apparaître au niveau de la cicatrice laissée par celle-ci sur la tige. Par extension, cette dénomination est également appliquée au système vasculaire foliaire tel qu'il apparaît dans une section transversale de la feuille ou de la tige. En 1945, Paul BERTRAND a précisé cette notion en définissant la trace foliaire comme : « l'ensemble du système vasculaire de la feuille. C'est la section transversale dans l'ensemble de ce système soit à l'intérieur de la tige, soit à un niveau quelconque dans le pétiole primaire ».

Bien que connue seulement à l'aide de fragments épars et mal conservés, la région corticale moyenne, formée de tissus de seconde formation, devait être très puissante et plus importante que la région corticale interne essentiellement de première formation.

III. LA RÉGION CORTICALE EXTERNE OU ÉCORCE EXTERNE (*éex*, Pl. II, fig. 7). — Dans les lames 1289-19, 1289-33 et 1289-40 (Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille), tout à fait à la périphérie de l'échantillon et, par suite, de la tige, se trouvent quelques plages d'un tissu constitué d'éléments cellulaires de contour polygonal avec allongement radial très net, à paroi relativement mince. Certains d'entre eux paraissent avoir subi un reclonement tangentiel. Ce tissu, dans la lame 1289-33 (*éex*, Pl. II, fig. 7), fait suite vers l'extérieur au tissu de seconde formation précédemment décrit et dont il se distingue très nettement par le contour et la disposition irrégulière de ses éléments. De première formation, il appartient à la région corticale externe. La zone périphérique de cette région corticale est détruite. Elle est à l'origine de la pellicule charbonneuse qui recouvre la surface externe de la partie minéralisée de l'échantillon et supporte les cicatrices foliaires au niveau des côtes.

SIGILLARIA RUGOSA (A. BRONGNIART) ZEILLER.

1^o Localisation stratigraphique.

La *Sigillaria rugosa* (A. Brongniart) Zeiller, dont les empreintes et les moulages de la surface externe de la tige révèlent un grand polymorphisme, a une dispersion horizontale très étendue. Sa présence a été, en effet, observée dans tous les bassins houillers d'âge Westphalien exploités en : Angleterre, France, Belgique, Westphalie, Silésie, dans le Donetz et même en Pennsylvanie. Au point de vue extension verticale, les formes rapportées à cette espèce ont été trouvées dans des terrains allant de la base du Namurien à la partie supérieure du Westphalien B (assise d'Anzin).

2^o Étude analytique de l'anatomie de la tige.

Notre étude de la structure interne de la tige de *Sigillaria rugosa* (A. Brongniart) Zeiller a été réalisée à partir de quatre lames minces de la Collection du Laboratoire Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille. Ces lames ont été taillées par James LOMAX à partir de *coal-balls* provenant du bassin houiller d'Angleterre :

— deux lames n^{os} 2453-2 et 2453-3 correspondent à des sections transversales successives ;

— deux lames n^{os} 2453-5 et 2453-6 sont des coupes tangentielles de côtes au niveau de traces foliaires.

1° *Coupes transversales* (Pl. III, fig. 1). — Les deux lames correspondant à des coupes transversales de la tige ne nous ont permis d'observer que la stèle vasculaire ligneuse centrale et les tissus corticaux tout à fait externes ; les autres tissus : moelle, liber et régions interne et moyenne de l'écorce, ont été désorganisés voir pour la plupart détruits lors de la fossilisation.

A. LA STÈLE VASCULAIRE LIGNEUSE CENTRALE (Pl. III, fig. 1). — Elle apparaît constituée de deux couronnes concentriques étroitement emboîtées :

- l'une, interne, est de première formation (b_1 , Pl. III, fig. 1) ;
- l'autre, externe, est de seconde formation ($b_2 = dx$, Pl. III, fig. 1).

Leur contact se fait suivant une ligne sinusoïdale régulière, mais, en comparaison de ce que nous avons observé chez *S. Bretoni*, les sinus et les dents ont un rayon de courbure plus grand.

1° *Le bois de première formation* (b_1 , Pl. III, fig. 1) se présente sous la forme d'une couronne continue, homogène et constituée de trachéides à paroi assez épaisse, de contour polygonal variable, paraissant disposés sans ordre, étroitement contigus, de plus en plus fins à mesure que l'on va de l'axe vers la périphérie de la tige. Le bord interne de cette couronne est régulier et sensiblement circulaire, mais l'absence totale de tissu médullaire ne permet pas d'étudier le contact entre ces deux tissus. Le contour externe est régulièrement festonné ; de plus, les trachées du protoxylème (px , Pl. III, fig. 1) sont localisées à la périphérie du métaxylème (mx , Pl. III, fig. 1) en deux massifs (ou pointements) plus ou moins développés sur les côtés de chacun des sinus. Une observation précise permet de remarquer que les trachéides du métaxylème se sont différenciés à partir des massifs de protoxylème suivant des directions initialement divergentes, puis centripètes. La stèle vasculaire ligneuse de première formation est donc du type siphonostèle à protoxylème exarche.

2° *Le bois de seconde formation ou deutéroxylème* ($b_2 = dx$, Pl. III, fig. 1).

Faisant suite immédiatement vers l'extérieur au bois de première formation, le deutéroxylème se présente sous la forme d'une couronne caractérisée par son développement faible et inégal. En effet, sa largeur varie régulièrement d'un maximum (A, Pl. III, fig. 1) où les files radiales de trachéides sont composées d'une dizaine d'éléments, à un minimum diamétralement opposé où celles-ci ne sont plus formées que de deux éléments (B, Pl. III, fig. 1).

Le faible développement du bois de seconde formation peut être lié :

— soit au fait que nous sommes en présence d'un fragment de tige jeune ou, ce qui est analogue au point de vue degré de différenciation des tissus, à un fragment de partie élevée et par suite peu âgée de la tige ;

— soit au fait que la plante serait de structure primitive et moins évoluée que le fragment de tige de *S. Bretoni* étudié. Il importe toutefois de remarquer que les restes de tiges correspondant aux espèces *S. Bretoni*

et *S. rugosa* se trouvent sensiblement dans les mêmes niveaux stratigraphiques.

Nous inclinons à penser que nous sommes en présence d'un fragment de la partie inférieure d'un rameau qui résulterait de la dichotomie d'une tige. En effet, nous avons remarqué un développement inégal analogue de la couronne de deutéroxylème dans une série de coupes successives d'une tige du *Lepidodendron vascularæ* (Binney) au-dessus d'une bifurcation (ce bois de seconde formation était aussi faiblement développé).

Les éléments vasculaires constituant chacune des files radiales de la couronne de deutéroxylème ont un contour subhexagonal, une paroi assez épaisse et leur grosseur va croissant vers l'extérieur. Assez souvent, entre deux files, il existe un espace étroit qui paraît correspondre à un décollement mais qui, en réalité, résulte de la disparition d'un rayon parenchymateux détruit lors de la fossilisation. Le deutéroxylème, ou bois de seconde formation, doit son origine au fonctionnement d'une assise génératrice libéro-ligneuse qui se trouvait située à sa périphérie dans la tige vivante.

B. L'ÉCORCE (Pl. III, fig. 1, 2, 3 et 4). — A l'extérieur de la stèle vasculaire ligneuse centrale, dont elle se trouve séparée par un large espace occupé par de la matière minérale dans laquelle sont inclus des restes de tissus divers, nous avons observé une bande continue de tissus assez bien conservés (*éex*₂, *éex*₁, *ém*, Pl. III, fig. 1) qui correspondent aux zones corticales périphériques de la tige. Comme chez *S. Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin, l'écorce interne a été en quasi-totalité détruite, seules subsistent des plages d'éléments ligneux plus ou moins désorganisées.

1° *La région corticale interne ou écorce interne* (*éi*, Pl. III, fig. 1). A l'extérieur et au voisinage de la couronne de bois de seconde formation se trouvent des plages d'éléments ligneux que nous pouvons classer en trois catégories :

— des traces foliaires ou sections transversales de faisceaux vasculaires ligneux foliaires ;

— dans la lame n° 2453-3, un « îlot » dont l'organisation est identique à celle des îlots décrits dans l'écorce interne de *S. Bretoni*, mais il est dépourvu de deutéroxylème ;

— des groupes de trachéides ligneux qui doivent résulter de la désorganisation d'îlots.

Ces restes correspondent à des formations de passage dans l'écorce interne, mais ne font pas partie du tissu fondamental de cette dernière, lequel a complètement disparu.

2° *La région corticale moyenne ou écorce moyenne* (*ém*, Pl. III, fig. 1, 2 et 4 ; Pl. IV, fig. 1). A une certaine distance de la stèle centrale, les tissus périphériques de la tige sont en partie conservés sous forme d'une bande concentrique ondulée, dans laquelle on peut distinguer trois zones : la plus interne correspond à la partie périphérique de l'écorce moyenne

tandis que les deux autres zones correspondent à l'écorce externe.

L'écorce moyenne, ou du moins ce qu'il en subsiste, est caractérisée par la disposition très régulière de ses éléments en files radiales parfaitement contiguës. Ceux-ci présentent une paroi assez épaisse, un contour subhexagonal dans les assises les plus internes et subcarré, avec un léger allongement radial, dans les assises les plus externes (*ém*, Pl. III, fig. 2). En allant de l'extérieur vers l'axe de la tige, ils sont de plus en plus fins et le nombre de files radiales s'accroît par intercalation de nouvelles rangées. Une file correspondant à toute l'épaisseur de cette zone comporte au maximum 20 à 25 éléments. Il est d'ailleurs remarquable de constater que cette zone se présente sous la forme d'un anneau ondulé qui conserve une épaisseur sensiblement constante sur tout le pourtour de la tige et rappelle dans son allure générale la couronne de deutéroxyème. Nous n'avons pas été en mesure d'observer des coupes radiales dans ce tissu ; toutefois, ce dernier doit être considéré comme un tissu cortical de seconde formation dérivant d'une assise cambiale située sur son bord interne. Or le bord interne de cette zone est régulièrement ondulé et il semble que l'assise cambiale, formée de cellules parenchymateuses fragiles, ait été, lors de la fossilisation, une surface de rupture à l'origine d'un décollement régulier à son niveau. Cette zone de tissu de seconde formation représenterait donc la partie externe, peu puissante, de l'écorce moyenne élaborée vers l'extérieur par le cambium cortical et elle équivaldrait chez les plantes actuelles au suber.

De la région interne de l'écorce moyenne, provenant du fonctionnement de l'assise génératrice vers l'intérieur, il ne subsiste aucune trace.

3° *La région corticale externe ou écorce externe* (*éex*₁ et *éex*₂, Pl. III, fig. 1, 2 et 3). Située à l'extérieur de l'écorce moyenne, mais lui faisant suite, l'écorce externe présente deux tissus d'aspects différents qui correspondent respectivement à sa zone interne et à sa zone externe.

— La zone interne (*éex*₁, Pl. III, fig. 1, 2 et 3) est constituée par un tissu inégalement développé et formé d'éléments d'aspect cellulaire, parenchymateux, de contour polygonal variable avec toutefois un allongement radial. Ils sont étroitement juxtaposés les uns contre les autres, ne laissant subsister entre eux aucun méat ou espace libre ; apparemment disposés sans ordre, ils sont de plus en plus fins au fur et à mesure que l'on va vers l'extérieur de la tige. Ce tissu est plus épais au niveau des côtes tandis qu'il est réduit à deux ou trois assises en face des sillons qui sculptent la surface externe de la tige. Son épaisseur va croissant d'un sillon jusqu'au milieu de la côte voisine où elle atteint sa valeur maximum. Mais, si nous considérons des coupes transversales de diverses côtes (voir Pl. III, fig. 1), nous sommes conduits à remarquer que le développement du tissu varie aussi suivant le niveau de la coupe par rapport aux cicatrices foliaires. Et ces observations nous amènent à préciser que, si l'existence des sillons et des côtes modelant la surface de la tige est liée à la présence des sillons et des côtes sur la surface externe du cylindre de bois de première formation

(dont la forme se répercute dans les différentes couches de tissus), leur développement (c'est-à-dire : largeur et profondeur pour les sillons, courbure pour les côtes) est en rapport avec celui des tissus de l'écorce externe.

Au niveau du contact entre les tissus qui correspondent respectivement à l'écorce moyenne et à la zone interne de l'écorce externe nous avons remarqué des éléments recloisonnés radialement et tangentiellement (*ér*, Pl. III, fig. 2). Ils conservaient l'union de ces deux tissus tandis que la tige s'accroissait en diamètre.

— La zone externe (*éex*₂, Pl. III, fig. 1, 2, 3 et 4) est formée de deux à huit assises d'éléments de contour polygonal et à paroi épaisse. Nous avons remarqué en certains endroits (ceci est net Pl. III, fig. 2) qu'ils étaient ordonnés en files radiales, mais une telle disposition régulière n'est pas générale.

Nous n'avons pu étudier de coupes radiales dans ce tissu qui est d'ailleurs imprégné d'une substance homogène brunâtre et d'aspect bitumineux. Cette imprégnation a dû se réaliser secondairement au cours de la fossilisation et elle ne semble pas devoir être considérée comme une substance résultant de la physiologie même des cellules. Tout concourt pour donner l'apparence d'une localisation élective d'une espèce de matière organique sur un substratum bien défini, qui pourrait provenir d'une humification sur place du protoplasme cellulaire, mais un apport externe a pu se faire. Le bitume pourrait résulter d'une réaction chimique, au cours des phénomènes de diagenèse, entre le protoplasme en voie d'humification et les substances composant la paroi cellulaire. Nous signalons l'analogie d'aspect entre cette substance brunâtre et le vitrain des pétrographes de la houille. Les méthodes d'analyse qualitative par les procédés habituels de coloration utilisés dans les études histologiques des végétaux actuels se révèlent ici sans résultat.

2° *Coupes tangentielles* (Pl. III, fig. 3, 3 a, et 4 ; Pl. IV, fig. 1). — A. LAME n° 2453-6 : elle renferme (Pl. III, fig. 4, et Pl. IV, fig. 1) une coupe tangentielle, légèrement oblique par rapport à l'axe de la tige, dans l'écorce externe de deux côtes voisines. Sur l'une des côtes se trouvent les traces de deux faisceaux vasculaires foliaires (*tf*, Pl. IV, fig. 1) flanqués latéralement de parenthèses (*par*, Pl. IV, fig. 1) et séparant les deux traces : une zone intercicatricielle (*zi*, Pl. IV, fig. 1).

1° *Les traces des faisceaux vasculaires foliaires et leurs parenthèses*. — La trace du faisceau vasculaire foliaire (*tf*, Pl. IV, fig. 1, une seule cicatrice foliaire est représentée sur la figure) est réduite à quelques éléments ligneux seuls conservés, les autres, notamment ceux du liber, ont été détruits. De chaque côté de la trace du faisceau vasculaire se trouve une parenthèse (*par*) constituée par un tissu homogène très lâche dont les éléments d'allure cellulaire ont une paroi très mince et laissent subsister entre eux de nombreux méats et lacunes. Cet aérénchyme contraste avec le tissu de couleur brune qui le limite. Nous n'avons rien remarqué qui puisse être considéré comme élément sécréteur. Autour de la trace des deux ensembles

« faisceau vasculaire foliaire et ses parenthèses », nous avons observé un tissu homogène (*éex*₂, Pl. IV, fig. 1) semblable à celui qui forme la zone interne de l'écorce externe et constitué d'éléments cellulaires à contour polygonal variable. En dessous des traces vasculaires ceux-ci présentent un net allongement vertical d'autant plus grand qu'ils occupent une position inférieure, allongement qui est lié à l'angle que fait l'axe de la cellule avec le plan de section. Il ressort de cette dernière observation que la feuille n'était pas émise horizontalement par la tige, mais suivant une direction oblique vers le haut. Au-dessus et à une faible distance de chacune des traces vasculaires se distingue la fossette ligulaire (*flig*, Pl. IV, fig. 1).

Les bords des côtes montrent un tissu très brun correspondant à la zone externe de l'écorce externe (*éex*₂, Pl. IV, fig. 1).

2° *La zone intercatricielle* (*zi*, Pl. IV, fig. 1 et Pl. III, fig. 4). — L'obliquité de la coupe tangentielle permet d'observer au niveau de la zone intercatricielle une section longitudinale des éléments de l'écorce moyenne (*ém*). Ils affectent une forme allongée avec des extrémités acuminées. Leur longueur est très variable : ils sont de trois à dix fois plus hauts que larges. Leur paroi est assez épaisse, brun foncé et, fait remarquable, ils présentent un nombre variable de cloisons transversales minces : une à deux pour les petits éléments, cinq à huit pour les plus allongés (ceci s'observe très nettement Pl. III, fig. 4). La présence des cloisons révèle que les cellules dérivant de l'assise cambiale corticale ont dû se développer par : accroissement diamétral, allongement dans le sens vertical, épaissement de leur paroi, et cela, tout en se recloisonnant dans le sens transversal une ou plusieurs fois. La teinte brunâtre de la paroi est analogue à la teinte des ornements des trachéides du bois, aussi cette coloration doit-elle être liée à la présence de lignine dans les parois. Compte tenu de leur forme, nous considérerons la zone externe de l'écorce moyenne constituée par des éléments scléreux. Très fréquemment, nous avons remarqué, à l'intérieur des cellules, la présence de globoides légèrement teintés en brun, peut-être correspondent-ils à des noyaux fossilisés ? De nos observations il résulte que les cellules initiales dérivant de l'assise cambiale corticale et dont l'ensemble constitue la zone externe de l'écorce moyenne (et peut-être aussi la zone interne ?) ont dû accroître leurs dimensions, lignifier plus ou moins leur paroi tout en se recloisonnant plusieurs fois dans le sens transversal. Les nouvelles cloisons ainsi apparues secondairement ne se sont pas imprégnées de lignine. Il s'ensuit que le tissu de cette zone doit être considéré comme un parenchyme scléreux dont les éléments vivants renfermaient leur protoplasme (la trace des noyaux fossilisés le confirmerait) et par là se distinguaient des fibres sclérenchymateuses, qui très tôt perdent leur protoplasme et deviennent inertes. Il s'agirait de cellules en voie de lignification progressive, mais qui auraient gardé longtemps le pouvoir de se recloisonner. On peut les considérer comme intermédiaires entre les cellules cellulodiques vivantes des parenchymes typiques et les cellules lignifiées mortes du sclérenchyme.

B. LAME 2453-5 (Pl. III, fig. 3 et 3 a). — Elle renferme une coupe tangentielle dans l'écorce externe au niveau d'une cicatrice foliaire (la section doit être réalisée un peu plus extérieurement par rapport à la précédente lame n° 2453-6). Une grande partie de la lame mince montre un tissu parenchymateux qui appartient à la zone interne de l'écorce externe (*éex*₁) limitée par une sorte de cadre assez étroit formé par un tissu foncé appartenant à la zone externe de l'écorce externe (*éex*₂) reconnaissable par ses cellules à paroi épaisse et de nature scléreuse. Au centre de la cicatrice, on peut observer la trace du cordon sécréteur (*tsec*, Pl. IV, fig. 1) qui, suivant un trajet oblique, presque vertical à ce niveau, se dirige vers le faisceau vasculaire (*vas*, Pl. III, fig. 3) qu'il accompagnait dans la feuille. La trace du faisceau vasculaire (*vas*) et les deux parenthèses (*par*, Pl. III, fig. 3 et 3 a) qui la flanquent latéralement sont localisées à la partie supérieure de la cicatrice foliaire : cette trace est très mal conservée, seuls subsistent deux groupes de trachéides qui semblent indiquer que le faisceau ligneux était double (caractère dont nous reparlerons lors de l'étude des traces foliaires situées entre la stèle vasculaire centrale et les restes conservés de l'écorce). Les parenthèses (*par*, Pl. III, fig. 3 et 3 a) sont nettes et renferment un aérénchyme très fragile identique à celui que nous avons observé en coupe transversale. Il n'y a pas non plus trace d'éléments sécréteurs.

SIGILLARIA ELEGANS (A. BRONGNIART).

1° Localisation stratigraphique.

Sigillaria elegans (A. Brongniart) est commune dans les bassins houillers anglo-franco-belge où elle est fréquente dans les assises correspondant au Westphalien et particulièrement dans l'assise de Vicoigne (Westphalien A) dont elle est une des espèces caractéristiques.

2° Étude analytique de l'anatomie de la tige.

(Pl. V, fig. 1, 1 a, 2, 3, 4 ; Pl. VI, fig. 1 et 2.)

L'étude de la structure interne de la tige de *Sigillaria elegans* (A. Brongniart) a été réalisée à partir de :

— quatre lames minces (nos 2503, 2504, 2510 et 132-8) de la Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille ;

— une lame mince (n° 233) de la Collection du British Museum (Natural-History) de Londres ;

— une série de quarante-deux préparations microscopiques des Collections du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow (nos 961 à 976, 1432 à 1437, 1455, 1456, 1511 à 1515, 840 et 841), qui ont été taillées par James LOMAX à partir de *coal-balls* provenant du bassin houiller d'Angleterre.

1° *La stèle centrale* (Pl. V, fig. 1, 1a, 4 ; Pl. VI, fig. 1 et 2). — Dans les différentes lames minces étudiées, et correspondant à des coupes transversales de la stèle vasculaire caulinaire, seuls les bois de première et de seconde formation ont été conservés. Il n'y a plus trace ni du tissu médullaire ni du tissu vasculaire libérien, ceux-ci ont été entièrement détruits lors de la fossilisation. Nous précisons toutefois que la seule considération du vide laissé par la moelle permet de penser que celle-ci devait être importante (*rm*, Pl. V, fig. 1).

A. LAME N° 2510 (Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille). (Pl. V, fig. 1). — La stèle vasculaire est principalement constituée de bois de première formation (b_1) qui se présente sous la forme d'une couronne continue de 1 mm environ de largeur, composée de trachéides au contour polygonal variable, étroitement accolés les uns aux autres et dont le diamètre va en croissant de la périphérie vers le bord interne. Ce dernier est plus ou moins régulier, mais l'absence de tissu médullaire ne permet pas d'étudier le contact entre les deux tissus. Le contour externe est régulièrement festonné (les rayons de courbure des dents et des sinus sont plus grands que chez *S. Bretoni*, toutefois plus petits que chez *S. rugosa*). Les trachées du protoxylème sont localisées en deux pointements par sinus à la périphérie du métaxylème ; le protoxylème est donc exarche. Les trachéides du métaxylème se sont différenciés à partir des groupes de trachées suivant des directions initialement divergentes, puis centripètes.

Ainsi les caractères du bois de première formation sont, dans la lame n° 2510, identiques à ceux du même tissu chez *S. Bretoni*.

A la périphérie du bois de première formation, et sur la moitié seulement de son pourtour, nous avons remarqué la présence d'éléments ligneux disposés en files radiales de 1 à 3 éléments et dont l'ensemble correspond au deutéroxylème. Par conséquent, celui-ci ne forme pas une couronne continue, mais un croissant mince. Il s'agit ici, très certainement, d'une partie supérieure de tige (ce qui expliquerait le très faible développement du bois de seconde formation) et plus précisément de la partie d'un rameau située très près et au-dessus de la bifurcation de la tige (ce qui permettrait de comprendre la forme générale en croissant du deutéroxylème).

B. LAMES N°S 2503 ET 2504 (Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille). — Dans ces deux lames, la stèle vasculaire ligneuse est composée à la fois de bois de première et de seconde formation :

— le premier se présente sous la forme d'une couronne continue analogue à celle que nous avons observée dans la lame n° 2510 ;

— le second fait suite immédiatement vers l'extérieur au métaxylème ; il est peu et inégalement développé. Il s'agirait aussi de coupes réalisées dans un fragment de partie supérieure de tige.

C. LAMES N^{os} 961, 962, 963, 964, 965 ET 966 (Collection du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow). — La stèle vasculaire s'y révèle constituée par :

— une couronne de bois de première formation dont les caractères sont analogues à ceux du même tissu décrit dans les lames n^{os} 2503, 2504 et 2510. Toutefois nous avons observé une localisation remarquable des petits trachéides au niveau des dents ;

— un deutéroxyllème relativement développé (une quinzaine de trachéides par file radiale complète) et de façon égale sur tout le pourtour du bois de première formation.

2^o *Les tissus corticaux.* (Pl. V, fig. 1, 1 a, 2, 3 et 4 ; Pl. VI, fig. 1 et 2)

A. ÉCORCE INTERNE (*éi*, Pl. V, fig. 1, 1 a et 4). — Dans toutes les coupes étudiées, le tissu fondamental de l'écorce interne a été détruit. Seules subsistent des traces de faisceaux vasculaires qui traversaient l'écorce pour se rendre les uns dans les feuilles (*tf*, Pl. V, fig. 1), les autres dans les cônes sporifères (*i*, Pl. V, fig. 1, 1 a et 4 ; Pl. VI, fig. 1 et 2).

Les traces de ces derniers — ou îlots — sont beaucoup moins nombreuses que dans les coupes transversales de la tige de *S. Bretoni* (elles sont absentes dans les lames de la Collection du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow). Dans les lames 2510 et 2504, elles sont disposées de façon remarquable sur une même circonférence autour de la stèle vasculaire ligneuse ; disposition qu'elles devaient avoir dans la tige vivante. Chacune d'elles présente un contour circulaire et se révèle constituée :

— d'une région médullaire centrale occupée par des cellules à paroi mince ou remplie de matière minérale,

— d'éléments vasculaires ligneux disposés en couronne autour de cette région médullaire (pas de trace d'éléments vasculaires ligneux d'origine cambiale ; peut-être ont-ils été détruits?).

Un des îlots correspondant à une coupe très oblique d'un cordon vasculaire (Pl. V, fig. 1a) nous a permis d'observer que sa région médullaire est occupée par un parenchyme (*p*, Pl. V, fig. 1a) dont les cellules sont environ 1 à 4 fois plus hautes que larges et qui ne sont nullement de nature libérienne. Les éléments vasculaires ligneux qui entourent le parenchyme médullaire sont des trachéides dont la paroi est ornée de raies transversales ou d'un réticulum ligneux.

B. ÉCORCE EXTERNE (*éex*, Pl. V, fig. 1, 2 et 3). — 1^o *En coupe transversale* (lames 2510, 2504, 233, 961 à 976), l'écorce externe présente les mêmes caractères que chez *S. rugosa*. Nous avons, en effet, reconnu :

— une zone externe (*éex*₂, Pl. V, fig. 1 et 2) formée de deux à six couches de cellules à paroi épaisse et foncée,

— une zone interne (*éex*₁, Pl. V, fig. 1 et 2) formée de deux à quinze couches de cellules à paroi assez mince.

2° *En coupe tangentielle* (lame n° 132-8 ; Pl. V, fig. 3) : la lame 132-8 correspond à une coupe tangentielle dans l'écorce externe au niveau des cicatrices foliaires. Celles-ci sont très proches les unes des autres et ont un contour hexagonal presque parfait. La plupart présentent, à leur partie supérieure, les traces, d'ailleurs mal conservées, du faisceau vasculaire foliaire (*fof*, Pl. V, fig. 3) et des parenthèses (*par*, Pl. V, fig. 3) qui le flanquaient latéralement.

C. *ÉCORCE MOYENNE*. — Dans les lames 2504 (*ém*, Pl. V, fig. 2) et 961 à 966, entre les écorces interne et externe s'intercale un tissu peu développé (il est particulièrement réduit dans la lame 2504) caractérisé par ses éléments régulièrement ordonnés en files radiales contiguës et résultant du fonctionnement d'une assise génératrice corticale. Ce tissu représente l'écorce moyenne qui est peu (comme le deutéroxyème) mais également développée sur tout le pourtour interne de l'écorce externe.

En quelques endroits, les restes conservés des tissus corticaux périphériques sont traversés horizontalement par des cordons d'aérenchyme (*paé*, Pl. V, fig. 2) qui allaient dans les feuilles. Ce tissu aérifère est parfaitement homogène (nulle trace de canaux), mais lâche : il est formé de cellules à paroi très mince, environ 2 à 3 fois plus longues que larges et qui laissent subsister entre elles de grands méats.

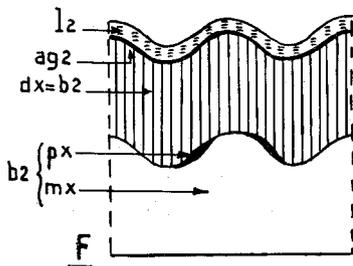
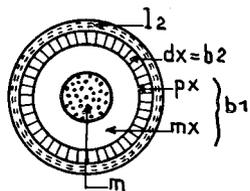
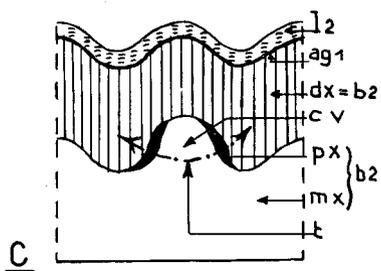
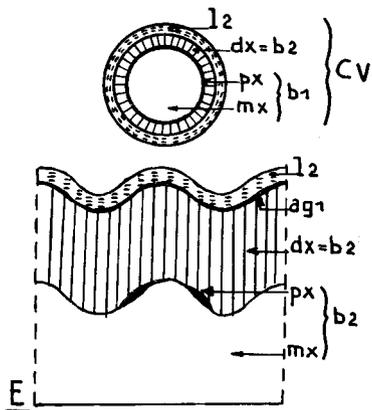
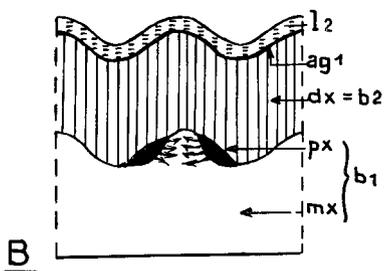
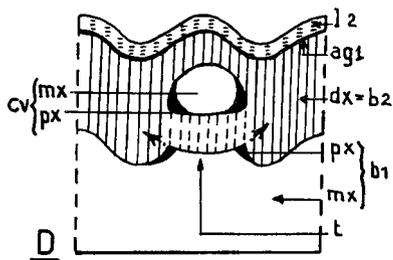
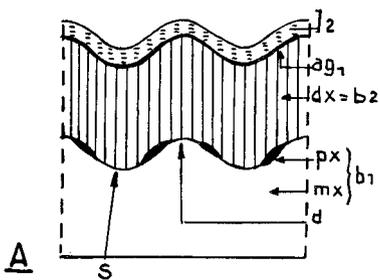
3° *Genèse et émission du cordon vasculaire destiné à un cône sporifère* (Pl. V, fig. 4; Pl. VI, fig. 1 et 2; fig. 4 du texte). — La lame n° 233 (Collection du British Museum de Londres) relative à une coupe transversale dans un fragment de tige rapporté à *Sigillaria elegans* (A. Brongniart) et les diverses observations réalisées par ailleurs, notamment lors de l'étude de *S. Bretoni*, nous permettent de décrire les modalités de la genèse et de l'émission du cordon vasculaire destiné à un cône sporifère.

(Certes, nos observations, faute de matériel suffisant, sont trop peu nombreuses et incomplètes pour nous permettre de décrire avec les précisions désirables tous les stades successifs de cette genèse et de cette émission.)

FIG. 4. — Principaux stades de la genèse et de l'émission du cordon vasculaire destiné à un cône sporifère chez *Sigillaria elegans* (A. Brongniart).

A, dent au repos ; *B*, les deux massifs de protoxyème (pointements trachéens) de la dent prolifèrent ; *C*, les deux massifs de protoxyème de la dent sont au maximum de leur prolifération et le cordon est près à se détacher ; *D*, le cordon vasculaire ligneux de première formation traverse la couronne de deutéroxyème ; *E*, le cordon vasculaire dès sa sortie de la stèle vasculaire centrale de la tige : il est alors de structure protostélisque ; *F*, le cordon vasculaire de structure siphonostélisque chemine dans l'écorce.

d, dent ; *s*, sinus ; *mx*, métaxylème ; *px*, protoxyème ; *b*₁, bois de première formation ; *dx* = *b*₂, deutéroxyème ou bois de seconde formation ; *ag*₁, assise génératrice libéro-ligneuse ; *l*₂, deutéro-phloème ou liber de seconde formation ; *l*, ligne de démarcation entre le cordon et les éléments ligneux de la dent ; *cv*, le cordon vasculaire destiné à un cône sporifère ; *m*, moelle parenchymateuse.



Les débuts de la genèse du cordon se réalisent au niveau d'une dent de la stèle vasculaire ligneuse de première formation et, en cela, différent de ceux de la formation du faisceau ligneux foliaire qui apparaît au fond d'un sinus.

Les principaux stades de cette genèse et de cette émission ont dû être successivement ceux-ci :

Stade 1 (fig. 4 A du texte) : la dent est au repos et présente sur chacun de ses deux flancs un massif — ou pointement — de protoxylème peu apparent.

Stade 2 (fig. 4 B du texte) : les premiers indices de la genèse du cordon s'expriment par une prolifération des deux pointements de protoxylème qui deviennent très apparents et sont également développés. La dent est alors constituée par de nombreux trachéides fins. Elle devient plus importante et un peu plus haute par rapport à ce qu'elle était au stade précédent.

Stade 3 (fig. 4 C du texte ; i_1 , Pl. V, fig. 4, et Pl. VI, fig. 1 et 2) : la prolifération du protoxylème est à son maximum et les éléments vasculaires ligneux de première formation du futur cordon sont formés. Ce dernier est prêt à se détacher de la dent.

Stade 4 (fig. 4 D du texte ; i_2 , Pl. V, fig. 4, et Pl. VI, fig. 1) : le cordon s'est détaché de la stèle vasculaire ligneuse de première formation de la tige. Le sommet de la dent apparaît alors concave et non plus convexe (ceci est très net Pl. V, fig. 4). Dès qu'il se détache, le cordon, de structure protostélisque, a un contour subtriangulaire : un sommet est tourné vers l'extérieur, les deux autres, tournés vers l'axe de la tige, sont occupés par de fines trachées. Ces dernières proviennent d'une coupure de chacun des deux pointements de trachées (protoxylème) de la dent.

Stade 5 : le cordon traverse le deutéroxylème (dans la mesure où la tige en renfermait) et le liber. Faute de matériel, nous ne sommes pas en mesure de préciser si cette traversée se réalise suivant un trajet horizontal ou selon un trajet oblique (c'est-à-dire suivant une grande courbure).

Stade 6 (fig. 4 E du texte) : dès sa sortie hors de stèle vasculaire caulinaire, le cordon suit un trajet oblique dans l'écorce et, en section (ou îlot), il apparaît composé respectivement de son axe vers sa périphérie :

— en position axiale : du bois de première formation dont le contour est devenu circulaire.

Les trachées sont étalées tout le long de la périphérie, autour des trachéides à structure rayée dont l'ensemble représente le métaxylème :

— une couronne d'éléments disposés avec régularité en files radiales dont l'ensemble correspond au deutéroxylème (exemple : Pl. II, fig. 3). Il est possible que ceux-ci manquaient dans les tiges dépourvues de bois de seconde formation et notamment dans les premiers cordons émis par les « parties jeunes » des tiges (exemple (?) : i_2 , Pl. V, fig. 1, et Pl. VI, fig. 1 et 2) ;

— puis une couronne d'éléments libériens épousant le contour périphérique circulaire du deutéroxylème.

Ainsi, au début de son émission, le cordon est organisé suivant une structure du type protostèle.

Dans la mesure où il s'est chargé de bois de seconde formation, il serait intéressant — possibilité étant donnée — d'observer si ce tissu est encore présent dans le cône sporifère des Sigillaires, ce qui permettrait, peut-être, d'utiles comparaisons avec le cône sporifère des Lépидодendrons.

Stade 7 (fig. 4 F ; i_3 et i_4 , Pl. V, fig. 4 et Pl. VI, fig. 1 et 2) : lors de son trajet dans l'écorce le cordon va progressivement évoluer vers une structure siphonostélique par le jeu d'une médullation centrifuge de plus en plus marquée tandis que les éléments vasculaires se développent.

Stade 8 : le cordon, qui par sa structure a valeur d'axe, est émis à l'extérieur de la tige au niveau d'un sillon ornant la surface externe de la tige (ceci est montré par les empreintes).

SIGILLARIA MAMILLARIS (A. BRONGNIART) ZEILLER.

1° Localisation stratigraphique.

La *Sigillaria mamillaris* (Brongniart) Zeiller est relativement commune dans le bassin houiller anglo-franco-belge où elle est particulièrement fréquente dans l'assise de Bruay (Westphalien C). Elle a été observée également dans l'assise d'Anzin (Westphalien B) et dans des terrains correspondant à la partie supérieure de l'assise de Vicoigne (Westphalien A). En effet H. DELTENRE précise l'avoir trouvée dans la région de Mariemont (Belgique) dans des veines correspondant aux assises d'Anzin et de Vicoigne (« Les Sigillaires des Charbonnages de Mariemont », Ext. t. III, *Mém. Inst. géol. Univ. Louvain*, 1924-1926, p. 67 à 70).

2° Étude analytique de l'anatomie de la tige. (Pl. VI, fig. 3 ; Pl. VII).

Notre étude de la structure interne de la tige de *Sigillaria mamillaris* (Brongniart) Zeiller a été réalisée à partir des trois lames suivantes :

— nos 24 et 26, Collection du Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Dijon, correspondant à des coupes transversales.

— n° 2053-33, Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille, correspondant à une coupe radiale.

Dans une note intitulée « Premières observations sur la tige de *Sigillaria mamillaris* (Brongniart) Zeiller, conservée en structure » (1), nous avons précisé les critères d'identification de ces sections, de plus nous avons rapporté à cette même espèce les lames minces étudiées et décrites par ZALESSKY sous le nom de *S. Boblayi* (Brongniart) (2).

Dans les différentes lames, il subsiste de la tige :

— une stèle vasculaire centrale pourvue d'un important deutéroxyème,

(1) *Bull. Soc. Bot. Nord de la France*, t. XI, fasc. 1, p. 11 à 24.

(2) ZALESSKY, 1909, *Bull. Soc. Imp. Miner. St-Petersbourg* : « On the internal structure of the stem of *Lepidodendron aculeatum* (Stenberg) and *Sigillaria Boblayi* (Brongniart). »

— une écorce dont la région externe est par endroits particulièrement bien conservée au point d'en permettre une étude facile. Celle-ci présente aussi un puissant tissu de seconde formation.

1° *La stèle centrale* (Pl. VI, fig. 3; Pl. VII, fig. 1 et 2). — Comme chez *S. Bretoni*, la stèle vasculaire centrale est composée par une région médullaire (*rm*) axiale, entourée d'une couronne continue de bois qui se subdivise en une région interne (b_1) de première formation et une région externe de seconde formation (b_2). Le contact entre ces deux couronnes ligneuses se fait suivant une ligne régulièrement ondulée alternativement en dents et sinus. En comparaison de ce que nous avons observé chez *S. Bretoni*, les ondulations ont ici un rayon de courbure beaucoup plus grand et elles sont par suite beaucoup moins marquées.

A. LA RÉGION MÉDULLAIRE (*rm*, Pl. VI, fig. 3, et Pl. VII, fig. 1 et 2). — Dans ce qui devait être la région axiale de la tige, sur le bord interne de la couronne de bois de première formation (b_1) et en continuité avec lui, nous avons remarqué la présence de cellules de contour polyédrique (*rm*) semblables par leur forme aux éléments qui composent le métaxylème mais qui s'en distinguent très nettement par leur paroi plus mince, claire, et leurs dimensions un peu plus petites. L'ensemble de ces éléments correspond au parenchyme médullaire. La région tout à fait centrale de cette moelle n'est pas conservée, aussi nous ne sommes pas en mesure d'affirmer si elle était ou non lacuneuse. Toutefois nous pensons que la région médullaire des tiges de Sigillaires devait être entièrement occupée par un parenchyme.

B. LE BOIS DE PREMIÈRE FORMATION (b_1 , Pl. VI, fig. 3; Pl. VII, fig. 1 et 2). — Comme chez *S. Bretoni*, le bois de première formation se présente, dans une coupe transversale, sous la forme d'une couronne continue entourant la moelle et dont le bord externe est régulièrement ondulé. Cette couronne est constituée d'éléments à contour polyédrique irrégulier, dont la grosseur va croissant de la périphérie vers l'axe de la tige, à allongement radial, à paroi assez épaisse, étroitement accolés les uns aux autres et ne laissant pas par suite subsister entre eux de méats. Aucune trace de rayons médullaires. En coupe longitudinale, les éléments se révèlent être, pour la plupart, des trachéides à parois rayées transversalement. Cependant, les plus fins, situés à la périphérie du cylindre de bois de première formation, sont plus courts et présentent une paroi à structure grillagée ou ornée d'une spirale ligneuse. Ces derniers représentent le protoxylème qui occupe une position exarche. Un examen approfondi permet de préciser que les éléments du protoxylème sont localisés (*px*, Pl. VII, fig. 1) suivant des petits massifs allongés à la périphérie de la couronne de métaxylème (*mx*, Pl. VII, fig. 1) à raison de un sur chaque flanc d'une dent (c'est-à-dire deux par sinus). A partir de ces pointements se sont différenciés, suivant des directions initialement divergentes puis centripètes, les trachéides rayés, dont l'ensemble représente le métaxylème.

C. LE BOIS DE SECONDE FORMATION ($dx = b_2$, Pl. VI, fig. 3, et Pl. VII, fig. 1). — Le bois de seconde formation se présente, dans une coupe transversale de la stèle vasculaire, sous la forme d'une couronne de 2 mm de largeur. Il entoure la couronne de métaxylème dont il épouse le contour externe ondulé. Le bord externe est aussi ondulé en correspondance avec le bord interne, de sorte que cette couronne de deutéroxyllème conserve une largeur égale sur tout son pourtour. Il se distingue du bois de première formation par la disposition très régulière en files radiales et le contour subhexagonal de ses éléments. Dans les coupes que nous avons pu observer, les files qui parcourent toute la largeur de la couronne comprennent chacune en moyenne une trentaine d'éléments dont la grosseur va croissant vers l'extérieur.

Le deutéroxyllème dérive d'une assise cambiale libéro-ligneuse qui était située immédiatement à sa périphérie ; elle a été complètement détruite lors de la fossilisation.

Des rayons de petites cellules parenchymateuses s'intercalent assez fréquemment entre deux files radiales d'éléments vasculaires ; ces rayons ne semblent pas répartis de façon définie. Les faisceaux vasculaires ligneux destinés aux feuilles prennent naissance au fond des sillons qui sculptent la surface externe du cylindre de métaxylème. Ce dernier et le protoxyllème participent à la genèse des futures « sorties » qui traversent horizontalement le deutéroxyllème.

D. LE LIBER. — Qu'il s'agisse du liber de première ou de seconde formation aucune trace n'en subsiste.

D'une façon générale, nous remarquerons que la stèle vasculaire ligneuse de la tige de *S. mamillaris* (Brongniart) Zeiller est une siphonostèle analogue à celle que nous avons décrite chez *S. Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin. La différence réside seulement sur la ligne de démarcation entre les couronnes de bois qui est à ondulations plus étroites et plus marquées chez *S. Bretoni* que chez *S. mamillaris*.

2° *Les tissus corticaux* (Pl. VI, fig. 3 ; Pl. VII, fig. 3, 4, 5 et 6). — Une grande partie des tissus qui étaient compris entre le cylindre central et l'épiderme ont été désorganisés et souvent détruits lors de la fossilisation. Toutefois, certaines plages de tissus comme ceux de l'écorce externe sont suffisamment bien conservés pour pouvoir être étudiés.

A. ÉCORCE INTERNE (*éi*, Pl. VI, fig. 3). — Entre la stèle vasculaire ligneuse centrale et une bande de tissus correspondant à l'écorce externe et à la partie périphérique de l'écorce moyenne, nous avons observé un espace assez large occupé par de la matière minérale dans laquelle sont inclus des tissus désorganisés inidentifiables, quelques traces ligneuses foliaires et aussi, provenant de l'extérieur, de nombreuses radicelles. Cet espace, pour une partie de sa largeur, correspond au vide laissé par l'écorce interne qui a été presque totalement détruite.

B. ÉCORCE MOYENNE (*ém₂*, Pl. VI, fig. 3 ; Pl. VII, fig. 3, 4, 5 et 6). — Seuls les tissus de la zone externe de l'écorce moyenne ont été conservés. Ils se révèlent constitués d'éléments ordonnés de façon remarquable en files radiales contiguës. Ils forment une couronne de largeur constante, à bords interne et externe régulièrement ondulés, rappelant par son allure générale la couronne de deutéroxyllème. Chaque file est composée d'une centaine d'éléments à contour presque carré vers le bord interne et rectangulaire avec allongement tangentiel vers le bord externe. En coupe radiale, ceux-ci sont allongés verticalement, environ quatre à six fois plus hauts que larges. Vus dans l'espace, ils ont une forme prismatique et sont parfaitement juxtaposés en séries radiales. Ils résultent du fonctionnement d'une assise génératrice corticale qui était située sur le bord interne de cette zone externe de l'écorce moyenne. Comme l'on peut aisément s'en rendre compte dans la figure 3 de la planche VI, cette assise génératrice, qui était constituée par une seule couche de cellules embryonnaires fragiles, a favorisé par sa disparition, sous l'effet de processus de fossilisation, un décollement régulier des tissus situés à son extérieur.

De la zone interne de l'écorce moyenne, également d'origine cambiale, il ne subsiste pas de trace si ce n'est (*ém₁* (?), Pl. VII, fig. 6) quelques fragments de tissu d'aspect lâche situés sur le bord interne de la zone externe. Ces fragments sont-ils les restes d'un tissu lâche, ce qui expliquerait sa disparition quasi constante? Ou bien ne sont-ils qu'une partie désorganisée de la zone externe de l'écorce moyenne?

C. ÉCORCE EXTERNE (*éex*, Pl. VI, fig. 3 ; Pl. VII, fig. 3, 4 et 5). — Vers l'extérieur, fait suite à l'écorce moyenne un tissu de première formation qui correspond à l'écorce externe, laquelle se subdivise en deux zones : une interne (*éex₁*), d'aspect clair, inégalement développée, et une externe (*éex₂*), de teinte très foncée.

1° Zone interne (*éex₁*, Pl. VII, fig. 3, 4 et 5). — Surtout développée au niveau des côtes, elle se compose d'éléments disposés sans ordre apparent, de contour polygonal (5 à 6 côtés le plus souvent), étroitement juxtaposés, ne laissant pas subsister de méats entre eux. Dans les coupes radiales (Pl. VII, fig. 5) et tangentielles ces cellules présentent également un contour polygonal, mais avec un allongement dans le sens vertical : elles sont quatre à six fois plus hautes que larges et renferment souvent un corpuscule ovoïde brunâtre qui paraît devoir correspondre au reste fossilisé du noyau cellulaire. Elles sont disposées sans aucune régularité. Dans la section transversale de la tige (Pl. VI, fig. 3), le développement du tissu est maximum dans la région médiane des côtes puis va en diminuant latéralement pour être réduit à quelques assises au niveau des sillons de la surface externe de la tige. Les coupes radiales permettent de remarquer que le développement, faible au niveau des cicatrices foliaires, est maximum dans la partie la plus surélevée des mamelons qui supportent les cicatrices et dont le développement paraît lui être directement lié. Au niveau du

contact avec l'écorce moyenne, nous avons observé des éléments recloisonnés radialement et tangentiellement (*ér*, Pl. VII, fig. 4).

2° *Zone externe* (*éex*₂, Pl. VI, fig. 3; Pl. VII, fig. 3, 4 et 5). — Elle correspond à quatre ou huit assises de cellules sous-jacentes à l'épiderme. En coupe transversale (Pl. VII, fig. 3 et 4), celles-ci ont un contour polygonal sensiblement analogue à celui des cellules qui composaient la zone interne mais elles s'en distinguent par une paroi plus épaisse. Cette zone semble avoir été fortement imprégnée par une substance homogène de couleur brune. Il s'agit peut-être d'une réaction sur place de la lignine imprégnant les parois des éléments cellulaires qui devaient être sclérifiés mais vivants ? Les coupes radiales (Pl. VII, fig. 5) et transversales (Pl. VI, fig. 3) de la tige nous permettent de remarquer que :

— seul ce tissu sclérifié participe à la formation des plis intercuticulaires qui sont donc superficiels ;

— ce tissu sclérifié est bien développé dans la zone médiane des côtes (six à huit assises) et son importance diminue latéralement jusqu'au niveau des sillons où il est réduit à quatre ou deux assises.

Ainsi seule l'écorce externe participe à la formation de mamelons supportant les cicatrices foliaires. Le développement (largeur et profondeur pour les sillons ; largeur et ornements pour les côtes) est lié en grande partie à celui des zones externe et interne de l'écorce externe qui sont constituées par des tissus de première formation.

SIGILLARIA APPROXIMATA (FONTAINE-WHITE) ZEILLER

1° Introduction.

La première description de l'espèce *Sigillaria approximata* est due à FONTAINE et WHITE (1880) (1) tandis que la première figuration d'une empreinte de tige appartenant à cette espèce a été donnée par ZEILLER (2).

2° Exposé sommaire des observations de Th. Delevoryas.

La structure de la tige de *S. approximata* a été étudiée et figurée par Théodore DELEVORYAS, de l'Université de Yale (Connecticut, U. S. A.), à partir d'échantillons en très bon état de conservation trouvés dans un niveau du Pennsylvanien supérieur à Calhoun, dans le comté de Richland en Illinois (3). L'un des *coal-balls* étudiés renferme deux stèles centrales particulièrement bien conservées qui, selon l'auteur, proviendraient d'une

(1) FONTAINE et WHITE, 1880, The Permian and upper Carboniferous flora of West Virginia and Pennsylvania : *report of progress*, Harrisburg.

(2) ZEILLER.

(3) Th. DELEVORYAS, oct. 1957, Anatomy of *Sigillaria approximata* (*American Journal of Botany*, vol. 44, n° 8, p. 654 à 660).

même tige brisée en deux avant d'être fossilisée. La stèle la mieux conservée a un diamètre de 30 mm dont la moitié correspond à la moelle (16 mm). Autour de cette moelle, une zone continue de bois de première formation régulièrement ondulée de 1,5 mm d'épaisseur, à la périphérie de laquelle se trouve une couronne de deutéroxylème, de 5 à 6 mm d'épaisseur. Des tissus corticaux seuls subsistent des plages de périderme.

A. LA MOELLE. — La tige de *S. approximata* est du type siphonostélisque ; elle présente en effet, dans sa région axiale, une moelle relativement puissante, constituée entièrement et exclusivement par des cellules parenchymateuses caractérisées par un allongement axial.

B. LE BOIS. — Entourant la moelle, se trouve un cylindre continu de bois de première formation composé de trachéides pour la plupart de structure rayée. Fait suite un cylindre creux de deutéroxylème dont la face interne suit très exactement la périphérie du cylindre de métaxylème. Ce bois d'origine cambiale est constitué exclusivement de trachéides rayés disposés avec régularité en files radiales.

C. LES TRACES FOLIAIRES. — Elles apparaissent dans les sillons de la surface externe du cylindre de bois de première formation. A leur base, elles sont composées de métaxylème centripète, mais, toujours selon DELEVORYAS, avant d'atteindre la périphérie du bois de seconde formation, elles s'augmentent d'éléments qui proviennent de ce dernier.

D. LE PÉRIDERME. — Il est en partie conservé sous la forme de plages d'un tissu de seconde formation présentant des zones concentriques sombres qui paraissent être formées par des cellules sécrétrices.

Ces zones sont analogues à celles décrites par ARNOLD (1) dans le *Lepidodendron Johnsonii*, par RENAULT et ROCHE (2) dans le périderme d'une Lycopodiale arborescente (*Syringodendron esnostense*) et, par ailleurs, Miss KISCH (3), dans son étude du périderme des Lycopodiales fossiles, indique que cette zonation est fréquente.

3^o Remarques.

L'examen des quatorze microphotographies, d'une remarquable netteté, figurées par Th. DELEVORYAS nous permet de confirmer les diverses observations de cet auteur. Nous insistons sur deux faits :

1^o La présence d'une moelle, très bien conservée, qui occupe toute la

(1) ARNOLD, 1940, *Lepidodendron Johnsonii* sp. nov, from the Lower Pennsylvanian of central Colorado, Univ. Michigan (*Contrib. Mus. Paleont.*, 6, p. 21 à 52).

(2) B. RENAULT et ROCHE, 1877, Sur une nouvelle diploxylée (*Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 10, 633-653).

(3) Miss KISCH, MABEL (H.), 1913, The physiological anatomy of the periderm of fossil Lycopodiales (*Ann. Bot.*, 27, p. 281-320).

région médullaire axiale de la stèle. La tige des Sigillaires était donc pleine, ce qui confirme notre point de vue émis lors de l'étude d'autres espèces, notamment de *S. mamillaris* ;

2^o Th. DELEVORYAS a bien remarqué dans les coupes transversales de la stèle centrale que l'épaisseur de la couronne de bois de première formation était variable : au niveau des côtes l'épaisseur est maximum (1,5 mm) tandis qu'au niveau des sillons l'épaisseur est minimum avec une valeur de 1 mm.

D'autre part, nous avons remarqué que les zones sombres observées dans le périderme sont formées de cellules sécrétrices qui sont localisées dans les bandes du réticulum constituant ce périderme.

Les microphotographies 13 et 14 correspondent à des coupes tangentielles à travers les bases foliaires, elles confirment nos observations sur le *Sigillariophyllum*. De plus, elles montrent également des coupes transversales de plusieurs traces de cordons vasculaires destinés aux cônes sporifères. Celles-ci ont une organisation identique à celle des traces (îlots) observées dans la zone externe de l'écorce interne de diverses tiges étudiées précédemment.

En ce qui concerne l'interprétation du tissu constituant les parichnos, nous émettons des réserves sur les interprétations de Th. DELEVORYAS lorsqu'il y reconnaît la présence d'éléments sécréteurs.

SIGILLARIA SAULII

W. ZIMMERMANN a figuré dans son traité (*Die Phylogenie der Pflanzen*, 1959) deux coupes d'un fragment de tige rapporté à *S. Saulii* :

— la première (p. 191, fig. 84 A) correspond à une section transversale dans la stèle vasculaire ligneuse qui est tout à fait analogue à celle de *S. Bretoni* ;

— la seconde (p. 191, fig. 84 B) correspond à une coupe radiale dans la stèle et montre l'émission d'un faisceau vasculaire ligneux foliaire.

Il n'y a aucune figuration des tissus corticaux de la tige.

CHAPITRE II

ÉTUDE COMPARÉE DES FRAGMENTS DE TIGES D'EU-SIGILLAIRES

Comparées entre elles, les structures internes des fragments de tiges de : *S. Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin, *S. rugosa* (A. Brongniart) Zeiller ; *S. elegans* (A. Brongniart) ; *S. mamillaris* (A. Brongniart) Zeiller et *S. approximata* (Fontaine-White) Zeiller, présentent toutes un cylindre central siphonostélisque et une écorce plus ou moins développée.

1° *La stèle centrale.*

Elle est constituée successivement de :

A. UN TISSU MÉDULLAIRE (ou moelle) très développé, de nature parenchymateuse, occupant toute la région axiale de la tige. Ainsi, contrairement à ce qu'ont pensé divers auteurs, la tige des Eu-Sigillaires n'était pas creuse. Ce tissu médullaire est conservé partiellement dans le fragment de *S. mamillaris* (*rm*, Pl. VII, fig. 1 et 2) et parfaitement chez *S. approximata* (étudiée et figurée par Th. DELEVORYAS) ; il est constitué de cellules à paroi pecto-cellulosique.

B. UN CYLINDRE DE TISSU VASCULAIRE LIGNEUX DE PREMIÈRE FORMATION ($b_1 = px + mx$) situé à la périphérie de la moelle. Il est présent et a sensiblement les mêmes caractères chez toutes les espèces étudiées. Ce cylindre de bois (en coupe transversale, il est représenté par une couronne continue) a sa surface externe sculptée de côtes et de sillons (en section respectivement : dents et sinus) qui alternent. Les trachées, dont l'ensemble constitue le protoxylème (*px*), sont chez *S. Bretoni*, *S. mamillaris*, *S. approximata*, localisées suivant des bandes qui tapissent les flancs des sillons ; il y a deux bandes par sillon. Dans une coupe transversale, la section de ces bandes est représentée par ce que nous avons désigné, en reprenant la nomenclature généralement adoptée, sous le nom de pointements trachéens (*pt*) : il y a donc deux pointements trachéens par sinus. Le développement de ceux-ci varie suivant que le sinus émet (ils sont alors très nets) ou non un faisceau vasculaire ligneux foliaire, les trachées des pointements sont, dans ce dernier cas, étalées sur les flancs du sinus.

A partir de chacune de ces bandes de trachées, se sont différenciés les

éléments vasculaires ligneux du métaxylème (*mx*), suivant des directions initialement divergentes, puis secondairement centripètes, par rapport à l'axe de la tige. Lors de l'étude de la « genèse et de l'émission du faisceau vasculaire ligneux foliaire », nous montrerons comment, à partir de ces bandes de trachées et du métaxylème qui leur correspond, dans chacun des sillons, se forment les faisceaux vasculaires destinés aux feuilles.

Les parois des trachéides constituant le métaxylème ont une structure scalariforme, tandis que les éléments du protoxylème ont une structure grillagée ou sont ornés d'une ou plusieurs spirales ligneuses.

C. UN CYLINDRE DE BOIS DE SECONDE FORMATION OU DEUTÉROXYLÈME ($dx = b_2$) qui est étroitement accolé au cylindre de métaxylème. Sa surface externe est également ondulée. En section transversale, il se présente sous la forme d'une couronne continue. Il est constitué par des files radiales de trachéides ligneux de structure scalariforme provenant d'une assise génératrice libéro-ligneuse qui était située à sa périphérie.

Chez les différentes espèces étudiées l'épaisseur du deutéroxylème est variable :

— dans les fragments correspondant aux espèces *S. Bretoni* et *S. mamillaris* il est assez bien développé : environ une vingtaine d'éléments pour une file complète. Il est un peu plus important que le bois de première formation ;

— chez *S. approximata*, le développement du deutéroxylème est trois fois plus important et, par suite, plus puissant que le métaxylème ;

— dans les fragments de parties supérieures de tiges appartenant aux *S. rugosa* et *S. elegans*, il est au contraire très réduit, et son épaisseur varie progressivement d'une région où elle est maximum (avec au plus huit éléments par file chez *S. rugosa* et quatre chez *S. elegans*) à une région diamétralement opposée où elle est nulle. Mais ces fragments correspondent à des ramifications terminales de tiges, ce qui explique le double caractère : contour général en forme de croissant et la faible importance du bois de seconde formation.

Ce deutéroxylème est donc d'autant plus important que la tige est âgée, et, pour une même tige, que le fragment provient d'une partie basse dans cette tige.

D. UN CYLINDRE DE TISSU VASCULAIRE LIBÉRIEN DE SECONDE FORMATION (ou deutérophloème) qui devait s'appliquer étroitement autour du deutéroxylème. Il provenait de l'assise génératrice intercalée entre lui et le deutéroxylème. Il n'a pas été conservé, même à l'état fragmentaire, dans les divers échantillons étudiés.

2° *L'écorce.*

A. INTERNE. — Le cylindre de tissu de l'écorce de première formation correspondant à la région corticale interne a été détruit dans tous les échantillons étudiés. Seules subsistent les formations vasculaires qui traversaient cette dernière :

1° Des traces foliaires (*tf*) (ou sections transversales de faisceaux vasculaires ligneux foliaires), nombreuses et presque toutes localisées au voisinage immédiat du deutéroxyème ;

2° De plus, chez *S. Bretoni* et *S. elegans*, des traces (ou ilots) de cordons vasculaires ligneux émis par la stèle centrale et destinés aux cônes sporifères. Elles sont très nombreuses chez *S. Bretoni* (plus d'une centaine) et réparties dans une zone assez large occupée par de la matière minérale, tandis que, dans les ramifications de *S. elegans*, très peu nombreuses, elles sont disposées sur une seule circonférence.

B. MOYENNE. — L'écorce moyenne est constituée par les tissus de seconde formation qui résultent du fonctionnement d'une assise génératrice corticale. Le degré de développement et la structure des tissus varient avec les fragments de tiges étudiés :

1° Dans les échantillons appartenant aux *S. rugosa* et *S. elegans* l'écorce moyenne est réduite, du moins pour la zone externe qui est seule conservée. Cette faible épaisseur des tissus corticaux d'origine cambiale est, comme pour le deutéroxyème également peu développé, en rapport avec la structure jeune de ces fragments qui correspondent à des extrémités de tiges.

2° Chez *S. Bretoni* et *S. mamillaris*, où le deutéroxyème est assez puissant, la zone externe de l'écorce moyenne (*ém*₂) est bien développée et homogène. Elle est formée de files radiales contiguës d'éléments (plus de cent éléments pour une file parcourant toute l'épaisseur de cette zone). Des coupes tangentielles dans cette zone du fragment rapporté à *S. rugosa* (Pl. III, fig. 4, et Pl. IV, fig. 1) montrent que les éléments qui la composent ont une paroi épaisse et ont été recloisonnés dans le sens transversal une ou plusieurs fois.

3° D'après les figurations photographiques données par Th. DELEVORYAS (p. 656, fig. 6, et p. 657, fig. 7), dans l'échantillon de tige de *S. approximata*, la zone externe de l'écorce moyenne est puissante (il en est de même pour le deutéroxyème) et d'aspect réticulé. Le réticulum est composé par des lames d'éléments analogues à ceux qui constituent cette même zone chez *S. Bretoni*, *S. mamillaris* et *S. rugosa*. Les mailles du réticulum sont occupées par de petites cellules à paroi très mince. Il y a eu une évolution secondaire de cette zone chez *S. approximata*, et cela en rapport avec la structure plus avancée que dans les fragments de tiges des autres espèces étudiées. Nous préciserons les modalités de cette évolution secondaire chez *S. Brardi* où nous avons pu les mettre en évidence.

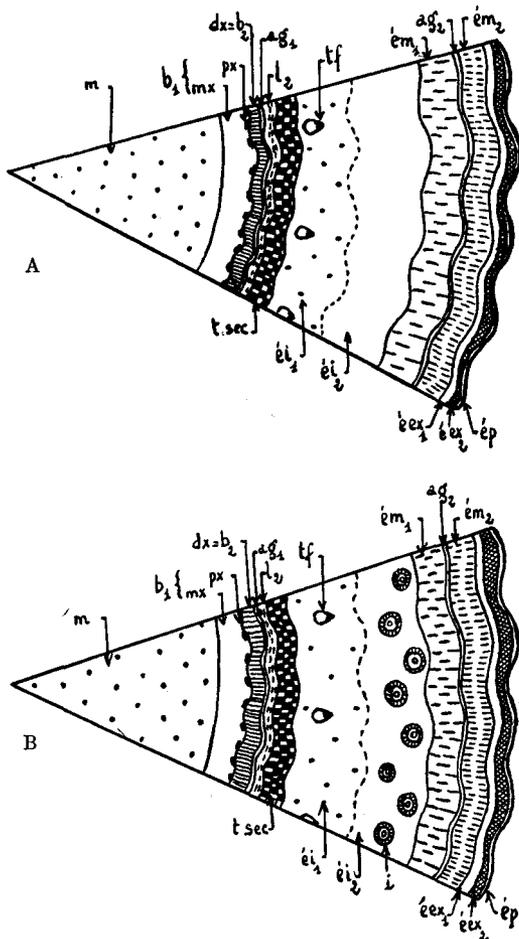
C. EXTERNE. — L'écorce externe est formée de tissus de première formation situés tout à fait à la périphérie de la tige. Dans tous les échantillons étudiés, nous avons distingué deux zones :

1° Interne : peu et inégalement développée, le maximum de développement étant au milieu des côtes et le minimum au niveau du fond des

FIG. 5 A et 5 B. — Schéma d'une coupe transversale type dans la partie supérieure d'une tige d'Eu-Sigillaire.

La structure interne est caractérisée par des tissus de seconde formation peu développés, les assises génératrices libéro-ligneuse et corticale commençant seulement à fonctionner.

m, moelle parenchymateuse homogène ; *b*₁, bois de première formation organisé en une couronne continue ; *mx*, métaxylème ; *px*, protoxylème (2 pointements trachéens par sinus) ; *dx* = *b*₂, deutéroxylème ou bois de seconde formation (en couronne mince), *ag*₁, assise génératrice libéroligneuse ; *l*₂, liber ; *éi*₁, zone interne de l'écorce interne de première formation : elle est constituée par un parenchyme fondamental renfermant, au contact du deutéroxylème, des cellules sécrétrices (*tsec*) et par ailleurs des traces foliaires (*tf*) ; *éi*₂, zone interne de l'écorce interne de première formation : elle est constituée par un parenchyme fondamental qui, selon le niveau dans la tige, renfermera (fig. 5 B) ou non (fig. 5 A) des traces de cordons vasculaires libéro-ligneux (*i*) destinés à des cones sporifères ; *ém*₁, zone interne de l'écorce moyenne d'origine cambiale ; *ag*₂, assise génératrice corticale à l'origine de l'écorce moyenne ; *ém*₂, zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale ; *éex*₁, zone interne de l'écorce externe de première formation ; *éex*₂, zone externe de l'écorce externe de première formation ; *ép*, épiderme.



sillons qui sculptent la surface de la tige. Elle est constituée par un tissu dont les éléments cellulaires sont disposés sans régularité apparente et présentent une paroi assez mince ;

2° Externe : réduit à deux ou huit couches au plus de cellules à paroi brune et épaisse ; probablement sclérifiées.

A la suite de cette étude comparée de fragments de tiges appartenant à diverses Eu-Sigillaires, nous sommes amenés à figurer quatre types de

structures qui nous semblent devoir correspondre à quatre niveaux différents dans une même tige (et qui représenteraient aussi dans une certaine mesure quatre stades successifs remarquables de l'évolution de la structure interne des tiges des Eu-Sigillaires).

1° *Structure de partie supérieure de tige* (fig. 5 A et 5 B du texte) : elle est caractérisée par des tissus de seconde formation peu développés, les assises génératrices libéro-ligneuse et corticale commençant seulement à fonctionner. Elle est représentée dans l'échantillon de *S. elegans*, étudié, et dont une coupe transversale est figurée (Planche V, figure 2).

Une telle structure présente, en coupe transversale, de l'axe vers la périphérie de la tige :

- un tissu médullaire homogène et de nature parenchymateuse ;
- une couronne continue de bois de première formation dont le bord

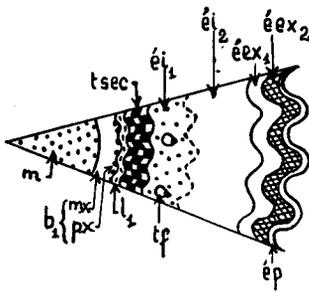


FIG. 5 bis. — Schéma de la coupe transversale type de la partie terminale d'une tige d'Eu-Sigillaire.

A ce niveau, la structure interne de la tige est caractérisée par l'absence de tissus d'origine cambiale (les assises génératrices ne sont pas encore fonctionnelles) et une moelle prosenchymateuse

m, moelle prosenchymateuse ; *b*₁, bois de première formation organisé en couronne continue ; *px*, protoxylème ; *mx*, métaxylème ; *l*₁, liber de première formation ; *tsec*, tissu à cellules sécrétrices ; *éi*₁, zone interne de l'écorce interne de première formation ; *éi*₂, zone externe de l'écorce interne de première formation ; *éex*₁, zone interne de l'écorce externe de première formation ; *éex*₂, zone externe de l'écorce externe de première formation ; *ép*, épiderme ; *tf*, trace foliaire.

externe ondulé présente une alternance régulière de sinus et de dents. Dans chacun des sinus sont localisés latéralement deux pointements trachéens ;

- une couronne continue mince de deutéroxylyème ;
- une couronne peu épaisse de liber ;
- une région corticale interne formée par un tissu parenchymateux, qui renferme :

— dans la zone interne : des traces foliaires (*tf*) et probablement des cellules sécrétrices (*t. sec*), nous n'avons jamais constaté la présence de ces dernières, mais nous les avons, par contre, observées chez les Sub-Sigillaires et chez les Lépидодэндrons ;

— dans la zone externe : des traces de cordons vasculaires émis par la stèle caulinaire et destinés aux cônes sporifères. Toutefois de telles traces (îlots) ne sont visibles que dans des sections réalisées au voisinage et au-dessous du niveau d'émissions (fig. 5 B du texte) de cônes sporifères à l'extérieur de la tige. Dans les coupes effectuées loin ou au-dessus des niveaux d'émissions de cônes sporifères (fig. 5 A du texte), on n'observe pas de telles traces ;

- une écorce moyenne d'origine cambiale relativement réduite ;

— une région corticale externe peu développée qui se subdivise en :
 — zone interne, dont les cellules ont une paroi relativement mince ;
 — zone externe dont les éléments ont une paroi épaisse plus ou moins lignifiée ;

cette région corticale a un développement maximum vers le milieu des côtes et minimum au niveau du fond des sillons qui sculptent la surface externe de la tige ; elle devait être probablement chlorophyllienne ;
 — un épiderme.

2^o *Structure de partie terminale de tige* (fig. 5 bis du texte) : elle diffère de la structure d'une partie supérieure de tige par :

— l'absence de tissus de seconde formation, les assises génératrices libéro-ligneuse et corticale n'ayant pas encore commencé à fonctionner ;
 — une moelle moins importante qui est de nature prosenchymateuse (proximité du méristème terminal de la tige).

3^o *Structure de partie moyenne de tige* (fig. 6 A et 6 B du texte) : elle est caractérisée par la présence d'assises génératrices actives d'où le développement de tissus de seconde formation plus ou moins puissants suivant l'âge et la hauteur dans la tige : les uns de nature vasculaire (deutéroxylème et deutérophloème), les autres de nature corticale (écorce moyenne). Ces derniers sont homogènes, en particulier la zone externe de cette écorce est formée de files radiales contiguës d'éléments tous semblables. Nous distinguerons deux modalités de structure :

— *coupe réalisée loin ou au-dessus d'un niveau d'émission de cônes sporifères à l'extérieur de la tige* ; l'écorce interne ne renferme pas de cordons vasculaires émis par la stèle centrale de la tige vers les cônes sporifères, ce qui se traduit par l'absence d'ilots dans cette coupe (fig. 6 A). Une telle structure est représentée dans les échantillons de *S. mamillaris* étudiés ;

— *coupe réalisée au voisinage et au-dessous du niveau d'émissions de cônes sporifères à l'extérieur de la tige* ; des exemples de cette structure sont représentés dans les préparations étudiées et rapportées les unes à *S. Bretoni*, les autres à *S. elegans* (lames nos 2504 et 2510). L'échantillon de *S. Bretoni*, correspondant à une partie âgée de tige, renferme de nombreux « ilots » répartis en plusieurs séries concentriques par rapport à l'axe de la tige. Chacune d'elles correspond à une couronne de cônes et il y a autant de séries d'ilots qu'il y a eu d'émissions successives de cônes sporifères. L'échantillon de *S. elegans* appartient à une tige plus jeune (ou à une coupe réalisée plus haut dans la partie moyenne de la tige) et ne présente, en section transversale, qu'une seule série d'ilots correspondant à une seule couronne de cônes sporifères.

Les cordons vasculaires qui se rendaient aux cônes sporifères étaient composés, comme la stèle caulinaire, d'une moelle axiale entourée par trois cylindres emboîtés les uns dans les autres : le plus interne de bois de première formation (b_1), le second de deutéroxylème (b_2) et le plus externe constitué de liber. Comme la stèle de la tige, ils sont siphonostéliques. L'étude de leur genèse montre que cette siphonostélie dérive

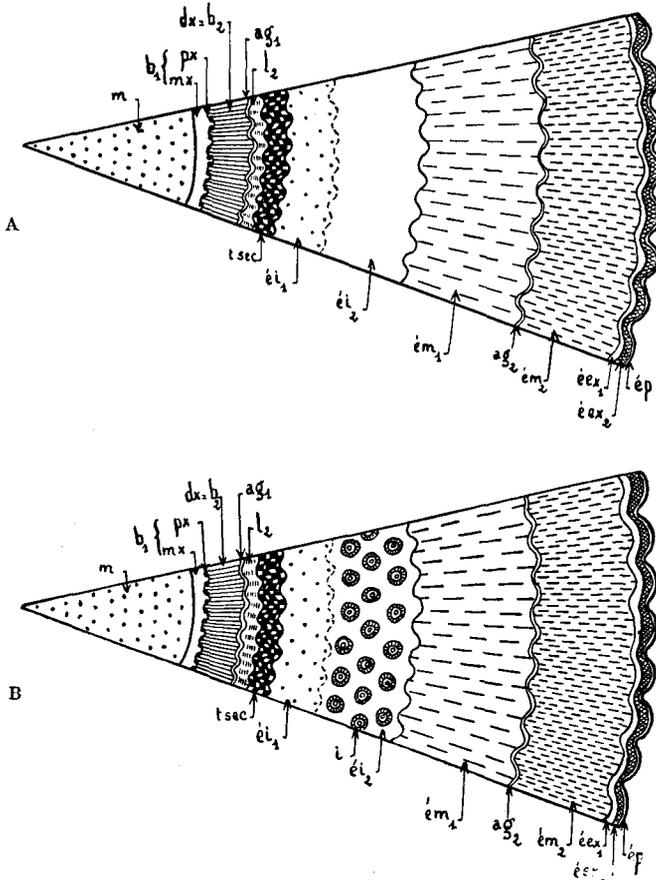


FIG. 6 A et 6 B. — Schéma de la structure d'une coupe transversale type dans la partie moyenne d'une tige d'Eu-Sigillaire.

A ce niveau, la structure interne de la tige est caractérisée par la présence d'assises génératrices actives et, par suite, de tissus de seconde formation développés. La zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale est de structure homogène.

m, moelle homogène de nature parenchymateuse ; *b*₁, bois de première formation organisé en une couronne continue ; *mx*, métaxylème ; *px*, protoxylème ; *dx = b*₂, couronne de deutéroxylylème ; *ag*₁, assise génératrice libéro-ligneuse ; *l*₂, liber d'origine cambiale ou deutérophloème ; *l*₁, liber de première formation ; *éi*₁, zone interne de l'écorce interne de première formation : elle est constituée par un parenchyme fondamental (à cellules sécrétrices [*tsec*] dans sa partie interne) ; *éi*₂, zone externe de l'écorce interne de première formation : elle est constituée par un parenchyme quel que soit le niveau dans la tige par rapport aux niveaux d'émissions des cônes sporifères, renfermera (fig. 6 B) ou non (fig. 6 A) des traces (*i*) de cordons vasculaires destinés aux cônes sporifères ; *ém*₁, zone interne de l'écorce moyenne de seconde formation ; *ag*₂, assise génératrice corticale à l'origine de l'écorce moyenne ; *ém*₂, zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale dont la structure est devenue hétérogène : elle se présente, en effet, formée par un réticulum dont les mailles sont occupées par de petites cellules parenchymateuses (*pa*) à paroi très mince ; *éex*₁, zone interne de l'écorce externe de première formation ; *éex*₂, zone externe de l'écorce externe de première formation, elle est constituée d'éléments sclérifiés ; *ép*, épiderme.

d'une structure protostélique initiale. Ils ont une symétrie suivant leur axe et se présentent comme des sortes de tiges en miniature. Ils sont, comme nous le constaterons par la suite, différents des faisceaux vasculaires foliaires également émis par la stèle caulinaire.

4° Structure au niveau de la partie inférieure de la tige (fig. 7 du texte) :

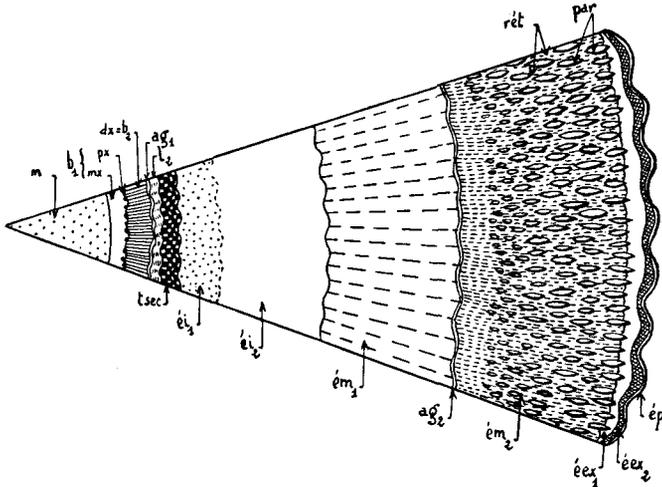


FIG. 7. — Schéma d'une coupe transversale type dans la partie inférieure d'une tige d'Eu-Sigillaire.

La structure interne de la tige est, à ce niveau, caractérisée par une moelle réduite à des tissus d'origine cambiale très importants ainsi que par une zone externe de l'écorce moyenne à structure réticulée.

m , moelle réduite ; b_1 , bois de première formation organisé en une couronne continue à bord interne circulaire ; mx , métaxylème ; px , protoxylème ; $dx = b_2$, couronne très puissante de deutéroxylème ; ag_1 , assise génératrice libéro-ligneuse ; L_2 , deutérofloème ou liber d'origine cambiale ; ei_1 , zone interne de l'écorce interne de première formation constituée par un parenchyme fondamental (renfermant des éléments [*tsec*] dans sa partie interne) ; ei_2 , zone externe de l'écorce interne ; em_1 , zone interne de l'écorce moyenne d'origine cambiale ; ag_2 , assise génératrice corticale ; em_2 , zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale, elle présente une structure réticulée : elle est, en effet, formée par un réticulum dont les mailles sont occupées par de petites cellules parenchymateuses (*par*) à paroi mince ; ex_1 , zone interne de l'écorce externe de première formation ; ex_2 , zone externe de l'écorce externe de première formation ; $ép$, épiderme.

elle est représentée dans l'échantillon de *Sigillaria approximata* étudié par Th. DELEVORYAS. Elle se distingue de la précédente par la structure réticulée de la zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale. Les autres tissus de seconde formation, en particulier le deutéroxylème, sont puissants. De plus, la zone médullaire paraît relativement moins importante que dans les autres fragments étudiés.

CHAPITRE III

ÉTUDES ANALYTIQUES DES STRUCTURES INTERNES DE DIVERS FRAGMENTS DE TIGES DE SUB-SIGILLAIRES

Localisation stratigraphique. — Les empreintes et les moulages de tiges de *Sigillaria Brardi* (A. Brongniart) ont été trouvés dans des terrains correspondant aux assises stratigraphiques allant du début du Stéphanien inférieur à la fin du Permien inférieur.

Par rapport aux localisations stratigraphiques des Sigillaires cannelées, précédemment étudiées, *S. Brardi* apparaît comme l'espèce la plus récente.

Études antérieures. — Une première description d'un échantillon de tige de *S. Brardi* (Brongniart) avec une partie de sa surface et de sa structure interne conservées a été donnée par A. BRONGNIART en 1839, sous le nom de *Sigillaria elegans* (1). (Cet échantillon correspond à un fragment de tige agatisé ayant 2 cm de long et 4 cm de diamètre découvert aux environs d'Autun dans des terrains reconnus d'âge Permien.) Ce travail demeure un modèle pour les études des structures internes des plantes houillères et, d'une façon générale, des plantes fossiles. La description d'un second spécimen de tige trouvé également dans la région d'Autun a été donnée par B. RENAULT, en 1875 (2), sous l'appellation de *Sigillaria spinulosa* (Germar) (3).

Par ailleurs, ZEILLER et B. RENAULT ont montré que le premier fragment décrit sous le nom de *S. elegans* devait être rapporté à *S. Brardi* (Brongniart) jusqu'alors connue seulement en empreintes. Le second devait être également assimilé à cette espèce. C'est par la seule comparaison des cicatrices foliaires que la véritable identité de ces échantillons fut établie. Dans le premier, elles sont presque coalescentes, tandis que, dans le deuxième, les cicatrices sont éloignées les unes des autres. Il s'agirait respectivement, comme les dimensions de chacun d'eux tendent d'ailleurs à le prouver, de la partie supérieure et de la partie moyenne ou inférieure — donc partie plus âgée — de la tige de *S. Brardi*.

La lecture des études de A. BRONGNIART et B. RENAULT nous permet de remarquer que les fragments de tige étudiés par eux offrent une diffé-

(1) A. BRONGNIART, 1839. Observations sur la structure intérieure du *Sigillaria elegans* comparée à celle des *Lepidodendron* et des *Stigmaria* et à celle des végétaux vivants (*Arch. Museum*, t. I, p. 406 à 461, Pl. XXV à XXIX).

(2) B. RENAULT, 1875. Études sur le *Sigillaria spinulosa* et sur le *Myelopteris* (*Ext. Mem. Ac. Sc.*).

(3) Ou *Sigillaria denudata* (Goeppert) ou *Sigillaria Menardi* (Brongniart).

rence très marquée dans la structure de l'écorce moyenne et externe. L'un et l'autre présentent une stèle vasculaire ligneuse, plus puissante dans l'échantillon de B. RENAULT que dans celui de A. BRONGNIART, et une moelle centrale.

ÉTUDES ANALYTIQUES DE LA STRUCTURE INTERNE
DE FRAGMENTS DE TIGES RAPPORTÉES
A *SIGILLARIA BRARDI* (A. BRONGNIART).

1° *Introduction.*

Il nous a été permis d'observer et d'analyser en détail :

— une des lames minces étudiées par A. BRONGNIART (1), les autres sections ayant malheureusement disparu des Collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (2) ;

— toute la série des lames minces étudiées par B. RENAULT (2), ainsi que cinq préparations de la Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille, taillées à partir du même échantillon et correspondant à des coupes transversales de la stèle vasculaire ligneuse ;

— diverses lames minces provenant d'échantillons trouvés également à Autun : une première série appartenant aux Collections de ROCHE et de Ch. Eg. BERTRAND, mais non encore décrites jusqu'à ce jour ; une deuxième série de quatorze préparations appartenant aux Collections du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow.

2° *Sigillaria Brardi, partie supérieure de tige*

(= *S. elegans* décrite par A. BRONGNIART)

1° *La stèle centrale* (Pl. VIII, fig. 4 ; Pl. IX, fig. 1). — Dans la lame n° 82/97/18 (Pl. VIII, fig. 4) correspondant à une coupe transversale dans une portion de la stèle vasculaire ligneuse centrale, le tissu médullaire et le liber ont été complètement détruits lors de la fossilisation ; seule subsiste la stèle ligneuse qui se révèle formée par :

A. DE NOMBREUX FAISCEAUX DE BOIS DE PREMIÈRE FORMATION (*b*₁, Pl. VIII, fig. 4). — Ils sont tous semblables, disposés suivant une circonférence à la périphérie de la région médullaire et séparés les uns des autres par un faible intervalle. La section transversale de chacun d'eux affecte la forme d'un segment de cercle dont la convexité est tournée vers l'axe de

(1) P. 12 et 13.

(2) Dans notre exposé, les références aux différentes lames minces de la Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris seront mentionnées chacune par un ensemble de trois nombres : le premier correspond au numéro de la série dans la classification actuelle, le second au numéro de la série dans la classification de Ch.-Eg. BERTRAND, le troisième indique la place de la lame dans les deux séries, ce dernier étant en effet le même dans les deux classifications.

la tige. Les éléments vasculaires ligneux qui les composent ont un contour polygonal variable; ils sont étroitement juxtaposés les uns contre les autres, ne laissant subsister entre eux aucun espace; ils ne paraissent pas disposés suivant un ordre bien défini, toutefois, les plus gros, appartenant au métaxylème (*mx*, Pl. VIII, fig. 4), sont situés vers l'axe de la tige et les plus petits, correspondant au protoxylème (*px*, Pl. VIII, fig. 4), sont localisés vers l'extérieur: le protoxylème est donc exarche. Malgré le mauvais état de conservation de la coupe, les trachées nous paraissent distribuées tout le long du bord externe des faisceaux, sauf au moment de la genèse et de l'émission du cordon vasculaire ligneux foliaire où elles sont groupées en deux pointements.

Dans la lame n° 86 de la Collection de ROCHE (Pl. IX, fig. 1), on peut observer, au voisinage et entre les faisceaux de bois de première formation, les restes d'un tissu parenchymateux (*p*, Pl. IX, fig. 1) appartenant à la moelle. Ce dernier occupait probablement toute la région axiale de la tige limitée par la stèle vasculaire ligneuse. Les quelques cellules conservées présentent un contour polygonal et une paroi mince.

B. UNE COURONNE DE BOIS DE SECONDE FORMATION ($dx = b_2$, Pl. VIII, fig. 4). — Elle est relativement peu puissante, et de largeur constante. Ses éléments à contour subhexagonal sont disposés avec régularité en files radiales, tantôt tout à fait contiguës, tantôt séparées par d'étroits intervalles qui doivent résulter de la destruction de rayons parenchymateux. Chaque file renferme une vingtaine d'éléments dont le diamètre s'accroît du bord interne au bord externe de la couronne.

Les faisceaux de métaxylème sont en contact avec le bord interne de la couronne de deutéroxylème qui se renfle légèrement à leur niveau. Il s'ensuit que ce bord interne est ondulé, il en est de même pour le bord externe.

2° *Les tissus corticaux*. — Nous n'avons pas été en mesure de les étudier, mais, lors de ses observations, A. BRONGNIART a pu remarquer qu'en dehors du cylindre vasculaire, mais séparé de lui par un espace rempli de matière minérale avec des débris de tissus désorganisés, se trouve une zone celluleuse de nature corticale, de largeur inégale et: « qui, en certains endroits, se trouve dans un état de conservation suffisant pour montrer que c'était un parenchyme régulier très délicat ». A. BRONGNIART a distingué (1):

1° *Une zone tout à fait externe* formée par un tissu solide bien conservé et d'une couleur jaune-brun qui: « ne paraîtrait pas entièrement étrangère à celle du tissu à l'état vivant ». Cette zone extérieure (2) est formée de deux couches différentes qui sont liées entre elles et passent presque insensiblement de l'une à l'autre:

— la plus interne (*ff*): « est formée de cellules allongées, très serrées,

(1) P. 419-420: Pl. XXV, fig. 1, 2, 3 et 4; Pl. XXVI, fig. 1, 2 et 3.

(2) *fg'*, Pl. XXVI, fig. 1, 2 et 3.

terminées par des extrémités coupées obliquement et dont plusieurs, contiguës, correspondent à la même hauteur de manière que leurs terminaisons forment des lignes transversales en zigzag. Sur le schéma de la coupe transversale (1), on voit que ces cellules, qui ont le caractère d'un tissu qu'on désigne souvent sous le nom de prosenchyme, sont disposées en séries rayonnantes assez régulières. Leurs parois sont minces et unifornes » (2).

Cette zone correspond à l'écorce moyenne de seconde formation que nous avons décrite chez les Sigillaires cannelées étudiées précédemment.

— la zone externe : « est formée d'un parenchyme quelquefois très régulier, moins régulier dans d'autres parties, dont les cellules fort serrées, sans lacune ni méats intercellulaires et n'affectant pas une disposition en séries rayonnantes ou parallèles à la surface, ont des parois lisses mais bien nettes ; plus épaisses dans la zone la plus externe, elles donnent plus d'opacité aux tissus, qui cependant — toujours selon A. BRONGNIART — n'offrent aucune différence essentielle » (3). Il s'agit là de l'écorce externe que nous avons décrite chez les Eu-Sigillaires.

2° Une zone interne dont les tissus ont été détruits. Dans la lame précédemment étudiée (n° 82/97/5) nous avons observé au voisinage du deutéroxyllème trois plages d'éléments vasculaires ligneux :

— par son organisation, la première (tf_2 , Pl. VIII, fig. 4) est analogue à l'une des traces foliaires observées dans la stèle centrale ;

— la seconde (i ?, Pl. VIII, fig. 4), située à l'extérieur et près de la première, a subi un début de désorganisation ; elle semble devoir correspondre à un îlot, c'est-à-dire à la trace d'un faisceau vasculaire ligneux se rendant à un cône sporifère ;

— la troisième (pl , Pl. VIII, fig. 4) ne présente pas d'organisation remarquable.

3° *Sigillaria Brardi* partie moyenne de tige

[= *S. spinulosa* (Germar) décrite par B. RENAULT]

(Pl. VIII, fig. 1, 2, 3 et 5 ; Pl. IX, fig. 2, 3 et 4 ; Pl. X, fig. 1, 1 a, 2 et 3 ; Pl. XI ; Pl. XII, fig. 1, 2, 3, 4 et 5).

Nous avons été en mesure de reprendre et de compléter l'étude détaillée de la structure interne de la tige de *Sigillaria Brardi* partie moyenne de tige (= *S. spinulosa* décrite par B. RENAULT) à partir de :

— la série des préparations microscopiques ayant servi aux observations de B. RENAULT et actuellement en collection au Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris ;

— quatre lames minces en collection au Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille ;

(1) Pl. XXVI, fig. 3.

(2) p. 419, l. 30, et p. 420, l. 1 à 7.

(3) p. 420, l. 11 à 19.

- diverses lames minces de la collection J. ROCHE jamais étudiées jusqu'à présent et actuellement en collection au Muséum de Paris ;
- quatorze lames minces des collections de KIDSTON et de GWYNNE-VAUGHAN du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow.

1° *La stèle centrale.* — De notre étude des différentes lames minces, il résulte qu'en coupe transversale la stèle centrale présente d'importantes variations dans l'organisation de ses divers tissus, notamment du bois de première formation.

A. LAMES DES COLLECTIONS DU LABORATOIRE DE PALÉOBOTANIQUE DE LILLE ET DU MUSÉUM DE PARIS (Pl. VIII, fig. 1, 2, 3 et 5 ; Pl. IX, fig. 2 et 3). — Nous y avons observé successivement de l'axe vers la périphérie de la tige :

1° *Une région médullaire* (*rm*, Pl. VIII, fig. 3), relativement peu développée — moins que chez *S. elegans* de A. BRONGNIART — mais dont le tissu a été détruit lors de la fossilisation et remplacé par de la matière minérale.

2° *De nombreux faisceaux de bois de première formation* (*b*₁, Pl. VIII, fig. 3), tous semblables, disposés suivant une circonférence à la périphérie de la région médullaire et très proches les uns des autres. Chacun d'eux a, en section transversale, un contour lunulé, en forme de segment de cercle à bord convexe tourné vers l'axe de la tige. Leur forme et leur organisation sont analogues à celles des mêmes formations décrites dans la partie supérieure de la tige de *Sigillaria Brardi* (= *Sigillaria elegans* de A. BRONGNIART). Cependant en comparaison avec cette dernière les faisceaux sont plus rapprochés les uns des autres et moins distincts (ils paraissent se toucher latéralement).

3° *Une couronne* de bois de seconde formation (*dx* = *b*₂, Pl. VIII, fig. 1, 2, 3 et 5 ; Pl. IX, fig. 2 et 3), très puissante de largeur constante, dont le bord externe est pratiquement circulaire. Les trachéides qui la composent présentent un contour subhexagonal ou subcarré ; ils sont ordonnés régulièrement en files radiales, tantôt contiguës, tantôt séparées par d'étroits intervalles (*rp*, Pl. VIII, fig. 5) correspondant à des rayons parenchymateux qui s'intercalent entre deux rangées de trachéides ligneux. Assez souvent, surtout dans la partie externe de la couronne, de nouvelles rangées s'intercalent entre les files existant déjà. Elles doivent leur origine à des recloisnements radiaux des cellules de l'assise cambiale libéroligneuse qui était située à la périphérie du deutéroxyème. Dans la lame n° 81/96/4 (Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris) (Pl. VIII, fig. 3), une rangée radiale parcourant toute la largeur de la couronne est composée de deux cents éléments environ dont le diamètre va en augmentant du bord interne jusqu'au milieu, puis demeure constant jusqu'au bord externe. Les faisceaux de bois de première formation sont en contact avec le bord interne de la couronne de deutéroxyème qui se renfle très légèrement à leur niveau.

La lame n° 80/95/6 (Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris) (Pl. VIII, fig. 2) qui correspond à une coupe tangentielle dans le bois de seconde formation permet de préciser que :

— les éléments vasculaires (*ur*, Pl. VIII, fig. 2) sont bien des trachéides allongés dont les parois sont renforcées par de fines raies ligneuses transversales et parallèles entre elles (structure scalariforme). Les extrémités de ces trachéides (*é*, Pl. VIII, fig. 2) sont coniques ;

— de nombreux rayons (*rp*, Pl. VIII, fig. 2) constitués par de très petites cellules parenchymateuses s'intercalent entre les rangées radiales de trachéides. Ils correspondent à des lames composées d'une ou plus rarement de deux cellules en épaisseur et de trois à vingt dans le sens vertical.

4° Une couronne de tissu vasculaire libérien de seconde formation (Pl. VIII, fig. 5). Nous avons pu remarquer à la périphérie du deutéroxyllème, en continuité avec lui, un fragment de tissu caractérisé par ses cellules à paroi mince, de contour rectangulaire, régulièrement disposées en files radiales contiguës, il s'agit d'un reste conservé de liber de seconde formation ou deutérophloème (*l₂*, Pl. VIII, fig. 5). Dans la tige vivante, il devait former une couronne continue de faible largeur. Nous n'avons observé aucune trace ni de liber de première formation ni du péricycle (dans la mesure d'ailleurs où celui-ci a pu exister). Signalons que B. RENAULT ne semble pas avoir remarqué ces restes de liber, du moins il n'en a jamais signalé la présence.

B. LAME N° 318 (Collection GWYNNE-VAUGHAN, Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow) (Pl. X, fig. 3). — Il s'agit d'un fragment de silex dont une surface polie montre une section de la stèle ligneuse caulinaire à organisation tout à fait analogue à celle que nous avons décrite dans les précédentes préparations. Cet échantillon a d'ailleurs été donné par B. RENAULT à l'Université de Glasgow.

C. LAMES N°S 156 ET 157 (Collection GWYNNE-VAUGHAN, Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow) (Pl. X, fig. 1 et 1 a). — Elles permettent d'étudier deux coupes transversales successives de la stèle ligneuse caulinaire qui apparaît formée de :

1° Une région médullaire (*rm*, Pl. X, fig. 1 et 1 a) de diamètre un peu plus petit que dans les préparations précédemment décrites et dont le tissu a été détruit ;

2° Un bois de première formation (*b₁*, Pl. X, fig. 1 et 1 a), qui, en deux endroits diamétralement opposés, paraît organisé en faisceaux, tandis qu'ailleurs il forme une bande continue, mais au bord interne festonné. A vrai dire, un examen attentif permet de se rendre compte que la division en faisceaux résulte d'actions mécaniques et chimiques combinées qui se sont manifestées lors de la fossilisation (1). Sur le vivant, le bois de pre-

(1) D. H. SCOTT a figuré une portion de la stèle contenue dans la lame n° 156. Cette figuration partielle a été à l'origine d'interprétations erronées : en effet, divers auteurs avaient cru pouvoir expliquer la non-division en faisceaux d'une partie du bois de première formation par l'émission d'un rameau à partir de la tige (Pl. XII, fig. 5).

mière formation constituait un cylindre creux, à surface interne régulièrement cannelée. En coupe transversale, il se présentait sous la forme d'une couronne continue à bord interne festonné.

3° *Un bois de seconde formation* très puissant ($dx=b_2$, Pl. X, fig. 1 et 1 a) et un peu plus important que dans les coupes de stèles renfermées dans les lames précédemment étudiées (environ 3 mm de plus; son épaisseur est de 1,7 cm).

D. LAME N° 2258 (Collection KIDSTON, Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow). — Elle renferme également une section transversale de la stèle ligneuse d'un fragment de tige. Elle doit provenir d'un échantillon d'Autun à partir duquel les deux lames n°s 156 et 157 ont été taillées.

Cette stèle présente :

1° Une région médullaire très réduite : au plus 0,5 cm de diamètre ;

2° Une couronne continue de bois de première formation au bord interne circulaire et non festonné ;

3° Une couronne de deutéroxyllème très épaisse (2 cm d'épaisseur), un peu plus puissante que celle qui est représentée dans les lames n°s 156 et 157.

2° *Les tissus corticaux* (Pl. VIII, fig. 1 ; Pl. IX, fig. 2, 3 et 4 ; Pl. XI ; Pl. XIII, fig. 1, 2, 3, 4 et 5). — Ils sont représentés seulement — d'ailleurs en partie — dans quelques lames des Collections du Muséum de Paris.

A. ÉCORCE INTERNE (*éi*, Pl. VIII, fig. 1 ; Pl. IX, fig. 2 et 3). —

B. RENAULT a donné de l'écorce interne la description suivante :

« Tissu peu résistant, rarement intact ; on en voit quelques restes (*éé*, fig. 5, 17). C'est à sa destruction, probablement rapide, qu'est due la séparation presque constante de la partie plus extérieure de l'écorce et du cylindre ligneux. Cette couche est parcourue presque verticalement par des faisceaux qui sont sortis du cylindre ligneux (*d''d*, fig. 15 et 19) ; dans le voisinage de ces faisceaux, la conservation est un peu plus complète et l'on constate que les cellules polyédriques (*r*) s'allongent en se rapprochant du faisceau et lui forment une espèce de gaine (*t*). Entre les faisceaux foliaires qui sont disposés très régulièrement autour du cylindre ligneux, se trouvent des espaces circulaires (*é*, fig. 5 et 18) assez mal définis au milieu desquels on croit reconnaître des canaux (*é*) larges et en nombre variable : ces canaux pourraient bien donner naissance à ceux qui accompagnent le faisceau foliaire dans la partie subéreuse de l'écorce. Malheureusement, l'état de conservation de cette partie du végétal laisse trop à désirer pour que l'on puisse acquérir une certitude bien grande » (1).

De l'étude que nous avons pu refaire de diverses lames minces, il résulte que l'écorce interne devait former une couronne continue assez large fai-

(1) P. 11, l. 30 ; p. 12, l. 1 à 19 ; Pl. I, fig. 1 et 5 ; *dd*, Pl. III.

sant suite, vers l'extérieur, à la stèle vasculaire centrale et plus précisément au liber. Celle-ci était constituée par un parenchyme fondamental traversé par des faisceaux vasculaires libéro-ligneux qui cheminaient vers les feuilles. Dans la zone interne, la plus proche du liber, se trouvait également du tissu sécréteur.

Le tissu fondamental (*p*, Pl. VIII, fig. 1 ; Pl. IX, fig. 2 et 3) est formé de cellules assez grosses, à paroi mince, qui laissent subsister des méats entre elles. Assez lâche, il devait être le siège d'une active circulation de gaz. Au point de vue anatomique l'aérenchyme des feuilles semble devoir lui être relié. Dans la région externe (*éi*₂) de l'écorce interne, ce tissu devait être homogène, mais sa grande fragilité et les faisceaux vasculaires foliaires qui le traversaient suffirent à expliquer sa destruction rapide lors de la fossilisation et son remplacement par de la matière minérale. Dans la région interne (*éi*₁), assez bien conservée dans la lame 82/97/5 (Pl. IX, fig. 3), il renferme des traces vasculaires libéro-ligneuses foliaires et alternant avec elles des plages circulaires de tissu à éléments sécréteurs :

— chacune des traces foliaires (*tf*, Pl. IX, fig. 2 et 3) présente un faisceau ligneux central de contour plus ou moins cordiforme avec pointe dirigée vers l'extérieur et occupée par des éléments de protoxylème. Ce faisceau est entouré par un manchon d'éléments libériens disposés en files contiguës radiales par rapport à son axe (la disposition des éléments inciterait à penser qu'il s'agit de deutérophloème ; d'ailleurs, la ressemblance avec celui de la stèle centrale de la tige est remarquable) ;

— les plages de tissu sécréteur (*t.séc*) ont subi un début de désorganisation et voire même, dans leur partie centrale, un début de destruction. Chacune d'elles a un contour circulaire et une surface environ dix fois plus grande que celle des traces foliaires. Le tissu qui les constitue est formé de gros éléments à paroi assez épaisse, répartis apparemment de façon quelconque au milieu des cellules à paroi plus mince paraissant provenir d'éléments cellulaires initiaux recloisonnés. Nous n'avons pu, malheureusement, observer des coupes tangentielles et des coupes radiales dans ce tissu sécréteur, aussi ne sommes-nous nullement en mesure de pouvoir préciser si les gros éléments à paroi épaisse doivent être considérés comme des canaux ou des poches sécrétrices.

B. ÉCORCE MOYENNE (*ém*, Pl. VIII, fig. 1 ; Pl. IX, fig. 2 et 4 ; Pl. XI, fig. 1 ; Pl. XII, fig. 1, 2, 3 et 4). — B. RENAULT a décrit la zone externe de l'écorce moyenne sous le nom de tissu subéreux. Il l'a reconnue formée de : « bandes qui s'entrecroisent dans toute son épaisseur et produisent dans leur marche sinueuse de nombreuses mailles remplies de tissu cellulaire. L'entrecroisement des lames subéreuses n'est qu'apparent et c'est par leur accollement et leur dédoublement qu'elles forment les mailles remplies de tissu cellulaire qui les séparent. Les cellules qui forment les mailles sont allongées, prismatiques, à parois résistantes, lisses, disposées dans le sens rayonnant suivant des lames horizontales d'une certaine étendue (fig. 27 et 29). Leur longueur est de 0,5 mm à 0,6 mm et leur largeur de 0,4 mm à

0,5 mm. Leurs extrémités s'amincissent sensiblement. Quant aux cellules qui forment les rayons cellulaires de l'écorce, elles ont la forme de prismes dont deux faces parallèles sont des hexagones (fig. 27 et 27 bis) ; les axes perpendiculaires à ces faces le sont aussi sensiblement par rapport aux parois formées par le tissu subéreux. Les faisceaux foliaires après s'être recourbés pénètrent dans la partie subéreuse de l'écorce en suivant l'un des rayons cellulaires de ce tissu » (1).

Nous avons examiné et réétudié cette écorce moyenne « subéreuse » à partir des lames minces suivantes :

Nos 77/92/12, 77/92/13, 78/93/19, 79/94/11, 81/96/16, 82/97/5 correspondant à des coupes transversales de la tige ;

— N°/ 73/87/6 et 78/94/2 correspondant à des coupes radiale et tangentielle.

D'une façon générale, il résulte de nos observations que la zone externe de l'écorce moyenne (*ém₂*) formait une couronne continue de structure particulière. Elle apparaît, en effet, constituée par des bandes de teinte brun foncé rayonnantes par rapport à l'axe de la tige. Ces bandes s'accolent les unes aux autres en différents endroits de leur trajet sinueux de telle sorte qu'elles paraissent former un enchevêtrement dont la coupe transversale se présente sous la forme d'un réticulum à mailles allongées radialement en coupe transversale et verticalement dans une coupe tangentielle. L'intérieur de ces mailles est occupé par un parenchyme très clair et d'aspect fragile, souvent détruit au cours de la fossilisation.

1° *Étude en coupe transversale.* — Dans les diverses coupes transversales de la tige et plus particulièrement dans la lame n° 82/97/5 (Pl. VIII, fig. 1) nous avons pu observer que la couronne subéreuse est, sur une courte distance, à partir de son bord interne, d'aspect homogène, c'est-à-dire essentiellement constituée de files radiales contiguës d'éléments à paroi assez épaisse et de contour subhexagonal. Le tissu de cette partie de la zone externe de l'écorce moyenne est identique à celui de toute la région correspondante dans la partie supérieure d'une tige de *S. Brardi* (= *S. elegans* décrite par A. BRONGNIART) et aussi des Sigillaires cannelées précédemment décrites. En allant vers l'extérieur, ce « suber » se divise en bandes de deux à dix files radiales d'éléments qui affectent un trajet sinueux et paraissent s'enchevêtrer. Mais, en réalité, comme l'avait d'ailleurs très justement remarqué B. RENAULT, il ne s'agit pas d'entrecroisements, mais d'accolements et de dédoublements de ces bandes en divers points de leur trajet. Ces dédoublements s'effectuent de façon très inégale et irrégulière suivant un angle aigu. Tout concourt à donner l'aspect d'une désorganisation d'origine mécanique qui aurait provoqué des décollements irréguliers et inégaux de files de cellules. Mais une telle interprétation ne peut être retenue. En effet, si souvent les espaces — ou mailles — limités par les lames subéreuses sont comblés par de la matière minérale, ils sont, par

(1) p. 11, l. 30 ; p. 12, l. 1 à 19 ; Pl. I, fig. 1 et 5 ; dd. PL. III.

contre, en divers endroits, occupés par un tissu parenchymateux fragile, formé d'éléments à paroi très mince et transparente, de contour quadrangulaire avec allongement tangentiel. Par ailleurs, les mailles de contour fusiforme ont un grand axe de direction radiale par rapport à l'axe de la tige et elles sont de plus en plus grandes au fur et à mesure que l'on va vers l'extérieur de la tige. Leur accroissement porte surtout sur l'augmentation de leur largeur, correspondant, semble-t-il, à un développement tangentiel de plus en plus marqué de la tige ; il est lié au recloisonnement radial et tangentiel des éléments parenchymateux occupant les mailles. De l'intercalation et du développement de ce parenchyme entre les files radiales d'éléments subéreux résulte l'aspect réticulé de l'écorce moyenne.

Les différentes lames subéreuses se terminent, vers l'extérieur, suivant une extrémité libre et arrondie, et toutes à peu près au même niveau, de telle sorte que la zone externe de l'écorce moyenne conserve une épaisseur égale sur tout le pourtour de la tige.

2° *Étude en coupe tangentielle* (Pl. XI, fig. 1 ; Pl. XII, fig. 3). — L'étude des coupes tangentielles révèle une structure singulière de la zone externe de l'écorce moyenne. Comme dans les coupes transversales, nous retrouvons un réticulum très irrégulier dont les mailles sont occupées par un parenchyme fragile. Le réticulum (*r*, Pl. XI, fig. 1 ; Pl. XII, fig. 3) est constitué par des éléments allongés verticalement, aux extrémités en biseau et à paroi épaisse. Ce qui paraît singulier, c'est la grosseur très inégale de ces éléments et la présence quasi générale à l'intérieur de ceux-ci de cloisons transversales, parfois entrecoupées de cloisons radiales très minces et en nombre variable. Le réticulum limite des mailles beaucoup plus hautes que larges (environ 10 à 30 fois), qui sont occupées par un tissu d'aspect parenchymateux fragile, constitué de petits éléments parallépipédiques à paroi très mince (*p*, Pl. XI, fig. 1 ; Pl. XII, fig. 3). Un examen attentif permet de reconnaître que ce parenchyme résulte d'une hypertrophie très grande et variable d'éléments subéreux qui se sont recloisonnés secondairement à la fois dans les sens transversal, radial et tangentiel. Les nouvelles cloisons ainsi apparues ne se sont pas épaissies comme la paroi initiale (cette dernière permet de reconnaître le contour de l'élément primitif) et sont demeurées minces. Il apparaît, et cela est très net dans la microphotographie (Pl. XI, fig. 1), que le parenchyme (*p*) occupant les mailles provient de lentilles d'éléments initiaux de même origine que ceux du réticulum (*r*) mais qui ont continué à se développer avec plus ou moins d'intensité en se recloisonnant. Autrement dit : au sein du tissu subéreux initialement homogène — dans la tige jeune ou parties terminale et supérieure de tige âgée — dont les éléments ont conservé un grand pouvoir de prolifération, en de multiples endroits des groupes d'éléments se sont développés et recloisonnés beaucoup plus que d'autres. Il en est résulté — dans les parties moyenne, inférieure et basale de la tige — une sorte de disjonction irrégulière du tissu et, par suite, l'apparition de la structure réticulée. Il est aisé de comprendre que cette modification

secondaire correspond à un accroissement diamétral important de la tige sans qu'il y ait chute ou exfoliation des tissus sous le seul effet de la poussée provoquée par les tissus de seconde formation sous-jacents en prolifération (notamment deutéroxylème et zone interne de l'écorce moyenne). L'importance des tissus d'origine cambiale ne conduit pas à l'apparition systématique d'un rhytidome cortical, comme c'est fréquemment le cas chez la plupart des plantes arborescentes actuelles (toutefois, à la base des vieilles tiges, l'écorce externe peut venir à tomber, donnant une surface décortiquée ou *Syringodendron*). Le tissu subéreux de la zone externe de l'écorce moyenne engendré par l'assise génératrice corticale a pu suivre l'accroissement diamétral de la stèle centrale et du tissu « phellodermique »; il demeurerait vivant très longtemps et peut-être même jusqu'à la mort de la plante.

Ce phénomène de recloisonnement, particulièrement intense dans certains éléments, surprend à première vue. En effet, les éléments initiaux, dérivant d'un cambium, semblent avoir commencé très tôt l'épaississement de leur paroi, celle-ci n'ayant pas, toutefois, entravé leur hypertrophie. Les recloisonnements ont dû se manifester assez tôt, provoquant une hypertrophie plus ou moins poussée de l'élément initial. Par ce jeu, la zone subéreuse de l'écorce moyenne a pu conserver très longtemps un grand pouvoir de prolifération. L'accroissement diamétral de la tige a dû se poursuivre sans discontinuité jusqu'à la mort de l'ensemble, d'où l'importance croissante des tissus d'origine cambiale et le développement particulier de la zone externe de l'écorce moyenne.

3° *Étude en coupe radiale.* — Dans la lame n° 73/87/19 (Pl. IX, fig. 4), les éléments de parenchyme qui remplissent les mailles apparaissent allongés dans le sens vertical, prismatiques, à paroi mince, disposés dans le sens rayonnant en files radiales d'une certaine étendue. La lame n° 73/87/6 (Pl. XII, fig. 2) qui correspond à une coupe radiale dans une bande du réticulum (et dans l'écorce externe) montre que ses éléments ($ém_2$) sont de hauteur variable et disposés en files rayonnantes.

De la zone interne de l'écorce moyenne, également de seconde formation (équivalente du phelloderme chez les plantes actuelles), il ne subsiste aucune trace. Sans doute s'agissait-il d'un tissu parenchymateux fragile qui aurait été détruit lors de la fossilisation.

Nous signalerons que, par ailleurs, nous avons eu l'occasion d'observer une structure identique au tissu « subéreux » de la partie moyenne de la tige de *S. Brardi* (= *S. spinulosa* de B. RENAULT) dans des lames minces provenant de coupes tangentielles dans des plaques « subéreuses » de *Syringodendron*.

C. ÉCORCE EXTERNE (Pl. VIII, fig. 1 ; Pl. IX, fig. 4 ; Pl. XII, fig. 1, 2 et 4). — A la zone externe de l'écorce moyenne fait suite une écorce externe de beaucoup moins importante et analogue à celle que nous avons décrite

à la périphérie des tiges de Sigillaires cannelées précédemment étudiées. Elle est formée d'un tissu parenchymateux de première formation dont les éléments de contour polygonal sont étroitement juxtaposés et ne laissent pas subsister de méats intercellulaires entre eux.

Dans la lame n° 81/96/16 (Pl. XII, fig. 1), on peut remarquer que le parenchyme des mailles périphériques de la zone externe de l'écorce moyenne vient s'intercaler dans le tissu de l'écorce externe. Ce phénomène, lié au reclouonnement des éléments, permet aussi le maintien de tissus de première formation à la périphérie de la tige malgré le très grand développement de tissus de seconde formation dans les zones sous-jacentes. Il en résulte une distension de l'écorce externe qui explique la séparation de plus en plus marquée des cicatrices foliaires et le développement d'un aspect chagriné observé en empreintes avec le vieillissement de la tige.

CHAPITRE IV

ÉTUDE COMPARÉE DES STRUCTURES INTERNES DES FRAGMENTS DE TIGES DE SUB-SIGILLAIRES

La comparaison des structures internes des tiges de *S. Brardi* = *S. elegans* de BRONGNIART et de *S. Brardi* = *S. spinulosa* de RENAULT nous permet de constater, pour les tissus conservés, des différences remarquables portant à la fois sur la stèle vasculaire ligneuse et sur l'écorce moyenne.

1° La stèle centrale.

Si nous comparons successivement les coupes transversales de la stèle ligneuse contenues respectivement dans les lames minces : n°s 2258, 156, 157, 318 (Collection du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow) et n° 82/97/18 (Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris), nous remarquons les variations suivantes :

1° *La région médullaire* devient de plus en plus importante : réduite à moins de 5 mm de diamètre dans la lame n° 2258 (*S. spinulosa* de B. RENAULT), elle dépasse 20 mm dans la lame n° 82/97/18 (*S. elegans* de A. BRONGNIART).

2° *Le bois de première formation* constitue une couronne continue à bord interne circulaire dans la lame n° 2258, festonné dans les lames 157 et 156, tandis qu'il se révèle organisé en faisceaux distincts dans la lame 82/97/18.

3° *Le deutéroxyllème* est de moins en moins puissant : en effet, si dans la lame 2258 une file radiale complète de trachéides en compte environ deux cents, elle n'en contient qu'une vingtaine dans la lame 82/97/18.

L'importance du bois de seconde formation varie donc en sens inverse de celle de la région médullaire.

2° L'écorce.

1° *Interne*. — Elle n'a pu être observée que chez « *S. spinulosa* » (B. Renault) où elle est constituée d'un tissu parenchymateux renfermant des formations sécrétrices et parcouru par des faisceaux vasculaires libéro-ligneux foliaires. Chez *S. elegans* (A. Brongniart), à cette région corticale correspond un vide occupé par de la matière minérale (au voisinage du bord externe de la couronne de deutéroxyllème, nous avons remarqué

des plages de trachéides qui paraissent être des traces l'une d'un cordon vasculaire destiné à un cône sporifère, les autres de faisceaux vasculaires foliaires).

2° *Moyenne*. — Tandis que chez « *S. elegans* » (A. Brongniart), la zone externe de l'écorce moyenne apparaît homogène et assez réduite, chez « *S. spinulosa* » (B. Renault), elle est beaucoup plus développée et sa structure est complexe avec un système de lames anastomosées (dont les éléments sont identiques à ceux qui constituent tout le tissu de cette même zone chez « *S. elegans* »), limitant des espaces lenticulaires occupés par un parenchyme fragile à petits éléments. Mais nous avons remarqué que ce parenchyme résultait d'une évolution secondaire, sur place, de groupes d'éléments initiaux semblables à ceux qui constituent le réticulum.

3° *Externe*. — Elle n'a pu être observée que chez *S. spinulosa* où elle est formée par un tissu parenchymateux de première formation peu développé.

La seule considération de la structure de l'écorce moyenne nous montre que le fragment de tige de « *S. spinulosa* » est de structure plus « âgée » que celle du fragment rapporté par A. BRONGNIART à « *S. elegans* ». Déduction qui se trouve confirmée par le fait que le deutéroxylème est plus développé chez la première que chez la seconde. D'autre part, les caractères offerts par les empreintes des surfaces externes nous avaient conduits à reconnaître dans le fragment de « *S. elegans* » une partie supérieure de tige de *S. Brardi* et dans le fragment de « *S. spinulosa* » une partie moyenne — donc de structure plus âgée — de cette même tige.

Ainsi, de nos études analytique et comparée il ressort que les différences entre « *S. elegans* » de A. BRONGNIART et « *S. spinulosa* » de B. RENAULT résident dans le fait que la première représente un fragment de partie supérieure d'une tige de *S. Brardi*, tandis que la seconde correspond à un échantillon de partie moyenne de tige de *S. Brardi* qui se révèle par conséquent comme l'espèce unique des Sub-Sigillaires actuellement connues en structures. Le passage de la « structure *elegans* » à la « structure *spinulosa* » correspond à un accroissement diamétral de la tige lié à un développement important des tissus d'origine cambiale tels le deutéroxylème et l'écorce moyenne. Cet accroissement diamétral a dû se manifester très tôt. L'évolution de l'écorce moyenne paraît assez curieuse, pour ne pas dire originale, en regard de ce que nous connaissons du développement des tissus chez les plantes actuelles. Ce qui nous frappe le plus, ce sont la très grande vitalité et le grand pouvoir de reclouonnement que conservent les éléments de cette écorce moyenne après leur individualisation à partir du cambium cortical. C'est par le jeu combiné du fonctionnement d'une assise génératrice et du reclouonnement des éléments qui en dérivent que la zone externe de l'écorce moyenne peut suivre le développement du « phello-derme » et du deutéroxylème sans s'exfolier. L'écorce externe demeure

également en place pendant longtemps grâce à l'intercalation de tissu parenchymateux provenant de la partie périphérique de l'écorce moyenne mais sans doute aussi grâce au recloisonnement de ses éléments.

* * *

A la suite de nos observations nous sommes amenés à figurer diverses structures qui nous semblent devoir correspondre à autant de coupes transversales successives de la tige de *S. Brardi* (A. Brongniart) et qui montrent l'évolution de la structure interne de cette tige (nous précisons que l'écorce interne nous est mal connue et que nous n'avons jamais pu observer la zone interne de l'écorce moyenne).

A. COUPE RÉALISÉE DANS LA PARTIE SUPÉRIEURE D'UNE TIGE. — Elle est représentée dans le fragment de tige étudié par A. BRONGNIART sous le nom de *S. elegans* et révèle une structure caractérisée par :

— la présence d'assises génératrices actives (cambium libéro-ligneux et cambium cortical) et, par suite, la présence de tissus de seconde formation plus ou moins développés suivant l'âge ou le niveau de la coupe ;

— les faisceaux de métaxylème qui sont individualisés, mais encore en contact ou très proches les uns des autres ;

— les tissus corticaux de seconde formation qui sont homogènes et constitués de files radiales d'éléments tous semblables. L'ensemble de ces tissus constitue l'écorce moyenne ;

Deux modalités de structure sont à distinguer :

— (fig. 8 A du texte) le cas où la coupe est éloignée ou au-dessus du niveau des zones fertiles de la tige : l'écorce interne ne renferme pas de cordons vasculaires émis par la stèle centrale caulinaire et destinés aux cônes sporifères : donc absence d'ilots ;

— (fig. 8 B du texte) le cas où la coupe est proche et en-dessous du niveau des zones fertiles de la tige : l'écorce interne renferme alors des cordons vasculaires émis par la stèle centrale vers les cônes sporifères, ce qui se traduit en coupe transversale par la présence d'ilots disposés suivant un ou plusieurs cercles dans la zone externe de l'écorce interne.

B. COUPE RÉALISÉE DANS LA PARTIE MOYENNE D'UNE TIGE. — Elle est représentée de façon partielle (seule la stèle ligneuse est conservée) dans les lames n^{os} 156 et 157 (Collection du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow) et rapportées à *Sigillaria spinulosa* (Germar). La structure interne, à ce niveau de la tige, se distingue immédiatement de la structure précédemment décrite par l'aspect réticulé de la zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale, un deutéroxyème plus puissant et une région médullaire plus réduite. Le bois de première formation n'est pas organisé en faisceaux distincts, mais en une couronne au bord interne festonné : celle-ci serait formée de faisceaux encore soudés latéralement les uns aux autres ou plus précisément — en suivant le sens de développement

de la tige — de faisceaux pas encore totalement individualisés (les lames des Collections du Muséum de Paris et du Laboratoire de Paléobotanique de Lille qui présentent un bois de première formation organisé en faisceaux très

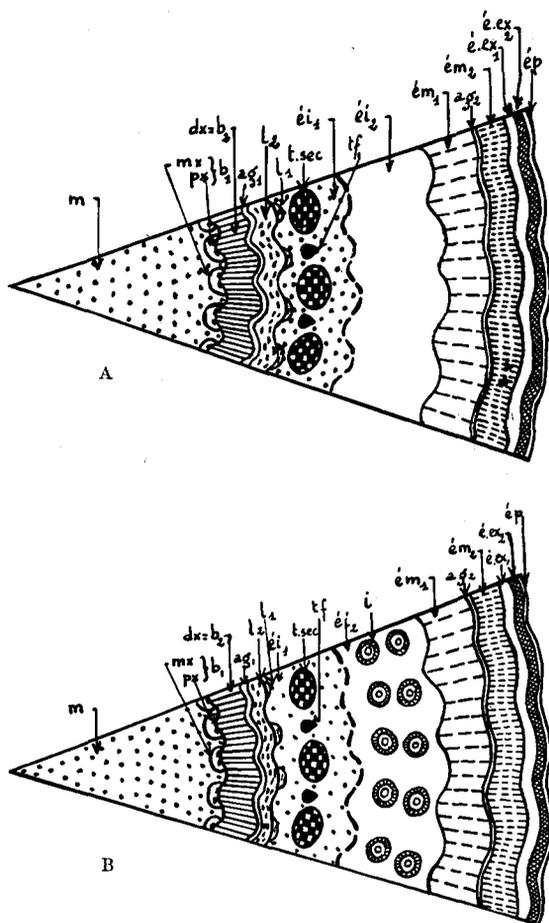


FIG. 8 A et 8 B. — Schéma d'une coupe transversale type dans la partie supérieure d'une tige de *Sigillaria Brardi*.

La structure interne de la tige est, à ce niveau, caractérisée par l'apparition et le développement de tissus d'origine cambiale et un métaxylème organisé en faisceaux distincts.

m, moelle homogène de nature parenchymateuse; *b*₁, bois de première formation organisé en segments de cercle correspondant à la trace de faisceaux disposés sur une même circonférence et très proches les uns des autres; *mx*, métaxylème; *px*, protoxylème (il est exarche); *dx* = *b*₂, couronne de deutéroxyloème dont les bords interne et externe sont ondulés et constituée de files radiales de trachéides à paroi rayée, entre lesquels s'intercalent en divers endroits des rayons de petites cellules parenchymateuses; *ag*₁, assise génératrice libéro-ligneuse; *l*₂, couronne de deutéroxyloème ou liber de seconde formation; *l*₁, liber de première formation très réduit; *ei*₁, zone interne de l'écorce interne de première formation: elle est constituée par un parenchyme renfermant des éléments sécréteurs (*tsec*) et des traces foliaires (*tf*); *ei*₂, zone externe de l'écorce interne constituée par un parenchyme qui, selon le niveau dans la tige par rapport aux émissions des cônes sporifères, renfermera (fig. 8 B) ou

non (fig. 8 A) des traces de cordons vasculaires libéro-ligneux (*i*) destinés aux cônes sporifères; *em*₁, zone interne de l'écorce moyenne d'origine cambiale (elle correspond au phelloderme des plantes actuelles); *ag*₂, assise génératrice corticale; *em*₂, zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale: elle est homogène et constituée par des files radiales d'éléments parenchymateux; cette zone correspond au suber des plantes actuelles; *eex*₁, zone interne de l'écorce externe de première formation; *eex*₂, zone externe de l'écorce externe de première formation; *ép*, épiderme.

proches les uns des autres, mais avec une zone externe de l'écorce moyenne d'aspect réticulé, correspondent à des coupes intermédiaires entre les deux que nous venons de décrire et figurer).

Deux modalités sont également à distinguer suivant que :

— (fig. 9 A du texte) : la coupe est éloignée ou au-dessus de zones fer-

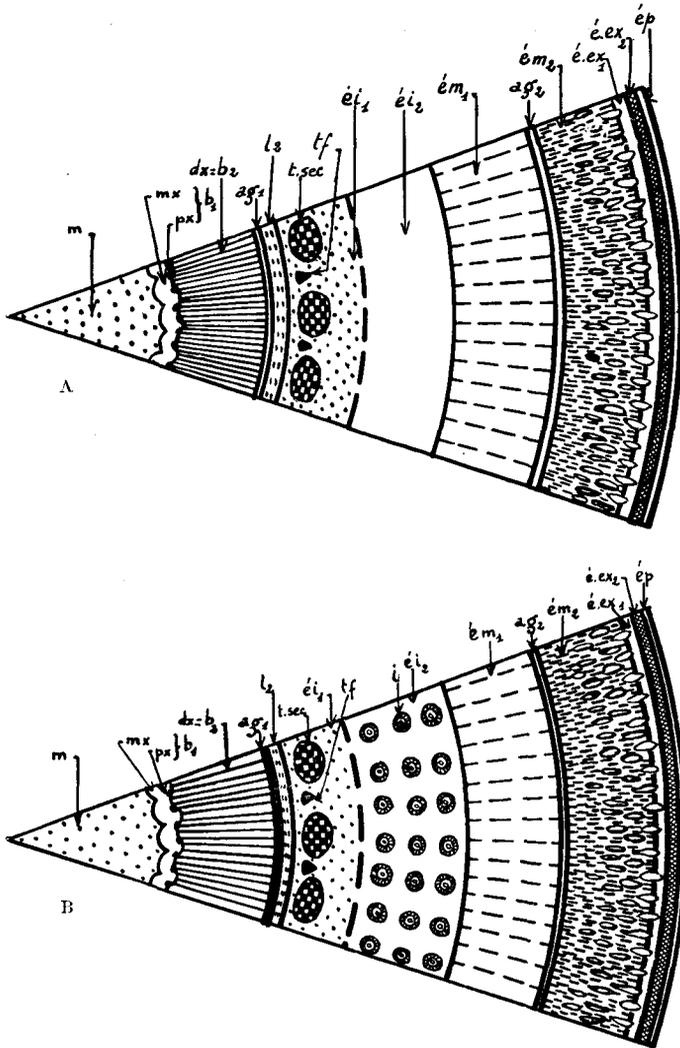


FIG. 9 A et 9 B. — Schéma d'une coupe transversale type dans la partie moyenne d'une tige de *Sigillaria Brardi*.

A ce niveau, la structure interne de la tige est caractérisée par le développement d'une structure réticulée dans la zone externe de l'écorce moyenne et par un bois de première formation organisé en une couronne à bord interne festonné.

m, moelle homogène de nature parenchymateuse ; *b*₁, bois de première formation organisé en une couronne à bord interne festonné ; *mx*, métaxylème ; *px*, protoxylème (il est exarche) ; *dx = b*₂, deutéroxylème : formant une couronne à bord interne régulièrement ondulé ; *ag*₁, assise génératrice libéro-ligneuse ; *l*₂, deutrophloème ou liber d'origine cambiale ; *e*₁₁, zone interne de l'écorce interne de première formation : elle est constituée par un parenchyme renfermant des éléments sécréteurs (*tsec*) et des traces foliaires (*tf*) ; *e*₁₂, zone externe de l'écorce interne constituée par un parenchyme qui, selon le niveau dans la tige par rapport aux niveaux d'émissions de cônes sporifères, renfermera (fig. 9 B) ou non (fig. 9 A) des traces de cordons vasculaires libéro-ligneux (*l*) destinés aux cônes sporifères ; *em*₁, zone interne de l'écorce moyenne d'origine cambiale ; *ag*₂, assise génératrice corticale ; *em*₂, zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale : elle est devenue de structure réticulée : elle se présente, en effet, sous l'aspect d'un réticulum dont les mailles sont occupées par un parenchyme à petites cellules ; *eex*₁, zone interne de l'écorce externe de première formation ; *eex*₂, zone externe de l'écorce externe de première formation ; *ép*, épiderme.

(Germar). A ce niveau, la structure interne de la tige est caractérisée par :

- une moelle très réduite (à peine 5 mm de diamètre) ;
- une couronne continue de bois de première formation dont le bord interne est circulaire, comme chez les *Eu-Sigillaires* ;
- une puissante couronne de deutéroxyllème à laquelle fait suite une couronne de liber ;
- une écorce interne dont la zone interne renferme des traces foliaires

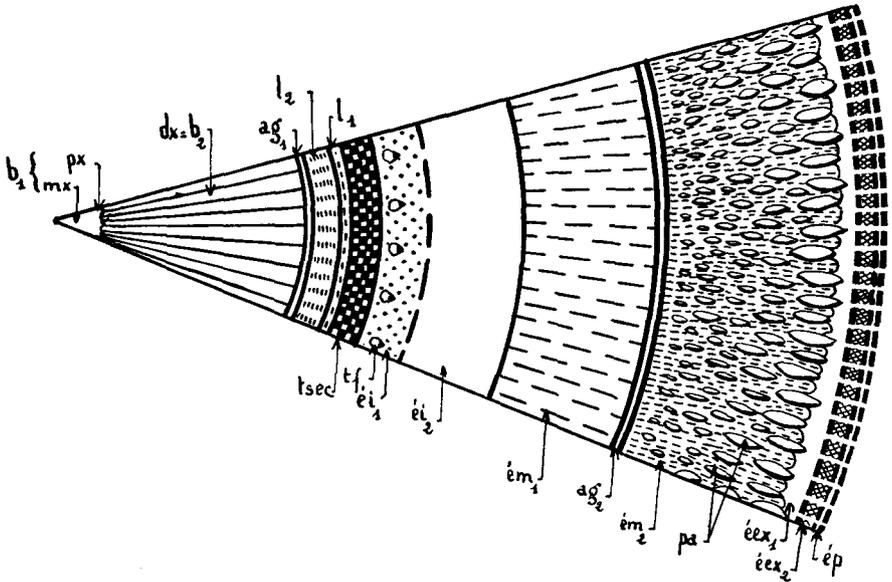


FIG. 11. — Schéma d'une coupe transversale type dans la base d'une tige de *Sigillaria Brardi*.

A ce niveau, la structure interne de la tige serait du type protostélisque, de plus l'écorce externe distendue par le développement des tissus d'origine cambiale tendrait à s'extolier, mettant alors à nu la surface externe (d'aspect réticulé) de l'écorce moyenne (en empreintes : *Syringodendron*).

b_1 , bois de première formation occupant la région axiale de la tige (absence de moelle) ; mx , méta-xylème ; px , protoxylème ; $dx = b_2$, couronne très puissante de deutéroxyllème ou bois de seconde formation ; ag_1 , assise génératrice libéro-ligneuse ayant commencé à fonctionner très tôt ; l_2 , couronne de deutéroxyllème ou liber de seconde formation ; l_1 , couronne de liber de première formation ; ei_1 , zone interne de l'écorce interne de première formation renfermant des traces foliaires (tf) et, dans sa région interne, des éléments sécréteurs ($tsec$) ; ei_2 , zone externe de l'écorce interne de première formation ; em_3 , zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale : elle se révèle formée d'un réticulum dont les mailles sont occupées par de petites cellules parenchymateuses (pa) à paroi mince ; ag_2 , assise génératrice corticale à l'origine de l'écorce moyenne ; em_1 , zone interne de l'écorce moyenne d'origine cambiale ; ex_1 , zone interne de l'écorce externe de première formation ; ex_2 , zone externe sclérisée de l'écorce externe de première formation ; $ép$, épiderme.

et un tissu à cellules sécrétrices ; ce dernier formait peut-être une couronne continue faisant suite au liber (comme chez les *Lepidodendron* où la stèle ligneuse est organisée de façon analogue) ;

- une écorce moyenne d'origine cambiale très puissante ;
- une écorce externe, probablement distendue sous l'effet de l'évolution secondaire très particulière de la zone externe de l'écorce moyenne.

Afin de donner une idée plus complète de la structure interne de la tige

de *S. Brardi*, seule Sub-Sigillaire actuellement connue en structure, nous avons pensé pouvoir extrapoler à partir des quelques observations que nous avons pu faire, et donner trois schémas que nous croyons devoir probablement correspondre respectivement à :

- une coupe dans la partie basale d'une tige,
- une coupe dans le sommet d'une tige,
- une coupe dans la partie basale d'une très jeune tige.

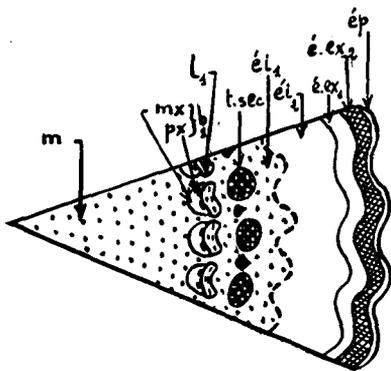
Coupe réalisée dans la partie basale d'une tige (fig. 11 du texte), elle devait présenter successivement de l'axe vers la périphérie de la tige :

— un bois de première formation occupant la région axiale de la tige : en effet, dans la série des trois coupes précédemment décrites et réalisées de plus en plus bas dans la tige, nous avons constaté une réduction progressive de la moelle, tandis que le deutéroxyllème était de plus en plus

FIG. 12. — Schéma d'une coupe transversale type dans le sommet — ou partie terminale — d'une tige de *Sigillaria Brardi*.

A ce niveau, les assises génératrices ne sont pas encore fonctionnelles et la tige est de structure dictyostélique.

m, moelle homogène un peu moins développée que dans la partie supérieure de la tige : la coupe étant réalisée plus près du méristème terminal, les éléments de cette moelle sont à l'état prosenchymateux ; *b*₁, bois de première formation constitué de faisceaux distincts nettement séparés les uns des autres ; la stèle est « temporairement » du type dictyostélique ; *mx*, métaxylème ; *px*, protoxylème : il y a 2 pointements trachéens par massif de métaxylème ; *l*₁, liber de première formation ; *éi*₁, zone interne de l'écorce interne de première formation constituée par un parenchyme renfermant des éléments sécréteurs (*tsec*) et des traces foliaires (*tf*) ; *éi*₂, zone externe de l'écorce interne de première formation ; *éex*₁, zone interne de l'écorce externe de première formation ; *éex*₂, zone externe sclérifiée de l'écorce externe de première formation ; *ép*, épiderme.



puissant ; et il est probable que celle-ci était absente dans la base de la tige où la stèle devait être par conséquent une protostèle ;

— une couronne de deutéroxyllème très puissante, le deutérophyloème étant aussi relativement développé, l'assise génératrice a en effet commencé à fonctionner très tôt, plus tôt que dans la partie inférieure de la tige ;

— une écorce interne analogue à celle de la partie inférieure de la tige ;

— une écorce moyenne d'origine cambiale très puissante ;

— une écorce externe et un épiderme sans doute exfoliés ou du moins très distendus par le développement secondaire de la zone externe de l'écorce moyenne.

Coupe réalisée dans le sommet (ou partie terminale) d'une tige (fig. 12 du texte). Dans le sommet d'une tige, près du méristème terminal, les assises génératrices libéro-ligneuse et corticale n'ayant pas encore

commencé à fonctionner, la structure interne diffère de celle de la partie supérieure par :

— l'absence de tissus d'origine cambiale, donc absence de deutéroxy-lème, deutérophloème et écorce moyenne ;

— une moelle moins développée parce que prosenchymateuse (proxi-mité du méristème).

A ce niveau la stèle apparaît de structure dictyostélique.

Coupe réalisée dans la base d'une très jeune tige avant le fonctionnement

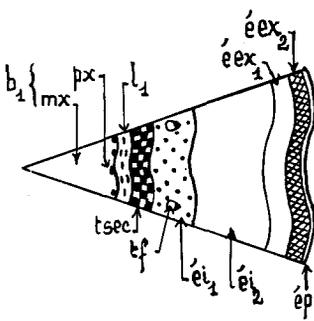


FIG. 13. — Schéma d'une coupe transversale type dans la base d'une très jeune tige de *Sigillaria Brardi*.

La structure interne de la tige est caractérisée par l'absence de tissus d'origine cambiale (il n'y a pas encore d'assises génératrices fonctionnelles) et une structure protostélique.

b_1 , bois de première formation occupant la région axiale de la tige ; mx , métaxylème ; px , protoxylème ; l_1 , liber de première formation ; $éi_1$, zone interne de l'écorce interne renfermant des éléments sécréteurs ($tsec$) et des traces foliaires (if) ; $éi_2$, zone externe de l'écorce interne ; $éex_1$, zone interne de l'écorce externe ; $éex_2$, zone externe sclé-rifiée (ou plus précisément : en voie de sclé-rification) de l'écorce externe ; $ép$, épiderme.

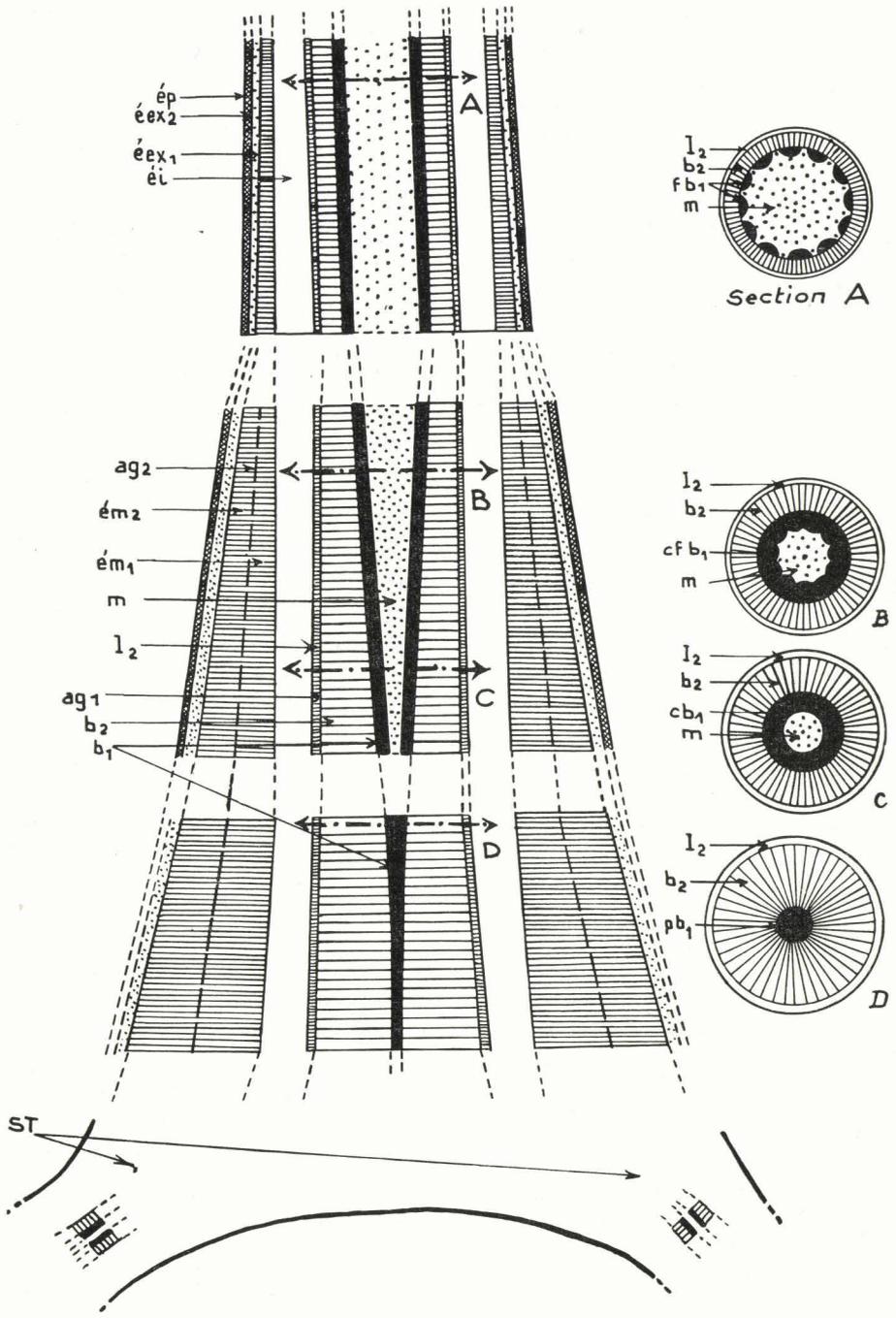
des assises génératrices (fig. 13 du texte). Elle est analogue à celle de la coupe dans la base d'une tige adulte ou âgée, mais sans trace de tissus de seconde formation.

En conclusion de notre étude, nous avons schématisé, dans la figure 14 du texte, la structure générale de la tige de *S. Brardi*. Dans cette figure, nous avons repris et complété (en l'adaptant au cas de *S. Brardi*) le schéma de J. WALTON, donné à la suite de son étude de *Lepidophloios Wünschianus* (1).

(1) J. WALTON, 1934-1935, *Scottish Lower Carboniferous Plants, The Fossil Hollow trees of Arran and their branches, Lepidophloios Wünschianus*. (Carruthers, *Trans. Royal Soc. Edinburgh*, vol. LVIII, Part. II, n° 13, p. 332, fig. 9.)

FIG. 14. — Schéma d'une coupe longitudinale dans une tige de *Sigillaria Brardi* (A. Brongniart) montrant la position et le développement relatifs des divers tissus.

$ép$, épiderme ; $éex_2$, zone externe sclé-rifiée de l'écorce externe de première formation ; $éex_1$, zone interne de l'écorce externe de première formation ; $éi$, écorce interne de première formation ; ag_2 , assise génératrice corticale à l'origine de l'écorce moyenne ; $ém_2$, zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale ; $ém_1$, zone interne de l'écorce moyenne d'origine cambiale ; m , moelle ; l_2 , deutérophloème ou liber de seconde formation ; og_1 , assise génératrice libéro-ligneuse ; b_2 , deuté-roxylème ; b_1 , bois de première formation ; ST , stigmata ; A, B, C, D , coupes transversales succes-sives dans la tige ; fb_1 , faisceaux distincts de bois de première formation ; cfb_1 , couronne de bois de première formation à bord interne festonné ; cb_1 , couronne de bois de première formation à bord interne circulaire ; pb_1 , protostèle de bois de première formation.



Remarques : Rapports entre structures internes et empreintes
(figure 15 du texte).

L'étude des empreintes de la surface externe des tiges rapportées à l'espèce *S. Brardi* (Brongniart) montre que l'ornementation de celle-ci varie quelque peu avec l'âge des tiges (ce qui a été à l'origine de la multi-

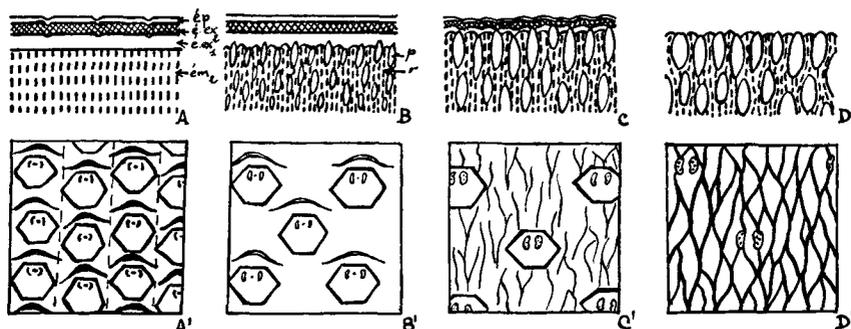


FIG. 15. — Rapports entre structures internes et empreintes.

A, coupe transversale dans les tissus corticaux périphériques d'une jeune tige, ou d'une partie terminale, ou d'une partie supérieure de tige âgée de *Sigillaria Brardi* (A. Brongniart) :

— ép, épiderme;

— éex₂, zone externe de l'écorce externe;

— éex₁, zone interne de l'écorce externe;

— ém₂, zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale : elle est constituée de files radiales d'éléments parfaitement contiguës;

A', partie de la surface externe de la tige correspondant à A : les cicatrices foliaires, proches les unes des autres, sont surmontées chacune d'un pli ligulaire ; des sillons faiblement marqués (en pointillés sur la figure) séparent les files verticales de cicatrices foliaires ;

B, coupe transversale dans les tissus corticaux périphériques d'une partie moyenne de tige de *Sigillaria Brardi* : la zone externe de l'écorce moyenne a une structure hétérogène, en effet, elle se révèle constituée par un réticulum (r) dont les mailles sont occupées par de petites cellules parenchymateuses (p) ;

B', partie de la surface externe de la tige correspondant à B : l'évolution de la structure de l'écorce moyenne a déterminé : l'effacement des sillons, un début d'effacement des plis ligulaires, tandis que les cicatrices foliaires s'éloignent les unes des autres ;

C, coupe transversale dans les tissus corticaux périphériques d'une partie inférieure de tige de *Sigillaria Brardi* : l'évolution secondaire de la zone externe de l'écorce moyenne provoque une distension de plus en plus marquée de l'écorce externe qui présente en empreintes (C') un aspect chagriné tandis que les cicatrices foliaires sont éloignées les unes des autres et que les plis ligulaires sont pratiquement effacés ;

D, coupe transversale dans les tissus corticaux périphériques d'une base de tige de *Sigillaria Brardi* : l'évolution secondaire de la structure du tissu constituant l'écorce moyenne (zone externe) se continuant, l'écorce externe se trouve vouée à l'exfoliation, mettant alors à nu la surface réticulée de l'écorce moyenne (en empreintes — D' : elle est connue sous le nom de *Syringodendron*).

plicité des dénominations pour des empreintes correspondant en réalité à une seule et même espèce). En effet, les formes très jeunes et les parties terminales de tiges âgées de *S. Brardi* présentent une surface externe légèrement cannelée avec des cicatrices foliaires très proches les unes des autres et surmontées chacune d'un grand pli ligulaire. Avec l'âge, très rapidement, les cannelures s'estompent et, progressivement, les plis ligu-

lares s'effacent, tandis que les cicatrices foliaires s'éloignent de plus en plus les unes des autres. Enfin, sur des empreintes rapportées à des bases de vieilles tiges, les cicatrices foliaires sont très éloignées les unes des autres et disposées en quinconce sur une surface chagrinée.

Ces modifications progressives de l'ornementation de la surface externe des tiges s'expliquent parfaitement à la lumière de l'évolution de leur structure interne. Ainsi, la connaissance des modalités du développement des tissus d'origine cambiale constituant l'écorce moyenne en liaison avec l'accroissement diamétral de la tige suffit à elle seule pour expliquer (fig. 15 du texte) :

1° *L'effacement des cannelures et des plis ligulaires.* Les cannelures sont d'ailleurs très peu marquées, et cela en rapport avec l'ondulation faible de la couronne de deutéroxyllème, qui, nous l'avons remarqué, présente très vite un contour externe vraiment circulaire. Mais c'est surtout l'important développement de l'écorce moyenne d'origine cambiale qui fait des cannelures une ornementation très éphémère de la surface externe de la tige. Les plis ligulaires, eux, n'affectent que les tissus superficiels de première formation (écorce externe). Ils disparaissent à la suite d'une distension de ces tissus qui, bien que susceptibles de proliférer, subissent l'action des tissus de seconde formation sous-jacents beaucoup plus actifs ;

2° *L'éloignement de plus en plus marqué des cicatrices foliaires* les unes par rapport aux autres ;

3° *L'aspect chagriné de la surface intercicatricielle* qui correspond à une saillie de plus en plus marquée des extrémités périphériques libres du réticulum de la zone externe de l'écorce moyenne sous-jacente qui distend les tissus superficiels (écorce externe). Dans les parties très âgées des tiges (parties basale et inférieure), il a pu se produire une véritable exfoliation de l'écorce externe mettant à nu la surface chagrinée (ou plus précisément réticulée) de l'écorce moyenne (fig. 15 D et 15 D' du texte).

Ainsi de nombreux rapports étroits existaient entre l'anatomie et l'ornementation de la surface externe des tiges, du moins chez *S. Brardi* (Brongniart). Rapports qui permettent de confirmer, si ce n'est de justifier, le raccordement à cette espèce de nombreuses empreintes décrites sous diverses autres dénominations. Il doit d'ailleurs en être de même pour beaucoup d'empreintes appartenant aux Sigillaires cannelées.

CHAPITRE V

COMPARAISON DES STRUCTURES INTERNES DES TIGES DES EU-SIGILLAIRES ET DES SUB-SIGILLAIRES ENTRE ELLES ET AVEC LES LÉPIDODENDRONS

Comparaison Eu-Sigillaires et Sub-Sigillaires.

L'étude comparée des structures internes des tiges des Eu-Sigillaires et des Sub-Sigillaires nous montre une similitude dans la nature et la disposition relative de leurs différents tissus. En effet, chez ces deux catégories de Sigillaires, nous observons successivement de l'axe vers la périphérie de la tige :

a. *Un tissu médullaire parenchymateux*, ou moelle, en position axiale ; toutefois, il serait absent dans la partie basale des tiges ;

b. *Une stèle centrale vasculaire libéro-ligneuse* à tissus de première formation et de seconde formation (ces derniers sont absents dans la partie terminale des tiges où les assises génératrices ne sont pas fonctionnelles) plus ou moins développés suivant l'âge ;

c. *Une écorce très puissante* qui se subdivise en trois régions :

— l'écorce interne de première formation qui renferme : des éléments sécréteurs, des faisceaux vasculaires foliaires et parfois des cordons vasculaires destinés à des cônes sporifères ;

— l'écorce moyenne d'origine cambiale d'autant plus puissante que la plante est âgée (absente cependant dans la partie terminale des tiges). Le développement de la zone externe (seule connue) de cette écorce moyenne devient considérable dans les parties inférieure et basale des vieilles tiges et sa structure initialement homogène prend un aspect hétérogène par suite de l'évolution particulière de certains groupes de ses éléments ; cette évolution qui modifie l'ornementation de la surface des tiges, est très singulière, et nous ne connaissons pas d'équivalent chez les plantes actuelles ;

— l'écorce externe de première formation qui est très peu épaisse, et dont le développement est inégal (chez les Eu-Sigillaires, il est maximum au milieu des côtes et minimum au niveau des sillons). Elle correspond aux bases foliaires. Dans la partie basale des tiges, elle s'exfolie mettant à nu la surface externe de l'écorce moyenne d'aspect réticulé (en empreintes : *Syringodendron*).

D'une façon générale, l'écorce interne et la zone interne de l'écorce moyenne des Sigillaires nous demeurent encore mal connues faute d'échan-

tillons nombreux et suffisamment bien conservés. Il est d'ailleurs curieux de constater que ces tissus sont assez souvent conservés chez les *Lépidodendrons*.

Compte tenu des similitudes dans leurs structures, les tiges des Eu-Sigillaires et des Sub-Sigillaires présentent également des caractères différentiels, notamment dans leurs stèles vasculaires ligneuses assez bien conservées, en général, et qui nous sont les parties les mieux connues :

— la moelle est plus importante chez les Eu-Sigillaires que chez les Sub-Sigillaires ;

— si les sections transversales des parties inférieure, moyenne et supérieure des tiges des Eu-Sigillaires présentent toutes un bois de première formation organisé en couronne continue entourée par un anneau, également continu, de deutéroxylème, les sections correspondantes des tiges des Sub-Sigillaires montrent un métaxylème dont l'organisation varie. En effet, en coupe transversale, le métaxylème forme : une couronne à bord interne circulaire dans la partie inférieure des tiges ; une couronne à bord interne festonné dans la partie moyenne, tandis qu'il est organisé en faisceaux distincts et situés sur une même circonférence dans la partie supérieure des tiges.

Le deutéroxylème, par contre, forme toujours une couronne très puissante et beaucoup plus développée en regard de ce que nous avons observé chez les Eu-Sigillaires.

En allant de la base au sommet des tiges, nous passerions progressivement :

— chez les Eu-Sigillaires, d'une structure protostélisque à une structure siphonostélisque ;

— chez les Sub-Sigillaires, d'une structure protostélisque à une structure siphonostélisque, puis, dans les parties supérieure et terminale des tiges à une « pseudo-dictyostèle » (seul le bois de première formation est réparti en faisceaux distincts ; dans la partie supérieure de la tige, le deutéroxylème forme un cylindre continu).

La structure de la stèle ligneuse caulinaire chez les Sub-Sigillaires a donc une évolution plus poussée que chez les Eu-Sigillaires (dans la figure 16 du texte, nous avons mis en parallèle les variations de la structure de la stèle ligneuse caulinaire dans une tige de Sub-Sigillaire et dans une tige d'Eu-Sigillaire). Ce qui permet de penser que, au point de vue phylogénétique, les Sub-Sigillaires seraient plus évoluées que les Eu-Sigillaires (les tissus d'origine cambiale sont d'ailleurs — nous l'avons remarqué — comparativement plus importants chez les premières). Or l'étude des empreintes révèle que les échantillons des jeunes tiges ou parties supérieures de tiges de Sub-Sigillaires ont une surface cannelée comme les tiges des Eu-Sigillaires, mais ce contour cannelé s'efface rapidement avec l'âge pour devenir vraiment circulaire (nous en avons expliqué la raison). De plus, les Eu-Sigillaires sont spéciales au Westphalien et au Stéphanien inférieur.

Toutes ces considérations nous conduisent à conclure à une parenté

étroite entre les Eu-Sigillaires et les Sub-Sigillaires ; nous pensons que les Sub-Sigillaires représenteraient un rameau détaché du groupe des Eu-Sigillaires probablement vers la fin du Westphalien, et qui aurait seul persisté au Permien.

**Comparaison des Eu-Sigillaires et des Sub-Sigillaires
avec les Lépidodendrons.**

1^o Rappel de la structure des tiges des Lépidodendrons (fig. 17 du texte). — L'observation d'un grand nombre de lames minces des

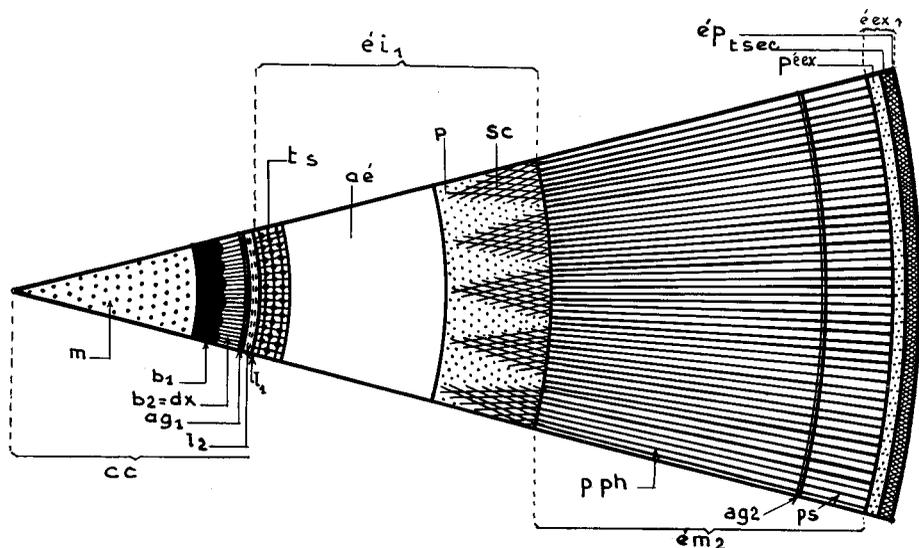


FIG. 17. — Schéma d'une coupe transversale d'une tige de *Lepidodendron*.

cc, cylindre central ; m, moelle ; b₁, bois de première formation ; dx = b₂, deutéroxyllème ou bois d'origine cambiale ou bois de seconde formation ; ag₁, assise génératrice libéro-ligneuse ; l₂, deutérophloème ou liber d'origine cambiale ou liber de seconde formation ; l₁, liber ou phloème de première formation ; tsec, tissu à éléments sécréteurs ; aé, aérenchyme ; p, parenchyme ; sc, tissu probablement sclérifié ; éi₁, écorce interne de première formation ; pph, parenchyme « phellodermique » ; ag₂, assise génératrice corticale à l'origine de l'écorce moyenne ; ps, parenchyme de seconde formation équivalent du suber des plantes actuelles ; ém₂, écorce moyenne d'origine cambiale ; péeex, parenchyme correspondant à la zone interne de l'écorce externe de première formation ; tsec, tissu sclérifié correspondant à la zone externe de l'écorce externe ; ép, épiderme ; éex, écorce externe de première formation.

Collections du British Museum de Londres, du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow et du Laboratoire de Paléobotanique de Lille, nous a permis de vérifier que les tiges des *Lepidodendron* sont toutes construites sur le même type structural. En coupe transversale, on peut en effet observer successivement, de l'axe vers la périphérie des tiges :

A. LA STÈLE CENTRALE. — 1° *En position axiale, une moelle parfois absente* : à notre tour, nous avons pu réobserver une gamme de structures allant de la protostèle la plus simple (*L. esnostens*, Renault, et *L. selaginoides* jeune) à la siphonostèle typique (*L. Veltheimianum* et *L. fuliginosum*) en passant par la structure intermédiaire dite à moelle mixte — *mixed-pith* des auteurs anglais — caractéristique des tiges identifiées comme devant appartenir à l'espèce *L. vascularæ* (Binney).

Dans un chapitre ultérieur (lors de l'étude de l'Aquixylème chez les Lépidodendrons), nous précisons qu'il faut distinguer la structure protostélisque vraie représentée dans les tiges de *L. esnostense* dont le métaxylème est constitué essentiellement de trachéides rayés, et la structure « protostélisque avec indices de médullation » qui est celle de tiges rapportées au *L. selaginoides* et caractérisée par un métaxylème hétérogène dont les éléments situés dans l'axe de la tige sont en voie de « dédifférenciation » ;

2° *Une couronne continue de bois de première formation à contour externe ondulé avec régularité, mais beaucoup moins nettement que chez les Sigillaires. Le protoxylème est exarche* ;

3° *Une couronne continue de deutéroxylème puissante chez la plupart des formes à moelle homogène (chez *L. Veltheimianum* il y a une centaine d'éléments pour une file complète), peu développée dans les formes à moelle mixte (chez *L. vascularæ* âgée, il y a une trentaine d'éléments par file) tandis qu'elle est absente chez les formes à protostèle.*

4° *Une couronne continue de liber.*

B. L'ÉCORCE. — 1° *Écorce interne* : elle se subdivise en trois zones :

— interne : mince, comportant environ une dizaine d'éléments en épaisseur. L'observation de coupes transversales et radiales à son niveau nous fait considérer le tissu dont elle est formée comme un parenchyme à cellules sécrétrices. La coupe n° 31 (Coll. D. H. Scott, British Museum de Londres) nous montre qu'un cordon de ce tissu s'adjoint, en position inférieure, au faisceau vasculaire foliaire émis par la stèle caulinaire, cordon dont on retrouve la trace dans les coupes transversales des feuilles ;

— moyenne : beaucoup plus importante, mais souvent détruite lors de la fossilisation. Lorsqu'elle est bien conservée, elle se révèle constituée par un parenchyme aérifère homogène. Comme dans la zone interne, de nombreuses traces vasculaires foliaires y sont visibles (dans les coupes transversales, elles sont régulièrement disposées suivant des cercles concentriques avec alternance d'un cercle au suivant) ;

— externe : d'aspect hétérogène et puissante. Dans une coupe transversale, elle montre une alternance régulière de « triangles isocèles » de tissu parenchymateux clair à base tournée vers l'intérieur et de « triangles isocèles » d'un tissu foncé dont les éléments ont une paroi épaisse et jouent probablement un rôle de soutien, ces derniers triangles ont leur base tournée vers l'extérieur. Cette zone externe renferme aussi des traces foliaires.

2° *Écorce moyenne d'origine cambiale* : elle résulte d'une assise généra-

trice qui a engendré vers l'intérieur un phelloderme aux éléments ordonnés avec régularité en files radiales contiguës et, vers l'extérieur, un tissu correspondant au suber des plantes actuelles, beaucoup moins puissant, dont les éléments sont aussi en files radiales contiguës. Toutefois, dans les échantillons de partie inférieure ou basale de tiges (lesquels sont d'ailleurs rares), ce tissu prend un aspect réticulé comme dans les tiges des Sigillaires.

3° *Écorce externe* : de première formation, peu importante, située à la périphérie de la tige, elle est parenchymateuse dans sa partie interne et scléreuse dans sa partie externe.

2° *Comparaison des Eu-Sigillaires et des Sub-Sigillaires avec les Lépidodendrons*. — La structure des tiges des Lépidodendrons présente de grandes analogies avec celle des tiges des Sigillaires et plus précisément des Eu-Sigillaires. En première analyse, elle paraît plus voisine de la structure des tiges d'Eu-Sigillaires que ne l'est celle des Sub-Sigillaires. Mais les premières se distinguent fondamentalement des secondes par l'absence, dans leur écorce interne, de cordons vasculaires émis par la stèle caulinaire et destinés aux cônes sporifères. Chez les Lépidodendrons, ces cônes sont, en effet, portés aux extrémités des rameaux de dernier ordre, alors que, chez les Eu-Sigillaires, ils sont portés en couronne autour de la tige. Il s'ensuit que des coupes transversales de tiges de Sigillaires réalisées en-dessous et au voisinage des zones fertiles présentent des traces de cordons vasculaires correspondant à ces cônes. Par contre, les sections réalisées au-dessus ou loin des zones fertiles sont dépourvues de telles traces et ne se distinguent des coupes des tiges de Lépidodendrons que par des caractères comme :

- importance plus marquée des tissus d'origine cambiale ;
- ondulation régulière des surfaces de démarcation entre deux tissus contigus (il est vrai qu'une meilleure connaissance de l'écorce interne des Sigillaires nous aurait peut-être permis de mettre en valeur d'autres caractères différentiels marqués).

Il nous paraît certain que les Lépidodendrons doivent être considérés comme formant un phylum distinct de celui des Sigillaires, et les analogies reconnues dans la structure interne des tiges de ces deux phyla tiennent à ce que ceux-ci dérivent probablement de formes ancestrales communes (Prélépidophytales) et se seraient séparés au cours du Carbonifère inférieur.

BIBLIOGRAPHIE

La liste des principaux ouvrages consultés est donnée suivant l'ordre alphabétique des auteurs.

- ARBER (E. A. N.) et THOMAS (H. H.). — 1907. On the structure of *Sigillaria Scutellata* (Brongniart) and other Eu-Sigillarian stems in comparison with those of other Paleozoic Lycopods (*Phil. Trans. Roy. Soc.*, 2008). — 1909. A note on the structure of the cortex of *Sigillaria mamillaris* (Brongniart) (*Ann. of Bot.*, XIII).
- ARNOLD (Ch. A.). — 1940. *Lepidodendron Johnsonii* sp. nov., from Pennsylvanian of central Colorado (*Univ. Michigan Contrib. Mus. Paleont.*, 6, p. 21-52). — 1947. *An introduction to paleobotany*.
- BERTRAND (Ch. Eg.). — 1899. Premières observations sur les nodules du terrain houiller d'Hardinghem (*C. R. Assoc. Française Avancement Sc.*, Congrès Boulogne-sur-Mer, p. 387-396). — 1899. On the structure of the stem of ribbed *Sigillaria* (*Ann. of Bot.*, vol. XIII, p. 607). — 1905. Ce que les coupes minces des charbons de terre nous ont appris sur leurs modes de formation (*C. R. Congrès Inter. des Mines, de la Métallurgie, de la Mécanique et de Géologie appliquée*, Liège, p. 346-390).
- BERTRAND (P.). — 1926. *Conférences de Paléobotanique*.
- BINNEY (E. W.). — 1875. Observations on the structure of fossil plants found in the carboniferous strata ; Part. IV, « *Sigillaria* and *Stigmaria* » (*Paleontogr. Soc.*, London).
- BRONGNIART (A.). — 1828-1838. *Histoire des végétaux fossiles ou Recherches botaniques et géologiques*. — 1839. Observations sur la structure intérieure du *Sigillaria elegans* comparée à celle des Lépidodendrons et *Stigmaria* et à celle des Végétaux vivants (*Arch. Muséum*, I).
- CORSIN (P.). — 1932. Guide Paléontologique dans le terrain houiller du Nord de la France (*Tr. et Mém. Univ. Lille*, fasc. 5).
- CORSIN (P.) et LEMOIGNE (Y.). — 1957. Sur la genèse et l'émission des cordons vasculaires ligneux destinés aux feuilles chez *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin (*C. R. Acad. Sc.*, t. CCXLIV, p. 3077 à 3080). — 1957. Caractéristiques anatomiques de la tige de *S. Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin (*C. R. Acad. Sc.*, t. CCXXIV, p. 2959 à 2961).
- COWARD (K. H.). — 1906-1907. On the structure of *Syringodendron*, the bark of *Sigillaria* (*Mém. Proc. Manchester, Lit. and Phil. Soc.*, 51).
- DANZE-CORSIN (P.). — 1958. Observations sur les formes lépidodendroïdes du Dévonien supérieur et du Dinantien (Culm) (*Bull. Soc. Bot. Nord de la France*, t. XI, n° 1, p. 39-54).
- DELEVORYAS (Th.). — 1957. Anatomy of *Sigillaria approximata* (*American Journal of Botany*, vol. 44, n° 8, p. 654-660).
- DELTENRE (H.). — 1924-1926. Les Sigillaires des Charbonnages de Mariemont (Mém. posthume, Ext. t. III, *Mém. Inst. Géol. Univ. Louvain*).
- EMBERGER (L.). — 1944. Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les Végétaux vivants (*Eléments de Paléobotanique et de Morphologie comparée*).
- GOTHAN (W.). — 1954. Cf. (WEYLAND).
- HAGÈNE (Ph.). — 1927. Sur la structure des crêtes dans quelques Sigillaires (*Ann. Soc. Géol. Nord de la France*, t. LII, p. 56 à 65).
- HIRMER (M.). — 1927. *Handbuch der Paläobotanik*.
- HOVELACQUE (M.). — 1892. Recherches sur le *Lépidodendron selaginoides* (Stenberg) (*Mém. Soc. Linnéenne Normandie*, vol. XVII).

- KIDSTON (R.). — 1905. On the internal structure of *Sigillaria elegans* of Brongniart's (*Transact. Roy. Soc. Edinburgh*, Bd. 41, III). — 1907. Preliminary note on the internal structure of *Sigillaria mamillaris* (Brongniart) and *Sigillaria scutellata* (Brongniart) (*Proc. R. Soc. Edinburgh*, Bd. 27).
- KISCH et MABEL (H.). — 1913. The physiological anatomy of the periderm of fossil Lycopodials (*Ann. Bot.*, 27, p. 281-320).
- LEMOIGNE (Yves). — 1957. Cf. CORSIN. — 1957. Cf. CORSIN. — 1957. Étude de la structure interne de la tige chez *S. Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, t. XIII, 11^e série, p. 71-89). — 1957. Différenciation de la structure de la paroi des trachéides dans le tissu vasculaire ligneux de la tige chez *S. Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin (*Bull. Soc. Bot. Nord de la France*, t. X, n^o 2, p. 65-71).
- MATHIEU (G.). — 1952. Réflexions sur le milieu biologique terrestre Permo-Carbonifère (*C. R. III^e Congrès avancement ét. stratig. et géol. Carb.*; Heerlen, t. I, p. 443 à 452).
- MORET (L.). — 1943. *Manuel de Paléontologie végétale*.
- PELOURDE (F.). — 1914. Paléontologie végétale, Cryptogames cellulaires et Cryptogames vasculaires (*Encyclopédie Scientifique*).
- POTONIE (H.). — 1905. *Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen Reste der paläozoischen und mesozoischen Formationen*, L. II et III.
- RENAULT (B.) et ROCHE. — 1877. Sur une nouvelle diploxylée (*Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 10, 633-653). — 1879. Structure comparée de quelques tiges de la flore carbonifère (*Thèse, Paris, Nouv. Arch. Muséum*). — 1896. *Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et Épinac. Études des gîtes minéraux de France*, Paris.
- ROCHE. — 1877. Cf. RENAUULT.
- ROEHL (E.). — 1869. Fossile flora der Steinkohlen formation Westphalens (*Paläontographica*, vol. 18).
- SCHIMPER (W. Ph.). — 1870. *Traité de Paléontologie végétale*, t. I, 2 et 3.
- SCOTT (D. H.). — 1920. Betreffs einer neubeschriebenen strukturbietenden rhitidolepen *Sigillaria*, vgl. studies (in *Fossil Botany*, 2. Aufl., S. 226-227, London, 1909; 3. Aufl., Bd. I, S. 203-205, London, 1920).
- SEWARD (A. C.). — 1898-1917. Fossil Plants (*Cambridge Biological series*, vol. I, II et III).
- WALTON (J.). — 1934-1935. — Scottish Carboniferous Plants, The fossil hollow trees of Arran and their branches (*Trans. Rog. Soc. Edinburgh*, vol. LVIII, Part. II, n^o 13). — 1953. *An Introduction to the study of Fossil Plants*.
- WETTSTEIN (R.). — 1935. *Handbuch der Systematischen Botanik*.
- WILLIAMSON (W. C.). — 1872. On the organisation of foss. plants of the Coal Measures, Pl. II (*Phil. Trans. Roy. Soc.*, Bd. 162).
- WEYLAND et GOTHAN (W.). — 1954. *Lehrbuch der Paläobotanik*.
- ZALESSKY (M. D.). — 1909. On the internal structure of stem of the type of *Lepidodendron aculeatum* (Sternberg) and *Sigillaria Boblayi* (Brongniart) (*Mém. Imp. Russ. Mineralog. Soc.* 4, 6, 2, Saint-Petersburg).
- ZEILLER (R.). — 1888. *Description de la flore fossile du bassin houiller de Valenciennes* (texte et atlas). — 1900. *Éléments de Paléobotanique*.
- ZIMMERMANN (W.). — 1959. *Die Phylogenic der Pflanzen*.
-

COLLECTIONS DE LAMES MINCES ÉTUDIÉES

1° *Du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille* :
Collection Ch.-Eg. BERTRAND, collection B. RENAULT, collection P. CORSIN.

2° *Du Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Dijon* :

3° *Du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris* : Collection
Ch.-Eg. BERTRAND, Collection B. RENAULT, collection A. ROCHE.

4° *Du British Museum (Natural History) de Londres* : Collection
HEMINGWAY, collection D. H. SCOTT, collection OLLIVER, collection STOPES,
collection WILLIAMSON, collection BRANDULSKA, collection HOLDEN.

5° *Du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow* : collection
KIDSTON, collection GWYNNE-VAUGHAN, collection J. WALTON.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DE LA FEUILLE DES EU-SIGILLAIRES (OU EU-SIGILLARIOPHYLLUM)

CHAPITRE PREMIER

GENÈSE ET ÉMISSION DU FAISCEAU VASCULAIRE DE LA FEUILLE

Étude de la genèse et de l'émission du faisceau vasculaire de la feuille chez Sigillaria Bretoni (P. Bertrand) P. Corsin.

L'étude de la genèse et de l'émission du faisceau vasculaire foliaire chez *S. Bretoni* a déjà fait l'objet de deux notes publiées l'une dans les *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* (1), l'autre dans les *Annales des Sciences Naturelles* (2).

Nous avons repris cette étude pour confirmer nos premières observations et repréciser nos interprétations sur la notion de tige. Par ailleurs, elle pourra être rattachée à l'étude de la structure interne de la feuille des Eu-Sigillaires qui fera l'objet du prochain chapitre.

De nos diverses observations, il ressort que, dans la tige de *S. Bretoni*, les faisceaux vasculaires ligneux destinés aux feuilles (en section transversale : trace foliaire) se forment aux dépens du protoxylème et du métaxylème de la stèle vasculaire centrale caulinaire, dans les sillons de la surface externe du cylindre de bois de première formation (dans une coupe transversale, la trace d'un sillon correspond à un sinus).

Des coupes transversales sériées nous ont montré l'état du faisceau à différents niveaux dans la stèle ligneuse :

ÉTAT 1 (Pl. XIII, fig. 1 ; fig. 18 *a* du texte). — Le sinus est au repos.

Au fond du sinus, aucun indice de formation d'un faisceau vasculaire ligneux foliaire. Le protoxylème (*px*) paraît tapisser seulement les flancs et le fond du sinus. En effet, au sommet des dents adjacentes à ce dernier,

(1) P. CORSIN et Y. LEMOIGNE, Sur la genèse et l'émission des faisceaux vasculaires ligneux destinés aux feuilles chez *S. Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin (*Comptes rendus Ac. Sc.*, t. 244, 1957, p. 3076-3080).

(2) Y. LEMOIGNE, Étude de la structure interne de la tige chez *S. Bretoni* (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11^e série, 1957, p. 81 à 89, Pl. II, III, A et fig. 3 du texte).

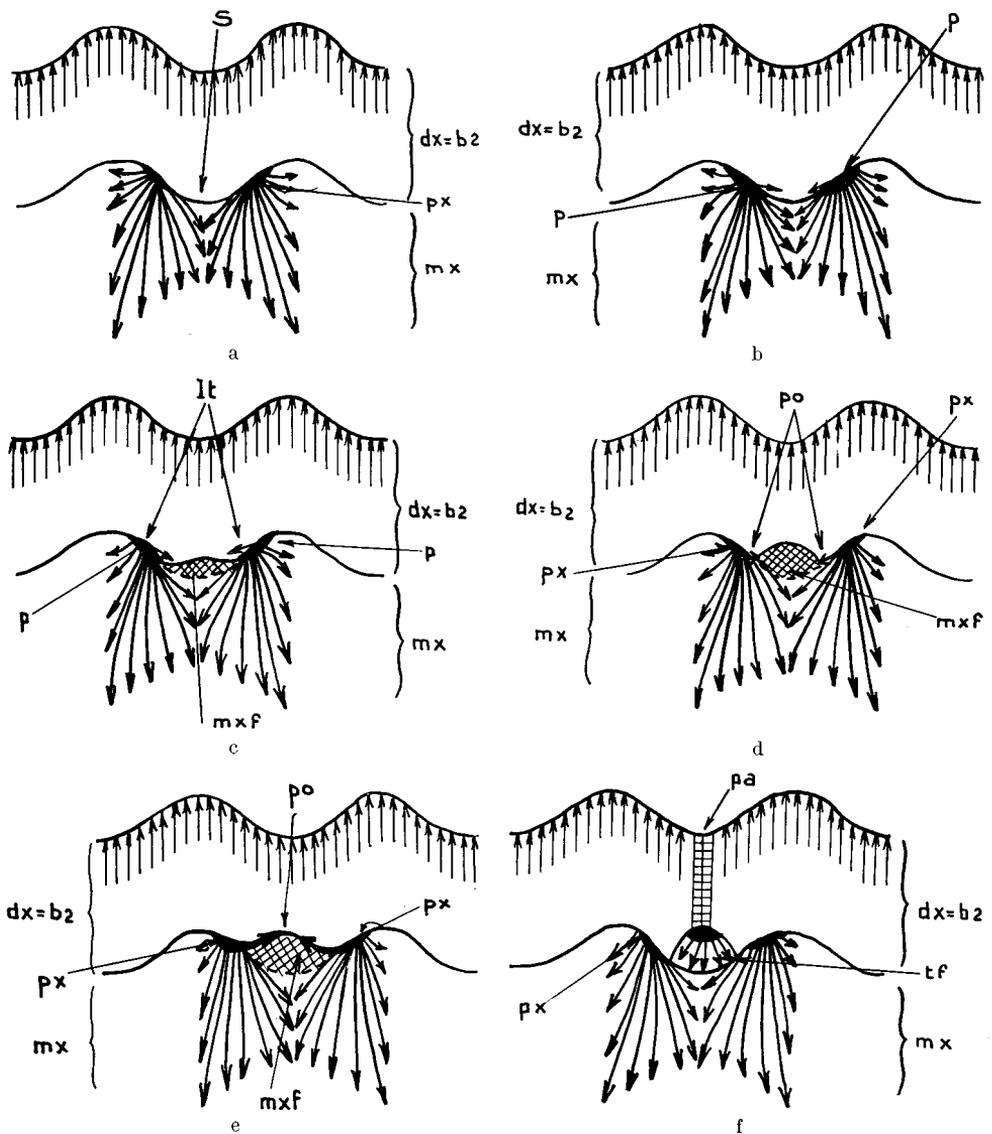


FIG. 18. — Schémas correspondant à divers stades de la genèse du faisceau vasculaire ligneux foliaire chez *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin.

mx, métaxyème ; *px*, protoxyème ; $dx = b_2$, deutéroxyème ; *s*, sinus ; *lt*, lame tangentielle ; *p*, pointement trachéen ; *mxf*, métaxyème du futur faisceau foliaire ; *pa*, parenchyme ; *tf*, trace foliaire ou section transversale du faisceau foliaire ; *po*, pôle de la trace foliaire ; *fl*, faisceau ligneux foliaire.

18 a, sinus au repos ; état 1 du sinus ;

18 b, état 2 ;

18 c, état 3 ;

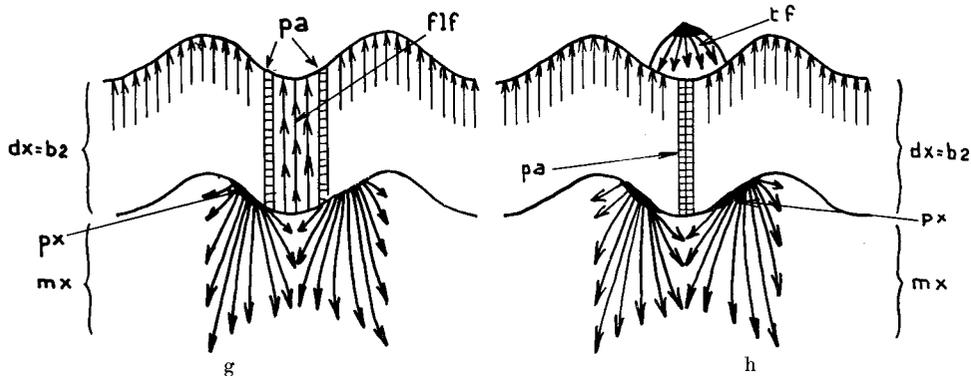
18 d, état 4 ; la trace foliaire est bipolaire ;

18 e, état 5 ;

18 f, état 6 : la trace foliaire est unipolaire ;

18 g, état 7 : le faisceau ligneux foliaire traverse le deutéroxyème.

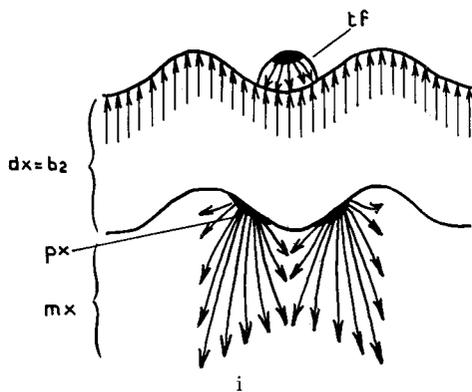
18 h et 18 i, état .8



il n'y a aucune trace de trachées et, par suite, à leur niveau, le contact entre métaxylème (mx) et deutéroxylème ($dx = b_2$) est direct. Protoxylème et métaxylème n'ont pas encore commencé à proliférer.

ÉTAT 2 (Pl. XIII, fig. 2; fig. 18 *b* du texte). — Les deux pointements trachéens (p) du sinus deviennent nets. Ils sont localisés sensiblement au niveau des points de rencontre de l'axe de la sinusoïde (en section :

ligne de contact bois de première formation et deutéroxylème) avec l'étroite bande de trachées ; ils sont symétriques par rapport à l'axe du sinus.



ÉTAT 3 (Pl. XIII, fig. 3 et 4; fig. 18 *c* du texte). — A partir de chacun des deux pointements trachéens se développe vers le fond du sinus une « lame tangentielle » (lt) tandis que, simultanément, au fond de ce dernier, faisant saillie dans le deutéroxylème, s'individualise un groupe de trachéides (mx_f), lequel représente le début d'une masse de métaxylème qui, plus tard, participera avec les lames tangentielles de protoxylème à l'édification du faisceau vasculaire ligneux foliaire.

ÉTAT 4 (Pl. XIII, fig. 5; fig. 18 *d* du texte). — Les deux lames tangentielles (lt), ayant continué à se développer vers le fond du sinus, sont arrivées latéralement en contact avec le massif de métaxylème (mx_f), qui s'est accru par multiplication du nombre de ses éléments et augmentation de taille des premiers apparus. A ce niveau, la trace foliaire affecte la forme d'une ellipse allongée tangentiellement avec des trachées (protoxylème) localisées aux deux extrémités de son grand axe (po). Il y a donc bipolarité du faisceau. Il est curieux de constater la double symétrie du faisceau qui rappelle étrangement celle d'un phyllophore.

ÉTAT 5 (Pl. XIII, fig. 6 ; fig. 18 *e* du texte). — Les deux lames tangentielles continuent leur développement vers l'axe du sinus de sorte que tout se passe comme si les deux pôles de la trace foliaire se rapprochaient l'un de l'autre vers l'extérieur par rapport au métaxylème (*mxl*) de cette dernière. Vu dans l'espace, le faisceau se plierait en gouttière dont les bords se rapprocheraient l'un de l'autre.

ÉTAT 6 (Pl. XIII, fig. 7 ; Pl. XIV, fig. 1 ; fig. 18 *f* du texte). — Aspect définitif du faisceau vasculaire ligneux foliaire.

Les deux pôles trachéens de la trace foliaire se sont rejoints et ont fusionné au niveau de l'axe du sinus. A cet état, la trace foliaire (*tf*) située au fond du sinus a la forme d'un secteur de cercle dont la pointe dirigée vers l'extérieur est occupée par les trachées tandis que les plus gros trachéides sont au contact du métaxylème de la stèle centrale sans qu'il y ait interposition de protoxylème. De bipolaire qu'il était initialement, le faisceau est devenu unipolaire. Par ailleurs, dans la couronne de deutéroxylème, s'intercalant entre deux files radiales de trachéides et suivant l'axe du sinus, sont apparues deux rangées (*pa*) de très petites cellules parenchymateuses analogues à celles qui composent les rayons intercalés dans le deutéroxylème. Ces deux rangées correspondent à la section de deux lames unistratifiées de cellules entre lesquelles le faisceau ligneux foliaire va s'engager, comme dans un fourreau, pour traverser la couronne de bois de seconde formation.

ÉTAT 7 (Pl. XIV, fig. 2 et 3 ; fig. 18 *g* du texte). — Faisceau vasculaire ligneux foliaire traversant le deutéroxylème.

Cet état très remarquable correspond à l'émission presque horizontale du faisceau vasculaire ligneux foliaire (*flf*) à travers le deutéroxylème.

ÉTAT 8 (Pl. XIV, fig. 4 ; fig. 18 *h* et 18 *i* du texte). — Dès sa sortie du deutéroxylème, le faisceau vasculaire ligneux foliaire (*tf*) se coude à nouveau et s'élève plus ou moins obliquement le long du sillon correspondant de la surface externe de la stèle vasculaire caulinaire. A cet état, la trace foliaire présente, pour sa partie ligneuse, une organisation en tout point semblable à celle que nous avons décrite à l'état 6. Nous n'avons observé aucune participation du deutéroxylème à l'édification du faisceau vasculaire de la feuille.

L'état de conservation des coupes de la tige de *S. Bretoni* ne nous a pas permis de suivre le faisceau vasculaire foliaire dans l'écorce.

Pour compléter le compte rendu de nos observations, nous précisons que : à un niveau donné dans la stèle vasculaire centrale de la tige les traces des faisceaux ligneux foliaires sont au même état de développement tous les deux sinus (Pl. XIII, fig. 7), ce qui correspond à la disposition des feuilles sur la tige suivant des verticilles successifs avec alternance d'un verticille au suivant (observations corroborées par l'examen d'empreintes et de moulages de surfaces externes de tiges). Par ailleurs, nous remarquerons que les feuilles étant portées au niveau des côtes qui ornent la

surface de la tige, les faisceaux vasculaires foliaires, émis au fond des sillons de la surface externe du cylindre de bois de première formation, doivent subir une déviation dans leur trajet lors de leur cheminement dans l'écorce.

Unité vasculaire chez *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin —

a) *Unité vasculaire ligneuse de la stèle* (fig. 19 du texte). Au cours de la genèse

du faisceau vasculaire ligneux de la feuille, seul le bois de première formation participe à son édification : le faisceau apparaît au fond d'un sinus et met en jeu deux massifs de protoxylème (pointements trachéens) situés latéralement dans celui-ci, ainsi que le métaxylème sous-jacent à ce même sinus. Il apparaît donc que, dans une section transversale de la tige, l'anneau de bois de première formation pourrait être découpé en autant de secteurs qu'il y a de sinus, les rayons qui limitent ces secteurs passant par le sommet des dents voisines. Une « unité vasculaire ligneuse de la stèle » correspondrait, dans une coupe transversale de la tige, à tout le secteur de bois de première formation limité par deux rayons qui, partant du centre de la tige, passeraient par les sommets de deux dents consécutives. Elle engloberait par conséquent tous les trachéides correspondant à un sinus et les deux demi-dents qui lui sont adjacentes, ainsi que les trachées localisées dans ce sinus. Passant de l'observation dans un plan à une observation suivant trois dimensions, cette unité serait alors définie comme la portion du cylindre de bois de première formation (protoxylème et métaxylème) limitée par les plans bissecteurs de deux côtes consécutives du cylindre central et horizontalement par les plans parallèles passant par deux niveaux successifs de repos du sinus correspondant.

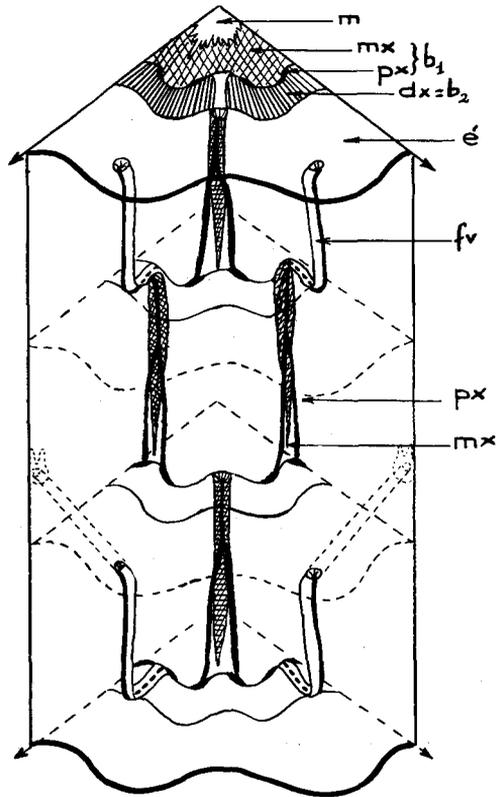


FIG. 19. — Schéma d'un fragment de tige montrant les positions relatives des faisceaux vasculaires ligneux foliaires émis par la stèle caulinare chez *Sigillaria Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin.

m, moelle ; *mx*, métaxylème ; *px*, protoxylème ; *b*₁, bois de première formation ; *dx* = *b*₂, deutéroxy-lème ou bois d'origine cambiale ; *é*, écorce ; *fv*, faisceau vasculaire ligneux foliaire.

b) *Le système ligneux de la feuille* : il correspond au faisceau ligneux foliaire depuis le début de sa genèse jusqu'à l'extrémité de la feuille. Il apparaît donc comme une émission latérale de l'unité vasculaire de la stèle centrale.

c) *L'unité vasculaire ligneuse d'une feuille* : elle se définit comme l'ensemble de : l'unité vasculaire ligneuse de la stèle et du système ligneux foliaire qui lui correspond. De cette définition, il s'ensuit que le cylindre de bois de première formation dans la tige de *S. Bretoni* pourrait être considéré comme résultant de la coalescence de l'ensemble des unités vasculaires ligneuses foliaires. Le bois de seconde formation ne participe en aucune façon à la constitution du système vasculaire de la feuille, il correspond uniquement à la phase d'accroissement en diamètre de la tige et serait donc essentiellement de nature caulinaire.

Genèse et émission du faisceau vasculaire de la feuille chez Sigillaria elegans (A. Brongniart).

1° *Genèse* (Pl. XIV, fig. 5). — L'observation de quelques états, correspondant à diverses phases, de la genèse du faisceau vasculaire ligneux foliaire dans la coupe transversale de la stèle ligneuse centrale de la tige nous permet de préciser que cette genèse se réalise suivant des processus analogues à ceux que nous avons reconnus et décrits chez *S. Bretoni*. En effet, chez *S. elegans* (A. Brongniart), ce faisceau prend également naissance dans un sillon de la surface externe du cylindre de bois de première formation aux dépens des pointements de protoxylème et du métaxylème. Juste avant de traverser le deutéroxylème, selon un trajet horizontal, il présente une section (trace foliaire, tf_1 , Pl. XIV, fig. 6) en forme de segment de cercle dont la pointe occupée par des trachées de protoxylème est tournée vers l'extérieur, le faisceau est à ce stade unipolaire.

2° *Émission* (Pl. XIV, fig. 5 et 6 ; Pl. XV, fig. 1, 1 a et 2 ; fig. 20 du texte). — Sa formation terminée, le faisceau se coude pour traverser le deutéroxylème (quand il existe) et le liber, puis, se recourbant à nouveau d'un angle voisin de 90°, il s'élève plus ou moins obliquement dans les tissus corticaux, enfin, il est émis hors de la tige et se rend dans la feuille. Les lames minces, n° 2510 (Collection du Laboratoire Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille), n° 233 (Collection du British Museum de Londres) et n° 83 (Collection du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow) nous ont permis d'observer des coupes transversales des faisceaux vasculaires (traces foliaires) et de suivre leur évolution lors de leur trajet dans l'écorce :

a) *Les traces foliaires situées au voisinage immédiat de la stèle vasculaire caulinaire* (tf_2 ; Pl. XIV, fig. 6) ont conservé un contour en segment de cercle, mais, si on les compare à celles que nous avons observées dans le fond des sinus du métaxylème, elles paraissent beaucoup plus grandes.

Cet accroissement est lié à une augmentation du nombre des trachéides (il ne semble pas toutefois que du deutéroxyllème participe à l'édification du faisceau foliaire), mais surtout au plus grand développement de ceux-ci ; ils sont, en effet, plus gros et à paroi plus épaisse.

b) *Les traces foliaires situées dans la partie moyenne du vide laissé par les tissus corticaux détruits* (tf_3 , Pl. XIV, fig. 5 et 6) montrent que les faisceaux ligneux foliaires, entourés par un manchon d'éléments libériens,

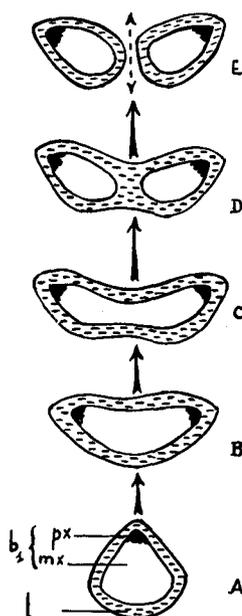
FIG. 20. — Divers stades successifs de l'émission du faisceau vasculaire foliaire chez *Sigillaria elegans* (A. Brongniart).

A, section transversale du faisceau dès sa sortie de la stèle centrale ;

- b_1 , bois de première formation ;
- mx , métaxyllème ;
- px , protoxyllème ;
- l , liber ;

B, section transversale du faisceau lors de son trajet dans l'écorce interne : il est bipolaire ;

C, D, E, sections transversales du faisceau (sections successives) lors de son cheminement dans les tissus périphériques de l'écorce : elles montrent une dichotomie progressive de celui-ci.



commencent à se diviser progressivement suivant leur plan de symétrie en deux faisceaux ligneux égaux, tandis que leur trajet devient très oblique dans l'écorce. D'unipolaires, ils redeviennent bipolaires suivant une évolution qui paraît être inverse de celle que nous avons décrite lors de leur genèse. Ils ont alors un contour allongé, puis, suivant leur plan de symétrie, présentent une constriction de plus en plus marquée : la trace foliaire semble se diviser par étirement.

c) *Les traces foliaires situées plus à l'extérieur, près des restes de l'écorce externe* (tf_4 , Pl. XV, fig. 1 et 2), montrent un faisceau ligneux complètement divisé en deux cordons ligneux égaux, unipolaires et inclus au milieu des éléments libériens. Ces derniers ne sont pas séparés en deux groupes, aussi le faisceau vasculaire foliaire demeure unique, mais avec cordon ligneux dédoublé.

d) *Au niveau de la cicatrice foliaire* (Pl. XV, fig. 1 et 1 a), le faisceau vasculaire foliaire est encore unique avec deux cordons ligneux, mais le liber paraît devoir également se diviser.

L'étude de la lame n° 83 (Coll. Lab. Bot. Univ. Glasgow) nous a permis d'observer, dans une coupe oblique dans la périphérie de l'écorce externe,

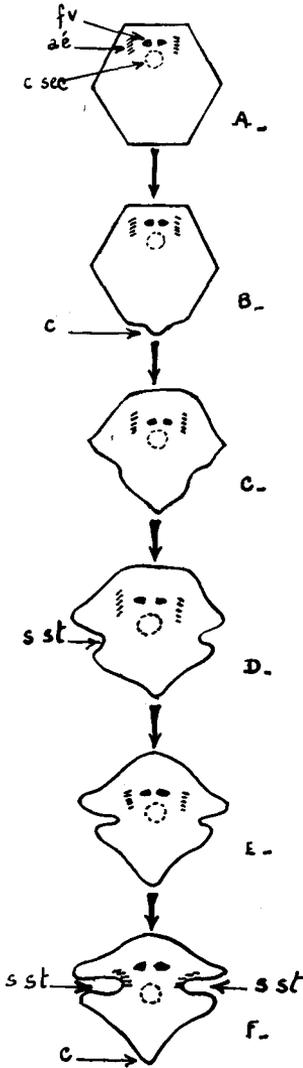


FIG. 21. — Cicatrice foliaire et coupes successives dans la base de la feuille chez *Sigillaria elegans* (A. Brongniart).

A, cicatrice foliaire : *csec*, trace du cordon de tissu sécréteur sous-fasciculaire ; *aé*, parenthèse occupée par un aérénchyme ; *fv*, trace du faisceau vasculaire double.

B, C, D, E, F, série de coupes successives dans la base d'une feuille montrant le développement d'une carène (*c*) à la face inférieure de celle-ci tandis que latéralement les sillons stomatifères (*sst*) se marquent de plus en plus.

des cicatrices foliaires et une série de sections successives dans la base de la feuille (fig. 21 du texte). Alors nous avons constaté que :

1° dans la feuille, le faisceau vasculaire est double : la dichotomie du faisceau initial est complète ;

2° la feuille de *S. elegans* (A. Brongniart) devait présenter une face inférieure carénée.

Genèse et émission du faisceau vasculaire de la feuille chez *Sigillaria rugosa* (A. Brongniart) Zeiller.

1° **Genèse** (Pl. III, fig. 1 ; Pl. IV, fig. 2). — Elle paraît se réaliser comme chez *S. Bretoni* et *S. elegans*.

2° **Émission** (Pl. III, fig. 3, 3 a ; Pl. IV, fig. 4). — Elle n'a pu être déterminée de façon très précise. Toutefois, les coupes tangentielles dans l'écorce externe au niveau de cicatrices foliaires, et cela malgré le mauvais état de conservation de la trace du faisceau vasculaire à leur niveau, semblent indiquer que ce dernier devait, comme chez *S. elegans*, se diviser par dichotomie avant de pénétrer dans la feuille.

Conclusions.

Si nous comparons les résultats de nos observations (bien que très partielles), il ressort que, chez les Eu-Sigillaires, les faisceaux vasculaires ligneux foliaires sont engendrés de la même manière : ils apparaissent dans les sillons de la surface extérieure du cylindre de bois de première formation et se forment essentiellement aux dépens du protoxylème et du métaxylème. Les modalités de cette genèse ont été reconnues et décrites en détail chez *S. Bretoni* (P. Bertrand) P. Corsin.

Après sa différenciation, ce faisceau vasculaire ligneux traverse, suivant un trajet presque horizontal, le deutéroxylème et le

tissu vasculaire libérien. Au cours de son passage dans ce dernier, il s'augmente d'éléments libériens qui l'entourent et forment autour de lui une sorte de manchon.

Puis, cheminant dans l'écorce, ce faisceau, s'il ne semble pas subir de modifications chez certaines espèces, se divise par dichotomie chez d'autres (telles *S. elegans* et *S. rugosa*) en deux faisceaux qui pénétreront ensemble dans la feuille.

CHAPITRE II

LA FEUILLE DES EU-SIGILLAIRES OU EU-SIGILLARIOPHYLLUM

1^o Historique.

Nos connaissances sur la structure interne des feuilles des Lépidophytales arborescentes du Paléozoïque et plus particulièrement des Sigillaires sont très réduites. La rareté du matériel et le peu de chercheurs qui aient tenté d'aborder un tel sujet d'étude sont à l'origine de cette carence et font qu'actuellement sont seules connues :

1^o Pour le groupe des *Lépidodendrons* :

- la feuille du *Lepidodendron esnostense* (Renault) du Culm d'AUTUN ;
- la feuille du *Lepidodendron obovatum* (Sternberg) décrite par WATSON sous le nom de *Lepidophyllum Hickii* à partir d'un échantillon découvert dans les Lower Coal Measures d'Angleterre ;
- la feuille d'un *Lepidodendron* sp. étudiée par von Dr. Johannes FELIX (1).

2^o Pour le groupe des *Sigillaires* :

- des restes de feuilles trouvées dans les Lower Coal Measures et décrites par D. H. SCOTT sous le nom de *Sigillariopsis sulcata* (2). Elles sont caractérisées par la présence de deux faisceaux vasculaires les parcourant longitudinalement au niveau de leur axe médian ;
- un fragment de feuille trouvé dans des terrains d'âge permien à Autun qui a été décrit par B. RENAULT sous le nom de *Sigillariopsis Decaisnei* (3). Mais, comme l'a précisé L. EMBERGER dans son traité sur *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants* (1944) (p. 156-157), ce fragment de feuille appartient à une plante voisine des Poroxyliées (d'après P. BERTRAND, *in litt.*) et non à une Sigillaire ;
- deux feuilles décrites par B. RENAULT caractérisées par un faisceau vasculaire unique correspondant aux deux variétés *spinulosa* (Renault) et *latifolia* (Renault) de la *S. Brardi* (3) ;

(1) 1887. Johannes FELIX, Abhandlugen zur geologischen Specialkarte von Prussen und den Thüringischen Staaten ; Band VII, Heft 3 (*Untersuchungen über den inneren Bau westfälischer Carbon, Pflanzen*, p. 32-35, Pl. II, fig. 4 ; Pl. III, fig. 5).

(2) D. H. SCOTT, 1920, *Studies in Fossil Botany*.

(3) 1879. B. RENAULT, *Structure comparée sur quelques tiges de la Flore carbonifère* :

— *Sigillaria Brardi* (Brongniart), p. 265 à 267 ; Pl. XII, fig. 6, 7, 8, 9 ;

— *Sigillariopsis Decaisnei* (Renault), p. 270 à 272 ; Pl. XII, fig. 18, 19 ; Pl. XIII, fig. 1, 2, 3, 4.

— une feuille décrite par 'J. FELIX sous le nom de « feuille de *Lepidodendron* (?) » qui paraît bien appartenir aux Eu-Sigillaires.

Ainsi concernant la connaissance de la feuille des Eu-Sigillaires seules peuvent être retenues :

— l'étude de la *Sigillariopsis sulcata* par D. H. SCOTT ;

— une description succincte sous le nom de « feuille de *Lepidodendron* (?) » par FELIX.

2° Morphologie

(fig. 22 du texte).

L'étude de multiples empreintes provenant des schistes houillers permet de préciser que les feuilles des Eu-Sigillaires atteignaient plusieurs décimètres de longueur pour une section maximum à la base de un centimètre de diamètre environ. Elles étaient uninervées. Ces empreintes sont à l'état plus ou moins fragmentaire et les fragments sont toujours rectilignes traduisant, semble-t-il, une certaine rigidité de l'ensemble des tissus (nous reviendrons sur ce fait d'observation).

Sur le vivant, les feuilles formaient un ou deux, plus rarement trois ou quatre, plus rarement trois ou quatre, bouquets à la partie terminale simple ou divisée de la tige. Elles étaient relativement nombreuses. A la base du bouquet, elles tombaient au fur et à mesure que de nouvelles apparaissaient à l'extrémité de la tige par le fonctionnement du méristème

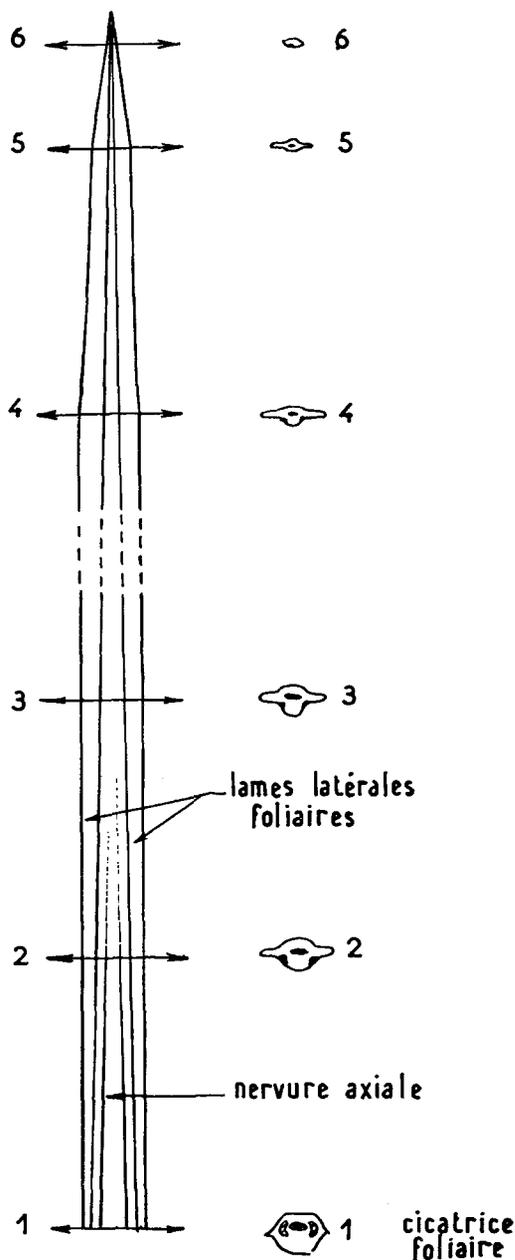


FIG. 22. — Schéma d'une feuille d'Eu-Sigillaire (ou Eu-Sigillariophyllum).

1, 2, 3, 4, 5, 6 : coupes transversales dans la feuille montrant l'évolution du contour de celle-ci

terminal, et cela pendant toute la durée de la croissance. Ainsi le bouquet de feuilles conservait une hauteur sensiblement constante.

Après leur chute, les feuilles ont laissé sur les côtes de la surface de la tige qui les portait les traces de leur insertion sous la forme de « cicatrices foliaires ». Ces dernières sont régulièrement disposées en verticilles avec alternance d'un verticille au suivant ; par suite, il en résulte une disposition en files verticales. Si la forme et les caractères de la cicatrice foliaire varient avec les espèces, dans tous les cas celle-ci correspond à l'image de la section de la base de la feuille. Autrement dit, son étude revient à définir les caractères de la base de la feuille.

Malgré les multiples variations qu'elle présente, la cicatrice foliaire des Sigillaires offre, en règle générale, un contour subhexagonal (1) dont les bords supérieur et inférieur sont horizontaux. Ce contour varie dans les diverses espèces par atténuation des angles, surtout des inférieurs et supérieurs ; les angles latéraux étant presque toujours saillants. Chez certaines espèces, il peut y avoir une disparition complète de tous les angles, le contour est alors ovale ou subcirculaire. Des angles latéraux, lorsqu'ils existent, partent très souvent deux lignes saillantes plus ou moins développées et obliques correspondant aux prolongements du limbe en dehors de la cicatrice foliaire. Le bord supérieur présente quelquefois une échancrure plus ou moins profonde qui correspond à un sillon parcourant la face supérieure de la feuille, au niveau de la nervure (chez *S. Bretoni* par exemple). Les études comparées des coupes transversales réalisées à divers niveaux permettent de préciser que de la base au sommet de la feuille la nervure unique diminue progressivement à la fois en largeur et en épaisseur tandis que de chaque côté de celle-ci s'étalait horizontalement une lame foliaire (les lames foliaires se trouvaient au niveau des angles latéraux de la cicatrice). La feuille conservait une largeur sensiblement constante sur presque toute sa longueur, tout en s'aplatissant progressivement, pour se terminer très vite en pointe. A la face inférieure, au niveau du raccord de chacune des deux lames latérales au corps de la feuille, et tout le long de celle-ci, se trouvait une dépression où étaient localisés de nombreux stomates (Pl. XVI, fig. 3, et Pl. XVII, fig 4). Il s'agit de véritables sillons stomatifères analogues à ceux que l'on peut observer à la face inférieure des feuilles de sapin. Nous avons par ailleurs observé la trace d'une carène au bord inférieur des cicatrices ou dans les coupes transversales de feuilles appartenant à *S. elegans* (A. Brongniart) (v. fig. 21 du texte).

La feuille des Eu-Sigillaires se présentait donc sous la forme d'une longue baguette rigide de section hexagonale ou ovale à la base, avec parfois une carène à face inférieure, s'aplatissant progressivement tout en demeurant de largeur constante sur presque toute sa longueur pour se terminer

(1) L'appellation générique de *Sigillaria* vient du terme latin *Sigilla* signifiant sceau, par allusion à la forme des cicatrices foliaires. Par ailleurs nous avons relevé dans le *Dictionnaire des sciences Naturelles par plusieurs professeurs du Jardin du Roi et des principales écoles de Paris*, t. 49 (1827), la définition suivante (p. 117, l. 28 à 31) : « Sigillée (Racine) (Bot.), plante ayant de distance en distance des impressions semblables à celles d'un cachet, lesquelles sont les cicatrices que les feuilles laissent en tombant. »

rapidement en pointe. L'*Eu-Sigillariophyllum* avait donc, dans sa forme générale, de grandes analogies avec les feuilles de Pins et de Sapins. Analogies que nous retrouverons aussi lors de l'étude de la structure interne, sans qu'il y ait toutefois parenté avec ces genres.

3° Structure interne (1).

(Pl. XV, fig. 3 ; Pl. XVI, fig. 1, 2, 3 ; Pl. XVII, fig. 1, 2, 3, 4, 5.)

En structure interne, la feuille des Eu-Sigillaires est caractérisée, en allant de l'intérieur vers l'extérieur, par la présence :

- 1° D'un faisceau vasculaire libéro-ligneux simple (ou double quelquefois) (2) ;
- 2° D'un cordon de tissu sécréteur situé immédiatement sous le faisceau ;
- 3° De sclérenchyme sous-fasciculaire ;
- 4° D'un tissu chlorophyllien au sein duquel se sont différenciés des éléments aquifères ;
- 5° D'un parenchyme aérifère ou aérenchyme ;
- 6° De sclérenchyme sous-épidermique ;
- 7° D'un épiderme.

A. LE FAISCEAU VASCULAIRE LIBÉRO-LIGNEUX (*fv*, Pl. XV, fig. 3 ; Pl. XVI, fig. 1, 2 ; Pl. XVII, fig. 1, 2, 3, 4, et fig. 23, 24, 25, 26 et 27 du texte). — Dans les coupes transversales de feuilles d'Eu-Sigillaires étudiées, nous avons observé, en position médiane subaxiale, le faisceau vasculaire ligneux (*flig*, Pl. XV, fig. 3 ; Pl. XVI, fig. 1 et 2). Il est aplati dorso-ventralement de telle sorte qu'en coupe transversale sa trace affecte la forme d'un fuseau dont l'axe, disposé horizontalement, a ses deux extrémités occupées par des éléments vasculaires fins correspondant à du protoxylème (*px*, Pl. XV, fig. 3 ; Pl. XVI, fig. 1 ; fig. 23 et 27 du texte). Le reste du faisceau ligneux est constitué essentiellement de trachéides à parois rayées dont l'ensemble représente du métaxylème (*mx*, Pl. XV, fig. 3 ; Pl. XVI, fig. 1 ; fig. 23 et 27 du texte). Il n'y a aucune trace de deutéroxylème. La bipolarité du faisceau ligneux nous paraît remarquable en ce qu'elle rappelle celle du « faisceau vasculaire ligneux foliaire » lors de ses premiers stades de différenciation au fond des sinus de la couronne de bois de première formation dans la tige de *S. Bretoni* et également des autres Eu-Sigillaires étudiées.

Le faisceau ligneux est complètement entouré d'éléments vasculaires libériens (1 ; Pl. XV, fig. 3 ; Pl. XVI, fig. 1 ; fig. 23 et 27 du texte) qui présentent chacun une section transversale de contour polygonal régulier, le plus souvent hexagonal. L'observation des coupes longitudinales à leur niveau permet de préciser qu'ils sont allongés, isodiamétriques et présentent

(1) Nous avons déjà présenté un condensé de cette étude à l'Académie des Sciences.

(2) Certains auteurs ont cru pouvoir déduire de cette observation une bifurcation de la feuille. Cela reste à démontrer, il est en effet singulier que de telles feuilles n'aient jamais été signalées en empreintes.

des extrémités en biseau (*cl*, Pl. XVII, fig. 3). Ils sont beaucoup plus courts que les trachéides ligneux et leur paroi est très mince. Il apparaît donc que dans les fragments de feuilles étudiés, le faisceau vasculaire était du type protostélisque bipolaire et à liber périphérique.

Les traces foliaires dans les zones périphériques de l'écorce et au niveau d'une cicatrice foliaire chez *S. elegans* (A. Brongniart) nous ont permis de conclure à une division en deux parties égales du faisceau vasculaire foliaire (fig. 24 et 26 du texte), ce qui permet de penser que, dans les feuilles de cette espèce, il devait y avoir une nervure à deux faisceaux vasculaires parallèles située au voisinage de leur axe médian. Aussi, dans les feuilles des Eu-Sigillaires, le faisceau vasculaire devait-il être simple ou double, ce dernier dérivant du faisceau simple (émis par la stèle caulinaire) par division longitudinale suivant le plan médian de celui-ci.

B. LE CORDON DE TISSU SÉCRÉTEUR (*cséc*, Pl. XV, fig. 3 ; Pl. XVI, fig. 1 ; *ts*, fig. 23, 24, 26 et 27 du texte). — Tout le long et sous le faisceau vasculaire court un cordon de tissu assez fragile, quelque peu désorganisé, dont l'observation est, par suite, rendue très délicate. Ce tissu apparaît constitué de cellules à paroi pecto-cellulosique assez mince, de contour polygonal, et d'éléments remplis d'une substance brun-noir. Nous n'avons pu malheureusement observer des coupes longitudinales dans ce tissu, mais nous le considérons cependant comme un tissu à cellules sécrétrices. Il est accompagné de deux cordons de sclérenchyme sous-fasciculaire (*sc*, Pl. XV, fig. 3 ; Pl. XVI, fig. 1 ; fig. 23, 24, 26 et 27 du texte).

C. LE SCLÉRENCHYME SOUS-FASCICULAIRE (*sc*, Pl. XV, fig. 3, et Pl. XVI, fig. 1). — Sous le faisceau vasculaire, le sclérenchyme est réparti en deux bandes qui s'intercalent comme des coins entre ce dernier et le cordon de tissu sécréteur. Il est constitué d'éléments allongés ou fibres sclérenchymateuses (c'est-à-dire des cellules qui se sont très allongées et effilées tout en se sclérifiant et épaississant leur paroi tandis que leur cavité se trouvait réduite).

D. LE TISSU CHLOROPHYLLIEN ET LE TISSU AQUIFÈRE (*tchl* et *taq*, Pl. XV, fig. 3 ; Pl. XVI, fig. 1 et 2 ; Pl. XVII, fig. 1, 2, 3, 4 et 5 ; *tpchl*, fig. 23, 24, 25, 26 et 27 du texte). — L'espace compris entre l'ensemble « faisceau vasculaire, cordon sécréteur et sclérenchyme sous-fasciculaire » et l'hypoderme sclérifié est occupé par des cellules à section de contour polygonal plus ou moins régulier (cinq à six côtés le plus souvent). Dans le voisinage du faisceau vasculaire, leur grosseur va en s'accroissant vers l'extérieur et dans les lames latérales leur section présente un allongement dans le sens horizontal. La plupart de ces cellules ont une paroi mince et laissent subsister entre elles de petits méats : elles représentent le parenchyme chlorophyllien assimilateur (*tchl* ou *tpchl*).

Dans les coupes transversales, nous avons remarqué au sein du tissu chlorophyllien et au voisinage du faisceau vasculaire des éléments à paroi plus épaisse (*taq*, Pl. XV, fig. 3 ; Pl. XVI, fig. 1 et 2 ; Pl. XVII, fig. 1, 2 et

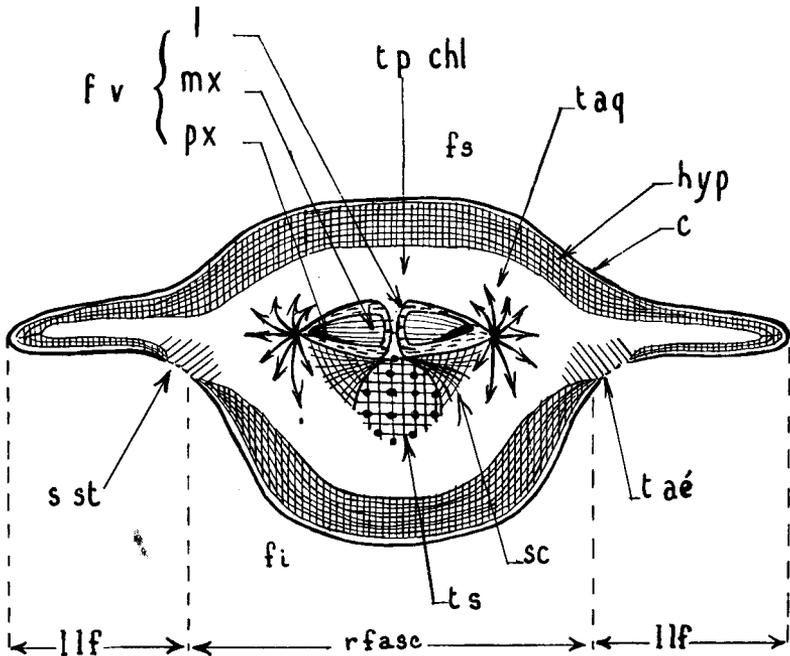
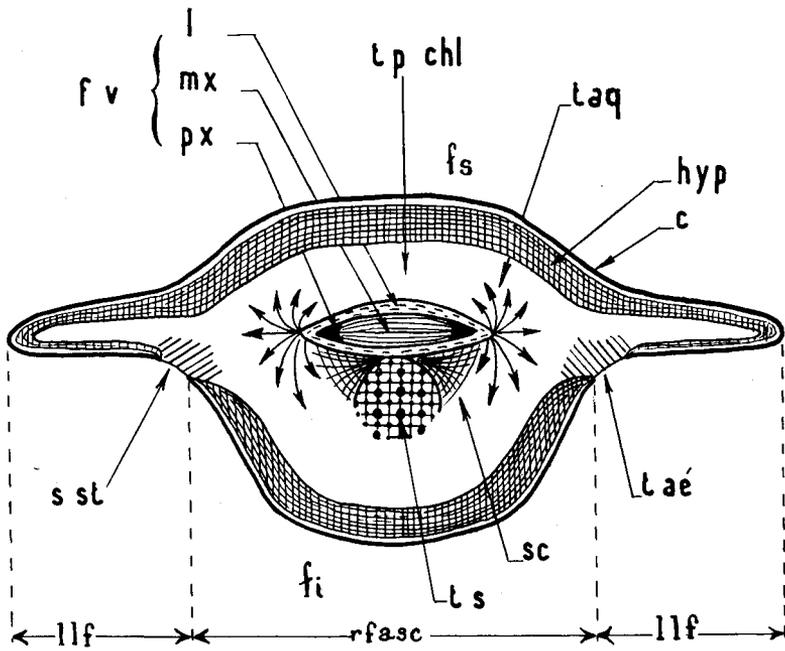


FIG. 23 et 24. — Schémas indiquant les différents tissus et leur position relative dans une coupe transversale de la feuille d'une Eu-Sigillaria.

llf, lame latérale foliaire ; *rfasc*, région fasciculaire ; *fi*, face inférieure de la feuille ; *sst*, sillon stomatifère ; *ts*, tissu à éléments sécréteurs ; *sc*, sclérenchyme ; *taé*, aérénchyme ; *fs*, face supérieure de la feuille ; *fv*, faisceau vasculaire : à faisceau ligneux simple (fig. 23) ou à faisceau ligneux double (fig. 24) ; *l*, liber ; *mx*, métaxylème ; *px*, protoxylème ; *tpchl*, tissu parenchymateux chlorophyllien ; *taq*, tissu aquifère ou aquixylème ; *hyp*, hypoderme sclérisé ; *c*, cuticule.

3 ; fig. 23, 24, 26 et 27 du texte) à contour anguleux et rigide, disposés en séries divergeant à partir du liber au niveau de chacun des deux pôles de protoxylème. Il existe par conséquent pour ces éléments deux centres de différenciation, ce qui accentue la symétrie bilatérale de la feuille. En

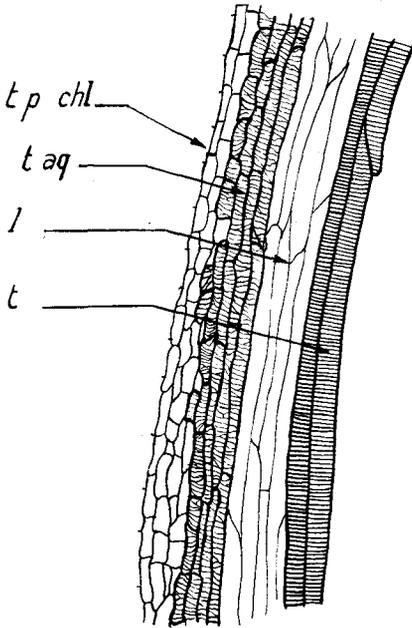


FIG. 25. — Schéma mettant en valeur la différenciation et la position relative des éléments aquifères (ou aquixylème).

tpchl, tissu parenchymateux chlorophyllien ; *taq*, tissu aquifère ou aquixylème ; *l*, éléments libériens ; *t*, trachéides rayés.

coupe longitudinale (*taq*, Pl. XVI, fig. 2 ; Pl. XVII, fig. 1, 2 et 3 ; fig. 25 du texte), ils montrent une paroi ornée d'une spirale ligneuse. Allongés, cylindriques, de petit diamètre et disposés en files les uns à la suite des autres suivant l'axe de la feuille et au contact du liber (*taqi*), ils sont, par contre, de plus en plus courts et gros lorsque l'on va vers la périphérie de la feuille (*tage*). Il est remarquable de constater que les plus externes (*tage*), en contact avec des cellules chlorophylliennes, ne s'en distinguent que par la présence d'une spirale ligneuse dans leur paroi. Comme nous l'avons représenté dans la figure 25 du texte, il y a « passage » continu et progressif de ces éléments les plus internes aux cellules chlorophylliennes situées extérieurement. De plus — et nous insistons sur ce fait — ils sont complètement séparés du faisceau vasculaire ligneux par le manchon d'éléments libériens. Ces deux observations nous paraissent fondamentales. En effet : malgré une certaine ressemblance dans la structure de leur paroi, il n'existe aucun rapport anatomique direct entre les éléments ligneux du faisceau vasculaire et ces éléments à spirale ligneuse. Mais, par leur structure et leur situation topographique dans la feuille, ces derniers rappellent étrangement les éléments du tissu de transfusion décrits dans les feuilles de Conifères et de Cycadées actuels. Peut-on considérer cette forme de tissu ligneux, situé à l'extérieur du faisceau vasculaire et au contact du liber, comme la trace d'un bois de seconde formation (qui au point de vue phylétique serait ou bien en voie d'apparition ou bien en régression) ?

Nous rappellerons tout d'abord que, chez les Eu-Sigillaires, les faisceaux vasculaires foliaires cheminant dans l'écorce de la tige ne présentent aucune trace de deutéroxylème. Même si nous admettions l'existence possible d'un tel tissu propre à la feuille, selon la conception classique qui le fait dériver d'une assise cambiale, il ne peut être considéré comme un deutéroxylème. Il serait encore possible d'envisager l'hypothèse d'un bois en voie de régres-

sion.

sion; à vrai dire, nous ne voyons pas sur quelles bases serait fondée une telle hypothèse. D'après les modalités de leur différenciation, leur place dans la feuille et leur disposition respectives (les plus internes étant disposés en

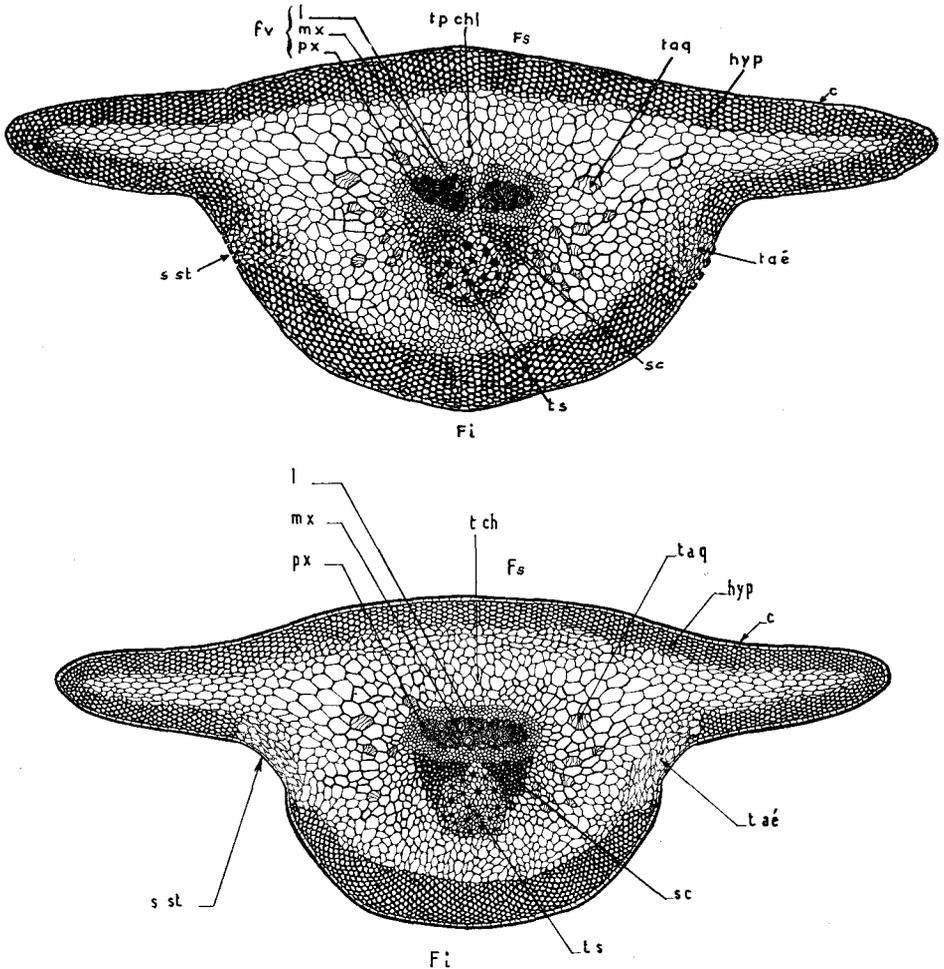


FIG. 26 et 27. — Schéma de la reconstitution d'une coupe transversale d'une feuille d'Eu-Sigillaire.

Fs, face supérieure de la feuille; *Fi*, face inférieure de la feuille; *px*, protoxylème; *mx*, métaxylème; *l*, liber; *fv*, faisceau vasculaire: il est, suivant les espèces, simple et bipolaire (fig. 27) ou double (fig. 26); *tpchl*, tissu parenchymateux chlorophyllien; *taq*, tissu aquifère ou aquixylème; *hyp*, hypoderme sclérifié; *c*, cuticule; *taé*, aérenchyme; *sc*, sclérenchyme sous-fasciculaire; *ts*, cordon sous-fasciculaire de tissu sécréteur; *sst*, sillon stomatifère.

files et allongés suivant l'axe de la feuille), ces éléments ont dû assurer la répartition de l'eau au sein du tissu chlorophyllien assimilateur, suppléant ainsi à l'absence de nervures multiples; ils sont disposés dans le tissu chlorophyllien suivant des lames divergeant à partir de deux centres de différenciation situés contre le liber, au niveau de chacun des deux pôles de

protoxylème du faisceau vasculaire. Ils correspondent à des cellules parenchymateuses équivalentes à celles qui se sont différenciées en cellules chlorophylliennes, mais dont la paroi s'est modifiée secondairement pour assurer une fonction particulière, à savoir assurer une réserve d'eau constamment à la disposition des cellules assimilatrices. Il s'agit d'un tissu aquifère qui, dans le concept classique, doit être considéré comme étant de première formation.

E. PARENCHYME AÉRIFÈRE OU AÉRENCHYME (*aé*, Pl. XV, fig. 3 ; Pl. XVI, fig. 1, 2 et 3 ; fig. 23, 24, 26 et 27 du texte). — Au niveau des sillons stomatiformes, le sclérenchyme fait place à un tissu composé d'éléments parenchymateux à paroi très mince, laissant subsister entre eux de grands méats. Très fragile, ce tissu a subi un début de désorganisation et son analyse en est rendue difficile.

Il correspond à un parenchyme lacuneux communiquant avec le milieu extérieur par les ostioles des nombreux stomates épidermiques localisés à son niveau (*st*, Pl. XVI, fig. 3 ; fig. 28 du texte). Il constitue la véritable « atmosphère interne de la plante ». Ultérieurement, nous préciserons, lors de l'étude des rapports anatomiques entre la feuille et la tige, que l'aérenchyme de la feuille se raccorde aux parichnos et se prolonge à l'intérieur de la tige.

F. SCLÉRENCHYME SOUS-ÉPIDERMIQUE (*hyp*, Pl. XV, fig. 3 ; Pl. XVI, fig. 1, 2, 3 ; Pl. XVII, fig. 4 et 5 ; fig. 23, 24, 26 et 27 du texte). — Sous l'épiderme, le sclérenchyme forme un véritable hypoderme sclérifié plus développé à la face inférieure qu'à la partie supérieure de la feuille. Dans une coupe transversale, il se présente en une bande sous-épidermique faisant le tour de la feuille et interrompue seulement au niveau des sillons stomatiformes (*sst*), où il fait place à un aérenchyme. Les éléments sclérenchymateux ont un contour hexagonal, une paroi épaisse et ils sont régulièrement disposés en files contiguës radiales par rapport au faisceau vasculaire. Dans la région moyenne de la feuille, chaque file comporte une douzaine d'éléments à la face inférieure et environ moitié moins à la supérieure ; ces nombres vont en diminuant vers la pointe de la feuille. Les coupes obliques et longitudinales (Pl. XVI, fig. 2 et 3 ; Pl. XVII, fig. 5) permettent de préciser que ces éléments sont allongés, fusiformes et semblables aux fibres sclérenchymateuses classiquement décrites chez certaines plantes actuelles notamment chez les Conifères.

G. L'ÉPIDERME (*éps*, Pl. XVI, fig. 3 ; fig. 28 du texte). — L'épiderme est constitué par une seule couche de cellules dont la paroi en contact avec le milieu extérieur est légèrement bombée et cutinisée (c'est cette cutine qui confère l'aspect lisse aux empreintes des feuilles de Sigillaires).

Dans la lame n° 2453-5 (Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille) qui correspond à une coupe oblique au niveau d'un sillon stomatiforme (Pl. XVI, fig. 3), nous avons pu observer

une petite plage de l'épiderme tapissant ce sillon. Nous avons pu distinguer le contour extérieur de chaque cellule épidermique représentée, de plus les stomates sont très nets. Le caractère le plus remarquable est la grande densité de ces stomates au niveau des sillons dits, précisément, stomatifères. Ils sont disposés très régulièrement en files parallèles entre elles et à l'axe de la feuille, avec alternance d'une rangée à la suivante d'où la disposition générale en quinconce. Ils sont dans le plan des autres cellules épidermiques. Deux files consécutives de stomates sont séparées par une rangée de cellules épidermiques étroites et allongées.

Sur une même file, les stomates alternent avec des cellules épidermiques.

L'appareil stomatique est constitué par deux cellules de garde ou cellules stomatiques (tout à fait analogues à celles que l'on observe chez les plantes actuelles), limitant un orifice stomatique ou ostiole. Elles paraissent issues directement d'une cellule mère après un seul cloisonnement. Les cellules annexes proviendraient des cellules voisines de l'épiderme et, par suite, l'appareil stomatique serait du type haplochéile, lequel est considéré par les anatomistes comme le type le plus primitif ; il se retrouve chez les Ptéridospermées, les Cycadées, les Conifères...

Pour concrétiser les résultats de nos observations, nous nous sommes efforcés de représenter par deux figures (fig. 26 et 27 du texte) ce que devaient être les deux types de structure des feuilles des Eu-Sigillaires en coupe transversale.

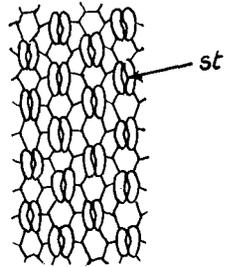


FIG. 28. — Schéma de la surface externe d'une plage d'épiderme stomatifère d'une *Eu-Sigillariophyllum*.
st, stomate.

4^o Rapports anatomiques entre la feuille et la tige.

Après avoir défini les caractères présentés par les différents tissus composant la feuille, il importe, maintenant, de préciser la nature des tissus que l'on est en mesure d'observer, soit au niveau d'une cicatrice foliaire, soit dans une coupe tangentielle de la tige passant au voisinage de celle-ci, dans le but de définir les rapports qui existaient entre la feuille et la tige.

Dans les échantillons bien conservés, on peut remarquer au niveau d'une cicatrice foliaire :

— en position médiane et dans sa partie supérieure, une cicatricule ponctiforme ou allongée transversalement qui correspond à la trace du faisceau vasculaire libéro-ligneux simple ou double émis par la stèle vasculaire de la tige et qui chemine vers la feuille ;

— de chaque côté de la trace du faisceau, une cicatricule allongée verticalement ou arquée en parenthèse à concavité tournée vers cette trace. Ces deux parenthèses correspondent à deux cordons de tissu parenchy-

mateux aérifère qui prennent naissance dans l'écorce de la tige et accompagnent latéralement le faisceau libéro-ligneux. (Ch.-Eg. BERTRAND a dénommé ces deux formations « parichnos »). Au niveau même de la cicatrice, leurs dimensions sont relativement réduites, mais, dans les couches internes de l'écorce, elles prennent rapidement une grande extension. ZEILLER (1), reprenant les observations de B. RENAULT, a précisé que le tissu parenchymateux constituant ces cordons renferme des tubes longitudinaux : « qui ne peuvent être regardés que comme des tubes sécréteurs ». Les tiges dépouillées des couches externes de leur écorce ne présentant plus que leurs cicatrices sous-corticales simples ou géminées sont désignées sous le nom générique de *Syringodendron* (A. BRONGNIART). Leur étude montre que les parenthèses sont d'autant plus développées que l'on a affaire à des tiges plus âgées et à des écorces plus épaisses, elles atteignent parfois jusqu'à 2 cm de hauteur et 1 cm de largeur ; elles renferment alors un grand nombre de ces tubes (Pl. XVIII, fig. 1, 3 et 4) que ZEILLER considère comme étant : « vraisemblablement gommeux ou résineux et qui devaient constituer un puissant système sécréteur ».

Nous avons été en mesure d'étudier dans plusieurs lames minces le tissu constituant les parichnos. Or, dans tous les cas, il nous est apparu très différent de celui de la région sécrétrice de la feuille, mais par contre, et surtout dans les tiges jeunes, il ressemble tout à fait à l'aérenchyme sous-stomatique de la feuille. Aussi un rapport de continuité devait exister entre les cordons de ce tissu aérifère de la feuille et les parichnos. Ces deux cordons provenaient de la tige et leur trace au niveau de la cicatrice foliaire correspond aux parenthèses. A notre connaissance, il n'a jamais été observé de formations stomatifères ou des lenticelles sur la surface externe des tiges des Eu-Sigillaires tant en lames minces qu'en empreintes, contre-empreintes et moulages. Par ailleurs, l'étude des tiges jeunes et âgées, complétée par celle des syringodendrons, nous a montré qu'après la chute des feuilles les parenthèses continuaient à se développer tandis que la cicatricule du faisceau vasculaire prenait au contraire un aspect constricté caractéristique d'une réaction de cicatrisation. Tous ces faits d'observations concourent pour nous faire penser que les parenthèses, après la chute de la feuille, se développaient pour continuer d'assurer l'aération de la tige. Aération dont l'intensité allait croissant avec le développement de cette dernière (l'accroissement diamétral était particulièrement important). Les « tubes » reconnus par B. RENAULT (2) et considérés par ZEILLER comme des organes sécréteurs sont en réalité des fibres sclérifiées groupées en faisceaux plus ou moins développés suivant l'âge de la plante, et dont l'ensemble devait jouer le rôle d'une armature de soutien. Les coupes tangentielles dans l'écorce externe de jeunes tiges montrent des parenthèses occupées par un aérenchyme homogène (*par*, Pl. III, fig. 3 et 3 a).

(1) ZEILLER, 1900, *Éléments de Paléobotanique*, p. 196-197.

(2) Contrairement à ce qu'a pu écrire ZEILLER, B. RENAULT n'a pas affirmé que ces tubes devaient être identifiés comme des tubes sécréteurs, mais il a exactement écrit ceci : « des canaux assez volumineux dont il a été impossible d'étudier la structure ; peut-être renfermaient-ils quelque substance gommeuse » (p. 15, l. 18 à 20).

Par contre, dans des tiges âgées ou des syringodendrons (donc après la chute des feuilles), ce tissu aérifère est devenu hétérogène avec la différenciation de faisceaux de fibres sclérifiées d'autant plus développés que la tige est âgée (cs ; Pl. XVIII, fig. 1, 3 et 4). Ces fibres auraient été imprégnées secondairement, comme nous l'avons également constaté assez souvent dans les tissus périphériques des tiges, de matières jaunâtres plus ou moins foncées, provenant de réactions chimiques qui se seraient manifestées au cours de la fossilisation. Ces matières ont conféré aux tissus qu'elles ont imprégnés un aspect : « gommeux et résineux », sans qu'il s'agisse pour cela de faisceaux sécréteurs.

Les autres tissus constituant la trace foliaire et provenant de la tige peuvent être classés en quatre catégories :

1° Le *scélérenchyme*, localisé d'une part à la périphérie de la cicatrice et, d'autre part, sous le faisceau vasculaire. Il se raccorde directement à celui de la feuille.

2° Le *tissu parenchymateux*, qui correspond à la zone interne de l'écorce externe de la tige. Il se continue dans la feuille sous la forme d'un parenchyme chlorophyllien assimilateur. La présence d'un épais scélérenchyme sous-épidermique, tant dans la feuille que dans la tige, nous laisse à penser que, dans les jeunes tiges et les parties terminales de vieilles tiges, la zone interne, parenchymateuse, de l'écorce externe était probablement chlorophyllienne.

3° Le *tissu sécréteur localisé sous le faisceau vasculaire* : il a souvent disparu en laissant un vide ; il est en continuité avec le cordon sécréteur sous-fasciculaire de la feuille. En étudiant des coupes tangentielles dans l'écorce externe de tiges rapportées à *Sigillaria rugosa* (A. Brongniart), nous avons remarqué (Pl. III, fig. 3) que le cordon sécréteur venant de la tige, au niveau de sa zone interne, se couvait à angle droit et, suivant un trajet vertical, rejoignait le bord inférieur du faisceau vasculaire foliaire. Aussi, dans les tissus sous-jacents à l'écorce externe, le faisceau vasculaire et le cordon sécréteur qui lui correspond sont-ils distants l'un de l'autre. Or, l'examen d'un fragment de *Syringodendron* conservé en structure nous a permis d'observer, situées sur la même verticale que les couples de parenthèses, et alternant avec eux, des formations qui paraissent devoir correspondre aux traces des cordons sécréteurs (Pl. XVIII, fig. 2).

4° Le *tissu aquifère* : dans les coupes tangentielles de la tige, il n'apparaît pas distinctement. Nous en avons observé seulement des traces dans quelques coupes radiales de tiges, mais nous n'avons pu voir s'il se prolongeait à l'intérieur de ces dernières, notamment dans les tissus sous-jacents à l'écorce externe.

L'étude comparée des tissus composant la feuille et la cicatrice foliaire nous permet d'affirmer qu'il y a continuité anatomique entre la tige et la feuille, au point que l'on est tenté de considérer, à priori, la feuille comme une émanation latérale de la tige, et que la distinction essentielle entre ces deux organes d'une même plante réside non pas dans la nature des tissus qui les constituent, mais dans la disposition relative de ceux-ci ;

en effet, à la symétrie axiale de la tige s'oppose la symétrie bilatérale de la feuille.

5° Déductions physiologiques.

1° Introduction. — Vouloir parler de physiologie à partir de restes de feuilles plus ou moins bien conservées en structure dans la roche, et correspondant à des plantes totalement disparues de la surface du globe terrestre depuis plusieurs centaines de millions d'années, peut paraître présomptueux. Et, pourtant, nous sommes persuadés que la Paléobotanique ne peut pas seulement s'efforcer de retrouver, à la manière d'un jeu de patience délicat, la forme et la structure des plantes pour la plupart à jamais disparues. Elle se doit également, et cela pour répondre aux besoins mêmes de l'esprit humain, de les représenter telles qu'elles étaient, c'est-à-dire vivantes. Tel a été l'esprit qui a présidé à nos recherches et plus spécialement à la rédaction de ce paragraphe.

La plupart des anatomistes actuels définissent un tissu, qu'il soit de nature animale ou de nature végétale, d'après l'ensemble des trois groupes de caractères suivants :

- les caractères histologiques,
- les caractères physiologiques,
- les caractères dits adaptatifs.

Ainsi, dans le monde vivant, toute différenciation anatomique et histologique est directement liée à l'expression d'une fonction physiologique définie; par suite, la reconnaissance d'un tissu implique la recherche de sa fonction. Pour ce faire, il est indéniable que la Paléobotanique doit se baser sur les connaissances acquises par l'étude des plantes actuelles, mais elle devra aussi tenir compte des caractères spécifiques à la plante étudiée et, lorsqu'elles sont connues, des données du biotope.

Avant de commencer notre exposé des déductions physiologiques ressortant de l'examen des caractères histologiques des divers tissus constituant l'*Eu-Sigillariophyllum*, il importe de faire une remarque fondamentale : les caractères histologiques présentés par les plantes fossiles ne diffèrent guère de ceux des plantes actuelles. Les différences qui peuvent apparaître ne portent que sur des variations de détails. Aussi, en première approximation, pour un même tissu considéré, le rôle physiologique ne doit être guère différent chez les plantes actuelles et chez les plantes fossiles. C'est d'ailleurs pourquoi nous pensons pouvoir nous efforcer de définir quel a pu être ce rôle pour chacun des tissus précédemment décrits. Au préalable, nous rappellerons que les études de physiologie végétale permettent de reconnaître à la feuille des végétaux actuels deux fonctions principales (la spécialisation de la feuille en vue d'assurer la fonction de reproduction — sporophylle — étant très particulière n'est pas envisagée dans cette étude) :

- elle est le siège d'échanges gazeux avec le milieu extérieur ;

— son tissu chlorophyllien est spécialisé dans les réactions de photosynthèse.

Aussi allons-nous étudier maintenant le rôle physiologique des divers tissus de la feuille des Eu-Sigillaires en insistant sur l'influence qu'ils devaient avoir dans la réalisation de ces deux fonctions.

2^o Rôle physiologique des divers tissus. — A. L'ÉPIDERME. — La cuticule qui recouvrait la surface externe de l'épiderme devait être imperméable à l'eau et aux gaz et ainsi contribuait à l'économie en milieu sec par diminution de l'évaporation. La présence d'une cuticule et surtout la localisation des stomates dans deux sillons à la face inférieure de la feuille sont autant de caractères de « xéromorphisme » qui, de nos jours, se rencontrent beaucoup plus fréquemment chez les plantes poussant sous des climats chauds et peu humides que chez les plantes rencontrées sous des climats doux et assez humides d'une manière permanente. Existerait-il donc une corrélation entre forme xéromorphe et climat ? Peut-être pourrions-nous déduire des caractères de xéromorphisme observés chez les Sigillaires l'existence d'un climat sec au voisinage des lagunes houillères ? Si les déductions tirées de considérations de ce genre sont légitimes, elles demeurent néanmoins très hypothétiques.

B. LE SCLÉRENCHYME. — La présence d'un tissu sclérenchymateux très développé sous l'épiderme, d'une part, et, d'autre part, entre le faisceau vasculaire et le cordon de tissu sécréteur se comprend aisément si nous pensons que la feuille des Sigillaires atteignait plusieurs décimètres de longueur pour un diamètre maximum à la base de 1 cm au plus. Ce tissu, au rôle mécanique de soutien, conférait une grande rigidité; aussi, en empreintes et moulages dans les schistes ou grès houillers, les feuilles sont-elles toujours, comme nous l'avons déjà précisé, à l'état de rubans rectilignes rarement repliés, ne présentant qu'un aplatissement dorso-ventral, et cela malgré la variété des actions de diagenèse qui ont présidé à leur fossilisation (1).

C. LE TISSU AQUIFÈRE. — Réparti de chaque côté du faisceau vasculaire, dans le parenchyme chlorophyllien, le tissu aquifère nous paraît avoir joué un double rôle physiologique : permettre une réserve et une bonne répartition de l'eau au sein du tissu assimilateur foliaire qui en est particulièrement avide. Il s'agirait d'un véritable tissu magasin qui se serait comporté à la manière d'une éponge humide assurant une imbibition forte et constante en eau des parois et du protoplasme des cellules vivantes. Nous devons bien nous pénétrer de l'idée fondamentale que les Sigillaires étaient des plantes qui poussaient sur le pourtour et au bord des lagunes houillères. Leurs rhizomes ou *stigmaria* s'épandaient dans la vase gorgée d'eau, alors que leur feuillage, s'épanouissant à 20 ou 30 m de

(1) Les empreintes et les moulages traduisent aussi une surface lisse pour la feuille due à une forte cuticule.

hauteur en plein milieu aérien, se trouvait par suite exposé à l'insolation et soumis au renouvellement de l'air. Aussi pouvons-nous dire que les Sigillaires, plantes hydrophiles, avaient des feuilles qui présentaient le paradoxe de renfermer des cellules chlorophylliennes nécessitant, pour assurer les phénomènes de photosynthèse, la présence constante et abondante d'eau, et de se trouver plongées dans un milieu « physiologiquement sec » pour elles. Cette dernière notion est toute relative, car la réaction d'une plante vis-à-vis d'un milieu défini est variable suivant le genre et l'espèce considérés. Par réaction d'adaptation, la Sigillaire a différencié dans son parenchyme chlorophyllien un tissu aquifère. Dans ces feuilles, la présence d'eau était également nécessaire, étant donné leur grande longueur et leur section relativement faible, pour maintenir une forte turgescence dans les divers tissus vivants. En effet, une plasmolyse, même passagère, conduirait à un pliage ou à une rupture de la feuille. Avec le sclérenchyme, la turgescence entretenue des tissus intervenait dans le maintien d'une rigidité de l'ensemble de l'organe. Ce tissu aquifère pourrait aussi avoir suppléé au manque de nervure.

Ainsi notre première définition du tissu aquifère donnée précédemment, et basée essentiellement sur des caractères histologiques et cytologiques, peut être reprise et complétée en précisant le rôle physiologique que nous lui attribuons.

Dans l'*Eu-Sigillariophyllum*, le tissu aquifère est représenté par un ensemble d'éléments cellulaires dont la paroi présente une différenciation ligneuse en forme de spirale et au rôle de soutien. Ils sont disposés au sein du tissu chlorophyllien en lames divergeant à partir de deux centres de différenciation situés contre le liber au niveau de chacun des deux pôles de protoxylème. Ces éléments ne dérivent pas d'un cambium ; ils correspondent à des cellules de même origine que les cellules chlorophylliennes, dont la paroi s'est secondairement modifiée, et qui se sont transformées pour assurer une fonction particulière : maintenir constamment à la disposition des cellules vivantes et plus particulièrement des cellules assimilatrices une présence constante d'eau. Eau qui est nécessaire :

- au fonctionnement des échanges gazeux à travers les parois et dans le protoplasme des cellules ;
- au maintien de la turgescence de l'ensemble des cellules ;
- au maintien de la cohésion de l'eau dans les vaisseaux ;
- au processus chimique de la photosynthèse...

A ce tissu aquifère qui présente de grandes analogies avec le tissu vasculaire ligneux nous donnons le nom d'*Aquixylème*. Dans un chapitre ultérieur nous préciserons la « notion d'aquixylème dans la série des végétaux fossiles et actuels ».

D. LE TISSU SÉCRÉTEUR. — D'après G. DEYSSON (1), chez les plantes actuelles, on rangerait sous l'appellation d'appareil sécréteur : « l'ensemble

(1) Guy DEYSSON, *Cours de Botanique*.

des éléments anatomiques dans lesquels s'accumulent des substances étrangères au métabolisme général et qui semblent constituer des produits de déchets. » Une telle définition reflète bien la difficulté qu'ont encore les physiologistes pour déterminer la valeur fonctionnelle du tissu sécréteur.

3° Remarques. — La présence à la fois d'une cuticule et surtout d'un épais sclérenchyme sous-épidermique presque continu devait rendre difficiles les échanges gazeux et la pénétration des radiations lumineuses nécessaires à la réalisation des réactions de la photosynthèse.

a. *Les échanges gazeux* : ils se réalisaient par le jeu des nombreux stomates localisés dans deux sillons longitudinaux à la surface inférieure de la feuille, et qui mettaient en relation l'aérenchyme sous-jacent avec le milieu extérieur.

b. *La pénétration des radiations lumineuses* : l'épais sclérenchyme sous-épidermique formait un écran qui s'opposait à la pénétration des radiations lumineuses jusqu'aux cellules chlorophylliennes. Compte tenu d'une grande sensibilité spécifique possible de la chlorophylle chez les Sigillaires, on est conduit à penser que l'insolation devait être intense. Au niveau des feuillages formant la partie supérieure de la forêt houillère, il ne devait pas régner, comme dans le sous-bois au voisinage du sol, une atmosphère très humide, de brume plus ou moins persistante. Dans ces feuilles aux dispositifs restreignant la perte d'eau par évaporation s'ajoutait l'aquixylème qui avait pour rôle d'atténuer les variations de pression en eau et, par suite, les variations de la pression osmotique du milieu intérieur de l'organe. Si les cellules végétales admettent une certaine marge d'anisotonie, celle-ci est d'autant plus faible que nous avons affaire à des plantes de sols très humides comme c'était précisément le cas avec les Sigillaires.

6° Comparaison de la structure de la feuille des Eu-Sigillaires avec celle des formations foliaires d'autres Lépidophytes.

Nous avons eu la possibilité d'étudier des lames minces correspondant à :
— une coupe transversale d'un épi sporifère de Lépidodendron — ou *Lepidostrobus* — (lame n° 2559-9, Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille) montrant de magnifiques sections de bractées fertiles à divers niveaux (Pl. XIX, fig. 2 et 2 a) ;

— une coupe tangentielle de la périphérie d'une tige de *Lepidophloios* au niveau de l'écorce externe (lame n° 2451-2, Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille) (Pl. XIX, fig. 1 et 1 a) ;

— diverses coupes transversales de *Lepidophyllum*.

De l'examen de ces formations foliaires appartenant à diverses Lycopodiales arborescentes du Paléozoïque, il ressort que, dans tous les cas, les structures sont semblables à celle de la feuille des Eu-Sigillaires. Les

différences portent essentiellement sur la morphologie et le développement relatif des divers tissus, notamment du parenchyme fondamental et du sclérenchyme sous-épidermique. Dans toutes les structures de ces diverses plantes, nous avons remarqué la présence d'un cordon de tissu sécréteur. Il apparaît que, chez les Lycopodiales arborescentes du Paléozoïque, les formations foliaires, fertiles ou stériles, présentent des structures analogues :

- un faisceau vasculaire libéro-ligneux simple ou double ;
 - un cordon sous-fasciculaire de tissu sécréteur ;
 - du sclérenchyme sous l'épiderme ainsi qu'entre le faisceau vasculaire et le cordon de tissu sécréteur ;
 - de l'aérenchyme disposé en deux bandes qui émanent de la tige ;
 - du tissu parenchymateux fondamental dont un certain nombre des cellules se sont différenciées en éléments d'aquixylème caractérisés par la présence d'une spirale ligneuse dans leur paroi.
-

DEUXIÈME THÈSE

**NOTION D'AQUIXYLÈME DANS LA SÉRIE
DES VÉGÉTAUX FOSSILES ET ACTUELS**

Introduction.

Sous l'appellation d'Aquixylème, nous entendons désigner une forme particulière de tissu aquifère que l'on observe dans la série des végétaux fossiles et actuels. Cette notion d'aquixylème ressort de l'étude comparée du tissu aquifère à éléments ornés d'une spirale ligneuse observés dans les formations foliaires et quelques tiges de Lycopodiales arborescentes du Paléozoïque, avec des tissus observés chez diverses plantes actuelles tels :

- le tissu de transfusion des Gymnospermes,
- le tissu lignifié des assises inférieures de thalles d'hépatiques,
- le tissu lignifié des axes et écailles foliaires des sphaignes,
- les éléments lignifiés localisés dans les extrémités des tentacules de *Drosera*,
- les éléments lignifiés du vélum des racines aériennes de certaines orchidées épiphytes...

Chez les végétaux fossiles.

1° Sigillaires. — Se reporter à l'étude de la feuille des Sigillaires ; l'aquixylème y a été décrit sous le nom de tissu aquifère.

2° Lépidodendrons. — Chez les Lépidodendrons, nous avons observé en deux endroits des éléments susceptibles d'être rapportés à l'aquixylème :

- dans les feuilles et les écailles foliaires des cônes sporifères,
- dans la moelle mixte de certaines tiges où ces éléments apparaissent liés au phénomène de médullation, processus suivant lequel on assiste à un passage par voie de différenciation (considérée comme un phénomène évolutif) de la structure protostélisque à la structure siphonostélisque.

A. DANS LES FEUILLES ET LES ÉCAILLES FOLIAIRES DES CONES SPORIFÈRES. — Les éléments rapportés à l'aquixylème sont identiques à ceux que nous avons observés et décrits dans les feuilles des Sigillaires. Il s'agit d'éléments cellulaires dont la paroi est ornée d'une spirale ligneuse. L'intégrité cellulaire y est aussi conservée. Nous précisons cependant que, dans les écailles foliaires supportant les sporanges, l'aquixylème est très abondant et forme l'essentiel du mésophylle.

B. DANS LA MOELLE MIXTE DE CERTAINES TIGES (Pl. XX). — L'étude de la collection des lames minces relatives aux tiges de Lépidodendrons

au British Museum de Londres nous a permis de réobserver à notre tour une gamme de structures allant de la protostèle, la plus simple (chez *L. Spencersi* (?), *L. selaginelloides* et *L. esnostense*), à la siphonostèle typique (chez *L. Velthcimianum* et *L. fuliginosum*) en passant par la structure intermédiaire dite « à moelle mixte » (*mixed-pith* des auteurs anglais), caractéristique des tiges correspondant à *L. vasculare*.

Or, l'observation de la moelle mixte (Pl. XX, fig. 1 et 1 *b*) révèle que celle-ci est composée par un mélange de cellules parenchymateuses et d'éléments à spirale ligneuse dans leur paroi, analogues aux éléments de l'aquixylème des feuilles des Lépidoendrons et des Sigillaires avec cependant une spirale ligneuse un peu plus fermée et par suite aux tours plus serrés. Ces éléments cellulaires lignifiés sont sensiblement de mêmes dimensions que les cellules parenchymateuses dans lesquelles ils se trouvent dispersés. Parfois, ils sont en files verticales de deux à cinq éléments au plus. De tels éléments ne devaient guère avoir pour fonction essentielle d'assurer une circulation active de l'eau, n'étant plus, d'une façon générale, en continuité les uns avec les autres, mais, au contraire, disséminés de façon apparemment quelconque dans le parenchyme médullaire. Ils témoignent d'une médullation de la stèle centrale par différenciation incomplète des trachéides caractéristiques du métaxylème localisés dans la région axiale de la tige. Ceci nous paraît en effet justifié par la lame n° 74 (Collection British Museum de Londres) qui est une coupe tangentielle dans la stèle vasculaire d'un fragment de tige identifié comme devant appartenir à *L. selaginelloides*. Si cette tige présente en coupe transversale (lame n° 31, Collection du D. H. SCOTT, British Museum de Londres) une structure protostélisque, en coupe tangentielle on observe un début de « médullation » en ce sens que les éléments du métaxylème occupant la région axiale de la tige ne sont pas parvenus jusqu'au terme de leur différenciation en trachéides rayés. Ils sont demeurés à l'état de cellules normales et sont disposés en files verticales (Pl. XX, fig. 3). Les individualités cellulaires sont apparentes. Les cellules qui ne se sont pas développées en trachéides rayés devaient cependant, sur le vivant, continuer d'assurer l'ascension de l'eau puisée dans le sol (*).

Ainsi les éléments cellulaires à spirale ligneuse caractéristiques de la moelle mixte des tiges de certains Lépidoendrons sont intermédiaires entre les cellules parenchymateuses (de la moelle) et les trachéides ligneux

(*) Nous remarquerons ici que, dans la notion de protostèle, chez les Lépidophytes et plus précisément chez les Lépidoendrons, deux formes sont à distinguer :

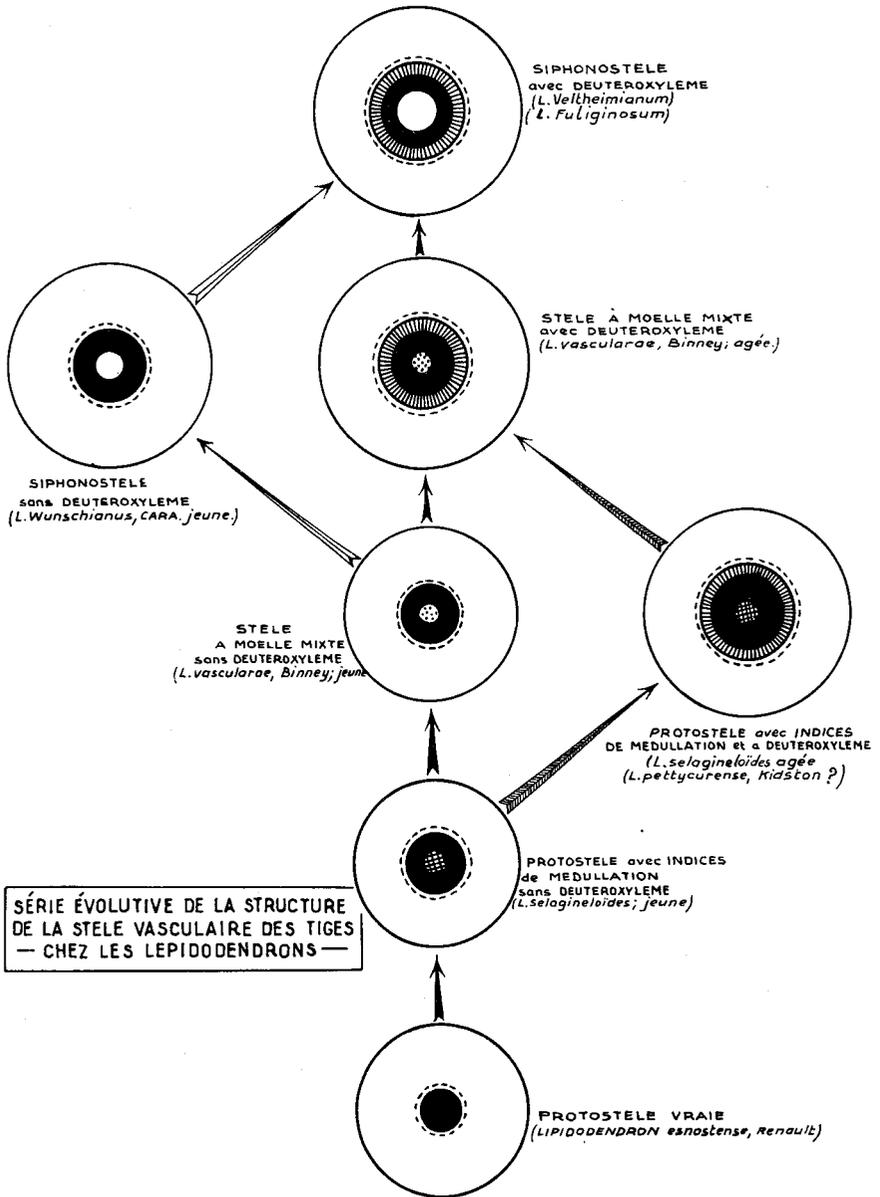
1° La première à structure protostélisque vraie, représentée chez *L. esnostense* et caractérisée par un métaxylème homogène (constitué de trachéides rayés).

2° La seconde à structure protostélisque avec indices de médullation, représentée chez *L. selaginelloides* et caractérisée par un métaxylème hétérogène dont les éléments situés dans la région axiale de la stèle sont demeurés incomplètement différenciés.

D'où la série évolutive suivante :

structure protostélisque vraie → structure protostélisque avec indices de médullation → structure à moelle mixte → structure siphonostélisque vraie.

A la figure 29 du texte, nous avons repris et précisé le schéma de la série évolutive donnée par L. EMBERGER.



du métaxylème. Leur ensemble correspond à du tissu vasculaire ligneux de première formation incomplètement différencié. Ils traduisent un phénomène de retour d'un tissu vasculaire à un état primitif. Nous les considérons à cause de leur structure, mais aussi et surtout en raison de ce que devait être leur rôle physiologique (il est fort probable qu'ils assuraient un stockage et non une véritable circulation de l'eau), comme de l'aquixylème, lequel doit son origine dans ce cas à une modification phylogénétique d'éléments vasculaires ligneux.

3° Autres végétaux fossiles. — Doit être rapporté également à l'aquixylème le tissu de transfusion qui a été décrit par divers auteurs dans le cylindre ligneux de première formation des : *Megaloxyton*, *Zalesskya*, *Thamnopteris*, *Diplolabis* et, parmi les Ptéridospermes : *Calamopitys fascicularis*, *Bilignea solida* et *B. resinosa*, où il résulte de cellules isodiamétriques de la « moelle » demeurées lignifiées.

Chez les végétaux actuels.

1° Le tissu de transfusion des Gymnospermes. — Depuis assez longtemps, il a été remarqué que les Conifères présentent dans le parenchyme de leurs feuilles et au voisinage du faisceau vasculaire des cellules spéciales réparties de façon variable dans le cylindre central et dont l'ensemble constitue un tissu décrit habituellement sous le nom de « tissu de transfusion ».

Ce dernier a fait l'objet de nombreuses études cherchant à définir sa nature et son rôle. Mais, actuellement, les auteurs ne sont pas unanimes sur sa définition.

Avant d'aborder l'exposé des conclusions de nos observations, il importe au préalable, pour bien situer les problèmes, de rappeler très sommairement quels ont été, dans l'ordre historique, les principales études sur ce tissu et les résultats auxquels les divers auteurs sont parvenus.

A. HISTORIQUE (*). — 1° En 1847, KARSTEN (16) remarque lors d'une étude sur les palmiers que *Podocarpus* présente des cellules épaissies et ponctuées (*punktiert-verdickte Zellen*).

2° En 1864, FRANCK (11) décrit dans la feuille de *Taxus* des cellules pourvues d'épaississements réticulés et de ponctuations aréolées. Il considère ce tissu qui n'a pas d'équivalent dans la tige comme « un passage des éléments prosenchymateux du bois aux cellules parenchymateuses du mésenchyme ».

THOMAS (37), la même année, remarque, chez *Podocarpus*, *Cycas* et *Sciadopitys* un *mitteldiachym* composé de cellules allongées de parenchyme transversal, diffuses ou bien plus ou moins abondantes. Lignifiées

(*) Dans cet exposé, nous indiquons entre parenthèses les références à l'index bibliographique situé à la fin de ce chapitre.

ou non, elles correspondent aux cellules étoilées du mésenchyme de *Sciadopitys*. Ces cellules se retrouvent chez *Cycas*. THOMAS distingue, d'autre part, un tissu constitué de « cellules modifiées de parenchyme — *veränderte Parenchymzellen* » — que l'on retrouve chez *Podocarpus* des deux côtés du faisceau. Il remarque la lignification, les épaissements spirales et les punctuations de ces cellules.

3° En 1871, H. von MOHL (25) propose d'appeler « tissu de transfusion » l'ensemble des cellules transversales de *Podocarpus* et de *Cycas* qui traversent toute la feuille et aboutissent près du faisceau, d'une part au bois et d'autre part au liber. Il remarque que ce tissu ne se rencontre pas dans les tiges, il serait essentiellement lié à la fonction des feuilles et « son but évident est de porter les sucs dans la feuille, puis de les faire revenir au faisceau »; n'étant pas en relation avec le bois, il le considère, à la suite de THOMAS, comme une modification du parenchyme foliaire.

4° En 1874, Ch.-Eg. BERTRAND (4) distingue un « tissu réticulé ou tissu aréolé » caractéristique des Conifères et un « tissu de transfusion ponctué » chez *Podocarpus* (parenchyme transversal des auteurs).

SCHEIT (30) a remarqué, et nous soulignons ce fait, que les facteurs extérieurs : humidité, ombre... déterminent le nombre, la disposition et les caractères de ces éléments qui sont en relation directe avec la transpiration. Par ailleurs, il insiste sur l'importance paléontologique de ce tissu : « Si on arrivait à les rencontrer en des coupes fossiles, on pourrait en déduire la nature du climat et les conditions d'existence de la plante en question. »

5° En 1890, DAGUILLON (8), se basant sur l'examen des dispositions topographiques, estime d'origine péryclicque les assises de « sclérenchyme lignifié et à punctuations aréolées » qui se trouvent près du faisceau puisqu'elles sont limitées d'un côté par le faisceau, de l'autre côté par une assise ayant tous les caractères d'un endoderme.

6° En 1891, Van TIEGHEM (38) attribue au tissu de transfusion une origine extra-ligneuse et périodermique ; sa fonction est de conduire dans la feuille la sève ascendante.

7° En 1892, LIGNIER (20) pense que le tissu de transfusion des Gymnospermes serait la trace d'une nervation latérale ayant existé chez leurs ancêtres. Quant aux modifications de ce tissu chez les différents types, elles seraient en rapport avec la plus ou moins grande modification phylétique des genres ou avec leurs particularités fonctionnelles.

8° En 1897, WORSDELL (41), après avoir constaté que le tissu de transfusion est général chez les Conifères, rappelle qu'on a cité sa présence chez les Cycadées et les Gnétacées, qu'il se trouve ici et là, plus ou moins modifié, chez les Angiospermes. « Pour compenser, dit-il, le manque d'éléments conducteurs, la plante a eu recours au développement des trachéides spéciaux du tissu de transfusion. Il faut distinguer ce tissu

du tissu de transfusion accessoire des *Cycas* et *Podocarpus*, lequel est une pure modification du mésophylle et n'est qu'en relation fonctionnelle avec le tissu de transfusion normal. » Ce dernier serait morphologiquement une portion du faisceau. Ce n'est ni un tissu né dans le parenchyme, ni un résidu de nervures latérales. Il provient du xylème centripète, tissu si important chez les ancêtres fossiles des Conifères. Il apparaît dès les Cycadées où il accompagne le bois centripète, mais, tandis que ce dernier, devenu inutile et remplacé par le bois centrifuge, régresse chez les Conifères où il n'apparaît plus que comme trace, le tissu transfusion dérivé devenu nécessaire à cause de sa fonction déterminée persiste. Chez les *Cycas*, l'origine du tissu de transfusion sera encore perceptible ; elle devient presque insaisissable chez les Conifères à cause de la forte réduction du bois centripète. WORSDELL estime comme tout à fait correcte, au point de vue ontogénique, l'origine péricyclique du tissu de transfusion affirmée par Van TIEGHEM, mais il estime cette origine erronée phylogénétiquement, car, dit-il, « les éléments en question ont leur origine dans le faisceau, non pas comme beaucoup d'auteurs l'ont cru, mais dans le bois centripète. C'est un développement successif, non limité, centripète des trachéides du xylème centripète, développement qui a abouti chez les plantes actuelles au tissu de transfusion typique ».

9° En 1899, ROTHERT (28) décrit dans la moelle de *Cephalotaxus* des cellules aréolées de parenchyme trachéidal fonctionnant comme réservoir.

10° En 1904, Ch. BERNARD (2), à la suite d'une étude sur le « bois centripète », dans les feuilles de Conifères, énonce les conclusions suivantes :

— Le « tissu de transfusion » des auteurs n'est autre chose que le « bois centripète » que l'on trouve avec tous les passages des Cycadées aux Pins.

— Ce bois centripète peut être modifié dans un but fonctionnel ; il peut être adapté à la conduction des sucres, par suite de l'absence de ramifications, et son origine sera difficile à saisir dans les types très modifiés. Mais, dans les individus ayant conservé davantage leurs caractères ancestraux, l'origine sera évidente et le caractère mésarche des faisceaux sera très apparent.

— Les Conifères sont donc des « diploxylées » au même titre que les Cycadées, mais leur bois centripète accentue la réduction qui se manifeste déjà dans toute la série des Cryptogames supérieures, notamment chez les fossiles.

— Chez *Podocarpus* et *Cycas*, le « parenchyme transversal » des auteurs (tissu de transfusion accessoire de WORSDELL) qui peut être physiologiquement la continuation du bois centripète et qui, par l'analogie des éléments, peut, surtout chez *Cycas*, être l'occasion d'erreurs, joue plus souvent le rôle de soutien et doit être absolument séparé du centripète au point de vue morphologique. Les ressemblances entre les deux tissus ne proviennent que de fonctions identiques. Pour éviter une regrettable confusion de termes, j'ai proposé d'appeler le « parenchyme transversal » des auteurs « hydrostéréome transversal ».

11° En 1907, Ch.-Eg. BERTRAND critique vivement les conclusions de Ch. BERNARD auquel il écrit : « Je ne crois pas que le tissu aréolé ou réticulé soit du bois primaire à différenciation centripète... Je conclus qu'il faut être extrêmement prudent et réservé dans l'interprétation de ce tissu aréolé ou réticulé qui joue probablement le rôle conducteur du bois, mais que, après trente ans, je ne puis considérer comme du bois. Il y a des gaines subéreuses chez les plantes fossiles qui ont des éléments ayant toutes les ornementsations du bois. »

12° En 1913, TAKEDA (36) estime que l'« orthodoxe tissu de transfusion apparaissant toujours latéralement et en général dans la région péricyclique du faisceau vasculaire, paraît indépendant du xylème centripète. Toutefois, il ne s'agit pas d'un vestige de xylème centripète et on ne doit pas lui attribuer une importance phylogénétique. Sa fonction est d'emmagasiner l'eau ; il permet la transmission de l'eau du faisceau vasculaire vers la surface de la feuille et dérive du mésophylle parenchymateux. »

Dans la feuille adulte de *Welwitschia mirabilis*, TAKEDA observe que les faisceaux vasculaires sont entièrement entourés par des éléments appartenant au tissu de transfusion. Ces derniers se différencient de chaque côté du faisceau vasculaire et dans la région péricyclique.

13° En 1948, Ed. BOUREAU, dans son *Traité d'anatomie végétale* (5), faisant la synthèse des connaissances actuelles, définit le tissu de transfusion comme étant : « formé par des éléments cellulaires placés le plus souvent au voisinage des faisceaux libéro-ligneux et ressemblant aux trachéides par leur ornementation. Ils sont généralement dépourvus d'élongation avec une forme globuleuse isodiamétrique. Comme les trachéides, ils répondent aux réactifs de la lignine et montrent des épaississements spiralés, réticulés ou ponctués. Ce tissu présente une importance certaine, mais les anatomistes ont été longtemps en désaccord pour lui donner sa signification précise. Il s'agit d'un tissu intermédiaire entre les cellules isodiamétriques du parenchyme cellulosique et les trachéides habituels, tant pour la forme que pour le degré de lignification. Il y a, en fait, toutes les transitions entre ces deux tissus extrêmes. » Pour compléter cette définition basée essentiellement sur des données anatomiques, Ed. BOUREAU précise la double origine que paraît avoir le tissu de transfusion :

1. Il peut provenir de la transformation du xylème centripète de première formation ; dans ce cas, le tissu de transfusion résulterait d'une « modification phylogénétique de trachéides normales ».

2. Il peut apparaître en un point quelconque de la plante, « à la suite de la différenciation sur place du tissu fondamental, sans qu'on puisse l'homologuer à un tissu conducteur normalement différencié au même endroit dans d'autres espèces ».

Le tissu de transfusion se rencontre surtout chez les Gymnospermes et plus rarement chez les Angiospermes. Il a été observé principalement dans

les feuilles de nombreux Conifères et plus rarement dans la tige (*Cephalotaxus koraiana*).

B. CONCLUSIONS DE NOS OBSERVATIONS. — Les feuilles des divers Conifères et autres Gymnospermes que nous avons étudiées ont en commun de présenter un tissu de transfusion bien caractérisé, situé au voisinage du ou des faisceaux vasculaires et plus ou moins localisé dans la stèle centrale (chez *Pinus*, cette localisation est très nette).

La proximité et les rapports du tissu de transfusion avec les faisceaux vasculaires sont parfois tels que celui-ci pourrait être considéré comme une forme plus ou moins modifiée — « métamorphosée », selon l'expression de WORSDELL — du xylème centripète. Cette idée trouve apparemment de solides arguments dans l'étude comparée des structures : ainsi la comparaison des coupes transversales des feuilles de *Cycas circinalis* et d'*Araucaria imbricata* est très singulière.

D'une façon générale, le tissu de transfusion des Gymnospermes est composé d'éléments remarquables par leur ressemblance avec les éléments ligneux des faisceaux vasculaires. En effet, leur paroi est plus ou moins lignifiée et, chez les Conifères, présente des aréoles. Ce tissu est, dans les feuilles, constitué d'éléments qui, par leur structure, présentent plus d'affinités avec le bois qu'avec le tissu chlorophyllien. Son rôle physiologique est délicat à définir. Toutefois, vouloir considérer dans ce tissu un remplaçant des nervures absentes ne nous paraît pas être l'interprétation fondamentale, notamment chez *Pinus*, où l'endoderme le sépare du tissu chlorophyllien. Nous accepterions de considérer un tel rôle comme primordial si, dans tous les cas, ce tissu de transfusion, en continuité avec le ou les faisceaux vasculaires, était réparti plus ou moins dans le parenchyme chlorophyllien. Chez *Cycas revoluta*, un tel rôle pourrait se concevoir pour les éléments de l'« hydrostéréome transversal » (*).

Nous inclinons à penser que le tissu de transfusion dans les feuilles des Gymnospermes actuelles et fossiles représente une sorte de « tissu magasin » dont le rôle fondamental est de stocker l'eau apportée par les vaisseaux des faisceaux vasculaires émanant de la tige. Eau qui, pourrait-on dire, est à la disposition quasi immédiate des cellules assimilatrices. Nous estimons que le tissu de transfusion des Gymnospermes est homologue de l'aquixylème décrit chez les Lycopodiales arborescentes fossiles. Tous deux sont constitués d'éléments plus ou moins lignifiés dont la paroi présente une ornementation analogue à celle des éléments du bois qui leur correspond,

(*) Chez *Cycas revoluta*, les éléments de l'« hydrostéréome transversal » ont des parois lignifiées dont la structure est analogue à celle des parois des éléments du « tissu de transfusion » avoisinant le faisceau et ils ne se distinguent de ces derniers que par leur élongation (fig. 30 du texte). De plus, les éléments de l'hydrostéréome sont en rapport avec le tissu de transfusion dont ils semblent être une émanation latérale ; ils assurent comme le feraient des nervures une dispersion de l'eau dans le mésophylle (en ce sens, ils suppléent à l'absence de nervures). Nous pensons que, chez *Cycas*, nous sommes devant un état de fait qui illustre l'affinité du tissu de transfusion avec le bois tant par la structure que par le rôle. La distinction entre ces deux tissus n'est pas toujours nettement définie. L'« hydrostéréome transversal » n'est pas fondamentalement distinct du tissu de transfusion localisé au voisinage du faisceau ; l'un et l'autre sont de l'aquixylème.

mais se distinguent de ces derniers en ce qu'ils sont restés à l'état cellulaire (toutefois, une elongation se remarque pour les éléments de l'hydrostéréome transversal » chez les *Cycas*). Nous considérons le tissu de transfusion des Gymnospermes comme de l'aquixylème.

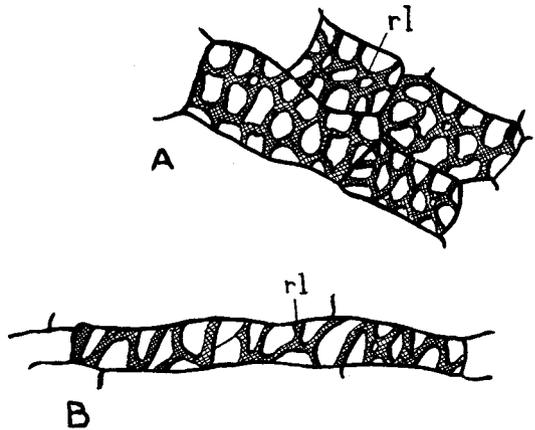
Si la spirale ligneuse caractéristique des éléments composant l'aquixylème des Lycopodiales arborescentes les fait rapprocher des trachées du protoxylème de ces mêmes plantes, les aréoles composant le même tissu chez les Conifères font rapprocher ceux-ci non pas du protoxylème, mais du métaxylème qui leur correspond. Cette remarque nous conduit à penser que l'aquixylème des Lycopodiales est plus proche du parenchyme assi-

FIG. 30. — Schéma des éléments appartenant à l'aquixylème chez *Cycas revoluta*.

A, éléments courts localisés au voisinage des faisceaux vasculaires ;

B, éléments allongés situés dans les lames foliaires et connus classiquement sous le nom d'hydrostéréome transversal ;

rl, réticulum lignifié.



milateur que du bois (nous considérons la présence de chloroplastes — autotrophie — comme un caractère primitif) tandis que l'aquixylème des Conifères est beaucoup plus proche du bois que du tissu chlorophyllien.

Bien que chaque phylum végétal soit susceptible d'une évolution propre et indépendante de celle des autres phyla, nous estimons que l'aquixylème des Lycopodiales arborescentes du Paléozoïque est analogue au tissu de transfusion (que nous considérons comme de l'aquixylème) des Gymnospermes, mais au point de vue phylogénétique plus primitif dans sa structure. Autrement dit, le tissu de transfusion n'est qu'une forme évoluée d'aquixylème et par suite plus proche du bois, mais différant de ce dernier par son rôle qui est de stocker l'eau, tandis que le tissu ligneux vasculaire assure sa circulation. Ce sont là, certes, deux rôles assez voisins. Il est d'ailleurs intéressant de rappeler que la connaissance de l'embryogénie des tubes du bois chez les plantes vasculaires révèle qu'ils résultent de files de cellules qui, tout en différenciant des ornements ligneux, ont résorbé leurs parois transversales assurant ainsi une meilleure conduction de l'eau. Le « passage » de l'aquixylème au bois correspond à une évolution structurale favorable au passage d'une eau statique à une eau circulante. L'aquixylème nous paraît devoir être considéré comme une forme de bois, mais nullement engendré par une assise cambiale, et, par conséquent, il ne peut être

homologué à un deutéroxylème tel que l'entendent actuellement les auteurs. Par son mode de différenciation, il se rapproche au contraire du protoxylème et du métaxylème, mais diffère toutefois du bois de première formation du faisceau vasculaire. Nous en faisons un tissu spécial distinct : l'aquixylème, dont le rôle est de stocker de l'eau. Le terme « aquixylème » met en valeur le double caractère : « aquifère » (caractère physiologique) et sorte de « xylème » (caractère de structure).

A cette notion d'aquixylème, nous rapportons également des ensembles de cellules observés dans diverses plantes actuelles et dont nous allons donner quelques exemples.

2° Les Hépatiques (figure 31 du texte). — L'observation des coupes réalisées perpendiculairement à la surface des thalles de *Marchantia polymorpha* permet d'y reconnaître différents tissus :

1. Une assise cellulaire externe dite épidermique, très différente à la face

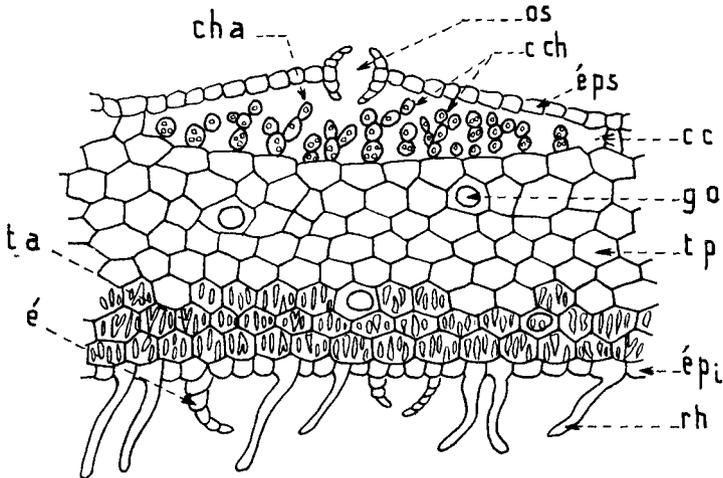


FIG. 31. — Étude de l'aquixylème chez *Marchantia polymorpha*.

é, écaille fixatrice du thalle ; ta, tissu aquifère ou aquixylème ; cha, chambre aérifère ; os, ostiole ; cch, filament de cellules chlorophylliennes ; éps, épiderme supérieur ; go, globule huileux ; cc, cloison ; tp, tissu parenchymateux ; épi, épiderme inférieur ; rh, filament rhizoïde.

supérieure (éps, fig. 31 du texte) et à la face inférieure (épi, fig. 31 du texte). Cette dernière suivant laquelle le thalle repose sur le sol plus ou moins temporairement humide, différencie des sortes d'écailles (é, fig. 31 du texte) servant à la fixation et des rhizoïdes (rh, fig. 31 du texte) faisant office d'organes puisant l'eau et les sels minéraux nécessaires à la vie de la plante.

2. Sur la face supérieure, l'assise épidermique présente, à intervalles réguliers, des orifices ou ostioles (os, fig. 31 du texte) qui mettent en relation avec le milieu extérieur des chambres aérifères (cha, fig. 31 du texte). Du plancher de ces dernières s'élèvent à partir du tissu interne (tp, fig. 31 du

texte) de nombreux filaments simples ou ramifiés, comprenant chacun une seule file de cellules chlorophylliennes (*cch*, fig. 31 du texte).

3. Le tissu qui forme la masse du thalle est constitué d'éléments de nature parenchymateuse dont certains renferment des substances oléagineuses (*go*, fig. 31 du texte). Les éléments des assises les plus inférieures présentent une paroi lignifiée à ornementation réticulée (*ta*, fig. 31 du texte). Ceux-ci correspondent à un véritable tissu aquifère dont le rôle est de stocker l'eau qui pourra diffuser dans tout le thalle et notamment jusqu'aux chambres aérifères pour y entretenir une atmosphère de degré hygrosopique élevé nécessaire au bon fonctionnement des cellules chlorophylliennes. Avec les Hépatiques, nous sommes en présence de plantes semi-aquatiques dont les cellules assimilatrices nécessitent une humidité forte et entretenue. Cette humidité est assurée corrélativement par :

— la localisation des cellules chlorophylliennes dans des chambres aérifères ;

— la présence d'un tissu aquifère sous-jacent à ces chambres aérifères et susceptible d'emmagasiner de l'eau, dont les éléments ont une paroi lignifiée et proviennent de la différenciation d'éléments parenchymateux. Ce tissu aquifère doit être considéré comme une forme d'aquixylème.

3^o Les Sphaignes (figure 32 du texte). — Les Sphaignes croissent en abondance dans certains lieux marécageux et notamment dans les tourbières où, serrées les unes contre les autres, elles forment une sorte de gazon imprégné d'eau à la manière d'une éponge très humide. Les parties supérieures de ces plantes s'élèvent de quelques centimètres au-dessus du niveau de l'eau stagnante tandis que la partie inférieure immergée demeure verte (chlorophyllienne) et vivante jusqu'à environ 5 cm au-dessous de celui-ci, puis, plus bas, meurt et participe à la formation de la tourbe. Ces plantes sont typiquement aquatiques et présentent au point de vue anatomique une structure relativement simple, mais caractéristique :

a. *La tige* (fig. 32 A du texte), elle est constituée :

— d'une zone externe (*ze*), formée de grandes cellules sans protoplasme, à paroi ornée d'épaississements fibreux lignifiés, annulaires spiralés ou grillagés suivant les espèces, et percée de pores par lesquels l'eau peut pénétrer et « monter » dans la tige où la capillarité l'y retient ;

— d'une zone axiale (*za*), ou médullaire constituée de cellules parenchymateuses. Les rameaux portés par les tiges présentent une structure analogue (au lieu de tiges et rameaux, il est préférable de parler d'axes de divers ordres).

b. *Les écailles foliaires* (*éf*, fig. 32 B et 32 C du texte) portées par les axes présentent de petites cellules chlorophylliennes (*cch*) oblongues, cylindriques, disposées suivant un « réseau vivant » dont les mailles sont occupées par de grandes cellules mortes qui se remplissent d'eau et sont tout à fait semblables à celles de la zone externe des axes principaux (tiges). L'ensemble de ces éléments lignifiés (*ca*) et gorgés d'eau représente un tissu

aquifère qui se comporte à la manière d'une éponge humide dans laquelle se trouvent incluses les cellules chlorophylliennes. En l'absence d'un système vasculaire différencié, les éléments du tissu aquifère assurent une circulation de l'eau notamment dans les parties émergées de la plante. Mais

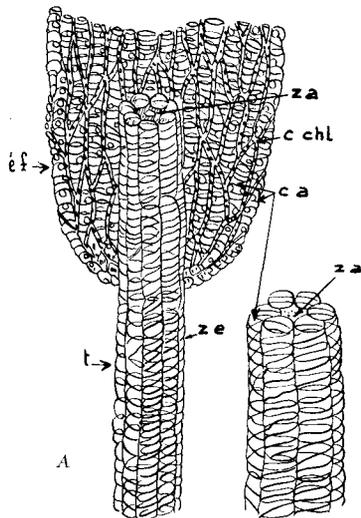
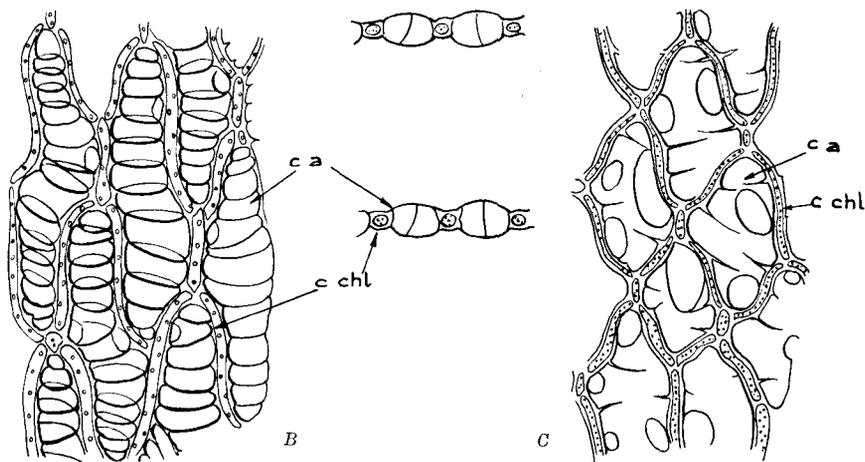


FIG. 32. — Étude de l'aquixylème chez les Sphaignes.

A, axe aérien (pseudo-tige) et base d'écaïlle foliaire (pseudo-feuille); *t*, axe principal porteur d'écaïlles foliaires et d'axe de second ordre; *ef*, écaïlle foliaire; *za*, zone axiale essentiellement parenchymateuse; *ze*, zone corticale constituée d'éléments dont la paroi est ornée d'une spirale ligneuse; *ca*, cellules dont la paroi présente une spirale ligneuse; l'ensemble de ces cellules correspond à l'aquixylème;

B, tissu constituant une écaïlle foliaire: *ca*, cellule dont la paroi est ornée d'une spirale ligneuse et perforée; *chl*, cellules chlorophylliennes;

C, tissu d'une écaïlle foliaire: *ca*, cellule dont la paroi présente un épaississement ligneux (la forme de celui-ci varie avec les espèces) et des pores; elle est généralement gorgée d'eau; *chl*, cellule chlorophyllienne.



le rôle essentiel de ce tissu que nous considérons comme de l'aquixylème est d'assurer aux cellules chlorophylliennes un degré hygroscopique élevé par une présence constante d'eau qui est nécessaire pour l'accomplissement harmonieux de leur fonction assimilatrice. Chez les Sphaignes, l'aquixylème correspond à des éléments cellulaires parenchymateux secondairement modifiés et qui cumulent les deux fonctions stockage et circulation de l'eau. Cette dernière fonction est, chez les plantes supérieures, dévolue à un système vasculaire spécialisé.

4° Les « *Drosera* » (fig. 33 du texte). — Relativement communes en France, les *Drosera* poussent généralement en des endroits humides comme les marais tourbeux où on les trouve enracinées dans les Sphaignes, voisinant parfois avec les Hépatiques.

Vertes, étalées en rosette, les feuilles de *Drosera* sont, du moins chez *Drosera rotundifolia*, en forme de raquette. Elles présentent un long pétiole dont l'extrémité élargie en un limbe concave vers le haut est hérissée de nombreux et minuscules tentacules filiformes. Ces derniers se terminent par un renflement surmonté, la plupart du temps, d'une gouttelette liquide transparente. Une coupe longitudinale dans ces tentacules permet d'observer que :

— le pédicelle (*p*) est constitué par un ou deux vaisseaux à spirale ligneuse qui viennent de la feuille et sont entourés d'une gaine de plusieurs assises de cellules parenchymateuses ;

— dans l'extrémité renflée, les vaisseaux aboutissent à un massif d'éléments très courts, dont la paroi est ornée d'une spirale ligneuse (*ca*), massif que recouvre une double couche de cellules sécrétrices. Ces éléments courts, à spirale ligneuse, de par leur forme cellulaire, se différencient très nettement des vaisseaux également à spirale ligneuse, mais ressemblent par contre aux cellules parenchymateuses du pédicelle dont ils paraissent être une forme modifiée. Nous les considérons comme représentant l'aquixylème ayant pour rôle d'emmagasiner l'eau apportée par le ou les vaisseaux du pédicelle ; eau qui peut être immédiatement utilisée par les cellules du tissu sécréteur avec lesquelles il est en contact. Ce tissu sécréteur élabore des matières organiques, en particulier des mucilages et des diastases qui sont transformées en solution aqueuse qui entretient la gouttelette portée par chacun des tentacules. L'excitation des tentacules, due à un moucheron par exemple, provoque instantanément à la fois un mouvement de ceux-ci et une abondante sécrétion dont les modalités sont telles qu'elles impliquent une « mise à la disposition immédiate » des cellules sécrétrices d'une assez grande quantité d'eau que peut justement leur fournir l'aquixylème sous-jacent, mais que ne pourrait leur donner le système vasculaire seul, surtout avec le mouvement du pédicelle qui se rabat vers le limbe.

Dans les tentacules de *Drosera*, nous sommes donc en présence d'un aquixylème associé à un tissu sécréteur temporairement grand utilisateur d'eau.

5° *Racines aériennes d'Orchidées épiphytes* (fig. 34 du texte). — Chez certaines plantes, les racines peuvent s'adapter à des fonctions spéciales,

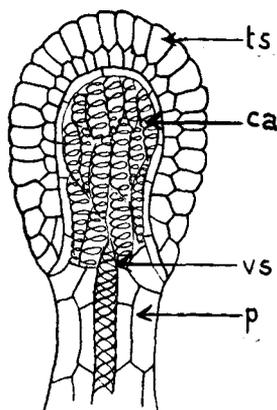


FIG. 33. — Étude de l'aquixylème dans les tentacules de *Drosera rotundifolia*.

p, médicelle ; *vs*, vaisseau à spirales ligneuses ; *ca*, cellule aquifère dont la paroi présente une spirale ligneuse et qui a pour rôle d'emmagasiner l'eau : l'ensemble de ces éléments correspond à l'aquixylème ; *ts*, tissu sécréteur.

et l'on assiste alors à l'apparition de modifications dans leur structure. Tel est le cas, qui nous intéresse particulièrement, des racines aériennes que l'on observe chez certaines Orchidées, Broméliacées et Aroïdées rencontrées dans les pays chauds où elles vivent fixées aux arbres.

Leurs racines servent à les fixer aux branches ou pendent dans l'air à la manière de longs cordages, elles absorbent l'eau en suspension dans l'air sous forme de vapeur ou tombant en pluie. A cet effet, dans les racines d'Orchidées épiphytes comme *Vanda tricolor*, *Vanda epiphylla*, l'assise pilifère se dédouble plusieurs fois et forme une sorte de manchon périphérique ou voile (*v*, fig. 34 du texte) dont les cellules présentent une paroi à ornementation ligneuse en forme de spirale lâche. Près de l'extrémité de la

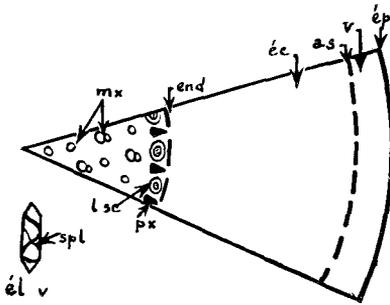


FIG. 34. — Schéma d'un secteur de coupe transversale d'une racine aérienne de *Vanda tricolor*.

mx, métaxylème: les éléments vasculaires ligneux, dont l'ensemble correspond au métaxylème, sont dispersés dans un parenchyme; *end*, endoderme; *éc*, écorce; *as*, assise subéreuse; *v*, velum constitué par de l'aquixylème; *ép*, épiderme; *lsc*, liber entouré par une gaine d'éléments sclérenchymateux; *px*, protoxylème formé de trachées; *élv*, élément du velum montrant dans sa paroi une spirale lignieuse (*sp*l).

racine, c'est-à-dire au voisinage du méristème, ces cellules sont vivantes et laissent voir par transparence les tissus chlorophylliens corticaux sous-jacents. A une certaine distance de l'extrémité, ces cellules différencient dans leur paroi une spirale lignieuse, puis perdent leur protoplasme (*él. v*, fig. 34 du texte). Elles sont alors remplies d'eau ou de vapeur d'eau.

L'analogie de structure des éléments composant ce voile avec ceux de l'aquixylème déjà décrit précédemment chez d'autres plantes est frappante. Si nous envisageons par ailleurs la différence de degré hygroscopique auquel se trouve soumise la racine aérienne, on comprendra que le développement du voile pourrait être considéré comme une réaction de la plante contre l'effet desséchant du milieu aérien dont le degré hygroscopique est, pour ses tissus, physiologiquement bas. Le voile se comporterait comme un véritable « manchon aquifère » qui protège et même fournit l'eau aux tissus vivants sous-jacents, ce serait un tissu réservoir d'eau. Nous considérons l'ensemble des éléments lignifiés du voile comme de l'aquixylème.

6° Tissus néoformés et tissus traumatisés. — Des cellules lignifiées ont été souvent signalées dans les tissus néoformés ou ceux qui ont été l'objet de traumatismes. Ed. BOUREAU signale que les callus de cicatrisation, les galles, les crown-galls en renferment. Ces cellules qui interviennent dans la rétention de l'eau et caractérisées par la lignification de leur paroi doivent être, elles aussi, considérées comme de l'aquixylème.

**Généralisation de la notion d'Aquixylème
dans la série des végétaux fossiles et actuels.**

D'une façon générale, sous l'appellation d'Aquixylème, nous entendons désigner un tissu distinct du tissu ligneux vasculaire que l'on observe chez diverses plantes fossiles et actuelles.

L'aquixylème apparaît comme un bois de structure primitive, mais celle-ci correspond (fig. 35) :

1° Soit à un état primitif premier et, dans ce cas, il dérive de cellules

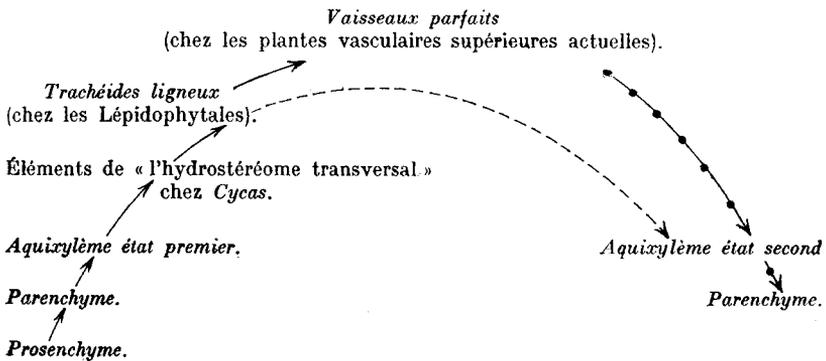


FIG. 35.

Schéma indiquant les positions relatives de divers tissus parenchymateux ou ligneux dans le cadre d'une évolution phylogénétique.

parenchymateuses secondairement différenciées et avec lesquelles il conserve de plus ou moins grandes affinités suivant le degré d'évolution (de différenciation). Tel est l'aquixylème :

- dans les feuilles et formations foliaires des Lycopodiales arborescentes du Paléozoïque ;
- dans les tiges de plantes primitives comme *Megaloxyton* ;
- chez les Hépatiques et les Sphaignes ;
- dans les tentacules de *Drosera* ;
- dans le vélum des racines aériennes d'Orchidées épiphytes ;
- dans les feuilles de la plupart des Conifères (où il a été décrit sous le nom de tissu de transfusion) ;
- dans les tissu néoformés ou résultant de traumatismes.

2° Soit à un état primitif second et, dans ce cas, il résulte de la modification d'éléments vasculaires ligneux (modification que l'on peut considérer comme étant d'ordre phylogénétique). Les éléments d'aquixylème sont alors l'indication d'une sorte de « dégénérescence » ou modification phylo-

génétique du tissu vasculaire ligneux qui « fait retour » à l'état parenchymateux. Notons que, chez diverses plantes actuelles, la modification du tissu vasculaire ligneux se traduit par un phénomène de résorption (notamment des éléments du protoxylème). Ce type d'aquixylème est représenté :

— dans les stèles vasculaires de certaines tiges de *Lépidodendrons* en voie de médullation (stèle protostélisque avec indices de médullation et stèle à moelle mixte) ;

— dans certaines tiges de *Ptéridospermes* ;

— dans, semble-t-il, quelques feuilles de *Gymnospermes* (chez *Araucaria imbricata*), mais ici l'interprétation, à vrai dire, basée seulement sur une étude anatomique comparée demeure quelque peu discutable.

Nous considérons l'aquixylème comme un bois intermédiaire entre le tissu parenchymateux et le tissu vasculaire ligneux, mais avec dualité d'origine. Il est caractérisé par des éléments dont la paroi est plus ou moins lignifiée. Chez les plantes vasculaires où ils existent, ces éléments ont une ornementation ligneuse analogue à celle des éléments vasculaires ligneux du protoxylème ou du métaxylème suivant le degré de différenciation de l'aquixylème ; ne dérivant pas d'une assise cambiale, ils doivent être considérés comme étant de première formation.

Au point de vue rôle physiologique, l'aquixylème est un « tissu magasin » stockant l'eau. Dans quelques cas particuliers, il pourrait aussi assurer, mais de façon locale, une circulation ou plutôt une répartition de l'eau et se rapprocherait alors beaucoup du tissu vasculaire. Tel serait le cas :

— dans les feuilles de *Cycas* avec l'« hydrostéréome transversal » ;

— dans les feuilles de *Lépidophytes* arborescentes du Paléozoïque. L'aquixylème représente un tissu intervenant dans le bilan hydrique de la plante.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ABBEEMA (Van). — 1934. Das Transfusionsgewebe in den Blättern der *Cycadinæ*, *Ginkgoïnæ* und *Coniferæ* (*Rec. Trav. Bot. neerl.*, XXXI, p. 309-390).
2. BERNARD (Ch.). — 1904. Le bois centripète dans les feuilles des Conifères (*Beihefte zum Botanischen Centralblatt*, Bd. XVII, Heft 2, 1904). — 1907. Le bois centripète dans les bractées et dans les écailles des Conifères (*Beihefte zum Botanischen*, Bd. XXII, 1907, Abt. I).
3. BERTHOLD. — 1875. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Coniferenblätter, Dissertation, Breslau.
4. BERTRAND (Ch. Eg.). — 1874. Anatomie des Gnétacées et des Conifères (*An. Sc. nat Bot.*, V^e série, vol. 20, p. 5, Paris, 1874).
5. BOUREAU (Ed.). — 1943. Sur la formation, le rôle et la signification du tissu de transfusion dans la plantule de l'*Araucaria imbricata* (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, t. CCXVI, p. 217, 1943). — 1954. *Anatomie végétale*, t. I, p. 131-135, 185, 235, 266, 269 et 298).
6. CHAUVEAUD (G.). — 1895. Sur le développement des tubes criblés chez les Angiospermes (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXX, 1895). — 1896. Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Monocotylédones (*Ann. Sc. nat. Bot.*, t. IV, 1896). — 1897. Sur l'évolution des tubes criblés primaires (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXXV, p. 545, 1897). — 1900. Recherches sur le mode de formation des premiers tubes criblés dans la racine des Dicotylédones (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 12, p. 333-394, 1900).
7. CHODAT. — 1893. Contribution à l'étude des anomalies du bois (*Atti. d. Congresso bot. intern. di Genova*, p. 144, Gênes, 1893).
8. DAGUILLON. — 1889. Sur le polymorphisme foliaire des Abiétinées (*C. R.*, vol. 108, Paris, 1889). — 1890. Recherches morphologiques sur les feuilles de Conifères (*Revue scientifique*, vol. 46, p. 277, Paris, 1890). — 1890. Recherches sur les feuilles de Conifères (*Rev. Gén. de Bot.*, vol. II, p. 154, Paris, 1890).
9. ENGLER und PRANTL. — 1889 (PRANTL.) *Cycadææ*. Anatomische Verhältnisse (*Die natürl. Pflanzenfam.*, Teil. II, Abt. 1, p. 10, Leipzig). — 1889. (PRANTL.) *Coniferæ*. Anatomische Verhältnisse (*Die natürliche Pflanzenfam.*, Teil. II, Abt. 1, p. 37, Leipzig). — 1901. (POTONIE) Paleobotanik : *Cycadoflicées*, *Medullosæ*, *Cycadorylexæ* (*Die natürliche Pflanzenfam.*, Teil. I, Abt. 4, p. 780, 791 et 793, Leipzig).
10. ESAU (K.). — 1936. Antogeny and structure of collenchyma and of vascular tissues in celery petioles (*Hilgardia*, 10, p. 431-476). — 1943. Origin and development of primary vascular tissues in seed plants (*Bot. Rev.*, 9, p. 125-206, 1943). — 1944. Structure and development of sclereids in the petiole of *Camelia Japonica* L. (*Bull. Torrey Bot. club*, 71, p. 302-326). — 1945. Origin and development of sclereids in the foliage of *Trochodendron aralioides* (*Sieb. et Zucc. Am. J. Bot.*, 32, p. 456-468).
11. FRANK. — 1864. Beitr. zur Kenntn. d. Gefäßbündel. (*Bot. Zeit. Jahrg.*, XXII, p. 149, Leipzig).
12. FRITSCHÉ (E.). — 1914. Recherches anatomiques sur le *Taraxacum vulgare* Schrk (*Arch. Inst. Bot.*, Liège, 5, p. 1 à 24, 1914).
13. HABERLAND. — 1874. Vergl. Anat. des assim. Gewebessystem d. Pflzen (*Pringsheim's Jahrb.*, vol. XIII, cahier 1, Leipzig). — 1884. *Physiologische Pflanzenanatomie*, 1^{re} éd., p. 242, Leipzig).
14. HARTIG. — 1851. Lehrbuch d. Pflanzenkunde. Vollständige Naturgeschichte der forstl. Kulturpfl. Deutschlands (Voir *Bot. Zeit.*, IX, p. 11, Berlin).

15. HILL (A. W.). — 1908. The histology of the sieve tubes of Angiosperms (*Ann. Bot.*, **22**, p. 245-290).
16. KARSTEN. — 1847. Die Vegetationsorgane d. Palmen. (*Abh. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin*, Séances de 1847, Berlin, 1849).
17. KRAUS. — 1865. Ueber den Bau d. Cycadeenfiedern (*Pringsheim's Jahrb.*, vol. IV, Heft 3, p. 305, Leipzig).
18. LAZAARSKI. — 1880. Beitr. zur vergl. Anat. d. Blätter einiger Cupressineen (*Zeitsch. des allg. österr. Apoth., Vereins. Jahrg.*, XVIII, Wien).
19. LECOMTE. — 1886. Sur quelques points de l'Anatomie de la tige et de la feuille des Casuarinées (*Bull. Soc. Bot. de France*, vol. XXIII, 2^e série, vol. VIII, p. 311, Paris).
20. LIGNIER. — 1892. La nervation tæniopteridée des folioles de *Cycas* et le tissu de transfusion (*Bull. Soc. Linnéenne de Normandie*, 4^e série, vol. 6, p. 65). — 1894. La nervation des Cycadées est dichotomique (*Ass. fr. pour l'avancement des Sciences*, Congrès de Caen, 1894).
21. LOEW. — 1865. *De Casuar. caul. fol. evol. et structura*, Berlin.
22. LOUIS (J.). — 1935. L'ontogenèse du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotylées et des Gymnospermes (*La Cellule*, **44**, p. 87-172).
23. MAHLERT. — 1885. Beitr. z. Kenntniss d. Anat. d. Laubblätter d. Coniferen (*Bot. Centrbl.*, XXIV, p. 54, Cassel.).
24. METTENIUS. — 1860. Beitr. Z. Anat. d. Cycadeen (*Abh. d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wiss.*, VII, p. 567).
25. MOHL (von). — 1832. Ueber den Bau des Cycadeenstammes und sein Verhältniss zu dem Stamme d. Coniferen und Baumfarne (*Denkschr. d. R. bayer. Akad. d. Wiss.*, vol. X, p. 400, München). — 1871. Morphol. Betrachtung d. Blätter in *Sciadopitys* (*Bot. Zeit.*, XXIX, p. 1, Leipzig).
26. NOBRE. — 1889. Recherches histologiques sur *Podocarpus* (*Bull. Soc. Bot.*, VII, p. 115).
27. POTONIE. — 1883. Ueber die Zusammensetzung d. Leitbündel bei den Gefäß-cryptogamen (*Jahrbuch d. kgl. bot. Gartens und bot. Museums zu Berlin*, II, p. 233, Berlin). — 1887. *Aus der Anat. lebender Pteridophyten und von Cycas revoluta*, Berlin). — 1903. Ein Blick in die Geschichte d. botan. Morphologie, und die Pericaulom-Theorie (*Erweiterter Abdruck aus d. naturw. Wochenschr.*, XVIII, Jena, 1903).
28. ROTHERT. — 1899. Ueber parenchymatische Tracheiden (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, XVI, p. 275, Berlin).
29. SACSIS. — 1870. *Lehrbuch d. Botanik*, II^e, III^e, IV^e éd., Leipzig, 1870, 1873 et 1874. — 1874. *Traité de Botanique* (traduit et annoté d'après la 3^e éd. allemande, par V. TEIGHEM, Paris).
30. SCHEIT. — 1883. Die Tracheidensäume d. Blattbündel d. Coniferen (*Jenaische Zeitschr. für med. Naturwiss. Ges.*, XVI, p. 615, Jend.).
31. SCOTT. — 1900. *Studies in fossil Botany*, London. — 1902. The old wood and the new, *New Phyt.*, I, p. 25).
32. SEWARD et GOWAN. — 1900. The Maidenhair-Tree (*Ginkgo biloba*, L.) (*Ann. of Bot.*, vol. XIV, p. 109, London).
33. SIFTON (H. B.). — 1944. Developmental morphology of vascular plants (*New. Phyt.*, **43**, p. 87-129).
34. SOLMS-LAUBACH. — 1887. *Einleitung in die Paleophytologie*, Leipzig.
35. STRASBURGER. — 1887. *Das botanische Practicum*, Jena. — 1891. *Leitungsbahnen*, Jena.
36. TAKEDA (H.). — 1913. A theory of transfusion tissue (*Ann. Bot.*, **27**, p. 359). — 1913. Some Points on the Anatomy of the Leaf of *Welwitschia mirabilis* (*Ann. Bot.*, **27**, p. 347).
37. THOMAS. — 1864. Zur vergl. Anat. d. Coniferen, Laubblätter (*Pringsheim's Jahrb.* IV, Heft 4, Leipzig).
38. TIEGHEM (Van). — 1887. Sur le second bois primaire de la racine (*Bull. Soc. Bot. de France*, vol. 34, série 2, vol. 9, Paris). — 1891. Structure et affinités des *Abies* et des

- genres les plus voisins (*Bull. Soc. Bot. de France*, vol. 38, p. 406, Paris). — 1891. Structure et affinités du *Stachycarpus*, genre nouveau de la famille des Conifères (*Bull. Soc. Bot. de France*, vol. 38, série 2, vol. 13, p. 162, Paris). — 1891. Structure et affinités du *Cephalotaxus* (*Bull. Soc. Bot. de France*, vol. 38, p. 185, Paris). — 1891. *Traité de Botanique*, 2^e édition, Paris. — 1891. Sur les tubes criblés extralibériens et les faisceaux extraligneux (*Journal de Bot.*, vol. V, p. 117, Paris). — 1891. A propos des vaisseaux criblés médullaires de la tige des Composés liguliflores (*Journal de Bot.*, t. V).
39. VETTERS. — 1884. Die Blattstiele d. Cycadeen (*Dissertation*, Leipzig).
40. WETTSTEIN. — 1887. Verwertung des anat. Blattbaues für die systemat. Unterscheidung d. einheim. Coniferen (*Sitzungsber. d. k. k. Acad. d. Wiss.*, 13 oct., Wien).
41. WORSDELL. — 1897. On transfusion-tissue, its origin and function in the leaves of Gymnospermous Plants (*Trans. Linn. Soc.*, V, p. 301, Read. 4 nov., London). — 1897. On the origin of Transfusion-Tissue in the Leaves of Gymnospermous Plants (*Journ. of the Linnean Society. Bot.*, vol. XXXIII, p. 118, London).
42. ZIMMERMANN. — 1880. Ueber das Transfusionsgewebe (*Flora*, Nr. 1, Marburg).
-

PLANCHE I.

SIGILLARIA BRETONI (P. BERTRAND) P. CORSIN.

ÉTUDE DE LA STÈLE VASCULAIRE DE LA TIGE.

FIG. 1. — *Portion d'une coupe transversale de la stèle centrale de la tige.* Gr. = 15. (Lame n° 1289-49. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

rm, région médullaire détruite et comblée par de la sidérose cristallisée en sphérules ; b_1 , bois de première formation ; *px*, protoxylème formé de trachées localisées en des pointements au niveau des sinus ; *mx*, métaxylème constitué de trachéides étroitement contigus, paraissant disposés sans régularité ; $dx = b_2$, deutéroxylème ou bois d'origine cambiale dont les trachéides sont régulièrement ordonnés en files radiales d'une vingtaine d'éléments chacune ; *folf*, faisceau vasculaire ligneux foliaire traversant horizontalement le deutéroxylème entre deux files de trachéides ; *tf*, trace foliaire ou section transversale d'un faisceau vasculaire ligneux foliaire qui chemine verticalement le long de la surface externe du cylindre de deutéroxylème ; *si*, sinus ; *d*, dent.

FIG. 2. — *Section transversale d'une portion de deutéroxylème.* Gr. = 150. (Lame n° 1289-27. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

ep, files d'éléments parenchymateux s'intercalant entre deux files de trachéides ; $dx = b_2$, trachéides de deutéroxylème sectionnés transversalement : leur contour est sub-hexagonal et ils sont régulièrement ordonnés en files radiales.

FIG. 3. — *Coupe radiale dans le cylindre vasculaire ligneux.* Gr. = 65. (Lame n° 1289-2. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

mx, trachéides rayés constituant le métaxylème ; *px*, trachées constituant le protoxylème ; b_1 , bois de première formation ; $dx = b_2$, trachéides rayés appartenant au deutéroxylème ; *a*, *b*, *c*, régions représentées à un plus fort grossissement respectivement dans les figures : 3 *a*, 3 *b*, 3 *c*.

FIG. 3 *a*. — *Région (a) de la figure 3 représentée au grossissement.* (Gr. = 150.)

b_1 , bois de première formation ; *mx*, trachéides rayés appartenant au métaxylème ; *px*, trachées appartenant au protoxylème ; 4, trachéide dont la paroi présente une structure « grillagée à maille hexagonale » ; 3, trachéide dont la paroi présente une structure « grillagée à maille losangique » ; 2, trachée dont la paroi présente une ornementation sous la forme de deux spirales ligneuses ; $dx = b_2$, deutéroxylème ou bois d'origine cambiale constitué de trachéides rayés.

FIG. 3 *b*. — *Région (b) de la figure 3 observée à un plus fort grossissement.* Gr. = 150.

$dx = b_2$, trachéides rayés constituant le deutéroxylème ou bois d'origine cambiale ; 2, trachée dont la paroi est ornée de deux spirales ligneuses ; 4, trachéide dont la paroi présente une structure « grillagée à maille hexagonale » ; 6, trachéide dont la paroi présente une structure « grillagée à grande maille subhexagonale » ; *mx*, trachéides rayés appartenant au métaxylème.

FIG. 3 *c*. — *Région (c) de la figure 3 observée à un plus fort grossissement.* Gr. = 150.

$dx = b_2$, trachéides rayés appartenant au deutéroxylème ou bois d'origine cambiale ; 3, trachéide dont la paroi a une structure « grillagée à maille losangique » ; 4, trachéide dont la paroi a une structure « grillagée à maille hexagonale » ; *mx*, trachéides rayés appartenant au métaxylème.

FIG. 4. — *Coupe radiale dans le métaxylème montrant les extrémités de trois trachéides.*

Gr. = 120. (Lame n° 1289-1. Collection du Laboratoire Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

éu, extrémités arrondies ou en ogive de trachéides appartenant au métaxylème.

FIG. 5. — *Détails de la paroi d'un trachéide rayé appartenant au métaxylème.* Gr. = 400.

fl, filaments verticaux reliant deux raies transversales consécutives ; *rt*, raie transversale ligneuse.

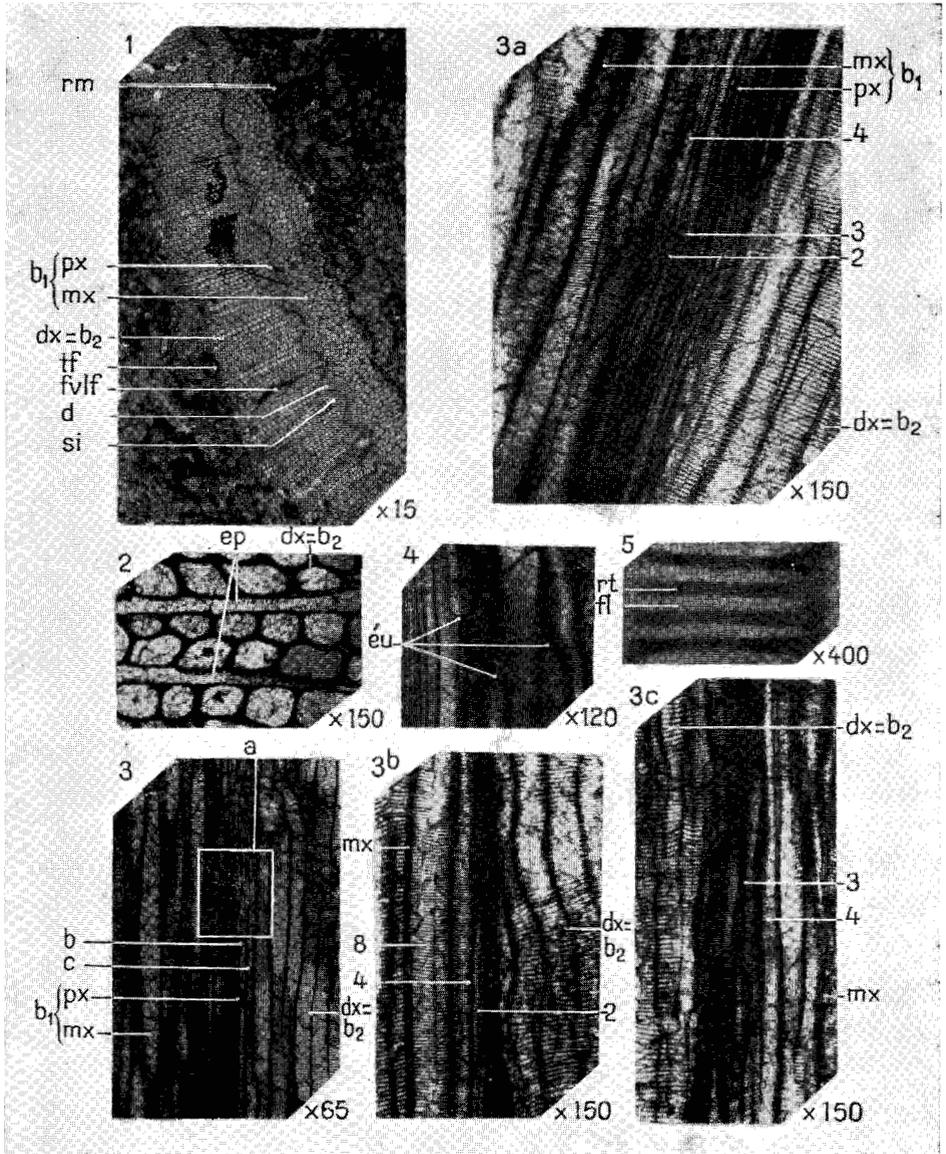


PLANCHE II.

SIGILLARIA BRETONI (P. BERTRAND) P. CORSIN.

ÉTUDE DES DIFFÉRENTS TISSUS DE L'ÉCORCE.

FIG. 1. — *Étude de la région interne de l'écorce.* Gr. = 40. (Lame n° 1289-8. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

dx = *b*₂, deutéroxyllème ou bois d'origine cambiale ; *tf*, trace foliaire ou section transversale du faisceau vasculaire ligneux foliaire qui chemine verticalement le long de la surface externe de la stèle centrale ; *i*, îlot ou section transversale de la partie ligneuse, seule conservée, du cordon vasculaire destiné à un cône sporifère ; *éi*₂, écorce interne en partie détruite, seules subsistent les formations qui la traversent, notamment les cordons vasculaires ligneux destinés aux cônes sporifères.

FIG. 2. — *Étude détaillée de quelques « îlots ».* Gr. = 75. (Lame n° 1289-48. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

ul, trachéides ligneux ; *pm*, éléments parenchymateux occupant la région médullaire de l'îlot ; *i*, îlot ; *uls*, trachéides ligneux paraissant sériés en files radiales par rapport au centre de l'îlot.

FIG. 3. — *Étude de quelques « îlots ».* Gr. = 40. (Lame n° 1289-43. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

uls, trachéides ligneux sériés en files radiales par rapport au centre de l'îlot ; *ul*, trachéides non sériés.

FIG. 4. — *Coupe transversale dans l'écorce moyenne d'origine cambiale.* Gr. = 20. (Lame n° 1289-19. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

émc, plage de l'écorce moyenne d'origine cambiale carbonisée, montrant des éléments ordonnés en files radiales parfaitement contiguës, disposition caractéristique d'un tissu d'origine cambiale.

FIG. 5. — *Groupe transversal dans l'écorce moyenne d'origine cambiale.* Gr. = 40. (Lame n° 1289-19. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

ém, plage de l'écorce moyenne d'origine cambiale non carbonisée, montrant des éléments à allongement tangentiel, à paroi assez mince, ordonnés en files radiales contiguës ; *émc*, plage de tissu carbonisé appartenant à l'écorce moyenne d'origine cambiale, ce tissu est analogue à celui qui est représenté à la figure 4.

FIG. 6. — *Coupe transversale dans les formations brunes situées dans la partie périphérique de l'échantillon de tige.* Gr. = 50. (Microphotographie obtenue en lumière rouge.) (Lame n° 1289-7. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

Cette microphotographie révèle que les formations brunes situées à la périphérie de l'échantillon de tige et d'aspect résineux ont une structure cellulaire ; les éléments qui les constituent rappellent par leur forme et leur disposition régulière la plage de tissu non carbonisé (*ém*) représenté figure 5.

FIG. 7. — *Coupe transversale dans une plage de tissu appartenant à l'écorce externe et à la partie périphérique de l'écorce moyenne.* Gr. = 20. (Lame n° 1289-33. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

éex, éléments de contour polygonal irrégulier dont certains paraissent recloisonnés tangentiellement ; ils appartiennent à l'écorce externe de première formation ; *émc*, éléments carbonisés de l'écorce moyenne auxquels font suite les éléments de l'écorce externe.

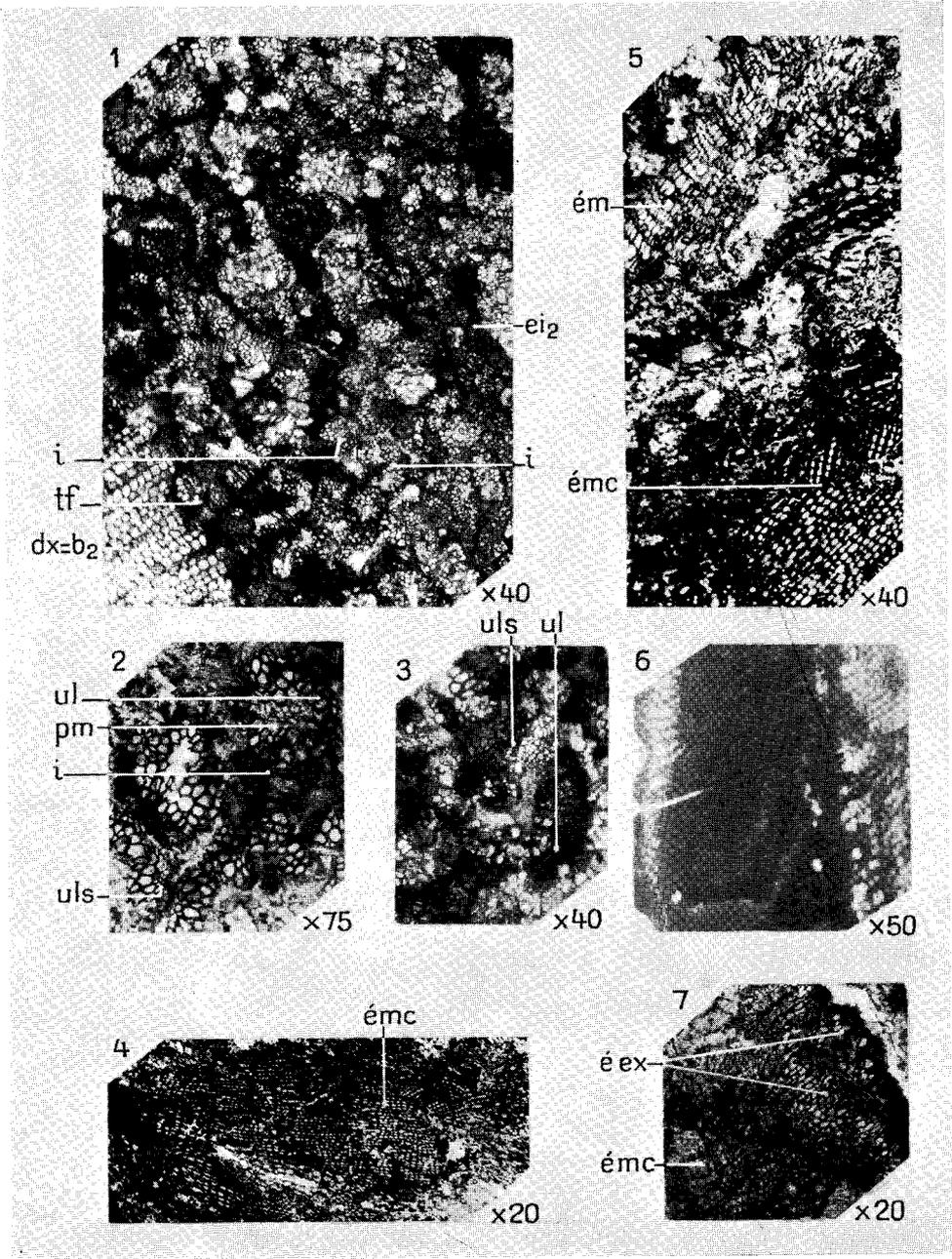


PLANCHE III.

SIGILLARIA RUGOSA (A. BRONGNIART) ZEILLER.

VUE D'ENSEMBLE ET ÉTUDE DE DÉTAILS DES TISSUS DE LA TIGE.

FIG. 1. — *Vue d'ensemble d'une section transversale de tige.* Gr. = 4. (Lame n° 2453-2. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

rm, région médullaire occupée par de la matière minérale renfermant de nombreuses radicelles coupées transversalement ; *b₁*, bois de première formation ; *mx*, métaxylème constitué de trachéides ligneux à contour polygonal variable et paraissant disposés sans régularité ; *px*, protoxylème formé de fines trachées localisées en deux « pointements » sur les flancs de chaque sinus ; *dx = b₂*, bois de seconde formation, ou deutéroxylème, constitué de trachéides ligneux régulièrement ordonnés en files radiales ; *A*, zone la plus puissante du deutéroxylème ; *B*, zone la moins développée du deutéroxylème ; *éi*, écorce interne ; *ém*, zone périphérique de l'écorce moyenne de seconde formation caractérisée par la disposition très régulière de ses éléments en files radiales contiguës ; *éex₁*, zone interne de l'écorce externe ; *éex₂*, zone externe de l'écorce externe qui paraît très brune.

FIG. 2. — *Étude de détails d'une coupe transversale dans les tissus conservés de l'écorce.* Gr. = 15. (Lame n° 2453-2. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

ém, zone périphérique de l'écorce moyenne de seconde formation caractérisée par la disposition très régulière de ses éléments en files radiales contiguës ; *ér*, éléments recloisonnés ; *éex₁*, zone interne de l'écorce externe dont les cellules au contour polygonal variable paraissent disposés sans ordre et sont étroitement agencées les unes contre les autres sans laisser subsister le moindre espace entre elles ; *éex₂*, zone externe de l'écorce externe paraissant imprégnée d'une substance brune ; ses éléments semblent être, en cet endroit, disposés en files radiales, mais il n'en est pas toujours ainsi.

FIG. 3. — *Coupe tangentielle de l'écorce au niveau d'une cicatrice foliaire.* Gr. = 4. (Lame n° 2453-5. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

éex₂, zone externe de l'écorce externe constituée d'éléments cellulaires à paroi épaisse et brune ; *éex₁*, zone interne de l'écorce externe constituée d'éléments cellulaires à paroi assez mince ; *tsec*, trace du cordon de tissu sécréteur allant de la tige vers la feuille ; au niveau de cette coupe, son trajet devient pratiquement vertical ; *fvas*, trace du faisceau vasculaire foliaire ; *A*, partie de la figure observée à un plus fort grossissement à la figure 3 a ; *par*, parenthèse occupée par un aérénchyme.

FIG. 3 a. — *Partie (A) de la figure 3 observée à un plus fort grossissement.* Gr. = 25.

par, parenthèse occupée par un aérénchyme homogène ; *fvas*, faisceau vasculaire ligneux sectionné transversalement (ce faisceau devait être double).

FIG. 4. — *Coupe tangentielle dans l'écorce moyenne.* Gr. = 12. (Lame n° 2453-6. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

éli, élément initial à paroi épaisse provenant de l'assise cambiale corticale ; *ct*, cloison transversale mince secondairement formée.

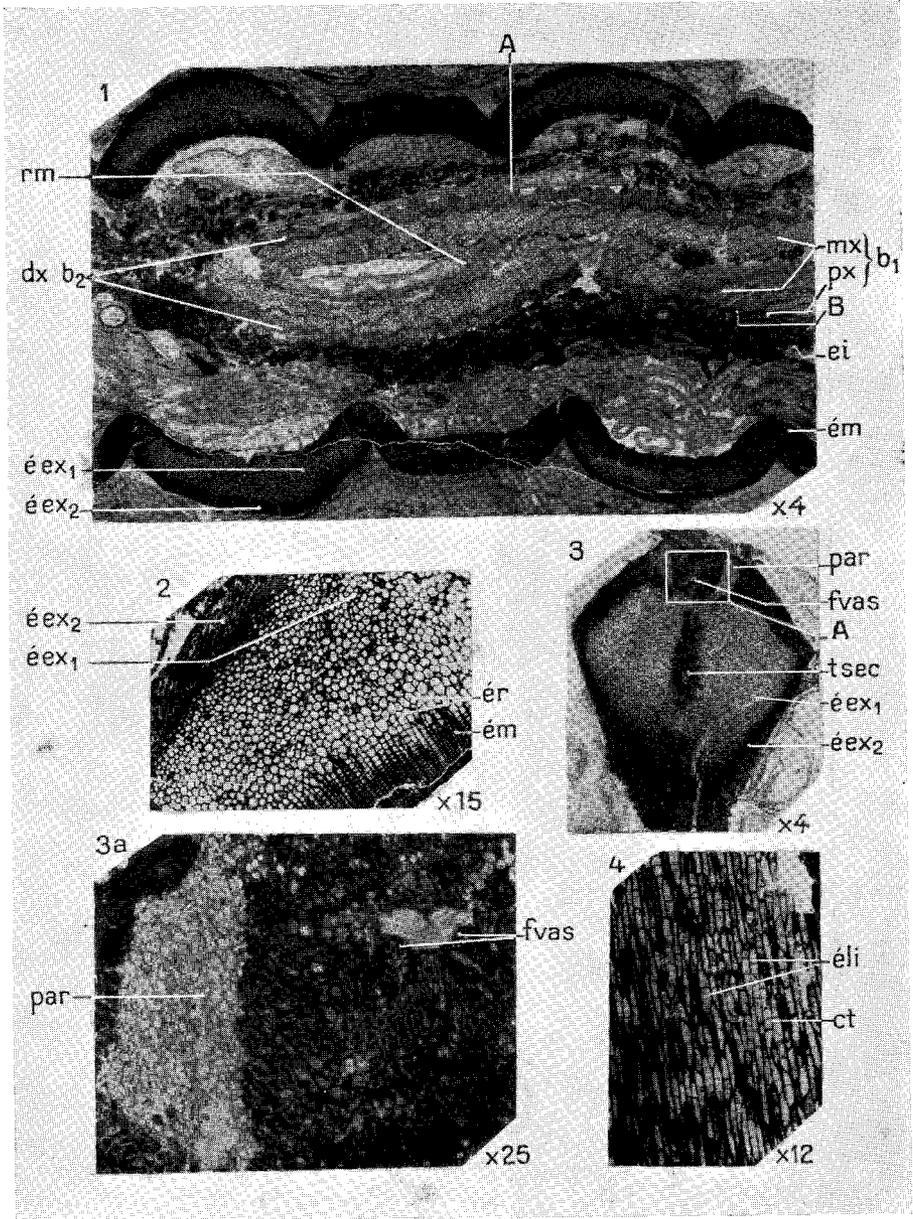


PLANCHE IV.

SIGILLARIA RUGOSA (A. BRONGNIART) ZEILLER.

ÉTUDE DES TISSUS CONSERVÉS DE LA TIGE.

FIG. 1. — *Coupe tangentielle dans l'écorce externe*. Gr. = 8. (Lame n° 2453-6. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

zi, zone dite « intercatricielle » ; *ém*, écorce moyenne de seconde formation dont les éléments à paroi épaisse sont recloisonnés transversalement ; *flig*, trace de la fossette ligulaire ; *éex₁*, zone interne de l'écorce externe ; *éex₂*, zone externe de l'écorce externe dont le tissu paraît imprégné secondairement par une substance humique brune ; *tf*, trace du faisceau vasculaire ligneux foliaire ; *par*, parenthèse avec aérénchyme (tissu très lâche).

FIG. 2. — *Coupe transversale dans la stèle vasculaire de la tige*. Gr. = 10. (Lame n° 2453-3. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

éi, écorce interne avec nombreuses traces foliaires ; *i*, « îlot » ou section transversale d'un cordon ligneux destiné à un cône sporifère ; *rm*, région médullaire comblée par de la matière minérale et des radicelles ; *b₁*, bois de première formation ; *mx*, métaxylème constitué d'éléments vasculaires ligneux disposés sans ordre apparent ; *px*, protoxylème formé de trachées localisées en deux pointements dans chacun des sinus ; *dx = b₂*, bois d'origine cambiale ou deutéroxylème faiblement et inégalement développé ; *tf*, trace foliaire ou section transversale d'un faisceau vasculaire ligneux foliaire.

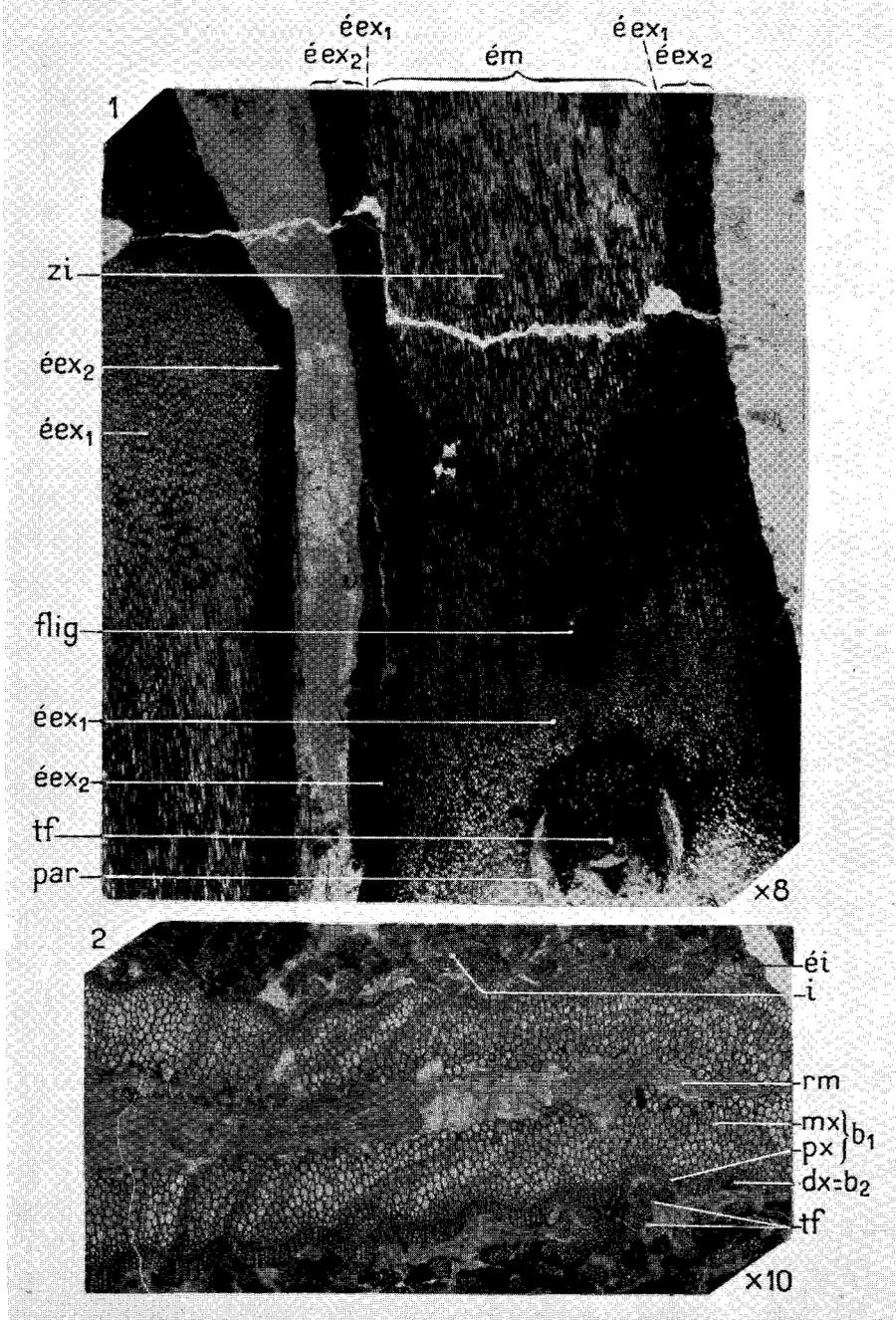


PLANCHE V.

SIGILLARIA ELEGANS (A. BRONGNIART).

VUE D'ENSEMBLE ET ÉTUDE DE DÉTAIL DES TISSUS DE LA TIGE.

FIG. 1. — *Partie d'une coupe transversale de la tige*. Gr. = 5. (Lame n° 2510. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

rm, région médullaire occupée par de la matière minérale et des radicelles ; *b*₁, bois de première formation dont les éléments à paroi assez épaisse sont disposés apparemment sans ordre ; *tf*, traces foliaires ou sections transversales de faisceaux vasculaires ligneux foliaires ; *éi*, écorce interne ; *i*, « îlots » ou sections transversales de cordons vasculaires ligneux destinés aux cônes sporifères ; *A*, « îlot » représenté à un plus fort grossissement de la figure 1 *a* ; *éex*₂, zone externe de l'écorce externe.

FIG. 1 *a*. — *Partie (A) de la figure 1 observée à un fort grossissement*. Gr. = 50.

Il s'agit d'un « îlot » correspondant à une coupe très oblique d'un cordon vasculaire destiné à un cône sporifère.

élig, éléments ligneux dont la paroi présente une structure rayée analogue à celle des trachéides du métaxylème ; *p*, parenchyme occupant la région médullaire de l'îlot.

FIG. 2. — *Coupe transversale dans un fragment d'écorce*. Gr. = 20. (Lame n° 2503. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

ém, zone externe de l'écorce moyenne caractérisée par la disposition régulière de ses éléments en files radiales contiguës ; *éex*₁, zone interne de l'écorce externe ; *éex*₂, zone externe de l'écorce externe formée d'éléments à paroi épaisse et brune ; *ae*, cordon d'aérenchyme homogène cheminant vers une feuille ; il correspond à une parenthèse.

FIG. 3. — *Coupe tangentielle dans la région périphérique de l'écorce*. Gr. = 2. (Lame n° 132-8. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

Cette coupe renferme plusieurs cicatrices foliaires coupées transversalement. Au niveau de chacune d'elles, on peut remarquer : *par*, parenthèses ; *fov*, faisceau vasculaire foliaire coupé transversalement ; *éex*₁, zone interne de l'écorce externe ; *éex*₂, zone externe de l'écorce externe.

FIG. 4. — *Îlots à divers moments (ou stades) de leur genèse*. Gr. = 15. (Lame n° 233. Collection du British Museum de Londres.)

*b*₁, bois de première formation appartenant à la stèle vasculaire de la tige ; *d*, dent ; *s*, sinus ; *i*₁, « îlot » correspondant à un cordon vasculaire ligneux destiné à un cône sporifère au moment où il va se détacher de la stèle vasculaire de la tige ; *i*₂, « îlot » correspondant à un cordon de structure protostélique détaché de la stèle vasculaire de la tige ; *i*₃, « îlot » correspondant à un cordon en début de médullation ; *i*₄, « îlot » avec parenchyme central, correspondant à un cordon de structure siphonostélique.

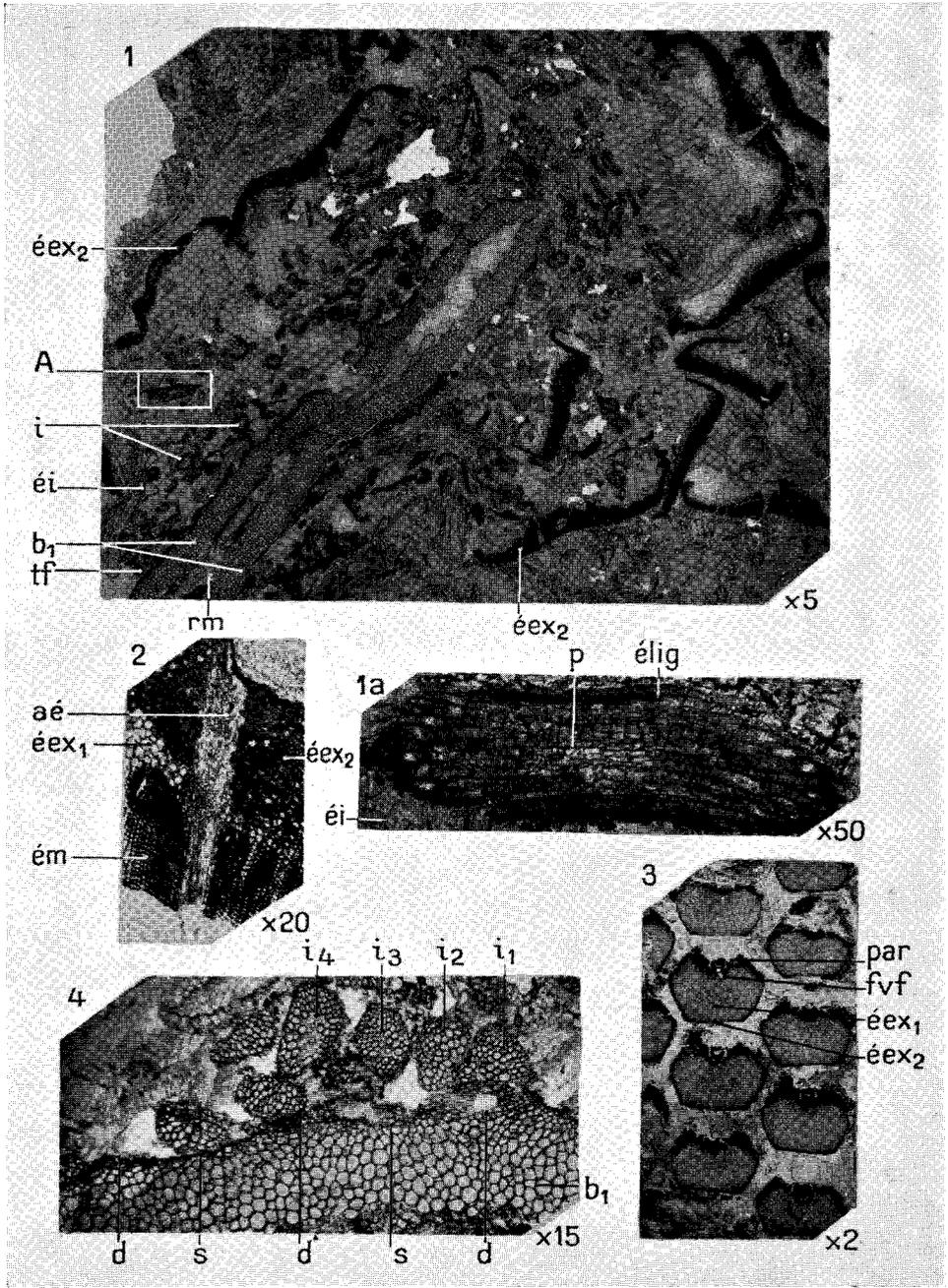


PLANCHE VI.

SIGILLARIA ELEGANS (A. BRONGNIART).

ÉTUDE DE LA GENÈSE ET DE L'ÉMISSION DU CORDON VASCULAIRE DESTINÉ A UN CÔNE SPORIFÈRE.

FIG. 1. — *Genèse du cordon vasculaire ligneux destiné à un cône sporifère.* Gr. = 30. (Lame n° 233. Collection du British Museum, de Londres.)

b_1 , bois de première formation appartenant à la stèle vasculaire de la tige ; d , dent ; s , sinus ; px , trachées correspondant au protoxylème ; mx , métaxylème ; i_1 , « îlot » correspondant à un cordon vasculaire ligneux au moment où il va se détacher de la stèle vasculaire de la tige ; i_2 , « îlot » correspondant à la section transversale d'un cordon de structure protostélique détaché de la stèle vasculaire centrale de la tige.

FIG. 2. — *Genèse et émission du cordon vasculaire ligneux destiné à un cône sporifère.* Gr. = 50. (Lame n° 233. Collection du British Museum de Londres.)

b_1 , bois de première formation appartenant à la stèle vasculaire de la tige ; px , protoxylème ; mx , métaxylème ; i_1 , « îlot » correspondant à un cordon vasculaire ligneux au moment où il va se détacher de la stèle vasculaire de la tige ; i_3 , « îlot » correspondant à un cordon en début de médullation ; d , dent ; s , sinus.

SIGILLARIA MAMILLARIS (BRONGNIART) ZEILLER.

ÉTUDE D'UNE COUPE TRANSVERSALE DE LA TIGE.

FIG. 3. — *Coupe transversale d'un échantillon conservé de tige.* Gr = 2. (Lame n° 24. Collection du Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Dijon.)

$éex_2$, zone externe de l'écorce externe, constituée par quelques assises de cellules à paroi épaisse et brune ; $éex_1$, zone interne de l'écorce externe formée de cellules à paroi assez mince, de contour polygonal, paraissant disposées sans ordre ; $ém_2$, écorce moyenne (zone externe) dont les éléments sont disposés avec régularité en files radiales contiguës ; $éi$, écorce interne désorganisée et en grande partie détruite ; b_1 , bois de première formation ; $dx = b_2$, bois de seconde formation ou deutéroxylème dont les éléments sont en files radiales ; rm , région médullaire occupée par de la matière minérale et divers organes exogènes ; A , partie de la figure représentée à un plus fort grossissement (Pl. VII, fig. 3) ; B , partie de la figure représentée à un plus fort grossissement (Pl. VII, fig. 4).

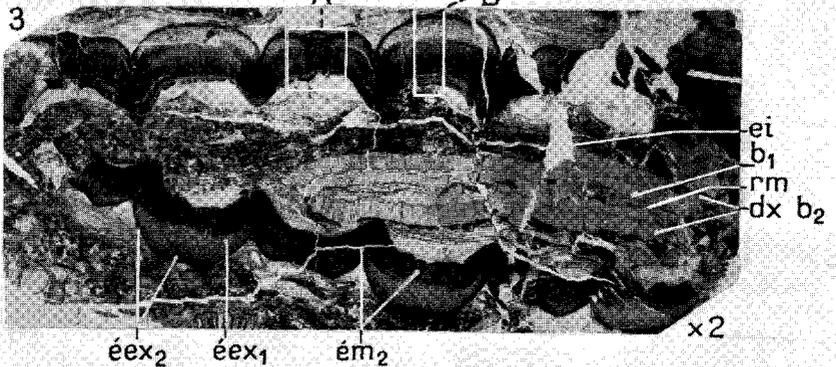
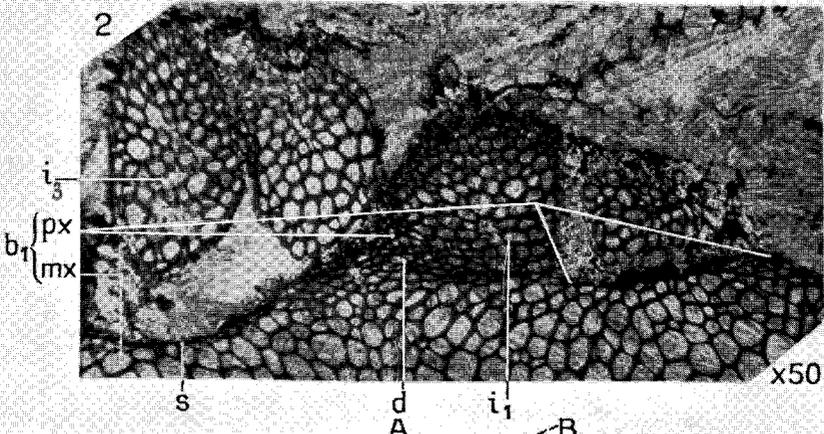
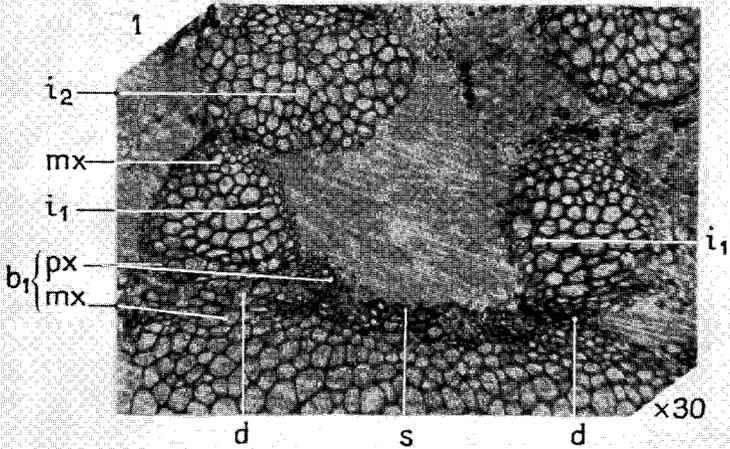


PLANCHE VII.

SIGILLARIA MAMILLARIS (A. BRONGNIART) ZEILLER.

ÉTUDE DES DIVERS TISSUS CONSERVÉS DE LA TIGE.

FIG. 1. — *Coupe transversale dans une portion de la stèle vasculaire ligneuse.* Gr. = 20. (Lame n° 2053-33. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

b_1 , bois de première formation constitué de protoxylème (px) et de métaxylème (mx) ; $dx = b_2$, deutéroxylème, ou bois de seconde formation, dont les éléments sont disposés avec régularité en files radiales ; tf , trace foliaire ou section transversale d'un cordon vasculaire ligneux foliaire cheminant verticalement le long de la surface externe de la stèle centrale.

FIG. 2. — *Coupe transversale dans une partie de la région médullaire.* Gr. = 25. (Lame n° 24. Collection du Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Dijon.)

mx , éléments vasculaires ligneux du métaxylème (bois de première formation) ; rm , région médullaire occupée par un parenchyme dont les éléments sont à paroi mince, probablement cellulosique, de contour polygonal, et sont étroitement accolés.

FIG. 3. — *Coupe transversale dans une côte au niveau d'une émission foliaire.* Gr. = 10. (Lame n° 24. Collection du Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Dijon.)

$ém_2$, zone externe de l'écorce moyenne de seconde formation dont les éléments sont très régulièrement ordonnés en files radiales contiguës ; $éex_1$, zone interne de l'écorce externe de première formation dont les éléments de contour polygonal sont étroitement accolés et disposés sans régularité apparente ; $éex_2$, zone externe de l'écorce externe, constituée par quelques assises de cellules à paroi épaisse et brune.

FIG. 4. — *Coupe transversale dans la partie périphérique de l'écorce.* Gr. = 20. (Lame n° 24. Collection du Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Dijon.)

$ém_2$, zone externe de l'écorce moyenne de seconde formation dont les éléments sont en files radiales contiguës ; $ér$, éléments recloisonnés ; $éex_1$, zone interne de l'écorce externe de première formation dont les éléments de contour polygonal sont accolés étroitement les uns aux autres et paraissent disposés sans ordre ; $éex_2$, zone externe de l'écorce externe constituée par quelques cellules à paroi épaisse et brune.

FIG. 5. — *Coupe radiale dans l'écorce externe.* Gr. = 20. (Lame n° 2053-33. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

$éex_2$, zone externe de l'écorce externe, laquelle participe seule à la formation des rides qui ornent la surface externe de la tige et dont quelques-unes sont coupées transversalement (r) ; r , coupes transversales de rides ornant la surface externe de la tige ; $éex_1$, zone interne de l'écorce externe composée d'éléments quatre à six fois plus hauts que larges.

FIG. 6. — *Partie d'une coupe transversale réalisée au niveau du bord interne de la zone externe de l'écorce moyenne.* Gr. = 20. (Lame n° 26. Collection du Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Dijon.)

$ém_1$, zone constituée d'éléments qui paraissent dissociés (?) ou par un tissu très lâche (peut-être s'agirait-il de la partie périphérique du tissu qui constituait la zone interne de l'écorce moyenne ?) ; $ém_2$, zone externe de l'écorce moyenne de seconde formation dont les éléments sont très régulièrement disposés en files radiales contiguës.

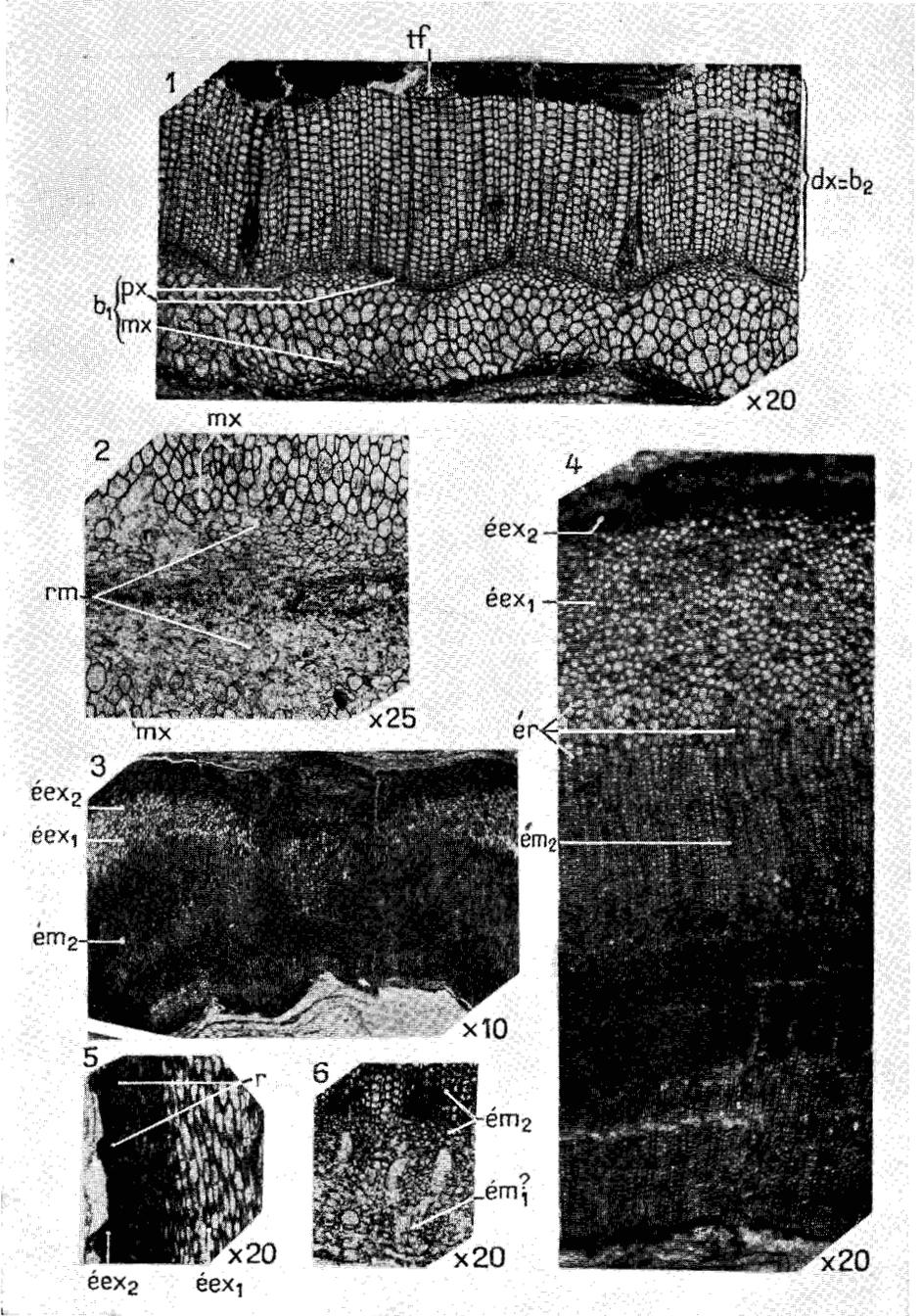


PLANCHE VIII.

SIGILLARIA BRARDI (A. BRONGNIART).

VUE D'ENSEMBLE ET ÉTUDE DE LA STÈLE VASCULAIRE DE LA TIGE.

FIG. 1. — *Section transversale d'un échantillon de tige de S. Brardi = S. spinulosa (B. Renault). Gr. = 5. (Lame n° 82/97/5. Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.)*

$dx = b_2$, bois de seconde formation ou deutéroxyème constitué par des files radiales de trachéides rayés ; $éi_1$, zone interne de l'écorce interne formée d'un parenchyme renfermant des traces foliaires (tf) et des formations sécrétrices ($tsec$) ; $ém_2$, zone externe de l'écorce moyenne de seconde formation caractérisée par sa structure réticulée ; $éex$, écorce externe.

FIG. 2. — *Coupe tangentielle dans la couronne de deutéroxyème de S. Brardi = S. spinulosa (B. Renault). Gr. = 15. (Lame n° 80/95/6. Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.)*

ur , trachéide ligneux de structure rayée (ou scalariforme) ; rp , rayon parenchymateux coupé orthogonalement à sa direction ; $é$, extrémité arrondie d'un trachéide.

FIG. 3. — *Section transversale dans la stèle vasculaire ligneuse de la tige de S. Brardi = S. spinulosa (B. Renault). Gr. = 3. (Lame n° 81/96/4. Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.)*

rm , région médullaire dont le tissu détruit est remplacé par de la matière minérale ; b_1 , bois de première formation se présentant sous la forme de segments de cercle disposés sur une même circonférence et voisins les uns des autres ; $dx = b_2$, couronne de deutéroxyème, ou bois de seconde formation, très puissante et constituée par des files radiales de trachéides ligneux rayés.

FIG. 4. — *Section transversale dans la stèle vasculaire ligneuse de la tige de S. Brardi = S. elegans (A. Brongniart). Gr. = 15. (Lame n° 82/97/18. Collection du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.)*

b_1 , bois de première formation organisé en segments de cercles disposés près les uns des autres sur une même circonférence ; px , protoxyème formé de trachées ; mx , méta-xyème ; $dx = b_2$, deutéroxyème ou bois de seconde formation caractérisé par la disposition régulière de ses éléments en files radiales ; tf_2 , trace du faisceau vasculaire ligneux foliaire qui chemine verticalement à l'extérieur de la stèle centrale ; i (?), plage d'éléments ligneux paraissant devoir correspondre à un « îlot » désorganisé ; pl , plage d'éléments ligneux non identifiable ; tf , trace foliaire (section transversale d'un faisceau vasculaire ligneux foliaire en formation).

FIG. 5. — *Section transversale dans la partie périphérique de la stèle ligneuse S. Brardi = S. spinulosa (B. Renault). Gr. = 60. (Lame n° 82/97/5. Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.)*

$dx = b_2$, deutéroxyème ou bois de seconde formation constitué de files radiales de trachéides rayés ; rp , rayon parenchymateux s'intercalant entre deux files de trachéides ; l_2 , éléments vasculaires libériens d'origine cambiale.

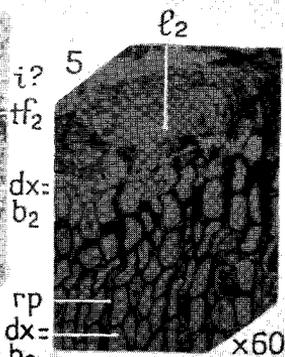
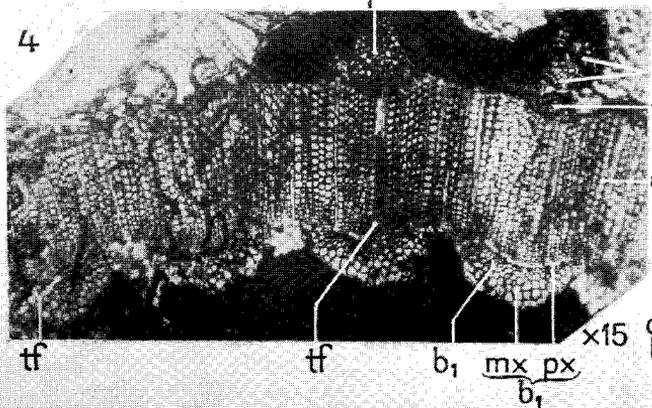
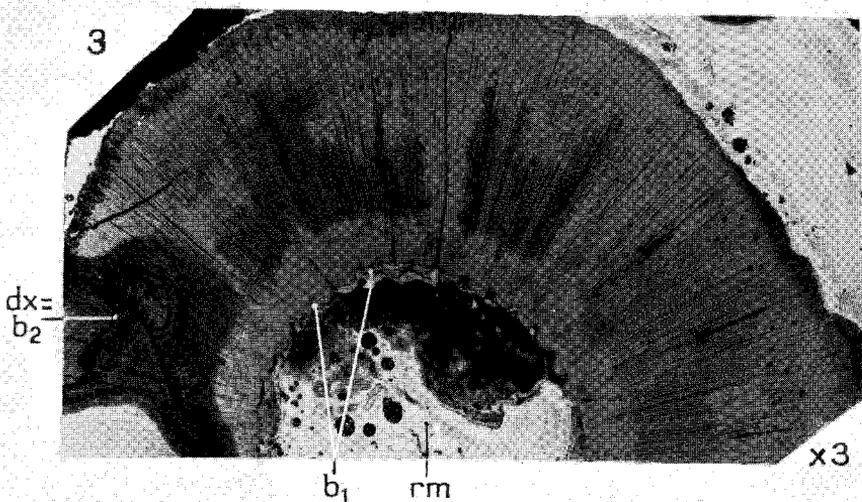
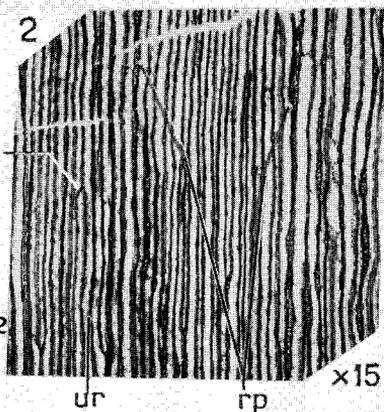
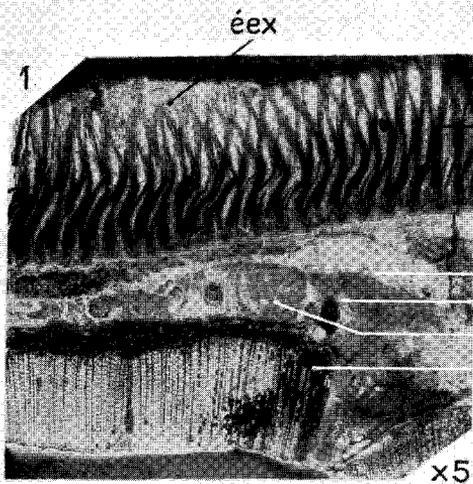


PLANCHE IX.

SIGILLARIA BRARDI (A. BRONGNIART).

ÉTUDE DE DIVERS TISSUS DE LA TIGE.

FIG. 1. — *Section transversale dans la stèle vasculaire de la tige de S. Brardi = S. elegans (décrite par A. BRONGNIART). Gr. = 20. (Lame n° 86. Collection J. ROCHE, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.)*

b_1 , bois de première formation organisé en segments de cercle (correspondant à des sections de faisceaux), disposés sur une même circonférence, proches les uns des autres ; p , parenchyme médullaire ; mx , métaxylème ; px , protoxylème ; $dx = b_2$, deutéroxylème, ou bois d'origine cambiale, dont les trachéides sont régulièrement ordonnés en files radiales.

FIG. 2. — *Section transversale dans l'écorce interne de première formation de la tige de S. Brardi = S. spinulosa (décrite par R. RENAULT). Gr. = 20. (Lame n° 82/97/5. Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.)*

$éi_1$, zone interne de l'écorce interne de première formation : elle est constituée par un parenchyme (p) renfermant des traces de faisceaux vasculaires foliaires (tf) et un tissu à éléments sécréteurs ($tsec$) ; $ém_2$, zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale.

FIG. 3. — *Étude de la zone interne de l'écorce interne de la tige de S. Brardi = S. spinulosa (décrite par B. RENAULT). Gr. = 20. (Lame n° 82/97/5. Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.)*

$dx = b_2$, deutéroxylème ou bois d'origine cambiale ; p , parenchyme fondamental de la zone interne de l'écorce interne ; tf , trace d'un faisceau vasculaire foliaire qui chemine dans l'écorce ; $tsec$, tissu à éléments sécréteurs.

FIG. 4. — *Coupe radiale dans les bandes du réticulum de la zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale dans une tige de S. Brardi = S. spinulosa (décrite par B. RENAULT). Gr. = 20. (Lame n° 73/81/19. Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.)*

Cette microphotographie montre que les bandes du réticulum de la zone externe de l'écorce moyenne sont constituées par des éléments isodiamétriques régulièrement ordonnés en files radiales.

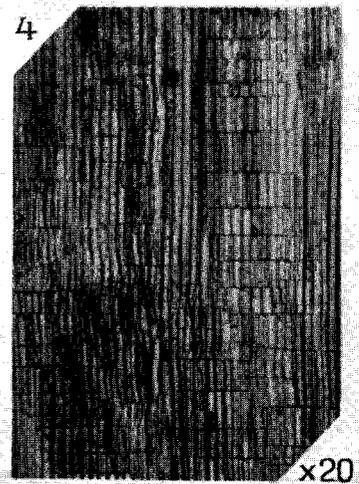
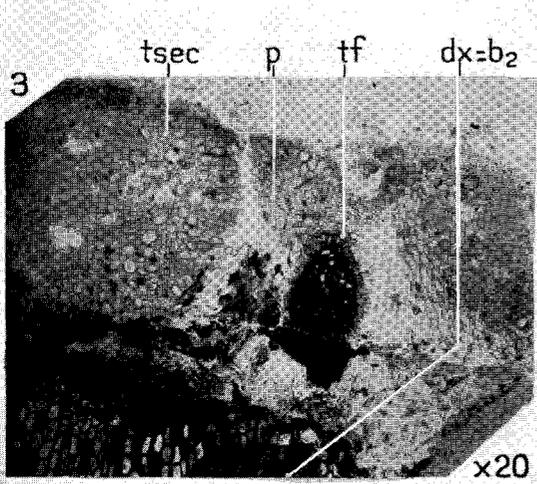
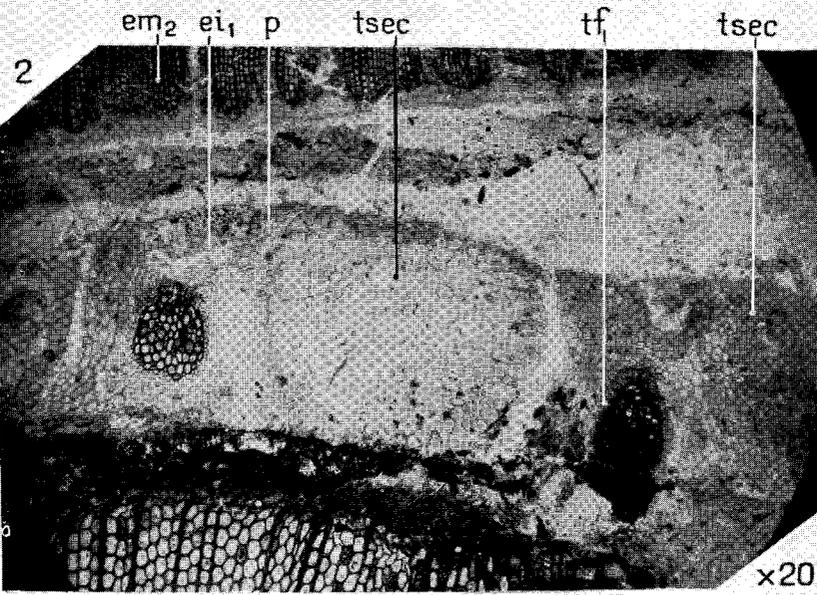
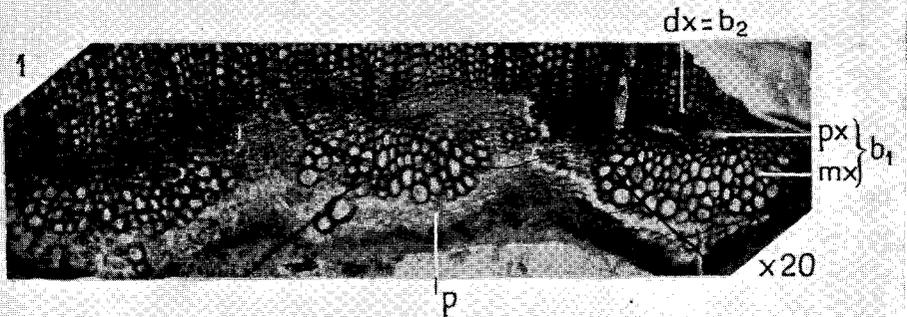


PLANCHE X.

SIGILLARIA BRARDI (A. BRONGNIART) (= *S. spinulosa* décrite par B. RENAULT).

ÉTUDE DE LA STÈLE VASCULAIRE LIGNEUSE DE LA TIGE.

FIG. 1. — *Coupe transversale de la stèle ligneuse au niveau de la partie moyenne d'une tige.* Gr. = 2. (Lame n° 156. Collection du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow.)

$dx = b_2$, couronne puissante de deutéroxyème ou bois d'origine cambiale ; *A*, partie de la figure représentée à un plus fort grossissement à la figure 1 a ; b_1 , bois de première formation ; *rm*, région médullaire.

FIG. 1 a. — *Partie (A) de la figure 1 représentée à un plus fort grossissement.* Gr. = 7.

$dx = b_2$, deutéroxyème ou bois d'origine cambiale ; b_1 , bois de première formation organisé en une couronne continue à bord interne festonné ; *lm*, contour de la matière minérale occupant la région médullaire : il limite approximativement le bord interne festonné initial de la couronne de métaxyème.

FIG. 2. — *Coupe transversale de la stèle ligneuse dans une partie supérieure de tige.* Gr. = 3/2. (Lame n° 2259. Collection du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow.)

$dx = b_2$, bois de seconde formation ou deutéroxyème ; b_1 , bois de première formation ; *rm*, région médullaire, dont le tissu détruit a été remplacé par de la matière minérale.

FIG. 3. — *Surface polie d'un fragment de roche ayant appartenu à B. Renault.* Gr. = 1. (Lame n° 318. Collection du Laboratoire de Botanique de l'Université de Glasgow.)

$dx = b_2$, deutéroxyème ; b_1 , bois de première formation organisé en faisceaux distincts ; *rm*, région médullaire.

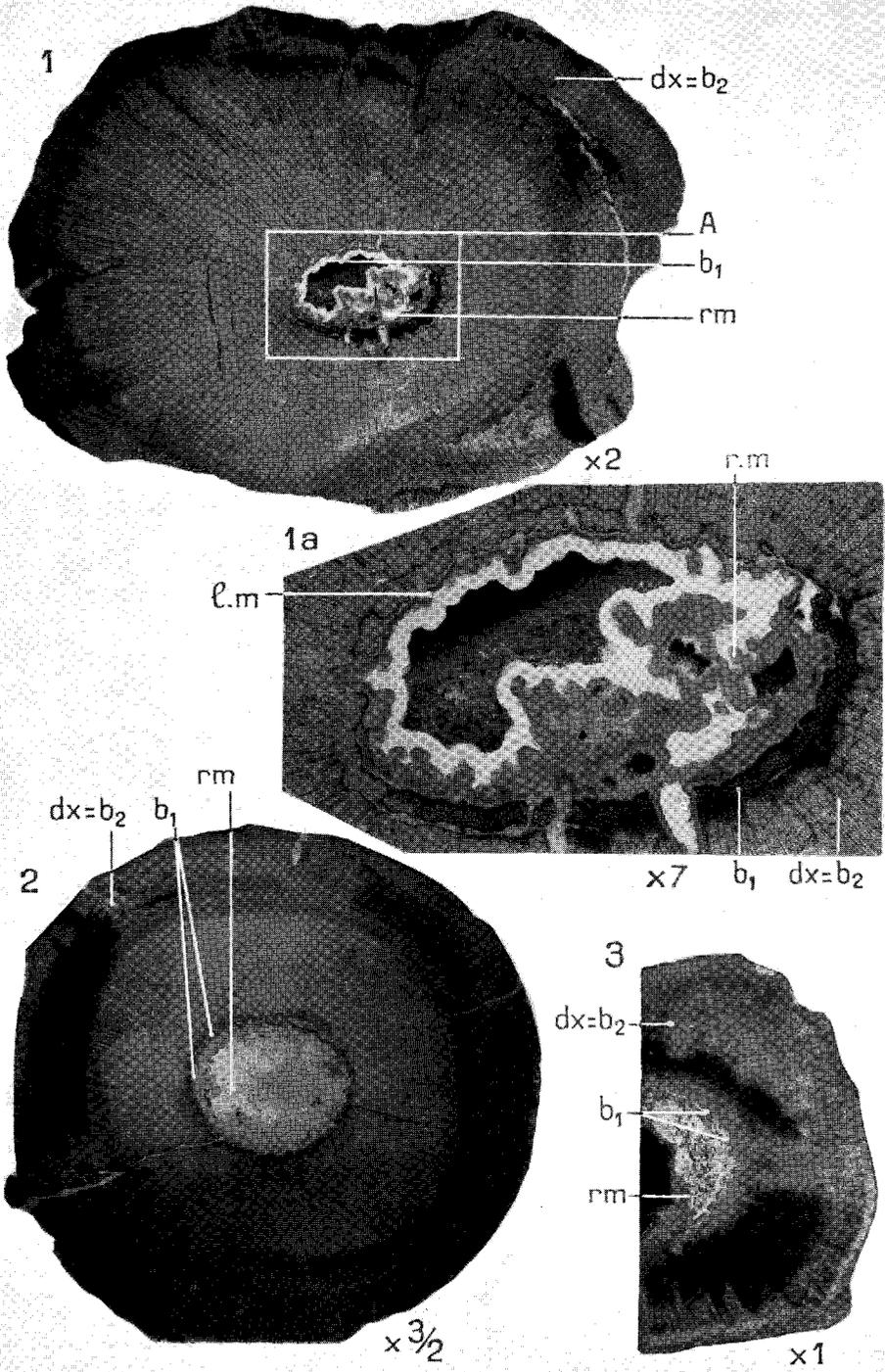


PLANCHE XI.

SIGILLARIA BRARDI (= *S. spinulosa* [B. RENAULT]).

FIG. 1. — *Coupe tangentielle dans la zone externe de l'écorce moyenne.* Gr. = 10. (Lame n° 00000. Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.)

r, réticulum ; *p*, parenchyme comblant les mailles du réticulum ; *tvas*, trace du faisceau vasculaire foliaire ; *par*, cordon d'aérenchyme avant sa dichotomie ; *pi*, paroi d'éléments corticaux initiaux qui se sont hypertrophiés tout en se recloisonnant un très grand nombre de fois.

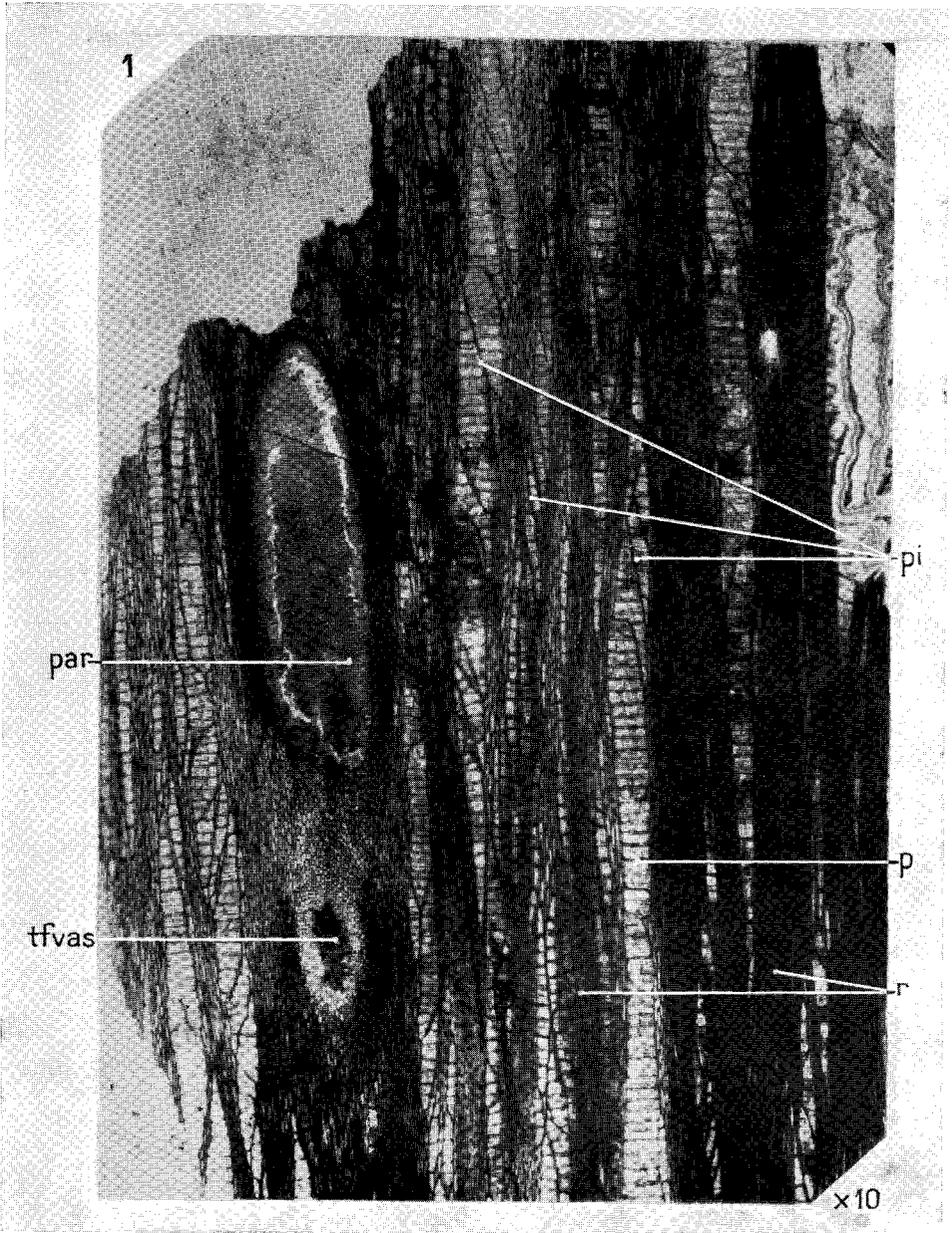


PLANCHE XII.

SIGILLARIA BRARDI (= *S. spinulosa* décrite par B. RENAULT).

ÉTUDE DES TISSUS DE L'ÉCORCE.

FIG. 1. — *Coupe transversale dans la région périphérique de la tige.* Gr. = 10. (Lame n° 81/96/16. Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.)

éex, écorce externe de première formation ; *r*, réticulum ; *p*, petits éléments cellulaires parenchymateux occupant les mailles du réticulum ; *ém₂*, zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale.

FIG. 2. — *Coupe radiale dans la région périphérique de la tige.* Gr. = 10. (Lame n° 73/87/6. Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.)

ép, épiderme ; *éex*, écorce externe de première formation ; *ém₂*, zone externe de l'écorce moyenne de seconde formation (la coupe passe dans une lame de réticulum).

FIG. 3. — *Coupe tangentielle dans l'écorce moyenne sous-jacente à une cicatrice foliaire.* Gr. = 10. (Lame n° 78/93/9. Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.)

r, réticulum dont les éléments sont à paroi relativement épaisse et foncée ; *p*, éléments parenchymateux occupant les mailles du réticulum ; *par*, parenthèse occupée par un aérénchyme homogène ; *tj*, trace du faisceau vasculaire foliaire ; *cs*, cordon sous-fasciculaire de tissu sécréteur ; *ém₂*, zone externe de l'écorce moyenne d'origine cambiale.

FIG. 4. — *Coupe radiale dans la région périphérique de la tige.* Gr. = 20. (Lame n° 00000. Collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.)

éex₂, zone externe de l'écorce externe de première formation ; *éex₁*, zone interne de l'écorce externe de première formation ; *ém₂*, zone externe de l'écorce moyenne de seconde formation ; *tj*, trace du faisceau vasculaire foliaire ; ce dernier est coupé longitudinalement.

FIG. 5. — *Reproduction d'une microphotographie d'une partie de la stèle ligneuse caulinaire rapportée à Sigillaria Brardi (A. Brongniart) et décrite par B. Renault sous le nom de Sigillaria spinulosa (microphotographie figurée par D. H. Scott, dans son Traité : Studies in fossil Botany, t. I, p. 205).*

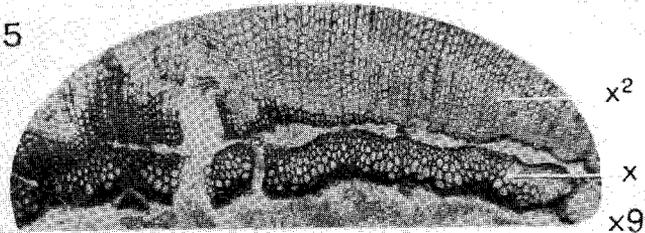
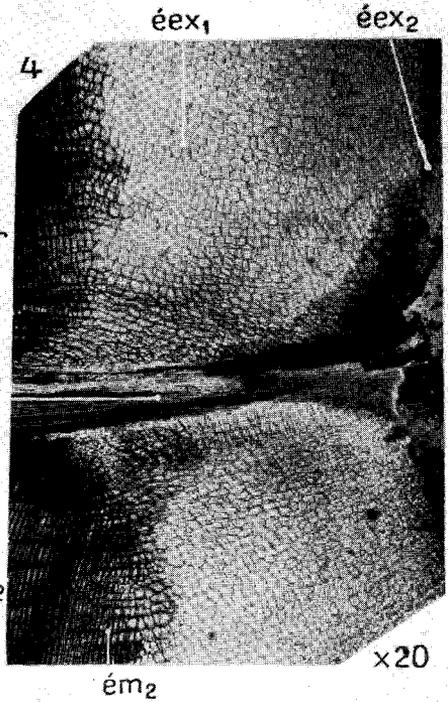
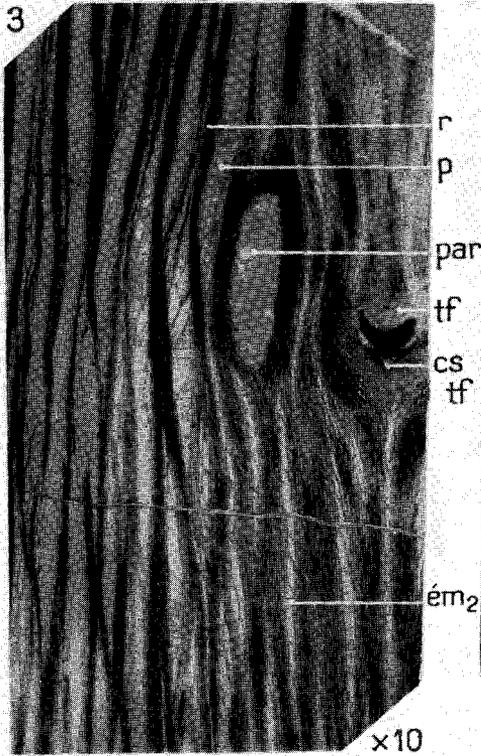
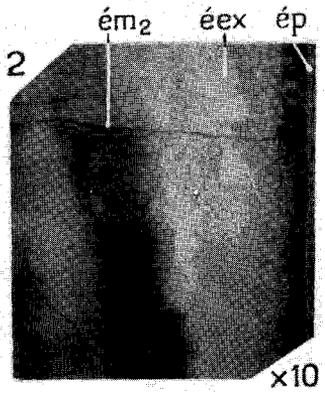
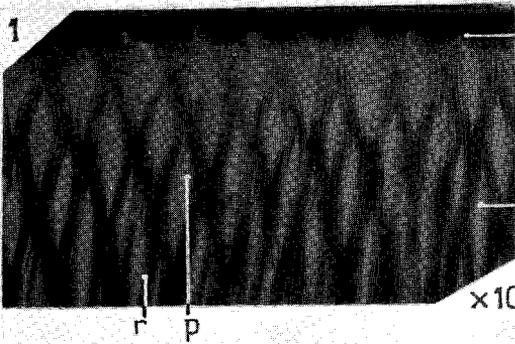


PLANCHE XIII.

ÉTUDE DE LA GENÈSE DU FAISCEAU VASCULAIRE DE LA FEUILLE CHEZ *SIGILLARIA BRETONI* (P. BERTRAND) P. CORSIN.

FIG. 1. — Coupe transversale dans une portion de la stèle vasculaire ligneuse au niveau d'un sinus au repos. Gr. = 60. (Lame n° 1289-42. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

b_1 , bois de première formation ; px , protoxylème constitué de trachées ; mx , métaxylème ; $dx = b_2$, deutéroxylème ou bois d'origine cambiale.

FIG. 2. — Coupe transversale dans une portion de la stèle vasculaire ligneuse au niveau d'un sinus présentant une trace foliaire en début de genèse. Gr. = 60. (Lame n° 1289-42. Collection Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

b_1 , bois de première formation ; mx , métaxylème ; px , protoxylème en prolifération ; p , pointement trachéen ; $dx = b_2$, deutéroxylème ou bois d'origine cambiale.

FIG. 3. — Coupe transversale dans une portion de la stèle vasculaire ligneuse au niveau d'un sinus présentant une trace foliaire correspondant à un faisceau ligneux foliaire en formation, à l'état 3. Gr. = 60. (Lame n° 1289-42. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

b_1 , bois de première formation ; mx , métaxylème ; px , protoxylème ; $dx = b_2$, deutéroxylème ou bois d'origine cambiale ; po , pôle trachéen ; mx_f , trace foliaire constituée de trachéides provenant du métaxylème de la stèle caulinaire.

FIG. 4. — Coupe transversale dans une portion de la stèle vasculaire ligneuse au niveau d'un sinus montrant une trace foliaire correspondant à un faisceau ligneux foliaire en formation et approximativement en fin de stade 3. Gr. = 60. (Lame n° 1289-42. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

mx_f , métaxylème de la trace foliaire ; lt , lame tangentielle de trachées ; mx , métaxylème de la stèle caulinaire ; px , protoxylème (pointement trachéen) ; $dx = b_2$, deutéroxylème ou bois d'origine cambiale ; po , futur pôle de la trace foliaire.

FIG. 5. — Coupe transversale dans une portion de la stèle vasculaire ligneuse au niveau d'un sinus montrant une trace foliaire qui correspond à un faisceau ligneux foliaire en formation et à l'état 4 (stade bipolaire). Gr. = 60. (Lame n° 1289-48. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

mx , métaxylème caulinaire ; mx_f , métaxylème de la trace foliaire ; lt , lame tangentielle de trachées ; px , protoxylème (pointement trachéen) ; $dx = b_2$, deutéroxylème ou bois d'origine cambiale ; po , pôle trachéen de la trace foliaire : à ce niveau, la lame tangentielle de trachées émise par le pointement trachéen arrive au contact du métaxylème de la trace foliaire.

FIG. 6. — Coupe transversale dans une portion de la stèle vasculaire ligneuse au niveau d'un sinus présentant une trace foliaire qui correspond à un faisceau ligneux foliaire en formation et au stade 5 (état 5 de la trace). Gr. = 60. (Lame n° 1289-48. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

pa , cellules parenchymateuses très petites, à paroi mince et disposées en files ; po , pôle unique de la trace foliaire ; tf , trace foliaire.

FIG. 7. — Coupe transversale dans une portion de la stèle vasculaire ligneuse de la tige. Gr. = 60. (Lame n° 1289-48. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

b_1 , bois de première formation ; mx , métaxylème ; px , protoxylème ; $dx = b_2$, deutéroxylème ou bois d'origine cambiale ; tf , trace foliaire au stade 6 unipolaire ; dans une coupe transversale de la stèle vasculaire ligneuse de la tige, on observe, tous les deux sinus, un état d'évolution analogue des faisceaux vasculaires ligneux foliaires ; $px = p$, protoxylème : il est réduit au pointement de trachées (les lames tangentielles de trachées n'existent plus).

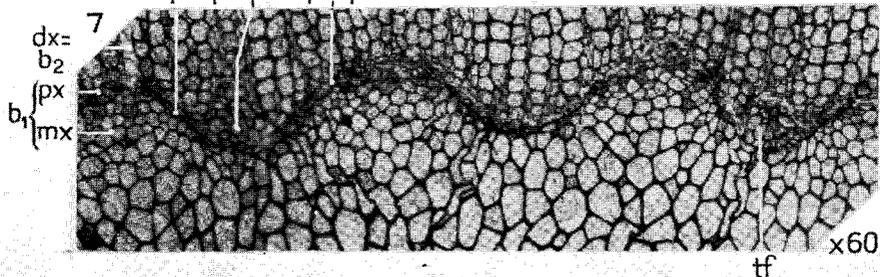
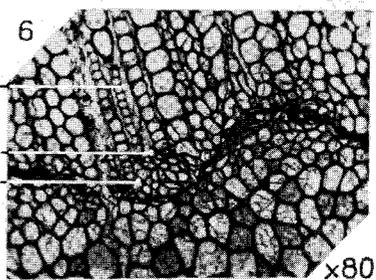
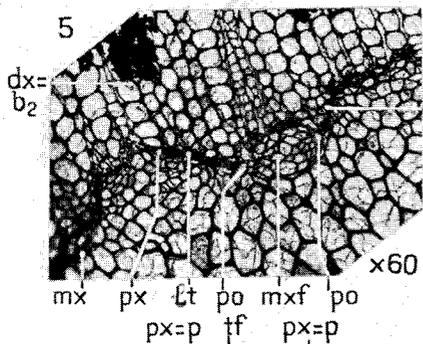
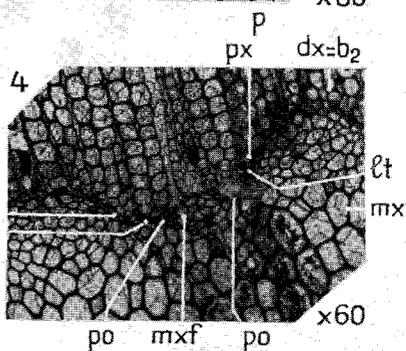
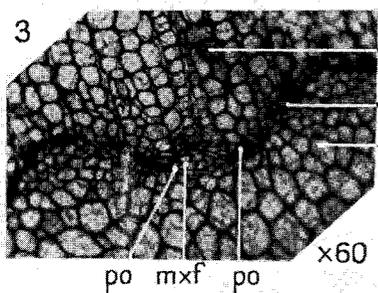
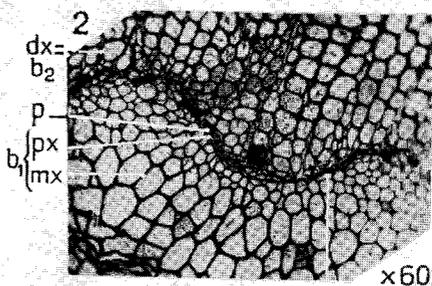
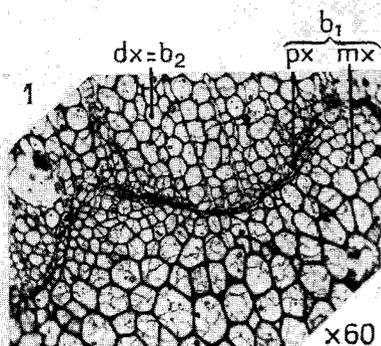


PLANCHE XIV.

ÉTUDE DE L'ÉMISSION DU FAISCEAU VASCULAIRE FOLIAIRE
CHEZ *SIGILLARIA BRETONI* (P. BERTRAND) P. CORSIN.

FIG. 1. — Coupe transversale dans une portion de la stèle vasculaire ligneuse au niveau d'un sinus montrant une trace foliaire à l'état 6: trace foliaire unipolaire. Gr. = 120. (Lame n° 1289-48. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

b_1 , bois de première formation; mx , métaxylème; px , protoxylème (pointement trachéen); $dx = b_2$, deutéroxylème ou bois d'origine cambiale; tf , trace foliaire; po , pôle unique de la trace foliaire; pa , cellules parenchymateuses.

FIG. 2. — Coupe transversale dans la stèle vasculaire ligneuse de la tige au niveau d'un faisceau ligneux foliaire qui traverse horizontalement le deutéroxylème. Gr. = 60. (Lame n° 1289-49. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

$dx = b_2$, deutéroxylème ou bois d'origine cambiale; b_1 , bois de première formation; px , protoxylème; mx , métaxylème; flf , faisceau vasculaire ligneux foliaire traversant horizontalement le deutéroxylème.

FIG. 3. — Coupe radiale dans la stèle vasculaire ligneuse de la tige au niveau de l'émission d'un faisceau ligneux foliaire. Gr. = 120. (Lame n° 1289-2. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

pa , éléments parenchymateux; flf , faisceau vasculaire ligneux foliaire se courbant pour traverser le deutéroxylème suivant un trajet horizontal; $dx = b_2$, deutéroxylème ou bois d'origine cambiale, dont les éléments ont une paroi de structure rayée et qui se déforment au niveau du passage d'un faisceau vasculaire foliaire; px , éléments fins ou trachées du protoxylème, leur fragilité est à l'origine du décollement; mx , métaxylème composé de trachéides rayés analogues à ceux du deutéroxylème; b_1 , bois de première formation.

FIG. 4. — Coupe transversale de faisceaux vasculaires ligneux foliaires qui cheminent verticalement le long de la surface externe du cylindre central. Gr. = 60. (Lame n° 1289-49. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

$dx = b_2$, deutéroxylème ou bois d'origine cambiale; tf , trace foliaire ou section transversale d'un faisceau vasculaire ligneux foliaire; po , pôle de la trace foliaire; ce pôle est tourné vers l'extérieur de la tige.

ÉTUDE DE L'ÉMISSION DU FAISCEAU VASCULAIRE FOLIAIRE
CHEZ *SIGILLARIA ELEGANS* (A. BRONGNIART).

FIG. 5. — Coupe transversale dans la zone externe de l'écorce interne. Gr. = 80. (Lame n° 2510-1. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

mx_f , métaxylème du faisceau vasculaire foliaire; le faisceau est en voie de se diviser longitudinalement en deux faisceaux égaux; l , liber du faisceau vasculaire foliaire; il forme un manchon autour du faisceau ligneux.

FIG. 6. — Coupe transversale dans une portion de la tige au niveau de la zone interne de l'écorce interne. Gr. = 50. (Lame n° 2453. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

px , protoxylème formé de trachées fines; tf_1 , trace foliaire ou coupe transversale d'un faisceau vasculaire ligneux en formation au fond d'un sillon du contour externe du bois de première formation; i , îlot ou section transversale d'un cordon vasculaire ligneux destiné à un cône sporifère; tf_2 , tf_3 , traces foliaires correspondant à des sections transversales de faisceaux vasculaires foliaires cheminant dans l'écorce interne.

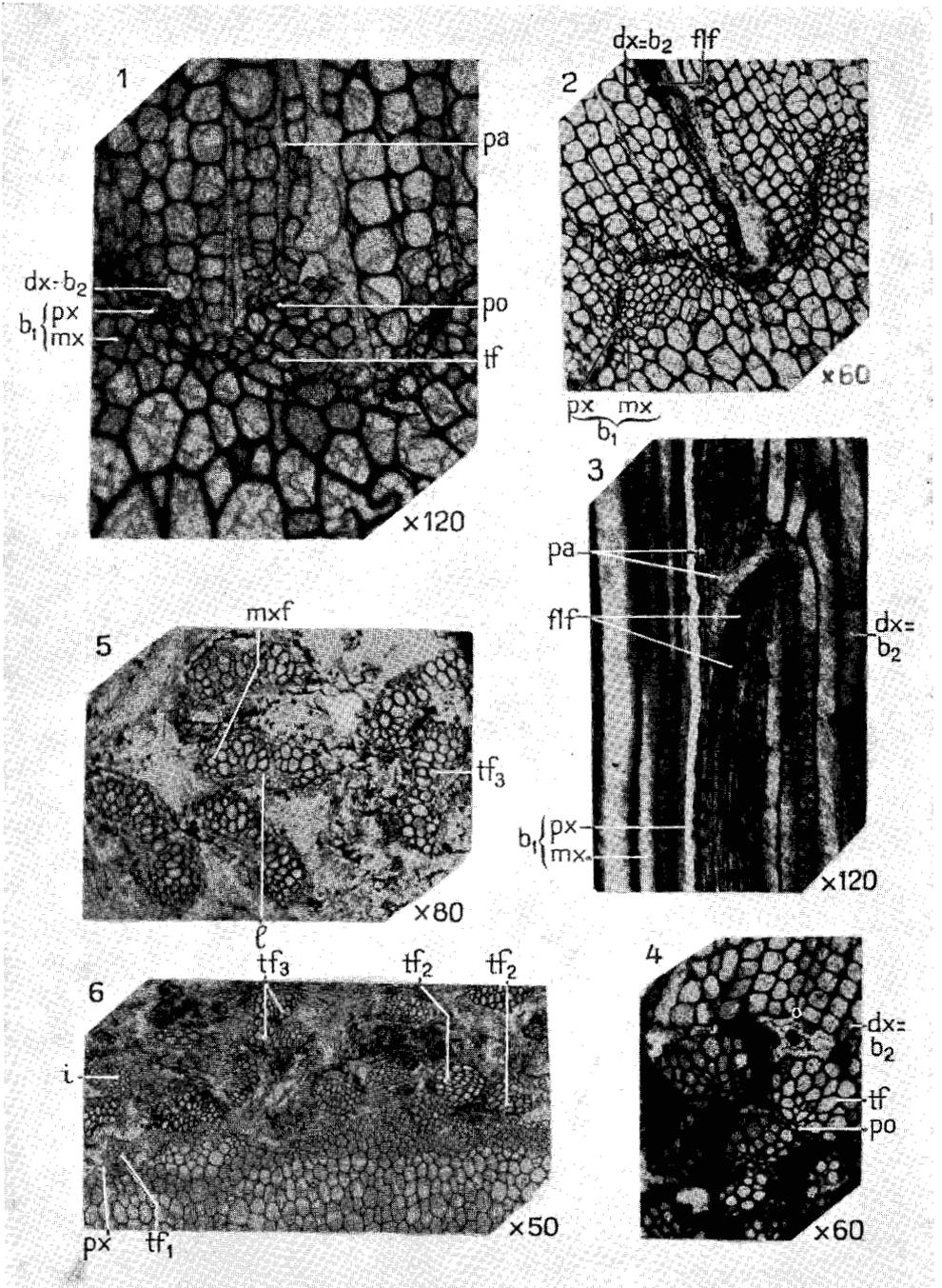


PLANCHE XV.

ÉTUDE DE L'ÉMISSION DU FAISCEAU VASCULAIRE FOLIAIRE
CHEZ *SIGILLARIA ELEGANS* (A. BRONGNIART).

FIG. 1. — *Coupe oblique dans la partie périphérique de la tige. Gr. = 20. (Lame n° 233. Collection du British Museum de Londres.)*

*éex*₂, zone externe de l'écorce externe de première formation ; *fv*, faisceau vasculaire sectionné obliquement ; *par*, parenthèse ; *éex*₁, zone interne de l'écorce externe ; *tf*₄, trace foliaire ou section transversale du faisceau vasculaire foliaire (à deux cordons ligneux) ; *A*, partie de la figure représentée à un plus fort grossissement à la figure 1 a.

FIG. 1 a. — *Partie (A) de la figure 1 représentée à un plus fort grossissement. Gr. = 50.*

*éex*₂, zone externe de l'écorce externe de première formation ; *fl*, faisceau ligneux (il y a deux cordons ligneux provenant de la division longitudinale d'un faisceau initial unique) ; *l*, phloème, ou liber, du faisceau vasculaire foliaire ; *csec*, cordon sous-fasciculaire de tissu sécréteur.

FIG. 2. — *Coupe transversale dans la région périphérique de l'écorce. Gr. = 50. (Lame n° 2510. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)*

mxf, faisceau ligneux de première formation : chaque faisceau vasculaire destiné à une feuille se révèle constitué de deux cordons ligneux résultant de la dichotomie d'un cordon initial unique ; *l*, liber ; *csec*, trace du cordon sous-fasciculaire sécréteur.

ÉTUDE DES FEUILLES D'EU-SIGILLAIRES.

FIG. 3. — *Section transversale d'une feuille de Sigillaire cannelée (ou Eu-Sigillaire). Gr. = 50. (Lame n° 21. Collection du Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Dijon.)*

px, protoxylème formé de fines trachées ; *mx*, métaxylème formé de trachéides à paroi rayée ; *flig*, faisceau ligneux ; *l*, éléments libériens constituant un manchon autour du faisceau ligneux ; *sc*, fibres sclérenchymateuses ; *csec*, cordon de tissu sécréteur ; *hyp*, hypoderme composé de files radiales de fibres sclérenchymateuses ; *tchl*, parenchyme chlorophyllien ; *taq*, tissu aquifère (ou aquixylème) dont les éléments ont une paroi épaisse du fait de la présence d'une spirale ligneuse dans leur paroi ; *aé*, aérénchyme sous-jacent au sillon stomatifère.

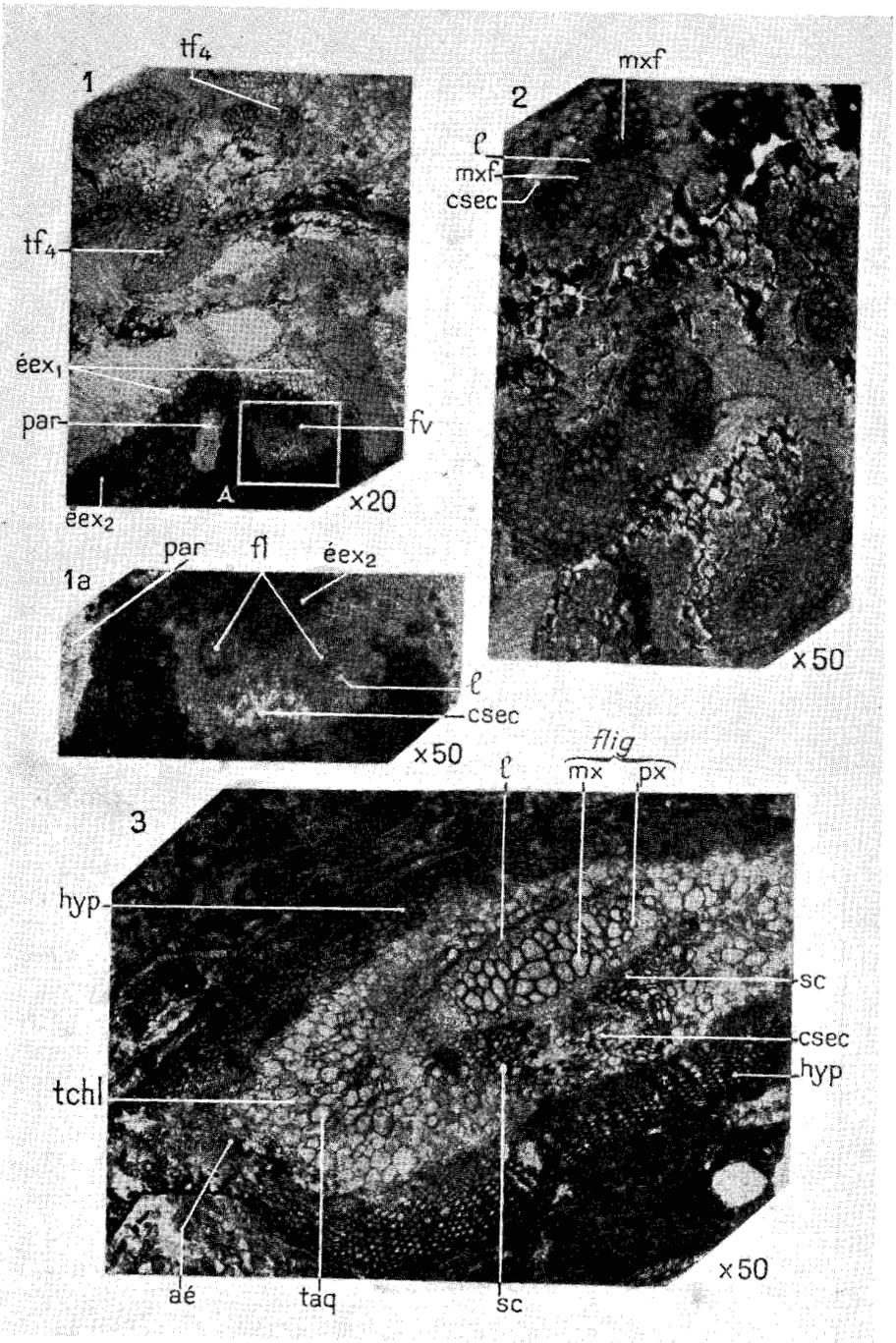


PLANCHE XVI.

ÉTUDE DES FEUILLES DES EU-SIGILLAIRES.

FIG. 1. — *Section transversale d'une feuille d'Eu-Sigillaire*. Gr. = 50. (Lame n° 21. Collection du Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Dijon.)

FS, face supérieure de la feuille ; *FI*, face inférieure de la feuille ; *px*, protoxylème formé de trachées ; *mx*, métaxylème constitué de trachéides à paroi rayée ; *flig*, faisceau vasculaire ligneux ; *l*, éléments vasculaires libériens qui forment un manchon continu autour du faisceau ligneux ; *sc*, fibres sclérenchymateuses ; *csec*, cordon sous-fasciculaire de tissu sécréteur ; *tag*, tissu aquifère (ou aquixylème) dont les éléments ont une paroi épaisse du fait de la présence dans leur paroi d'une spirale ligneuse ; *hyp*, hypoderme composé de files radiales de fibres sclérenchymateuses ; *tchl*, parenchyme chlorophyllien ; *sst*, sillon stomatifère ; *aé*, aérénchyme sous-jacent au sillon stomatifère.

FIG. 2. — *Section oblique dans une feuille d'Eu-Sigillaire*. Gr. = 30. (Lame n° 2453-5. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

flig, faisceau vasculaire ligneux ; *l*, liber ; *tag*, tissu aquifère (ou aquixylème) formé d'éléments dont la paroi est ornée d'une spirale ligneuse ; *tchl*, tissu parenchymateux chlorophyllien ; *hyp*, hypoderme constitué de fibres sclérenchymateuses ; *sst*, sillon stomatifère.

FIG. 3. — *Coupe oblique au niveau d'un sillon stomatifère*. Gr. = 100. (Lame n° 2453-5. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

st, stomate ; *épst*, épiderme stomatifère ; *hyp*, hypoderme formé de fibres sclérenchymateuses ; *aé*, aérénchyme sous-jacent au sillon stomatifère.

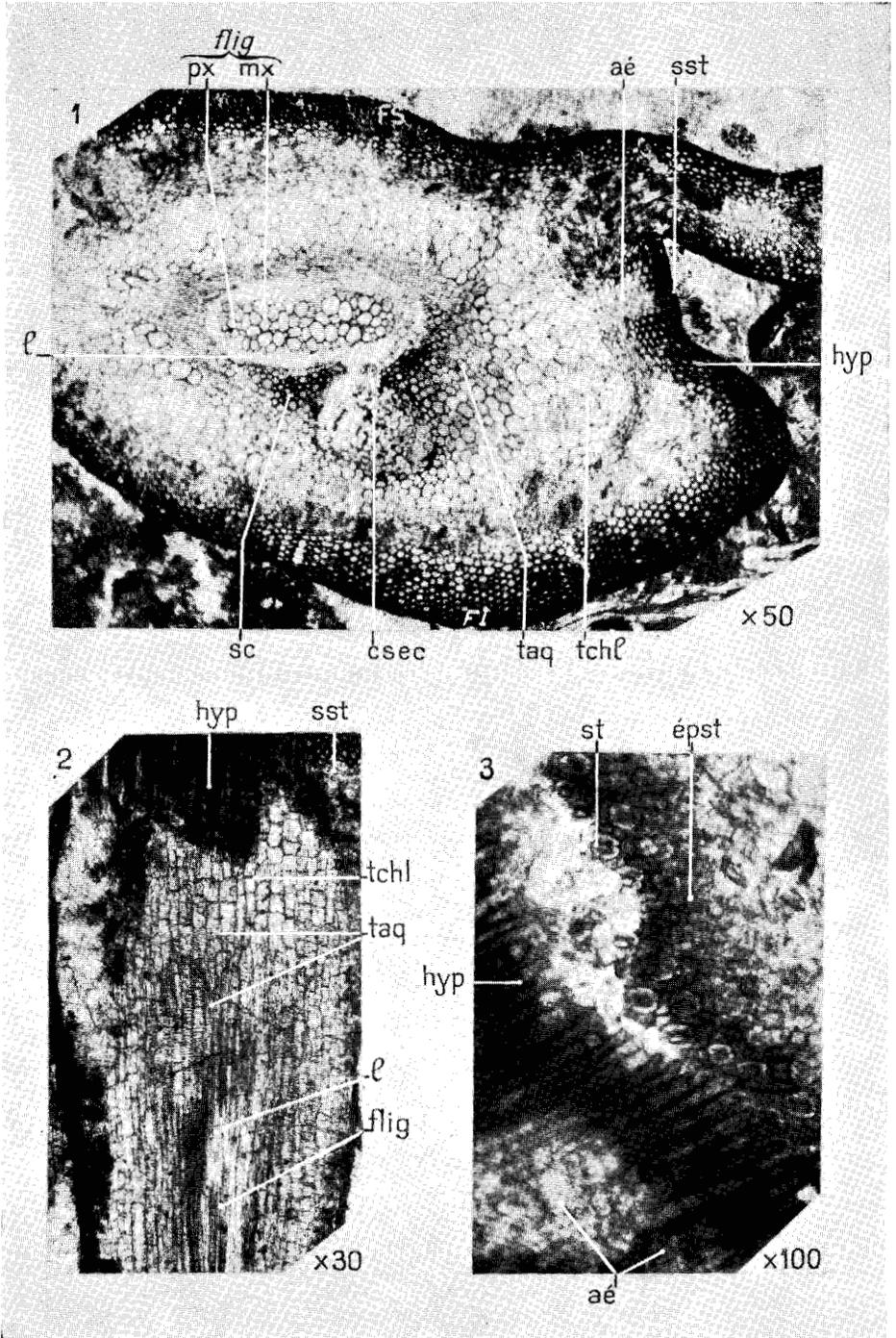


PLANCHE XVII.

ÉTUDE DES TISSUS CONSTITUANT LA FEUILLE DES EU-SIGILLAIRES.

FIG. 1. — *Coupe longitudinale suivant le plan de symétrie bilatéral de la feuille.* Gr. = 50.
(Lame n° 5. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

taq, tissu aquifère (ou aquixylème) constitué d'éléments dont la paroi est ornée d'une spirale ligneuse ; *taq i*, éléments les plus internes du tissu aquifère : ils sont allongés suivant l'axe de la feuille ; *taq e*, éléments aquifères externes : ils sont de mêmes dimensions que les cellules chlorophylliennes ; *l*, liber du faisceau vasculaire ; *tlig*, trachéides du faisceau vasculaire ; *tchl*, parenchyme chlorophyllien.

FIG. 2. — *Coupe longitudinale dans une feuille au niveau du faisceau vasculaire.* Gr. = 100
(Lame n° 5. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

tlig, trachéide rayé appartenant au faisceau vasculaire foliaire ; *l*, éléments vasculaires libériens du faisceau ; *taq i*, éléments les plus internes du tissu aquifère : ils sont allongés, cylindriques, de petit diamètre et disposés en files longitudinales ; *taq e*, éléments externes du tissu aquifère : ils sont courts, gros et ne se distinguent des cellules assimilatrices avec lesquelles ils sont en contact que par la présence d'une spirale ligneuse dans leur paroi ; *tchl*, tissu parenchymateux chlorophyllien.

FIG. 3. — *Coupe longitudinale dans une feuille au niveau du faisceau vasculaire.* Gr. = 100
(Lame n° 5. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

cl, cloison oblique, probablement criblée, d'éléments vasculaires libériens ; *taq i*, éléments les plus internes du tissu aquifère : ils sont allongés, de petit diamètre, avec une spirale ligneuse dans leur paroi et ils sont disposés en files longitudinales ; *taq e*, éléments externes du tissu aquifère : ils sont courts, de gros diamètre et à paroi ornée d'une spirale ligneuse ; *tchl*, tissu parenchymateux chlorophyllien ; *l*, éléments vasculaires libériens ; *tlig*, trachéides à paroi rayée du faisceau vasculaire.

FIG. 4. — *Coupe transversale d'une feuille d'Eu-Sigillaire.* Gr. = 10. (Lame n° 5. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

hyp, hypoderme ; *tchl*, tissu parenchymateux chlorophyllien ; *sst*, sillon stomatifère ; *fv*, faisceau vasculaire et cordon de tissu sécréteur.

FIG. 5. — *Coupe longitudinale dans une portion de la partie périphérique d'une feuille.* Gr. = 50. (Lame n° 5. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

hyp, hypoderme dont les éléments sont sclérifiés ; *tchl*, tissu parenchymateux chlorophyllien dont les cellules sont régulièrement disposées en files parallèles à l'axe du faisceau vasculaire foliaire.

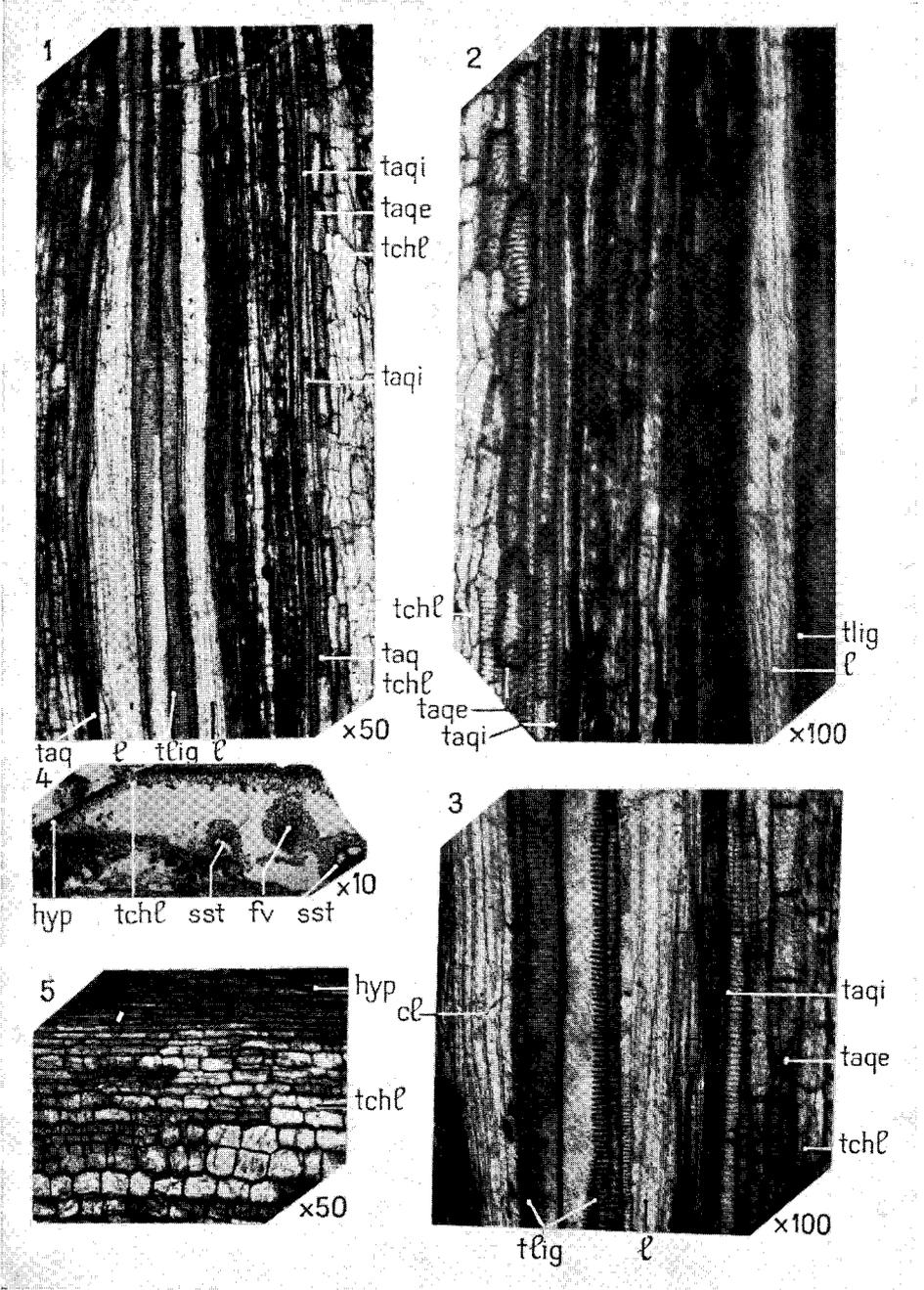


PLANCHE XVIII.

DIVERSES FORMATIONS FOLIAIRES DE LÉPIDOPHYTES.

FIG. 1. — *Coupe tangentielle au niveau d'une parenthèse de Syringodendron. Gr. = 2.*
(Lame n° 2144. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

esc, cordons sclérenchymateux (et non sécréteurs) coupés transversalement ; *aé*, aérénchyme dans lequel se sont secondairement différenciés, après la chute de la feuille, de très nombreux cordons scléreux.

FIG. 2. — *Coupe tangentielle au niveau de l'écorce moyenne d'un Syringodendron. Gr. = 15.* (Lame n° 2143-27. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

ém, écorce moyenne coupée tangentiellement ; *c?*, cordon sécréteur ou reste du faisceau vasculaire de la feuille. La première interprétation paraît être la plus vraisemblable.

FIG. 3. — *Coupe tangentielle au niveau d'une parenthèse de Syringodendron. Gr. = 2.*
(Lame n° 2143-27. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

ém, écorce moyenne coupée tangentiellement ; *esc*, cordon sclérenchymateux coupé transversalement ; *aé*, aérénchyme dans lequel se sont différenciés secondairement, après chute de la feuille, de très nombreux cordons d'éléments sclérifiés.

FIG. 4. — *Coupe tangentielle au niveau d'une parenthèse de Syringodendron. Gr. = 30.*
(Lame n° 28. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)

esc, cordons sclérenchymateux coupés transversalement ; *ém*, écorce moyenne ; *aé*, aérénchyme remplacé, après sa destruction lors de la fossilisation, par de la matière minérale et diverses formations exogènes.

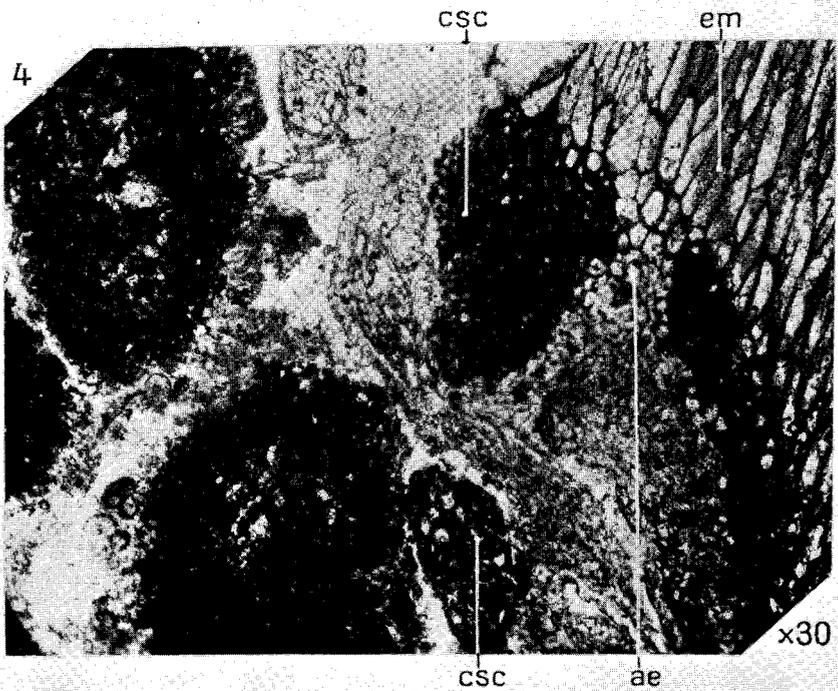
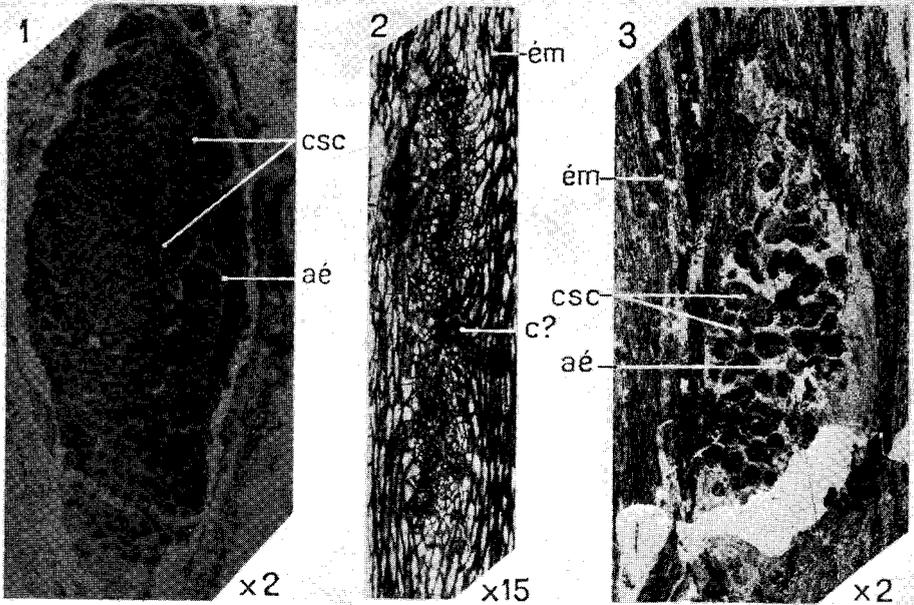


PLANCHE XIX.

DIVERSES FORMATIONS FOLIAIRES DE LÉPIDOPHYTES.

FIG. 1. — *Coupe tangentielle d'une tige de Lepidophloios au niveau de la zone des coussinets foliaires. Gr. = 2. (Lame n° 2451-1. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)*

cf, coussinet foliaire coupé transversalement ; *pchl*, parenchyme chlorophyllien ; *A*, partie de la figure représentée au grossissement 40 à la figure 1 *a* ; *flig*, trace de la fossette ligulaire ; *fv*, faisceau vasculaire libéro-ligneux coupé transversalement ; *aé*, aérénchyme.

FIG. 1 *a*. — *Partie (A) de la figure 1 représentée à un fort grossissement. Gr. = 40.*

fv, faisceau vasculaire libéro-ligneux sectionné transversalement ; *taq*, aquixylème ; *cs*, cordon de tissu à éléments sécréteurs coupé transversalement ; *aé*, aérénchyme : il s'agit d'un tissu aérifère en relation avec les parenthèses.

FIG. 2. — *Coupe transversale d'un cône sporifère de Lepidodendron. Gr. = 6. (Lame n° 2559-9. Collection du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Lille.)*

fsp, feuille sporifère sectionnée transversalement ; *A*, partie de la figure représentée au grossissement 30 à la figure 2 *a*.

FIG. 2 *a*. — *Partie (A) de la figure 2 représentée à un fort grossissement. Gr. = 30.*

hyp, hypoderme sclérenchymateux ; *tchl*, tissu parenchymateux chlorophyllien ; *taq*, aquixylème ; *l*, liber : il entoure complètement, comme un manchon, le faisceau vasculaire ligneux unique ; *flig*, faisceau vasculaire ligneux ; *cs*, cordon de tissu à éléments sécréteurs.

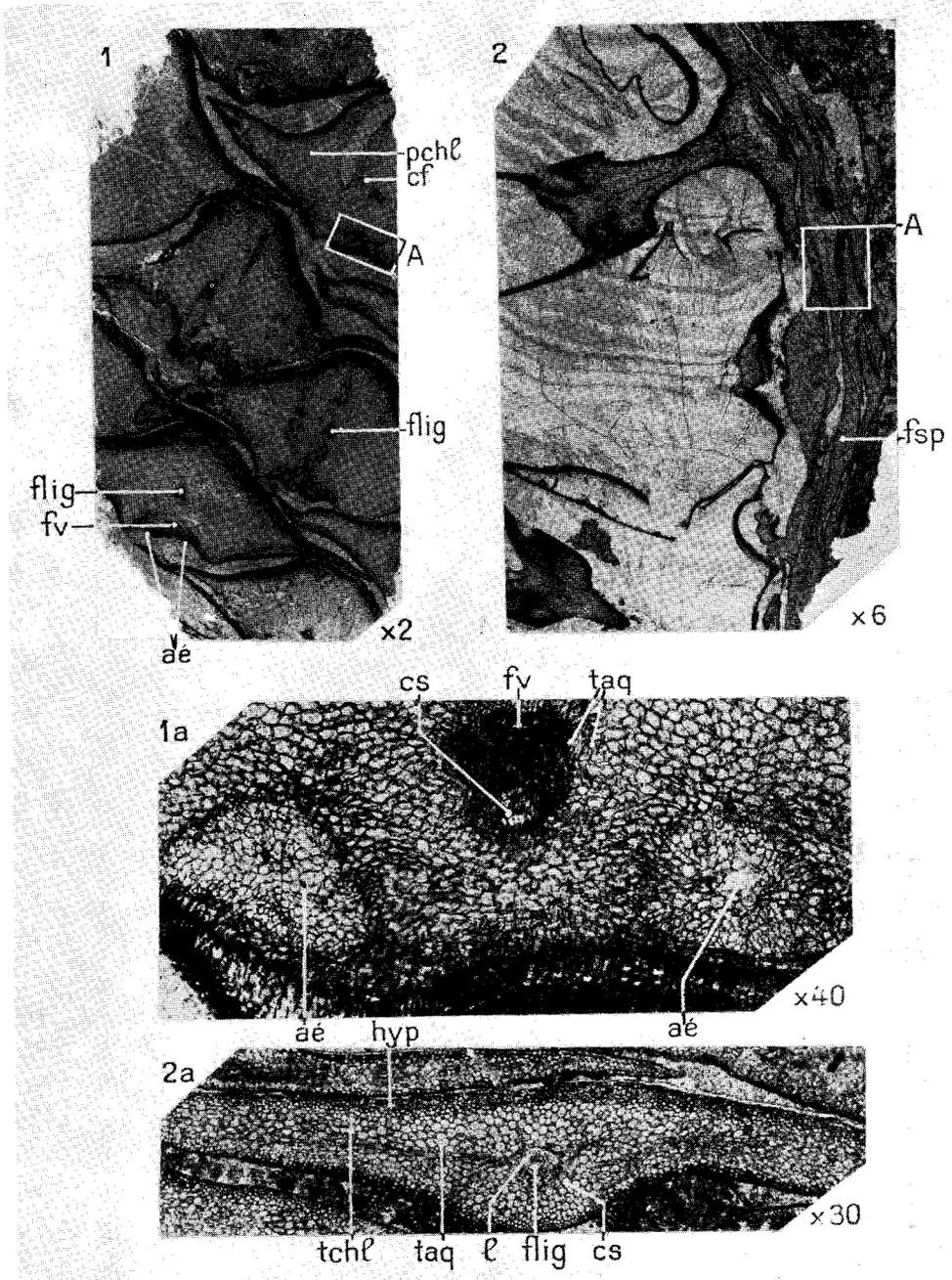


PLANCHE XX.

ÉTUDE DE L'AQUIXYLÈME DANS LES TIGES DE LÉPIDODENDRONS.

FIG. 1. — *Coupe longitudinale dans la stèle vasculaire centrale d'un fragment de tige rapporté au Lepidodendron vasculaire (Binney). Gr. = 20. (Lame n° 31. Collection D. H. SCOTT, du British Museum de Londres.)*

fas, faisceau vasculaire foliaire se détachant de la stèle caulinaire; *cs*, tissu à cellules sécrétrices; *aq*, éléments cellulaires lignifiés appartenant à l'aquixylème et dispersés au milieu de cellules parenchymateuses; *par*, cellules parenchymateuses de la moelle mixte; *b₁*, bois de première formation; *px*, protoxylème constitué de trachées; *mx*, trachéides rayés du métaxylème; *A*, partie de la figure représentée au grossissement 50 à la figure 1 *a*; *B* partie de la figure représentée au grossissement 50 à la figure 1 *b*.

FIG. 1 *a*. — *Partie (A) de la figure 1 représentée à un fort grossissement. Gr. = 50.*

Cette vue représente un tissu à cellules sécrétrices caractérisées par leur contenu foncé.

FIG. 1 *b*. — *Partie (B) de la figure 1 représentée à un fort grossissement. Gr. = 50.*

taq, éléments cellulaires dont la paroi est ornée d'une spirale ligneuse; l'ensemble de ces éléments dispersés dans le parenchyme correspond à l'aquixylème; *par*, cellules parenchymateuses de la moelle mixte; *mx*, trachéide rayé du métaxylème.

FIG. 2. — *Coupe transversale dans la stèle vasculaire centrale de la tige du Lepidodendron vasculaire (Binney). Gr. = 3. (Lame n° 000. Collection du British Museum de Londres.)*

rm, région médullaire; *b₁*, bois de première formation; *b₂*, deutéroxylème ou bois d'origine cambiale; *l*, région initialement occupée par du liber, mais, celui-ci ayant été détruit, il a été remplacé par de la matière minérale; *ts*, tissu à éléments sécréteurs.

FIG. 3. — *Coupe longitudinale dans la stèle vasculaire ligneuse d'un fragment de tige rapporté au Lepidodendron seleginoides (*) âgé. Gr. = 20. (Lame n° 74. Collection du British Museum de Londres.)*

mx, trachéides rayés du métaxylème; *taq*, éléments cellulaires dont la paroi est ornée d'une spirale ligneuse; l'ensemble de ces éléments lignifiés correspond à l'aquixylème.

(*) *Lepidodendron seleginoides* = *Lepidodendron selaginoides*.

