

LES VÉGÉTAUX VASCULAIRES

PAR
PAUL BERTRAND



INTRODUCTION À L'ÉTUDE DE
L'ANATOMIE COMPARÉE SUIVIE
DE NOTES ORIGINALES

LES VÉGÉTAUX
VASCULAIRES

A LA MÊME LIBRAIRIE

- LES PLANTES FOSSILES DANS LEURS RAPPORTS AVEC LES VÉGÉTAUX VIVANTS.
Éléments de paléobotanique et de morphologie comparée, par I. EMBERGER.
1945, 492 pages, 457 figures.
- MANUEL DE PALÉONTOLOGIE VÉGÉTALE, par L. MORET, 1943, 216 pages,
78 figures.
- PRÉCIS DE BIOLOGIE VÉGÉTALE, par A. GUILLIERMOND et G. MANGENOT,
2^e édition, 1946, 1.110 pages, 621 figures.
- MANUEL TECHNIQUE DE CULTURE DES TISSUS VÉGÉTAUX, par R. J. GAUTHÉ-
RET. 1942, 172 pages, 95 figures.
- APERÇU HISTORIQUE DES PROGRÈS DE LA BOTANIQUE DEPUIS CENT ANS
(1834-1934), par J. COSTANTIN, 204 pages, 86 figures et 17 planches.
- TRAITÉ DE CRYPTOGAMIE, par L. LUTZ, 1942, 586 pages, 374 figures et
4 planches en couleurs.
- PRÉCIS DE MYCOLOGIE. *Mycologie générale, mycologie médicale*, par M. LAN-
GERON, 1945, 676 pages, 393 figures. (*Précis médicaux*).

*Tous droits de traduction, d'adaptation et
de reproduction par tous procédés, même
photographiques, réservés pour tous pays.*

(Printed in France)

LES VÉGÉTAUX VASCULAIRES

INTRODUCTION A L'ÉTUDE
DE L'ANATOMIE COMPARÉE

SUIVIE DE NOTES ORIGINALES

PAR

Paul BERTRAND

PRÉFACE DU P^r L. EMBERGER

MASSON ET C^o, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)

1947

PAUL BERTRAND

1879-1944

Le motif de la couverture reproduit un NEUROPTERIS HETERO-PHYLLA P. Bertrand, fougère à graines ou Ptéridospermée, d'après une reconstitution de l'auteur pour le film du Palais de la Découverte (1937).



CL. FROCHON

P. Bertrand

IRIS - LILLIAD - Université Lille 1

LES VÉGÉTAUX VASCULAIRES

PAUL BERTRAND est mort le 24 février 1944. Nous devons à l'amitié que ce savant voulut bien nous témoigner, l'honneur et la tristesse de présenter ces pages.

Paul BERTRAND préparait une « Anatomie comparée des Végétaux vasculaires ». Plusieurs chapitres et notamment la grande « Introduction » de cet ouvrage étaient complètement rédigés. D'éminents Botanistes ont estimé qu'ils devaient être publiés, bien qu'ils ne représentent qu'un fragment de l'ouvrage projeté.

Voici ces pages :

Il est clair que rien n'y a été modifié. Le manuscrit était prêt, et Paul BERTRAND avait lui-même indiqué en marge que les textes étaient définitifs, comme s'il avait pressenti qu'il nous quitterait bientôt. On ne lira pas sans émotion cette œuvre dans laquelle on retrouve la pensée et la personnalité scientifiques du Maître regretté.

Nous faisons figurer ensuite la magistrale Leçon inaugurale du Savant, lors de la prise de possession de sa chaire, au Muséum National d'Histoire Naturelle.

De même, il était important d'ajouter en appendice quatre travaux, qui ont paru après la rédaction du présent ouvrage, où Paul BERTRAND complète ou rectifie, sur certains points, sa pensée. Nous y joignons la liste complète de ses travaux scientifiques.

M^{me} Paul BERTRAND a bien voulu nous confier les précieux manuscrits et autoriser la publication de cette œuvre posthume.

M. Ed. BOUREAU, qui a beaucoup fréquenté Paul BERTRAND, et qui est lui-même auteur de remarquables travaux d'Anatomie comparée, nous a secondé dans l'accomplissement d'un pieux devoir.

Enfin, la publication de l'ouvrage a été possible, grâce à une généreuse subvention du C. N. R. S. et au dévouement de M^m. MASSON et C^{ie}.

Au nom des Botanistes, nous remercions toutes ces personnalités de leurs concours bienveillant, grâce auquel ce volume a pu voir le jour.

Montpellier, 5 novembre 1945.

L. EMBERGER.

AVERTISSEMENT AU LECTEUR PLAN DE L'OUVRAGE

Le présent volume constitue l'introduction naturelle et indispensable aux *Éléments d'Anatomie comparée des Végétaux vasculaires*, que nous espérons pouvoir publier prochainement. Il s'agit donc aujourd'hui d'une simple entrée en matière, destinée à déblayer le terrain, c'est-à-dire à écarter de notre route les objections et les incertitudes, qui gênaient ultérieurement la description des caractères anatomiques, sujet de notre prochain volume.

Avec VAN TIEGHEM et son école, les progrès s'étaient matérialisés dans la rigueur des définitions, dans l'exactitude et la précision inexorables des descriptions. Comme de juste, les plantes modernes, les Angiospermes, suscitaient les plus grands efforts. Mais une source de progrès nouveaux devait jaillir à partir de 1880 de l'exploration anatomique de tous les types anciens ou primitifs : Cryptogames vasculaires, c'est-à-dire Psilotaes, Lycopodiales et Fougères, d'un côté, et Végétaux fossiles à structure conservée, principalement Filicales primitives et Ptéridospermes de l'autre côté.

De cette exploration, due à peu près exclusivement aux auteurs français et anglo-saxons sont sortis des résultats fondamentaux, qui se trouvent énoncés en grande partie dans les ouvrages de BOWER, LIGNIER, TANSLEY, GEBEL, FAMES, W. ZIMMERMANN. Toutefois les publications de LIGNIER sont peu répandues ; sa notice scientifique, véritable manuel d'Anatomie, tirée à un petit nombre d'exemplaires, est pratiquement introuvable... Quant aux ouvrages de BOWER, TANSLEY, GEBEL, etc... bien

qu'offrant le caractère de manuels ou de traités généraux, ils ont l'inconvénient d'être écrits en anglais ou en allemand et d'être, par conséquent, peu lus en France, ou du moins pas consultés autant qu'on le devrait faire. Tout cela nous amène à conclure que nous devons, dans toute la mesure de nos forces, contribuer à diffuser les idées modernes, si nous voulons que les chercheurs français, les futurs anatomistes, soient prêts à repartir de l'avant et ne se laissent pas détourner de leur tâche par des théories brillantes, mais périmées.

Telles sont nos préoccupations d'avenir : conserver à l'école anatomique française la réputation et l'activité qu'elle a manifestées depuis soixante ans, et cela nous trace notre programme. Nous nous proposons ici :

1° De chercher dans les conceptions anciennes l'origine et la genèse de nos propres conceptions.

2° De préciser nos méthodes de travail, nos idées directrices, d'en montrer la valeur.

3° D'expliquer avec toute la clarté désirable pourquoi et comment ces principes et ces méthodes imposés par l'expérience, soumis chaque jour à l'épreuve brutale des faits nouveaux nous ont guidés, nous et nos confrères anglo-saxons, vers des solutions meilleures, vers une compréhension plus satisfaisante et plus juste de l'organisation anatomique des végétaux vasculaires, dont ils nous ont finalement révélé l'histoire évolutive.

*
* *

Cette Introduction comprend cinq parties :

La première résume les grands faits de l'histoire de l'Anatomie végétale.

La deuxième est consacrée aux Méthodes. Dans toute recherche scientifique moderne, soucieuse de progrès et d'exactitude, la question des méthodes doit passer au premier plan. C'est la qualité et la rigueur des méthodes mises en œuvre, qui seules peuvent nous garantir la valeur et la solidité des résultats obtenus.

A l'amélioration des méthodes est lié étroitement le progrès récent de nos idées en matière d'évolution. Or, pour atteindre ce but, pour vaincre les incertitudes et les confusions où l'on était tombé, il a fallu soumettre à une critique sévère les procédés de raisonnement et de recherche usités jusque là (1). Ainsi, il appa-

(1) Cf. W. ZIMMERMANN : Vererbung erworbener Eigenschaften und Auslese. Jena, 19.

raît que des considérations générales sur l'évolution forment le complément naturel au chapitre des Méthodes.

La troisième partie est consacrée aux grandes théories de Morphologie végétale. La Morphologie est née du désir qu'éprouvaient GÆTHER et ses contemporains de relier les différentes formes entre elles. A l'origine, il s'agissait exclusivement des formes extérieures. D'autre part, dans les nombreuses conceptions qui se succédèrent au cours du XIX^e siècle, l'imagination avait plus de part que la réalité, et c'est pourquoi on pourrait à juste titre appliquer en bloc à ces théories l'appellation de Morphologie idéaliste, réservée d'ordinaire aux travaux de l'école de GÆTHER-BRAUN.

Les travaux de VAN TIEGHEM de 1869 à 1880 montrent que seule l'organisation interne peut fournir une base solide à la Morphologie. A dater de cette époque, l'Anatomie comparée s'avère indispensable pour déterminer la valeur morphologique d'un membre ou d'un organe. Avec J. COSTANTIN, la recherche de l'origine des formes entre dans le domaine de l'expérimentation. Là encore l'anatomie contrôle les données de l'expérience.

Il suffit de rappeler ces faits pour souligner que l'histoire de la Morphologie et des grandes théories morphologiques possède un intérêt de premier ordre au point de vue de la genèse de nos idées actuelles sur la constitution des végétaux vasculaires. L'histoire de l'Anatomie comparée elle-même n'offre à cet égard qu'un intérêt secondaire, et c'est pourquoi le bref aperçu que nous lui consacrons est rejeté à la fin du volume sous forme d'appendice.

La quatrième partie est consacrée aux questions de Morphogénèse. Aux grandes théories de Morphologie végétale, étudiées dans la première partie, nous opposons par conséquent les notions modernes, dues, en dernier ressort, à l'emploi de la méthode objective et réaliste. C'est du même coup, l'élimination de toutes les interprétations fondées sur un plan préétabli de la Création ou sur une vue de l'esprit, variable d'un chercheur à l'autre. Est-il besoin de souligner que ces notions de Morphogénèse sont indispensables au botaniste qui veut faire un usage extensif de l'Anatomie comparée ?

La cinquième partie du présent ouvrage a pour objet de faire connaître les bases de nos conceptions actuelles sur l'origine et l'évolution des végétaux vasculaires. Ce sont :

1^o *Une grande théorie générale*, plus exactement, une hypothèse de travail très souple, indéfiniment perfectible, c'est la conception de la Filicale primitive de LIGNIER (ou *théorie du mériphyte*).

2° *La notion de protostèle*, unité anatomique élémentaire que l'on retrouve toutes les fois que l'on a affaire à des parties de la plante ayant conservé les caractères primitifs.

3° *Une méthode systématique d'investigation* : à savoir, l'étude de toutes les régions d'insertion offertes par le corps de la plante, ramifications de tous ordres et de toute espèce. Dans toutes les parties où un organe s'insère sur un autre, on pratique des sections transversales successives. Cette étude complète l'étude des points de végétation. Elle permet de se passer, à la rigueur, de l'embryogénie. Elle supplée avantageusement l'ontogénie des plantules. Elle aboutit, en somme, à une extension de l'étude des phénomènes du développement. Elle conduit à une généralisation très fructueuse de la loi biogénétique fondamentale de SERRES-MULLER ou *Loi de récapitulation ontogénique et phylogénique*.

I

LES GRANDS FAITS
DE L'HISTOIRE DE L'ANATOMIE
VÉGÉTALE

Tous les progrès de l'Anatomie végétale sont liés aux perfectionnements du microscope et à la technique des dissections et de la phytotomie. L'Anatomie végétale est née du jour où l'on a disposé de verres grossissants suffisants pour faire des observations plus minutieuses que celles que l'on pouvait faire à l'œil nu. De bonne heure également, on pensa à appliquer aux végétaux la méthode des dissections, qui avait permis de mettre en évidence les différents organes renfermés dans le corps de l'homme et des animaux.

En 1660, Robert HOOKE apporta les premiers perfectionnements importants au microscope composé. Curieux d'éprouver la puissance de son instrument, il s'en servit pour examiner toutes sortes d'objets. Il fit des observations *sur la structure cellulaire du charbon de bois, du liège, de la moelle*. C'est aussi HOOKE qui le premier se servit du mot de cellule.

Les premiers travaux d'Anatomie végétale parurent peu de temps après. Ils sont dûs à MALPIGHI et à GREW et furent présentés à la *Société royale de Londres* en 1671. L'œuvre de MALPIGHI est empreinte d'intelligence et d'originalité ; elle n'a toutefois pas la valeur de son œuvre relative aux animaux. Son mémoire (*Anatomes plantarum idæa* 1671-75) rédigé en latin, en style grandiloquent, demeure somme toute très superficiel. C'est, nous dit J. SACHS, une synthèse grandiose et brillante des connaissances qu'il avait rassemblées.

Le livre de GREW (*The Anatomy of plants*, 1682) est beaucoup plus instructif. Pour mener à bien ses recherches l'auteur avait dû faire un grand nombre de dissections, préparer des sections transversales, radiales et tangentielles, qu'il examinait en lumière réfléchie. Son mémoire, rédigé d'une manière claire et méthodique, est accompagné de nombreuses planches, finement exécutées pour la plupart.

Cependant GREW a commis de graves erreurs au point de vue histologique. Il s'est imaginé qu'une trame très fine, constituée par des fibrilles entrelacées, réunissait entre eux tous les éléments anatomiques : cellules parenchymateuses et fibres de l'écorce, cellules parenchymateuses de la moelle, vaisseaux de bois et rayons médullaires.

MALPIGHI et GREW, partageant les croyances de leur époque, cherchaient à retrouver dans le corps des végétaux des organes correspondant à ceux des animaux et assurant les mêmes fonctions. Faute d'observations suffisantes, leur interprétation physiologique des structures est demeurée défectueuse, et nous ne nous y arrêterons pas. Nous rappellerons que ces auteurs ne surent pas distinguer le liber du bois de printemps. Ils admirent que les nouvelles couches de bois sont le produit de la transformation périodique des couches internes de l'écorce.

En raison de la qualité de ses dessins, le mémoire de J. HEDWIG (*Fundamentum historiae Muscorum*, 1783) doit être cité après celui de GREW. Les planches d'HEDWIG reproduisent fidèlement la morphologie interne et externe des Mousses et tous les détails de leurs organes reproducteurs. Cette figuration minutieuse et soignée caractérise aussi la plupart des ouvrages allemands parus au cours du XIX^e siècle.

Cependant, à la suite des travaux de John RAY et de TOURNEFORT, le classement des plantes d'après leurs caractères morphologiques les plus apparents demeura la préoccupation exclusive des botanistes. L'étude des caractères anatomiques, plus pénible et plus avide, ne semblait pas fournir à la classification des bases aussi pratiques. D'ailleurs c'étaient les usages et les applications des végétaux que l'on avait en vue à cette époque ; on recherchait avant tout les épices et les remèdes, les tisanes laxatives ou fébrifuges, la préparation des parfums et des onguents. On s'intéressait ensuite aux aliments, aux diverses sortes de bois.

Au début du XIX^e siècle, BRISSEAU de MIRBEL remit en honneur les études anatomiques, qui avaient été délaissées depuis MALPIGHI et GREW. Négligeant la botanique systématique, cet

auteur donna la première place à l'étude de la structure interne et fut d'ailleurs vivement critiqué à ce sujet par ses contemporains. Il découvrit le fonctionnement de l'assise génératrice du bois et du liber, contribuant ainsi à résoudre le problème de la croissance en épaisseur des arbres.

Il y a lieu de citer ici plusieurs auteurs allemands qui rivalisèrent d'émulation dans les études micrographiques : LINK, BERNHARDI, TRÉVIRANUS, MOLDENHAWER. Chacun d'eux ne réalisa pourtant que de petits progrès.

L'œuvre de H. von MOHL est nettement supérieure à celle des auteurs précédents. Par la persévérance et la minutie qu'il apportait dans ses travaux, par l'étendue des sujets qu'il a traités, MOHL occupe une place de premier rang dans l'histoire de l'anatomie (1830-1872).

On sait l'importance que BRONGNIART attachait à l'anatomie comparée pour la classification botanique, mais encore et surtout pour l'étude des végétaux fossiles. « Seule la connaissance des caractères anatomiques, disait-il, doit nous permettre avec le temps de classer correctement ces derniers et d'indiquer leurs rapports avec les végétaux actuels. »

Cependant les anatomistes s'étaient heurtés depuis le début du siècle à de grosses difficultés dans la compréhension des structures qu'il observaient. C'est qu'en effet on ignorait tout de l'origine des cellules et leur contenu. On décrivait donc d'une manière plus ou moins exacte le corps des végétaux, mais sans rien savoir de la matière vivante.

Deux théories cellulaires sont en présence :

La première, la plus ancienne, est due à G. F. WOLFF (1759).

En étudiant les points de végétation, cet auteur croit voir les cellules et les vaisseaux apparaître sous forme de gouttelettes dans une masse gélatineuse, transparente, homogène (= subst. cellulaire). Ce sont ces gouttelettes ou ces cellules gonflées de suc nourricier qui, en se dilatant, produisent la croissance du végétal. De nouveaux éléments (cellules et vaisseaux intercalaires) apparaissent d'ailleurs dans les interstices entre les premières formes.

MIRBEL (1802-1815) adopte la théorie de WOLFF et l'applique au cambium, c'est-à-dire à l'assise génératrice qu'il a découverte entre bois et liber, mais qu'il confond avec la sève nourricière qui la remplit. C'est cette confusion, toute relative, que SACHS critique amèrement.

La deuxième théorie est due à K. SPRENGEL (1802) et est admise par la plupart des botanistes allemands, LINK, TREVIRA-

NUS, etc... D'après ces auteurs, dans tout organe en voie de croissance, les cellules nouvelles se développent aux dépens de granulations contenues dans les cellules anciennes. Ces granulations grossissent, prennent l'aspect de vésicules, puis de cellules. SPRENGEL identifie même ces granulations aux grains d'amidon. SCHLEIDEN modifie la théorie, (1838) et attribue ce rôle aux noyaux découverts par R. BROWN dans l'épiderme des Orchidées. SCHLEIDEN exerce une grosse influence et il faudra toute la valeur scientifique des travaux de MOHL et de NAËGELI pour réfuter ses conceptions.

En l'espace de dix ans (1840-1850), grâce aux travaux d'UNGER et de NAËGELI sur les points de végétation, des progrès décisifs furent réalisés. On découvrit simultanément la vraie nature de la cellule, [le noyau (R. BROWN 1831) et le protoplasme (SCHLEIDEN 1838, MOHL, 1844)] et son mode de multiplication à partir des initiales. Les découvertes d'UNGER et de NAËGELI ont eu un retentissement énorme et ont montré l'importance des méristèmes terminaux. De là sont sorties les études de VAN TIEGHEM et de HANSTEIN. Enfin HOFMEISTER établit du premier coup l'Embryologie comparée de tous les végétaux vasculaires et des Mousses sur des bases inébranlables (1849-1851).

Aux travaux de MOHL et de ses contemporains, on doit des progrès considérables dans la connaissance des principaux éléments anatomiques : fibres, vaisseaux, stomates, etc..., composition et parcours des faisceaux. Il faut citer également HANSTEIN, qui continua les travaux de NAËGELI et publia le premier travail d'ensemble sur la croissance terminale des Angiospermes.

Dès cette période (1850-1870) par conséquent, les botanistes comprennent l'importance des méristèmes terminaux pour l'édification du corps de la plante et s'adonnent à l'étude des phénomènes du développement.

En Allemagne, grâce aux perfectionnements apportés au microscope et sous l'influence des découvertes dues à H. MOHL, UNGER, NAËGELI, HOFMEISTER, de nombreuses écoles botaniques se fondèrent à partir de 1850. Parmi les anatomistes allemands de cette période, il faut rappeler les noms de : J. SACHS, de BARY, METTENIUS, E. RUSSOW, CASPARY, puis SCHWENDERER et STRASBURGER. Vers 1880-90, le déclin survint. SOLMS-LAUBACH et KNY sont, peut-on dire, les derniers représentants de cette phalange d'anatomistes. Alors, une nouvelle école se fonda sous la direction d'un élève de SACHS, K. GÖBEL, qui étudia avec intensité les questions de Morphologie et d'Organographie. Il a marqué d'une pro-

fonde empreinte cette partie de la botanique de 1885 à 1932 (1).

En France, c'est en utilisant au maximum les résultats fournis par l'ontogénèse, que VAN TIEGHEM réussit à faire progresser l'anatomie végétale. Ses travaux suscitèrent ceux de Ch. FLAHAULT, (1878) H. DOULIOT, (1890), Léon FLOT, (1900). L'organisation des méristèmes, le fonctionnement des initiales furent ainsi précisées chez un grand nombre de végétaux vasculaires. Rappelons le mémoire de VAN TIEGHEM sur la racine (1871), puis celui de VAN TIEGHEM et DOULIOT sur l'origine des membres endogènes. Léon FLOT, à son tour, étudia l'ontogénèse des feuilles et décrivit la différenciation progressive de leurs divers tissus (1907).

Dans le domaine de l'Anatomie comparée une émulation fructueuse s'établit entre travailleurs formés sous des maîtres divers. A l'étude du tissu libérien, sont attachés les noms de JANCZEWSKY, Henri LECOMTE, G. CHAUVEAUD, L. J. LÉGER, É. PERROT ; à celle du péricycle, le nom de L. MOROT ; à l'étude des Fougères, sont attachés les noms de G. POIRAULT, P. LACHMANN, Ch. E. BERTRAND et F. CORNAILLE.

On doit à Ch. Eug. BERTRAND quatre monographies qui ont fourni des résultats fondamentaux pour la compréhension des types anciens : les Trésiptéridées, végétaux primitifs, ayant conservé leur rhizôme primordial, mais dépourvus de racines, les *Poroxyton* (en collaboration avec B. RENAULT) végétaux permettant de retracer les origines du faisceau foliaire cycadéen. Le *Phylloglossum* (Lycopodiale réduite) et le *Lepidodendron Harcourtii* (importance des traces sporophyllaires et des cordons foliaires pour l'origine et l'évolution des Lycopodiales. Ce dernier travail fut complété par la monographie sur le *Lepidodendron selaginoïdes*, dû à Maurice HOVELACQUE.

Les travaux et les découvertes que nous rappelions tout à l'heure, et qui ont fait réaliser à l'anatomie comparée de si grands progrès de 1840 à 1851, puis de 1851 à 1880, sont essentiellement le fruit de la méthode objective et réaliste. Cela n'a pas manqué de frapper les contemporains et d'avoir une grosse influence sur la marche des idées.

C'était le triomphe de l'école réaliste fondée en Allemagne par SCHLEIDEN, qui prétendait réduire tous les phénomènes

(1) L'« Organographie » de GOEBEL, qui a eu 3 éditeurs, à résolu par des observations pratiques maint problème de morphologie évolutive, élucidé mainte question, touchant aux rapports de la forme et de la structure. Cette œuvre possède donc des affinités étroites avec la morphologie expérimentale de J. COSTANTIN.

La « Morphologie végétale » de POTONIÉ est également à mentionner.

Les deux livres ont apporté une importante contribution aux problèmes de la Morphologie évolutive.

biologiques à des réactions d'ordre mécanique et chimique. Dans les travaux de VAN TIEGHEM sur la racine, sur les symétries de structure des différents organes, la description de l'organisation anatomique tient la première place ; l'étude physiologique vient ensuite ; les hypothèses de travail sont réduites au minimum, parfois même totalement absentes.

C'est encore la constatation objective des faits qui domine l'œuvre de LIGNIER. Ses travaux d'anatomie pure et comparée sont des modèles de rigueur et de finesse, où tous les faits sont minutieusement établis. Les déductions qu'il en a tirées sur la morphologie des premiers végétaux vasculaires lui assurent une renommée mondiale et le classent, avec VAN TIEGHEM, au nombre des grands anatomistes.

La nécessité d'aller de l'avant et d'explorer les domaines inconnus ne peut pas se satisfaire de la description sèche des faits. L'hypothèse de travail est un guide, une aide précieuse à laquelle nous devons presque fatalement avoir recours, ne fût-ce que pour classer les faits et orienter la suite des recherches. L'emploi de plusieurs hypothèses concurrentes est un bon moyen de palper le terrain et de découvrir finalement la fissure ou le joint, par où l'on pénétrera au cœur de l'énigme.

Les anatomistes anglais ont longtemps maintenu l'hypothèse de travail dans ce rôle auxiliaire, et ils ont évité soigneusement de l'ériger en grande théorie morphologique. La description objective des structures a conservé le premier rang dans leurs travaux. La multiplicité des interprétations invoquées d'un travail à l'autre leur a permis, d'ailleurs, d'être rarement prisonniers d'une idée préconçue. C'est certainement à cette discipline que sont dûs les résultats enregistrés par les anatomistes anglais de 1895 à 1940. Comparés à ceux de l'école de VAN TIEGHEM, on peut remarquer que les travaux de l'école de BOWER tiennent mieux compte de la phylogénie, sans négliger la physiologie.

En terminant, il n'est que juste de constater que les grands progrès réalisés par l'anatomie comparée, au cours des quarante dernières années, sont dûs à peu près exclusivement aux travaux des auteurs anglais et français, travaux auxquels il faut adjoindre ceux de l'école américaine de COULTER et CHAMBERLAIN, ceux d'A. GRAVIS, de Liège, ceux de J. C. SCHOUTÉ, de Groningue et ceux de K. GEBEL.

II

MÉTHODES
ET GRANDES THÉORIES
DE MORPHOLOGIE VÉGÉTALE

A. — IMPORTANCE DES MÉTHODES

DANS toute recherche scientifique moderne, la question des méthodes joue un rôle capital et doit être l'objet d'un examen très sérieux. C'est la nature et la qualité des méthodes employées qui seules peuvent nous garantir la solidité et la valeur des résultats obtenus. En matière de biologie animale ou végétale, toute erreur de méthode ou d'interprétation peut éloigner du but indéfiniment. Si au cours d'une recherche difficile on rencontre des obstacles particuliers, il sera bon d'interrompre le travail de laboratoire et de se mettre à méditer sur la méthode employée.

Dans le travail scientifique, il convient de distinguer deux choses : l'observation et l'interprétation, la récolte des faits et leur mise en œuvre.

1^o RÉCOLTE DES FAITS

La récolte des faits exige du chercheur autant de soin dans les opérations matérielles (coupes, colorations, enrobements, dessins) que de perspicacité dans les observations. Nous nous bornerons à des réflexions d'ordre général.

1^o Tout chercheur doit veiller jalousement à ne pas emmagasiner des faits mal compris ou mal observés. Il arrive souvent que l'on institue de grandes discussions qui auraient pu être évitées, si l'on avait regardé de plus près les faits qui en sont l'objet. Exemples : discussions, qui se sont élevées au sujet de l'origine des cellules en raison des observations incomplètes, effectuées sur les points de végétation, de 1750 à 1840. Discussions au sujet de la nature des corps jaunes des bogheads, dues à ce que certains auteurs ne tenaient aucun compte des sections horizontales, et à ce que d'autres auteurs ne s'inquiétaient pas de l'état de conservation des organismes étudiés.

2^o Dans les observations anatomiques, il faut tenir compte de l'épaisseur de la coupe et de son orientation, de l'état de conservation des cellules et des tissus. Avec les plantes fossiles, il faut encore tenir compte des conditions de fossilisation et de la nature de la matrice.

3^o Les coupes transversales doivent être lues dans les deux sens : en série ascendante et en série descendante. Faute de procéder à cette double lecture, on n'a qu'une idée imparfaite et inexacte des parcours de faisceaux et de l'organisation anatomique des sujets étudiés. Cette observation s'applique aussi bien aux plantules qu'à toutes les ramifications, c'est-à-dire à toutes les insertions d'un organe sur un support quel qu'il soit.

Un phénomène aussi répandu que l'envahissement de la tige par les structures foliaires (phénomène néanmoins très complexe, parce qu'il est lui-même la résultante de deux ou trois processus distincts) ne peut pas être compris, si l'on ne s'est pas entraîné de longue date à lire les parcours de faisceaux et les coupes transversales dans les deux sens.

4^o Il faut éviter de procéder à une sélection arbitraire des faits en vue de démontrer telle ou telle théorie. Cette méthode ne peut procurer que des succès fragiles et éphémères. Ce sont les faits négligés qui souvent fournissent la solution du problème que l'on se pose. Souvent aussi, ils renferment la source des découvertes futures. Dans l'étude des plantules par exemple : l'extrémité du cotylédon est aussi importante à considérer que sa base ou que l'extrémité de la radicule. Or, on a consacré de longs travaux à la description des plantules en négligeant systématiquement l'extrémité distale du cotylédon.

5^o *Enregistrement des faits.* — En parcourant les travaux d'anatomie pure et comparée publiés depuis 1850 à nos jours, travaux dus à des auteurs d'origine et de formation très variées, on s'aperçoit que leur valeur réside dans la description et la

figuration des faits observés, bien plutôt que dans l'interprétation qui en est donnée et qui est toujours sujette à révision.

C'est par des dessins exacts et minutieux, aussi nombreux que possible, par des descriptions claires et précises, au total : par une large démonstration des faits observés que l'on fournit des bases sûres à l'Anatomie comparée.

Les dessins ont, pour le progrès scientifique, plus d'importance que le texte. Ils doivent exprimer ce que l'auteur voit ou croit voir. Deux dessins de plus en disent plus long que dix pages de description. La critique la plus sérieuse que l'on puisse adresser aux travaux parus depuis 1850, c'est qu'ils ne renferment pas assez de dessins dans le texte et que les figures sont trop souvent sous forme de planches à la fin du mémoire. Il faut également faciliter au lecteur la compréhension des figures en simplifiant à la fois les indications littérales et la terminologie.

2^o TRAVAIL DE LA PENSÉE. — RAISONNEMENT

MANIÈRE D'INTERPRÉTER ET DE CLASSER LES FAITS

Quelle idée se fait-on exactement des faits ou des phénomènes que l'on observe ? Que croit-on avoir vu ? Comment s'explique-t-on la réalisation de telle ou telle structure ? Telles sont les questions qui se posent dès que, dépassant le stade de l'anatomie descriptive, on s'intéresse au devenir des organes et des tissus, à l'ontogénie et à la phylogénie.

Il faut remarquer tout d'abord que certains auteurs ne savent pas distinguer entre la constatation objective des faits et l'interprétation qu'ils en donnent. Sous le couvert, d'une formule ingénieuse ou d'une terminologie de circonstance, ils affirment que leur interprétation est l'expression même des faits.

ZIMMERMANN conseille à ce sujet de séparer soigneusement le champ de l'observation et celui du raisonnement. Il pose en principe : 1^o que les observations défectueuses ne peuvent être rejetées que par d'autres observations plus rigoureuses ; 2^o qu'un raisonnement inexact ne peut être redressé et corrigé que par un raisonnement juste. Ainsi les faits sont impuissants à rectifier une conclusion erronée, si l'auteur ne fait pas l'effort de raisonnement nécessaire. De même aucun raisonnement ne peut écarter un fait gênant, si ce fait a été bien observé et exactement décrit.

ZIMMERMANN a montré que dans l'examen des questions de descendance et de transformisme, la plupart des fautes qui ont été commises sont dues à des confusions de toute espèce :

1^o Confusion d'objets différents dans l'esprit de l'auteur ou des contradicteurs, mais surtout confusion entre l'interprétation et les faits observés, confusion d'interprétations différentes.

2^o Confusion de problèmes différents, par exemple, confusion de processus ou de phénomènes distincts sous le même vocable, méconnaissance de la complexité de certains phénomènes.

Nous concluons que l'on doit rejeter délibérément toutes les expressions vagues et nuageuses qui entretiennent le trouble au sujet de phénomènes ou de processus bien distincts, qu'une analyse plus aiguë conduit à séparer les uns des autres.

Les hypothèses de travail constituent incontestablement de puissants moyens d'induction, des guides précieux dans l'exploration des domaines inconnus, il faut seulement savoir s'en affranchir à temps, c'est-à-dire être toujours prêt à les rectifier à la lumière des faits, ou même à les remplacer par d'autres. C'est en changeant les méthodes et les points de vue que l'on exerce un contrôle efficace sur la réalité des faits observés et sur l'interprétation qu'il convient de leur donner.

Il nous paraît utile de compléter ces notions générales en précisant ce qu'il faut entendre par méthodes classiques.

3^o MÉTHODES CLASSIQUES ET MÉTHODES ROUTINIÈRES

Nécessité des contrôles multiples. Les méthodes classiques consistent à n'admettre comme certains que les faits qui ont été contrôlés et vérifiés par des procédés aussi variés et aussi différents que possible. Toute méthode, dite classique, suppose donc implicitement l'emploi de contrôles multiples. Évidemment le nombre des contrôles n'a pas besoin d'être très grand pour être suffisant, à la condition toutefois qu'ils soient effectués par des procédés réellement différents. De même qu'il suffit de trois points pour définir un cercle et de quatre points pour définir une sphère, etc..., on peut admettre que le nombre des méthodes différentes nécessaires pour définir un fait doit être voisin de trois. Un fait contrôlé par quatre ou cinq procédés différents acquiert donc une très grande certitude. Il y a lieu cependant de s'assurer, dans chaque cas particulier, que le nombre des contrôles envisagés est suffisant.

D'après ce que nous venons de dire, les méthodes classiques sont apparentées aux méthodes géométriques. L'anatomie végétale n'est elle-même qu'une application de la géométrie dans l'espace. Rappelons que pour définir la forme d'un objet il est nécessaire d'employer trois plans de projection, ou encore de multiples plans de section. Ce sont ces analogies géométriques qui autorisent à évaluer à trois le nombre des procédés d'observation nécessaires pour définir un fait biologique ; cela peut être exact dans un grand nombre de cas (1). Dans les cas plus compliqués, tout esprit juste et « ayant de la géométrie » saura apprécier le nombre de contrôles supplémentaires qu'il est nécessaire d'opérer.

L'emploi des contrôles multiples est indispensable dans la recherche des affinités entre les différents groupes végétaux. Un relevé rapide montrerait que, pour effectuer cette recherche, on peut recourir à dix ou douze sortes de caractères : morphologiques, histologiques, cytologiques, sexuels, chimiques, etc... L'emploi simultané de trois groupes de caractères *nettement différents* permet d'établir, avec une grande approximation, les grandes lignes de l'arbre généalogique.

Discussion des idées reçues toutes faites, ou enseignées sans démonstration suffisante. On a toujours raison de s'insurger contre les conceptions répandues dans les milieux scientifiques, même si elles sont universellement admises depuis un grand nombre d'années, comme les doctrines de l'évolution et de la sélection naturelle. C'est en les discutant, en les soumettant à l'épreuve des faits nouveaux, en les examinant de points de vue très différents, que l'on prouve la force ou la faiblesse des idées reçues. Tout contrôle exécuté loyalement ne peut que contribuer à la manifestation de la vérité et à la réalisation de nouveaux progrès.

Il en va tout autrement quand on part en guerre, à l'étourdi, contre les méthodes et les principes classiques. Ici il faut prendre garde que, suivant les circonstances, le mot *classique* est employé dans deux sens très différents. Pour beaucoup d'esprits révolutionnaires, *classique* est synonyme de *routinier*. Un procédé d'étude est classique parce que, faute d'effort ou d'imagination, on n'en a pas trouvé de meilleur. Certaines conceptions, dites classiques, alors qu'elles devraient être appelées routinières et paresseuses, réussissent à s'imposer pendant de longues années, faute d'un examen critique.

(1) Il est évident que, en matière d'anatomie et en matière d'affinités, le nombre des contrôles nécessaires et suffisants est 3, comme pour la définition d'un objet dans l'espace.

L'arbre généalogique, contrairement à ce que l'on a supposé parfois, tient tout entier dans l'espace à 3 dimensions.

De même l'expression de *principes classiques* ne devrait pas servir à désigner des axiomes dogmatiques, sanctionnés par la routine. Elle ne peut, en toute bonne foi, être appliquée qu'à des faits maintes fois observés et vérifiés. Dire que : *la différenciation basipète des faisceaux foliaires, la différenciation hâtive de certains organes et de certains tissus, l'évolution différentielle des membres ou des organes* sont des principes classiques, c'est constater que les faits qu'il énoncent sont tellement connus sous tous leurs aspects, si solidement établis, qu'ils sont définitivement acquis à la science. Et cela nous permet de conclure que toute théorie ou toute interprétation, qui se trouve, à un moment donné, en contradiction avec les principes classiques, est par cela même sujette à caution.

En résumé, classique ne veut pas dire routinier, ni dogmatique, mais certitude acquise, par des méthodes dont la clarté et la rigueur sont comparables à celles des méthodes géométriques.

Les considérations sur la Doctrine de la Métamorphose des feuilles et sur la Morphologie idéaliste nous permettront d'affirmer de nouveau l'importance des méthodes de raisonnement et la nécessité des contrôles multiples, aussi bien dans l'interprétation que dans l'observation des faits.

4° MÉTHODE OBJECTIVE ET RÉALISTE

IMPORTANCE DES CARACTÈRES ANATOMIQUES POUR LA MORPHOLOGIE ÉVOLUTIVE

Les travaux d'UNGER et de NAEGELI sur les points de végétation, ceux de HOFMEISTER sur l'embryogénie des végétaux supérieurs, ceux de VAN TIEGHEM sur la symétrie de structure des différentes parties du corps des végétaux vasculaires constituent les plus beaux succès de la méthode objective et réaliste. On n'y trouve ni hypothèse aventurée, ni grande théorie, ni terminologie prétentieuse.

VAN TIEGHEM a montré que les caractères anatomiques (faisceaux, système vasculaire) sont les guides les plus sûrs que l'on puisse employer à la détermination de la valeur morphologique des organes, et cela est resté vrai en dépit des critiques que l'on a maintes fois formulées contre ces caractères. S'il y a eu des échecs (et il y en a eu de très cuisants), ils sont dus aux faiblesses

des auteurs, aux insuffisances de raisonnement ou d'information, et non pas à la méthode.

En tous cas, ni l'anatomie comparée, ni l'ontogénie comparée ne peuvent décharger l'auteur du soin d'interpréter ses observations. Toute interprétation comporte une part d'arbitraire et de subjectivité. C'est pourquoi, en matière de Morphologie évolutive, le double contrôle de la physiologie et de la phylogénie est indispensable. VAN TIEGHEM a affirmé la nécessité des observations physiologiques : pour comprendre un dispositif anatomique, il faut savoir comment toutes les parties fonctionnent.

H. POTONIE de son côté, puis W. ZIMMERMANN, ont souligné la nécessité du contrôle apporté par les plantes fossiles et par la phylogénie. Comment peut-on décider de la valeur morphologique d'un organe ou d'un faisceau, si l'on ignore son histoire évolutive ? Nous trouvons ici, exprimée de la manière la plus pressante, l'obligation : 1° de contrôler les données de l'anatomie et de l'ontogénie comparées par celles de la physiologie et de la phylogénie ; 2° de soumettre les interprétations relatives à l'évolution du système vasculaire aux mêmes contrôles.

B. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR L'ÉVOLUTION

1° UNITÉ DES ÊTRES VIVANTS

LA doctrine de l'évolution, élaborée au cours du siècle dernier, nous enseigne que tous les êtres vivants sont issus les uns des autres par voie de reproduction ou de multiplication. Toute cellule qui, en se divisant, donne naissance à d'autres cellules provient elle-même d'une cellule vivante. *Omne vivum e vivo.*

Si nous nous en tenons aux questions d'anatomie comparée, qui seules nous intéressent dans cet ouvrage, toute idée de génération spontanée est à rejeter. C'est là pour nous une hypothèse inutile, puisque tous les végétaux vasculaires font partie du même arbre généalogique.

2° CONCEPTION DE L'ARBRE GÉNÉALOGIQUE DIVERGENCES DES RAMEAUX

La première conception de l'arbre généalogique est due à Ch. NAUDIN qui s'exprime comme suit (1) : « Le règne végétal se présenterait comme une série linéaire dont les termes iraient croissant ou décroissant en complexité d'organisation suivant qu'on l'examinerait en commençant par une extrémité ou par l'autre... Ce serait un arbre dont les racines, mystérieusement cachées dans les profondeurs des temps cosmogoniques, auraient donné naissance à un nombre limité de tiges successivement divi-

(1) Ch. NAUDIN : Considérations philosophiques sur l'espèce et la variété. *Revue horticole*, 4^e série I, 16 mars 1852; pp. 102-109. Cité par L. BLARINGHEM « in *Progress, rei botan.*, 1913, IV, p. 33.

sées et subdivisées. Ces premières tiges représenteraient les types primordiaux du règne ; leurs dernières ramifications seraient les espèces actuelles. »

REMARQUE : Cette conception appelle les critiques suivantes : 1^o Il n'y a pas plusieurs racines, mais une seule ; 2^o Les tiges représentant les types primordiaux sont elles-mêmes issues d'une souche commune et divergente.

Quelques années plus tard (1879) G. de SAPORTA définit dans des termes particulièrement heureux le mécanisme et la marche de l'évolution (1) :

« L'évolution est un phénomène de même ordre que la métamorphose ; seulement elle a eu une période de temps presque indéfinie pour se dérouler...

« Les espèces ont divergé de plus en plus en s'éloignant du tronc commun où se rattache leur origine. Chacun de ces rameaux est sorti d'une branche issue elle-même d'une souche plus ancienne. L'ensemble de ces ramifications compose un arbre généalogique immense, dont on ne retrouve plus maintenant que des fragments épars. »

Il est impossible de faire mieux saisir les conséquences prodigieuses de l'évolution, son action millénaire et, en même temps, la pauvreté des documents paléontologiques.

3^o PROBABILITÉ D'UN ARBRE GÉNÉALOGIQUE UNIQUE POUR TOUS LES ÊTRES VIVANTS

La réalité de l'évolution est aujourd'hui parfaitement démontrée pour les végétaux vasculaires. Au moyen de l'organophylogénèse et des contrôles multiples, on peut déterminer exactement les affinités de chaque groupe et reconstituer dans chaque cas les caractères de l'ancêtre commun. On a prouvé ainsi que tous les groupes de végétaux vasculaires constituent un ensemble de ramifications dérivées d'une souche commune très voisine des Rhyniales. Les Vertébrés ont fait l'objet d'une démonstration analogue.

On peut se demander, il est vrai, si certains groupes d'êtres possédant des caractères très spéciaux, comme les Bactéries ou certains Champignons, n'ont pas eu une origine indépendante.

(1) Le Monde des plantes avant l'apparition de l'Homme. 1879.

Cependant, il devient de jour en jour plus probable que tous les êtres vivants appartiennent à un même arbre généalogique. On éprouve sans doute des difficultés à relier quelques groupes dits cryptogènes à ce même arbre, mais on doit penser raisonnablement qu'il n'y a là qu'une question de temps et de patience.

4° CONTINUITÉ DES SÉRIES ÉVOLUTIVES ET AFFIRMATION DE L'EXISTENCE D'UN ANCÊTRE COMMUN A DEUX GROUPES DONNÉS

La continuité des séries évolutives est une conséquence directe de la réalité de l'évolution et de l'existence de l'arbre généalogique unique pour tous les êtres vivants. Dès lors, qu'il s'agisse d'Ammonites, de Mastodontes ou de Végétaux vasculaires, quand nous considérons deux groupes quelconques, plus ou moins semblables entre eux, on peut affirmer qu'ils ont eu des ancêtres communs, lors même qu'il y a les plus grandes chances pour que nous ne les trouvions jamais.

5° LES PRINCIPES DE NAEGELI ET L'ORGANOPHYLOGÉNÈSE

Dans son livre sur la doctrine de la descendance, (*Abstammungslehre*, 1884), C. NAEGELI fait observer que reconstituer la généalogie exacte des organismes est une entreprise impossible à réaliser.

« Tout le monde se mêle de construire des filiations ou des arbres généalogiques qui donnent lieu à des discussions interminables, car personne n'est du même avis. Chacun a ses filiations à lui. Et, pendant ce temps, on néglige le seul travail vraiment utile : l'exploration de l'histoire évolutive d'un organe ou d'un caractère. »

L'avis judicieux de NAEGELI a été répété par tous ceux qui ont médité sérieusement sur les problèmes de l'évolution ; mais il a été souvent perdu de vue par les inventeurs de filiations. Il représente pourtant le grand principe directeur qui commande toutes les recherches relatives à la généalogie des types actuels.

Il est évident *a priori* que les lignées évolutives que nous pouvons reconstituer avec certitude sont destinées à demeurer toujours fragmentaires et incomplètes. Cela tient à la rareté et à la pauvreté des documents paléontologiques .

Des séries évolutives partielles, très intéressantes, ont cependant été réalisées, celle de NEUMAYR et de WAAGEN sur les Ammonites, celles d'OSBORN sur les Éléphants et sur les Mastodontes. Des séries analogues, moins importantes toutefois, ont été réalisées également pour les végétaux tertiaires et les végétaux carbonifères ; nous citerons la filiation des Chênes et des Saules d'Europe, déjà établie par SAPORTA, celle des *Neuropteris* conduisant au genre *Odontopteris*.

Pour montrer l'insuffisance de ces séries, il nous suffira de rappeler que les différents phylums des Ammonites ont été longtemps considérés comme parallèles, dans l'impossibilité où l'on s'est trouvé de les rattacher aux formes souches dont ils sont issus.

Renonçant donc à construire de toutes pièces un arbre généalogique avec les éléments insuffisants dont ils disposent, les évolutionnistes doivent orienter leurs efforts vers l'origine des formes, des organes, des caractères, et non plus vers celle des espèces.

La phylogénie d'un organe ou d'un caractère est relativement aisée à établir. Des exemples typiques comme ceux de la patte des Chevaux, des arcs mandibulaires chez les Vertébrés suffisent à le prouver. Deux circonstances heureuses concourent au résultat : d'une part, la multiplicité des séries évolutives (séries divergentes, il est vrai, mais au début peu éloignées les unes des autres) et, d'autre part, le fait que ces séries obéissent aux mêmes règles de l'évolution, par exemple, condensation et réduction de certaines parties, agrégation des parties semblables, hypertrophie ou allongement d'autres parties, tous phénomènes qui nous sont aujourd'hui familiers). Les mêmes faits d'évolution se répètent donc semblables à eux-mêmes, à de légères variantes près, dans les phylums voisins, ou même dans des phylums assez éloignés, ce qui constitue un excellent moyen de vérification et de contrôle.

Dès lors quand nous étudions l'évolution d'un organe ou d'un caractère, il importe peu que les différents stades soient empruntés au même rameau de l'arbre généalogique ou à des rameaux voisins. C'est pourquoi la morphologie et l'anatomie comparées doivent leurs progrès les plus substantiels à l'exploration de l'organophylogénèse.

Ce que les zoologistes ont fait avec succès pour les membres des Vertébrés, pour les arcs mandibulaires, etc..., les botanistes peuvent le faire avec la même confiance (et l'ont accompli effectivement) pour les membres des végétaux, c'est-à-dire pour la feuille, la tige et la racine ou pour tout autre organe : remonter de proche en proche, par exemple, jusqu'à la forme qui a engendré la feuille pennée et la feuille palmée, essayer de déterminer les

caractères de l'archétype qui a engendré les différentes formes de feuilles. Cette entreprise est d'autant plus réalisable que l'on peut utiliser comme termes intermédiaires les appareils foliaires des plantes devoniennes et carbonifères et en tirer des indications parfaitement sûres. Nous renvoyons aux principes fondamentaux de Morphologie où H. POTONIE a traité cette question avec exemples à l'appui (Grundlinien der Pflanzen morphologie, 1912).

Là encore on doit se dire, comme pour deux espèces quelconques : *il y a certainement une forme ancestrale commune*. La forme ancestrale commune aux trois membres de la plante, c'est un axe élémentaire qui n'était, à proprement parler, ni feuille, ni tige, ni racine. C'est à de tels axes très peu spécialisés que LIGNIER a donné le nom de *cauloïdes*, en soulignant que, sous cet état primitif et archaïque, la division du travail était encore peu accusée.

Les Rhyniales nous ont permis de vérifier sur un exemple concret l'exactitude du schéma de LIGNIER (schéma de 1914) et même de le compléter. Nous pouvons de même pour chaque groupe de plantes ou pour n'importe quel ensemble de groupes ou de familles nous faire une idée très approchée des ancêtres les plus immédiats. Au total : *l'organophylogénèse nous permet de substituer à des filiations illusoire une vue d'ensemble de l'évolution corporelle des végétaux vasculaires*.

6° DIVISION DU TRAVAIL ET SPÉCIALISATION CHIMIQUE

Si rudimentaires que soient les axes élémentaires constituant le corps de la plante primitive il se produit, dès le début, des spécialisations en vue de l'accomplissement de telle ou telle fonction. C'est ainsi que certains cauloïdes plongeant dans le sol et garnis de poils absorbants seront préposés à l'absorption, et que d'autres ramifiés dans l'air assureront l'assimilation chlorophyllienne, la transpiration et la respiration. Parmi les rameaux aériens, la différenciation s'opérera entre organes supports et organes assimilateurs. Ainsi, très tôt, la distinction s'est accusée entre organes souterrains et organes aériens. Ces derniers ont conservé la structure centrique et sont ensuite passés directement à la structure superposée, sans revêtir la structure alterne dont ils n'avaient que faire.

La division du travail entraîne fatalement une spécialisation chimique des différentes parties du corps, car chaque organe réclame des matériaux répondant à sa constitution et au genre de

fonction qu'il doit assurer. Ainsi, *la différenciation corporelle est liée à la différenciation chimique*. Dès lors, chaque organe a son histoire évolutive propre, et ceci nous amène fatalement au principe de l'évolution différentielle des parties.

7° PRINCIPE DE L'ÉVOLUTION DIFFÉRENTIELLE DES PARTIES

Appliqué aux Vertébrés, ce principe dit ceci : chaque membre a son histoire évolutive propre. Il signifie que l'on ne doit pas confondre l'évolution du membre antérieur avec celle du membre postérieur, celle du bras avec celle de l'avant-bras, celle du 1^{er} arc mandibulaire, avec celle du 2^e, du 3^e ou du 4^e. Chaque arc mandibulaire a son histoire évolutive propre.

Les paléobotanistes ont toujours respecté le principe de l'évolution différentielle des parties. Ils ont décrit séparément l'évolution des trois membres : feuille, tige, racine. Leurs résultats sont donc tout aussi sûrs, tout aussi irréfutables que l'histoire de la mandibule ou l'histoire de la patte chez les Vertébrés.

En ce qui concerne les végétaux vasculaires, il y a intérêt à énoncer le principe en question sous une forme plus précise et plus fructueuse :

Toutes les parties du corps de la plante primitive ; rhizome primordial horizontal, rameaux absorbants plongeant dans le sol, rameaux aériens plus ou moins dressés servant de supports, rameaux assimilateurs, ont évolué en corrélation les uns avec les autres, mais chacune d'elles a son histoire évolutive propre.

Complétons ce principe par la remarque suivante : Qui dit : *origine commune*, dit nécessairement *évolution divergente*. En se spécialisant, les organes ont divergé comme les espèces.

Dès maintenant nous pouvons comprendre que les tiges et les racines ont subi deux évolutions divergentes, tandis qu'il peut y avoir certaines parties initiales communes entre l'évolution des tiges et celle des feuilles. Ces dernières n'ont eu à aucun moment de leur histoire l'occasion d'adopter la structure alterne (1). La même conclusion a été démontrée pour les tiges des Équisétales, des Fougères et des Phanérogames.

L'ontogénie d'une plantule d'Angiosperme ne nous renseigne pas sur l'organophylogénèse. Elle nous montre un ordre d'apparition des organes et des tissus, qui est en harmonie avec les

(1) Nous laissons de côté bien entendu le cas des *Lycopodium*.

besoins immédiats de la jeune plante, mais qui n'a rien à voir avec l'ordre phylogénique. C'est l'ordre d'apparition actuel. Il ne nous dit rien sur l'origine des organes, ni sur leur histoire évolutive.

La plantule en question renferme, il est vrai, des vestiges d'organisation ancestrale ; mais, pour les découvrir, il faut avoir recours aux plantes fossiles. On voit ainsi que la structure rhyniale est représentée, selon toute vraisemblance, par la première trachée qui va de l'un des pôles de la radicule au cotylédon correspondant. On voit de même que le faisceau mésarche, que l'on observe assez souvent au voisinage du nœud cotylédonaire, représente incontestablement un faisceau à structure centrique.

Ces conclusions sont solidement étayées par l'ontogénie comparée des plantules des Gymnospermes, qui vient à point pour éclairer celle des plantules des Angiospermes.

APPLICATION AUX PHYLLOMES. — Le principe de l'évolution différentielle peut seul faire comprendre clairement l'origine et l'histoire de toutes les pièces foliacées (ou phyllomes) produites par la plante (feuilles végétatives, cotylédons, écailles protectrices, bractées, pièces florales). Toutes ces productions sont le résultat de la division du travail et de la spécialisation chimique. Mais comme elles n'ont pas cessé de se différencier en corrélation les unes avec les autres, on peut trouver entre elles toutes les transitions. Ainsi disparaît la notion d'organes *sui generis*, créés pour eux-mêmes.

8° IMPORTANCE DE LA BIOCHIMIE

La Morphologie expérimentale à laquelle nous consacrons un chapitre spécial à la suite de la Morphologie évolutive, aboutit, comme celle-ci, aux phénomènes du métabolisme, c'est-à-dire aux modifications chimiques.

C'est la biochimie qui règle le fonctionnement de la cellule et par conséquent toutes les manifestations de la matière vivante : la morphogénèse et l'évolution des formes.

9^o PRINCIPES FONDAMENTAUX ET RÈGLES GÉNÉRALES
 QUI DOIVENT INTERVENIR DANS TOUTES LES RECHERCHES
 RELATIVES A L'ÉVOLUTION

L'exploration des phénomènes de l'évolution est commandée par certaines règles ou principes directeurs, auxquels il faut se conformer, sous peine d'errer loin du but. Et ceci nous amène à compléter la série des observations que nous avons exposées dans le chapitre consacré à l'importance des méthodes. Nous rappellerons en premier lieu les trois principes déjà signalés :

1^o Principe de l'organophylogénèse.

2^o Principe de l'évolution différentielle des parties.

3^o Nécessité de contrôler les données de l'anatomie comparée et de l'ontogénie par celle de la physiologie et de la phylogénie. Ce double contrôle est indispensable pour établir l'exactitude des faits d'évolution (voir chapitre des méthodes, paragraphe final). A ces trois principes, nous ajouterons les recommandations suivantes qui enferment elles-mêmes des principes d'une nature tout aussi impérative.

1^o Pour retracer la marche de l'évolution, il faut prendre en considération tous les types végétaux connus, tant vivants que fossiles. Il serait absurde de vouloir résoudre un pareil problème par la seule exploration des formes actuelles. Bien entendu, nous aurons, dans chaque cas, à apprécier le degré de *réduction* ou d'*archaïsme* des types examinés.

2^o Nous nous efforcerons de partir toujours des organisations les plus simples pour expliquer les organismes plus compliqués. Autrement dit, nous suivrons autant que possible, la *méthode déductive*, à la fois plus facile et plus sûre.

3^o Inversement nous devons lutter contre la tentation de vouloir expliquer les plantes fossiles ou les formes les plus simples, en partant des caractères d'organisation des végétaux les plus évolués (1), les plus perfectionnés, parce qu'en effet, nous ignorons totalement l'origine de ces caractères et leur signification phylogénique.

D'une manière générale on peut affirmer que *toute induction des plantes actuelles aux plantes fossiles est difficile et dangereuse.*

(1) H. POTONTÉ : Die Metamorphose der Pflanzen im Lichte der palaeontologischen Tatsachen, 1898. L'évolution des plantes examinées à la lumière des données paléontologiques.

Remonter le cours de l'évolution, c'est en quelque sorte faire une intégration. Or, même en mathématique, l'intégration n'est possible que si l'on procède par approximation, en se servant de données fournies par des dérivations connues d'avance.

C'est l'ensemble de ces principes rigoureux, parce que scientifiquement démontrés, et de ces règles générales qui constitue l'essence même de notre méthode d'étude.

C. — APERÇU SUR LES GRANDES THÉORIES
DE MORPHOLOGIE VÉGÉTALE DEPUIS LE XVI^e SIÈCLE

1^o LES ANCIENS AUTEURS

L'ATTENTION des premiers botanistes fut attirée par les aspects multiples et variés sous lesquels nous apparaissent les organes foliaires. Si l'on suit de jour en jour les divers aspects, qui nous sont offerts par une même plante, depuis la germination jusqu'à l'état adulte, on constate que la tige produit toute une série de feuilles ou de pièces semblables à des feuilles et que tous ces organes sont extrêmement variés de forme et de taille. La variété se marque à la fois dans le mode de découpeure et dans le coloris.

Les esprits curieux se plaisaient à suivre jour après jour toutes les manifestations de l'activité végétale et à noter les états intermédiaires qui surgissaient entre deux formes déterminées. Tout cela constituait un problème captivant. Pour le résoudre, c'est-à-dire pour expliquer cette multiplicité de formes, on fit appel à des théories variées.

La plus ancienne est due à CÉSALPIN et date de la fin du XVI^e siècle (*De plantis*, 1583). D'après cet auteur, la tige serait composée d'une moelle centrale entourée par les couches concentriques du bois, du liber (*bast*) et de l'écorce. Chacune des pièces foliacées produite par la tige, tire son origine de l'une des couches que nous venons de nommer.

L'écorce (ou zone corticale) donne naissance aux feuilles vertes, et aux sépales. La couche libérienne donne la corolle aux couleurs vives et brillantes. Le bois donne les étamines. Enfin la moelle engendre l'ovaire et par conséquent le fruit et la graine.

Cent quarante ans après CÉSALPIN, en partant toujours des opinions émises par cet auteur, mais en se basant sur des observations et des comparaisons plus soignées, on édifia la théorie de la Métamorphose.

THÉORIE DE LA PROLEPSIS OU DE LA MÉTAMORPHOSE (1^{re} moitié du XVIII^e siècle) 1740. — Cette théorie est importante à considérer, puisqu'elle est la source et l'origine de celle de GÛTHE, laquelle fut énoncée pour la première fois en 1790.

On se figurait que la moelle de la tige passe au travers de l'écorce en des points déterminés pour y former des bourgeons. En chaque point, un bourgeon se développera plus tard et donnera naissance à un rameau, c'est-à-dire à une tige latérale. En raison de cette hernie, ou de cette excroissance formée par la moelle, la sève nourricière (nommée lympe par MALPIGHI et GREW, et produite semblait-il aux dépens des couches les plus profondes de l'écorce) se trouve arrêtée dans son cours, refoulée. Sous l'action de ce refoulement l'écorce engendre une feuille, juste au-dessous du bourgeon. Ce dernier est ce que nous appelons un bourgeon axillaire, et c'est de cette façon que l'on expliquait le rapprochement des deux organes : feuille et bourgeon, sur la tige.

Dans le bourgeon lui-même, les botanistes croyaient que toutes les parties du futur rameau étaient déjà ébauchées. Selon eux, ces ébauches sont étagées, empilées les unes sur les autres, de telle manière que chacune d'elles est engendrée par l'étage immédiatement sous-jacent. Lors de la reprise de l'activité végétative, c'est-à-dire au printemps, immédiatement après le repos hivernal, le bourgeon va grossir et s'épanouir. Deux cas alors peuvent se présenter :

1^o Si la partie du bourgeon qui se développe comprend uniquement l'ébauche de tout ce qui doit constituer la pousse de l'année, c'est un rameau feuillé qui apparaît.

2^o Mais il peut arriver que les ébauches réservées aux années suivantes et qui sont, elles aussi, contenues dans le bourgeon, soient incitées à se développer sous l'action d'un stimulant ou d'un traitement quelconque (traitement appliqué par le jardinier, ou imposé par les agents atmosphériques). Alors les formations *anticipées* (c'est-à-dire *hâtives*), qui apparaissent bien avant l'époque où elles devraient normalement apparaître, ne donnent pas des feuilles végétatives. Étant sorties avant terme, elles sont plus ou moins profondément modifiées dans leur constitution, dans leurs formes extérieures, dans leur disposition, et elles engendrent des bractées, des sépales, des étamines, un ovaire, bref toutes les pièces constituant une fleur.

Si ce développement prématuré ne s'était pas produit, chaque bractée au cours de la deuxième année aurait donné une feuille végétative ; les sépales eux aussi auraient donné des feuilles

végétatives, mais seulement au cours de la troisième année, et ainsi de suite.

Cette transformation des feuilles, ou cette *métamorphose*, comme LINNÉ (1707-1778) l'appelle, est donc tout simplement la conséquence de l'épanouissement prématuré des organes. De plus; pour LINNÉ et son école, la cause de cette métamorphose est due au ralentissement de la nutrition, provoqué lui-même par une diminution locale de l'afflux de sève nourricière. Les ébauches foliaires insuffisamment nourries ne peuvent plus se développer en feuilles végétatives. Elles demeurent rudimentaires. De même l'axe de la tige est incapable de s'allonger, et par suite toutes les pièces foliacées produites demeurent agrégées au même point, rapprochées les unes des autres, et constituent le calice.

Pour justifier cette interprétation, on s'appuyait d'ailleurs sur l'opinion des jardiniers, qui avaient constaté qu'un pied de plante établi dans une bonne terre, riche en substances nutritives, produit plutôt des feuilles que des fruits. Au contraire, le même pied, transplanté dans une terre pauvre, privé de fumure ou nourri d'une manière insuffisante, produit des fleurs en abondance. C'est là un fait d'expérience courante, bien connu des horticulteurs.

2° LA THÉORIE DE L' « URPFLANZE »

OU DOCTRINE DE LA MÉTAMORPHOSE DE GOETHE

Vers la fin du XVIII^e siècle se font jour des opinions beaucoup plus sensées, beaucoup plus proches de nos conceptions modernes. A GOETHE revient l'honneur d'avoir synthétisé les idées qui avaient cours de son temps en y introduisant la clarté et la simplicité caractéristiques de son génie. C'est donc à juste titre que GOETHE est considéré comme l'un des fondateurs de la Morphologie végétale. Sa doctrine de la Métamorphose des feuilles (1790) eut un grand retentissement et suscita de nombreux travaux du même genre (1).

D'après les idées de GOETHE et de ses contemporains, les ébauches foliaires, produites par une même tige, identiques en principe, évoluent d'une façon différente, se différencient d'une manière plus ou moins parfaite, selon que la sève nourricière, qu'elles reçoivent de la moelle, est plus ou moins filtrée ou épurée.

(1) GOETHE : Versuch die Métamorphose der Pflanzen zu erklären. 1790 ; Littéralement : Essai pour expliquer la métamorphose des plantes. Nous pensons qu'il y a lieu de mettre métamorphoses au pluriel dans la traduction.

Id. Zur Morphologie, 1817.

La plante est constituée par des segments ou étages successifs, ou *nœuds* ; aux dépens des nœuds se forment des organes caractéristiques de la plante, les feuilles. *La feuille est l'unité morphologique de la plante, la pièce élémentaire fondamentale.*

La jeune plante issue de la germination de la graine commence par produire deux *cotylédons*, c'est-à-dire deux feuilles très condensées (feuilles germinales), formées aux dépens du premier nœud ; ces cotylédons sont bourrés de matière brute, non affinée, et leur organisation est rudimentaire. C'est le degré de développement inférieur des feuilles.

Au-dessus des cotylédons apparaissent les feuilles normales (feuilles végétatives), plus développées, plus différenciées, de formes variées, colorées en vert. « Elles représentent un degré plus élevé de différenciation et de raffinement, dont elles sont redevables à l'air et à la lumière », dit GËTHE.

Plus haut encore, troisième degré de développement de la feuille : le *calice*, composé d'un certain nombre de feuilles insérées sur le même nœud. Ces feuilles constituant en quelque sorte le troisième étage de l'édifice végétal, sont plus réduites, plus condensées et moins différenciées que les feuilles normales.

Quatrième degré de développement : la *corolle*, nouvel épanouissement, nouvelle dilatation des feuilles. Les pétales tendres, délicats, vivement colorés, sont évidemment nourris d'une sève plus raffinée que les sépales.

Cinquième degré de développement : les *étamines*, ce sont de nouveau des feuilles très condensées, très réduites, mais qui renferment une sève très pure.

Sixième degré de développement : le *pistil*, formé par la réunion des carpelles, lesquels se dilatent pour produire et protéger les graines (1).

En résumé, l'histoire complète d'une plante comprend six degrés de développement : trois fois une contraction (réduction) des feuilles alterne avec une dilatation (épanouissement) ; de plus, chaque degré d'élaboration est plus parfait que le précédent. En s'efforçant d'expliquer par un principe unique les aspects multiples et variés de l'individu végétal, GËTHE arrive ainsi à la conception de l'*Urpflanze*, c'est-à-dire du prototype idéal de la plante, de l'archétype.

« La plus importante conclusion de l'essai de GËTHE, c'est que, quelles que soient les formations produites par la plante : bourgeons, feuilles, fleurs ou fruits, c'est toujours le même organe

(1) Tout cet exposé des idées de GOËTHE est adapté d'un passage de : A. KERNER von MARILAUN : *Pflanzenleben*, t. 1, 2^e édition, Vienne, 1896, p. 10-12.

qui réalise les plans de la Nature, tout en remplissant des fonctions différentes et déguisé sous différentes formes.

« Cet organe, c'est la feuille contractée dans le calice (sépalés), épanouie ou dilatée dans les pétales, contractée dans l'étamine, finalement dilatée et gonflée au maximum pour donner le fruit. En développant ce thème, le philosophe découvrait l'unité dans la variété (1) ».

Mais, dégageons la conception de GÛTHER du mysticisme qui l'imprègne. Examinée sous l'angle de nos idées actuelles, la doctrine de la Métamorphose des feuilles est parfaitement acceptable. En effet :

1° Il demeure exact, tout au moins en première approximation, que les pièces florales sont des feuilles modifiées (2).

2° Il n'est pas douteux que le développement et la structure d'un organe déterminé (feuilles, pièces florales, cotylédons) ne soient en relation avec la nature chimique des substances qu'il reçoit ou qu'il élabore, c'est-à-dire avec la composition de la sève. Il n'est pas un physiologiste moderne qui n'accepte cette notion, toute l'organogénèse repose aujourd'hui sur la théorie des hormones et des auxines.

Tout bien considéré, la conception de GÛTHER est foncièrement exacte : dans toutes les productions de la plante c'est la feuille que nous retrouvons partout, mais soumise à l'action de sécrétions, c'est-à-dire d'hormones différentes. D'où l'unité de plan, qui est en réalité, comme nous le verrons ultérieurement (phénomènes de virescence), un phénomène *d'unification des différents appendices produits par la plante*.

L'idée d'un plan préétabli, vers la réalisation duquel tendraient toutes les plantes selon leurs moyens, est conforme aux secrètes aspirations de l'Homme, qui se plaît à reconnaître partout l'intelligence et les intentions du Créateur. Cela nous reporte en plein XVIII^e siècle, quand la notion de l'unité de plan de la Nature fut exposée pour la première fois par BUFFON et VICQ D'AZYR. Vers la même époque, J.-J. ROUSSEAU s'extasie devant la prodigieuse variété de formes qui nous sont offertes par les feuilles et par toutes les parties de la plante, variété qui ne nous empêche pas d'apercevoir la ressemblance indéniable qui les relie entre elles.

Les mêmes réflexions inspirèrent à GÛTHER des vers que l'on a cités maintes fois : « Toutes les formes se ressemblent et cependant il n'y en a pas deux pareilles. Ainsi dans leur concert harmo-

(1) Cf. H. H. THOMAS : *Linn. Soc. London*, 1932.

(2) En tout cas, ce sont des pièces foliacées, des *phyllomes*, comme les appelle ZIMMERMANN.

nieux, le chœur des êtres nous révèle la loi mystérieuse et sacrée à laquelle ils sont soumis. »

Étienne GEOFFROY SAINT HILAIRE, de son côté, écrivait (1796) : « La Nature a formé tous les êtres vivants sur un plan unique, essentiellement le même dans son principe, mais qu'elle a créé de mille manières dans toutes ses parties accessoires. » C'est encore la même pensée, mais énoncée d'une manière plus précise.

Dans un autre essai, GËTHER développe sa théorie vertébrale du crâne, théorie qui ne conserve de nos jours aucun crédit auprès des zoologistes. Le passage suivant mérite cependant d'être cité et rapproché du précédent :

« Toutes les parties se modèlent d'après des lois éternelles et toute forme, fut-elle extraordinaire, recèle en soi le type primitif. La structure de l'animal détermine ses habitudes, et le genre de vie à son tour réagit puissamment sur toutes les formes. Par là se manifeste la régularité du progrès, qui tend au changement sous la pression du milieu extérieur. »

Ce passage est évidemment plus récent. Il date peut-être de 1817 ou 1820. Il nous prouve que GËTHER avait eu connaissance des conceptions transformistes de LAMARCK et de GEOFFROY SAINT-HILAIRE, conceptions qu'il avait adoptées d'enthousiasme.

L'unité de plan devenait ainsi l'indice révélateur de la communauté d'origine des êtres vivants et cette nouvelle interprétation allait gagner du terrain petit à petit, quoique très lentement au début.

Vers la fin du XVIII^e siècle, on distinguait trois sortes de métamorphoses : régulière, irrégulière, accidentelle.

1^o *La Métamorphose régulière*, se manifeste d'une manière continue depuis les premières feuilles cotylédonaires jusqu'au fruit mûr, pour s'élever de degré en degré jusqu'à ce but suprême de la Nature : la production des organes mâles et femelles.

2^o *La Métamorphose irrégulière*, est caractérisée par les phénomènes régressifs dont les fleurs anormales nous fournissent des exemples.

3^o *Les Métamorphoses accidentelles*, sont dues à des causes extérieures, en particulier à l'intervention des Insectes, agissant soit par leur sécrétions, soit par leurs morsures.

Au total, il y a transition graduelle et continue des feuilles aux bractées, puis de celles-ci aux sépales et aux pétales et ainsi de suite. De plus, il existe dans chaque organe une tendance à régresser vers la feuille, tendance qui se révèle nettement dans les deux dernières sortes de métamorphoses.

GËTHER dit à la fin de son essai : « Le point sur lequel nous devons désormais fixer notre attention, c'est d'avoir constamment en vue les deux directions contraires suivant lesquelles les variations se produisent. Car nous pouvons dire avec une égale vérité qu'une étamine est un pétale réduit ou qu'un pétale est une étamine dilatée. » Nous verrons plus loin tout ce que cette opinion renferme de sagesse et nous terminerons en soulignant le fait que : en dépit de leur expression idéaliste et métaphysique, les conceptions de GËTHER étaient moins rigides que bien des théories morphologiques émises depuis lors par des esprits ne se réclamant que de la Science pure.

3° LA MORPHOLOGIE IDÉALISTE (GOETHE-BRAUN)

D'après ce que nous avons exposé, la conception de GËTHER, dans sa forme originale, est essentiellement une vue de l'esprit. Elle admet comme conditions préalables : l'unité de plan de la Création et l'intervention d'une intelligence universelle partout présente. Cette philosophie de la Nature s'est continuée jusqu'à nos jours et a laissé des traces dans les diverses théories morphologiques du XIX^e siècle. Ce n'est qu'à la longue que les botanistes se sont libérés des partis pris de la Morphologie idéaliste. C'est pourquoi il est utile d'accorder quelque attention à cette dernière et de préciser ses points de vue.

La Morphologie idéaliste est en somme la science de la Métamorphose des plantes (ou des métamorphoses offertes par les plantes), science qui substitue, à la notion objective des organes ou des différentes parties de la plante, des entités métaphysiques faisant partie d'un plan préétabli de la Création (1).

Il y a l'entité *feuille*, l'entité *tige*, l'entité *racine*, comparables à autant de moules ou de modèles fondamentaux, que l'on retrouve partout, plus ou moins déformés ou transformés. Chaque plante, chaque animal a été créé pour lui-même, mais ses différents organes ont été modelés d'après un moule type, d'après un patron et modifiés de manière à remplir tel ou tel but. De là cette harmonie universelle de toutes les choses de la Nature, qui sont parfaitement ajustées les unes sur les autres. C'est cette

(1) Il s'est produit un véritable amalgame entre la conception métaphysique du plan préétabli de la Nature et les premières notions d'évolution.

extraordinaire adaptation de toutes les parties qui fait croire à la bonté infinie, à l'intelligence de la puissance créatrice, alors que tout ceci n'est que le résultat d'actions et de réactions entre des forces variées.

Vers 1835, deux écoles s'étaient manifestées en Allemagne : l'école idéaliste, héritière de la tradition et des principes de GËTHER qui admettait l'intervention du merveilleux dans tous les phénomènes naturels, et l'école rationaliste, qui prétendait expliquer toutes les formes et toutes les structures par la seule action des phénomènes physiques et chimiques.

Chose digne d'être soulignée : l'école idéaliste qui eut à sa tête deux hommes éminents : Carl Frédéric SCHIMPER et Alex. BRAUN, réalisa des découvertes solides et durables. On ne peut nier que les lois de la phyllotaxie, l'interprétation de l'écaille femelle des Conifères par BRAUN, celle de l'épi fructifère des Ophioglossacées par ROEPER demeurent valables. Cela tient au souci minutieux de précision et d'exactitude que les disciples de l'école idéaliste apportaient dans tous leurs travaux. « Ce qui leur était commun à tous, écrit J.-C. S CHOUTE, c'était la contemplation amoureuse des formes, pouvant aller jusqu'à l'adoration. Pour presque tous, chaque forme jusque dans ses détails les plus infimes était l'expression de lois éternelles, de lois divines et cela suffisait à justifier un travail obstiné d'observation. Aucun fait n'était négligeable, si petit fût-il, aucune peine n'était trop grande. »

Au contraire, l'école rationaliste, fondée par SCHLEIDEN vers 1835, enregistra d'abord des échecs variés, dûs à des observations insuffisantes, dûs aussi à ce que l'état de la Science ne permettait pas de donner une explication mécanique ou physico-chimique des phénomènes biologiques, aspiration légitime certes, mais qui n'a pas encore reçu satisfaction même de nos jours. Cependant avec les travaux minutieux d'anatomie et d'histologie de H. MOHL, avec les découvertes d'UNGER et de NAEGELI sur la multiplication cellulaire dans les méristèmes, avec celles de HOFMEISTER sur l'embryogénie des végétaux supérieurs et sur l'alternance des générations, l'école rationaliste enregistra des succès éclatants. Nous devons y joindre les travaux de VAN TIEGHEM sur la Symétrie de structure des différentes parties du corps des végétaux vasculaires, parce qu'ils illustrent la même méthode. C'est à savoir : la constatation objective des faits, avec la préoccupation constante d'écarter toute hypothèse aventurée, toute interprétation douteuse.

4^o LA THÉORIE DES PHYTONS ET SES VARIANTES

En marge de la Morphologie idéaliste, mais obéissant inconsciemment à des tendances analogues, s'est développée la *théorie des phytons*, qui est due à GAUDICHAUD et qui fut exposée pour la première fois en 1841 (*Mém. de l'Acad. d. Sc.*, 2^e sér., t. XV, 1841).

D'après GAUDICHAUD, la tige est formée d'autant d'individus greffés les uns sur les autres qu'elle a de feuilles. Chaque feuille avec le nœud sur lequel elle est insérée et l'entre-nœud sous-jacent constitue un individu, ou, si l'on préfère, une *unité* et toutes ces unités sont intimement soudées entre elles par leur partie inférieure, pied de feuille ou phyllopede. Tous les pieds de feuilles sont insérés ensemble sur un tronc commun fixé dans le sol, la racine.

La théorie des *Colonies animales* lancée par Edmond PERRIER en 1881, offre avec celle des phytons une analogie frappante, mais quand elle parut, la théorie des phytons, battue en brèche d'abord par les critiques de MIRBEL, puis par les travaux précis et rigoureux de VAN TIEGHEM, était tombée dans le discrédit le plus complet. Le Prof. DANGEARD, en 1889, montra qu'elle renfermait cependant une part de vérité, et qu'elle s'appliquait particulièrement bien aux Conifères.

La théorie de GAUDICHAUD avait très tôt suscité en Allemagne une théorie analogue, celle de l'*Anaphytosis* due à C. H. SCHULTZ (1843-47), mais qui ne paraît pas avoir eu grand succès. En Bohême, la conception phytonienne fut accueillie avec faveur. Elle fut reprise par CELAKOVSKY, en 1901, sous le nom de Théorie de la segmentation du Caulome (dans cette théorie le *phyton* est représenté par l'*article*), puis par DOMIN, sous le nom de théorie des Anaphytes (1930-1935), qui ressuscite par conséquent la théorie de SCHULTZ.

Les variantes que nous venons d'énumérer s'écartent peu de la conception originelle de GAUDICHAUD. Elles la rectifient, la mettent mieux en harmonie avec certains faits, mais sans y rien changer d'essentiel. Il n'en est pas de même de la suivante.

En 1914, CHAUVEAUD conçut l'idée de compléter le phyton en y ajoutant la rhize, d'où l'expression de *phyllo-rhize*. Une phyllo-rhize comprend au total trois parties, la *phylle*, la *caule* et la *rhize*. Cette dernière équivaut à une demi-racine binaire ; elle renferme un coin ligneux centripète, flanqué de deux massifs libériens. La plante toute entière est formée par la concrescence

ou même par la compénétration (Monocotylédones) d'un grand nombre de phyllorhizes.

Il convient de remarquer que la théorie de la phyllorhize a le privilège de réunir dans une même doctrine les conceptions phytoniennes et celles de la Morphologie idéaliste. En effet les trois entités irréductibles de BRAUN, *tige*, *feuille*, *racine*, sont ici représentées par : *la caule*, *la phylle* et *la rhize*.

En résumé, la théorie des phytons admet que la plante est formée par une colonie de végétaux élémentaires : *phytons*, *articles* ou *phyllorhizes*. Depuis 1841, cette théorie a, comme nous l'avons vu, suscité de nombreuses variantes. La dernière en date est due à G. BOUVRAIN (1941). L'auteur a limité ses recherches aux Crucifères, aux Ombellifères (*Buplevrum*) et aux Composées (*l'Hélianthemum*). Néanmoins il s'est trouvé dans l'obligation de distinguer des faisceaux foliaires de valeurs diverses, ce qui nous ramène à la notion de l'évolution différentielle des unités anatomiques. La même notion s'applique évidemment aux différentes parties du système vasculaire de la racine et des radicelles. Il semble donc que G. BOUVRAIN abandonne à contre-cœur la notion de colonie et les entités rigides de la phyllorhize, pour s'acheminer petit à petit vers la conception classique du système vasculaire et des faisceaux.

* * *

Sous le nom de théories foliaires, on peut réunir des théories peu différentes de la conception originelle de GAUDICHAUD, et par suite très voisines des théories phytoniennes examinées plus haut. Il est certain par exemple que le phyllome de DELPINO, correspond exactement à l'article de CELAKOVSKY. Toutefois les théories foliaires laissent de côté la notion de colonie et, comme elles s'appuient sur l'ontogénie des méristèmes terminaux et des plantules, elles demeurent très près de la réalité.

Dans sa *Teoria generale della filotassia* (Gênes, 1880), DELPINO décrit l'agencement des feuilles disposées en spirale autour d'un axe idéal. Il conclut que l'organe que nous appelons *tige* est constitué uniquement par des bases foliaires concrescentes entre elles. Les observations de DELPINO sont relatives aux Phanérogames. Mais D. H. CAMPBELL et d'autres anatomistes (FARMER et HILL, BREBNER) sont arrivés à une conception analogue pour les Fougères en étudiant l'ontogénie des plantules des Angiospermes.

ridées ou les points de végétation des mêmes plantes. Pour ces divers auteurs, *la tige est toute entière d'origine foliaire*. Les Marattiales et les Cycadées fournissent assurément d'excellents exemples à l'appui de cette manière de voir.

Celle-ci a été critiquée par F. O. BOWER et J. C. SCHOUTE, qui en ont fait ressortir l'exagération. La plupart des Neuroptéridées et des Fougères arborescentes de l'époque houillère pourraient elles aussi nous servir à montrer le rôle prépondérant joué par la fronde dans l'édification de la tige, mais *prépondérant* ne veut pas dire *exclusif*.

Les théories phytoniennes, construites de toutes pièces, en partant de végétaux très évolués ou très spécialisés, tels le *Ceratopteris*, l'*Asplenium*, l'*Iberis*, la *Cordyline* ou l'Oignon, se sont montrées impuissantes à déceler les structures anciennes d'où les végétaux modernes sont dérivés.

Elles ont cependant, en commun avec les théories foliaires, une notion juste que nous devons retenir : c'est l'intervention des bases foliaires dans l'édification générale de la tige. Ces parties désignées sous le nom de *caules* par CHAUX, de *queues mériphytales* par LIGNIER, constituent un élément important que nous ne pouvons pas ignorer, si nous voulons arriver à une compréhension exacte et complète de l'organisation des stipes de Fougères et des tiges de Phanérogames. LIGNIER en a tenu compte dans sa conception de la Filicale primitive. De là sa définition de la tige beaucoup plus souple et plus véridique que celle des phytoniens, définition qui a d'ailleurs été adoptée par un autre anatomiste éminent, le Prof. J. C. SCHOUTE de Groningue : « La tige est un axe caulôide propre à ramification originairement sympodiale et qui a été simplement accru et transformé, grâce aux apports que lui fournissent les mériphytes successifs (1) »

Sous le nom de *mériphytes*, LIGNIER désigne les systèmes d'axes rejetés latéralement, qui à la longue en s'étalant dans un plan, en adoptant la disposition alterne et la différenciation bifaciale, ont donné les frondes ou les feuilles (voir plus loin).

En refusant à la tige toute individualité, en la considérant simplement comme un axe virtuel, les théories foliaires s'opposent directement à la définition de LIGNIER. H. POTONIE discerna nettement les points faibles des interprétations de GAUDICHAUD et de DELPINO et il comprit qu'il fallait d'abord établir l'histoire phylogénique de la tige. Les premiers efforts dans ce sens avaient été faits par NAEGELI et par HOFMEISTER.

(1) O. LIGNIER : Equisétales et Sphénohyllales : leur origine filicinéenne commune. *Bull. Soc. linn. Normand.*, 5^e sér., 7^e vol., 1903, p. 100.

5° THÉORIE DU REVÊTEMENT CORTICAL

« L'étude du développement de la tige chez les Fougères, comme aussi chez la plupart des plantes feuillées, montre d'une manière indiscutable, dit HOFMEISTER, que le revêtement cortical de la tige prend son origine dans la base même des feuilles les plus jeunes ; les *Chara* donnent une bonne idée de ce processus. » (Flora, 1863). Le même auteur dit encore : « Le revêtement cortical de la tige dû à l'épaississement et à la croissance des bases foliaires est un phénomène très général. » (HOFMEISTER, 1868).

6° THÉORIE DU PÉRICAULOME

H. POTONIÉ crut arriver lui-même à la solution définitive du problème de l'origine de la tige des végétaux supérieurs, en admettant que les concrescences entre les bases foliaires et l'axe principal se produisent toujours de *bas en haut*. C'est ainsi qu'il édifia la théorie du Péricaulome, dont un résumé parut en 1903, puis il en fit un exposé détaillé dans ses : *Grundlinien der Pflanzen morphologie* (1912). Dans la pensée d'H. POTONIÉ, l'axe ancestral, l'*Urcaulom*, a d'abord été grêle, peut-être même réduit à une seule file de cellules comme l'axe des *Chara* et le thalle des Algues filamenteuses. Le thalle pluricellulaire serait dû à des concrescences se produisant essentiellement de bas en haut, et non pas du haut vers le bas, comme on le voit chez les *Chara* et comme l'admet la théorie du revêtement cortical. Par la suite, c'est toujours par des additions répétées de bases foliaires (*phyllopodes*) faites à la périphérie que l'axe central (l'*Urcaulom*) s'accroît pour donner la tige. Une tige moderne serait donc le résultat de la concrescence plusieurs fois répétée, à des époques différentes de l'histoire évolutive, de systèmes concentriques de bases foliaires. Généralement, toute trace de la structure des systèmes primitifs les plus profondément situés aurait disparu depuis longtemps, si toutefois nous avons bien compris la pensée de H. POTONIÉ.

La théorie du Péricaulome fut rejetée à peu près unanimement par les anatomistes. Elle était l'une des dernières grandes théories de Morphologie végétale, précédant de peu la Phyllorhize (1914)

et le monde savant était devenu sceptique à l'égard de ces constructions ingénieuses certes, mais toujours critiquables par quelque endroit.

Cependant de tous les auteurs que nous avons énumérés, H. POTONIE est celui qui s'est le plus approché de la vérité. Il est le premier qui ait proclamé l'obligation inéluctable de prendre en considération la phylogénie et la structure des plantes fossiles. Faute de connaissances anatomiques suffisamment étendues, il dut se contenter d'une conception imparfaite. BOWER, et les anatomistes anglais, LIGNIER ont au contraire pu traiter le problème d'une manière plus rigoureuse et en donner la solution.

7° CONCLUSION

Toutes les théories que nous avons successivement examinées renferment en principe un certain nombre d'observation justes, qui ont été utilisées comme base de départ. Malheureusement, dans la suite de leurs déductions, les différents auteurs n'ont pas su maintenir une juste mesure, un juste équilibre entre tous les faits. Ils ont perdu de vue la variété extrême des procédés mis en œuvre par les végétaux pour évoluer, et ils se sont livrés inconsciemment à des généralisations abusives et prématurées.

En particulier dans l'étude du point de végétation, ils n'ont pas su apprécier ce phénomène excessivement mouvant qui est la genèse simultanée ou presque simultanée de tous les appendices foliaires. Phylogéniquement, c'est ce phénomène de différenciation hâtive qui fait que l'ensemble des feuilles devient prépondérant et se substitue à la tige, qui les engendre. Le mérite des auteurs tels que BOWER, LIGNIER, J. C. SCHOUTE, c'est d'avoir discerné que sous ces apparences il subsistait quand même une individualité, la tige.

La plante n'est donc pas une colonie. C'est un corps qui se développe et s'accroît d'une manière continue par son méristème terminal ; mais dans ce méristème, en vertu de la différenciation hâtive, les appendices sont devenus prépondérants et, dès lors, la tige n'apparaît plus que comme une agglomération de bases foliaires, conformément aux vues de DELPINO et de CAMPBELL. Toutes différentes sont l'évolution et l'édification de la racine et des radicules, ce qui fait ressortir d'une manière saisissante l'inanité du concept de phyllorhize.

III

MORPHOGÉNÈSE

A. — DIVERSES SORTES DE MORPHOLOGIE

ROLE DE LA MORPHOLOGIE ÉVOLUTIVE

LA MORPHOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LA Morphologie idéaliste en tant qu'instrument d'exploration scientifique est aujourd'hui unanimement rejetée. Elle reparaît cependant journellement sous forme d'idées préconçues ou de plan préétabli de l'évolution, qui s'imposent à notre imagination de la manière la plus insidieuse et la plus inattendue. Le plan en question n'est plus attribué à la Nature ou au Créateur. Il est désormais ancré dans l'esprit du chercheur. C'est plus grave, car il est plus difficile de s'en débarrasser. La doctrine de l'orthogénèse, les théories phytoniennes et leurs variantes, sont des exemples frappants de la persistance, à notre époque, de méthodes de raisonnement qui sont le propre de la Morphologie idéaliste.

Toute métaphysique écartée, il reste encore que, sous le nom de Morphologie végétale, nous réunissons deux disciplines bien distinctes : la *Morphologie descriptive* et la *Morphologie évolutive* ou *phylogénique*.

La Morphologie descriptive se propose la description objective des formes, telles qu'elles sont. Elle englobe donc toutes les études

que nous désignons sous les noms de Morphologie externe, Organographie, Anatomie.

La Morphologie évolutive englobe l'Ontogénie, la Phylogénie, la Morphologie expérimentale et bien d'autres choses encore.

ROLE DE LA MORPHOLOGIE ÉVOLUTIVE. — La Morphologie évolutive a pour objet la recherche de l'origine des formes actuelles, origine qui est attribuée aux transformations successives subies par les êtres vivants depuis leur apparition. Cela suppose donc la notion d'évolution, qui implique elle-même : 1^o la notion de mutations, qui sont de petits changements, de petites métamorphoses; 2^o la notion de continuité des séries évolutives.

La science de l'évolution (ou Science des Métamorphoses) a l'obligation d'exposer clairement les transformations successives que les organes ont subies au cours des générations. Son rôle est de préciser l'origine phylogénique et morphogénique des organes. C'est cette dernière étude (phylogénie des caractères ou Merkmalsphylogenie) qui doit passer au premier plan comme le remarquait NÆGELI (Abstammungslehre, 1884) (voir plus haut).

La Morphologie évolutive exige que l'on prenne en considération tous les faits accessibles de quelque nature qu'ils soient : anomalies et monstruosité, morphologie externe, organisation interne, ontogénie, documents fossiles, etc...

Tous les théoriciens sont enclins à rejeter les faits qui les gênent. Les uns déclarent que les anomalies n'ont rien à voir avec la véritable morphologie, les autres que l'organisation anatomique ne peut pas nous renseigner sur la valeur morphologique des organes, etc... La pierre de touche de la valeur d'une théorie réside dans la possibilité qu'elle nous offre de relier entre eux tous les faits connus. « Une Morphologie qui déclare rejeter un certain ordre de faits ne peut pas être une morphologie scientifique », dit H. POTONÉ.

La plus grande faute qui ait été commise par l'école de BRAUN a été de croire que l'on pouvait faire de la Morphologie évolutive en partant de catégories d'organes nettement tranchées. Exactement comme l'on admettait autrefois la fixité des espèces, on a admis la notion d'organes *sui generis*, indépendants des autres organes, donc créés pour eux-mêmes (1).

La recherche de l'origine phylogénétique des organes exige au contraire que nous assouplissions nos définitions. Nous n'avons pas le droit de déformer les faits pour les faire rentrer dans nos conceptions.

(1) La même faute a été répétée par les partisans de la phyllorhize (voir plus haut).

LA MORPHOLOGIE EXPÉRIMENTALE. — Une place à part doit être faite à la Morphologie expérimentale. S'inspirant des deux monographies classiques, consacrées par VAN TIEGHEM à l'Utriculaire et à la Moschatelline, J. COSTANTIN étudia méthodiquement les répercussions que les divers milieux cosmiques : souterrain, aérien, aquatique, etc..., exercent sur la structure des végétaux. A ces travaux se relie étroitement ceux de GASTON BONNIER sur l'influence du climat et ceux de MOLLIARD sur l'influence de l'alimentation. Sous l'impulsion des auteurs que nous venons de citer, de nombreux physiologistes français ont étudié l'action morphogène du milieu extérieur et de la nutrition. Une première notion fondamentale est sortie de leurs travaux : celle de la plasticité des végétaux (1).

COSTANTIN, BONNIER, dans leurs expériences, s'ingéniaient à modifier telle ou telle condition physique du milieu extérieur. MOLLIARD opère en modifiant les aliments et notamment les sucres. Dans un cas comme dans l'autre, l'espèce n'est pas changée, mais les conditions nouvelles qui sont offertes à son développement influent sur son métabolisme et déterminent la formation de tissus différents.

Or, les caractères qui apparaissent au cours de ces expériences sont des caractères d'adaptation, des caractères *épharmoniques*, comme disait Julien VESQUE. C'est grâce à la faculté qu'elle possède de modifier sa structure, qu'une plante peut vivre dans un milieu très différent de celui où nous la voyons d'habitude (notion de plasticité.)

Mais, cette faculté, elle l'a acquise au cours de l'évolution, en vertu d'un principe analogue à celui de la division du travail, qui se manifeste à la longue par ce fait qu'une même plante possède des organes spécialisés dans des fonctions différentes. C'est ainsi que si la Sagittaire possède actuellement trois sortes de feuilles, cela tient à ce que son évolution s'est produite, comme chez toutes les autres plantes, sous le double signe de la *division du travail* et de la *spécialisation chimique*. Un métabolisme différent engendre des substances chimiques différentes et les organes ou les tissus construits avec ces substances seront, par suite, eux aussi différents. C'est évident.

J. COSTANTIN n'en eût pas moins raison d'affirmer que pour bien comprendre les phénomènes d'hétéromorphie, il ne fallait pas se contenter de les observer dans la nature. L'expérimentation per-

(1) Nous pensons que des travaux du même genre que ceux des physiologistes français ont été exécutés en Allemagne par SCHWENDENER et son école, par VOCHTING, KLEBS, PEYRITSCH.

met en effet de déterminer avec précision le rôle de chaque facteur : chaleur, éclairement, humidité, en éliminant tous les autres.

Mécanisme de la Morphogénèse. — Ce mécanisme a été complètement élucidé par les travaux des physiologistes français auxquels nous faisons allusion tout à l'heure et ici, nous nous bornerons à citer textuellement R. COMBES :

« Plusieurs des modifications morphologiques, qui avaient été réalisées antérieurement en soumettant la plante à des éclairagements intenses ou à l'action de milieux riches en sels, sont reproduites dans les expériences de J. LAURENT, Louis MATRUCHOT, M. MOLLIARD, en provoquant une augmentation de la teneur des cellules en substances solubles.

« Ainsi se trouve établi le déterminisme de l'action morphogène de ces trois facteurs : lumière, concentration du milieu salin, air sec. Tous trois influent sur le fonctionnement des tissus en provoquant une augmentation de concentration des liquides cellulaires, qui modifient le métabolisme. De ces changements, déterminés dans le métabolisme, résultent des modifications dans la forme des cellules, dans la forme des organes, dans la forme des individus. »

Les phénomènes de parasitisme et de symbiose se traduisent eux aussi d'une manière générale par une augmentation de la concentration cellulaire, d'où prolifération, tubérisation, etc...

La Morphologie expérimentale intéresse au plus haut point tous ceux qui se servent de l'anatomie comparée pour classer les végétaux et déterminer leurs affinités relatives. Nous devons en retenir ceci :

1^o Les caractères adaptatifs sont, comme tous les autres caractères, reçus des parents et transmissibles par l'hérédité. En d'autres termes : c'est à la suite de nombreuses mutations, effectuées au hasard, mais triées par le jeu de la sélection naturelle et des croisements sexuels, que la plante a acquis à la longue la faculté de développer tel ou tel tissu sous l'action des conditions extérieures, ou d'engendrer des feuilles différentes dans des milieux différents. C'est cette faculté qui est héréditaire et transmissible.

2^o L'harmonie ainsi réalisée entre la plante et les divers milieux où elle est exposée à vivre, explique pourquoi les plantes vivant dans un même milieu présentent en plus ou moins grand nombre des caractères adaptatifs communs.

3^o L'existence des caractères adaptatifs, la formation de certains tissus protecteurs ou conducteurs dans certaines conditions,

la présence de trois sortes de feuilles chez la Sagittaire, constituent des preuves indubitables d'une évolution plus ou moins récente. Les caractères ancestraux représenteraient au contraire les résidus hérités de l'ancêtre commun à plusieurs groupes. Les caractères structuraux propres à la feuille, à la tige ou à la racine sont intermédiaires entre les autres au point de vue de l'ancienneté.

4^o Dans cette différenciation des organes et des tissus en rapport avec les milieux, il y a à la base une différenciation chimique. Le complexe biochimique de la cellule fonctionne différemment lorsqu'il est soumis à des conditions différentes.

B. — NOTION DE MÉTAMORPHOSES RÉELLES ACTUELLEMENT OBSERVABLES

GœBEL, est certainement l'auteur qui s'est occupé avec le plus de persévérance de résister aux séductions de la Morphologie idéaliste et d'être vraiment objectif dans l'appréciation des faits. Dans son Organographie il a montré, à maintes reprises, comment on peut, quand on le veut, renverser les conceptions fragiles, échafaudées par notre imagination et reprendre pied sur un terrain solide. De cette œuvre remarquable nous extrairons quelques vérités fondamentales, nécessaires à la suite de notre étude.

La variété prodigieuse de formes et d'organes élaborés par la plante au cours de son cycle vital, comme aussi par les innombrables espèces, vivant dans les lieux et les milieux les plus divers, nous frappe comme elle avait frappé les premiers botanistes, et plus tard : LINNÉ, J.-J. ROUSSEAU ou GÛTHE. Comme eux nous éprouvons le besoin d'expliquer ces manifestations multiples de l'organogénèse, non plus, il est vrai, par une cause unique, car nous avons compris que de nombreux facteurs contribuent à la réalisation des formes. C'est à les découvrir que nous nous employons.

Une première remarque très générale s'impose à nous : la diversité des organes engendrés par la plante est due, en dernière analyse, à l'évolution de parties du corps de la plante primitivement semblables.

En particulier, suivant l'époque de l'année, l'âge de la plante et le lieu où elle vit, l'intensité de la poussée végétative est variable et les productions sont différentes : feuille assimilatrice, écaille pérulaire, bractée à la base d'une hampe florale, sépales, etc...

A cet endroit, GÆBEL introduit une deuxième remarque fondamentale, c'est que, en dehors de toute notion transformiste de l'évolution du Règne Végétal, il est possible de fonder une Doctrine des Métamorphoses basée sur des faits d'observations, donc sur des *métamorphoses réelles*.

Il y a métamorphose ou transformation d'organes toutes les fois que le cours normal de l'ontogénèse est troublé. L'ébauche qui devait engendrer un organe déterminé continue son développement en engendrant un autre organe.

Une ébauche de feuille végétative achève son développement en donnant un organe totalement différent : une sporophylle ou une écaille protectrice. Dans ce cas, nous constatons toujours qu'il y a une partie plus ou moins longue dans le cours du développement qui est la même pour la feuille végétative et pour l'écaille : *dans le cours de l'ontogénèse, il y a une partie initiale commune*.

Exemple : *L'Acer platanoides*, produit tour à tour, suivant l'époque de l'année, des feuilles végétatives et des écailles pérulaires (*Knospenschuppen*). Or, il est possible, en faisant agir certaines influences, d'obliger l'ébauche foliaire à se dessécher en engendrant une écaille ou, inversement, d'obliger l'ébauche d'écaille à se développer en engendrant une feuille végétative.

Il y a donc de véritables métamorphoses, qui se produisent sous l'influence de modifications du métabolisme, et que l'on peut par conséquent provoquer expérimentalement.

Il en est de même des vrilles de certaines plantes qui ne sont que des inflorescences transformées (*Vitis labrusca*, *Passiflora*, *Adenia*). Les Métamorphoses sont donc des phénomènes réels, actuellement observables (1).

Telles sont, brièvement résumées, les idées développées par GÆBEL de la page 315 à la page 320 de son *Organographie* (2^e édition). Le lecteur trouvera aisément l'occasion de faire des observations analogues, soit dans la nature, soit dans les serres des grands jardins botaniques d'Europe. Il nous paraît utile cependant d'insister sur quelques exemples.

(1) Mais ces phénomènes nous montrent comment a pu se produire l'évolution. Les ébauches qui autrefois engendraient des axes ou des systèmes d'axes primitifs (cauloïdes), ont engendré des pétioles, des feuilles, des bractées protectrices, des étamines ou des carpelles. Telles sont les idées admises dans la Conception de la Filicale primitive.

Feuille végétative et écaille pérulaire. — Au lieu de l'*Acer platanoides*, nous prendrons comme exemple le *Ribes uva crispa* ou Groseiller épineux à gros fruits. Quand on examine une ébauche foliaire très jeune, on voit qu'elle comprend deux parties : A et C ; entre les deux, une région insignifiante en apparence, B, engendrera le pétiole par l'effet de l'accroissement intercalaire, tandis que la partie C engendrera le limbe. Pour donner une écaille protectrice, c'est au contraire la région basilaire qui se développe, tandis que la région C se dessèche et engendre le mucron ou pointe qui termine l'écaille. Ainsi la même ébauche, par développement inégal de ses trois parties : A, B et C, engendre deux organes différents. C'est là une application très instructive du principe de l'évolution différentielle des parties : chaque partie évolue pour son propre compte et évolue différemment, suivant les conditions auxquelles elle est soumise.

Examinons de même rapidement les transformations qui donnent naissance aux vrilles : vrilles d'origine foliaire et vrilles d'origine gemmaire.

1^o *Vrilles d'origine foliaire.* — Les vrilles d'origine foliaire sont extrêmement variées. La transformation n'est souvent que partielle et seules la foliole terminale et les folioles latérales voisines sont ainsi changées en vrilles. Les *Lathyrus* : *L. tenuifolia*, *L. aphaca*, nous donnent de bons exemples de ces transformations.

Bien que la série des états intermédiaires ne soit pas exempte de critique, c'est à bon droit que l'on peut dire que les folioles en question ont été métamorphosées en vrilles.

De même on verrait certains rameaux du *Prunus spinosa* métamorphosés en épines. Même chose pour les stipules du *Robinia pseudoacacia*, pour les feuilles et les stipules de *Berberis*.

2^o *Vrilles d'origine gemmaire.* — Un exemple caractéristique de ce genre de métamorphose a été décrit par GÖEBEL. C'est celui de l'*Adenia palmata*, une Passiflorée de Ceylan. On constate aisément que les vrilles de cette plante sont des inflorescences transformées, car elles portent encore des boutons floraux avortés et des feuilles réduites à l'état d'écailles. La comparaison avec les inflorescences normalement développées ne laisse place à aucun doute. Il n'en est pas de même chez les autres Passiflorées ; ici les vrilles ne portent plus trace de fleurs, ni de feuilles, et seule la morphologie comparée ou éventuellement l'étude de types moins évolués, peut nous renseigner sur la véritable origine de ces curieuses formations.

Les Ampélidées donneraient lieu à des constatations analogues.

Sur les exemplaires jeunes de *Vitis labrusca* il n'y a pas trace de fleurs. Sur les rameaux fleuris de la plante adulte, on pourra voir par contre tous les intermédiaires entre des inflorescences typiques et des vrilles typiques.

Dans tous les cas que nous venons de signaler, nous avons affaire à de véritables métamorphoses, c'est-à-dire à des transformations réelles qui surviennent au cours de l'ontogénèse à des stades différents suivant la nature et l'âge de la plante considérée. L'ébauche, qui normalement engendre un organe déterminé, engendre un organe tout différent.

C. — RÉFLEXIONS D'ORDRE GÉNÉRAL

Dès maintenant, nous pouvons énoncer quelques règles générales, qu'il est bon de connaître, mais dont l'application requiert néanmoins quelque prudence.

1^o *Il n'y a pas d'ébauche indifférente*, de même qu'il n'y a pas de cellule œuf indifférente (chaque cellule œuf, on le sait, ne peut engendrer que l'espèce d'animal ou de plante dont elle provient). En d'autres termes : *une ébauche d'organe ne peut engendrer que l'organe même qu'elle est destinée à engendrer, à moins que le cours de l'ontogénèse soit troublé.*

En effet, tous les phénomènes du développement sont liés entre eux. L'ontogénèse comprend une succession de phénomènes, dont chacun dépend du précédent et conditionne le suivant. Par suite, toute ébauche, qui apparaît, si insignifiante soit-elle, est prédestinée.

2^o Cette règle est sujette à un correctif important, savoir : Des influences extérieures ou même internes peuvent modifier le cours du développement et le diriger dans d'autres voies, mais cela est dû aux perturbations du métabolisme. Or rien n'est plus fréquent que ces perturbations ; et les anomalies qui en résultent nous montreront que tous les organes peuvent se substituer les uns aux autres. *Il n'y a plus là qu'un problème de circulation des hormones.*

Chez beaucoup de feuilles végétatives, il est possible de constater que le changement de forme est lié à un changement de fonction. Cette constatation s'accorde avec le principe de la division du travail et de la spécialisation chimique.

3° En vertu du phénomène de différenciation hâtive, qui se manifeste à tout moment, mais plus particulièrement chez les plantules, les parties initiales du développement se sont trouvées à la longue très raccourcies ou supprimées.

De même chez les vrilles d'origine gemmaire, signalées plus haut, il arrive qu'il ne reste aucune trace de bourgeons floraux, ni de feuilles. Il devient par suite plus difficile de déterminer la valeur morphologique de l'organe considéré : *il n'en est pas moins certain que nous avons affaire à une métamorphose d'origine évolutive.*

4° Il faut remarquer ici que, pour les plantes le seul procédé de mutation possible, ce sont les *mutations gemmaires* (ou *Knospenmutationen*) ; l'autre procédé serait réalisé par croisement lors de l'union des deux gamètes mâle et femelle. Cependant il semble bien que toutes les novations de la plante ont fatalement leur siège dans le point de végétation. Car c'est lui qui engendre successivement toutes les espèces d'appendicés, lesquels sont d'autant plus développés, que la plante a accumulé plus d'énergie.

D. — VALEUR MORPHOLOGIQUE

DE TOUS LES APPENDICES FOLIACÉS

PRODUITS PAR LA PLANTE

Le moment est venu pour nous de donner une solution moderne au problème de la Métamorphose des feuilles. La solution proposée par GÛTHE dans son essai de 1790 s'est révélée d'une solidité exceptionnelle (nous en avons indiqué les raisons), et il a fallu attendre les années 1930 et suivantes pour qu'elle fût sérieusement contestée (travaux de GRÉGOIRE, J. Mc. THOMPSON, H. THOMAS).

En vue de simplifier le langage, W. ZIMMERMANN propose de désigner sous le nom de *phyllomes* tous les appendices foliacés, quels qu'ils soient, produits par la plante. C'est ce terme que nous adopterons.

L'origine des *phyllomes* est en principe la même pour tous. Ce sont des systèmes d'axes rejetés latéralement et appendicularisés par rapport à un axe principal, qui sera la tige.

Nous classerons comme phyllomes : les cotylédons, les feuilles végétatives, les écailles pérulaires, les bractées de toute nature, les pièces florales : sépales, pétales, carpelles et à la dernière extrémité : les étamines et l'ovule avec son funicule (voir observation à la fin du chapitre).

Seul le principe de l'évolution différentielle des parties, conjointement avec le principe de la division du travail et avec le principe de la différenciation chimique et des sécrétions (hormones), peut nous faire comprendre la variété et la multiplicité des phyllomes.

De la feuille végétative à la bractée découpée des *Anémones*, du sépale au pétale et au carpelle, il y a changement de fonction et modification des sécrétions chimiques. On comprend donc que, en accord avec la division du travail et sous l'action des hormones, il apparaisse, entre les différentes sortes de phyllomes, *tous les intermédiaires*.

Envisagée du point de vue de l'évolution, la question des phyllomes nous conduit à dire que :

Tous les appendices, quels qu'ils soient, ont chacun leur histoire phylogénique particulière.

Ainsi, il n'est pas rigoureusement exact de proclamer, comme on avait été amené à le faire à la suite de GÆTHER, que tous les appendices foliacés sont des feuilles métamorphosées (1). Pour comprendre l'origine et la vraie nature des phyllomes, il est indispensable de faire appel aux trois principes rappelés plus haut.

Observation importante. — L'étamine peut être classée sans inconvénient dans la catégorie des phyllomes. Sa nature appendiculaire a été démontrée par VAN TIEGHEM. Mais ce n'est pas sans quelque réserve que ce résultat peut être étendu au système constitué par l'ovule avec son funicule ; nous devons faire remarquer, dès maintenant, en effet, que ce système ne prend figure d'appendice foliacé que dans les fleurs virescentes, c'est-à-dire frappées de dégénérescence sexuelle (voir ci-après : Fleurs virescentes).

(1) Ou modifiées en vue d'assurer telle ou telle fonction.

E. — ANOMALIES ET MONSTRUOSITÉS

Toute modification du métabolisme peut entraîner des modifications morphologiques plus ou moins importantes. De là des anomalies, des monstruosité.

D'une manière générale, on peut poser en principe que, *sous l'influence des perturbations du métabolisme, il ne se crée rien de nouveau*. On constate en effet que *les tissus ou les organes supposés nouveaux sont simplement changés de place*. Il se forment à un endroit du corps et à un moment de la vie où ils ne se forment pas d'habitude.

Pour caractériser ces phénomènes, GÆBEL, emploie les termes de *Verlagerung*, changement de place, et de *Verschiebung*, dérangement, déplacement. En voici divers exemples :

Les poires couvertes de feuilles nous révèlent simplement une prolifération cellulaire anormale de la chair ou de la peau du fruit. Ce phénomène se produit avec intensité d'après G. CABANÈS, en 1897, dans la région de Nîmes; à la suite d'un automne très doux, les arbres fruitiers fleurirent une seconde fois et produisirent des fruits feuillus. Les feuilles étaient petites, mais bien conformées.

La plupart des Cécidomyes ou galles produites par les piqûres d'insectes montreraient la formation de tissus : bois et liber, tissus de réserve, anormalement situés.

Enfin les sacs polliniques, qui apparaissent sur les pétales ou sur les carpelles (notamment dans les fleurs virescentes), sont des exemples typiques de changements de place ou de *migrations d'organes*.

Il est impossible d'interpréter ces diverses manifestations de l'organisme végétal comme des retours ataviques. *A la notion de régression, il faut substituer celle de migration d'organe ou celle de dérangement*. GÆBEL l'a parfaitement démontré dans son *Organographie* (2^e édition, 1913, pp. 328-344). Quand une plante est attaquée par des parasites (Champignons ou Insectes s'en prenant, soit aux racines, soit aux feuilles), elle réagit en engendrant des organes que l'on croit nouveaux : feuilles juvéniles, poils glanduleux, etc... mais, à y regarder de plus près, on s'aperçoit toujours qu'il s'agit d'organes normaux, qui ont été seulement changés de place. Il n'y a donc là ni novation, ni régression.

Les perturbations du métabolisme qui engendrent les anomalies ont elles-mêmes pour origine des causes très diverses : Nous rappellerons les principales : 1^o Facteurs météorologiques : gelées tardives, froids précoces, chaleurs tardives, sécheresse intempestive. 2^o Nature des aliments et des matériaux entrant dans la constitution du sol. 3^o Infections dues à des parasites animaux ou végétaux. 4^o Traumatismes.

On peut réserver le nom de monstruosité aux proliférations désordonnées. Mais en réalité il n'y a pas de distinction nette entre les monstruosité et les anomalies. Les fleurs de *Digitalis purpurea*, *D. lutea* décrites par M^{me} C. SOSA sont de bons exemples de formations tératologiques (voir ci-après).

1^o FLEURS VIRESCENTES

Les fleurs virescentes ne sont qu'un cas particulier des anomalies mais exceptionnellement intéressant, parce que, de tout temps, on a cru y trouver des preuves certaines de réapparition de structure ancestrale. Dans les fleurs virescentes, toutes les pièces caractéristiques de l'appareil reproducteur : étamines et ovules avec leur funicule semblent se transformer en lames foliacées, voire en sépales ou en pétales. A la poussée sexuelle se substitue une poussée végétative. Les carpelles eux-mêmes sont entraînés dans ces métamorphoses.

Nous devons distinguer dans les fleurs virescentes deux sortes de phénomènes : 1^o la dégénérescence des organes reproducteurs. 2^o Les migrations des différentes pièces florales.

La dégénérescence des organes mâles se manifeste par l'avortement plus ou moins complet des sacs polliniques et par la transformation des étamines en pétales, ou en pièces foliacées très semblables aux pétales.

La dégénérescence des organes femelles donne lieu à des observations très curieuses. Il faut citer ici les fleurs virescentes d'*Hesperis matronalis*, décrites par CELAKOVSKY (1884) et surtout celles de *Petunia*, décrites par HAGÉRUP (1939). Les *Petunia* virescents de LEVAN (1937) doivent leur origine à des phénomènes d'hybridation, qui s'accompagnent de certaines incompatibilités congénitales. L'ovaire distendu et gonflé est rempli d'ovules virescents à tous les états. Le premier degré de dégénérescence consiste en ceci que le tégument externe est remplacé par une lame foliacée, en forme d'ascidie, portée par le funicule.

Les stades suivants sont caractérisés par l'avortement de plus en plus complet de l'ovule et de son tégument interne. L'état final est une lame foliacée, pourvue de nervures et de glandes, comme les sépales normaux, mais plus petite. Comme le remarque GÆBEL, ce sépale qui prend la place de l'ovule et de son funicule ne peut en aucune manière représenter une formation ancestrale. Il y a substitution d'une pièce foliacée à un organe reproducteur. Il n'y a pas régression.

Les migrations d'organes reproducteurs se traduisent d'ailleurs, dans les mêmes fleurs; par des déplacements des sacs polliniques et des ovules, qui peuvent apparaître en conjonction sur les mêmes lames foliacées (1).

M^{me} C. SOSA a décrit les fleurs anormales obtenues par croisement entre *Digitalis purpurea* et *D. lutea*. Ici l'incompatibilité congénitale des deux espèces se traduit par des productions monstrueuses : corolle tordue ; ovaire boursoufflé, portant à la fois des ovules et des sacs polliniques. Ce dernier phénomène nous révèle l'intensité des perturbations auxquelles la plante est soumise.

Tout bien considéré, nous ne trouvons pas dans les fleurs virescentes, quelle que soit leur origine (facteurs externes, infections, nutrition, hybridation) d'autres phénomènes que ceux qui caractérisent toutes les anomalies. Ce sont des perturbations plus ou moins profondes du métabolisme ou du génosome, qui entraînent des déplacements d'organes : migrations des sacs polliniques, migrations des ovules, qui peuvent se trouver réunis sur les mêmes pièces, déplacement de pièces foliacées (sépales ou phyllomes indéterminés) qui se substituent soit aux carpelles, soit aux systèmes : ovule + funicule.

Et la preuve que cette interprétation est correcte, c'est que toujours les virescences s'accompagnent de dégénérescence sexuelle, d'avortement des organes reproducteurs. La suppression même partielle des hormones sexuelles laisse le champ libre à la poussée végétative.

Les fleurs virescentes rentrent donc en totalité dans la règle générale des anomalies posée par K. GÆBEL (*Organographie*, 2^e édition, pp. 328-344). A priori, il doit en être de même des cônes virescents.

(1) Toutes les équivalences morphologiques que HAGERUP a cru pouvoir tirer de ces formations anormales sont donc illusoire.

2° CONES VIRESCENTS

De bons exemples de cônes virescents ont été décrits par OERSTED (1864) (cônes de *Larix*), par STENZEL et PENZIG (1922) (cônes d'*Abies* et de *Picea*, par MASTERS (cônes de *Sciadopitys*). On ne peut du reste établir aucune distinction entre cônes virescents et cônes prolifères. Dans la plupart des cas, on voit se substituer à l'écaille ovulifère un bouquet de petites feuilles. Des ovules plus ou moins avortés peuvent apparaître à la base ou sur les bords latéraux de ces petites feuilles. On est d'autant plus fondé à regarder ces anomalies comme des régressions que, d'une part, elles rappellent l'organisation des cônes de la *Voltzia Liebeana*, et que, d'autre part, elles sont en accord avec l'interprétation morphologique de l'écaille femelle des Abiétacées proposée par BRAUN. Nous traiterons d'abord cette dernière question afin de déblayer le terrain.

1° La valeur morphologique attribuée à l'écaille femelle des Abiétacées est assurément correcte, parce qu'elle est basée à la fois sur les données de la phylogénie et sur celles de l'anatomie comparée. Cette écaille équivaut soit à une sporophylle, soit à deux sporophylles concrescentes, portant chacune un ovule inséré sur leur face dorsale, soit même éventuellement trois sporophylles dont la médiane stérile.

Elle représente le résidu d'un système ancestral qui comprenait un certain nombre de sporophylles insérées autour d'un axe. Certaines parties de ce système ont pu être stérilisées et remplacées par des pièces foliacées. Le bourgeon femelle de la *Voltzia Liebeana*, décrit par WALTON (1928), montre clairement l'organisation en question, chez une *Abiétacée* relativement déjà très ancienne (Trias). De toute façon, l'écaille femelle actuelle est due à la condensation et à la réduction d'un système ramifié (comprenant plusieurs télomes fertiles) inséré dans l'aisselle de la bractée tectrice.

2° En principe, les cônes virescents ou prolifères, les cônes bissexués, etc..., nous offrent les mêmes phénomènes que les fleurs virescentes. C'est, à savoir : 1° Dégénérescence sexuelle avec avortement des organes reproducteurs. 2° Pousse végétative se traduisant par la genèse de bourgeons foliacés dans l'aisselle des bractées tectrices (*Larix*, *Picea*), ou par la production de feuilles juvéniles à la base du cône (*Juniperus sabina*).

3° Idem, par la formation de pièces intermédiaires entre les

sporophylles mâles et les bractées tectrices du cône femelle (cônes bisexués).

4° Migrations d'ovules et de sacs polliniques.

Nous devons bien nous pénétrer de cette idée que tout cela, ce sont des phénomènes actuels, des réactions naturelles de la plante aux perturbations du métabolisme ou aux troubles des sécrétions sexuelles. Ces productions ne représentent donc pas la réapparition de dispositifs ancestraux. Elles sont d'ailleurs en accord avec l'organisation actuelle de l'appareil végétatif (rameaux courts, insérés dans l'aisselle de feuilles écailleuses).

Il est tout naturel qu'un bourgeon foliacé se substitue à l'écaille ovulifère, puisque, dans sa partie profonde, cette écaille offre une structure d'axe et équivaut à un rameau court inséré dans l'aisselle de la bractée tectrice.

Les cônes virescents de *Picea canadensis*, décrits par PENZIG et invoqués par HAGERUP (1933), montrent simplement des phénomènes de substitution : une écaille ou une aiguille prend la place de l'ovule. Il n'y a là aucun retour ancestral.

Par contre, les cônes virescents de *Picea excelsa*, décrits par STENZEL, montrent vraisemblablement une petite régression ; deux sporophylles femelles soudées bord à bord, et pourvues chacune d'un ovule rudimentaire inséré vers le bas de leur face dorsale. *Le fait qu'une petite régression est toujours possible ne modifie en rien ce que nous avons dit des fleurs et des cônes virescents.*

3° EXEMPLES DE RETOURS ATAVIQUES

Nous devons rappeler tout d'abord que l'organisme possède un patrimoine héréditaire complexe et que modifier ce système complexe, c'est-à-dire le décomposer assez profondément pour ressusciter une forme ancestrale ou un organe disparu, est matériellement impossible. Nous nous heurtons à la barrière du temps et à une chaîne de réactions irréversibles dans leur ensemble (loi de l'irréversibilité de Dollo).

Seules les mutations récentes, non encore consolidées, peuvent être éliminées, donc donner lieu à une régression. Mais ce sont là des modifications peu importantes, entre une corolle gamopétale et la même corolle dialypétale, la différence est minime. Une légère altération du métabolisme suffit à provoquer l'adhérence des pièces habituellement séparées, mais très voisines. C'est là d'ail-

leurs un phénomène très répandu ; le phénomène inverse est tout aussi fréquent.

Un exemple du même genre a été décrit par M. MOLLIARD. C'est celui du *Pteridium aquilinum* attaqué par un *Phytoptus*. Sous l'influence des substances irritantes secrétées par les Insectes, les frondes de *Pteridium* présentent un degré de division de plus et revêtent un aspect qui rappelle les frondes des *Pecopteris* carbonifères. On a, par ailleurs, toute raison d'admettre que les frondes des Fougères actuelles sont dérivées par réduction et condensation de frondes, dont le limbe était originellement plus lobé, plus divisé. Si donc il y a régression, il ne s'agit que d'une modification très faible, plus frappante que profonde, comme dans le cas de la corolle gamopétale transformée en corolle dialypétale.

Ce résultat est conforme à nos prévisions : seules sont réversibles les mutations peu importantes, qu'une faible altération du métabolisme suffit à écarter ou à renverser.

4° EXEMPLES DE PROLIFÉRATION AVEC DISSOCIATION DUE AU PARASITISME

Le parasitisme peut provoquer soit la dissociation du corps, soit l'agrégation de parties différentes. La dissociation simule un retour atavique. En voici deux exemples signalés par H. POTONIE.

Le premier est celui du *Crepis biennis*, attaqué par un *Eryophyes*. Le capitule prolifère et se dissocie en ombelles pédicellées ; la plupart des fleurs demeurent stériles. Nous avons affaire en somme à une prolifération végétative, avec dissociation du capitule en tiges multiples ; ce phénomène est dû aux troubles du métabolisme, déclenchés par l'*Eryophyes*. Il est impossible d'y voir autre chose.

Le deuxième est donné par les frondes d'une Fougère des pays chauds : le *Pteris quadriaurita*, attaqué par un champignon, le *Taphrina laurentia*, engendre des pièces foliacées, rappelant les ahlébies caractéristiques du *Pecopteris dentata* et d'autres Fougères carbonifères. Comme dans l'exemple précédent, nous avons affaire à une prolifération du corps, provoquée par le parasite et avantageuse pour lui en raison de l'afflux de substances nutritives. Très frappants au premier abord, ces exemples de

prolifération avec dissociation ne représentent en rien des retours ataviques.

Nous pouvons maintenant aborder avec plus de sûreté le problème de la réapparition des structures ou des formes ancestrales, sous l'action des traumatismes, de la sénescence ou du parasitisme.

5° RÉAPPARITION DE STRUCTURES OU DE FORMES ANCESTRALES
SOUS L'ACTION DES TRAUMATISMES, DE L'ÂGE
OU DU PARASITISME

Nous commencerons par poser en principe que :

Les seules structures ancestrales que nous puissions révéler sont celles qui ont été conservées énergiquement par la plante. Celles qu'elle a abandonnées au cours de son évolution, par exemple : les parties supprimées sous l'action du phénomène de différenciation hâtive, ont, semble-t-il, disparu sans retour (1), à moins que la plante ne conserve à l'état latent la faculté de les faire reparaître.

On sait que l'anatomie comparée nous révèle à côté des caractères d'adaptation (d'acquisition relativement récente) des caractères ancestraux (caractères dits d'organisation). Les vestiges des structures très anciennes sont difficiles à déceler, mais quand ils existent, un bon moyen de les exagérer, c'est d'avoir recours aux traumatismes. L'âge ou la sénescence amènent aussi fréquemment la réapparition de caractères ancestraux. C'est un fait bien connu que *la réalisation des caractères anciens est souvent lente et tardive.*

On peut dire qu'au cours des générations successives, la plante s'enrichit de possibilités nouvelles, mais elle n'abandonne pas pour cela ses réalisations antérieures ; seulement les caractères anciens s'atténuent ou deviennent très fugitifs, éphémères ou latents, longs à se manifester. Pour les faire reparaître, il faut des conditions particulières. Il faut soumettre la plante à un traitement extraordinaire : traumatisme, décrépitude causée par l'âge, la maladie infectieuse. Alors on voit la plante se réfugier, se replier en quelque sorte sous une forme qu'elle avait revêtue jadis au cours de son histoire évolutive.

De toutes façons, les phénomènes de régression ou de retour

(1) Nous rencontrons ici de nouveau : la loi de l'irréversibilité de DOLLO, qui est l'une des plus solidement établies de l'évolution.

atavique ne doivent être admis comme tels, qu'après un contrôle sévère. Il est indispensable qu'ils s'appuient sur des caractères anatomiques indiscutables.

On doit admettre d'autre part, avec ZIMMERMANN et tous les évolutionnistes, qu'il existe une liaison physiologique nécessaire entre la phylogénie et l'ontogénie. Or, comme l'ont démontré les travaux de Morphologie expérimentale, *ce sont les conditions physiologiques actuelles qui déterminent l'apparition de telle ou telle structure*. Une structure ancienne peut donc demeurer *latente*, tant que les conditions favorables à son apparition ne sont pas réunies.

Cela étant admis, il faut néanmoins répéter que la plupart des « *retours ataviques* » provoqués par des parasites sont en réalité des réactions actuelles de l'organisme, en réponse à des excitations déterminées. C'est ce que nous avons constaté en discutant les exemples de prolifération désordonnée, accompagnée de dissociation du corps (balais de sorcière de *Pteris quadriaurita* par exemple).

F. — CONCLUSION GÉNÉRALE

RÉALISATION DES FORMES CORPORELLES

Les divers phénomènes, que nous avons examinés dans les pages précédentes : anomalies, virescences, retours ataviques, nous permettent d'envisager le problème des formes corporelles sous un aspect plus général et plus clair.

La réalisation des formes corporelles est liée étroitement aux conditions de fonctionnement de l'organisme. Et ce fonctionnement est en outre sous la dépendance d'un patrimoine héréditaire complexe. Considérés dans leur ensemble, tous les faits, que nous avons rappelés et discutés plus haut, nous autorisent à conclure : *Suivant les conditions auxquelles on la soumet, la plante est capable de réaliser une multitude de formes corporelles, depuis des formes très anciennes devenues très rares, jusqu'à de petites mutations d'acquisition toute récente, non encore consolidées.*

L'apparition de formes inattendues au cours du développement a éveillé de grands espoirs et suscité des interprétations variées : soit retour atavique, soit mutation spécifique. Sauf le cas de mutation vraie : mutation gemmaire ou mutation de gène, toutes les productions corporelles sont dues, nous le répétons, au fonctionnement de la cellule végétale, et aux facteurs biologiques ou physiologiques qui influent sur ce fonctionnement.

Tout l'art du morphogéniste consiste par conséquent à trouver les conditions : facteurs physiques (température, pression, degré d'humidité, agitation), facteurs chimiques (composition de l'atmosphère, nature des aliments, nature du sol, stimulants d'origine animale ou végétale, hormones, toxines, etc...) qui détermineront la réalisation de telle ou telle forme.

A ce point de vue, il paraît spécialement intéressant de rechercher les agents qui provoquent la dissociation du corps de la plante et simulent plus ou moins le retour aux formes ancestrales, ou bien au contraire ceux qui provoquent l'agrégation de parties isolées, d'où une évolution progressive. Dans la recherche des formes ancestrales, on peut d'ailleurs invoquer les phénomènes d'inhibition : si l'on admet que les hormones et le patrimoine héréditaire jouent le rôle d'inhibiteurs, on en déduira que l'un des buts du morphogéniste doit être de faire échec à l'influence de ces substances, en stimulant la prolifération et la dissociation du corps.

Étant donnés les nombreux moyens d'action que la chimie et les parasites mettent à notre disposition, on peut espérer que la morphogénie expérimentale nous procurera de précieuses indications, tant sur les ancêtres des végétaux actuels que sur leur évolution prochaine.

Désormais la réalisation des formes est toute entière du domaine de la biochimie et de la physico-chimie. A l'Anatomie comparée est dévolu le rôle de découvrir l'origine et la filiation des formes anciennes. Mais dans cette tâche l'anatomiste n'atteindra pleinement son but que s'il a conscience de toutes les possibilités qui lui sont données, et aussi des limitations qui lui sont imposées par la Morphogénie expérimentale.

IV

LA THÉORIE DU MÉRIPHYTE

(CONCEPTION DE LA FILICALE PRIMITIVE)

d'O. LIGNIER (1903-1914)

L'ORIGINE de la flore continentale, c'est-à-dire de tous les végétaux vasculaires peuplant aujourd'hui la surface des continents (1) a fait l'objet des spéculations de plusieurs botanistes parmi lesquels il faut citer F. O. BOWER, H. POTONÉ, O. LIGNIER, A. G. TANSLEY... A ce sujet passionnant, le Prof. BOWER a consacré deux ouvrages fondamentaux : *The origin of a land flora* (1908) et *Primitive land plants* (1935). Dans l'intervalle, entre la publication de ces deux ouvrages, les idées du Prof. BOWER se sont profondément modifiées ; dans le premier, il défendait habilement sa théorie du strobile ; dans le second, sous le nom de *Cladode leaf theory*, il adopte résolument la manière de voir et les déductions de LIGNIER. Celles-ci ont été présentées et successivement précisées par LIGNIER dans ses publications de 1903, 1908 et 1914, sous le nom de *théorie du Mériphyte* ; à cette désignation il nous paraît préférable de substituer celle de : *Conception de la Filicale primitive*, qui est plus exacte et qui évite toute confusion avec les théories phytoniennes. Depuis 1930, les mêmes idées ont été reprises par ZIMMERMANN et développées sous le nom de *Telomtheorie*.

Il est nécessaire de donner aux travaux d'O. LIGNIER la publicité qu'ils méritent et de montrer que sa conception, plus complète

(1) Cet ensemble comprend toutes les Cryptogames vasculaires et toutes les Phanérogames.

que le *Telomtheorie* et d'ailleurs bien antérieure, lui assure une priorité incontestable.

La notion maîtresse sur laquelle sont basées les vues de LIGNIER est celle de l'importance croissante du mode de ramification dichotomique que l'on constate chez les végétaux les moins élevés en organisation (Fougères, Lycopodes), caractère qui s'accuse lorsque l'on s'adresse à des végétaux très anciens comme ceux de l'époque carbonifère ou de l'époque dévonienne. Cette notion était familière depuis BRONGNIART. Il fallait apprendre à s'en servir pour expliquer l'origine des formes corporelles des végétaux supérieurs. Dans un bref aperçu, nous indiquerons d'abord la marche des idées qui ont précédé ou accompagné la première publication de LIGNIER.

A. — ORIGINE DICHOTOMIQUE

DES MEMBRES DES VÉGÉTAUX VASCULAIRES

Le procédé d'évolution qui, d'un système de rameaux dichotomes tous semblables entre eux, conduit, par une inégalité de plus en plus accentuée des branches de chaque dichotomie, à réaliser graduellement un axe médian et des appendices rejetés latéralement, a été décrit pour la première fois par PRANTL dans ses publications relatives aux Hyménophyllacées et aux Schizéacées (1875-1881). Mais PRANTL avait seulement en vue l'architecture des frondes et cette évolution conduisait à la formation d'un rachis principal, de pennes latérales et de folioles.

Dans une étude de Morphologie comparée, consacrée aux Marattiacées et aux Cycadées (1884), BOWER fut frappé par les observations de PRANTL, et il se demanda si le même procédé de différenciation dichopodiale (dichotomies inégales, engendrant un axe plus fort ou *sympodium*) ne pourrait pas expliquer à la fois l'origine des feuilles et celle de l'axe qui les porte, c'est-à-dire de la *tige feuillée*.

Faute de pouvoir apporter des faits démonstratifs à l'appui de cette conception en ce qui concerne les tiges, BOWER crut

devoir l'abandonner et n'y revint qu'en 1923, après la découverte des végétaux de Rhynie.

Henri POTONIÉ a, à diverses reprises, soutenu des idées très semblables, sinon identiques, à celles que LIGNIER devait développer et préciser en 1903. Dans diverses publications parues notamment en 1895, 96, 98, 99, il constate la fréquence du mode de ramification dichotomique dans la nervation et dans la charpente des frondes de toutes les plantes dévoniennes et carbonifères. Un grand nombre de paléobotanistes, à commencer par BRONGNIART, avaient fait la même remarque et ils en avaient conclu que toutes ces frondes ne pouvaient avoir appartenu qu'à des Fougères.

POTONIÉ eût le mérite d'attirer l'attention des morphologistes sur l'importance et la signification phylogéniques de ces plantes anciennes. Il choisit, dans l'œuvre de STUR, de ZEILLER, dans la sienne, quelques exemples frappants : *Callipteridium*, *Diplotmema*, *Mariopteris*, *Palmatopteris*, etc... et il fit voir que l'architecture de leurs frondes s'explique tout naturellement si l'on admet : 1° qu'elle est dérivée d'un système de ramifications dichotomes, toutes semblables entre elles au début ; 2° que, ultérieurement, cet ensemble a été plus ou moins transformé par sympodisation en une fronde avec rachis médian et pennes alternes. La sympodisation provient, nous le savons, de l'inégalité des dichotomies, inégalité qui frappe tantôt une branche, tantôt l'autre. Des groupes entiers de ramifications sont rejetés latéralement alternativement à droite, puis à gauche, et ainsi se forme un rachis médian. Même chose pour les rachis latéraux, rachis secondaires, tertiaires, etc... Ce sont là des notions élémentaires que l'on peut acquérir rapidement par l'examen microscopique des frondes de Fougères et de Ptéridospermes houillères, mais dont on trouvera un excellent exposé dans la « Pflanzenpalaeontologie » de H. POTONIÉ (1899) et mieux encore dans sa « Pflanzenmorphologie » (1912).

En 1898, POTONIÉ formula son opinion personnelle en ces termes : « Les feuilles des plantes supérieures sont des portions de thalles, modifiées au cours des générations successives. Dans un système de ramifications dichotomes, il y a des branches fortes ou culminantes et des branches faibles ou culminées. Ces dernières prennent une position latérale et engendreront les feuilles ».

Cependant, faute de connaissances anatomiques suffisantes, POTONIÉ ne peut mener à bien la tâche qu'il avait entreprise. Il dévia très vite (1901-1902) vers la théorie du péricaulome, qui ne donne pas l'explication correcte de la structure de la tige des végétaux supérieurs.

Nous devons signaler également la conception de CÉLAKOVSKY (1901) adoptée d'enthousiasme par WORSDELL (1906) : « Tous les appendices foliaires quels qu'ils soient, même des appareils aussi compliqués que les grandes frondes de Fougères, malgré leur aplatissement et leur structure dorsiventrale, doivent leur origine première à un système sympodique de ramifications, issu des subdivisions répétées d'un sporogone de Bryophyte. » Cette opinion renferme certainement une grande part de vérité comme le montrent :

- 1° La constitution générale du *Psilophyton princeps* avec ses sporanges terminaux à l'extrémité de rameaux dichotomes ;
- 2° Les végétaux de Rhynie : *Rhynia* et *Hornea*, décrits de 1916 à 1922.

On voit que de 1880 à 1903, beaucoup d'idées justes avaient été émises touchant ce grand problème de l'origine de la flore continentale. La première publication de LIGNIER est postérieure seulement d'un an ou deux à la première manifestation de la théorie du Péricaulome. En serrant les faits de plus près, guidé surtout par ses connaissances très solides d'anatomie comparée, LIGNIER arriva d'emblée à une conception plus claire et plus exacte des plantes vasculaires primitives. Dès 1903, il fit connaître les particularités essentielles de sa doctrine ; ses publications de 1908 et 1911, répètent ces premières données, sous une forme plus détaillée et plus assurée ; enfin dans sa Notice scientifique, qui date de 1914, il a heureusement complété son œuvre en précisant l'origine des racines. Chose plus importante, il a matérialisé sa conception par un dessin qui ne peut laisser planer aucun doute sur sa manière de comprendre l'origine et l'évolution des premiers végétaux vasculaires.

Dans notre exposé, nous avons conservé les parties les plus importantes de ses publications originales. Nous avons dû cependant modifier quelques termes afin de réduire au minimum l'emploi des néologismes et de rendre le texte plus coulant et plus facile à saisir. Toute notre terminologie se réduit à deux termes : *cauloïdes* et *mériphytes*, dont il importe de bien comprendre la signification.

Dès notre entrée en matière, nous rencontrons deux notions fondamentales. La première, c'est que les ancêtres des végétaux vasculaires étaient évidemment aquatiques et sont par conséquent à rechercher dans le groupe des Algues. Cela est prouvé par la morphologie comparée de leurs organes reproducteurs et de leurs anthérozoïdes.

La deuxième notion prêterait sans doute à discussion. Elle

consiste à admettre que tous les êtres vivants, y compris les végétaux terrestres, sont issus d'ancêtres marins. En tout cas, ces deux notions semblent aujourd'hui admises par tout le monde, et il nous paraît superflu de nous y attacher davantage. Cela posé, voici à peu près ce que nous dit LIGNIER :

L'envahissement des régions terrestres par la végétation a, selon toute probabilité, commencé par les terres basses et inondées, situées au voisinage de la mer. C'est dans ces lagunes ou dans ces terrains humides en voie d'exondation, mais occupés au début par des eaux plus ou moins saumâtres, que se différencièrent les premières plantes dont la dissémination par spores devint aérienne.

Ces plantes furent donc d'abord nettement aquatiques, mais certains de leurs rameaux étaient dressés et élevaient hors de l'eau les sporanges qu'ils portaient à leur extrémité. Ainsi les spores disséminées par le vent leur permettaient d'envahir progressivement d'autres territoires. Dès ce moment, on conçoit que ces plantes aient pu subsister couchées ou rampantes sur des terrains humides, et, grâce à leurs spores, pénétrer plus profondément à l'intérieur des continents (1).

LIGNIER a proposé de désigner les formes hypothétiques intermédiaires entre les Algues et les premiers végétaux vasculaires par le nom de Prohépatiques. Aujourd'hui le nom de Pro-rhyniales, c'est-à-dire d'ancêtres des Rhyniales, leur conviendrait beaucoup mieux.

Il faut remarquer ici que les conditions de gisement des végétaux vasculaires que l'on recueille dans le Dévonien inférieur et moyen éveillent invinciblement l'idée de mares peu profondes, situées à la surface des continents et presque toujours en relation avec des formations saumâtres (vieux grès rouge d'Écosse ; formations schisto-gréseuses de Rhénanie et du Nord de la France).

(1) Toutes des données générales sont extraites de la publication originale de LIGNIER, datant de 1908.

B. — CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES
DES PREMIERS VÉGÉTAUX VASCULAIRES
NOTION DE CAULOÏDE ET DE PHYLLOÏDE

Chez les végétaux vasculaires les plus primitifs que nous puissions imaginer, le corps de la plante était composé tout entier d'axes élémentaires ou *cauloïdes*, tous semblables entre eux et issus les uns des autres par dichotomie, c'est-à-dire par simple bifurcation. Ces axes ou bien étaient nus, ou bien portaient des poils absorbants (*rhizoïdes*), ou bien étaient garnis de petites expansions lamellaires (*phylloïdes*) semblables aux petites feuilles des Muscinées.

Le corps de la plante ne comprenait donc ni feuilles, ni racines, mais seulement des axes ramifiés, couchés ou dressés. Ce sont ces axes primitifs que nous appelons des *cauloïdes*.

LIGNIER pense que les petites feuilles des Lycopodiales sont probablement dérivées directement des phylloïdes de la plante primitive. Mais *ce n'est pas absolument certain*. Les écailles membraneuses et les poils scarioux des Fougères ne sont pas autre chose, d'après LIGNIER, que des émergences comparables aux phylloïdes.

Enfin, il est probable que le corps de certains Psilophytales (ou profilicales) était garni d'émergences dérivées directement des phylloïdes ancestraux. La notion de la phylloïde est intéressante, mais n'a, on le voit, qu'une importance secondaire.

Appareil disséminateur. — Chez ces plantes primitives, les sporanges étaient portés à l'extrémité des *cauloïdes* et dans leur prolongement, et non sur des feuilles, ni sur des phylloïdes ; leur déchisence était *longitudinale* et produisait *deux valves*. Ces sporanges offraient la plus grande ressemblance avec ceux des *Psilophyton*.

Ce type de plantes primitives à ramifications dichotomes, auxquelles on pourrait peut-être assigner le nom de *Propsilotées* (1), aurait fourni, d'une part, toutes les Lycopodiales (à la base desquelles se trouvent les Psilotales) et, d'autre part, les premières Fougères désignées par ARBER sous le nom de *Primofilicales*.

(1) Les Propsilotées hypothétiques de LIGNIER sont représentées par les Rhyniales du Devonien moyen, découvertes en 1915-1916.

C. — CARACTÉRISATION DES FILICALES PRIMITIVES

1^o DÉFINITION DES MÉRIPHYPES

La caractérisation des premières Filicales serait surtout résultée du fait que certains ensembles de rameaux, rejetés latéralement, auraient pris figure d'appendices par rapport à certains cauloïdes plus importants devenus supports. Les ensembles en question auraient adopté progressivement la différenciation bifaciale et la symétrie bilatérale. Ultérieurement, ils se seraient peu à peu transformés en vraies feuilles, alors que les cauloïdes qui les supportaient devenaient de vraies tiges (1).

Conformément à ce qui précède, LIGNIER a appelé *mériphytes* les systèmes de cauloïdes rejetés latéralement et qui ont donné naissance aux grandes frondes des Fougères plus évoluées.

Cette origine par spécialisation progressive d'une partie de la ramification explique facilement pourquoi, chez les Fougères actuelles, la fronde est encore en général très divisée, pourvue d'une croissance apicale qui peut durer plusieurs années. Chez les Cycadées actuelles, les frondes, moins ramifiées toutefois, conservent cependant une grande taille. Au contraire, chez les Angiospermes et les Gnétacées, la feuille est de plus en plus spécialisée et réduite par rapport à la tige.

2^o INDIVIDUALISATION DES TIGES

L'individualisation des tiges est corrélative de celle de mériphytes. En s'élevant dans l'air, l'appareil cauloïdal subit de bonne heure d'importantes modifications dans sa statique et dans son architecture générale. A l'organisation dichotomique primitive succéda l'organisation sympodique par prédominance de l'une des branches de chaque dichotomie et par rejet latéral de l'autre. Les branches ainsi prédominantes des dichotomies successives se mirent dans le prolongement les unes des autres et se transfor-

(1) LIGNIER : *Bull. Soc. bot. Fr.*, 55, 1908, p. 270.

mèrent en un axe plus rigide : la tige, jouant le rôle de support. On conçoit comme le même procédé a donné naissance à toutes les espèces de tiges : aériennes, rampantes, souterraines : rhizomes horizontaux ou dressés. Il y a dans l'esprit de LIGNIER une différence énorme entre la théorie du Mériphyte et celle de phyton, reprise et rajeunie par divers botanistes. Dans la théorie du phyton, dit-il, la tige n'est formée que par l'agglomération des bases des feuilles ; dans celle du mériphyte, *elle est un axe cauloïde propre* (1) à développement originellement sympodial, et qui a été simplement accru, transformé, grâce aux apports que lui fournissent les mériphytes (groupements de cauloïdes appendicularisés) successifs. En outre, dans la théorie du mériphyte, les rachis (ou pétioles, pétiolules et nervures) de divers ordres sont entre eux, comme les pétioles sont aux tiges (2), ce sont encore, en principe, des cauloïdes provenant de dichotomies successives, et dont certains sont devenus prédominants suivant la méthode sympodiale. Ainsi donc, ce qui, à l'origine, distingue le pétiole de la tige, c'est uniquement la symétrie (3).

3° DIFFÉRENCIATION DES MÉRIPHYTES ET ORIGINE DES LIMBES

A l'origine, chacun des mériphytes n'était composé que de cauloïdes dichotomes, libres jusqu'au sommet et groupés en *buisson*, c'est-à-dire ramifiés dans toutes les directions de l'espace. Il n'y existait encore à proprement parler ni plan de symétrie, ni dorsiventralisation. Plus tard, sous l'influence des phénomènes de sympodisation, s'individualisèrent des rachis d'ordres successifs, comparables aux tiges et porteurs d'autres rachis rejetés latéralement. Simultanément la différenciation bifaciale se manifesta dans toutes les parties de la fronde qui s'aplatirent dans le même plan.

D'autre part, à la périphérie des mériphytes (c'est-à-dire vers les extrémités des frondes primitives), là où les cauloïdes terminaux demeuraient plus grêles et plus denses en raison de leurs bifurcations répétées, la différenciation bifaciale aurait été accompagnée de concrescences qui furent l'origine de petits

(1) LIGNIER proclame donc l'individualité originelle de la tige, fait qui est ignoré ou nié par les auteurs des théories phytoniennes et foliaires.

(2) LIGNIER admet par conséquent qu'il y a des concrescences entre les rachis latéraux et le rachis médian, comme entre les pétioles et la tige.

(3) Ce paragraphe tout entier est la reproduction textuelle de la page 100 de la publication de 1903.

limbes ou pinnules (*Adiantites*, *Archæopteris*, *Sphenopteris*, etc...). A l'intérieur de ces limbes, les cauloides constituant devinrent ce que nous appelons des nervures. La nervation dichotome serait donc primitive et rappellerait le mode de ramification ancestral. Le développement plus accentué des limbes aurait entraîné la disparition des phylloïdes devenus inutiles.

4° POSITION DES SPORANGES

Primitivement terminaux, les sporanges sont devenus marginaux dès qu'il y a eu un limbe développé. Chez les Fougères plus évoluées, ils sont devenus superficiels. Chez plusieurs Filicales primitives, (*Archæopteris*, *Zygopteris*, *Stauropteris*) on peut constater effectivement la position terminale des sporanges. Chez certaines Fougères actuelles : Ophioglossacées, Osmondacées, voisines des Filicales primitives, les sporanges sont devenus sessiles et tendent à former des sores à la surface des baguettes fructifères. Chez les Polypodiacées, *sensu lato*, les sporanges ont conservé leur pédicelle, mais sont groupés en sores plus ou moins étendus.

5° ORIGINE DES RACINES

Toute l'évolution des végétaux vasculaires primitifs s'est déroulée conformément au principe de la division du travail. On peut même affirmer que, dès que ces végétaux furent installés non plus en pleine eau, mais sur des terrains humides, une spécialisation commença de s'indiquer parmi les diverses sortes de rameaux : les uns dressés, étalés dans l'air, assurant la fonction assimilatrice, les autres plongeant dans la vase et assurant l'absorption.

LIGNIER a donc été amené à compléter son schéma de la Filicale primitive. Voici comment, il s'exprime (1) :

DIFFÉRENCIATION D'UN APPAREIL RADICAL. — Plus tard, de ces cauloides les uns ont continué à s'étendre sur le sol ou même ont pris l'habitude de s'enfoncer de plus en plus dans la vase humide et s'y sont progressivement transformés en appareils d'absorption que nous appelons *racines*. D'abord les racines en

(1) LIGNIER : Notice scientifique, 1914, p. 104-108.

question continuèrent à se ramifier *dichotomiquement* et c'est sous cette forme que nous les observons encore actuellement dans le groupe primitif des Lycopodiniées (1). C'est sous cette forme également que la Paléobotanique nous les montre chez les types primitifs des Filicinées et des Equisétiniées, parfois même chez ceux des Conifères.

« Mais ultérieurement, à la ramification dichotomique et terminale se substitua la ramification latérale. En se spécialisant de plus en plus, les racines devinrent endogènes et acquièrent l'organisation qu'elles ont chez la plupart des plantes actuelles. »

DONNÉES COMPLÉMENTAIRES RELATIVES A L'ORIGINE DES RACINES. — VAN TIEGHEM et DOULIOT (1889, p. 396) rappellent que les racines de Lycopodiniées se ramifient par une série de dichotomies à angle droit l'une sur l'autre. Ils remarquent que chez les Sélaginelles, tout au moins, il ne s'agit pas d'une véritable dichotomie, mais d'une ramification latérale, s'opérant très près du sommet, et où chaque fois la branche unique prend une croissance égale à celle du prolongement du tronc, qu'elle rejette latéralement (*loc. cit.*, p. 397). Plus loin, décrivant les caractères anatomiques de la bifurcation d'une racine latérale de *Selaginella inaequalifolia* (*loc. cit.*, fig. 417 et 418), les auteurs précisent que la radicle (c'est-à-dire l'une des branches de la bifurcation) est pourvue d'un *pédicule* comparable à celui des Osmondacées et des Marattiacées. Ils concluent : « L'origine des radicules des Sélaginelles ressemble donc à celle des Filicinées et des Equisétiniées en ce qu'elle est corticale ; elle en diffère par son extrême précocité. »

Signalons aussi que GÖEBEL, en décrivant la dichotomie inégale d'une racine de *Lycopodium annotinum* (Organographie, 2^e édition 1913, p. 80, fig. 70) indique avec précision comment la branche faible de la dichotomie devient latérale et endogène.

En résumé : *le principe de la dichotomie originelle se concilie parfaitement avec l'individualisation d'une couche rhizogène* (assise péricyclique chez les Phanérogames, endoderme chez les Cryptogames vasculaires), phénomène qui, comme l'ont montré VAN TIEGHEM et DOULIOT d'abord, 1889), puis GÖEBEL, a *coïncidé avec le passage de la ramification terminale à la ramification latérale et monopodiale*.

L'anatomie comparée permet de vérifier que cette conclusion est fondamentalement exacte.

(1) Voir à ce sujet les observations de VAN TIEGHEM et DOULIOT. VAN TIEGHEM et DOULIOT Origine des membres endogènes. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 7^e sér., VIII, 1888-89, p. 396.

6^o RÉCAPITULATION DES PRINCIPALES NOTIONS MISES EN ŒUVRE

Une conception très générale, comme celle de la Filicale primitive, où l'auteur synthétise une foule d'observations, effectuées sur les types les plus divers, en s'efforçant d'en dégager les caractères véritablement archaïques, qui ont dû être l'apanage des premiers végétaux vasculaires, une telle conception, disons-nous, implique un certain nombre de notions, que nous voudrions rappeler en quelques mots.

1^o La première est la *prédominance de la ramification dichotomique chez toutes les plantes anciennes*. Cette notion familière aux paléobotanistes a été mise en évidence surtout par H. POTONIÉ (1898, 99). Mais LIGNIER en avait, lui aussi, compris toute l'importance.

2^o La deuxième est la *notion de sympodisation ou de subordination de certains systèmes d'axes par rapport aux autres*. Ces phénomènes, comme nous l'avons exposé au début de ce chapitre, ont été décrits par PRANTL, puis utilisés successivement par BOWER, POTONIÉ et LIGNIER.

3^o L'*aplatissement dans un plan, la différenciation bifaciale et l'adoption de la symétrie bilatérale*.

De ces trois notions, la première a été soulignée par LIGNIER. En employant l'expression de ramification en « buisson », il voulait dire par là que chez les plantes primitives les ramifications des cauloïdes se produisaient un peu dans toutes les directions de l'espace. On peut citer à l'appui de son opinion le *Sphenopteris condrusorum* (GILKINET, 1922) et l'*Eospermatopteris* de GILBOA (État de New-York) décrit par M^{lle} GOLDRING (1924). L'*Aneurophyton germanicum* (KRAÜSEL et WEYLAND, 1926), de la région rhénane, est très voisin de la plante précédente et montre les mêmes caractères, c'est-à-dire des frondes dont les ramifications sont orientées dans les plans très différents.

Au point de vue anatomique, les trois notions en question sont illustrées par les pétioles des *Cladoxylon*.

4^o Les phénomènes de *concréscence* ou de *cladodification* ont été bien compris par LIGNIER, tant en ce qui concerne les supports : tiges, rachis de la fronde, que les limbes. Il ont cependant une généralité plus grande qu'il ne le pensait. Dès 1883, Ch. Eug. BERTRAND, en se basant sur les caractères anatomiques, avait montré que les rameaux aériens et souterrains des Psilotales sont en réalité des cladodes, formés par la concréscence

d'axes plus simples, conclusion que l'on peut étendre à la souche et à l'axe fructifère du *Phylloglossum*, Lycopodiale spécialisée et réduite, décrite par le même auteur.

Mais d'autres faits, d'autres découvertes sont venus depuis 1916 apporter des confirmations décisives à la conception de LIGNIER. C'est d'abord la découverte des Rhyniales (genres *Rhynia* et *Hornea*), dont les rameaux aériens ne sont guère que des sporogones de Bryophytes, ramifiés, comme le supposait CELAKOVSKY ; toutefois ces mêmes plantes possédaient en outre des rhizomes horizontaux, garnis d'un épais manchon de poils absorbants.

C'est ensuite la découverte des prothalles et des embryons des Psilotales, qui a permis de constater que les plantules de *Psilotales* et de *Tmesipteris* commencent elles aussi par produire un rhizome horizontal. De là, la notion de rhizome primordial.

7° NOTION DU RHIZOME PRIMORDIAL

En présentant au public le schéma de la Filicale primitive de LIGNIER, lors de l'exposition de 1937, au Palais de la Découverte, nous avons été amené à le compléter, sur la gauche, par un rhizome horizontal garni de poils absorbants, et issu directement de la germination de l'œuf fécondé. C'était l'enregistrement pur et simple de toutes les découvertes faites depuis 1916 tant sur les Rhyniales que sur les Psilotales. Chez toutes ces plantes : *Rhynia*, *Hornea*, *Psilotum*, *Tmesipteris*, nous sommes sûrs que l'embryon en germant engendrait ou engendre un rhizome couvert de poils absorbants. Cet organe se ramifie en donnant de nouvelles branches souterraines et des pousses aériennes de plus en plus fortes, à mesure qu'il devient lui-même plus robuste. C'est ce qu'ont montré les observations de HOLLOWAY sur *Tmesipteris*.

L'*Asteroxylon Mackiei* (Lycopodiale primitive trouvée dans le même gisement que *Rhynia* et *Hornea*) possédait, comme elles, un rhizome horizontal, mais parfaitement nu, c'est-à-dire dépourvu de poils absorbants. Le porte-racines des Sélaginelles est, à coup sûr, le dernier vestige de cet organe chez les Lycopodiales actuelles.

Enfin, il est bien connu que plusieurs Filicales primitives : *Botryopteris*, *Metaclepsydroopsis*, *Diplolabis*, etc... possédaient un tel rhizome, pourvu d'une protostèle avec pôle central, ou

avec plusieurs pôles internes, diploxylée ou médullée, mais toujours avec bois centrifuge. Ce rhizome, chez *Botryopteris*, était abondamment poilu.

Les considérations précédentes semblent autoriser à conclure que chez beaucoup de végétaux vasculaires, sinon chez tous, la production d'un rhizome primordial a précédé l'individualisation des pousses aériennes, des feuilles et des racines.

Il nous reste deux questions à envisager touchant les ancêtres des premiers végétaux vasculaires : celles de la forme corporelle sous laquelle se présentaient les deux générations et celle du groupe d'Algues, d'où ces types primitifs sont sortis.

1° Forme corporelle sous laquelle se sont présentées à l'origine les deux générations : sexuée et asexuée.

La plupart des auteurs (excepté BOWER) ont admis que les deux générations étaient à l'origine semblables entre elles et de même importance, c'est-à-dire homoeomorphes (mais non homodynames). Toutes les découvertes faites chez les Psilotales tendent à confirmer cette manière de voir. Les prothalles robustes de *Psilotum* sont peu différents du rhizome ramifié, issu de l'embryon ; ils possèdent même un cordon vasculaire très simple (haplostèle).

La plupart des auteurs (excepté BOWER) ont admis aussi que les deux générations se présentaient à l'origine sous l'aspect de thalles plats dichotomes, semblables à ceux des *Fucus* ou aux prothalles des Hépatiques (*Anthoceros*, *Lunularia*) ce qui est invraisemblable, car cette forme de corps est manifestement une adaptation en rapport avec le genre de vie.

Il est certain, en effet, que les premiers végétaux vasculaires, contrairement à l'hypothèse de CHURCH (1920) ne sont pas sortis directement de la mer pour envahir les continents. Ils sont apparus dans des mares d'eau douce. Entre les deux habitats (milieu marin, et milieu aquatique à la surface des continents), il s'est écoulé une longue période d'adaptation. Il est donc beaucoup plus vraisemblable d'admettre que les ancêtres des premiers végétaux vasculaires sont issus d'Algues vertes, ou vert-bleu, vivant dans les eaux douces et se présentant à l'état filamenteux.

Le protonema de certaines Mousses (*Barbula*, *Atrichium*), le prothalle filamenteux de certaines Hyménophyllacées (*Trichomanes rigidum*) organismes adaptés à un milieu riche en eau, nous donnent une image beaucoup plus proche de ce que pouvaient être les ancêtres hypothétiques des premiers végétaux vasculaires.

En somme, en faisant dériver les premiers végétaux vasculaires directement d'Algues brunes, plus ou moins évoluées, sorties de la mer pour envahir les continents, on répète la faute qui consiste à faire dériver deux groupes de végétaux directement l'un de l'autre, au lieu de chercher leur ancêtre commun. On admet sans aucune raison plausible que tous les thalles plats dichotomes : ceux des Marchantiales et ceux des Filicales sont nécessairement dérivés de ceux des *Fucus*, alors qu'il n'y a là, comme le prouve l'étude des prothalles de Lycopodiales, que des adaptations similaires à des modes de vie semblables. Ceci nous ramène à la deuxième question.

2^o Groupe d'Algues chez lesquelles il convient de rechercher la souche des premiers végétaux vasculaires.

LIGNIER a cherché la forme originelle au voisinage des Cutlériées (1908), et il a imaginé des Paracutlériées (nous dirions aujourd'hui : des Algues brunes, ayant engendré les Prorhyniales, souche commune des Rhyniales et des Bryophytes). La suggestion est intéressante. Mais, comme nous le disons plus haut : entre les deux habitats, il y a eu une longue série d'intermédiaires, ce qui nous conduit à admettre que les ancêtres marins, avant de s'habituer aux eaux saumâtres, étaient encore à l'état *unicellulaire*.

Le passage d'un milieu à l'autre s'effectuera d'autant plus facilement que l'on aura affaire à des végétaux moins élevés en organisation. Les ancêtres unicellulaires ou filamenteux des végétaux vasculaires ont divergé très tôt de la souche commune des Thallophytes. Ce sont là des considérations qui ont été perdues de vue par la plupart des auteurs.

D. — CONCLUSION

En octobre 1908, la conception de LIGNIER était reprise dans les grandes lignes par A. G. TANSLEY qui, dans le cours de sa publication du système vasculaire filicinéen, (*New phytologist*, 1907-08) avait développé des idées du même genre et par D. H. SCOTT, qui en fit un exposé à la *Linnean Society*.

Après la découverte des Rhyniales, la conception de LIGNIER fut définitivement adoptée par BOWER dans ses livres : *The*

Ferns (1923) et *Primitive land plants* (1935) sous le nom de *Cladode leaf theory*.

En 1930, dans son excellent livre : *Die Phylogenie der Pflanzen*, W. ZIMMERMANN développa les mêmes idées sous le nom de *Telomtheorie*. Mais seul le nom de télome est nouveau. Le terme de *cauloïde*, proposé par LIGNIER, est plus général que celui de *télome*, puisqu'il s'applique à tout axe élémentaire constituant le corps de la plante primitive, même s'il n'est pas terminal. Le nom de télome s'applique seulement aux ramifications terminales ; il y a naturellement des télomes stériles et des télomes fertiles ; ces derniers sont terminés chacun par un sporange. Or tous ces détails sont indiqués avec précision dans le schéma original de LIGNIER. (*Notice scientifique*, 1914).

De plus, en des termes très justes LIGNIER décrit l'origine des racines : ce sont des systèmes de cauloïdes envasés qui se sont spécialisés dans la fonction de l'absorption et dans celle de la fixation. A la longue ces organes, en raison de leur spécialisation morphologique et chimique, sont devenus des racines. La conception de LIGNIER est donc plus complète que la *Télomthéorie* de ZIMMERMANN.

Ni BOWER (1935), ni ZIMMERMANN (1930-38) ne se sont aperçus que c'étaient VAN TIEGHEM et DOULIOT, GÆBEL et LIGNIER qui avaient publié les premières notions exactes sur l'origine et l'évolution des racines.

La conception de la Filicale primitive de LIGNIER se présente ainsi sous l'aspect d'une synthèse solide et durable ; c'est qu'elle fut élaborée dès le début avec la volonté bien arrêtée de tenir compte de tous les faits connus : anatomiques, physiologiques, phylogéniques. C'est aussi pourquoi elle s'est révélée, à l'usage, très souple et aisément perfectible.

Complétée par la notion du rhizome primordial, elle paraît éclaircir mainte particularité de la morphologie des végétaux vasculaires. Il n'est pas défendu de penser qu'on ait à y apporter de nouvelles rectifications et de nouveaux perfectionnements.

LA NOTION DU PROTOSTÈLE

CETTE notion doit son origine à deux théories concurrentes : celle du Faisceau (1881) et celle de la Stèle (1886-89) que nous examinerons successivement. C'est en confrontant ces deux théories, ou plus exactement : en employant tantôt la notion de faisceau libéro-ligneux et tantôt la notion de stèle, à la description et à l'explication des dispositifs anatomiques, que petit à petit on a dégagé et précisé la notion de *faisceau primitif* ou *protostèle*.

1. — THÉORIE DU FAISCEAU

(Ch. Eug. BERTRAND, 1881)

En élaborant cette théorie, Ch. Eug. BERTRAND espérait arriver à des définitions des membres de la plante plus précises que celles de VAN TIÉGHEM et réaliser ainsi de nouveaux progrès. L'auteur définit plusieurs types de faisceau : le faisceau *bipolaire* (ou *bicentre*) est propre aux Cryptogames vasculaires ; le faisceau *unipolaire*, avec bois centrifuge et liber superposé, est propre aux Phanérogames ; enfin les racines renferment un

faisceau dit *multipolaire* qui se confond avec leur cylindre central. A ces définitions, il faut ajouter celle du *faisceau indéterminé*. Celui-ci comprend un cordon ligneux avec trachées centrales ou sans trachées, enveloppé de liber. C'est ce que nous appelons aujourd'hui une petite protostèle ou une haplostèle. L'auteur considérait ces sortes de faisceaux comme des formes réduites.

En tenant compte de la nature des faisceaux et de leur arrangement à l'intérieur des organes, Ch. Eug. BERTRAND définit avec une grande rigueur : 1° la racine ; 2° le stipe et la fronde chez les Cryptogames vasculaires ; 3° la tige et la feuille chez les Phanérogames.

Les Cryptogames vasculaires sont caractérisées par ce que leurs stipes renferment des faisceaux bipolaires. Chez les Lycopodiales, ces faisceaux se croisent au centre de figure de l'organe. Chez les Fougères, ces faisceaux sont disposés tangentiellement (c'est-à-dire perpendiculairement au rayon). Chez les Equisétales, l'auteur embarrassé, fait observer que la structure de ces végétaux a été fortement réduite par le milieu très humide dans lequel ils vivent. Il convient donc d'attendre le résultat de nouvelles recherches pour se prononcer sur la nature de leurs faisceaux.

Les tiges et les feuilles des Phanérogames sont caractérisées par leurs faisceaux unipolaires à bois centrifuge. Les seules exceptions se rencontrent chez les végétaux aquatiques et chez les végétaux parasites, où la dégradation entraîne des modifications, qu'il est facile d'expliquer.

Les cladodes de rameaux, les phyllodes, comme ceux des *Acacias* ou de l'*Iris*, l'écaïlle femelle et l'aiguille des Conifères, font aussi l'objet de définitions et d'interprétations très simples.

Le côté attrayant de la théorie du Faisceau, c'est qu'elle constitue une méthode d'enseignement claire et précise, permettant de caractériser rapidement toutes les parties du corps des végétaux vasculaires.

Par la suite, Ch. Eug. BERTRAND se vit obligé de compléter son système, en définissant deux autres types de faisceaux : le *faisceau unipolaire diploxylé* ou faisceau pétioleaire des Cycadées (1886) et le *divergent flicinéen* (1901). Le premier permit à BERTRAND et RENAULT de relier les *Poroxyton* (Gymnospermes permiennes) aux Cycadées actuelles. Le second permit à BERTRAND et CORNAILLE d'expliquer toutes les particularités du système vasculaire des frondes des Fougères actuelles. BERTRAND et CORNAILLE montrèrent que toutes ces structures n'étaient que des variantes de la méristèle pétioleaire de l'*Osmonde*, dont on pouvait les faire dériver.

Le faisceau pétioleaire des Cycadées et le divergent filicinéen sont deux unités exactement inverses l'une de l'autre. Chez le premier, qui mériterait le nom de *divergent cycadéen*, la différenciation ligneuse est *centripète* et tangentielle. Chez le second, elle est *centrifuge* et tangentielle. Nous savons aujourd'hui que ces deux unités sont dérivées séparément d'un même type de faisceau primitif : faisceau à structure centrique avec liber concentrique au bois (appelé encore *faisceau mésarche* dès que le pôle n'est plus tout à fait central). Soit dit en passant : G. CHAUVÉAUD a attribué à tort à Ch. Eug. BERTRAND une théorie dite du divergent. C'est le Prof. CHODAT de Genève qui, enthousiasmé par les idées de Ch. BERTRAND, s'est persuadé que la notion de divergent allait permettre de tout expliquer. La généralisation hâtive qu'il en a faite n'a pas été admise par BERTRAND et CORNAILLE, qui n'avaient eu en vue qu'un seul objet : expliquer toutes les particularités de structure des Filicinées actuelles en se servant d'une nouvelle unité anatomique. A cet égard, l'un des résultats fondamentaux établis par ces deux auteurs, c'est que les chaînes binaires des Fougères proviennent de la division d'un divergent ; les deux divergents ainsi produits demeurant unis par une lame ligneuse tangentielle (métaxylème à grosses trachéïdes).

Or on rencontre fréquemment dans les pétioles et les stipes de Fougères des faisceaux binaires (ou bipolaires) orientés tangentiellement. Quelquefois les pôles sont situés exactement aux deux extrémités de la lame ligneuse (*faisceau binaire exarche*). D'autres fois les pôles sont situés sur le bord interne de la lame ligneuse, un peu en deçà de l'extrémité (*faisceau ou chaîne binaire endarche*). De toutes façons, ces faisceaux binaires sont des unités anatomiques d'ordre supérieur puisqu'elles renferment deux divergents, c'est-à-dire en définitive : deux faisceaux primitifs.

2. — APERÇU SUR LA THÉORIE DE LA STÈLE

La notion de Stèle a été introduite pour la première fois par VAN TIEGHEM dans le mémoire ayant pour objet la structure de la tige de certaines Primevères nouvelles du Yunnan (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1886, p. 95). La stèle, c'est le cylindre central, délimité par le péricycle et l'endoderme, tel qu'il nous apparaît dans la racine.

Dans le mémoire sur la polystélie publié en 1886 en collaboration avec DOULIOT, VAN TIEGHEM distingue pour la tige plusieurs types de structure (1).

Quand la tige en coupe transversale possède une seule stèle, c'est la *monostélie*. Exemple : « La tige est toujours monostélique à la base, c'est-à-dire tout au moins dans sa région hypocotylée, dont le cylindre central continue directement à travers le collet le cylindre central de la racine terminale. »

Les plantules de Fougères décrites par LECLERC DU SABLON en 1890, les stipes des Lycopodes fournissent également d'excellents exemples de monostélie (à notre avis).

La *polystélie* dérive de la monostélie par des divisions répétées de la stèle. La tige renferme alors plusieurs cylindres centraux. Exemple : Auricules (Primulacées) ; plusieurs Primevères du Yunnan, *Gunnera*, la plupart des stipes de Fougères (*Polypodium*, *Pteridium*) ; tubercules de certaines Légumineuses envahis par un endophyte.

Quand les stèles en s'anastomosant entre elles ne forment que de larges mailles, elles paraissent le plus souvent isolées en coupe transversale. C'est la *polystélie dialystèle*.

Quand les stèles forment des mailles étroites, elles paraissent souvent unies en arc ou même en anneau. C'est la *polystélie gamostèle*. Ces deux types de structure se rencontrent principalement chez les Fougères.

DÉFINITION DE L'ASTÉLIE. — « La stèle axile de la base, en se dilatant brusquement au-dessus des cotylédons peut se désagréger. A mesure qu'ils s'écartent les uns des autres, les faisceaux libéro-ligneux forment dans le péricycle et l'endoderme autant de plis de plus en plus profonds ; ces deux assises se rompent enfin dans les creux et chaque pli se ferme à la face interne du faisceau correspondant. Désormais l'écorce est continue avec le tissu fondamental interne (moelle) et la stèle a disparu. La tige est alors astélique » (V. T. et DOULIOT, p. 278). Exemple : Nymphéacées, diverses Renonculées et Anémones, *Ficaria*, *Caltha*, etc...

L'astélie provient suivant les cas : soit de la monostélie par dissociation de la stèle, soit de la polystélie par réduction (?).

Laisant de côté le second cas, qui n'est pas clair, il nous paraît utile de préciser que : *l'astélie consiste dans la dissociation de la stèle*, dont les éléments se noient dans le tissu conjonctif (écorce et tissu fondamental). Ces morceaux de stèle n'ont plus d'axe, plus de centre.

(1) Afin de bien préciser la pensée de VAN TIEGHEM, il nous a paru plus intéressant de reproduire textuellement ses propres définitions.

Au contraire, dans la polystélie, il y a multiplication des stèles par divisions répétées de la stèle originelle, et chaque stèle nouvelle a son axe propre.

Malheureusement, chez les Fougères, ces deux procédés d'évolution sont étroitement reliés l'un à l'autre, et le seul cas de polystélie vraie, conforme à la définition de VAN TIEGHEM et DOULIOT serait, d'après SIBILLE O. FORD (1902, p. 113), celui du *Ceratopteris thalictroides*. En somme, tout revient à se demander, si l'on a le droit d'appeler stèles, les faisceaux isolés des Fougères, comprenant une masse ligneuse pleine ou spongieuse complètement enveloppée par une couche de liber et un endoderme ?

En 1891, VAN TIEGHEM définit la *méristèle* : la portion de stèle, qui se sépare du reste du système vasculaire pour se rendre dans la feuille. La méristèle chez les Fougères équivaut par conséquent à la *trace foliaire* des auteurs anglais et de Ch. Eug. BERTRAND.

C'est E. C. JEFFREY qui, en 1897, proposa pour la première fois de désigner sous le nom de *protostèle* une monostèle dépourvue de moelle, c'est-à-dire une stèle cylindrique comprenant une masse centrale de bois pleine entourée de liber. JEFFREY définit aussi deux types de siphonostèles : la *siphonostèle ectophloïque* et la *siphonostèle amphiphloïque*. JEFFREY est probablement le premier auteur qui ait élaboré une théorie stélique complète, concurrente de celle de VAN TIEGHEM. Mais ses idées sur l'évolution des stèles furent dès le début entachées de parti pris, c'est-à-dire contraires aux faits fournis par l'ontogénie et par la phylogénie.

La notion de protostèle ne fut vraiment lancée que par les travaux de trois auteurs anglais : BOODLE, GWYNNE-VAUGHAN et BREBNER. Ce sont les types de Fougères décrits par BOODLE : rhizomes de *Lygodium*, de *Trichomanes radicans*, de *Gleichenia* qui fournirent les premiers exemples de protostèles.

BOODLE (*Ann. of. Bot.*, XV, 1901, p. 359) incline à penser que les types *médullé*, *solénostélique* et *dialystélique* dérivent d'une stèle solide, c'est-à-dire d'une masse ligneuse pleine dont la région centrale, au lieu de se lignifier, demeure à l'état parenchymateux. Bien entendu, le liber est concentrique au bois.

GWYNNE-VAUGHAN (*Étude sur Loxsoma*, 1901, p. 71) reprend le terme de solénostèle proposé par VAN TIEGHEM (mais abandonné par lui) et antérieur au terme de siphonostèle de JEFFREY. Il définit avec précision la *solénostèle* : un tube vasculaire cylindrique, tapissé de liber sur sa face interne et sur sa face externe, tube qui ne s'ouvre qu'au moment de l'émission d'une trace foliaire. Dans cette région, l'écorce et la moelle communiquent

largement et le liber interne devient continu avec le liber externe. L'auteur rapproche cette structure de celle de *Marsilia*. Il ajoute que presque tous les types de traces foliaires des Fougères peuvent être dérivés de l'arc vasculaire en fer à cheval des pétioles d'*Osmonde*, opinion conforme à celle de BERTRAND et CORNAILLE (1902).

Dans le même temps, JEFFREY et FAULL soutiennent que la moelle des Osmondacées est d'origine corticale, ce qui sera démontré inexact par les travaux de KIDSTON et de GWYNNE-VAUGHAN (1908-10).

BREBNER (On the anatomy of *Danaea*, 1902, p. 519) définit plusieurs termes. Nous retiendrons les suivants :

Eustèle, cylindre central médullé à faisceaux collatéraux. Caractéristique de la tige des Dicotylées en général.

Actinostèle, stèle avec disposition alterne du bois et du liber. Caractéristique des racines de toutes les Ptéridophytes et de toutes les Phanérogames et aussi des tiges de *Lycopodium*.

Atactostèle, stèle à faisceaux vasculaires épars. Exemple : tiges des Monocotylées et de certaines Dicotylées.

Protostèles ou *stèles primitives*. — Il y en aurait au moins deux sortes : l'*haplostèle* typique avec masse de bois pleine composée d'éléments tous semblables entre eux et l'*haplostèle médullée*, qui est déjà une sorte de solénostèle à moelle mixte (c'est-à-dire avec trachéides courtes mélangées de cellules parenchymateuses).

En 1902, WORSDELL, essayant de retracer l'évolution du système vasculaire, admet que « la protostèle en se modifiant par l'apparition d'une moelle centrale conduit à la solénostèle, d'abord ectophloïque, puis amphiphloïque. De celle-ci dérive la dialystèle par division en cordons plus ou moins cylindriques avec liber entourant complètement le bois (structure concentrique). Enfin, par réduction du phloème interne, on passe aux faisceaux collatéraux des plantes supérieures, faisceaux qui ont été d'abord *mésarches*, puis *endarches* ».

En 1903 (Anatomie des Foug. solénostéliques) GWYNNE-VAUGHAN précise la définition de la *dictyostèle* : c'est un tube vasculaire, constituant un réseau avec mailles foliaires, enjambant les unes sur les autres. Dans la même publication, l'auteur écrit : « Le type le plus primitif de système vasculaire que nous connaissons chez les Filicinées est le *cylindre central protostélique* de *Lygodium*. Un caractère très important de cette structure, c'est que la continuité de la masse ligneuse n'est altérée par la pénétration d'aucune sorte de tissu (vasculaire ou cortical) aux niveaux d'émission des traces foliaires. »

La structure protostélisque est également très apparente chez les plantules des Fougères, comme le montre le mémoire de LECLERC DU SABLON (1890), mais ici la protostèle, en se dilatant vers le haut, produit bientôt une solénostèle ou une dictyostèle, selon les types considérés : *Solénostèle* chez *Osmunda*, *Dictyostèle* chez les *Dicksoniacées*. *Atactostèle* chez les Angioptéridées par fragmentation du système vasculaire en nombreux faisceaux.

3. — CONCLUSION

En résumé : On peut dire que les travaux de L. A. BOODLE, puis ceux de GWYNNE-VAUGHAN et de BREBNER complétés par ceux de D.-H. CAMPBELL et de FARMER et HILL, sur les Mariattiacées, ont fondé la notion de protostèle. Cette notion fut confirmée par les travaux d'A. G. TANSLEY (Matoniacées, 1902, et Étude sur l'évolution du Système vasculaire filicinéen, 1907-08), puis par ceux de KIDSTON et de GWYNNE-VAUGHAN, sur les Osmondacées fossiles et sur la plantule de l'*Osmunda regalis* (1908-1911), enfin par les travaux de tous les auteurs qui entreprirent la description anatomique des Filicales primitives du Carbonifère de 1906 à 1914.

Vers 1912 (d'après P. BERTRAND, in *Progressus rei botanicae*), la protostèle à pôle central apparaissait comme la forme la plus primitive du système vasculaire pétiolaire chez toutes les Fougères, conclusion que l'on aurait pu étendre à certaines Ptéridospermes (*Heterangium*, *Calamopitys fascicularis*).

Pour le stipe on hésitait encore entre : une protostèle à pôle central, ou une protostèle avec pôles voisins de la périphérie (structure mésarche), ou même une protostèle à structure exarche.

En ce qui concerne la structure de la tige chez les Conifères par exemple, beaucoup d'auteurs comme : CHAUVEAUD, LIGNIER, etc..., croyaient, non sans motifs, que la structure moderne était dérivée d'un cylindre ligneux à bois primaire centripète et à pôles exarches.

Entre temps, l'organisation anatomique des Rhyniales, l'anatomie comparée des cordons foliaires et des cordons vasculaires destinés aux sporophylles ou aux sporangiophores chez les Lycopodiales (*Phylloglossum*, *Lepidodendron*, *Sigillaria*) et chez

les Équisétales (SANTSCHI, 1938), achevaient de fonder la notion de *faisceau primitif* qui se relie directement à celle de protostèle.

La protostèle à pôle central des rhizomes de *Botryopteris* et des traces foliaires de *Thamnopteris*, l'haplostèle des plantules de Fougères ne sont que des faisceaux primitifs analogues à celui des Rhyniales mais un peu plus gros.

Enfin, la découverte de structures identiques à celles des Filicales primitives (*Clepsydropsis*, *Dineuron*), chez les plantules des Conifères actuelles (*Libocedrus*, *Cupressus*, etc...) (E. BOUREAU 1938) permet d'affirmer que le système vasculaire de toutes les Ptéridophytes et de toutes les Phanérogames est constitué par des combinaisons de faisceaux primitifs, c'est-à-dire de petites protostèles à pôle central (ou éventuellement de faisceaux tubulaires à bois centrifuge), mais qui ont subi une évolution différentielle de leurs éléments constitutants, évolution qui peut être assez différente suivant les types considérés.

VI

MÉTHODE GÉNÉRALE D'INVESTIGATION ANATOMIQUE

APPLICABLE AUX FILICALES PRIMITIVES, AUX FOU-
GÈRES ACTUELLES VOISINES DES OSMONDACÉES,
ET AUX PTÉRIDOSPERMES, AINSI QU'AUX LYCO-
PODIALES ET AUX ÉQUISÉTALES.

CETTE méthode consiste à pratiquer des sections transversales en série ascendante dans toutes les régions où le corps de la plante se ramifie : rhizomes couchés ou dressés, stipes ou tiges, émettant un pétiole ou une tige latérale. Pétioles ou rachis se ramifiant pour donner des pétioles ou des rachis d'ordre supérieur, racine se dichotomisant ou émettant une radicle, axe fructifère émettant une bractée, une sporophylle ou un sporangiophore.

Tel est, énoncé dans toute sa généralité, le principe de la méthode.

Nous prendrons pour premier exemple la fronde de l'Osmonde. On la sectionne dans tous les points où elle se ramifie : insertion d'un rachis latéral sur un autre rachis, ramifications nervuraires. Vers les extrémités de la fronde (régions distales, extrémités des pennes, folioles) on retrouve la morphologie et la structure des frondes juvéniles.

De même dans les traces foliaires destinées aux premières frondes, on retrouve la structure mésarche ou centrique des traces foliaires de *Thamnopteris* (Osmondacée permienne).

Les Filicales primitives et les Ptéridospermes ont fourni des

sujets de choix pour l'exploration méthodique des traces foliaires ou raméales et des traces vasculaires destinées aux diverses ramifications de la fronde.

Toutes les découvertes de l'anatomie végétale sont liées à la technique de la phytotomie, c'est-à-dire à l'art de faire des coupes transversales et longitudinales. Mais au lieu de les faire seulement dans les entrenœuds ou au milieu des segments, on s'attaque de préférence à toutes les insertions d'organes latéraux, ce que faisaient déjà NÄGELI et VAN TIEGHEM quand ils étudiaient l'insertion des radicelles. En somme, ces auteurs recherchaient l'origine des insertions ou des ramifications jusque dans le point de végétation.

En ce qui concerne les Phanérogames, l'usage des parcours de faisceaux devint général après les travaux de MOHL et de NÄGELI. Par ce procédé, on cherchait à rendre sensible aux yeux le comportement (trajet, divisions, réunions) des faisceaux qui se rendaient de la tige dans le pétiole (ou inversement selon le point de vue auquel on se plaçait). Ces parcours étaient basés sur des coupes en séries faites dans les ramifications.

Nous trouvons dans la deuxième partie du mémoire de GWYNNE-VAUGHAN sur les Fougères solénostéliques (1903) la preuve de l'importance que cet excellent anatomiste attachait aux ramifications. Pour chacun des types étudiés, il avait réalisé un modèle en cire montrant exactement les relations du tube vasculaire (solénostèle) avec le méristèle pétioleaire et avec la solénostèle destinée au stipe latéral lié au pétiole.

Toutefois, c'est assurément dans l'étude et la détermination des fragments de végétaux fossiles, que la nécessité de rechercher une ramification et de l'analyser en détail par des coupes en séries s'est fait le plus vivement sentir. Que d'objets, que de parties de plantes à structure conservée sont demeurés énigmatiques tant que l'on n'a pas eu à sa disposition un échantillon ramifié !

En se basant sur l'anatomie des régions nodales, il devenait possible : 1° de savoir à quelle sorte d'organe on avait affaire, 2° d'établir des comparaisons valables avec des organes appartenant à d'autres plantes, mais offrant le même type d'organisation, le même mode de ramification (P. BERTRAND, *Progressus*, 1912).

Rappelons pour mémoire les applications qui ont été faites de cette méthode à la description de l'organisation : des tiges de *Poroxyton* (BERTRAND et RENAULT, 1886-88), du stipe du *Lépidodendron selaginoïdes* (Maurice HOVELACQUE, 1892) du stipe du *L. Harcourtii* (Ch. Eug. BERTRAND, 1891), des stipes de

Psaronius (René ZEILLER (1894), enfin des stipes des Osmondacées fossiles (KIDSTON et GWYNNE-VAUGHAN) ; très souvent en pareil cas, c'est sur l'exploitation judicieuse d'une seule section transversale que la description de l'organisation de la tige toute entière a été basée.

Ce sont d'ailleurs ces mêmes travaux sur les *Poroxyton* et sur les *Lépidodendron* qui ont mis en évidence l'importance fondamentale des traces foliaires.

La méthode d'investigation anatomique dont nous avons indiqué le principe (p. 60), n'a pas seulement un intérêt pratique indiscutable. Elle constitue de surcroît une méthode d'exploration à la fois ontogénique et phylogénique d'une puissance sans rivale, à la condition bien entendu d'en limiter l'emploi aux végétaux vasculaires énumérés dans notre titre.

En effet, les travaux d'anatomie comparée, exécutés de 1906 à 1935 avec l'aide de cette méthode, ont révélé *qu'un grand nombre de Ptéridophytes ont conservé dans leur organisation la marque héréditaire des végétaux primitifs dont elles sont issues.*

Cette marque se trouve précisément dans les régions d'insertion, dans les traces foliaires et dans les traces raméales.

De là un énoncé particulier, spécial aux végétaux anciens ou primitifs, de la loi biogénétique fondamentale de SERRES-MULLER qui va désormais retenir toute notre attention.

VII
LA LOI DE RÉCAPITULATION
PHYLOGÉNIQUE

(Loi de SERRES-MULLER)

APPLIQUÉE AUX VÉGÉTAUX ANCIENS ET PRIMITIFS

GÉNÉRALISATION DES PHÉNOMÈNES
DE L'ONTOGÉNIE CHEZ LES VÉGÉTAUX

A. — LA LOI

ÉNONCÉ GÉNÉRAL. — *Toutes les fois que le corps se ramifie et quelle que soit la nature du rameau: tige ou pétiole, rachis, d'ordre supérieur de la fronde même, nervure, bractée ou organe fructifère (sporophylle ou sporangiophore), racine ou radicle, la plante recommence son ontogénie.*

On retrouve invariablement en ces points, c'est-à-dire dans toutes les régions où le corps de la plante produit un nouvel organe, une structure primitive, qui est soit une protostèle à pôle central, soit une haplostèle, soit un faisceau tubulaire.

Ce résultat s'explique tout naturellement, puisque l'on sait depuis longtemps — mais BOWER l'a souligné avec force dans son livre : *Primitive land plants* — que toutes les parties de l'appareil aérien des Fougères (stipes ou pétioles) sont coniques à leur base ; leur appareil vasculaire est par conséquent dans sa partie initiale de très petit calibre, réduit en quelque sorte à sa plus simple expression.

La même observation s'étend à la tige et aux rameaux latéraux des Prêles (*Equisetum*), comme à ceux des Calamariées (Équisétales arborescentes de l'époque houillère). On trouverait une organisation analogue chez les Lépidoxytes (Lycopodiales arborescentes de la même époque).

En ce qui concerne les racines, pour faire la même constatation, il faut explorer le pédicelle, organe décrit par VAN TIEGHEM et DOULIOT, mais dont on n'avait pas jusqu'ici compris toute l'importance.

Prenons à titre d'exemple une Fougère actuelle, connue pour ses origines anciennes, comme l'Osmonde, ou une Fougère fossile comme *Astroclæna* ou *Diplolabis*, la trace foliaire ou la trace raméale va répéter l'ontogénie de la tige principale. Suivant les cas, la répétition peut être totale ou seulement partielle.

En fait, chez toutes les Filicales primitives et chez un grand nombre de Ptéridospermes, la répétition va souvent beaucoup plus loin que l'ontogénie individuelle. Dans ce cas, *l'ontogénie répète la phylogénie: elle reproduit textuellement la structure des ancêtres de la plante considérée*. En opérant de proche en proche et avec toute la prudence désirable, il est possible de lire à livre ouvert l'histoire des origines et du développement des principaux types de végétaux vasculaires.

Avec les Cycadales et les Conifères, les choses ne sont pas aussi nettes. Ces végétaux sont certainement très anciens et ils ont continué à évoluer. Leur organisation offre donc des complications qui rendent plus délicates la recherche des caractères ancestraux. Il y faut plus de réflexion et de prudence.

Les cônes fructifères de ces deux groupes de plantes, leurs axes floraux, les écailles mâles et femelles, renferment incontestablement des vestiges d'organisation ancestrale. Mais cet appareil reproducteur a subi une condensation très marquée, (rapprochement des écailles avec lignification ou sclérisation) et ces phénomènes rendent l'interprétation des structures plus laborieuse. Pourtant D. H. SCOTT, WORSDELL, H. MATTE, Ch. BERNARD ont su en tirer d'excellentes indications, et il y a bien peu de choses à ajouter aux résultats du dernier auteur (1904-1906).

Les cônes fructifères des Lycopodiales et les Équisétales sont au contraire faciles à interpréter, aussi bien la structure de l'axe (*Phylloglossum*, *Equisetum*) que celle des sporophylles (*Phylloglossum*) ou des sporangiophores (*Equisetum*) (P. BERTRAND, 1920-1941).

Nous consacrerons maintenant plusieurs pages à l'histoire de cette découverte, qui a considérablement étendu nos connaissances sur l'évolution et la phylogénie des végétaux vasculaires.

B. — APERÇU HISTORIQUE SUR L'APPLICATION AUX VÉGÉTAUX ANCIENS OU PRIMITIFS DE LA LOI BIO- GÉNÉTIQUE FONDAMENTALE.

WORSDELL est, croyons-nous, le premier auteur qui ait aperçu nettement la valeur ancestrale des traces foliaires. Dans une publication (*The structure and origin of the Cycadaceæ*, 1906), il met en évidence quelques particularités anatomiques des Cycadées, et, s'efforce de montrer que certaines représentent des vestiges d'organisation ancestrale et justifient un rapprochement avec les Médullosées. Il déclare que, à son avis, *les parties les plus basses de la trace foliaire (donc les parties initiales) situées profondément dans le stipe ou la tige, sont les plus primitives, celles qui sont apparues les premières au cours de la phylogénie.* Chez *Medullosa*, la trace foliaire est monostélique dans la tige : elle est constituée par un seul faisceau à structure concentrique ; mais dans le pétiole, elle se fragmente en plusieurs faisceaux collatéraux, offrant la même structure que les faisceaux pétiolaires des Cycadées actuelles : « C'est là, dit WORSDELL, un nouvel exemple du fait que les tissus les premiers formés au cours de l'ontogénie possèdent des caractères ancestraux » (1).

WORSDELL aurait pu tirer de ces considérations si justes des déductions beaucoup plus fructueuses, comme le montre la comparaison qu'il institue deux pages plus haut (p. 151 et 152) entre la méristèle pétiolaire de *Lyginopteris* et celle de *Stangeria*. Malheureusement, il crut pouvoir substituer à la méristèle du *Lyginopteris* un diagramme inexact. Ce diagramme fut d'ailleurs

(1) Cette observation possède une telle importance au point de vue historique que nous croyons devoir reproduire *in extenso* le paragraphe de WORSDELL :

« The fact that the leaf of *Medullosa*, on its first leaving the vascular system of the stem is a single concentric bundle, which subsequently becomes fragmented into a number of collateral bundles, each having precisely the structure of the petiolar bundles of Cycads, is further evidence as to the original ancestral character of the petiolar vascular system of these modern plants ; this is another good example of the first formed tissues in the ontogeny exhibiting ancestral characters, for we must regard the lowest part the leaf trace as ontogenetically the most primitive. »

WORSDELL constate ici que la trace foliaire est d'abord d'une seule pièce, donc monostélique. Le fait est encore plus frappant chez *SUTCLIFFIA*, autre Médullosée, décrite par D. H. SCOTT quelques années plus tard. (Note de l'Auteur).

reproduit intégralement par N. BANCROFT quelques années plus tard (*New Phytologist* 1913). Si au lieu du malencontreux schéma de la figure 15, WORSDELL avait figuré le système vasculaire pétioleaire du *Lyginopteris*, tel qu'il est (c'est-à-dire un système compact formé par trois ou quatre faisceaux concrescents), alors on aurait vu tout de suite que les deux méristèles en question ne différaient que par leur volume et par le nombre de leurs faisceaux, unis en une seule masse chez *Lyginopteris*, très nombreux et dispersés chez *Stangeria*. De plus, on aurait constaté que : entre ces pétioles et un stipe, la seule différence résidait dans la perte de la symétrie radiaire et l'adoption de la symétrie bilatérale. La forme originelle commune à ces deux méristèles est, en effet, une protostèle cylindrique à pôles mésarches, distribués au voisinage de la périphérie, et avec liber concentrique au bois, analogue à la stèle des tiges d'*Heterangium*. Mais le pétiole est frappé par la différenciation dorsiventrale, d'où perte de la symétrie axiale ; en outre, la dilatation de la stèle entraîne la dispersion du système et la fragmentation de la masse ligneuse centripète en plusieurs faisceaux chez *Stangeria*.

Cette explication, si simple et si naturelle, de la structure des pétioles des Ptéridospermes et des Cycadées devait demeurer en suspens jusqu'en 1937, époque où nous l'avons enfin fait connaître. La description du *Tetrastichia Bupatides* par W. T. GORDON (1938) a apporté la preuve que cette explication est rigoureusement conforme aux données de la phylogénie, et qu'elle est, par conséquent, la seule qui soit correcte.

Pour le stipe comme pour le pétiole, la forme initiale du système vasculaire est une protostèle à pôle central avec liber concentrique au bois (faisceau à structure centrique). Ce faisceau initial se divise en deux, puis en quatre. Si la symétrie demeure axiale, on a un stipe comme celui de *Tetrastichia* ou même un phyllophore, comme celui d'*Asteropteris*. Si la symétrie devient bilatérale, on a un pétiole comme celui d'*Heterangium*, de *Lyginopteris* ou de *Tetrastichia* avec méristèle bi ou quadrifasciculée (c'est-à-dire composée de quatre faisceaux primitifs).

N'importe quel chercheur ayant en main des préparations de Fougères primitives (Phyllophorales ou Inversicaténales) et de Péridospermes carbonifères (*Heterangium* ou *Calamopitys*) peut vérifier l'exactitude de cette interprétation.

Dans son article consacré à l'Évolution du système vasculaire filicinéen 1907-1908, A. G. TANSLEY arrive à la conclusion que, chez toutes les Fougères, l'état primitif du système vasculaire est l'état protostélique. Ce sont les divisions de la protostèle initiale

qui engendrent le système vasculaire des rameaux (tiges) et celui des pétioles, qui ont donc primitivement la même valeur.

La protostèle peut être pourvue d'un seul pôle central ou de plusieurs pôles périphériques (structure exarche), ou encore de plusieurs pôles voisins de la périphérie, mais plongés plus ou moins profondément dans le bois (structure mésarche). L'auteur ne précise pas de ces différentes structures laquelle est la plus primitive. Il inclinerait plutôt, comme LIGNIER, vers la forme exarche.

Parlant du *Thamnopteris* (Osmondacée permienne) GWYNNE-VAUGHAN et KIDSTON s'expriment ainsi (1908) : « Il est bien entendu que toutes les modifications de structure que nous venons de décrire ne sont que les aspects successifs présentés par une même trace foliaire depuis son émission aux dépens de la stèle caulinaire, pendant son trajet à travers l'écorce et dans la base du pétiole. Nous croyons néanmoins que ces différents états reflètent très exactement les modifications éprouvées par le faisceau pétioleaire au cours de l'ontogénie et de la phylogénie et que, par conséquent, ils nous fournissent des indications parfaitement sûres relativement à l'origine et à l'évolution de la trace foliaire à concavité antérieure ou adaxiale, si caractéristique des Filicales actuelles. »

GWYNNE-VAUGHAN et KIDSTON ont donc été plus nets et plus précis que WORSDELL et TANSLEY dans leur énoncé de la valeur ancestrale des traces foliaires. Il n'y a rien à retoucher à leur déclaration.

Les travaux d'autres auteurs (W. T. GORDON, P. BERTRAND) sur les Filicales primitives (*Diplolabis*, *Metaclepsydropsis*, *Asterochlæna*, 1912) vinrent immédiatement appuyer cette notion.

ÉTAT DE LA QUESTION EN 1912

Au total : de 1906 à 1918, WORSDELL, TANSLEY, KIDSTON, et GWYNNE-VAUGHAN ont démontré comment, en étudiant les sections transversales successives des méristèles foliaires à partir de leur point d'origine dans le stipe ou dans la tige, on pouvait faire l'ontogénie comparée des pétioles et établir leur phylogénie.

De la même manière, mais cela on l'aperçut moins nettement, la même méthode permettait de faire l'ontogénie du stipe et de retracer sa phylogénie. Et cela était d'autant plus aisé à comprendre que les conceptions de LIGNIER et TANSLEY admettaient comme hypothèse préalable, que chez les plantes vasculaires

primitives il n'y avait au début aucune différence entre axe et appendices, entre stipe et pétiole.

Notre article de 1912 montre que nous sommes resté bien en deçà des possibilités, qui nous étaient offertes par les conceptions de LIGNIER et TANSLEY, KIDSTON et GWYNNE-VAUGHAN.

Cet article fut rédigé avec le souci très net de distinguer entre l'évolution du stipe et celle de la fronde, et de ne pas étendre indûment à la protostèle caulinaire les conclusions basées sur l'étude des traces foliaires. Les paléobotanistes ont toujours respecté instinctivement le principe de l'évolution différentielle des parties. Dans le cas actuel, cet excès de prudence a retardé une généralisation qui devait être très féconde.

ÉTAT DE LA QUESTION EN 1925

De 1912 à 1925, aucun progrès marquant n'est enregistré. C'est ce que constate l'article de B. SAHNI, paru en 1925, qui expose avec clarté et intelligence les résultats fondamentaux acquis de 1900 à 1914 (1). Cet article doit être lu et médité par tous ceux qui s'intéressent aux progrès de l'Anatomie végétale et à l'application de la loi biogénétique de SERRES-MÜLLER aux végétaux. Nous ne pouvons en donner ici qu'un bref aperçu et quelques extraits, accompagnés de nos réflexions personnelles.

Tout d'abord B. SAHNI examine le point de vue physiologique. Il signale l'observation de W. H. LANG (2): « Quand, au cours de son développement, la plante part d'une organisation très simple pour réaliser graduellement un système vasculaire de plus en plus compliqué, il n'est pas obligatoire qu'il y ait là récapitulation phylogénique ». Or, en fait il y a concomitance des deux phénomènes : c'est parce que la plante acquiert de plus en plus de force ou accumule de plus en plus de matériaux, qu'elle est capable de réaliser un corps plus volumineux (stipe plus fort, frondes plus grandes et plus lourdes) nécessitant une organisation plus compliquée.

Mais les états par lesquels elle passe, au cours de son développement, répètent à peu près fatalement ceux par lesquels sont passés ses ancêtres, quand ils atteignaient précisément le volume correspondant à chacun de ces états, c'est-à-dire à chacun de ces degrés de complication.

(1) B. SAHNI : The ontogeny of vascular plants and the theory of recapitulation. *Journ. Ind. Bot. Soc.*, IV 1925, p. 202, 216.

(2) W. H. LANG : Adresse à la section K de la British Association Manchester, 1915.

Phylogénie et physiologie représentent à cet égard deux expressions des mêmes faits. De là la très grande utilité du point de vue physiologique, qui permet de dépister et d'éliminer toute interprétation dogmatique (1).

« Il en eut été tout autrement, dit B. SAHNI, si nos conceptions phylogénétiques, basées sur l'anatomie comparée, s'étaient trouvées en contradiction formelle avec les données physiologiques. » (2)

B. SAHNI expose ensuite la question de la récapitulation ontogénique en ce qui concerne les tiges : rameaux latéraux, boutures :

« C'est un fait bien connu que les plantes produites par bouturage ou tout autre procédé de multiplication végétative, par exemple : à partir de bourgeons adventifs ou de bulbilles, répètent plus ou moins exactement l'ontogénie de la plante issue normalement de l'œuf fécondé. »

« En outre les travaux de STENZEL, METTENIUS, GWYNNE-VAUGHAN, nous ont appris que les *rameaux latéraux* ou *axillaires* se comportent de la même manière surtout quand ils se développent aux dépens de bourgeons dormants. » (3)

En d'autres termes : la Nature recommence son travail de la même façon, qu'il s'agisse de la tige de l'embryon ou de celle engendrée par une ébauche végétative : bourgeon latéral ou bulbille.

Ce phénomène de récapitulation ontogénique est très répandu chez les Fougères. C'est en effet à ce groupe de plantes que SAHNI emprunte tous ses exemples : *Alsophila excelsa*, *Aspidium speciosum*, *Struthiopteris germanica*, les espèces stolonifères de *Nephrolepis*, etc...

On pourrait y joindre *Psilotum*, *Tmesipteris* et *Equisetum*. Les Phanérogames en fourniraient aussi des exemples, mais moins fructueux naturellement, puisque ces plantes sont beaucoup plus évoluées.

SAHNI expose ensuite les résultats fondamentaux qu'a procurés aux anatomistes l'étude systématique des traces foliaires des Fougères fossiles : Osmondacées, Botryoptéridées, Zygoptéridées.

« Les travaux des paléobotanistes, écrit-il, ont puissamment contribué à établir la signification phylogénique des états succes-

(1) L'importance fondamentale du point de vue physiologique n'avait pas échappé à VAN TIEGHEM (Mémoire sur la racine 1871). Elle a été de nouveau soulignée par W. ZIMMERMANN (Phylogenie der Pflanzen, 1930). Elle a été complètement méconnue par G. CHAUVÉAUD et son école.

(2) B. SAHNI : *loc. cit.*, p. 306-307.

(3) *loc. cit.* p. 308. Il en est ainsi parce que plus l'ébauche dont on part est réduite, plus on a de chances que le développement sera lent et que tous les stades successifs de l'ontogénie seront représentés.

sifs présentés par la trace foliaire dans son trajet à travers l'écorce et jusque dans le pétiole. Bien entendu, l'importance de cette observation sera d'autant plus grande que la trace foliaire passe par un plus grand nombre d'états avant de revêtir sa forme définitive. *Ces stades successifs reproduisent plus ou moins exactement ce qu'était la structure du système vasculaire pétiolaire à son maximum de développement chez les ancêtres successifs de la plante considérée.* (cf. P. BERTRAND, *Progressus rei botanicae*, 1912).

Comme SAHNI le précise, on assiste ainsi, non seulement à la récapitulation de l'ontogénie de la fronde étudiée, mais, en outre, à la récapitulation de sa phylogénie.

Nous reproduisons enfin *in extenso* la conclusion de l'article de B. SAHNI (1) :

« Il résulte de notre exposé que la récapitulation ontogénique est un phénomène très répandu chez les végétaux, beaucoup plus répandu en tous cas que bien des botanistes n'étaient disposés à l'admettre. »

« En fait, les botanistes ont souvent accepté tacitement le principe de la récapitulation ou de la répétition ontogénique, encore que peu d'entre eux soient allés jusqu'à le proclamer ouvertement. Cette attitude réservée est due sans aucun doute à ce que les faits dont il s'agit ont été constatés non chez l'embryon ou la plantule, mais chez la plante adulte, sur des organes en cours de développement. Cette circonstance a pu certainement nous empêcher d'apercevoir la portée très générale du principe de récapitulation ontogénique des végétaux. Il ne doit plus en être ainsi désormais. »

« Car, si étrange que cela puisse paraître, les phénomènes de l'embryogénie s'observent non seulement au cours du développement de l'embryon, mais aussi chez la plante adulte; ils se prolongent en effet pendant toute la vie et ne cessent qu'avec la vie elle-même.

On ne saurait mieux dire et pourtant, il faudra attendre douze années de plus avant que les anatomistes prennent conscience du merveilleux instrument d'investigation que la Nature a placé entre leurs mains.

Il y a, en effet, une observation d'un intérêt capital, qui a échappé à l'attention de B. SAHNI, comme à celle des autres paléobotanistes, c'est que : chez tous les végétaux anciens ou primitifs : Fougères ou Phanérogames, il n'y a aucune différence essentielle entre les objets que nous appelons : *tige* ou *pétiole*, entre un axe à symétrie radiaire et un support à symétrie bilatérale. Autrement dit, quand un paléobotaniste s'évertue à

(1) *loc. cit.*, p. 216.

retracer l'ontogénie et la phylogénie d'un pétiole, il fait du même coup l'ontogénie et la phylogénie de la tige de la même plante.

Comme nous l'avons dit plus haut, c'était le corollaire obligatoire des idées et des conceptions développées par LIGNIER (1903, 1908, 1912, 1914) et par A. G. TANSLEY (1907-08). Par un scrupule très honorable, on continua à traiter l'évolution du stipe et de la fronde comme deux processus bien distincts, ce en quoi on avait raison. Mais on oubliait du même coup qu'entre les deux il y avait une partie initiale commune et que l'ontogénie était capable de la révéler. C'est pourquoi il fallut attendre les années 36 et 37 pour que les conséquences prodigieusement étendues de la récapitulation ontogénique chez les végétaux soient enfin dévoilées.

C. — LES EXTENSIONS SUCCESSIVES DE LA LOI DE RÉCAPITULATION ONTOGÉNIQUE ET PHYLOGÉNIQUE, APPLIQUÉE AUX VÉGÉTAUX ANCIENS OU PRIMITIFS.

(Période actuelle de l'application de la loi)

Pour cette dernière période, je me bornerai à enregistrer les extensions successives apportées à la Loi de Récapitulation.

1^o La PREMIÈRE EXTENSION qui s'imposait était celle relative aux *traces raméales*. Or, depuis bien longtemps, on avait confondu par inadvertance certaines traces raméales avec les traces foliaires. Les phyllophores des Zygoptéridées, ceux des *Clepsydropsis*, celui d'*Asteropteris* sont en effet des stipes, ayant deux plans de symétrie rectangulaires et portant des pétioles ; ceux-ci sont disposés sur deux rangs (*disposition distique*) ou sur quatre rangs (*disposition diplostique*). Les phyllophores furent longtemps considérés comme des rachis primaires dressés, appartenant à des frondes, qui auraient été caractérisées par leur architecture radiaire. Leur véritable signification morphologique a été précisée en 1933, puis en 1935.

Au début de 1937, P. CORSIN et P. BERTRAND signalèrent que les pétioles de *Lyginopteris* et de *Gleichenia* étaient des stipes

modifiés par perte de la symétrie radiaire et adoption de la symétrie bilatérale. Remarque qui n'offre rien de bien nouveau si l'on rappelle que TANSLEY était arrivé à une opinion analogue dès 1908 en ce qui concerne les pétioles des Botryoptéridées, des Hyménophyllacées et des Gleichéniacées.

Quoiqu'il en soit, l'exploration des traces raméales est aussi importante pour la phylogénie que celle des traces foliaires. Ces deux recherches se complètent et donnent plus de force aux résultats obtenus.

2° EXTENSION. — *Les traces pétiolaires de tous ordres répètent à leur tour l'ontogénie et la phylogénie du pétiole principal* (1937).

L'anatomie comparée des frondes des Inversicaténales a permis à P. CORSIN d'apporter une preuve particulièrement frappante de la valeur ancestrale des traces pétiolulaires (1937), principe que nous avons immédiatement étendu aux frondes de toutes les Fougères actuelles, demeurées suffisamment primitives, spécialement aux Osmondacées et aux Gleichéniacées.

L'intérêt de cette extension réside en ceci : il arrive souvent que, en vertu du phénomène de différenciation hâtive, les structures ancestrales sont supprimées dans la base du pétiole et dans les régions d'insertion des pétioles secondaires sur le pétiole principal ; il y a mise en rapport directe de deux structures compliquées. Il faut alors explorer les régions supérieures de la fronde ou les extrémités des pennes. Effectivement, on retrouve dans ces parties la structure ancestrale, modifiée seulement par la dorsiventralisation.

3° EXTENSION. — *Les axes fructifères et leurs appendices.*

Les axes fructifères des Lycopodiales et des Équisétales ont conservé une organisation très simple. Leur système vasculaire comprend n faisceaux primitifs à structure centrique disposés en cercle ; n est fréquemment égal à 6. Deux exemples typiques de cette organisation nous sont offerts par l'axe fructifère du *Phylloglossum* (Ch. BERTRAND, 1885) et par celui de l'*Equisetum ramosissimum*, (SANTSCHI, 1935, fig. 8 et 15). Ces axes ne sont que des cladodes d'axes élémentaires (cauloïdes) unifasciculés.

Chez les deux exemples en question, les faisceaux destinés aux sporophylles (*Phylloglossum*) ou aux sporangiophores (*Equisetum*) sont émis radialement aux dépens des faisceaux caulinaires ; ce sont de petits faisceaux avec pôle central. Les traces foliaires d'*Asteroxylon Mackiei* et de quelques *Lycopodium*, les traces raméales des *Equisetum* offrent exactement la même structure centrique.

On peut en conclure que Lycopodiales et Équisétales sont dérivées d'un ancêtre commun possédant dans son rhizome primordial et dans ses diverses ramifications une structure analogue à celle des Rhyniales.

Les cônes fructifères des Cycadées et des Conifères ont une organisation déjà plus compliquée. Cependant, plusieurs auteurs O. LIGNIER, D. H. SCOTT, WORSDELL, Ch. BERNARD, H. MATTE surent très tôt découvrir des caractères ancestraux indiscutables dans leur organisation anatomique (1897-1908).

4^o EXTENSION. — *Application aux racines latérales et aux radicelles* (1940).

C'est en faisant des sections transversales dans les parties initiales du système vasculaire des racines latérales et des radicelles, que l'on peut découvrir l'ontogénie et la phylogénie de la racine chez une espèce donnée. L'opération réussit particulièrement bien chez les Fougères où la partie initiale des racines latérales et des radicelles est représentée par le *pédicule*.

Cet organe a conservé l'organisation ancestrale de la racine ; son système vasculaire est constitué par une protostèle à structure centrique et c'est de la bifurcation de cette protostèle que provient le faisceau binaire exarche, si répandu chez les Fougères.

Chez *Ceratozamia mexicana* et *Zamia Wallisii*, le système vasculaire de la radicule comprend quatre protostèles, celui des radicelles : deux protostèles cylindriques et à *structure centrique*. L'origine du cylindre central de la racine chez les Cycadées est donc la même que chez les Fougères : c'est une protostèle qui se divise en deux (radicelles binaires), puis en quatre (radicelles tétrarches), par deux dichotomies à angle droit l'une sur l'autre.

Cette conclusion s'étend à toutes les Gymnospermes. La structure protostélisque est bien visible dans la racine terminale de *Pinus*, en particulier (Ch. J. CHAMBERLAIN, 1935 ; E. BOUREAU, 1938).

D. — CONCLUSION FINALE

Des faits que nous venons d'examiner, nous emporterons la notion que la plante est essentiellement conservatrice. Chez les Angiospermes, qui sont les formes les plus évoluées de tout le règne végétal, ce caractère est moins manifeste ; la plante

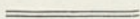
paraît avoir abandonné sans retour les premiers stades de son évolution. Il n'en est pas de même avec les autres Cormophytes : tout au contraire, on pourrait se demander à bon droit, si la plante abandonne jamais la marque de ses expériences antérieures. Pour découvrir la structure ancestrale : la *protostèle*, caractéristique des axes élémentaires (cauloïdes) constituant le corps des premiers végétaux vasculaires, il suffit d'explorer attentivement les régions nodales. Chez les Angiospermes elles-mêmes, une analyse minutieuse des plantules permet de retrouver la structure rhyniale représentée, soit par la première trachée allant de la radicule au cotylédon, soit par un faisceau centrique situé au voisinage du nœud cotylédonaire.

Dans le même ordre d'idées, nous rappellerons qu'il suffit d'un traumatisme, d'une infection ou d'un traitement provoquant le vieillissement, pour faire reparaître des caractères morphologiques très primitifs.

Ainsi, la plante, de mutation en mutation, acquiert à la longue des caractères nouveaux, des possibilités nouvelles. Mais cela ne l'empêche pas de conserver énergiquement ses propriétés antérieures y compris celles qu'elle a conquises aux premiers temps de son évolution à la surface des terres émergées.

CONCLUSION PRINCIPALE — B

APPENDICES



I
LEÇON INAUGURALE
FAITE
AU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
LE 12 JUIN 1941

La création de la Chaire d'Anatomie comparée des Végétaux vivants et fossiles fait grand honneur à ceux qui l'ont décidée et réalisée, malgré les difficultés et les restrictions imposées par les circonstances. En remerciant le Directeur et l'Assemblée des Professeurs du Muséum de leur heureuse initiative, j'ai le sentiment très net de leur exprimer la reconnaissance de tous ceux qui s'intéressent de cœur aux progrès de la Recherche scientifique en France. Je nommerai au premier rang : M. le Prof. A. LACROIX, puis MM. les Membres de la Section de Botanique : M. le Prof. DANGEARD, M. le Prof. BLARINGHEM, dont chacun connaît l'activité en cette matière, M. le Prof. Aug. CHEVALIER, autre ouvrier de nos progrès, enfin MM. les Membres de la Section de Géologie, M. le Prof. CAYEUX et M. le Prof. JACOB.

Au début de cette leçon inaugurale, il est de mon devoir d'exprimer ma gratitude à MM. les Membres de l'Académie des Sciences, qui, en me désignant pour occuper la Chaire d'Anatomie comparée des Végétaux vivants et fossiles, ont marqué l'estime qu'ils avaient de ma carrière scientifique et de mes travaux. Aux noms que j'ai cités tout à l'heure, permettez-moi de joindre : M. le Prof. M. MOLLIARD, M. le Prof. GUILLERMOND, M. le Prof. COLLIN, qui m'ont témoigné leur intérêt en des termes qui m'ont vivement touché.

A Monsieur le Directeur du Muséum, à mes Collègues je tiens à dire toutes les obligations que je leur dois pour leur accueil si courtois

et si bienveillant. Dans mes nouvelles fonctions, leurs conseils m'ont été précieux. J'espère en jouir encore à l'avenir.

Pour me conformer à l'usage, je dois dans cette leçon d'ouverture vous faire connaître quelques traits essentiels de ma carrière scientifique. Je ne me déroberai pas à cette règle.

Mon père, après d'excellentes études, fut initié à la botanique par J. DECAISNE et P. P. DEHÉRAIN, qui avaient été ses professeurs au Collège Chaptal. Renonçant à entrer à Polytechnique où il avait été reçu second, il vint au début de 1871 se mettre sous la direction de DECAISNE. Il lui présenta Julien VESQUE dont il avait fait la connaissance au laboratoire de MILNE-EDWARDS. Une étroite amitié s'établit entre VESQUE et mon père. Auteur de brillants travaux de Physiologie et d'Anatomie végétales, VESQUE doué d'une magnifique intelligence, d'une sensibilité artistique et scientifique merveilleuse, devait mourir prématurément en 1895. J'aurais voulu vous lire quelques-unes des pages consacrées par Ch.-Eug. BERTRAND à DECAISNE et à VESQUE afin d'évoquer devant vous cette activité, cette ardeur jeune et enthousiaste, qui aimait les deux amis lorsqu'ils travaillaient ensemble dans les laboratoires du Muséum (1). C'est en 1874 que mon père se lia avec RENAULT et commença à s'intéresser aux plantes fossiles. La mort de VESQUE en 1895, celle de Maurice HOVELACQUE, son élève bien-aimé en 1898, celle de RENAULT en 1903, furent pour mon père des coups terribles.

Ma mère avait suivi elle-même les cours des Professeurs du Muséum, notamment ceux de BRONGNIART, et elle assurait l'enseignement des Sciences Naturelles au Lycée de jeunes filles qu'elle dirigeait. Elevé dans une telle ambiance, je devais tôt ou tard incliner vers les Sciences Naturelles.

Cependant, mon père jugea indispensable de commencer mon éducation en m'inculquant les principes de la Géométrie suivant la méthode logique et rigoureuse d'AMIOT. Cette formation devait exercer une répercussion profonde sur l'orientation de mes recherches.

A la Faculté des Sciences de Lille, où j'entrai en 1900, l'enseignement de la Botanique était assuré par Ch.-Eug. BERTRAND, assisté de son élève dévoué, Ch. QUEVA, auteur de travaux sur les Dioscorées et d'une remarquable étude sur l'ontogénie des *Equisetum*, Professeur à Dijon (mort en 1929). Mon père développait des conceptions originales sur l'organisation anatomique des végétaux, quintessence de sa théorie du faisceau, parue en 1881. Il professait l'opinion, d'ailleurs justifiée par ses mémoires sur les Tmésiptéridées et sur *Phylloglossum*, que l'étude des types aberrants est destinée à être très fructueuse et il attachait une importance particulière aux monographies méthodiques, abondamment illustrées.

(1) Sur le conseil de DECAISNE, mon père suivit les cours de DUCHARTRE, qui lui fit passer sa thèse relative à l'anatomie comparée des Gnétacées et des Conifères.

Je ne tardai pas à me lancer à mon tour dans l'étude des types fossiles de la période carbonifère, dont on peut dire que tous semblaient énigmatiques et aberrants. Je consacrai plusieurs années à l'anatomie comparée des Fougères fossiles. Dès mes premiers travaux, je subis l'influence des anatomistes anglais : BOODLE, A.-G. TANSLEY, F.-O. BOWER, GWYNE-VAUGHAN, W.-H. LANG. Ce qui me frappait dans leurs nombreuses publications relatives aux Fougères, c'est qu'ils s'efforçaient de s'en tenir strictement à la constatation objective des faits, avec le minimum d'interprétation pour les relier entre eux.

Ma formation scientifique s'est trouvée utilement complétée par l'application des végétaux fossiles à la stratigraphie. Dans cette branche, je suis le disciple du Prof. Ch. BARROIS et j'accomplis un pieux devoir en exprimant ici ma profonde reconnaissance envers ce maître regretté.

C'est en débitant des schistes houillers sous sa direction que j'ai appris le mieux à connaître les empreintes de plantes fossiles, à les déterminer, à fixer les détails de leur répartition stratigraphique et géographique. Et c'est encore cette méthode qui m'a révélé les difficultés et les surprises que nous réserve la variabilité des espèces houillères, tout en nous fournissant de précieux renseignements sur leur évolution.

Ch. BARROIS m'apprit en outre les heureux effets au point de vue scientifique d'une collaboration loyale et d'un contrôle sévère, contrôle qui ne peut s'exercer efficacement qu'en changeant les méthodes et les points de vue. Les recherches poursuivies pendant trente ans en pleine entente avec Ch. BARROIS et mon excellent ami Pierre PRUVOST forment les plus beaux souvenirs de ma carrière à Lille.

Au nom de Ch. BARROIS, je dois joindre celui de Jules GOSSELET : je ne puis oublier l'enthousiasme magnifique, qui animait ses cours et ses excursions. Je dois rappeler également les noms de Pierre TERMIER et de Georges FRIEDEL, qui ont guidé mes recherches dans le bassin houiller du Gard. A la mémoire de ces grands géologues j'apporte mon hommage reconnaissant.

Je tiens à exprimer ma vive gratitude à M. le Prof. FOSSE, qui m'a jadis initié aux méthodes de l'analyse chimique et à M. le Prof. CHEVALIER, qui a bien voulu reporter sur moi une partie de l'affection qu'il nourrissait pour LIGNIER et pour mon père.

J'ai eu à mon tour la joie de trouver des collaborateurs dévoués : Georges LIVET pour le Bassin houiller du Gard, Georges DUBOIS, Paul CORSIN et Gilbert MATHIEU pour le Nord de la France. Je les remercie cordialement du précieux concours qu'ils m'ont apporté.

Le programme et les buts de la Chaire d'Anatomie comparée des Végétaux vivants et fossiles sont aisés à définir ; ils comprennent trois parties essentielles :

1^o Étude des Végétaux fossiles. Descriptions morphologiques et anatomiques ;

2^o Anatomie comparée des végétaux ;

3^o Mise en valeur, entretien et accroissement des collections, avec tous les travaux de laboratoire de toutes les recherches que cela comporte tant sur les types fossiles que sur les types actuels.

C'est là, vous le sentez, un programme très vaste, dont l'exécution exige des efforts prolongés. Mais pour apprendre ce qu'il faut faire, n'est-il pas sage d'examiner d'abord ce qui a été fait ? Penchons-nous sur l'œuvre de nos prédécesseurs : elle est pleine d'enseignements. Mon exposé comprendra naturellement deux parties : la première sera consacrée à la Paléobotanique, c'est-à-dire aux plantes fossiles ; la deuxième à l'Anatomie comparée des végétaux. Ce ne seront là bien entendu que de brefs raccourcis, où je m'efforcerai de mettre en évidence la part considérable que le Muséum a prise à la fondation et au développement de ces deux disciplines.

Adolphe BRONGNIART est né à Paris, en 1801. Il était fils d'Alexandre BRONGNIART, Directeur de la Manufacture de Sèvres, dont M. le Prof. ORCEL vous a parlé dans sa leçon inaugurale. Doué également pour toutes les Sciences, tour à tour chimiste, minéralogiste, céramiste, Alexandre est connu surtout comme géologue. Adolphe de son côté manifesta très tôt une prédilection pour la botanique.

Grâce aux relations de son père, il se trouva lui-même en contact avec les plus grands savants de l'époque et c'est ainsi que dès l'âge de 19 ans, il décidait d'entreprendre l'étude des plantes fossiles « poussé, dit-il, par les encouragements de CUVIER, d'A.-P. DE CANDOLLE et de son père ».

Il y a dans les *Annales des Mines* une gravure célèbre, représentant la carrière du Treuil, près de Saint-Etienne, telle qu'elle apparaissait aux visiteurs en 1821. On y voyait alors des arbres debout, que l'on pouvait suivre sur deux ou trois mètres de hauteur perpendiculairement aux strates. En décrivant ces arbres Alexandre BRONGNIART exprime l'opinion qu'ils sont à la place même où ils ont vécu, puis il nous avertit qu'il laisse à son fils le soin de décrire les espèces fossiles que l'on recueille en cet endroit. Adolphe BRONGNIART accompagnait en effet son père et c'est lui qui est l'auteur du croquis, représentant la forêt fossile du Treuil. C'est dans cette même carrière que GRAND'EURY exposait en 1900 devant Albert GAUDRY et de nombreux paléobotanistes venus du monde entier : LESTER WARD, I.-C. WHITE, H. POTONIÉ, etc., ses conceptions sur le mode de formation de la houille. Nous voilà donc révélée d'une manière saisissante l'origine de l'œuvre d'Adolphe BRONGNIART et de tous ses successeurs.

La carrière du Treuil était un véritable monument historique et scien-

tifique et il est regrettable que l'éboulement et l'émiettement des parois aient effacé ces précieux témoignages.

Les voyages ont tenu une grande place dans l'activité scientifique de BRONGNIART. A l'âge de 24 ans, il avait déjà visité : le Jura et la Suisse (1817), l'Italie (1820), le Centre de la France (1821), l'Ouest de la France (1822), la Scandinavie (1824), les Îles Britanniques (1825) et presque tous ces voyages, avaient pour objet principal l'étude et la récolte des plantes fossiles. Dans ces voyages, BRONGNIART était accompagné de son père ou d'autres naturalistes comme Bertrand GESLIN.

Il allait voir ses confrères, il étudiait leurs collections et l'on organisait des excursions en commun pour explorer les gisements. C'est ainsi que BRONGNIART a recueilli lui-même sur place les matériaux qui devaient faire l'objet de ses travaux.

C'est également au cours de ces voyages qu'il entra en relations avec un grand nombre de savants étrangers : BERZELIUS et WÖHLER, OMALIUS d'HALLOY et MORREN, H. AGARDH et NILSSON, LINK, TREVIRANUS, NÖGGERATH, Robert BROWN.

L'œuvre de BRONGNIART relative aux plantes vivantes est fort importante. Elle comprend des travaux de botanique systématique (Flore de la Nouvelle-Calédonie) et aussi des travaux d'Anatomie et de Physiologie. Mais c'est surtout son œuvre relative aux plantes fossiles qu'il importe de situer dans le progrès général de la Science.

Jusqu'à la fin du XVII^e siècle, les plantes fossiles n'avaient guère retenu l'attention des collectionneurs et des curieux. Quand on trouvait des empreintes de feuilles dans les roches, on les considérait comme de simples apparences, des jeux de la nature. Antoine DE JUSSIEU est avec WOODWARD l'un des premiers qui aient proclamé que les fragments de frondes renfermées dans les schistes houillers étaient vraiment des Fougères pétrifiées. Son mémoire de 1708 à l'Académie des Sciences a pour objet les empreintes qu'il avait vues aux mines de Saint-Chamond lors d'un de ses voyages. Il était difficile à Antoine DE JUSSIEU et à ses contemporains d'expliquer comment ces Fougères, que l'on croyait originaires des pays chauds, avaient pu venir échouer au centre de la France, si ce n'est à la suite d'une catastrophe comme le déluge.

A ce sujet, il est instructif de rapprocher deux titres à cent ans de distance : l'*Herbarium diluvianum* de SCHEUCHZER (1723), et l'*Ante-diluvian phytology* d'ARTIS (1825).

Pour SCHEUCHZER et ses contemporains, tous les fossiles animaux et végétaux sont des débris abandonnés par le déluge. Pour ARTIS et pour BRONGNIART, les fossiles sont la révélation d'un passé beaucoup plus lointain, antérieur au déluge. La différence est énorme, mais il a fallu cent ans pour la franchir.

Avec le début du XIX^e siècle, tout change en quelques années. Nous

sommes ici dans la période contemporaine des LAMARCK, des CUVIER, des GEOFFROY SAINT-HILAIRE, marquée par des progrès rapides dans toutes les branches des Sciences Naturelles.

C'est d'abord SCHLOTHEIM, qui, dans son essai de 1804, déplore que les esprits curieux, séduits par les brillantes découvertes des physiciens et des chimistes, aient négligé de s'intéresser aux fossiles et particulièrement aux plantes fossiles. Il tente de combler cette lacune. A la suite de SCHLOTHEIM, il faut citer : PARKINSON, STEINHAEUER, ARTIS, STERNBERG. Ce dernier fit paraître à Prague en 1820 et 1821 les deux premiers fascicules d'un splendide ouvrage : *Essai d'une description géognostico-botanique de la Flore du monde primitif*. Le format est d'une taille exceptionnelle, les planches sont de toute beauté. Malgré la magnificence de sa présentation, l'ouvrage du Comte STERNBERG trahit encore beaucoup d'incertitude et d'ignorance. Il en est tout autrement avec BRONGNIART. Grâce à la formation qu'il a reçue, grâce à ses connaissances générales de géologie et de botanique, il est en pleine possession de son sujet. C'est pourquoi son œuvre est tout de suite classique et c'est cette qualité suprême qui distingue également l'œuvre de René ZEILLER et l'a placé si fort au-dessus de ses concurrents.

De l'œuvre de BRONGNIART relative aux plantes fossiles nous retiendrons comme hors de pair précisément les quatre travaux classiques par excellence : le *Mémoire* de 1822. — *Le Prodrome* (1828). — *L'Histoire des Végétaux fossiles* (1828-1837). — *Le Tableau des Genres de Végétaux fossiles*, inséré en 1849 dans le Dictionnaire universel d'Histoire naturelle de Ch. D'ORBIGNY.

Le mémoire de 1822 parut dans le tome VIII des *Mémoires du Muséum*. Il est intitulé : *Sur la Classification et la Distribution des Végétaux fossiles en général et sur ceux de Sédiment supérieur en particulier*.

Dès ce premier essai, BRONGNIART fait marcher de pair l'étude des plantes fossiles et la géologie. Les notions qu'il a reçues de son père sur les grandes époques de l'histoire du globe lui permettent de distinguer des flores d'âges différents. Plus tard c'est la succession des flores qui lui permettra de dater les terrains ; dès 1828 il peut affirmer par exemple, que la formation anthracifère des Alpes est de même âge que les autres gisements houillers, parce qu'elle renferme les mêmes plantes fossiles. Par là il se trouvait en contradiction avec des géologues éminents comme Elie DE BEAUMONT.

Le *Prodrome* et les premiers fascicules de l'*Histoire des Végétaux fossiles* parurent en 1828. En 1831, BRONGNIART qui faisait un cours de matière médicale à la Faculté de Médecine permute avec Ach. RICHARD et devient Aide-Naturaliste de DESFONTAINES. Celui-ci meurt en 1833 et BRONGNIART lui succède. En 1834, il entre à l'Académie. L'année 1837 enfin marque l'achèvement du premier volume de l'*Histoire des*

Végétaux fossiles. Du second volume il ne devait paraître que les trois ou quatre premières livraisons.

L'état de la Science à cette époque ne permettait pas qu'une œuvre de cette envergure fut achevée par le même homme. Cependant l'Histoire des Végétaux fossiles jouit aussitôt d'une renommée universelle, qui n'a pas cessé de grandir. De nos jours encore cet ouvrage demeure « *la Bible des Paléobotanistes* ». Tout le monde connaît la beauté des planches, l'exactitude des figures, maintes fois consultées, la clarté des descriptions.

Nous devons aussi à BRONGNIART les premiers travaux relatifs à l'organisation anatomique des végétaux de l'ère primaire (mémoires sur le *Lepidodendron Harcourti*, sur la *Sigillaria elegans*, sur le *Lepidostrobus Browni* (1868), travaux qui ouvraient la voie à ceux de RENAULT. Les dernières années de sa vie (1871-1876) furent marquées par les premières découvertes sur les graines silicifiées (graines de Pteridospermes et graines de Cordaïtées) dont les matériaux lui étaient présentés par RENAULT et GRAND'EURY.

L'appréciation du Marquis DE SAPORTA est digne d'être rappelée et nous tiendra lieu d'hommage :

« Le nom d'Adolphe BRONGNIART est associé à la plupart des découvertes brillantes, des conceptions neuves et fécondes qui ont agrandi de son temps le cercle de nos connaissances dans les différents domaines de la Botanique descriptive, de l'Anatomie comparée, de la Physiologie végétale, de la Paléobotanique.

« Génie souple et lumineux, plein de ressources et de finesse, observateur habile et sûr, Adolphe BRONGNIART nous a donné le droit de le réclamer tout entier, puisque sa méthode et ses idées, l'instrument de sa pensée aussi bien que sa pensée elle-même étaient français, dans toute l'acception du mot. »

Sur l'œuvre de BRONGNIART vont s'édifier : d'une part, l'Anatomie comparée des Végétaux fossiles, et ce sera l'œuvre de RENAULT et de ses émules, Ch.-Eug. BERTRAND, Maurice HOVELACQUE, O. LIGNIER.

Et, d'autre part : la description des différentes flores houillères, étage par étage, bassin par bassin, et ce sera l'œuvre de GRAND'EURY, de ZEILLER, de BUREAU et de leurs successeurs.

Mais je dois vous parler d'abord de l'œuvre du Marquis DE SAPORTA, parce qu'elle constitue véritablement la suite naturelle de l'Histoire des Végétaux fossiles, à laquelle elle ajoute plusieurs volumes. SAPORTA a en effet traité à fond les flores secondaires et tertiaires, dont BRONGNIART n'avait traité qu'une faible partie puisqu'il s'était attaché essentiellement à la description des espèces paléozoïques.

Gaston DE SAPORTA est né à Saint-Zacharie (Var) en 1823. Il s'éteignit en 1895 en pleine activité scientifique.

D'une intelligence vive et fine, nature généreuse et sympathique, G. DE SAPORTA était comme BRONGNIART particulièrement doué pour la recherche et pour le travail intensif. Un deuil cruel : la perte de sa jeune femme en 1850, lui fit chercher une diversion vers la botanique.

Il s'intéressa d'abord aux plantes vivantes de la Provence, son pays natal, puis aux plantes fossiles, que l'on trouvait en abondance dans les plâtrières d'Aix. Il en réunit d'amples collections, qu'il présenta à BRONGNIART, offrant de lui recueillir autant de matériaux qu'il le jugerait utile.

Mais BRONGNIART, déjà très occupé, réussit à persuader SAPORTA d'entreprendre lui-même cette étude. Telle fut l'origine de leurs relations qui devaient se poursuivre pendant de longues années au cours desquelles BRONGNIART ne cessa d'être pour SAPORTA le plus dévoué des guides. Et voilà comment SAPORTA, qui jusque-là ne s'était occupé que de travaux historiques et littéraires, se lança dans l'étude des flores tertiaires, qui avait arrêté BRONGNIART.

Dès lors, il fit de fréquents séjours à Paris. C'est au Muséum, dans les richesses accumulées dans l'Herbier, qu'il trouvait les éléments dont il avait besoin pour ses comparaisons.

Ses travaux commencés avec les végétaux fossiles d'Aix-en-Provence, ont pris une ampleur imprévue et se sont étendus à tout les gisements français importants. C'est toute l'histoire des Flores tertiaires et de leurs transformations depuis l'Eocène inférieur jusqu'à l'aurore des temps quaternaires qui nous est révélée par SAPORTA.

Tout en poursuivant ses études, il consacra vingt années à la description de tous les végétaux fossiles recueillis aux divers étages de notre formation jurassique. Ce travail occupe une place d'honneur dans le Recueil de la Paléontologie française.

J'arrive à la troisième partie de l'œuvre de SAPORTA : *la Flore mésozoïque de Portugal*, commencée en 1885 et achevée en 1894, un an avant sa mort. Ce beau volume a illustré à jamais son nom, car ce fut la première contribution précise apportée à ce problème si mystérieux et encore si discuté à notre époque de l'origine de nos plantes à fleurs.

SAPORTA avait trop d'imagination et d'enthousiasme pour s'en tenir à la description sèche et aride des documents fossiles. En collaboration avec A.-F. MARION, il fit paraître un ouvrage en trois volumes : *l'Évolution du Règne végétal*, qui figure dans toutes les bibliothèques à côté des *Enchaînements du Règne animal*, de GAUDRY. Ces ouvrages ont intéressé de nombreuses générations à l'étude des êtres disparus et contribué puissamment à la diffusion des idées transformistes. Dans un autre livre : *le Monde des plantes avant l'apparition de l'Homme*, paru en 1879, SAPORTA, guidé par son intuition, nous trace un vivant tableau des transformations du Règne végétal et spécialement des flores ter-

tiaires : végétation peuplant les bords du Lac d'Aix, Lac aquitainien de Manosque, flore heersienne de la région de Gelinden en Belgique, etc... Tous les aspects des anciennes végétations de nos contrées reparaissent devant nos yeux avec les caractéristiques du climat et les particularités de la faune.

Dans le même livre, voici comment SAPORTA s'efforce d'intéresser ses lecteurs à l'origine des fleurs :

« A l'époque carbonifère, il n'y avait pas encore de fleurs : les organes sexuels étaient réduits aux seules parties indispensables : privés d'éclat ils ne se cachaient sous aucune enveloppe et s'entouraient seulement d'écailles insignifiantes... La nature, devenue peu à peu opulente, a rougi plus tard de sa nudité ; elles s'est tissé des vêtements de noce ; pour cela elle a su assouplir les feuilles les plus voisines des organes reproducteurs, elle les a transformées en sépales, en pétales, etc..., dont elle a varié la forme, l'aspect et le coloris. En compliquant ainsi des appareils réduits d'abord aux seules parties les plus essentielles, elle a créé la Fleur, comme la civilisation a créé le luxe, en le faisant sortir peu à peu des nécessités de l'existence améliorée et embellie. »

SAPORTA a légué à notre établissement ses splendides collections comprenant des centaines d'échantillons.

Bernard RENAULT est né à Autun en 1836, mort à Paris en 1904. Son père était huissier. Solide comme un paysan du Morvan, RENAULT avait une constitution robuste, mais qui, à la longue, fut ruinée par la maladie et les excès de travail.

La vocation de naturaliste de RENAULT est liée étroitement aux gisements de végétaux silicifiés d'Autun, qui devaient, grâce à ses travaux, acquérir une célébrité mondiale.

Dès sa jeunesse, RENAULT, alors élève au Collège d'Autun, se passionna pour la récolte des végétaux silicifiés, qui n'intéressaient à cette époque que quelques amateurs locaux. Avec l'un d'eux, FAIVRE, ancien chef de bureau, il apprit à scier, à polir les échantillons, à faire des lames minces.

Vers 1860, RENAULT entre en relations avec BRONGNIART, à qui il envoie ses documents, soumet ses trouvailles.

L'ardeur de RENAULT s'était communiquée à plusieurs Autunois. Très fiers de ses découvertes, ils s'efforçaient de lui procurer de nouveaux matériaux pour ses études, ou bien recherchaient des spécimens pour leur collection personnelle. Chaque année, au printemps, dès que la charrue avait mis à jour de nouveaux silex, ou bien en septembre après l'enlèvement des récoltes, la troupe des chercheurs arpentaient les champs productifs. Les échantillons jugés favorables, étaient examinés sur le champ, sommairement époussetés. Faute d'eau pour les laver, ils étaient

nettoyés d'un coup de langue, d'où le nom de lécheurs de pierre, « les lichus d'piarres », sous lequel les paysans désignaient les collectionneurs. Entre tous l'abbé LACATTE était célèbre pour les dimensions de sa langue, qui s'allongeait démesurément hors de sa bouche. C'était le cas de lui appliquer l'axiome : la fonction crée l'organe.

Attaché au Muséum à partir de 1872, RENAULT a exécuté lui-même la plus-grande partie de ses préparations. Deux cabines vitrées, situées sous le péristyle de la galerie de Botanique, lui servaient l'une d'atelier, l'autre de cabinet de travail.

L'œuvre scientifique de RENAULT est immense, car à partir de 1868 (année où parut dans les *Annales des Sciences naturelles* son premier travail) jusqu'en 1903, il ne cessa pas de produire. Les travaux de RENAULT sur les végétaux silicifiés du Carbonifère et du Permien ont fait connaître un nombre considérable de types nouveaux : ce sont des familles, des classes entières dont il nous a révélé les caractères anatomiques, complètement ignorés avant lui (Botryoptéridées, Sphénophyllées, Cycadexylées, etc.). Il faut y joindre les Calamariées et les Cordaïtes.

Nous rappellerons seulement deux faits importants :

1^o C'est de l'étude des ovules et des grains de pollen des Cordaïtes, que RENAULT déduisit que la fécondation avait dû s'effectuer par anthérozoïdes mobiles, supposition qui fut justifiée peu d'années après par les découvertes de IKENO et D'HIRAZE chez les *Ginkgo* et chez les Cycadées ;

2^o C'est l'étude des graines silicifiées de Grand-Croix, qui conduisit BRONGNIART et RENAULT à chercher et à découvrir la chambre pollinique dans les graines des Cycadées actuelles.

Au total, dans la période qui s'étend de 1869 à 1904, RENAULT a été le grand spécialiste des végétaux carbonifères et permien à structure conservée, rôle qui à peu près dans le même temps fut tenu en Angleterre par W.-C. WILLIAMSON, continuateur de BINNEY et de CARRUTHERS.

Mais l'œuvre de RENAULT sur les végétaux fossiles ne se limite pas aux recherches anatomiques. Il faut encore signaler les travaux suivants : deux belles publications accompagnées de nombreuses planches : la *Flore fossile de Commeny* et celle d'*Autun et d'Epinac*. — Son grand mémoire sur les *Microorganismes des Combustibles fossiles* et sur les *Charbons*. — Enfin, son *Cours de Botanique fossile*, imprimé entièrement à ses frais et seul cours de ce genre qui ait paru en France.

Le Muséum doit à RENAULT : ses échantillons silicifiés et sa collection de lames minces, documents de tout premier ordre pour l'anatomie comparée, auxquels devait se joindre bientôt la collection de son fidèle ami : Auguste ROCHE. Mais notre hommage à RENAULT ne serait pas complet, si nous passions sous silence son dévouement à toute épreuve

et son désintéressement absolu. Son dévouement au Muséum s'est manifesté notamment lors de deux missions dont il fut chargé : la première en 1877, exploration des tufs de Sézanne ; la deuxième en 1898 à Aix en-Provence avait pour objet de recueillir la collection de SAPORTA.

Quant à son désintéressement, RENAULT l'a manifesté maintes fois en mettant généreusement ses matériaux à la disposition d'autres savants et en travaillant avec eux pour leur mise en valeur. Nous rappellerons avant tout l'aide efficace qu'il apporta à BRONGNIART en exécutant les préparations destinées à l'étude des graines silicifiées. Il collabora de même avec Ch.-Eug. BERTRAND pour l'étude des Poroxyliées et des Charbons d'Algues, avec GRAND'EURY pour les graines fossiles, avec ZEILLER pour les empreintes houillères de Commeny et d'Autun et d'Epinac.

C. GRAND'EURY était Correspondant du Muséum depuis 1879. Dans le développement de nos connaissances sur les fleurs fossiles, son œuvre se distingue par son originabilité. Disciple de BRONGNIART, il communiait avec RENAULT dans une même admiration pour le Maître. C'est avec les matériaux récoltés par GRAND'EURY et RENAULT que s'édifiait le mémoire de BRONGNIART sur les graines silicifiées ; et c'est par leurs soins que ce mémoire put être achevé. GRAND'EURY a maintes fois exploré le gisement de Grand Croix (près de Saint-Etienne), malheureusement épuisé aujourd'hui et noyé dans les terres labourées.

Son tempérament de botaniste se révèle dans la connaissance approfondie des espèces houillères, dans ses recherches minutieuses sur leur mode de vie, sur leurs organes de propagation et de reproduction. Nul n'a fouillé à fond comme lui les carrières de la région de Saint-Etienne. Ses tentatives de reconstitution des espèces disparues sont célèbres à juste titre et reproduites dans tous les ouvrages.

Nous lui devons la découverte des graines et des organes mâles d'un grand nombre de Ptéridospermes. Nous lui devons aussi la description et la reconstitution des Cordaitées. Ses travaux complétaient ceux de RENAULT sur les échantillons silicifiés des mêmes plantes.

Les travaux de paléontologie stratigraphique de GRAND'EURY sont l'épanouissement brillant et considérablement amplifié des idées mises en avant par BRONGNIART en 1821 et 1828. En bref : BRONGNIART, avait fondé la paléobotanique stratigraphique, GRAND'EURY en fit une application magistrale aux bassins houillers.

Il est encore l'auteur de découvertes fondamentales sur le mode de formation des couches de houille.

Observateur génial et sagace, pénétré du haut intérêt de ses recherches, GRAND'EURY est un de nos savants les plus éminents. Sa modestie confinait à la timidité. Je ne puis sans émotion évoquer le souvenir

de cet homme si bon et si sympathique. Une affection étroite l'unissait à sa femme et à son fils Maurice, tué à l'ennemi en 1914. Très frappé par cette perte, il mourut avant d'avoir pu achever un dernier travail (*Recherches géobotaniques sur le terrain houiller*), où il rassemblait ses plus belles observations sur les sols de végétation et sur les forêts fossiles.

Edouard BUREAU (1836-1918) devint Aide-naturaliste de BRONGNIART en 1872, puis fut nommé Professeur de Botanique : Classification et familles naturelles (1).

BUREAU est donc aussi un disciple de BRONGNIART et il est connu par ses travaux d'Anatomie comparée sur les Lianes, par ses travaux sur les flores tertiaires, et surtout par son mémoire en trois volumes sur les flores dévoniennes et carbonifères du Bassin de la Basse-Loire, travail commencé en 1894, achevé en 1916. Cet ouvrage étend à l'Ouest de la France la série des monographies zeillériennes.

Je dis zeillériennes, car René Zeiller a donné à la description des flores houillères une forme si parfaite que tous ceux qui sont venus après lui et BUREAU lui-même ont senti la nécessité de se conformer au modèle qu'il avait tracé.

Ainsi l'œuvre de BRONGNIART, méthodique et réfléchie, avait préparé à notre pays, pour de longues années, une supériorité marquée dans le domaine de la paléobotanique. Nous allons voir comment le même résultat fut atteint dans le domaine de l'Anatomie comparée.

*
* *

Au début du XIX^e siècle, les études anatomiques, qui avaient été délaissées depuis MALPIGHI et GREW, furent remises en honneur par BRISSEAU DE MIRBEL, élève de DESFONTAINES, qui occupa la chaire de Culture au Muséum de 1828 à 1850. Négligeant la Botanique systématique, MIRBEL donna la première place à l'étude de la structure interne, et fut d'ailleurs vivement critiqué à ce sujet par ses contemporains. Il découvrit le fonctionnement de l'assise génératrice du bois et du liber, contribuant ainsi à résoudre le problème de la croissance en épaisseur des arbres. Dans un mémoire consacré au *Marchantia polymorpha* (1831-1835), il décrit les divisions cellulaires qui aboutissent à la formation des spores. Malgré sa valeur et son influence incontestable sur les progrès de la science, MIRBEL doit être considéré seulement comme un précurseur.

On sait l'importance que BRONGNIART attachait à l'Anatomie comparée, pour la classification botanique, mais encore et surtout pour l'étude des végétaux fossiles. « Seule la connaissance des caractères anatomiques, disait-il, doit nous permettre avec le temps de classer correctement ces

(1) Après la mort de BRONGNIART (1876), BUREAU fut chargé par intérim de l'administration de la Chaire d'Organographie, jusqu'à la nomination de VAN TIEGHEM en 1879.

derniers et d'indiquer leurs rapports avec les végétaux actuels. » Pourtant les travaux anatomiques de BRONGNIART sont pour la plupart antérieurs à 1840 (2). Or il y a dans l'histoire de l'Anatomie végétale une période critique particulièrement intéressante. C'est celle qui se situe entre 1841 et 1851. Avant cette période on ne sait rien de la cellule, ni des phénomènes de la division cellulaire. On décrit le squelette cellulosique constituant le corps des végétaux, mais sans rien savoir de la matière vivante.

En l'espace de dix ans, grâce aux travaux de MOHL, d'UNGER et de NÆGELI sur les points de végétation, des progrès décisifs furent réalisés. On découvrit simultanément la vraie nature de la cellule [le noyau (R. BROWN, 1831) et le protoplasme (SCHLEIDEN, 1838 ; MOHL, 1844)] et son mode de multiplication à partir des initiales. Enfin, HOFMEISTER établit du premier coup l'Embryologie comparée de tous les végétaux vasculaires et des Mousses sur des bases inébranlables (1849-1851).

Aux travaux de MOHL et de ses successeurs, on doit des progrès importants dans la connaissance des principaux éléments anatomiques : fibres, vaisseaux, stomates, etc., composition et parcours des faisceaux. Il faut citer également HANSTEIN dont les travaux, parus en 1868 et 1870, sont contemporains des premiers travaux de VAN TIEGHEM.

VAN TIEGHEM est né à Bailleul en 1839. Il n'est pas indifférent de rappeler ses origines. Son père était Hollandais et sa mère Flamande et c'est certainement à son ascendance qu'il faut attribuer les qualités de minutie et d'exactitude qu'il apporta dans la description des caractères morphologiques et anatomiques.

Devenu orphelin de père et de mère peu après sa naissance, VAN TIEGHEM fut élevé par son oncle et sa tante. De bonne heure il apprit à ne compter que sur lui-même. Il fut un brillant élève de l'École Normale Supérieure et, par un coup heureux du sort, c'est sous la direction vigoureuse et clairvoyante de PASTEUR qu'il commença sa carrière scientifique. Soumis aux disciplines pastoriques auxquelles son tempérament s'adapta sans effort, VAN TIEGHEM devint un maître dans l'étude des fermentations et des moisissures : fermentation de l'urée, fermentation gallique, étude du ferment butyrique (le *Bacillus amylobacter*, dont il retrouve les traces et le mode d'action dans les végétaux qui ont formé la houille).

Mais je m'écarterais de mon sujet, si je voulais vous donner une faible idée de l'importance des travaux exécutés par VAN TIEGHEM dans cette voie.

Je puis seulement énoncer quelques titres : Recherches sur les Mucorinées, sur les Ascomycètes, sur le *Leuconostoc mesenteroides*. Invention

(2) La théorie des phytons, due à GAUDICHAUD et qui offre une si curieuse analogie avec la théorie des colonies animales d'Edmond PERRIER (1881), date elle-même de 1841.

des cellules de culture. Discrimination des espèces par la méthode des cultures pures, etc.

C'est dans la même période de 1868 à 1880 que parurent ses travaux de Physiologie et de Biologie relatifs aux Phanérogames et exécutés au laboratoire de l'Ecole Normale (assimilation chlorophyllienne des plantes aquatiques ; étude sur la végétation du pollen ; expériences sur les embryons mutilés ; vie ralentie des graines et des tubercules).

Mais la véritable vocation de VAN TIEGHEM, celle où il allait affirmer toute sa personnalité, c'est l'Anatomie végétale. Là on le sent tout à fait à l'aise, libre d'indiquer aux autres avec assurance et autorité les voies qu'il faut suivre.

VAN TIEGHEM se révèle anatomiste dès ses premiers travaux sur les végétaux vasculaires. Sous l'inspiration de DECAISNE, il entreprend comme thèse de doctorat des *Recherches sur les Aroïdées*. Il faut avoir lu ce mémoire et les deux monographies classiques, consacrées, l'une à l'Utriculaire, l'autre à la Moschatelline, pour comprendre tout ce que l'Anatomie comparée peut rendre aux mains d'un observateur exercé.

Tandis que l'appareil floral, échappant dans une large mesure à l'influence du milieu extérieur, conserve des caractères fondamentaux et fournit des bases sûres à la classification, la structure de l'appareil végétatif éprouve des modifications profondes. VAN TIEGHEM sut reconnaître que, en dépit de ces variations, il y a dans l'organisation des tiges, des feuilles ou des racines des caractères d'une fixité absolue, qui permettent de classer les différentes formes les unes par rapport aux autres avec une sécurité presque aussi grande que l'appareil floral. De là deux sortes de caractères structuraux : les *caractères héréditaires*, qui nous révèlent les véritables affinités de la plante, et les *caractères adaptatifs*, grâce auxquels la plante vit en harmonie avec le milieu (*caractères épharmoniques* de J. VESQUE).

Dans ses beaux mémoires consacrés à la symétrie de structure des plantes vasculaires, VAN TIEGHEM fait à la fois œuvre de géomètre et d'observateur perspicace. C'est en dehors de toute théorie idéaliste ou morphologique, par la seule observation de la position géométrique des faisceaux et du sens de la différenciation ligneuse, qu'il définit la tige, la feuille et la racine, et qu'il les oppose l'une à l'autre.

La racine, en raison de sa symétrie radiaire très accusée, de l'unité de composition qu'elle présente, a longuement retenu l'attention de VAN TIEGHEM.

« Le type général de structure de la racine est si constant, écrit-il, que pour obtenir les caractères différentiels des grandes classes, il a fallu les tirer, non de l'organisation fondamentale, mais de phénomènes ultérieurs, à savoir : la formation des radicelles, »

Il devait reprendre ce sujet et l'exposer dans toute son ampleur dans le grand mémoire de 1889, rédigé en collaboration avec DOULIOT : *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires*. Cet ouvrage et celui de 1871 sur la racine suffiraient à immortaliser leur auteur.

Ayant déterminé la position relative des différents tissus, VAN TIEGHEM juge indispensable d'étudier et d'expliquer leur rôle physiologique. Position géométrique, rôle physiologique : pour bien comprendre une organisation, il faut savoir comment toutes les parties fonctionnent. Telle est la méthode de VAN TIEGHEM, strictement objective et réaliste.

C'est dans le même esprit qu'il s'efforce de préciser la distinction des régions anatomiques : épiderme, écorce, cylindre central, et leur origine à partir des initiales situées au sommet de la tige ou de la racine, reprenant et élargissant les découvertes de NÆGELI et d'HANSTEIN. Il faisait dès lors jouer au développement, c'est-à-dire à l'*ontogénie*, le premier rôle dans la définition et la compréhension des tissus.

Grâce à ses qualités d'ordre et de précision, VAN TIEGHEM réussit à éliminer beaucoup de confusions et d'incertitudes touchant la nature des organes, leur valeur morphologique. Nous retrouverons la même logique, la même clarté dans ses travaux sur l'appareil sécréteur, sur la fleur, sur les organes reproducteurs des Conifères et des Angiospermes.

En 1877, VAN TIEGHEM entre à l'Académie. En 1879, il succède à BRONGNIART dans la chaire d'Organographie et de Physiologie végétale, qu'il devait occuper jusqu'en 1914. Son séjour au Muséum fut marqué par une suite ininterrompue de travaux : *Recherches sur les canaux sécréteurs des Composées* (1883-84), multiples publications sur les végétaux parasites (Loranthacées, Balanophorées, Santalacées, etc.), mémoires rédigés en collaboration avec DOULIOT sur la polystélie (1886) et sur l'origine des membres endogènes (1888), puis à partir de 1890, jusqu'à la fin de sa carrière, multiples applications de l'Anatomie végétale à la Systématique.

Deux ouvrages fondamentaux couronnent son œuvre : *la Classification des Phanérogames fondée sur l'ovule et sur la graine* (1897). — *L'œuf des plantes considéré comme base de la classification* (1901). — VAN TIEGHEM y met en lumière le rôle qui est dévolu à l'appareil reproducteur dans l'organisation de la plante. Il montre comment il convient d'employer les caractères de cet appareil à la classification et à la détermination des affinités.

Pour mener à bien ces vastes enquêtes, véritables explorations anatomiques, dont j'ai pu seulement vous indiquer le sujet, il avait fait exécuter des milliers de préparations dont la majeure partie ont été conservées et classées grâce aux soins de notre collègue, M. le Prof. A. GUILLAUMIN.

Je terminerai ce bref exposé par quelques mots sur la théorie de la stèle. La notion de *stèle* ou *cylindre central* fut inspirée à VAN TIEGHEM par la structure si bien ordonnée et si constante de la racine. On peut dire que, dans le cas de la racine, la notion de stèle s'impose d'elle-même et l'on comprend que VAN TIEGHEM se soit efforcé de l'étendre à la tige. Mais la tige ou plutôt : les tiges se sont développées dans des conditions tellement variées qu'il était difficile d'établir du premier coup une classification correcte, conforme à l'ontogénie et à la phylogénie.

Le mot stèle eut un succès considérable. Les idées lancées par VAN TIEGHEM éveillèrent l'attention universelle et suscitèrent par tous pays de multiples recherches. On vit bientôt éclore des variantes de la théorie, surtout dans les pays anglo-saxons.

VAN TIEGHEM, on le sait, était strictement observateur et ne s'embarassait guère d'évolution. Il préférait laisser aux faits accumulés le soin de parler d'eux-mêmes avec le temps. Les compatriotes de DARWIN ne pouvaient pas, bien entendu, observer une pareille réserve et s'ils adoptèrent la notion de stèle, c'était avec l'idée bien arrêtée d'en retracer l'histoire évolutive dans les différents groupes de végétaux vasculaires.

De leurs efforts est née la notion de *protostèle*, faisceau conducteur de petit calibre, avec masse ligneuse pleine et liber concentrique au bois. De cette organisation primitive sont dérivées toutes les autres : solénostèle, dictyostèle, structure polystélique, etc.

Assurément cela nous éloigne beaucoup des définitions originales de VAN TIEGHEM. Mais il ne faut méconnaître ni l'immensité de la tâche qu'il avait accomplie, ni l'immensité de celle qui restait à accomplir. A cette dernière une légion d'anatomistes anglais et français allaient s'attaquer avec des chances diverses, de 1895 à 1935, car c'est quarante ans d'efforts supplémentaires qu'exigeait la solution des problèmes en suspens. Cette solution, c'est l'Anatomie et l'Ontogénie comparées des plantes fossiles qui l'ont fournie.

VAN TIEGHEM est le véritable fondateur de l'Anatomie végétale en France : de l'Anatomie pure et comparée. Avec lui cette science acquiert un caractère de précision qu'elle n'avait pas, même en Allemagne. Dans ce pays cependant, des résultats remarquables avaient été obtenus, grâce au grand nombre de travailleurs, grâce à l'abondance et à l'excellence de la figuration. De plus des découvertes sensationnelles avaient été faites : celles de NÆGELI, qui avait, pour la première fois, établi sur des données certaines l'origine des cellules et le mode de formation des tissus, et celles de HOFMEISTER sur l'Embryogénie des Végétaux vasculaires et sur l'alternance des générations.

Il importait de nous mettre rapidement au niveau de nos concurrents et si possible de les dépasser. VAN TIEGHEM y parvint en faisant paraître une édition française annotée du *Traité de Botanique* de J. SACHS, puis

en publiant lui-même un traité de Botanique, qui eut de nombreuses éditions. Il rendit ainsi le plus grand service à notre pays.

Sous l'impulsion de VAN TIEGHEM et, peut-on dire, sous le rayonnement de ses découvertes, les travaux d'Anatomie végétale se multiplièrent et enrichirent la série botanique des *Annales des Sciences Naturelles*. De nombreux chercheurs s'intéressèrent à cette science, quelques-uns en disciples et d'autres en concurrents. Certainement, en ce qui concerne la France, c'est à cette compétition que l'on doit les progrès réalisés après VAN TIEGHEM. Je me bornerai à évoquer les noms de Ch.-Eug. BERTRAND, Oct. LIGNIER, Henri LECOMTE et Gustave CHAUVEAUD.

Parmi les travaux parus de 1884 à 1890, qui conservent toute leur importance pour la compréhension du système vasculaire, il faut citer ceux de M. le Prof. P.-A. DANGEARD sur l'organisation phytonienne des Conifères et ceux de M. le Prof. LECLERC DU SABLON sur les plantules des Fougères.

J'ajouterai que ces divers savants ont fait école et ont eu de nombreux élèves.

De la tradition que nous a léguée VAN TIEGHEM, nous devons être fiers et veiller avec un soin jaloux à ce qu'elle soit conservée.

LIGNIER pourrait passer à juste titre pour mon prédécesseur le plus immédiat, puisqu'il fut candidat éventuel à la Chaire de VAN TIEGHEM, que l'on était sur le point de transformer en Chaire d'Anatomie comparée quand la guerre éclata.

Les travaux d'Anatomie de LIGNIER sont remarquables de rigueur et de finesse. Par ses conceptions vraiment prophétiques sur l'origine et l'évolution des premiers végétaux vasculaires, il s'est acquis une renommée mondiale.

La découverte des Rhyniales du Dévonien moyen d'Ecosse, végétaux vasculaires les plus primitifs que nous connaissions, a mis le sceau du succès aux travaux entrepris par l'Ecole du professeur BOWER de Glasgow, mais elle a apporté en même temps la confirmation des conceptions de LIGNIER au double point de vue *descriptif* et *évolutif*. Le schéma de la Filicale primitive proposé par LIGNIER dès 1903, permet d'expliquer toutes les particularités de structure des Fougères et des Phanérogames les plus simples en organisation, et de celles-ci il est facile de passer aux types les plus compliqués.

Parmi les élèves de VAN TIEGHEM, dont l'œuvre anatomique doit être rappelée ici, je nommerai Henri LECOMTE, Gustave CHAUVEAUD, J. COSTANTIN et MOROT.

Henri LECOMTE, titulaire de la Chaire de Phanérogamie, de 1906 à 1931, s'est distingué : par sa thèse sur le liber des Angiospermes et sur le fonctionnement des tubes criblés, par ses travaux sur la distribution

des laticifères chez les plantes à caoutchouc. Il a appliqué les caractères anatomiques à la détermination des bois coloniaux et s'est efforcé de donner à cette méthode la plus grande extension possible.

Gustave CHAUVEAUD (1859-1933), boursier du Muséum en 1889, puis Sous-Directeur du laboratoire de VAN TIEGHEM à l'Ecole pratique des Hautes-Etudes (Directeur en titre à partir de 1914), consacra toute son énergie à l'exploration des phénomènes du développement. Deux de ses mémoires méritent de retenir notre attention, parce qu'ils traitent les mêmes sujets que ceux d'Henri LECOMTE, signalés plus haut. Le premier concerne l'embryogénie des laticifères, mais principalement chez les Euphorbiacées. Le second a pour objet le liber et l'origine des tubes criblés dans chacun des grands groupes de végétaux vasculaires. Les mémoires d'Henri LECOMTE, de G. CHAUVEAUD, de L.-J. LÉGER (élève de LIGNIER) et d'E. PERROT sur le liber constituent un ensemble imposant.

A partir de 1903, CHAUVEAUD entreprit une étude systématique des plantules de Phanérogames. Grâce à lui et à ses disciples, notre pays tient aujourd'hui le premier rang pour tout ce qui touche à l'ontogénie comparée des plantules des Angiospermes et des Conifères (BOUREAU, 1938). Ces travaux sont très heureusement complétés par ceux de Henri MATTE (élève de LIGNIER), de DORETY et de THIESSEN (élèves de COULTER et CHAMBERLAIN) sur les plantules des Cycadées (1906-1909).

Julien COSTANTIN (1857-1936), titulaire de la Chaire de Culture de 1901 à 1919, succéda à son beau-père dans la Chaire d'Organographie et de Physiologie végétale, qu'il occupa de 1919 à 1932.

Dans la notice qu'il a consacrée à son maître, M. le Prof. BLARINGHEM nous retrace son œuvre de Biologiste et de Mycologiste.

Mais il est une autre catégorie de travaux auxquels COSTANTIN s'est adonné avec le même sérieux et qui sont de la plus haute importance pour les anatomistes. Ce sont ses recherches de *Morphologie expérimentale*, ou, comme il disait lui-même, *d'Anatomie comparative*, qui ont contribué à montrer l'extrême plasticité des végétaux. COSTANTIN étudia méthodiquement les répercussions profondes que les divers milieux cosmiques : souterrain, aérien, aquatique, climat chaud, climat froid, exercent sur la structure des végétaux. A ses travaux se relient directement ceux de Gaston BONNIER sur l'influence du climat alpin et ceux de M. le Prof. MOLLIARD sur l'influence de l'alimentation.

L'Anatomie comparée est appelée à retirer le plus grand profit des beaux travaux de Morphologie expérimentale, exécutés depuis 1884 par les physiologistes français. On y reconnaîtra quelque jour l'une des preuves les plus pertinentes, que l'on puisse invoquer en faveur des mutations et de l'évolution.

COSTANTIN a publié en outre des recherches anatomiques : 1° sur la tige des Cycadées (en collaboration avec MOROT) ; 2° sur les Myrtacées et les Lécithydées (en collaboration avec DUFOUR).

Louis MOROT, Aide-naturaliste de la Chaire d'Organographie de 1889 à 1915, fut le fondateur du *Journal de Botanique*, auquel il consacra pendant vingt-deux ans toute son activité scientifique. Il faut rappeler ses mémoires sur les tubercules des Ophrydées, sur les faisceaux des racines et sur le péricycle (1885).

*
* *

De précieuses collections sont attachées à la Chaire :

Je rappellerai que les plus importantes sont en premier lieu :

1° Les échantillons de BRONGNIART : *types* et *cotypes*. Fréquemment consultés, ces documents ont servi à la publication de nombreux mémoires (travaux de SAPORTA, DE GRAND'EURY, de ZEILLER, etc.). Au cours de ses voyages, BRONGNIART a recueilli lui-même un grand nombre d'échantillons des terrains houiller, jurassique et tertiaire, qui constituent un premier noyau dont il fit don au Muséum (dans la séance du 28 mai 1833). Ce noyau fut ensuite accru considérablement par de nouveaux voyages et par les envois de ses nombreux correspondants : confrères étrangers, amateurs, directeurs et ingénieurs de mines.

Non moins importante est : 2° La Collection de SAPORTA, trésor inestimable, qui renferme les échantillons-types de sa flore jurassique (publiée dans la Paléontologie française de D'ORBIGNY, et de ses publications sur les flores tertiaires.

Viennent ensuite : 3° Les échantillons de GRAND'EURY : ce sont les types de sa flore carbonifère du département de la Loire et ses plaques de Graines carbonisées et d'Organes mâles, objets de ses notes à l'Académie de 1900 à 1910. On lui doit aussi bon nombre de graines silicifiées de Grand Croix, dont il fut le principal collecteur avec RENAULT. (Ce dernier avait fait une exploration spéciale du même gisement en 1874, grâce à une subvention de l'Académie).

Mais les collections les plus précieuses aux yeux de l'anatomiste sont :

4° La collection de coupes minces des végétaux silicifiés d'Autun et de Saint-Étienne de ROCHE et de RENAULT, augmentée de coupes minces dans les graines données par GRAND'EURY.

5° La collection de VAN TIEGHEM, comprenant quelque 20.000 coupes dans les végétaux actuels, classées par notre collègue M. A. GUILLAUMIN.

Ces deux dernières collections représentent un fond inépuisable de

documents pour l'Anatomie comparée. Il faut y joindre : les échantillons envoyés d'Autun ; ceux de la collection PAUTET, d'Autun également, et ceux du Val d'Ajol donnés par MOUGEOT et BARET.

Les plantes silicifiées, dont je viens de parler, permettent d'étudier les détails de leur structure interne, ce qui leur confère une grande valeur. Malheureusement les gisements de végétaux à structure conservée comme ceux d'Autun et de Saint-Etienne sont très rares. D'un autre côté, les plantes à l'état d'empreintes nous renseignent sur les formes extérieures et constituent le complément indispensable des études anatomiques. Enfin, il ne faut pas oublier que des flores extrêmement intéressantes pour l'histoire du règne végétal, comme les flores crétacées et tertiaires, nous ont été révélées à peu près exclusivement par les empreintes. Je me bornerai à signaler les plus importantes de ces collections. Tout d'abord parmi les correspondants de BRONGNIART, je voudrais rappeler au moins les noms de VIRLET (1828), d'AUDOUIN (1831) et de RIVIÈRE (1848), à qui nous devons les empreintes du Culm de la Basse-Loire, complétées plus tard par les dons d'Edouard BUREAU.

Grâce aux Directeurs et Ingénieurs des Mines, la flore houillère est richement représentée dans nos vitrines :

Nous devons à FAYOL, auteur de la théorie des charriages, de beaux exemplaires de la flore houillère de Commentry et de Decazeville. — Je rappellerai également les séries données par SCHNEIDER, Directeur de Blanzay, BOISSE de Carmaux, MARSAUT de Bessèges, PARCHEMINEY de Ronchamp.

Pour la période secondaire, il faut citer en première ligne les noms de VOLTZ, de MOUGEOT et de SCHIMPER, car c'est à eux que nous devons les importantes collections de plantes : du Grès bigarré des Vosges, du Keuper de Stuttgart, du Grès Cénomancien de Saxe.

Pour les flores tertiaires, nous possédons des séries d'échantillons beaux et nombreux. Nous devons à WATELET les plantes du Grès de Belleu (Soissonnais) ; à RENAULT et à BUREAU, celles des Travertins de Sézanne, augmentées des échantillons donnés par SAPORTA ; à POMEL la Collection du Miocène de Gergovie et au Prof. GERVAIS celle du Miocène d'Armissan.

Enfin, pour la période récente, nous devons à G. PLANCHON les plantes récoltées dans les tufs de Montpellier, à Jules POISSON celles des tufs de Belgique et d'Algérie, à M. DANGUY celles des tufs des Bouches-du-Rhône, de Corse, de Saône-et-Loire, et du Jura.

Auguste ROCHE (1827-1905), industriel, Directeur de l'usine et de la Société lyonnaise des Schistes bitumineux à Autun, fut pour RENAULT un ami dévoué et un précieux collaborateur. Il lui procura une quantité de matériaux. Retiré des affaires, il exécuta pour lui de nombreuses préparations, dans les végétaux silicifiés, et dans les charbons. Les

échantillons qu'il nous a légués et sa collection de lames minces apportent un complément important et indispensable à la collection de RENAULT.

Parmi nos donateurs étrangers, je rappellerai les noms de :

CRÉPIN (plantes d'Evieux du Dévonien supérieur) et DEWALQUE (flore de Gelinden, Eocène), de Belgique ; BUKCLAND, HUTTON, MURCHISON et Clément REID (plantes du Pliocène de Cromer), d'Angleterre ; BRAUN (échantillons du Keuper de Beyreuth), BOLL et GOEPPERT, d'Allemagne ; Prof. VISIANI de Padoue (don d'un bel exemplaire de *Phœnicites italica* de Chiavone), SISMONDA et ZIGNO, d'Italie ; HILDRETH, SILLIMAN et CIST ; NEWBURY et LESQUEREUX, des Etats-Unis ; GLAZIOU (plantes d'Ouriçanga), de Rio de Janeiro.

J'ai maintenant le devoir de rendre hommage à tous les Membres du Muséum qui se sont occupés plus spécialement des collections de plantes fossiles, de leur accroissement et de leur conservation. En 1884, les collections de plantes fossiles furent transférées à la Chaire de Botanique (Classification et Familles naturelles) dont BUREAU était titulaire Bernard RENAULT, en sa qualité d'Aide-naturaliste, demeura attaché aux collections ; il fut assisté dans ce travail par M. DANGUY. BUREAU apporta tous ses soins à l'exploration des gisements de plantes fossiles et à l'accroissement des collections. Il publia un Catalogue des Collections, en indiquant pour chacune d'elles son origine et les noms des donateurs. Mais c'est le don de sa Bibliothèque de Paléontologie végétale qui doit lui mériter toute notre reconnaissance. Il achetait à ses frais toutes les publications nouvelles et les légua au Muséum avec ses tirés à part.

M. DANGUY, préparateur à la Chaire de BUREAU, s'est occupé plus particulièrement des Collections de végétaux secondaires et tertiaires. A plusieurs reprises il a exploré les gisements et en a rapporté des échantillons pour le Muséum.

« La végétation de la période quaternaire est certainement représentée au Muséum, comme elle ne l'est dans aucun musée, grâce aux collections rassemblées par M. DANGUY », disait Ed. BUREAU en 1893. Je suis heureux de saluer ce dévoué collaborateur du Muséum, toujours prêt à coopérer à la mise en valeur des herbiers.

Henri LECOMTE, en succédant à BUREAU en 1906, avait pris à son tour en charge les collections de plantes fossiles. A sa demande, Ch.-Eug. BERTRAND fit le récolement de toutes les préparations de la collection RENAULT et en dressa le catalogue détaillé (1906-1914).

Le Docteur Edmond BONNET, qui succéda à RENAULT en qualité d'Aide-naturaliste de 1906 à 1913, a laissé le souvenir d'un naturaliste

érudit et d'un homme serviable. Il avait recueilli pour le Muséum une collection de plantes fossiles à la Rhune (Basses-Pyrénées). Nous lui devons diverses notes sur les plantes tertiaires, une description sommaire de la collection d'Auguste ROCHE et une notice biographique sur ce donateur.

Sous la direction du Prof. Louis MANGIN et de René ZEILLER, s'était formé un anatomiste d'avenir : Fernand PÉLOURDE, qui s'était signalé à l'attention des paléobotanistes par la description de curieuses Fougères permienes du Brésil, appartenant au genre *Tietaea*. PÉLOURDE avait entrepris la révision des types de BRONGNIART, travail qui fut malheureusement interrompu par sa mort.

P.-H. FRITEL (1867-1927), d'abord Préparateur de Minéralogie de 1897 à 1920, puis Assistant de la Chaire d'Organographie de 1920 à 1927, spécialiste des flores tertiaires, s'est distingué par une contribution importante aux flores éocènes du Bassin de Paris.

C'est à P.-H. FRITEL et à Auguste LOUBIÈRE que le Muséum doit la préservation et la remise en ordre des collections de Paléontologie végétale dans leur état actuel, ainsi que la sauvegarde des échantillons de la collection RENAULT, demeurés à l'abandon, lors de la dernière guerre.

En M. A. LOUBIÈRE, nous saluons le continuateur de l'œuvre de BRONGNIART, RENAULT et GRAND'EURY sur les graines fossiles, les fameuses graines silicifiées de Grand Croix. Il est l'auteur d'une découverte du plus haut intérêt, celle de la zoïdogamie, c'est-à-dire de la fécondation par anthérozoïdes mobiles des graines de *Coleospermum* (Ptéridosperme carbonifère).

Je conclurai en quelques mots : Si l'Anatomie comparée des Végétaux vivants et fossiles est devenue une partie importante, j'allais dire : indispensable, de la Botanique, elle le doit aux nombreux savants dont je vous ai entretenu. Notre pensée reconnaissante s'élève vers eux et vers les deux fondateurs : BRONGNIART, père de la Paléobotanique, grand maître des plantes fossiles, VAN TIEGHEM, grand maître de l'Anatomie végétale, chef incontesté de l'Ecole botanique française de 1870 à 1914. Leur œuvre admirable s'est épanouie dans les travaux de leurs successeurs à la manière d'une gerbe. Elle a préparé les moissons et les fruits que ceux-ci, paléobotanistes et anatomistes, ont récoltés au cours des soixante dernières années, de 1880 à 1940.

Je vous ai dit brièvement l'importance et la valeur des Collections recueillies pour le Muséum par des donateurs aussi généreux qu'éclairés.

Tel est l'héritage scientifique et moral qu'il convient de faire fructifier, afin qu'il devienne le point de départ de nouveaux progrès et de nouvelles conquêtes.

II

NOUVELLE CLASSIFICATION DES FILICALES PRIMITIVES ⁽¹⁾

RÉSUMÉ. — En raison des faits nouveaux découverts depuis 1933, il y a lieu d'apporter des rectifications importantes à la classification des Fougères anciennes du Dévonien et du Carbonifère. En particulier : 1° Les *Clepsydropsis* sont des Fougères voisines des Zygoptéridées, mais nettement distinctes des *Cladoxylon*, dont il faut les séparer. — 2° Les Stauroptéridées doivent être détachées des Filicales et rapprochées des Sphénophyllales et des Psilotales.

L'auteur insiste sur l'importance qui s'attache aux Filicales primitives pour la compréhension de l'organisation anatomique des autres Fougères et des Gymnospermes (Ptéridospermes, Cycadacées, Conifères). Deux tableaux joints à cette communication expriment nos idées actuelles sur la phylogénie des végétaux vasculaires.

NOUS avons tenté en 1933 d'établir une classification aussi rationnelle que possible des Fougères anciennes du Dévonien et du Carbonifère (Botryoptéridées de RENAULT, *Botryopterideæ sensu latior* SCOTT, Inversicaténales Ch. BERTRAND et F. CORNAILLE (1904 (2)), Cænoptéridées SEWARD (1910). Depuis cette époque, nos connaissances sur l'organisation de ces plantes archaïques et sur leurs affinités relatives ont réalisé des progrès, qui modifient beaucoup l'aspect de tout le groupe au point de vue phylogénique. C'est cette nouvelle allure qu'il importe d'exprimer dans la classification.

I. QUESTION DE DÉNOMINATION. — Les Fougères dont il s'agit représentent à proprement parler l'ancien groupe des Botryoptéridées de RENAULT et de D. H. SCOTT, mais augmenté des Cladoxylées d'UNGER

(1) Extrait du *Bulletin de la Société Botanique de France*, t. 88, 1941, p. 622.

(2) *Comptes rendus*, 1904, t. 139, p. 346.

(P. BERTRAND, 1935). C'est là nettement un ensemble plus vaste que celui envisagé par SEWARD pour ses Cænoptéridées. Dès 1933 nous avons senti la nécessité de désigner cet ensemble par un nom nouveau : Renaultifilicales ou Palæoptéridales. Le premier nom avait l'avantage de rappeler que c'est RENAULT qui a découvert et décrit les principaux types de ces curieuses Fougères ; c'est lui qui à tous égards doit être considéré comme le fondateur du groupe.

Le nom de Cænoptéridées n'a plus aujourd'hui qu'un intérêt historique. Il se substituait indûment au nom de Botryoptéridales ou *Botryopterideæ* pour désigner l'ensemble des quatre familles : Botryoptéridées, Anachoroptéridées, Tubicaulidées et Zygoptéridées.

Quant au nom d'Inversicaténales, il convenait, comme nous l'avons fait, d'en restreindre l'usage à l'ordre englobant les trois premières familles. Il nous reste à expliquer pourquoi nous devons renoncer à conserver le nom de Renaultifilicales, si ce n'est comme un synonyme de Primofilicales.

Depuis 1935, nous avons généralisé l'emploi de la méthode qui consiste à étudier systématiquement l'anatomie comparée des traces foliaires et des traces raméales de toute nature (et spécialement des faisceaux destinés aux ramifications d'ordre supérieur de la fronde) en vue d'en tirer des conclusions sur l'ontogénie et la phylogénie des types étudiés. Grâce à cette méthode, nous avons pu déterminer avec une précision non atteinte jusque-là : 1° les relations des différents types entre eux ; 2° leurs relations exactes avec les Osmondacées ; 3° avec les Sphéno-phyllées ; 4° avec les Ptéridospermes ; 5° avec les Conifères (voir tableaux I et II).

Un résultat important qui se dégage de ces multiples comparaisons, c'est que toutes les plantes considérées sont réellement des Fougères primitives, c'est-à-dire des plantes offrant dans leur organisation interne et dans leur morphologie externe tant de caractères communs avec les Fougères actuelles, qu'il n'est pas possible de les séparer de cette classe. La dénomination de Filicales primitives est donc la seule que l'on puisse retenir, si l'on veut rester clair et logique. Les noms de *Primofilices* Arber ou *Primofilicales* expriment exactement la même chose et ils ont la plus grande chance d'être adoptés par les auteurs anglo-saxons et allemands, car ils sont conformes à la terminologie en usage. Par suite : *Renaultifilicales* ne saurait désormais être employé que comme synonyme de Filicales primitives.

H. RELATIONS DES PRIMOFILICALES AVEC LES RHYNIALES. — L'anatomie comparée montre que l'intervalle qui sépare ces deux sortes de plantes est restreint, quoique non négligeable. Entre les deux, il y a place assurément pour une classe de Cryptogames vasculaires. Toutefois,

si l'on essaie d'imaginer ce que pouvaient être les caractères de ces types intermédiaires en se basant sur ce que l'on sait des Rhyniales et des

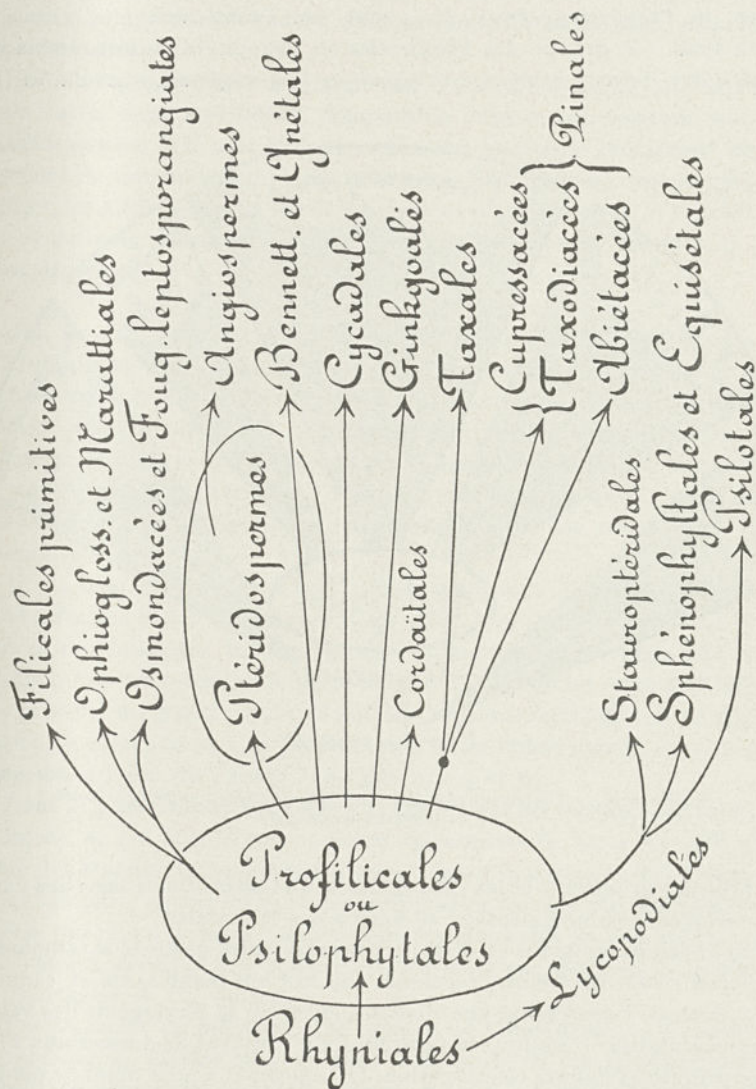


TABLEAU I. — Arbre généalogique des végétaux vasculaires (P. BERTRAND 1941).

Primofilicales, on constate qu'il serait difficile de leur conserver le nom de Fougères, et par conséquent il faudrait les appeler *Profilicales*. Par ailleurs ce nouveau groupe doit recouvrir au moins partiellement la classe

mal définie des *Psilophytales*. Il y a tout lieu de penser en effet qu'un certain nombre de plantes dévoniennes comme : le célèbre *Psilophyton princeps* de DAWSON, le *Psilophyton elberfeldense* de KRAÜSEL et WEYLAND, le *Pseudosporochnus*, etc., sont des Profilicales.

Au total : le groupe des Profilicales ou Psilophytales doit remplacer dans notre dernier tableau phylogénique des végétaux vasculaires (1)

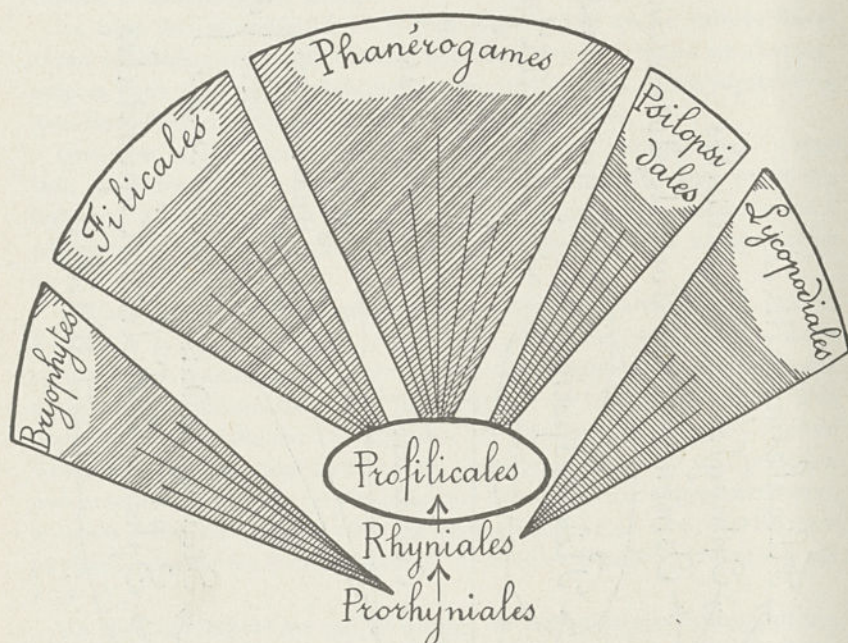


TABLEAU II. — Divergence rapide des Bryophytes et des 4 embranchements de végétaux vasculaires

les Filicales primitives et les Cladoxylales, que nous avons inscrites dans un cartouche, immédiatement au-dessus des Rhyniales.

Les tableaux ci-inclus (I et II) sont eux-mêmes destinés à remplacer tous nos essais antérieurs, reconnus aujourd'hui insuffisants et caducs.

Le tableau I représente nos idées actuelles sur la phylogénie des végétaux vasculaires. Il indique la position qu'il convient de donner aux Filicales primitives dans la classification. Le tableau II a pour objet de rendre très frappante la divergence précoce des quatre embranchements de végétaux vasculaires.

En réalité, on peut se représenter les Rhyniales (*sensu lato*) comme un tronc, qui se divise en deux branches très courtes. La branche de gauche

(1) Bull. Soc. Bot. 1940, t. 87, p. 4.

se divise à son tour bientôt en deux pour donner les Filicales et les Phanérogames. La branche de droite se divise de même en deux pour donner les Psilopsidales et les Lycopodiales. Ainsi les végétaux vasculaires comprennent quatre embranchements nettement séparés les uns des autres.

Les Ptéridospermes constituent une classe, c'est-à-dire, un ensemble très vaste, mais mal défini, comparable dans sa composition, soit aux Angiospermes, soit aux Psilophytales. Cet ensemble renfermait certainement de nombreux phylums divergents, notamment, les Lyginoptéridées, les Médullosées et les Pécoptéridées platyspermes (*P. Plückeri*). Il renfermait aussi très probablement un phylum conduisant aux Angiospermes.

III. POSITION RELATIVE DES CLADOXYLON ET DES CLEPSYDROPSIS. — J'ai publié en 1935 un mémoire sur les Cladoxylées de SAALFELD. Dans cet ouvrage, je croyais avoir réussi à démontrer que les *Clepsydropsis* étaient des phyllophores (1) appartenant aux *Cladoxylon*, et c'est pourquoi j'avais rangé les Cladoxylées dans l'ordre des Phyllophorales à côté des Zygoptéridées. C'était une erreur que j'avais déjà commise en 1908, en publiant ma première note sur ces plantes énigmatiques.

Il y a effectivement une très grande similitude de structure entre le *Clepsydropsis* et les *Cladoxylon*. Cela tient à ce qu'ils ont les uns et les autres des faisceaux tubulaires, qui en section transversale offrent la forme d'une boutonnière de bretelle. Mais tandis qu'un stipe de *Cladoxylon* présente un grand nombre de lames disposées radialement, un phyllophore de *Clepsydropsis* ne présente que deux lames situées dans le prolongement l'une de l'autre (fig. 4, états 5 et 6).

Dans le gisement de Saalfeld, qui appartient au Carbonifère inférieur (Viséen), et qui était d'une richesse extraordinaire, on a recueilli pêle-mêle des fragments de Fougères appartenant à toutes sortes d'espèces. Pour ma part, en me servant des préparations qui m'ont été communiquées, j'ai réussi à isoler : quatre espèces distinctes de *Cladoxylon*, plus une variété, savoir : *Cl. tæniatum*, *Cl. tæniatum* var. *dubium*, *Cl. mirabile*, *Cl. radiatum* et *Cl. Solmsi*.

J'ai pu isoler de même quatre espèces de *Clepsydropsis* : *C. antiqua*, *C. elongata*, *C. excelsa* et *C. exigua*. Je ne parle ici que des échantillons assez bien conservés pour être figurés, mais il y a probablement parmi les échantillons récoltés d'autres espèces des deux genres. Il n'est donc pas étonnant qu'entre les unes et les autres on observe parfois des ressemblances troublantes qui se manifestent aussi bien dans la structure des

(1) Les phyllophores sont des stipes, pourvus de 2 plans de symétrie rectangulaires ; ils portent les pétioles en disposition distique ou diplostique.

tissus vasculaires que dans la structure des tissus corticaux (1). C'est ainsi que les boutonnières du *Clepsydropsis excelsa* offrent le même aspect que celles du *Cladoxylon tæniatum* var. *dubium*, et que les boutonnières du *Clepsydropsis exigua* sont pratiquement identiques à celles du *Cladoxylon mirabile*, comme je l'ai signalé à plusieurs reprises.

En réalité, nous avons affaire à deux sortes d'objets appartenant à des Fougères primitives très différentes les unes des autres, quoique nettement apparentées.

1° *Caractères des Cladoxylon*. — Les *Cladoxylon* sont des stipes pourvus

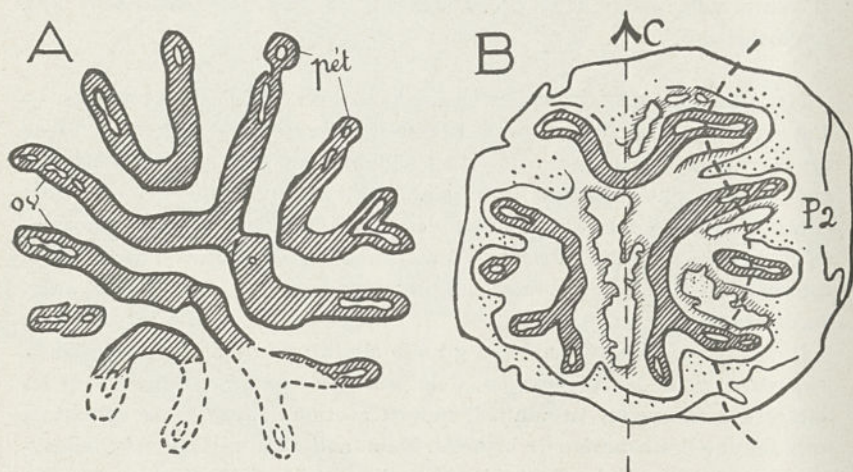


FIG. 1. — Ensemble d'un stipe (A) et d'un gros pétiole (B) de *Cladoxylon mirabile*. — *pét*, faisceaux tubulaires destinés à des pétioles. — *ov*, faisceaux tubulaires émis en chapelets et destinés à un gros pétiole. — P2, base d'un pétiole secondaire. — C, face supérieure du pétiole.

d'un grand nombre de lames ligneuses (10 à 24), disposées radialement (fig. 1). Ils n'ont pas de phyllophores. Ils portent deux sortes d'appendices : des *gros pétioles* (ce sont les *Hierogramma*, dont les ramifications supérieures ont reçu le nom de *Syncardia* et des *pétioles* (ou aphyliés), analogues à ceux qui ont été trouvés en relation avec le stipe de *Cl. radiatum* (*pét*, fig. 2).

La trace foliaire destinée à un pétiole est un faisceau tubulaire, qui en section transversale a la forme d'un anneau parfaitement circulaire (B, fig. 3). Nous avons figuré de beaux exemplaires de ces traces foliaires chez *Cl. mirabile*. En pénétrant dans le pétiole, le tube vascu-

(1) Les travaux d'anatomie comparative de VAN TIEGHEM et de COSTANTIN ont montré en effet que certains caractères adaptatifs se manifestent de la même façon sur les plantes ou les organes vivant dans le même milieu, et cela même s'il s'agit de plantes appartenant à des groupes très différents.

laire devient elliptique en section transversale et s'incurve légèrement (C, fig. 3), de manière à présenter une faible concavité sur sa face supérieure (face adaxiale).

REMARQUE IMPORTANTE. — L'organisation des stipes de *Cladoxylon* et le mode d'émission des gros pétioles (P, fig. 2) montrent à l'évidence que leur système vasculaire est un cladode de faisceaux tubulaires et que

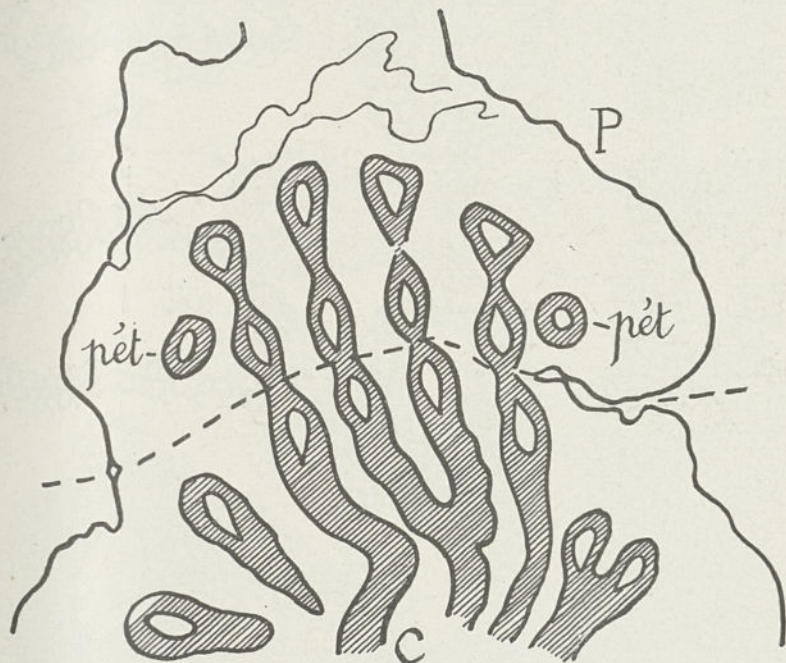


FIG. 2. — Emission d'un gros pétiole (P) aux dépens d'un stipe de *Cladoxylon radiatum*. — pét, faisceaux tubulaires destinés à des pétioles (ou aphyllées) fixées sur la base du pétiole principal. — C, centre du stipe.

les lames ligneuses centripètes qui les réunissent entre eux sont d'origine secondaire. Ces dernières représentent simplement le métaxylème de conjonction, unissant entre eux les faisceaux primitifs.

2° Caractères des *Clepsydropsis*. — Les *Clepsydropsis* sont des phyllophores. On connaît le stipe de l'un d'entre eux : le *Clepsydropsis kirgistica*, bel échantillon silicifié, trouvé par LUDWIG dans la steppe des Kirgises aux env.rons de Semipalatinsk, et décrit sous le nom d'*Asteröchlænopsis kirgistica* par B. SAHNI en 1930. Les phyllophores de cette espèce offrent la même organisation anatomique que ceux du *Cl. excelsa* de Saalfeld,

de sorte que l'on ne peut douter que ces plantes, bien que provenant de gisements très éloignés, appartiennent au même genre (1).

D'après la description de B. SAHNI, l'organisation du stipe de *Clepsy-*

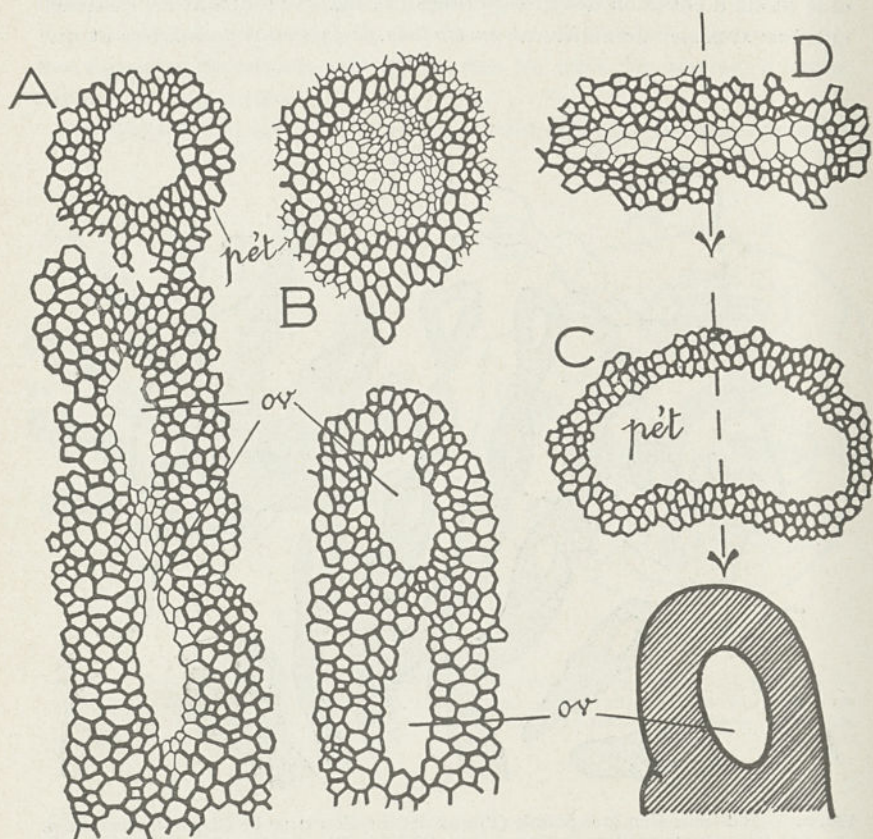


FIG. 3. — Emission d'un pétiole chez *Cladoxylon mirabile*. — A, B, C, *pét*, trois états successifs du faisceau tubulaire destiné au pétiole. — D, faisceau pétioleux de *Cl. radiatum*. — *ov*, faisceaux tubulaires ovales, émis en chapelets et destinés à un gros pétiole.

dropsis kirgisisca (fig. 4) rappelle beaucoup celle des stipes d'*Asterochlæna* et d'*Austroclepsys*. L'origine profonde des groupes de protoxylème est très nette ; les grosses trachéides de la couronne vasculaire sont différenciées en direction centrifuge.

(1) Il est facile de comprendre que l'on n'ait pas trouvé les stipes des *Clepsydropsis* à Saalfeld. En effet, dans ce gisement, les fragments végétaux ont été arrachés au rivage et enfouis dans une boue marine à radiolaires ; les stipes courts et trapus ont pu résister à l'arrachement et rester enracinés sur place. Dans la région de Semipalatinsk, il s'agit au contraire très probablement de végétaux silicifiés sur place.

La ressemblance est également frappante entre le stipe du *Clepsydropsis kirgistica* et celui du *Thamnopteris*, Osmondacée permienne,

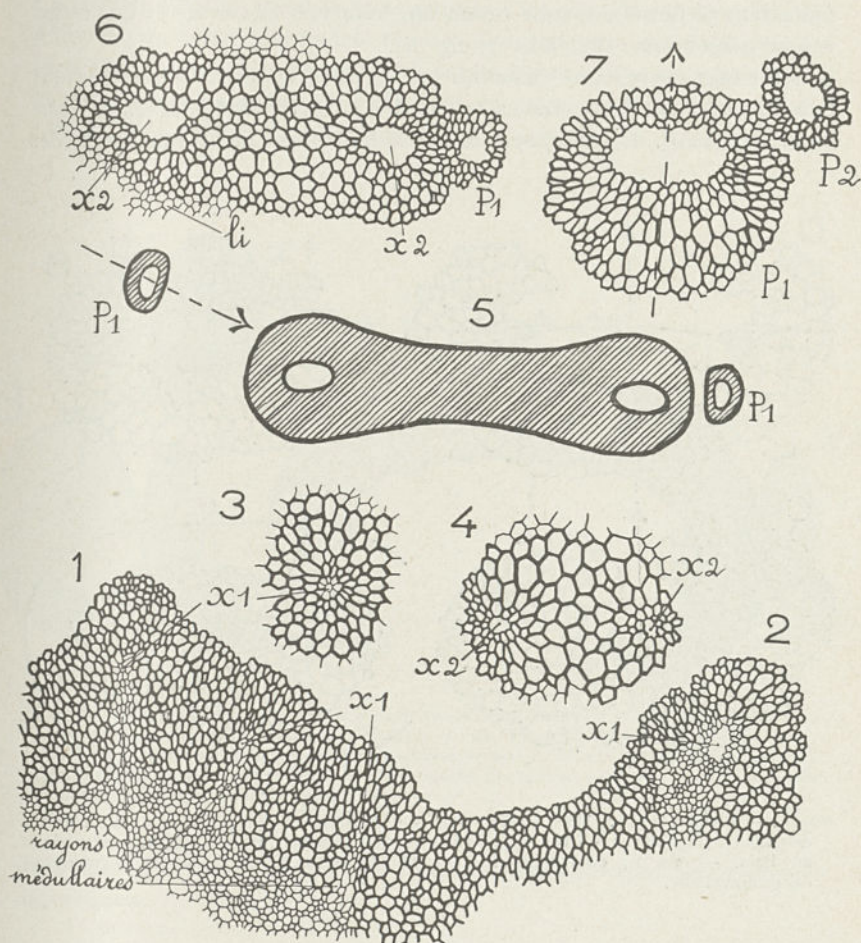


FIG. 4. — *Clepsydropsis kirgistica*. Fragment de stipe montrant l'émission du faisceau vasculaire destiné à un phyllophore, d'après B. SAHNI. — 1 à 5, faisceau sortant coupé à des niveaux de plus en plus élevés. — x_1 , x_1 , pôles sortants. — x_2 , x_2 , les deux faisceaux tubulaires constituant par leur réunion la stèle du phyllophore. — 6, phyllophore de *Cl. exigua* P. B. — 7, faisceau pétioleaire de *Cl. excelsa* P. B. — P_1 , faisceau tubulaire destiné à un pétiole primaire. — P_2 , faisceau tubulaire destiné à un pétiole secondaire. — *li*, liber.

décrite par KIDSTON et GWYNNE VAUGHAN en 1908 (fig. 5). D'un côté comme de l'autre, les cordons vasculaires émis par la stèle caulinaire sont à l'état de protostèles à pôle central avec liber concentrique au bois (état 3, fig. 4, et A, fig. 5).

Les phyllophores des *Clepsydropsis* portent des pétioles que j'ai décrits en 1912 et 1935. La trace foliaire a d'abord la forme d'un tube à section circulaire, exactement comme les traces pétiolulaires des *Cladoxylon*, mais dans le pétiole ce tube prend une symétrie bilatérale et une structure dorsiventrale (P1, état 7, fig. 4).

A cet état, le système vasculaire pétioleaire des *Clepsydropsis* est tout à fait comparable aux traces foliaires des Hyménophyllacées (*Trichomanes radicans*, *Hymenophyllum dilatatum*), des Gleichéniacées et des

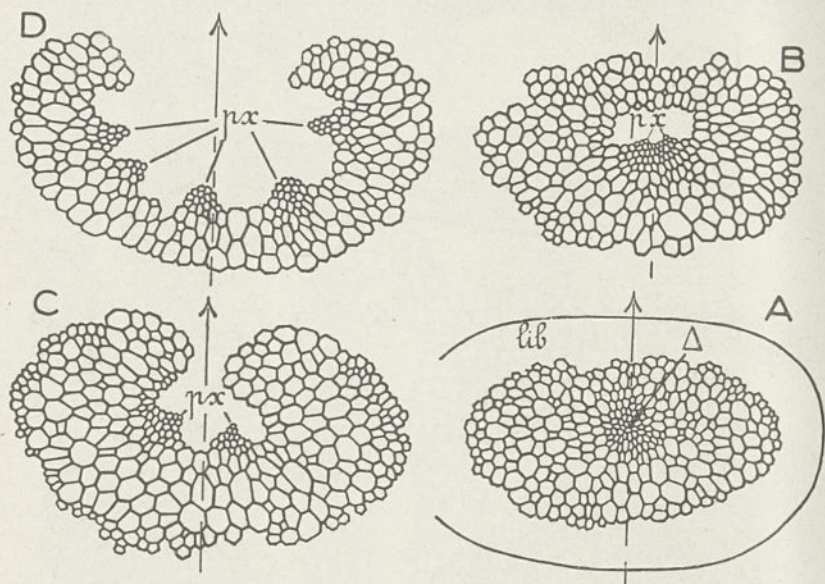


FIG. 5. — *Thamnopteris Schlechtendali*. — A, B, C, D, traces foliaires coupées à des niveaux de plus en plus élevés. — En A, protostèle à pôle central (Δ) et liber, *li*, concentrique au bois. — En B, état tubulaire. — En C et D, gouttière. — *px*, pointements de protoxylème.

Osmondacées. La trace foliaire du *Thamnopteris* passe par un état tubulaire analogue (B, fig. 5) ; la trace foliaire de l'Osmonde également (fig. 8). Dans tous les cas considérés ici, nous avons affaire incontestablement à un faisceau tubulaire primordial, qui a subi une différenciation bifaciale en rapport avec les fonctions du pétiole et de la feuille.

Si, en 1933 et 1935, j'avais énergiquement conservé au stipe du *Clepsydropsis kirgisica* sa véritable signification : stipe garni de phyllophores offrant la même structure que les *Clepsydropsis* de Saalfeld, j'aurais évité de retomber dans mon erreur de 1908. Malheureusement, je fus entraîné, comme SAHNI lui-même, à exagérer l'importance des caractères communs

aux phyllophores de *C. kirgisia* et à ceux d'*Asterochlæna laxa*. En se basant sur ces caractères, SAHNI a cru devoir créer le genre *Asterochlænopsis* pour le stipe de *Cl. kirgisia*. La seule chose à retenir, c'est qu'il y a d'étroites affinités entre les trois genres : *Clepsydroopsis*, *Asterochlæna* et *Ankyropteris*, ce qui justifie leur réunion dans la famille des *Clepsydracées*. Le système vasculaire des stipes d'*Asterochlæna* et d'*Ankyropteris* n'est qu'un faisceau tubulaire hypertrophié et plissé en long, comme nous l'avions déjà montré en 1909 (*Fronde des Zygotéridées*, p. 261, fig. 37),

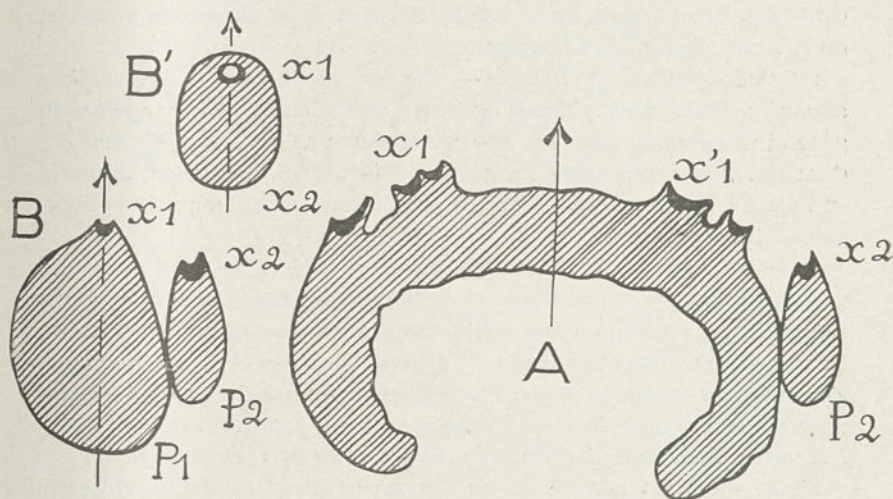


FIG. 6. — Comparaison des faisceaux pétiolaires d'*Anachoropteris robusta* (A) et de *Botryopteris antiqua* (B). — P₁, faisceau pétiolaire. — P₂, faisceau destiné à un pétiole secondaire. — B', faisceau pétiolaire de *Botryopteris*, coupé au niveau de son insertion sur la stèle caulinaire. — x₁, x₁, pôles fondamentaux du pétiole primaire. — x₂, x₂, pôles sortants destinés aux pétioles secondaires.

mais sans apercevoir toutes les conséquences phylogéniques de cette observation.

IV. POSITION SYSTÉMATIQUE DU GENRE ASTEROPTERIS. — L'*Asteropteris noveboracensis* est une Phyllophorale, qui représente une forme intermédiaire entre les Cladoxylées et les Clepsydracées. Le système vasculaire du stipe est constitué comme celui des *Cladoxylon* par un certain nombre de lames ligneuses rayonnantes (environ 12), percées chacune d'une boutonnière à leur extrémité ; mais ces lames forment une étoile d'un seul tenant au lieu de s'anastomoser irrégulièrement entre elles. Ce stipe porte des verticilles de phyllophores. Le système vasculaire de ces organes comprend quatre faisceaux tubulaires (au lieu de 2 seulement chez les *Clepsydroopsis*). Notons enfin la tendance mar-

quée des phyllophores à adopter la symétrie bilatérale et la différenciation bifaciale.

V. INVERSICATÉNALES. — Je ne reviendrai pas sur les Inversicaténales qui englobent, comme l'a montré P. CORSIN (1937), les quatre genres : *Botryopteris*, *Grammatopteris*, *Anachoropteris* et *Tubicaulis*, répartis en trois familles : Botryoptéridées, Anachoroptéridées, Tubicaulidées (fig. 6 et 7).

D'après les observations relatées ci-dessus, nous dirons que les Filicales primitives représentent une subdivision de la classe des Fougères, donc : une sous-classe, renfermant : trois ordres.

1^{er} Ordre : CLADOXYLALES. — Pas de phyllophores, boutonnières allongées radialement. Lames ligneuses rayonnantes ne formant pas en général une étoile compacte. Provisoirement une seule famille, celle des CLADOXYLIÉES comprenant les genres : *Cladoxylon*, *Steloxylon*, *Pietschia* et *Volkelia*. Les *Steloxylon* représentent probablement les parties souterraines des *Cladoxylon*.

2^e Ordre : PHYLLOPHORALES. — Seules Fougères connues ayant des phyllophores. — Trois familles : 1^o ASTÉROPTÉRIDÉES, genre *Asteropteris*. Phyllophores pourvus d'une stèle comprenant quatre faisceaux tubulaires. — 2^o CLEPSYDRACÉES : genres *Clepsydropsis*, *Asterochlæna*, *Austroclepsys* et *Ankyropteris*. Phyllophores pourvus d'une stèle comprenant seulement deux faisceaux tubulaires. — 3^o ZYGOPTÉRIDÉES : genres *Dineuron*, *Metaclepsydropsis*, *Diplolabis*, *Etapteris* et *Zygopteris*.

N. B. — Les Cladoxylées, les Astéroptéridées et les Clepsydracées ont des faisceaux tubulaires typiques. Chez les Zygoptéridées, ces tubes sont fendus longitudinalement ; les traces pétiolaires ont donc la forme de gouttières concaves sur leur face adaxiale, et d'autre part la stèle du phyllophore est creusée de deux gouttières diamétralement opposées, qui ne reprennent l'aspect tubulaire qu'au moment de l'émission des arcs pétiolaires.

3^e Ordre : INVERSICATÉNALES. — Pas de phyllophores et système vasculaire pétiolaire à courbure inverse, c'est-à-dire avec convexité tournée vers la face supérieure du pétiole (A, fig. 6). trois familles : Botryoptéridées, Anachoroptéridées et Tubicaulidées.

IMPORTANCE PHYLOGÉNIQUE DES FILICALES PRIMITIVES. — Il faut bien se pénétrer de cette idée, c'est que les Filicales primitives représentent un ensemble beaucoup moins compliqué que celui des Fougères actuelles : Marattiales, Ophioglossales, Osmondacées et Fougères leptosporangiates. Il n'est pas exagéré de déclarer qu'à l'avenir tout anatomiste devra posséder des notions précises sur les genres suivants : *Cladoxylon*, *Clepsydropsis*, *Asterochlæna*, *Dineuron*, *Metaclepsydropsis* et

Botryopteris, parce que ces formes primitives donnent la clé de l'organisation de toutes les Fougères et des plantules des Cupressacées et des Taxodiacées.

C'est le faisceau pétioleaire des *Clepsydroopsis* qui ressemble le plus à ceux des Osmondacées, des *Gleichéniacées* et des *Hyménophyllacées*. Mais c'est le *Botryopteris antiqua* Renault qui est le plus voisin de la

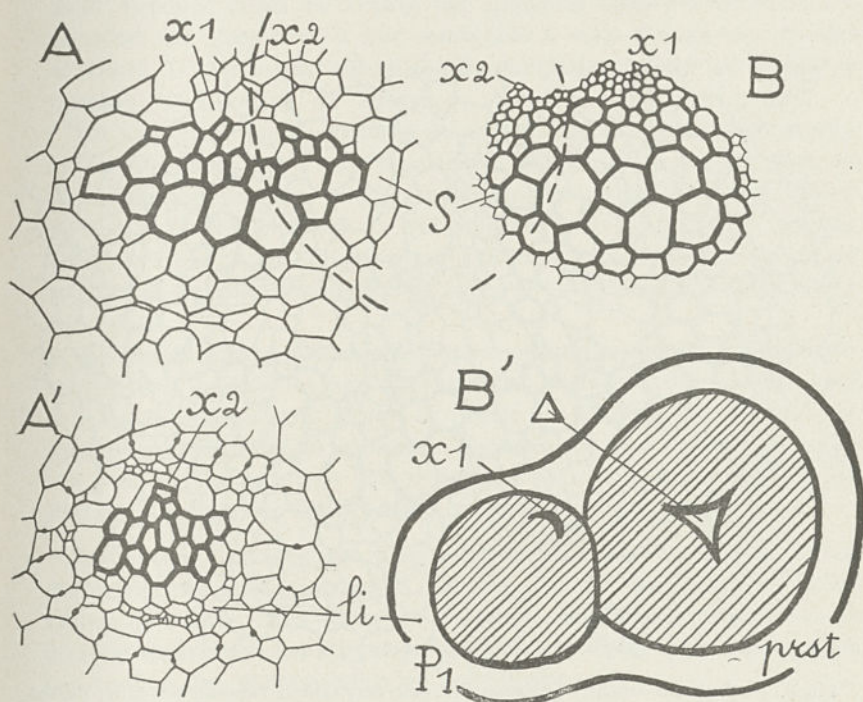


FIG. 7. — A, gros faisceau foliaire d'*Osmunda regalis*, émettant un petit faisceau nerveuraire, S. — A', divergeant nerveuraire d'*Osmunda regalis*. — B, faisceau pétioleaire de *Botryopteris antiqua*, émettant un faisceau S, destiné à un pétiole secondaire. — B', stèle du rhizome de *Botryopteris antiqua*, émettant un faisceau pétioleaire, P₁. — A, pôle triple. — prst, protostèle caulinaire. — li, liber. — x₁, x₂, pôles.

souche commune d'où sont sorties les Osmondacées et toutes les autres Fougères (B, B', fig. 6 et 7).

Le faisceau pétioleaire de *Botryopteris* et celui de *Clepsydroopsis* sont représentés tous deux dans les parties distales de la fronde de l'Osmonde (fig. 7 et 8). Le premier est le faisceau nerveuraire à structure épiarque ou *divergeant* (BERTRAND et CORNAILLE, 1902, fig. 14) ; le second est représenté par le tube vasculaire (trace foliaire) destiné à un pétiole tertiaire ou à une foliole (*ibid.*, fig 12). Le divergeant nerveuraire lui-même

est dérivé, soit d'un petit tube ouvert sur son bord supérieur et transformé en gouttière, soit d'un petit faisceau à structure centrique par suppression de toute la partie centripète du bois et par réduction des parties tangentielles.

D'autre part, les phyllophores d'*Asteropteris* expliquent bien les traces foliaires des Ptéridospermes, notamment celles du *Tetrastichia* et des *Calamopitys* qui sont quadripolaires, c'est-à-dire constituées par quatre faisceaux primitifs. C'est la même organisation de part et d'autre :

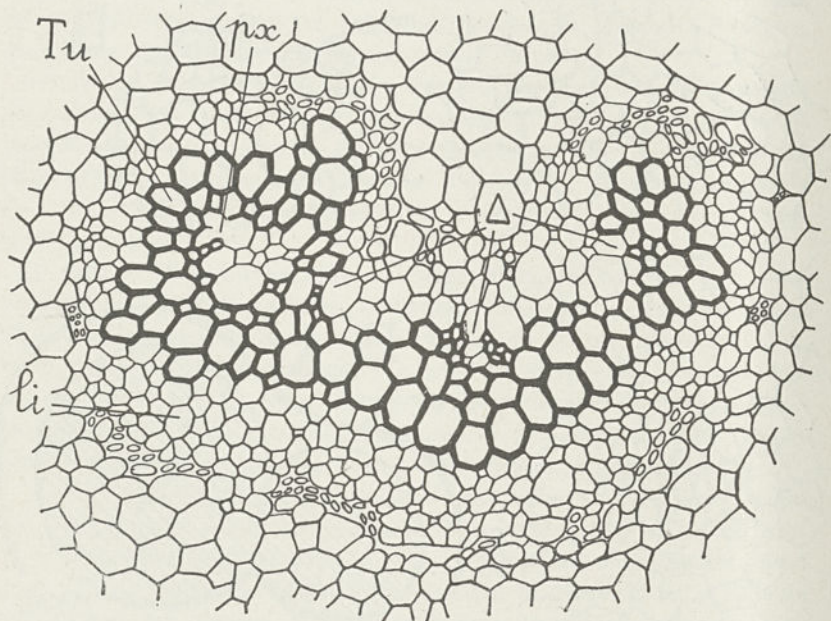


FIG. 8. — *Osmunda regalis*, — faisceau pétiole émettant un faisceau tubulaire, *Tu*, destiné à une foliole. — Δ , pôles de l'arc pétiole. — *px*, pôle du faisceau sortant. — *li*, liber.

c'est toujours un faisceau à structure centrique et à bois centrifuge, qui se divise en deux, puis en quatre. Or, de la trace foliaire de *Tetrastichia* ou de *Calamopitys*, on passe avec la plus grande facilité à celle des Cycadacées. En particulier : le système vasculaire pétiole de *Stangeria* s'interprète immédiatement comme étant celui d'un stipe qui a perdu la symétrie radiale.

Enfin, l'ontogénie de la racine du *Ceratozamia mexicana* (DORETY, 1908) montre que son système vasculaire est constitué par quatre proto-stèles à structure centrique. C'est donc bien la même structure primitive que l'on trouve dans toutes les parties aériennes ou souterraines des Gymnospermes.

REMARQUE ADDITIONNELLE SUR LA POSITION SYSTÉMATIQUE DES STAUROPTÉRIDIÉES. — Les parties souterraines du *Stauropteris oldhamia* n'ont pas été décrites. Il y a tout lieu de croire qu'elles sont représentées par des rhizomes ramifiés, très irréguliers d'aspect et de volume. Le système vasculaire de ces rhizomes rappelle celui des axes aériens ; mais les éléments de protoxylème sont nettement exarches. La masse ligneuse est lobée ; quelquefois les lobes sont au nombre de quatre, symétriquement disposés, isolés ou réunis par quelques éléments centraux ; la structure est alors tout à fait semblable à celle des grosses pousses aériennes. D'autres fois, ces rhizomes s'aplatissent dans un plan et se ramifient absolument au hasard.

Par l'organisation anatomique de ses parties souterraines, le *Stauropteris oldhamia* se rapproche beaucoup des Psilotales. D'autre part, ses sporanges terminaux et sphériques sont comparables à ceux des *Sphenophyllum* et des *Psilotum*. En ce qui concerne ce dernier, il n'est pas douteux que son appareil fructificateur a la valeur d'un synange formé par la réunion de trois sporanges, verticillés à l'extrémité d'un axe latéral très court.

Les considérations précédentes nous conduisent à penser que les Stauroptréridales, malgré les analogies qu'elles peuvent offrir d'autre part avec les Filicales primitives, ont en réalité des affinités très étroites avec les Sphénophyllales et les Psilotales. Ces trois ordres constituent avec les Equisétales : la classe des PSILOPSIDALES, intermédiaire entre celle des Filicales et celle des Lycopodiales (voir tableaux I et II).

EN RÉSUMÉ, les Filicales primitives constituent un ensemble bien délimité, nettement séparé des Ptéridospermes d'un côté, des Psilopsidales de l'autre. Tout porte à croire que ces trois classes de plantes sont dérivées séparément des Rhyniales par l'intermédiaire de la classe encore peu connue des Psilophytales ou Profilicales.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BERTRAND (P.), *Sur les Stipes de « Clepsydropsis »*. C. R. Acad. Sc. Paris, 1908, t. 147, p. 945.
 — *Etudes sur la fronde des Zygoptéridées*, Lille, 1909.
 — *Structure des stipes d' « Asterochlæna laxa »*. Mém. Soc. géol. du Nord, t. 7, 1, 1911.
 — *Nouvelles remarques sur la fronde des Zygoptéridées*. Bull. Soc. Hist. nat. Autun, 1912, t. 25.
 — *Etude du stipe de l' « Asteroptéridées noveboracensis »*. Cong. géol. intern. XII^e session. Toronto, 1913, p. 909 à 924.
 — *Contribution à l'étude des Cladoxylées de Saalfeld*. Palæontographica, 1935, t. 80 Abt. B., p. 101-170, pl. XVI à XL.
 — *Observations sur la classification des Fougères anciennes du Dévonien et du Carbonifère*. Bull. Soc. bot. Fr., 1933, t. 80, p. 527 à 537.
 CORSIN (P.), *Monographie des Inversicaténales*. Mém. Soc. géol. du Nord, 1937.
 SAHNI (B.), *On « Clepsydropsis australis » etc.* Phil. trans. R. Soc. London, Ser. B, 1928, t. 217, p. 1 à 37, pl. I à VI.
 — *On « Asterochlænoopsis » etc.* Phil. trans. R. Soc. London, 1930, Ser. B, t. 218, p. 447-471, pl. 49 à 51.
 — *On the genera « Clepsydropsis » and « Cladoxylon » and on a new genus « Austroclepsys »*. New Phytologist, 1932, t. 31, p. 270-278.

III
QUELS SONT
LES DISPOSITIFS ANCESTRAUX,
HÉRITÉS DES VÉGÉTAUX DÉVONIENS,
QUI PEUVENT AVOIR SUBSISTÉ
CHEZ LES ANGIOSPERMES ACTUELLES ? (1)

LA loi de récapitulation, si précieuse pour l'étude des plantes anciennes, se trouve restreinte dans son jeu et ses applications, quand nous nous adressons à des plantes aussi évoluées que les Angiospermes. Si nous nous proposons de rechercher chez ces dernières les régions où des dispositifs ancestraux ont pu être conservés, nous pouvons énumérer :

1. — *Feuille* : toute région d'insertion d'un pétiole sur la tige, toute région d'insertion d'une ramification d'ordre supérieur : foliole ou nervure sur un rachis ou sur une nervure plus grosse.

2. — *Plantule*, principalement : axe hypocotylé et région d'insertion des cotylédons (région immédiatement sous-jacente au nœud cotylédonaire).

3. — *Racine*.

4. — *Appareil reproducteur*. — a) axes d'inflorescence, région d'insertion de toute ramification quelle qu'elle soit. — b) organes reproducteurs (filets des étamines, funicules, etc...).

5. — Particularités histologiques de toute nature, offertes soit par l'appareil sécréteur, soit par l'épiderme et les stomates.

Nous laisserons de côté les particularités histologiques. Chacun sait

(1) Extrait du *Bull. de la Soc. bot. Fr.*, 1942, t. 89, n° 10-11 (en collaboration avec M. Ch. Dehay).

qu'elles peuvent fournir d'excellents caractères, maintes fois utilisés pour classer les familles ou les groupes de familles les uns par rapport aux autres (Appareil sécréteur, stomates, notamment).

FEUILLE DES ANGIOSPERMES. — Elle n'a conservé évidemment aucun dispositif ancestral et nous en connaissons les raisons. C'est que cette feuille est dérivée d'une fronde analogue à celle des Mégaphyllinées (mais de dimensions plus réduites toutefois) : 1° par raccourcissement et suppression de la base et des parties profondes, c'est-à-dire de la *trace foliaire* ; 2° par contraction et condensation très forte (*conrescence* ou *agrégation*) des régions moyennes et des régions distales.

On sait que la fronde des Mégaphyllinées (Fougères, Ptéridospermes, Cycadées) est caractérisée par sa croissance apicale indéfinie ou tout au moins prolongée jusqu'à l'étalement complet de l'organe (croissance comparable en cela à celle d'une tige) et par sa vernation circinée.

Ces deux caractères n'existent plus chez les Angiospermes. Ici la plante s'efforce à réaliser d'emblée la structure adulte. Pour cela, elle abandonne la construction apicale trop longue et elle lui substitue une mise en place immédiate et rapide des différentes régions de la feuille : limbe, pétiole, gaine et stipules. Chacune de ces parties peut dès lors se développer d'une manière indépendante et ce développement a lieu exclusivement par le jeu de l'accroissement intercalaire.

Au point de vue évolutif, la feuille des Angiospermes est caractérisée par les phénomènes suivants :

1° *A la base, abréviation, raccourcissement, suppression des parties initiales*, mettant tout de suite une partie très évoluée en rapport avec le système vasculaire de la tige, constitué lui-même exclusivement par des systèmes foliaires. Ceux-ci s'embranchent donc directement les uns sur les autres et il y a suppression, non seulement des parties ancestrales et initiales des systèmes foliaires, mais de tout système appartenant en propre à la tige. Les entre-nœuds sont de simples régions d'élongation prolongeant vers le bas les structures foliaires.

2° Dans les parties limbaires : condensation, *conrescence*, réduction, avec comme conséquence : nervation réticulée et aréolée.

D'une façon générale, on peut dire que les formes de feuilles les plus primitives sont aussi les plus compliquées, celles qui offrent les chaînes les plus plissées (Ch. DEHAY). Inversement les formes les plus simplifiées sont les plus récentes. De même chez les Ophioglossacées, Fougères très évoluées, les espèces d'*Ophioglossum* qui ont les feuilles simples, mais à nervation réticulée, sont en réalité plus évoluées que les *Helminthostachys* et les *Botrychium* qui ont des frondes très divisées, mais à nervation ouverte, semblables à celles des *Adiantum*.

En définitive, l'appareil végétatif des Angiospermes (tige et feuilles)

est une construction moderne dans laquelle ne subsiste rien des procédés anciens d'élaboration et d'évolution. Toutes les propriétés de la plante, toutes ses énergies sont catalysées dans le bourgeon axillaire ou terminal. Ce méristème en fonctionnant répète l'organisation de la tige épicotylée. Désormais il n'engendrera plus rien qui nous rappelle l'état ancestral de l'appareil végétatif, rien qui nous permette de retrouver ses origines et de retracer son histoire.

La loi de l'irréversibilité de DOLLO s'affirme ici avec une force singulière et nous amène à conclure *qu'il n'y a jamais régression*. Dès lors nous n'avons plus que la ressource de nous adresser aux plantules, aux racines et aux organes reproducteurs.

PLANTULES. — Depuis 1901, les plantules des Angiospermes ont été l'objet de recherches systématiques de la part de G. CHAUEAUD et de ses disciples : Paul BECQUEREL, A. DAUPHINÉ, A. TRONCHET, G. BOUVRAIN. De nombreux types ont été décrits et ainsi s'est accumulée une riche documentation, complétée d'ailleurs par les travaux des auteurs anglo-saxons et susceptible de servir de base à une ontogénie comparée des plantules. On peut dire que les résultats les plus décisifs et les plus nets des recherches exécutées par CHAUEAUD et par ses successeurs sont contenus de prime abord dans la description des quatre espèces suivantes : *Triglochin maritimum* (1901), *Allium cepa* (1902) pour les Monocotylédones. — *Beta vulgaris* (1906), *Mercurialis annua* (1910) pour les Dicotylédones (1), auxquelles il faut joindre *Urtica dioica* (1911, fig. 121).

Le caractère fondamental des plantules en question, c'est l'envahissement précoce de l'axe hypocotylé et des cotylédons par la structure exarche. Ce phénomène s'explique aisément dès que l'on fait appel aux conditions physiologiques qui président au développement. Traitant du même sujet, il y a tantôt cinq ou six ans, l'un de nous a émis l'opinion que « la structure des plantules est à tout moment en harmonie avec les fonctions à assurer » (2) et a cru devoir rappeler que les trachées servent : soit à la pénétration de l'eau dans le système vasculaire, soit à son écoulement vers la surface du corps (3).

Conformément à ces principes, il y a pénétration de l'eau dans le cylindre central de la racine jeune, pourvue de poils absorbants. Dans l'hypocotyle au contraire, il y a écoulement de l'eau vers la surface sous l'action de la transpiration. Dans les deux cas, le système vasculaire revêt naturellement la structure exarche. En conséquence, le liber, normalement et héréditairement superposé au bois, est interrompu par les plans de circulation de l'eau, c'est-à-dire le long des cordons trachéens.

(1) Aux données premières de CHAUEAUD, A. TRONCHET (1930) a ajouté l'importance du type quadricotylé tétrarche. De son côté Mlle Mad. FOURCROY a obtenu des résultats remarquables en procédant à l'étude systématique des plantules traumatisées.

(2) C. R. Acad., 1936, t. 203, p. 106 et 204.

(3) Bull. Soc. bot. Fr., 1937, t. 84, p. 516 et ss.

Conformément aux mêmes principes physiologiques, la *structure épiarche* caractéristique des limbes cotylédonaires ou foliaires complètement épanouis apparaît plus tard à un moment variable du développement de la plantule qui réalise la connexion entre les deux structures au mieux de ses intérêts, c'est-à-dire en maintenant à tout moment la continuité entre les différentes parties du système vasculaire.

Enfin, les tissus sacrifiés, écrasés (ou résorbés) sont dus à l'accroisse-

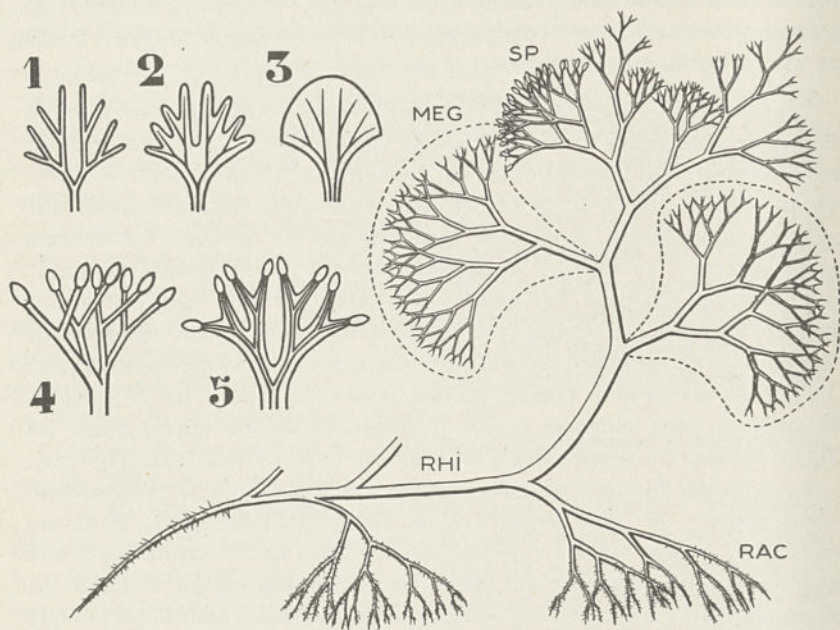


FIG. 1. — Schéma de la Filicale primitive d'O. LIGNIER (1914) complété par P. BERTRAND (1937)

1 à 3, genèse d'un limbe ou d'une pinnule. — 4, 5, genèse d'une sporophylle. — még, future fronde ou mégaphylle. — sp, sporanges terminaux. — rhi, rhizome primordial. — rac, rame aux plongeants qui deviendront les racines.

ment intercalaire très rapide (élongation et accroissement tangentiel), qui engendre des effets dynamiques aisés à prévoir et maintes fois constatés. G. CHAUVEAUD a souligné l'importance de ces tissus transitoires, qui disparaissent dans l'ordre où ils sont apparus.

Pratiquement, les coins ligneux centripètes de la radicule peuvent se prolonger jusqu'au sommet de l'hypocotyle et plus ou moins haut dans les cotylédons. L'une des plantules les plus remarquables à cet égard est celle d'*Urtica dioica*, qui nous offre, au sommet de l'hypocotyle et dans la radicule, exactement la même structure primaire et la même

structure secondaire (A. GRAVIS, 1885, pl. XII, fig. 2 et 5; CHAUVEAUD, 1911, fig. 121).

Il n'en est pas moins certain qu'il y a là une structure primaire exarche qui appartient en propre à l'hypocotyle et au cotylédon.

Les considérations précédentes nous conduisent à admettre que les plantules des Angiospermes renferment incontestablement des vestiges plus ou moins nets des structures anciennes par lesquelles leurs ancêtres sont passés : 1^o la structure rhyniale serait représentée en principe par la première trachée, qui va de la pointe de la radicule au cotylédon ; — 2^o les éléments de bois primaire centripète ou tangentiel que l'on observe, soit dans l'hypocotyle, soit dans le cotylédon, représenteraient les derniers vestiges d'une organisation analogue à celle de certains végétaux carbonifères : *Sphenophyllum*, *Tetrastichia* ou *Heterangium* avec bois primaire prismatique, triangulaire, cruciforme ou subcylindrique, mais nettement exarche.

Les sections transversales d'un pétiole de *Stangeria*, figurées par H. MATTE (*Cycadacées*, 1904, pl. VIII, fig. 118 et 119), peuvent nous donner une idée approchée de ce que fut à un moment donné l'organisation de la tige chez les ancêtres des Angiospermes.

Nous tenons à préciser ici que les différents aspects structuraux, décrits et figurés par les auteurs que nous avons cités, aspects variables suivant l'âge et le niveau de la plantule étudiée, sont tout à fait comparables aux divers aspects qui nous sont offerts par les faisceaux unipolaires diploxylés, soit chez les Cycadées, soit chez les Sigillariées, soit chez les Calamariées. L'équivalence morphologique de ces diverses formations ne paraît donc pas douteuse.

La racine est, comme on l'a dit, de par ses fonctions et le milieu où elle se développe, un organe extrêmement conservateur. Mais la structure racine n'a été constatée jusqu'ici chez aucun des types fossiles recueillis dans le Dévonien. Il est cependant probable qu'elle était déjà réalisée chez les formes les plus évoluées telles que : *Eospermatopteris*, *Archæopteris*, etc.

En dernière analyse, nous rangerons la structure primaire exarche de la racine et celle de l'axe hypocotylé dans les réalisations de l'époque carbonifère, tout en admettant que dans les parties aériennes des Angiospermes (hypocotyle et tige épicotylée) la structure exarche n'ait été pleinement réalisée que postérieurement à cette époque.

Appareil reproducteur. — Les organes reproducteurs sont certainement les parties les plus conservatrices de tout le corps des Angiospermes. Leur morphologie externe est en effet dérivée directement de celle des rameaux fertiles des Rhyniales et des Psilophytales du Dévonien inférieur et moyen.

Nous rappellerons que chez ces dernières plantes, d'habitat essentiellement palustre, l'embryon engendrait d'abord un rhizome horizontal (*rhizome primordial*), rampant à la surface de la terre humide ou plongé dans la vase. Il n'y avait pas de racines, mais le rhizome en question était revêtu d'un épais manchon de poils absorbants (décrit et figuré par KIDSTON et LANG, notamment chez *Hornea* et chez *Rhynia*). Le même caractère se retrouve chez les Psilotales actuelles (*Psilotum*, *Tmesipteris*), où ce sont les ramifications du rhizome primordial qui, avec leur manchon pilifère, assurent l'absorption et jouent le rôle de racines. On sait que les Psilotales ont abandonné le milieu palustre et sont devenues saprophytes et épiphytes.

Chez les Rhyniales et les Psilophytales, l'appareil souterrain émet

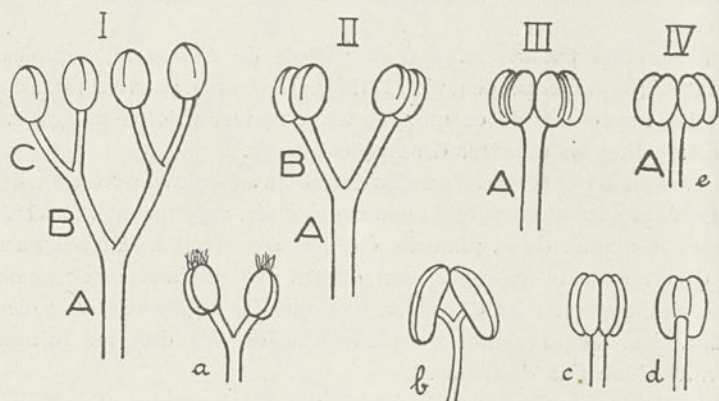


FIG. 2. — Origine de l'étamine des Angiospermes : I, système de 4 télomes fertiles. — II, III et IV, états successifs de réduction. — a, étamine de *Carpinus* d'après DECAISNE. — b, étamine de *Tilia ulmifolia* d'après KERNER V. M. — c et d, étamine d'*Ulmus campestris* d'après Engl. et Pr. — e, étamine de *Myrica gale*.

de distance en distance des pousses aériennes dressées, celles-ci se ramifient en donnant des axes, tous semblables entre eux, mais de calibre progressivement décroissant. Dans cet appareil aérien le mode de ramification dichotomique devient de plus en plus net vers les extrémités et règne exclusivement dans les parties fertiles. Suivant une règle très générale, les plans des dichotomies successives sont à angle droit les uns sur les autres et les deux branches de chaque fourche sont égales entre elles.

Ces caractères sont entièrement conformes au schéma de la Filicale primitive, publié par LIGNIER (Notice scientifique, 1914, p. 106, fig. 56), qui a d'ailleurs établi les fondements de sa conception sur tout ce que l'on savait alors du *Psilophyton princeps* de DAWSON. Au total : le corps

des végétaux en question (premiers végétaux vasculaires ayant vécu à la surface des continents) était constitué tout entier, non par des tiges, mais par des axes ayant une organisation très simple : gros cauloïdes, cauloïdes plus grêles et ramifications terminales ou télomes.

Pour comprendre la morphologie des organes reproducteurs : étamine et pièce femelle des Angiospermes, nous partirons d'un système de quatre télomes fertiles, issus d'un cauloïde assez fort A. Le cauloïde A se bifurque en engendrant deux cauloïdes B, qui se bifurquent à leur tour en engendrant les 4 télomes fertiles C. Ces derniers se terminent chacun par un sporange bivalvaire à déhiscence longitudinale (fig. 2).

Un premier état de condensation sera réalisé si les quatre télomes C, au lieu de s'allonger, demeurent très courts. Si la réduction est poussée à l'extrême, les quatre sporanges seront groupés par deux à l'extrémité des télomes B et nous aurons un dispositif comparable à celui qui nous est offert par les étamines bifides des Bétulacées (*Corylus*, *Carpinus*, *Betula*) et de *Tilia ulmifolia* (fig. 2).

Si les télomes B subissent à leur tour une réduction de plus en plus marquée, l'objet final sera peu différent d'une étamine d'Angiosperme. L'aplatissement dans un plan et la différenciation bifaciale qui caractérisent parfois cette dernière sont dus à la position des pièces florales dans le bouton et dans la fleur épanouie. C'est pourquoi l'étamine fait figure d'appendice par rapport à l'axe floral, alors que primitivement, elle était constituée par un système d'axes, symétriquement disposés dans l'espace.

Pour rechercher l'origine de la pièce femelle (ovule plus funicule), nous devons évidemment partir du même système de quatre télomes fertiles, dont est dérivée l'étamine avec ses quatre microsporangies. Nous remarquerons ici que dans la nature, il s'en faut de beaucoup que tous les systèmes de quatre télomes soient également développés et identiques les uns aux autres. Il y aura au contraire d'une plante à l'autre des variantes très importantes. On peut donc supposer que, par accident ou sous l'effet d'une cause quelconque, la deuxième bifurcation ne se produise pas et que chacun des axes B se termine par un sporange. Dans ce cas il est à présumer que, si les axes A et B ont conservé le même calibre que précédemment, les sporanges, portés à l'extrémité de rameaux plus gros, seront mieux nourris et plus forts (fig. 3.)

Ce caractère sera encore mieux marqué, s'il arrive que, par un accident de même sens que le premier, l'axe A au lieu de se bifurquer produise directement à son extrémité un gros sporange. Ainsi s'accusera du même coup l'opposition entre microsporangies et mégasporanges et la plante, primitivement homosporée, deviendra hétérosporée. Il convient de souligner que ce résultat est dû uniquement au double jeu du hasard et de la sélection naturelle.

Origine et valeur morphologique des téguments de l'ovule. — Si l'on s'en tient à la constatation objective des faits, tels qu'ils s'offrent à nous au cours du développement, le tégument interne n'est pas autre chose qu'un bourrelet circulaire, qui se forme autour de l'ovule et dans lequel celui-ci s'invagine. Il en est de même du tégument externe. Cette lecture toute simple des faits était professée par Ch.-Eug. BERTRAND, de 1890 à 1914. Elle est solidement appuyée par des raisons d'ordre statistique. On connaît en effet un très grand nombre d'exemples, allant depuis les Bryophytes jusqu'aux Angiospermes, montrant que les organes femelles ont tendance à s'invagner ou à s'enfoncer dans l'extrémité du rameau

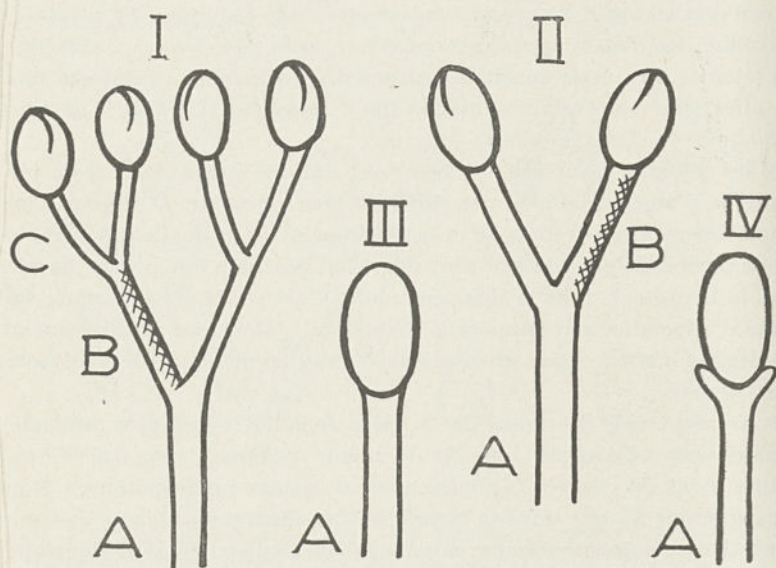


FIG. 3. — Origine de la pièce femelle des Angiospermes : I, système de 4 télomes fertiles. II, III et IV, stades successifs d'évolution.

qui les porte, extrémité qui se creuse en forme de coupe ou de crypte pour les recevoir. Bornons-nous à citer : la cupule du *Ginkgo*, l'arille de *Taxus*, l'ovaire des *Cratægus*, celui des *Bégonia* (d'après BUGNON), la fleur des Scitaminées (d'après J. Mc. LEAN THOMPSON, 1933), etc.

Pour d'autres auteurs, parmi lesquels il faut compter W. ZIMMERMANN (1930, p. 233 et 248), le tégument interne de l'ovule doit son origine à la condescence de deux ou plusieurs pièces verticillées. Les ovules des Ptéridospermes et ceux des Cordaïtales, pourvus de faisceaux symétriquement disposés, étaient fortement cette supposition.

Enfin Hagerup (1934-1939), reprenant les idées émises par Strasburger et Eichler en 1873, considère le tégument interne comme ayant la

même valeur morphologique chez les Angiospermes et chez les Gymnospermes et l'identifie à la sporophylle des Lycopodes, opinion qui paraît très discutable.

Anomalies florales, virescences, monstruosités. — HAGERUP a cru pouvoir retracer l'histoire évolutive des organes reproducteurs en se basant sur les anomalies florales et sur les virescences. Mais ce sont là exclusivement des phénomènes actuels, des réactions de la plante à des influences chimiques ou à des conditions physiologiques bien déterminées, et c'est une erreur d'imaginer que des pièces femelles dégénérées nous offrent le moindre rappel d'une structure ancestrale. Il n'y a pas régression, mais dégénérescence sexuelle, d'où, substitution de pièces foliacées (sépalés ou pétales) aux étamines, aux funicules et aux téguments (cf. GEBEL, *Organographie*, 1928, p. 444).

CONCLUSIONS

1° Les Angiospermes sont dérivées directement des Rhyniales dévoniennes, au même titre que tous les autres végétaux vasculaires ; nous en possédons aujourd'hui les preuves formelles. Mais elles sont beaucoup plus évoluées que les Fougères ou les Ptéridospermes. Leur appareil végétatif (tiges et feuilles), trop bien adapté, a subi des métamorphoses si importantes, qu'il ne renferme plus rien des structures ancestrales.

2° Les vestiges d'organisation dévoniennne doivent être recherchés, soit dans les plantules, soit dans les organes reproducteurs.

3° Dans les plantules, la structure rhyniale est représentée par la première trachée qui va d'un pôle de la radicule au cotylédon correspondant.

4° La structure exarche de la racine, de l'hypocotyle et éventuellement des cotylédons (G. CHAUVÉAUD) peut être rattachée en bloc aux réalisations de l'époque carbonifère. Le bois primaire étoilé diarche ou polyarche des pousses souterraines et aériennes de *Psilotum* (Ch. BERTRAND, 1883) nous donne une bonne idée de la structure exarche des plantules.

5° A en juger d'après leur morphologie externe, les organes reproducteurs des Angiospermes : étamine et pièce femelle, représentent assurément les parties les plus conservatrices de tout le corps de ces végétaux. Ces organes sont dérivés chacun d'un système de quatre télomes fertiles, semblables à ceux des Rhyniales et des Psilophytales. On peut donc se proposer d'explorer minutieusement les faisceaux qui alimentent l'étamine, le funicule et éventuellement les téguments de l'ovule, en vue d'y découvrir d'autres vestiges de la structure rhyniale. Ces vestiges se présenteraient sous la forme de cordons de bois primaire offrant la structure centrique ou haplostélique.

IV

LES TROIS ASPECTS DE LA LOI DE RÉCAPITULATION ONTOGÉNIQUE ET PHYLOGÉNIQUE CHEZ LES VÉGÉTAUX VASCULAIRES ⁽¹⁾

LA loi de récapitulation ontogénique et phylogénique (loi dite de SERRES-MULLER) a enregistré avec l'embryogénie des animaux des succès nombreux, qui justifient la vogue dont elle a joui auprès des zoologistes. Il n'en a pas été de même en morphologie végétale. Cet échec est dû à des causes multiples : 1° Il n'y a pas chez les plantes de formes larvaires comparables aux formes si frappantes que revêtent les embryons des animaux. — 2° Les divisions cellulaires que l'on observe soit chez l'embryon, issu de l'œuf fécondé, soit dans les méristèmes apicaux, sont difficiles à interpréter, et en tous cas n'ont pas fourni pour l'organogénèse, ni pour l'histogénèse, de résultats susceptibles d'être généralisés et étendus à de nombreuses espèces. — 3° L'ontogénie se continue pendant toute la vie, même quand l'état adulte est déjà atteint depuis longtemps. Ainsi, l'édification du corps progresse continuellement par addition de parties nouvelles élaborées aux dépens et en arrière du point de végétation; et c'est cette construction, si différente de celle du corps des animaux, que l'on n'a pas su interpréter en termes de récapitulation. — 4° Chez les végétaux, les plus élevés en organisation et les plus répandus (Angiospermes), les productions du méristème apical ne laissent plus rien apercevoir de leur ancestralité. Seules les Fougères nous offrent des exemples nombreux et indiscutables de répétition des structures juvéniles et ancestrales. — 5° L'organisation anatomique

(1) Boissiera VII, Genève, mars 1943, manuscrit reçu le 8 décembre 1942.

des plantules des Phanérogames avait été mal comprise, et c'est seulement entre les mains de CHAUVEAUD (1) et de BECQUEREL (2), qu'elle a donné, au point de vue de la récapitulation phylogénique, les résultats que l'on en pouvait attendre.

Au total : la loi de Récapitulation ontogénique et phylogénique, s'applique aux végétaux dans des conditions de simplicité et de clarté bien plus grande que chez les animaux. A cela aussi, on pouvait s'y attendre.

Trois aspects de cette loi sont à considérer, d'autant plus dignes d'intérêt qu'ils permettent de relier les uns aux autres les différents groupes de végétaux vasculaires, en précisant leur position systématique et leurs affinités réciproques.

Tout en se refusant à lancer une classification et une terminologie nouvelles, on peut se proposer de répartir les végétaux vasculaires en trois catégories, correspondant à leur degré d'évolution, et ce procédé paraîtra justifié s'il réussit à souligner le degré d'archaïsme plus ou moins accentué des groupes considérés.

La première catégorie comprendra, cela va de soi, les végétaux vasculaires les plus primitifs, les plus voisins des Algues. Ce sont les Psilotales et les Lycopodiales, auxquelles il faut joindre les Anthocérotales et deux classes de plantes fossiles : les Rhyniales et les Psilophytales (ou Profilicales) du Devonien inférieur et moyen. L'homomorphie des deux générations est une des raisons qui plaident puissamment en faveur du rapprochement des Lycopodiales et des Psilotales.

La troisième catégorie comprendra, cela va encore de soi, les végétaux les plus évolués ou *surévolués* (suivant l'expression heureuse lancée par H. GAUSSEN), c'est-à-dire les Angiospermes. Auprès d'elles prendront place les Gymnospermes actuelles.

Entre les deux catégories, ainsi définies, s'intercalent tous les végétaux qui permettent de relier les autres entre eux et sans lesquels il serait impossible de tracer un schème cohérent de l'évolution. Il faut ranger ici la presque totalité des Cryptogames vasculaires (y compris les Psilotales et les Lycopodiales, déjà rangées dans la première catégorie) et des Ptéridospermes.

Aux trois catégories que nous venons de définir correspondent les trois aspects de la loi de récapitulation que nous allons maintenant examiner.

(1) CHAUVEAUD, G. *Recherche sur les tissus transitoires du corps végétatif des plantes vasculaires* in *Ann. Sc. Nat. Bot.* 9^e sér. XII, I (1910).

Idem. *L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution*; l. c. 9^e sér. XIII (1911).

(2) BECQUEREL, P. *L'ontogénie vasculaire de la plantule du Lupin* in *Bull. Soc. bot. France* LX, 177 (1913).

PREMIER ASPECT

La loi de récapitulation appliquée aux ébauches corporelles des Psilotales et des Lycopodiales. — Considérons le cycle vital complet qui englobe le gamétophyte ou génération haploïde et le sporophyte ou génération diploïde, et dressons la liste des ébauches corporelles, engendrées au cours de ce cycle.

Il y aura d'abord, bien entendu, le prothalle ou gamétophyte issu de la spore, et le sporophyte issu de l'œuf fécondé ou vierge. A ces deux formes fondamentales de *soma*, il faut joindre toutes les ébauches corporelles qu'elles sont capables d'engendrer par multiplication de certaines cellules superficielles, si les circonstances les y incitent. Suivant leur aspect et leur origine, ces ébauches ont reçu des noms variés : bourgeons prothalliens, bourgeons reproducteurs, bulbilles, tubercules, propagules.

La collection la plus complète de ces productions nous est offerte par des plantes comme le *Lycopodium phlegmaria* et le *Psilotum*, que les travaux de TREUB et de HOLLOWAY nous ont fait connaître en détail ; et ces données peuvent être complétées et précisées par l'examen d'autres types comme les : *Lycopodium cernuum*, *L. inundatum*, *L. ramulosum*, *Phylloglossum*. On sait que le caractère individuel de chacune de ces ébauches est déterminé par les conditions de vie : la pauvreté ou la richesse du milieu en eau ou en matières nutritives, la température, la saison favorable ou contraire, la nature du substratum et de l'organe support (sans parler de la présence d'un champignon endophyte).

Mais toutes ces ébauches, quelles qu'elles soient, haploïdes ou diploïdes, produites par voie sexuée ou asexuée, se ressemblent, sont contruites de la même façon. Elles répètent la même ontogénie, les mêmes phases de développement. Entre elles, une seule distinction nette : les unes sont d'emblée massives, globuleuses, les autres débutent par un filament qui se renfle à son extrémité en un thalle massif, distinction qui, de prime abord, paraît due à ce que, chez les premières, l'ontogénie est abrégée, tandis que, chez les secondes, elle se déroule d'une manière plus complète, en répétant la succession des états ancestraux. Cette interprétation s'impose à nous dès que nous comparons chez les Lycopodes l'ébauche issue de l'embryon à celle issue de la spore. La première est pourvue d'un suspenseur, la seconde débutera par un filament ou sera tout de suite massive, mais toutes deux (embryon et prothalle), peuvent présenter exactement la même forme conique à la base, puis renflée et s'épanouissant à la partie supérieure en lobes foliacés. Cette similitude est particulièrement nette, si l'on compare l'embryon du *Lycopodium phlegmaria* au gamétophyte issu de la spore du *L. inundatum*, figuré par GEBEL, (d'après MURITZ, 1886).

Ainsi, à toutes les époques de son cycle, l'organisme travaille de la même façon, répète la même construction, avec seulement de légères variantes, imposées par les conditions physiologiques internes ou externes.

Retenons en particulier la forme des propagules, émises souvent en abondance par le gamétophyte de *Lycopodium phlegmaria* (TREUB) et de *Psilotum* (SOLMS-LAUBACH, HOLLOWAY) : un poil pluricellulaire dont la cellule terminale se cloisonne pour donner un corps massif. Au total : un *hyphe* et un *thalle globuleux*. Faut-il voir dans ces formes une répétition de la morphologie des Algues-mères des Cryptogames vasculaires ? C'est là une idée séduisante. La vie saprophytique en milieu humide a pu permettre à ces végétaux de conserver le port et les caractéristiques de leurs lointains ancêtres.

Plusieurs motifs, il est vrai, doivent nous inciter à la prudence. Les plantes sont capricieuses et jouissent de nombreuses possibilités. Il leur arrive d'abandonner l'état primitif, puis plus tard de construire *de novo* un dispositif ressemblant à s'y méprendre à l'ancien. Il y a lieu de rappeler aussi que les phénomènes de réduction sont des plus répandus (EAMES), et que dans bien des cas l'état considéré comme primitif est en réalité un état de dégradation, conditionné par le milieu et par le genre de nutrition adoptés par la plante. Poils, rhizoïdes, paraphyses entourant les organes sexuels, propagules, se ressemblent et pourtant chacune de ces productions répond à des conditions physiologiques déterminées. Sous le nom de phénomènes de récapitulation se dissimule peut-être notre désir intime de rendre plus nette et plus sensible aux yeux la liaison que nous savons avoir existé entre les Thallophytes et les Cryptogames vasculaires. A coup sûr, il y a là une possibilité qui vaut d'être retenue et approfondie : c'est à savoir que les réalisations corporelles qui nous sont offertes par ces végétaux sont l'expression tangible de leur communauté d'origine. Réduites à leur signification la plus restreinte, les propagules nous montrent indubitablement que : Lycopodiales et Psilotales possèdent à un haut degré la faculté de revêtir, dans des conditions biologiques déterminées, la constitution et l'allure des Thallophytes.

DEUXIÈME ASPECT DE LA LOI DE RÉCAPITULATION

En ce qui concerne les plantes anciennes ou primitives, c'est-à-dire la quasi totalité des Cryptogames et des Ptéridospermes, la loi prend sa source profonde dans l'organisation anatomique des régions d'insertion et peut être énoncée sous une forme très générale :

Chaque fois que la plante se ramifie et produit un nouvel organe, elle recommence son ontogénie. Bien plus : elle répète l'ontogénie de ses ancêtres, l'ontogénie du rhizome primordial.

Il y a donc à la fois : *récapitulation ontogénique et phylogénique*. Si nous explorons une trace foliaire ou une trace raméale ; nous constatons, en allant de bas en haut, la succession suivante :

1. — Le système vasculaire destiné au rameau débute à sa pointe

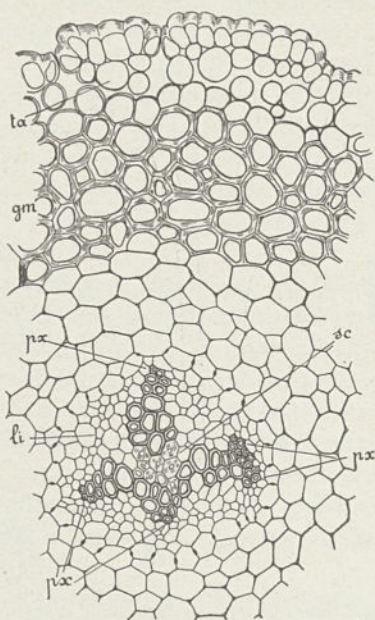


FIG. 1. — *Psilotum triquetrum*. Coupe transversale d'une pousse aérienne, d'après Ch. BERTRAND

ta : tissu assimilateur. — gm : gaine mécanique. — sc : éléments scléreux. — px : protoxylème. — li : liber

inférieure par une microstèle (= Structure de *Rhynia Gwynne-Vaughani*). Exemple : traces foliaires des Lycopodes, fines ramifications des *Stauropteris*.

2. — Un peu plus haut la microstèle devient un petit faisceau à structure centrique, avec liber concentrique au bois (protostèle à pôle central). Exemple : traces foliaires de *Lycopodium clavatum* (EAMES), du *Lepidophloios Harcourtii* (Ch. BERTRAND, 1891), traces foliaires des frondes juvéniles d'*Osmunda regalis* (GWYNNE-VAUGHAN. 1910).

3. — Plus haut encore, on a un gros faisceau à structure centrique, c'est-à-dire une grosse protostèle à pôle central. Exemple : stèle du rhizome rampant de *Botryopteris antiqua*. — Traces foliaires de *Thamnopteris Schlechtendalii* et même d'*Osmunda regalis*. — Traces foliaires d'un grand nombre de Ptéridospermes, tout au moins dans leur partie inférieure la plus profonde (*Tetrastichia*, *Calamopitys*, *Heterangium*, *Lyginopteris*).

4. — Si les fibres primitives, occupant la région centrale de la protostèle, se recloisonnent en donnant un tissu parenchymateux (phéno-

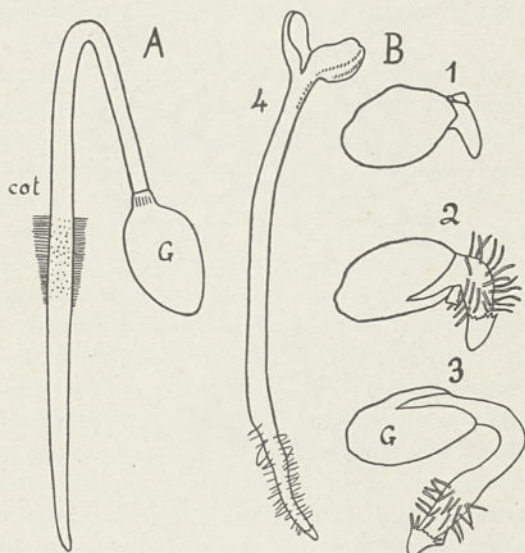


FIG. 2. — A) *Allium cepa*, plantule âgée de cinq jours, d'après G. CHAUVEAUD. — cot : cotylédon. — g : graine. B) *Urtica dioica*, germinations (1 à 3) et plantule (4), d'après A. GRAVIS.

mène qui est plus ou moins en relation avec l'étirement et la dislocation des premières trachées), alors la protostèle à pôle central prend l'aspect tubulaire.

Les vrais faisceaux tubulaires sont toutefois ceux qui arrivent à constituer de petites solénostèles, telles qu'on les trouve réalisées chez les Cladoxylées et les Clepsydacées.

Le gros intérêt de la loi de récapitulation énoncée sous la forme que nous avons indiquée plus haut, c'est qu'elle s'applique à l'insertion de tout organe latéral quel qu'il soit. En effet, il n'y a pas chez les plantes anciennes de distinction tranchée entre ce que nous appelons tige et

pétiole, entre un axe à symétrie radiaire et un support à symétrie bilatérale. On peut donc, dans les recherches phylogéniques, explorer indifféremment, les traces foliaires ou les traces raméales. Le pétiole de *Stangeria* par exemple, coupé dans sa région basilaire, nous offre sans doute une structure peu différente de ce qu'était celle de la tige chez les ancêtres immédiats des Cycadées actuelles.

On peut de même, aux traces foliaires, substituer les traces pétiolulaires. Sous l'influence des phénomènes de différenciation hâtive et d'abréviation de développement, il arrive en effet que la trace foliaire se présente d'emblée sous un état très différencié. On peut alors s'adresser aux ramifications élevées de la fronde : le faisceau sortant (trace pétiolulaire) destiné à un rachis latéral, dans sa partie initiale, répète la structure que le rachis primaire avait chez les ancêtres de la plante considérée. C'est ainsi que l'on démontre avec la plus grande netteté que les *Anachoropteris* sont issus d'une forme analogue au *Botryopteris antiqua*. La même méthode fait apparaître l'étroite parenté des Osmondacées et des Hyménophyllacées avec les *Botryopteris* du Carbonifère inférieur.

Chez les *Equisetum*, il faut interroger les faisceaux qui alimentent les sporangiophores. Ces faisceaux offrent la même structure que les traces foliaires du *Lycopodium clavatum* et de l'*Asteroxylon Mackiei* (petites protostèles à pôle central), nous révélant une même structure ancestrale.

La loi s'étend enfin aux racines et aux radicules des Fougères. Toute ébauche rhizogène comprend, en effet, deux parties : le pédicule qui offre une structure haplostélisque et la cellule mère. Le pédicule représente la structure ancestrale, et c'est par polarisation de l'haplostèle que s'est constituée la rhizostèle binaire ou multipolaire.

ONTOGÉNIE DES PLANTULES DES CRYPTOGRAMMES VASCULAIRES. — Les résultats que nous venons de signaler sont confirmés par l'ontogénie des plantules d'*Osmunda* (LECLERC DU SABLON, GWYNNE-VAUGHAN), d'*Angiopteris* (LECLERC DU SABLON, FARMER et HILL), d'*Equisetum* (BARRATT). Là encore on constate que la forme primitive du système vasculaire est une haplostèle, qui se polarise vers le bas pour donner la rhizostèle binaire, et qui, vers le haut, se dilate et engendre la solénostèle caulinaire. Les traces foliaires destinées aux premières frondes peuvent être à l'état de microstèle, d'haplostèle ou même de protostèle à pôle central, état auquel succède bientôt la structure épiarche caractéristique des limbes.

Ainsi l'ontogénie des plantules des Cryptogrammes vasculaires obéit à la loi de récapitulation, tout comme les ramifications de la plante adulte ; et cela nous amène à considérer la loi sous son troisième aspect et dans son application aux plantules des végétaux supérieurs.

TROISIÈME ASPECT DE LA LOI :
LA RÉCAPITULATION CHEZ LES PLANTULES DES ANGIOSPERMES

L'organisation anatomique des plantules des Phanérogames, mal comprise au début (1870-1900), a fait surgir le problème du passage de la racine à la tige et a donné lieu à des interprétations variées, qui n'ont plus, aujourd'hui, qu'un intérêt historique (dédoublement des lames ligneuses centripètes de la racine, rotation ou torsion des demi-faisceaux ainsi produits — insertion variable des faisceaux de la racine sur les faisceaux cotylédonaires ou caulinaires — théorie du raccord).

C'est Gustave CHAUVEAUD qui, en procédant à une analyse minutieuse des phénomènes de l'ontogénie (1901-1911), a renversé les conceptions que l'on élaborait à ce sujet. Il a le premier donné la description exacte de l'organisation des plantules. *Il a suivi une à une les transformations dont elles sont le siège et qui représentent véritablement, comme il l'a proclamé, les phases successives de l'évolution du système vasculaire chez les plantes étudiées.* Il a montré que ce que l'on appelle *structure primaire* de la tige est en réalité une structure secondaire qui correspond rigoureusement parlant à la structure secondaire de la racine. C'est donc la structure primaire de la racine qui est la plus primitive chez les Angiospermes, et la structure secondaire qui lui succède représente seulement une phase ultérieure de l'évolution du système vasculaire.

Repartons de la plantule des Fougères ou de celle des *Equisetum*. Quand, de celle-ci on passe à celle des Angiospermes, on est en présence d'une abréviation très forte: l'état d'haplostèle est supprimé et c'est d'emblée une structure exarche qui apparaît à la fois dans la racine et dans l'axe hypocotylé et les cotylédons.

Pour le comprendre, examinons l'organisation anatomique du *Psilotum*. On sait que cette plante possède un rhizome primordial, abondamment ramifié dans le sol, et que toute pousse souterraine peut, si elle est assez forte, se redresser et se continuer par une pousse aérienne. Dans le rhizome, le système vasculaire est d'abord à l'état haplostélique; plus tard il se continue par une étoile ligneuse à structure exarche; le liber, originellement concentrique au bois, s'amincit en face des pointements trachéens jusqu'à s'interrompre et se localise dans les baies entre les bras de l'étoile. Or, cette structure primaire exarche typique peut être réalisée d'une manière identique dans les rameaux aériens (fig. 1) comme dans les rameaux souterrains (Ch. BERTRAND, 1883, fig. 164, 167, 175). Il n'y a, en ce qui concerne la stèle, aucune différence entre les deux sortes de rameaux ou entre les deux parties d'une même pousse. Mais la partie souterraine est enveloppée d'un manchon de poils absorbants et dépourvue de tissus scléreux, tandis que

tout rameau aérien est pourvu d'un tissu assimilateur sous-épidermique et de tissus de soutien (fig. 1). Ainsi la même organisation de l'appareil conducteur fonctionne en sens inverse : là pour l'absorption, ici pour la distribution de l'eau.

Considérons maintenant une plantule d'*Allium*, d'*Urtica* ou d'*Acer* au cours de son développement (fig. 2). Nous avons là un corps de plante très simple, cylindrique ou cylindro-conique, qui se continue par le cotylédon unique ou par les deux cotylédons appliqués l'un contre l'autre. Mais tandis que dans la racicule, il y a absorption, dans l'axe hypocotylé et les cotylédons, il y a écoulement de l'eau vers la surface, provoqué par la transpiration et l'assimilation chlorophyllienne. Le liber

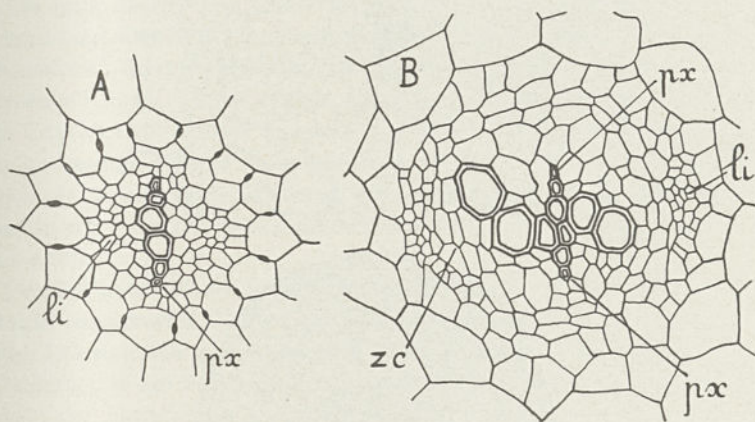


FIG. 3. — *Urtica dioica*, coupe transversale passant par le milieu de l'hypocotyle et montrant la lame ligneuse primaire exarche et le bois secondaire centrifuge (d'après A. GRAVIS). A) Embryon coupé dans la graine mûre. — B) Plantule complètement développée. — px : protoxylème. — zc : zone cambiale. — li : les deux massifs libériens situés sur les flancs de la lame ligneuse.

est nécessairement interrompu par les plans de circulation de l'eau ; de là, la structure dite *alterne*. Nous retrouvons par conséquent les mêmes faits et la même organisation que chez le *Psilotum*.

La plantule d'*Urtica dioica* est très frappante à cet égard. L'axe hypocotylé coupé vers son milieu offre la même structure primaire et la même structure secondaire que la racicule (fig. 3). Le cotylédon d'*Allium* est également remarquable par son coin ligneux centripète flanqué de deux massifs libériens (fig. 4).

Il est évident que c'est le développement de plus en plus précoce du bois secondaire, qui a entraîné la réduction, puis la disparition de la structure primaire. Dans les multiples exemples décrits par CHAUVÉAUD et ses disciples, on distinguera aisément ceux chez lesquels la

réduction du bois primaire centripète s'effectue graduellement depuis le collet jusque dans le cotylédon, et ceux chez lesquels l'abréviation de développement est beaucoup plus accentuée. Chez ces derniers (*Mercurialis annua*, par exemple), les quelques éléments de bois primaire centripète ou de liber primaire alterne n'ont plus qu'une existence éphémère.

En comparant soigneusement des sections pratiquées au même niveau

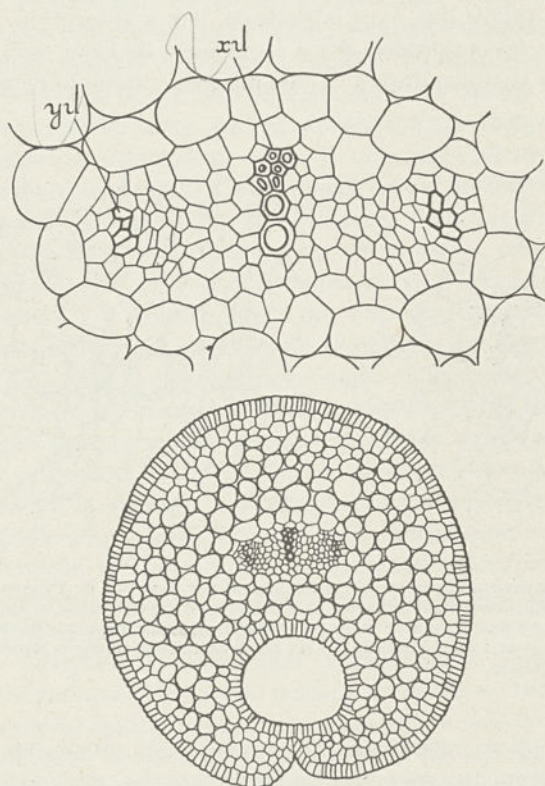


FIG. 4. — *Allium cepa*, coupe transversale de la base du cotylédon, d'après G. CHAUXEAUD
px : lame ligneuse centripète. — ph : protophloème.

dans une plantule très jeune, puis dans des plantules de plus en plus âgées, CHAUXEAUD a constaté l'ordre d'apparition des éléments libériens et ligneux. Quel que soit le niveau considéré, les premiers éléments formés sont transitoires et disparaissent dans l'ordre où ils sont apparus. C'est le cas, notamment, pour les premières trachées et les quelques éléments de bois primaire centripète qui les accompagnent. On comprendra toute l'importance de ces tissus transitoires dans l'axe hypocotylé

et les cotylédons, si l'on ajoute les remarques suivantes : les aspects structuraux figurés, soit chez la *Mercuriale*, soit chez d'autres espèces, aux différents âges ou niveaux des plantules, rappellent les aspects offerts par les faisceaux unipolaires diploxylés (divergeants cycadéens), soit chez les Cycadées, soit chez les Poroxyloées. En particulier les éléments ligneux, qualifiés d'intermédiaires par CHAUVEAUD, correspondent exactement aux ailes de bois primaire tangentiel du divergeant cycadéen. Ainsi, il n'est pas douteux que les structures observées dans les plantules représentent les derniers vestiges d'une structure ancestrale analogue à celle des végétaux Carbonifères et du *Psilotum*, structure comprenant une masse de bois primaire centripète très développée et des trachées exarches.

Les faits décrits par CHAUVEAUD n'ont d'ailleurs jamais été sérieusement contestés. C'est leur interprétation qui a donné lieu à de longues discussions, dont le résultat est malheureusement demeuré confus. Personnellement, je ne voyais dans les aspects structuraux, figurés par CHAUVEAUD, qu'une succession d'états ontogéniques, conditionnés par les besoins actuels de la plantule, mais sans signification phylogénique. Je faisais porter l'accent sur l'apparition précoce de la racine, dont la structure tendait, semblait-il, à envahir tout l'embryon. C'était une erreur.

J'espère avoir réussi à montrer la solidité des découvertes de CHAUVEAUD, découvertes fondées sur les faits de l'ontogénie et de la physiologie. Les données physiologiques sont ici extrêmement importantes à considérer : si des vestiges de structure ancienne persistent à apparaître dans l'axe hypocotylé et les cotylédons, c'est qu'ils répondent à ce moment-là aux besoins bien déterminés de la plantule. Plus tard, ils disparaissent et sont remplacés par la structure épiarche ou collatérale caractéristique des limbes foliaires étalés horizontalement. Désormais, pour assurer la fonction chlorophyllienne, l'eau doit être distribuée au voisinage de la face supérieure de la feuille. De même la distinction entre radicule et hypocotyle est au début essentiellement d'ordre physiologique.

Au nom de G. CHAUVEAUD, il n'est que juste d'associer celui de Paul BECQUEREL, qui fut son confident éclairé et qui s'est fait l'ardent défenseur de ses découvertes. On doit à E. BOUREAU (1), élève de Paul BECQUEREL, un mémoire remarquable sur l'ontogénie des plantules des Conifères (1938). Il ne m'était pas possible de parler ici en détail de l'ontogénie des Gymnospermes actuelles. Je me bornerai à signaler que certaines plantules de Conifères, comme celles des Pins et celles des Cupressacées, ont conservé énergiquement des résidus des formations

(1) BOUREAU, E. *Recherche anatomique et expérimentale sur l'ontogénie des plantules des Pinacées et ses rapports avec la phylogénie*. Thèse, 1938, *Ann. Sc. Nat. Bot.* II, sér. I (1939).

primitives et constituent, avec les plantules des Cycadées, d'autres étapes intermédiaires entre l'organisation des végétaux carbonifères et celle des Phanérogames actuelles.

Le Prof. HOCHREUTNER, dont nous célébrons le jubilé, a parlé en termes émouvants des incertitudes cruelles où se débat le biologiste. Sans doute sera-t-il heureux, après les erreurs et les hésitations qui planent encore sur les phénomènes de récapitulation, de trouver, du moins, les certitudes qui nous ont été apportées par CHAUVEAUD.

BIBLIOGRAPHIE COMPLÉMENTAIRE

BERTRAND (P.) *La loi de récapitulation ontogénique et phylogénique appliquée aux plantes fossiles* in *C. R. Acad. Sc.* CCXIII, 880 (1941).

SAHNI (B.) *The ontogeny of vascular plants and the theory of recapitulation* in *Journ. Indian bot. Soc.* IV, N° 6, 202 (1925).

SUR L'EXISTENCE D'UNE STRUCTURE PRI-
MAIRE EXARCHE DANS LES PLANTULES
DES ANGIOSPERMES ⁽¹⁾

EN ce qui concerne l'organisation des plantules des Angiospermes, qui a donné lieu à de longues discussions, l'interprétation donnée par CHAUVEAUD et défendue par Paul BECQUEREL est exacte dans son ensemble. Cela est démontré par la physiologie. Il y a effectivement dans les premiers temps de la germination, écoulement de l'eau vers la surface du corps sous l'action de la transpiration, d'où la structure exarche du système vasculaire. La lame ligneuse centripète très réduite parfois ou même rudimentaire, que l'on observe dans l'hypocotyle et le cotylédon, se superpose verticalement au coins ligneux centripète de la radicule qu'elle continue vers le haut. *Il n'en est pas moins certain qu'il y a là une structure primaire exarche qui appartient en propre à l'hypocotyle et au cotylédon* (2).

Tous les aspects structuraux, figurés par CHAUVEAUD chez *Triglochin* (1901 et 1911), *Allium* (1902), *Beta* (1906) et *Mercurialis* (1911, p. 215 à 221), aux différents âges ou niveaux des plantules considérées, reproduisent les aspects multiples, qui nous sont offerts par les faisceaux unipolaires diploxylés (divergeants cycadéens), soit chez les Cycadées, soit chez les Sigillariées, soit même chez les Calamariées (2).

(1) Extrait des *C. R. de l'Académie des Sciences* (t. 215, p. 284-285, séance du 5 octobre 1942).

(2) J'abandonne donc complètement l'idée d'un télescopage entre les deux structures feuille et racine, que j'avais admise comme susceptible d'expliquer la structure des plantules des Angiospermes.

A l'état jeune, les faisceaux pétioles des Cycadées ont une structure exarche en harmonie avec l'écoulement centrifuge de l'eau provoqué par la transpiration. Même chose pour les folioles, qui, à l'état jeune, ou bien sont enroulées (*Cycas*), ou bien ont leurs faces ventrales tournées l'une vers l'autre (*Dioon*), position bien plus accusée encore chez les deux cotylédons de l'Érable ou d'une Ombellifère : tous ces organes transpirent par leur face externe, qui deviendra plus tard leur face inférieure. Même chose encore pour les feuilles des Cordaïtes, groupées en bouquets ou en éventails à l'extrémité des rameaux, conformément aux restaurations de GRAND'EURY.

H. MATTE a figuré deux sections transversales du pétiole de *Stangeria* (*Cycadacées*, 1904, pl. VIII, fig. 118 et 119), qui peuvent nous donner une idée de la structure de la tige et de l'importance du bois primaire centripète chez les ancêtres des Angiospermes. Cependant chez ces dernières, tout au moins chez leurs plantules, le bois primaire était et est demeuré différencié beaucoup plus en direction radiale et centripète que tangentielle.

Ch.-Eug. BERTRAND a décrit et figuré des exemplaires de *Psilotum*, où la structure exarche typique avec forme étoilée du bois, est réalisée d'une manière identique dans les rameaux souterrains et les rameaux aériens (1883, fig. 164, 167, 175, etc.). Mais les premiers sont enveloppés d'un manchon de poils absorbants et dépourvus de tissus scléreux, tandis que les seconds sont pourvus d'un tissu assimilateur sous-épidermique et de tissus scléreux (axe scléreux au centre de la stèle et gaine mécanique corticale). Or l'axe hypocotylé des Angiospermes paraît avoir un bois étoilé réduit, mais dont la disposition est calquée sur l'étoile ligneuse de la radicule. A cet égard, il y a parallélisme complet avec l'organisation primaire de *Psilotum* : même structure de l'étoile ligneuse dans les parties souterraines et aériennes. Chez *Urtica dioica*, en particulier, la section transversale du milieu et du sommet de l'hypocotyle présente un petit faisceau binaire exarche identique à celui de la radicule (GRAVIS, 1885, pl. XII, fig. 2 et 5 ; CHAUVEAUD, 1911, fig. 121).

En résumé : 1° les travaux de CHAUVEAUD et de ses disciples permettent de relier solidement l'évolution de l'appareil conducteur des Angiospermes à ce que nous connaissons de la structure des végétaux carbonifères ; 2° la tendance du bois primaire à évoluer vers la structure exarche s'est manifestée à la longue dans tous les groupes divergents des végétaux vasculaires, même chez les Fougères (pétioles des Schizéacées, de *Marsilia*, d'*Asplenium*, stolons des *Nephrolepis*, etc.) et chez les Ptéridospermes (stèles de *Sutcliffia*) ; 3° physiologiquement la tendance à l'exarchie des tiges et des pétioles jeunes est en relation avec l'écoulement d'eau vers la surface provoqué par la transpiration et l'assimilation chlorophyllienne.

NOTE AJOUTÉE PAR L'AUTEUR APRÈS L'IMPRESSION DE SA COMMUNICATION : Par la Note précédente, l'auteur admet *ipso facto* :

1° La réalité des phénomènes, dits d'*accélération basifuge* chez les Phanérogames ;

2° L'exactitude du deuxième cycle d'évolution de CHAUVEAUD : de la structure exarche du bois primaire et de la disposition *alterne* du bois et du liber, retour à la disposition *superposée*.

VI
LISTE DES TRAVAUX
DE PAUL BERTRAND

1905

1. — Note sur un persulfate organique en collaboration avec RICHARD FOSSE, C. R. Acad. Sc., t. 139, 1905, p. 600.

1906

2. — Caractéristiques du Stipe de l'*Adelophyton Jutieri*, B. RENAULT, C. R. Acad. Sc. Paris, t. 142, p. 1.445.
3. — Dessins de végétaux houillers ayant servi à composer le grand paysage du Musée houiller de Lille.
4. — Végétaux houillers de l'Escarpelle, envoyés par M. SAINTE-CLAIRE DEVILLE au Musée houiller. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. XXXV, p. 361.

1907

5. — Etude du Stipe de l'*Adelophyton Jutieri*. B. RENAULT, *Mém. Soc. Géol. du Nord*, t. VI, Mém. n° 1, 40 pages in-8°, 4 planches in-4°.
6. — Végétaux houillers de Bruay. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. XXXVI, p. 141.
7. — Identifications des veines Modeste et Vieille Marie d'Aniche. *Ibid.*, t. XXXVI, p. 160.
8. — Caractéristiques de la trace foliaire de l'*Ankyropteris bibractensis*, B. R. C. R. Acad. Sc. Paris, t. 144, p. 1.304.
9. — Principaux caractères de la fronde du *Stauropteris oldhamia*. BINNEY. C. R. Acad. Sc. Paris, t. 145, p. 147.
10. — Classification des Zygotéridées d'après les caractères de leurs traces foliaires. C. R. Acad. Sc. Paris, t. 145, p. 775.
11. — Note sur les affinités des Zygotéridées. *Congrès de l'A. F. A. S.*, Reims, 1907.

1908

12. — Caractéristiques de la trace foliaire dans les genres *Gyropteris* et *Tubicaulis*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 146, p. 208.
13. — Sur les stipes de *Clepsydropsis*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 147, p. 945.
14. — Remarques sur le cannel coal des galets de Bruay. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. XXXVII, p. 13.
15. — Note sur les graines recueillies dans la brèche houillère de la fosse n° 6, des Mines d'Ostricourt. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. XXXVII, p. 48.
16. — Arbres debout en place à la fosse n° 3 des Mines de Nœux. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. XXXVII, p. 50.
17. — Note sur la flore des veines de Liévin. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. XXXVII, p. 296.

1909

18. — Etudes sur la fronde des Zygotéridées. *Thèse de doctorat ès-Sciences naturelles*, 300 pages in-8°, 16 planches in-4°, 37 figures dans le texte. Lille, Imprim. Danel.

1910

19. — Listes des plantes fossiles, in : Ch. BARROIS, La veine Poissonnière du terrain houiller d'Aniche. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. XXXIX, p. 49.
20. — Description des végétaux houillers recueillis pendant le fonçage de la fosse 6 bis des Mines de Bruay. *Ibid.* p. 345, 1 planche in-4°.
21. — Caractères généraux des stipes d'*Asterochloa laxa*. STENZEL. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 151, p. 1088.
22. — Note préliminaire sur les *Asterochloa* (Fougères permienes). *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. XXXIX, p. 307.

1911

23. — Structure des Stipes d'*Asterochloa laxa*, STENZEL. *Mém. Soc. Géol. du Nord*, t. VII, *Mém.*, n° 1, 70 pages, 7 planches petit in-4° (dont 6 doubles) et 9 figures dans le texte.
24. — Le *Tubicaulis Berthieri*, nov. sp. (en collaboration avec Ch.-Eug. BERTRAND). *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun*, t. XXIV, 50 pages, 3 planches in-4°.
25. — Nouvelles remarques sur le *Knorripteris (Adelophyton) Jutieri*. B. RENAULT. *Ann. Sc. Géol. N.*, t. XI, p. 278, 1 figure. 1911.
26. — Observations sur les Cladoxylées. *Congrès de l'A. F. A. S. Dijon*.
27. — Description d'un *Rhodesa* trouvé dans le terrain houiller d'Aniche (en collabor. avec F. BROUSSIER). *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. XI, p. 303, 1 planche in-4°.
28. — Sur quelques empreintes végétales rares ou nouvelles du terrain houiller de Liévin. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. XI, p. 319, 1 planche in-4°.

1912

29. — Nouvelles remarques sur la fronde des Zygotéridées. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun*, t. XXV, 38 pages 4 planches in-4°, 5 figures dans le texte.
30. — L'Étude anatomique des Fougères anciennes et les problèmes qu'elle soulève. *Progressus Rei Botanicae*. Vol. IV, 120 pages, 59 figures dans le texte.

31. — Note sur un échantillon fructifié de *Pecopteris pennæformis* du terrain houiller d'Anzin. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. XLI, p. 222, 1 planche in-4°.
32. — Nouvelles observations sur les *Rhodes* du terrain houiller d'Aniche (en collabor. avec F. BROUSSIER). *Ibid.*, t. XLI, p. 387.

1913

33. — Etude du Stipe de l'*Asteropteris noveboracensis*, XII^e Congr. Géol. Canada, 16 pages, 6 figures dans le texte, 1 planche simple in-8°.
34. — Les fructifications de Neuroptéridées, trouvées dans le bassin houiller du Nord de la France. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. XLII, 1913, p. 113, 8 figures dans le texte, 2 planches in-4°.
35. — Note préliminaire sur les *Psilophyton* du grès de Matringhem. *Ibid.*, t. XLII, p. 157
36. — Liste provisoire des *Sphenopteris* du Bassin houiller du Nord de la France. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. XLII, p. 302.
37. — Sur la présence des *Linopteris* dans les zones inférieure et moyenne du Bassin houiller du Nord de la France. *Ibid.*, t. XLII, p. 338.

1914

38. — Relations des empreintes de *Corynepteris* avec les *Zygopteris* à structure conservée. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 158, p. 740.
39. — Etat actuel de nos connaissances sur les genres *Cladoxylon* et *Steloxylon*. Congrès de l'A. F. A. S. Le Havre, 1914.
40. — Remarques sur quelques *Sphenopteris* du terrain houiller du Nord de la France. *Ann. Soc. du Nord*, t. XLIII, p. 97.
41. — Note sur la présence du *Sphenopteris Baumleri* ANDRÉE dans le terrain houiller d'Aniche et sur les veines renversées du Midi de la fosse Dechy, *Ibid.*, t. XLIII, p. 162, 1 planche.
42. — Les zones végétales du terrain houiller du Nord de la France. Leur extension verticale par rapport aux horizons marins. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. XLIII, p. 208, 48 pages (1).

1918

43. — Les grandes divisions paléontologiques du Stéphanien du bassin de la Loire. *C. R. Acad. Sc.*, t. 167, p. 689.
44. — Caractères distinctifs des flores houillères de Saint-Etienne et de Rive de Gier. *C. R. Acad. Sc.*, t. 167, p. 760.

1919

45. — Sur la flore du bassin houiller de Lyon. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 168, p. 174.
46. — Les zones végétales du terrain houiller du Nord de la France. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 168, p. 780.
47. — Relations des zones végétales A1, A2 et B1, B2 avec les niveaux marins du terrain houiller du Nord de la France. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 168, p. 952.

(1) Ce travail était sous presse, premières épreuves corrigées, clichés et tableaux stratigraphiques en place, donc complètement terminé en juillet 1914. Il ne put être distribué qu'en 1919, sans avoir subi aucune modification.

1920

48. — Succession normale des flores houillères dans le bassin houiller du Gard. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 170, p. 331.
49. — Valeur du métaxylème primaire centripète des végétaux anciens ou primitifs. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 170, p. 1.001.
50. — Constitution du système vasculaire des Fougères, des Ptéridospermées et de toutes les Phanérogames anciennes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 170, p. 1.282.

1922

51. — Observations sur le terrain houiller de la Moselle (en collaboration avec Ch. BARROIS et P. PRUVOST). *XIII^e Congr. Géol. Intern. Bruxelles*, p. 375.
52. — Succession régulière des zones végétales dans les bassins houillers français. *XIII^e Congr. Géol. Intern. Bruxelles*, p. 1 à 10 avec un tableau, p. 599-610.
53. — Observations sur le terrain houiller de la Moselle (en collaboration avec Ch. BARROIS et P. PRUVOST). *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 175, p. 657.
54. — Sur les flores houillères de la Sarre, *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 175, p. 770.

1924

55. — Importance des phénomènes de coalescence pour l'édification du corps des végétaux vasculaires. *Congrès de l'A. F. A. S. Liège*, 1924, p. 410-417.
56. — Nouvelle carte paléontologique du bassin houiller du Nord et du Pas-de-Calais (en collaboration avec MM. Ch. BARROIS et P. PRUVOST). *Revue Industr. minér.*, 15 juillet 1924.

1926

57. — Conférences de Paléobotanique destinées aux élèves des Ecoles des Mines et aux Ingénieurs et Géomètres exploitant le terrain houiller. Éditeur Léon EYROLLES, Paris, 138 pages et 180 figures, dont 4 restaurations originales de plantes houillères.
58. — Observations sur les *Knorria*. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. LI, p. 200.
59. — Les gisements à *Mixoneura* dans la région de Saint-Cervais-Chamonix. *Bull. Soc. Géol. de France*, 4^e série, t. XXVI, 1926, p. 381-388, pl. XIX.
60. — Observations sur l'âge des charbons gras de la Sarre. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. LI, p. 383-392.
61. — La zone à *Mixoneura* du Westphalien supérieur. *C. R. Acad. Sc.*, t. 183, p. 1.349.

1927

62. — Les Botryococcacées actuelles et fossiles et les conséquences de leur activité biologique. *C. R. Soc. de Biologie*, section de Lille, t. XCVI, p. 695.
63. — Echelle stratigraphique du terrain houiller de la Sarre et de la Lorraine. *Cong. de Stratigr. carbonifère Heerlen*, p. 83-92 avec 1 tableau.
64. — Stratigraphie du Westphalien et du Stéphanien dans les différents bassins houillers français. *Cong. de Stratigr. carbonifère, Heerlen*, p. 93-101, avec 2 tableaux.
65. — Valeur des flores pour la caractérisation des différentes assises du terrain houiller et pour les synchronisations de bassin à bassin. *Cong. de Stratigr. carbonifère, Heerlen*, p. 103-116.

66. — Sur le terrain houiller d'Anzin (en collaboration avec Ch. BARROIS et P. PRUVOST). *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 184, p. 1.285.
67. — Observations sur le *Neuropteris Scheuchzeri*. HOFFMANN (en collaboration avec P. CORSIN). *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. LII, p. 155.

1928

68. — Choix des espèces végétales qui ont servi à caractériser les différentes assises du terrain houiller du Nord de la France. *Congr. des Soc. Savantes*, Lille (non publié).

1930

69. — Bassin houiller de la Sarre et de la Lorraine — 1. Flore fossile, 1^o Fascicule : Neuroptéridées (Etudes des gites minéraux de France), 58 pages, 34 planches in-4^o, dont 3 doubles, Lille, 1930.
70. — Les Charbons d'Algues. *Congrès Intern. des Mines, de la Métallurgie et de la Géologie appliquée*, Liège, 1930, 2 feuilles, 7 planches hors texte, 12 figures dans le texte.
71. — Espèces végétales recueillies dans le Conglomérat houiller de Roucourt (en collaboration avec P. CORSIN). *Congr. Intern. des Mines et de la Géologie appliquée*, Liège, 1930, p. 147-158, 2 planches in-4^o.
72. — Le Sondage du Sanguinet (Gard). Extrait du Livre Jubilaire du Centenaire de la Société géol. de France, juillet 1930, p. 121-132.
73. — Observations sur la valeur des flores fossiles pour la détermination de l'âge relatif des terrains. *Congr. Intern. de Botanique*, Cambridge, 1930.
74. — Observations sur la position systématique des Ptéridospermées et sur la classification générale des végétaux vasculaires. *Congrès Intern. Botanique*, Cambridge, 1930, p. 478.

1931

75. — Excursion dans les houillères anglaises (en collaboration avec P. CORSIN). *Ann. Soc. Géol. Nord*, t. LV, p. 307.

1932

76. — Bassin houiller de la Sarre et de la Lorraine, 1^o Flore fossile, 2^o fascicule : Aléthoptéridées, 40 pages, 31 planches in-4^o, dont 1 double, Lille 1932.
77. — Observations sur les Cladoxylées de Saalfeld. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 195, p. 1.303.
78. — Quelques résultats des récentes explorations géologiques du bassin houiller du Nord de la France et présentation d'une grande carte géologique nouvelle du bassin (en collaboration avec P. PRUVOST). *Revue de l'Industr. Minér.*, n^o 282, p. 365, 3 planches.
79. — 1922 à 1932 : Rapports annuels sur les tournées effectuées dans le bassin houiller du Nord de la France (en collaboration avec Ch. BARROIS et P. PRUVOST). *Bull. Carte Géol. de France* n^o 151 (1922-23) n^o 155 (1923-24), n^o 158 (1924-25), n^o 162 (1925-26), n^o 170 (1927-28), n^o 176 (1928 à 1931).

1933

80. — Valeur morphologique du rachis primaire des Cladoxylées et des Zygoptéridées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 196, p. 364.
81. — Spécification des *Cladoxylon* et des *Clepsydropsis* de Saalfeld. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 196, p. 635.

82. — Observations sur les *Alethopteris* et sur les *Mariopteris* de la Sarre et de la Lorraine décrits par P. KESSLER en 1915 (en collaboration avec P. CORSIN). *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. LVII, p. 19.
83. — Caractères floristiques des terrains encadrant le niveau marin de RIMBERT (en collaboration avec P. CORSIN). *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. LVII, p. 27-47.
84. — Observations sur l'évolution de la flore pendant la période dévonienne et sur la première flore houillère. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. 58, p. 75-91.
85. — Observations sur la classification des Fougères anciennes (Paléoptéridales) du Dévonien et du Carbonifère. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. 80, p. 527-537.
86. — Observations sur les flores houillères de Pensylvanie (régions de Wilkes-Barre et de Pittsburgh), en collaboration avec Wm.-C. DARRAH. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 197, p. 1.451.
87. — *Ibid.* *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. 58, p. 211-224.
88. — Les flores houillères d'Amérique d'après les travaux de David WHITE. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. 58, p. 231-254.

1934

89. — Observations sur la classification des vrais *Pecopteris*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 199, p. 438.
90. — Structure du bassin houiller du Pas-de-Calais dans sa région centrale (en collaboration avec P. PRUVOST). *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. 59, p. 97-108, 1 planche.

1935

91. — Contribution à l'étude des Cladoxylées de Saalfeld, *Paläontographica*, Abt. B, Vol. LXXX, p. 101-170, 25 planches in-4°, 28 figures dans le texte.
92. — Découverte d'une flore dans les lydienes du Carbonifère de la Montagne Noire (en collaboration avec R. BOEHM et P. CORSIN). *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 200, p. 1.344.
93. — Nouvelles corrélations stratigr. entre le Carbonifère des États-Unis et celui de l'Europe Occidentale d'après le mémoire de MM. JONGMANS et GOTHAN. *Ann. Soc. Géol. du Nord*, t. 59, p. 25-38.
94. — Sur la notion d'espèce en matière de végétaux paléozoïques. *Congr. Intern. de Bot., Amsterdam*, septembre 1935.
95. — La question du Westphalien et du Stéphanien en France (en collaboration avec P. PRUVOST). *Congr. Intern. de Stratigr. Carbonif. Heerlen*, septembre 1935.
96. — Tableaux des flores successives du Westphalien supérieur et du Stéphanien, en vue de préciser les caractères distinctifs et l'autonomie des différentes assises. *Congr. Intern. Stratigr. carbonifère Heerlen*, septembre 1935.

1936

97. — Quatre observations fondamentales pour la compréhension de l'organisation des végétaux vasculaires. *C. R. Acad. Sc.*, t. 203, p. 106, 6 juillet 1936.
98. — Sur les plantules des Angiospermes, des Fougères et des Lycopodes. *C. R. Acad. Sc.*, t. 203, p. 204, 15 juillet 1936.
99. — Sur l'indépendance relative des grands groupes de végétaux vasculaires (en collaboration avec P. CORSIN). *C. R. Acad. Sc.*, t. 203, p. 465, 24 août 1936.

1937

100. — Comment l'examen d'une seule section transversale de la tige permet de comprendre l'organisation, l'ontogénie et la phylogénie d'une plante ancienne. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1937, 10^e sér., t. XIX, p. 25-32.
101. — Reconstructions originales de plusieurs types de végétaux houillers pour la salle de l'Evolution des Plantes (Section de Biologie végétale) au Palais de la Découverte : *Lepidodendron*, *Bothrodendron*, *Sigillaria*, *Calamites*, *Alethopteris*, *Ionchopteris*, *Neuropteris*, *Odontopteris* et *Sphenopteris*, exécutées avec le concours de deux artistes Mlle M.-R. DALMAR de Lille et Mlle Madeleine AIME de Douai.
102. — La végétation houillère, ses origines, son évolution in Livret : Hérédité, Mutation, Evolution par L. BEARINGHEM, P. BERTRAND, P. GUÉRIN, Th.-J. STOMPS, Publication de la Section de Biologie végétale, Palais de la Découverte, Exposition Internationale 1937. Masson et C^{ie} édit., p. 77-94.
103. — Rapport sur l'étude et la recherche des plantes fossiles aux Colonies. *Congr. de la Recherche scientifique dans les territoires d'outre-mer*, Paris, septembre 1937.
104. — Remarques sur l'ontogénie comparée des Phanérogames vivantes et fossiles. *C. R. Acad. Sc.*, t. 205, octobre 1937.
105. — Ontogénie et Anatomie comparées des Végétaux vasculaires. *Bull. Soc. bot. Fr.*, novembre 1937.
106. — Isolement précoce de toutes les classes et de toutes les grandes divisions des végétaux vasculaires. *Bull. Soc. bot. Fr.*
107. — Sur l'apparition successive et soudaine des différents groupes de végétaux vasculaires. *C. R. Acad. Sc.*, t. 205, 1937, p. 1.253.

1938

108. — *Ibid.* *C. R. Acad. Sc.*, t. 206, 1938, p. 1.313.
109. — Phylogénie des végétaux vasculaires (en collaboration avec P. CORSIN. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. 85, 1938, p. 331-348 et p. 503.

1939

110. — Nouvelles observations sur les Fougères primitives du genre *Cladoxylon*. *C. R. Acad. Sc.*, t. 209, 1939, p. 839.
111. — Persistance de la structure rhyniale dans les rameaux aériens des végétaux fossiles et dans les plantules des végétaux vasculaires actuels. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. 86, p. 426.

1940

112. — De l'influence du double phénomène de différenciation hâtive et de télescopage sur l'organisation des plantules des Phanérogames. *C. R. Acad. Sc.*, t. 210, p. 55.
113. — L'organisation anatomique des plantules des Conifères et ses conséquences les plus immédiates pour la phylogénie des végétaux vasculaires. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. 87, 1940, p. 1 à 11.
114. — Orientation des racines et radicelles diarches des Fougères et des Phanérogames par rapport à la tige ou à la racine mère. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. 87, p. 84 à 97.

1941

115. — Solution du problème posé par l'ontogénie comparée des plantules des Phanérogames. *C. R. Acad. Sc.*, t. 212, p. 712.
116. — Observations au sujet d'une note de M. E. BOUREAU sur les dispositions vasculaires excentriques et pseudo-excentriques. *C. R. Acad. Sc.*, t. 212, p. 926.
117. — Anatomie comparée des Ptéridospermées et des Filicales primitives. *C. R. Acad. Sc.*, t. 213, p. 143.
118. — Remarques sur l'organisation générale des *Clepsydropsis*. *C. R. Acad. Sc.*, t. 213, p. 294.
119. — La loi de récapitulation ontogénique et phylogénique appliquée aux plantes fossiles. *C. R. Acad. Sc.*, t. 213, p. 880.
120. — Leçon inaugurale. *Bull. du Muséum nat. d'Hist. nat.*, 2^e sér., t. XIII, n^o 5, p. 369-391.
121. — Nouvelles classification des Filicales primitives. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. 88, p. 621-635.

1942

122. — Quels sont les dispositifs ancestraux hérités des végétaux dévonien, qui peuvent avoir subsisté chez les Angiospermes actuelles ? (en collaboration avec Ch. DEHAY). *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. 89, p. 203-210.
123. — Sur l'existence d'une structure primaire exarche dans les plantules des Angiospermes. *C. R. Acad. Sc.*, t. 215, p. 284.

1943

124. — Les trois aspects de la loi de récapitulation ontogénique et phylogénique chez les végétaux vasculaires. Livre jubilaire du Prof. HOCHREUTNER. *Boissiera*, VII, p. 231-247, Genève 1943.
125. — Préface du Livre de L. EMBERGER intitulé « Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants (Eléments de paléobotanique et de morphologie comparée) », MASSON. Edit. Paris.

COMPTES RENDUS — ANALYSES — NOTICES

126. — Conférence sur les Charbons et leur mode de formation, faite par Ch. Eug. BERTRAND à la Société industrielle d'Amiens le 13 janvier 1904. Résumé. *Bull. Soc. linnéenne du Nord de la France*, t. XVII, n^o 362, 1904, p. 64.
127. — Contribution à l'étude de la Flore alpine du Nord de la République Argentine, par F. FRIES (Upsal). Analyse. *Bull. Soc. linn. Nord de la France*, t. XVII, 1905, p. 270.
128. — Quelques notes sur le South-Kensington Natural History Museum (British Museum) (1^{er} voyage en Angleterre). *Bull. Soc. linn. Nord de la France*, t. XVII, 1905, p. 390.
129. — Les phénomènes glaciaires de l'époque permo-carbonifère. Indications climatiques fournies par la flore. *Ann. Soc. géol. du Nord*, t. XXXVIII, 1909, p. 92, 34 pages.

130. — Les zones climatiques à l'époque secondaire. Analyse d'un travail de W. GOTHAN. *Ann. Soc. géol. du Nord*, t. XXXVIII, 1909, p. 157.
131. — Compte rendu de l'excursion au bois de Colfontaine. *Ann. Soc. géol. du Nord*, t. XXXVIII, 1909, p. 369.
132. — Étude sur la structure anatomique d'un *Lepidostrobus* du bassin houiller du Donetz, par M. ZALESSKY. Analyse. *Bull. Soc. linn. du Nord de la France*, t. XX, 1910, p. 36.
133. — Note sur la découverte de végétaux houillers à structure conservée en Belgique et en Russie. *Ann. Soc. géol. du Nord*, t. XXXIX, 1910, p. 97.
134. — Sur quelques végétaux fossiles de la grande oolithe de Marquise, par R. ZEILLER. Analyse. *Ann. Soc. géol. du Nord*, t. XLI, 1912, p. 160.
135. — Mémoire sur le Carbonifère du Nord de la France, par A. CARPENTIER. Analyse. *Revue générale des Sciences*, 15 mai 1914.
136. — L'Œuvre scientifique de C. GRAND'EURY. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4^e série, t. XIX, 1919, p. 148-162.
137. — The living Cycads, par Ch. J. CHAMBERLAIN. Analyse. *Revue générale des Sciences*, 1919.
138. — The carboniferous flora of the Fern-ledges of St.-John (New-Brunswick), par M. C. STOPES. Analyse. *Ann. Soc. géol. du Nord*, 1919.
139. — Volume IV des Fossil plants de A. C. SEWARD. Analyse. *Revue générale des Sciences*, 1920.
140. — Les Algues des Bogheads et leurs représentants modernes, d'après les travaux de M. ZALESSKY et R. THIESSEN. Conférence non publiée, faite à la Société géologique du Nord, février 1927.
141. — Conférence sur les Algues des Bogheads d'Australie, d'Autun et d'Ecosse, avec projections. *Congr. intern. de bot.*, Cambridge, août 1930. Résumé seul publié.
142. — Flores permienes des limites ouraliennes de l'Angaride, par M. ZALESSKY. Analyse. *Ann. Soc. géol. du Nord*, t. LIII, 1928, p. 115.
143. — Flores houillères et permienes du Shansi central, par T. G. HALLE. Analyse. *Ann. Soc. géol. du Nord*, t. LIII, 1928, p. 270.
144. — L'*Eospermatopteris* du Dévonien supérieur de Gilboa (présentation d'échantillons donnés par le Musée d'Albany au Musée houiller de Lille et d'un tableau de cours exécuté par A. LOUCHAR). *Ann. Soc. géol. du Nord*, t. LIII, 1928, p. 292.
145. — Handbuch der Paläobotanik, par Max HIRMER, vol. 1. Analyse. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. 77, 1930.
146. — Origine des végétaux vasculaires peuplant la surface des continents. Traduction in extenso d'une conférence de F. O. BOWER. *Revue générale de Botanique*, t. XLIII, 1931.
147. — Size and form in plants, par F. O. BOWER. Analyse. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. 78, 1931, p. 231.
148. — Plant-life through the ages, par A. C. SEWARD. Analyse. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. 79, 1932.
149. — Paläohistologie der Pflanzen, par Elise HOFMAN. Analyse. *Revue de Paléontologie*, Liège, 1936.
150. — Primitive landplants, par F. O. BOWER. Analyse. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. 84, 1937.

TABLE DES MATIÈRES

LES VÉGÉTAUX VASCULAIRES

<i>Préface</i>	7
<i>Avertissement au lecteur</i>	9
I. — <i>Les grands faits de l'histoire de l'Anatomie végétale.</i>	13
II. — <i>Méthodes et grandes théories de Morphologie végétale</i>	19
Importance des méthodes	16
Récolte des faits	19
Travail de la pensée. Raisonnement. Manière d'interpréter. et de classer les faits	21
Méthodes classiques et méthodes routinières. Nécessité des contrôles multiples.	22
Méthode objective et réaliste. Importance des caractères anatomiques pour la morphologie évolutive.	24
Considérations générales sur l'évolution.	26
Unité des êtres vivants.	26
Conception de l'arbre généalogique. Divergence des rameaux	26
Probabilité d'un arbre généalogique unique pour tous les êtres vivants.	27
Continuités des séries évolutives et affirmation de l'existence d'un ancêtre commun à deux groupes donnés	28
Les principes de NAEGELI et l'organophylogénèse	28
Division du travail et spécialisation chimique	30
Principe de l'évolution différentielle des parties	31
Importance de la biochimie	32
Principes fondamentaux et règles générales qui doivent intervenir dans toutes les recherches relatives à l'évolution	33
Aperçu sur les grandes théories de morphologie végétale depuis le xvi ^e siècle	35
Les anciens auteurs	35
La théorie d'URPFLANZE ou doctrine de la métamorphose de GOETHE . .	37
La morphologie idéaliste (GOETHE-BRAUN)	41
La théorie des phytons et ses variantes (théories foliaires)	43
La théorie de revêtement cortical	46
La théorie du péricaulome.	46
Conclusion.	47
III. — <i>Morphogénèse.</i>	49
Diverses sortes de morphologie. Rôle de la morphologie évolutive. La morphologie expérimentale.	49
Notions de métamorphoses réelles actuellement observables	53
Réflexions d'ordre général.	59
Valeur morphologique de tous les appendices foliacés produits par les plantes	59
Anomalies et monstruosité	57
Fleurs virescentes.	60
Cônes virescents	62

	Exemples de retours ataviques.	63
	Exemples de prolifération avec dissociation dus au parasitisme.	64
	Réapparition de structures ou de formes ancestrales sous l'action de traumatismes de l'Âge ou du parasitisme	65
	Conclusions générales. Réalisation des formes corporelles	66
IV. —	<i>La théorie du mériphyte ou de la filicale primitive d'O. Lignier</i>	69
	Origine dichotomique des membres végétaux vasculaires	70
	Caractères morphologiques des premiers végétaux vasculaires. Notions des cauloïdes et phylloïdes	74
	Caractérisation des filicales primitives	75
	Définition des mériphytes.	75
	Individualisation des tiges.	75
	Différenciation des mériphytes et origine des limbes.	76
	Position des sporanges	77
	Origine des racines. Différenciation d'un appareil radical. Données complémentaires	77
	Récapitulation des principales notions mises en œuvre.	76
	Notion du rhizome primordial.	80
	Conclusion.	82
V. —	<i>La notion de protostèle.</i>	85
	La théorie du faisceau de Ch. Eug. BERTRAND	85
	Aperçu sur la théorie de la stèle (monostélie, polystélie, astélie, méris- tèle, motostèle, siphonostèle, eustèle, actinostèle etc.	87
	Conclusion.	91
VI. —	<i>Méthode générale d'investigation anatomique applicable aux filicales primitives, aux Fougères actuelles voisines des Osmundacées et aux Ptéridospermées, ainsi qu'aux Lycopodiales et aux Equisetales</i>	93
VII. —	<i>La loi de récapitulation phylogénique (loi de Serres-Muller) et ses applications.</i>	97
	La loi	97
	Aperçu historique sur l'application aux végétaux anciens et primitifs de la loi de biogénétique fondamentale.	99
	Les extensions successives de la loi de récapitulation ontogénique et phylo- génique, appliquée aux végétaux anciens ou primitifs. Période actuelle de l'application.	105
	Conclusion finale	107

APPENDICES

I. —	<i>Leçon faite au Muséum National d'Histoire Naturelle, le 12 juin 1941.</i>	111
II. —	<i>Nouvelle classification des filicales primitives.</i>	133
III. —	<i>Quels sont les dispositifs ancestraux, hérités des végétaux devoniens, qui peuvent avoir subsisté chez les angiospermes actuelles ?</i>	149
IV. —	<i>Les trois aspects de la loi de récapitulation ontogénique et phylogénique chez les végétaux vasculaires.</i>	159
V. —	<i>Sur l'existence d'une structure primaire exarche dans les plantules des angios- permes.</i>	171
VI. —	<i>Liste des travaux de Paul Bertrand.</i>	175