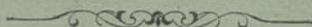


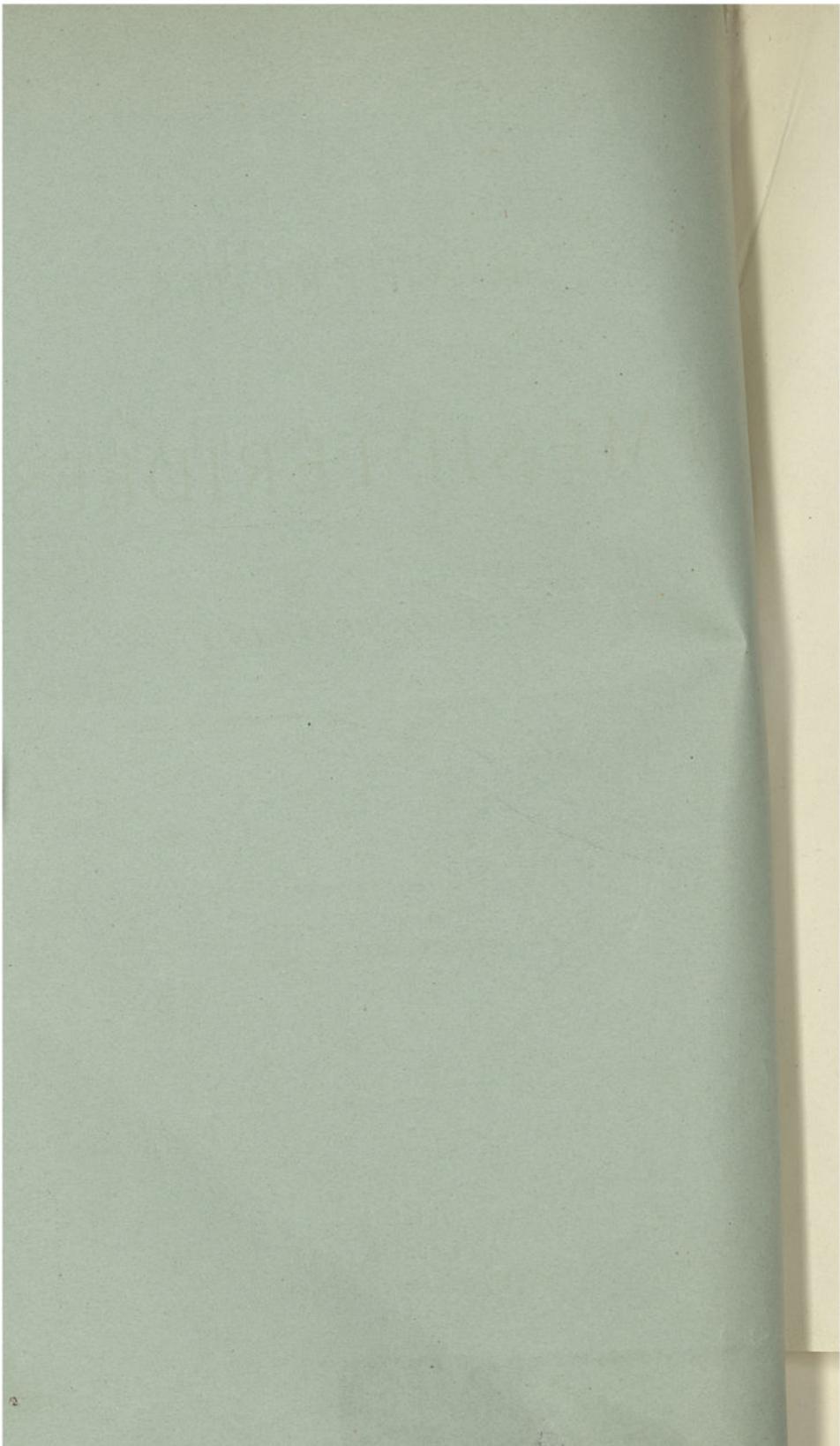
RECHERCHES  
SUR LES  
TMÉSIPITÉRIDÉES

*Par C.-Eg. BERTRAND*

Professeur de Botanique à la Faculté des Sciences de Lille.



LILLE  
IMPRIMERIE L. DANEL.  
—  
1885.



*M. J. Gosselin*

*avec un vœu affectueux*

*de son dévoué collègue*

*C. G. Bertrand*

RECHERCHES  
SUR LES  
TMÉSIPTERIDÉES

*Par C.-Eg. BERTRAND*

Professeur de Botanique à la Faculté des Sciences de Lille.

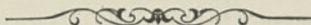
Université des Sciences et Technologies de Lille

Sciences de la Terre

Laboratoire de Paléontologie et  
Paléogéographie du Paléozoïque

UMR 8014 du CNRS

F - 59655 Villeneuve d'Ascq Cedex (France)



LILLE

IMPRIMERIE L. DANIEL

—  
1883.

*Nature 000076  
no 843  
BERT-70*

RECHERCHES

TMESIP TÉRIDEES

PAR C. BERTHIAUD

PARIS, CHEZ M. LAFFITE, 1844



PARIS, IMPRIMERIE L. DANEL

RECHERCHES

sur les

# TMÉSIPTERIDÉES

*A Madame*

ZILIA BRUN

INTRODUCTION.

11. — Dans son *Histoire des Végétaux fœtaux* Ad. Brongniart a réparti tous les genres des Cr.

*Hommage respectueux de l'auteur reconnaissant.*

Les Fougères.  
Les Marattiacées.  
Les Lycopodiées.  
Les Psilotacées.  
Les Characées.

Par suite même de la nature des caractères employés par Brongniart dans sa classification, il s'est trouvé qu'une de ces familles, celle des Lycopodiées, a été formée par le réunion de genres qui n'ont entre eux aucun caractère positif commun. Comme il avait toujours pour tous les groupes végétaux, fondés sur l'absence de caractères positifs communs, la famille des Lycopodiées de Brongniart contient des étrepidiacées qui forment à part d'une seule main une unité qui ne pourrait les faire rentrer dans les autres groupes. Tous

Nature 0000746  
no 843  
BERT-70

ALPHABETIQUE

TABLES ALPHABETIQUES

A. A. A.

ALPHABETIQUE

ALPHABETIQUE

ALPHABETIQUE

RECHERCHES  
SUR LES  
TMÉSIPTERIDÉES

---

INTRODUCTION.

1. — Dans son *Histoire des Végétaux fossiles* Ad. Brongniart a réparti tous les genres des Cryptogames vasculaires, en cinq familles :

Les FOUGÈRES ,  
Les MARSILÉACÉES ,  
Les LYCOPODIACÉES ,  
Les ÉQUISÉTACÉES ,  
Les CHARACÉES .

Par suite même de la nature des caractères employés par Brongniart dans sa classification, il s'est trouvé qu'une de ces familles, celle des Lycopodiacées, a été formée par la réunion de genres qui n'ont entre eux aucun caractère positif commun. Comme il arrive toujours pour tous les groupes végétaux fondés sur l'absence de caractères positifs communs, la famille des Lycopodiacées de Brongniart contient des êtres disparates que l'on a placés côte à côte uniquement parce qu'on ne pouvait les faire rentrer dans les autres groupes. Toute

sa vie, l'illustre auteur de l'*Histoire des Végétaux fossiles* se préoccupa des dissemblances profondes qu'offraient entre eux les divers genres de sa famille des Lycopodiacées, et s'efforça de justifier leur rapprochement. Mais de tous les arguments que Brongniart invoqua à l'appui de sa manière de voir, le seul important à mon avis fut qu'il crut avoir constaté dans un genre fossile à port de Lycopodiacée des caractères que l'on retrouve isolés aujourd'hui dans les genres : *Selaginella*, *Lycopodium*, *Isoetes*, *Psilotum*. Je laisse à l'avenir le soin de dire ce qu'il faut accepter des ressemblances entrevues par Brongniart entre les Lycopodiacées actuelles et les Lépidodendrées, et par suite ce qu'il faut penser du degré de parenté possible des genres qu'il a réunis dans ces deux familles.

2. — Depuis les observations de Brongniart, les divers travaux dont les Lycopodiacées ont été l'objet ont tous montré qu'il y a lieu d'éloigner beaucoup les uns des autres les genres que le grand anatomiste français avait réunis dans cette famille, sans cependant rattacher ces genres aux autres familles des Cryptogames vasculaires. Sous l'influence de cette idée, on a d'abord partagé les Lycopodiacées de Brongniart en deux grandes tribus : Les Lycopodiacées à spores d'une seule espèce, ou LYCOPODIACÉES HOMOSPORÉES, et les Lycopodiacées à spores de deux espèces ou LYCOPODIACÉES HÉTÉROSPORÉES. Dans ces dernières années, chacune de ces tribus a été divisée à son tour, et M. J. Sachs a cru devoir élever au rang de famille chacune de ces nouvelles subdivisions. D'après cet auteur, les Lycopodiacées de Brongniart seraient une grande classe comprenant deux sous-classes définies par leur homosporisme ou leur hétérosporisme (1), et toutes les Lycopodiacées actuelles devraient être réparties en cinq familles distinctes.

(1) Je ne pense pas qu'il faille attribuer à ce caractère de l'homosporme et de l'hétérosporisme une valeur aussi grande qu'on est porté à le faire dans la plupart des travaux modernes. Ce caractère, en ce qui concerne les Lycopodiacées et on peut dire toutes les Cryptogames vasculaires, ne concorde nullement avec les résultats auxquels conduisent les recherches anatomiques et morphologiques. Je ne vois dans cette différence de l'homosporme et de l'hétérosporisme qu'une localisation plus ou moins hâtive de la sexualité à laquelle il ne faut guère attacher plus d'importance qu'aux caractères tirés du Système sexuel de Linné. Chacun sait en effet surtout depuis les belles recherches de Renault sur les Astérophylites que les êtres les plus proches parents montrent les différences les plus tranchées sous le rapport de l'homosporme et de l'hétérosporisme. L'emploi de ce caractère pour établir des sous-classes a donc pour effet d'écarter des êtres très voisins et de rapprocher l'un de l'autre des êtres fort dissemblables.

3. — Les LYCOPODIACÉES HOMOSPORÉES actuelles ne comprennent que quatre genres :

Le genre *Lycopodium*, seul représentant vivant de la famille des LYCOPODIÉES ;

Le genre *Phylloglossum*, dont on a fait la famille monogénérique des PHYLLOGLOSSÉES ;

Les genres *Tmesipteris* et *Psilotum* qui forment à eux deux la famille des TMÉSIPTÉRIDÉES.

4. — Les TMÉSIPTÉRIDÉES actuelles se distinguent au premier coup d'œil de toutes les autres Lycopodiacées homosporées par la configuration générale de leur corps qui est fort différente de celle des êtres auxquels on les avait associées, et par leurs sporanges pluriloculaires latéraux, *d'autres disent terminaux*, solitaires non agglomérés en épis. L'ensemble de ces caractères différentiels a paru suffisant à M. Sachs pour attribuer au groupe si restreint des Tmésiptéridées la valeur d'une famille. Ce sont des considérations de même ordre qui ont conduit ce même auteur à attribuer également la valeur de famille aux groupes monogénériques formés par les genres *Lycopodium* et *Phylloglossum*. Depuis, M. J. Sachs, tous les auteurs qui ont écrit sur le même sujet ont adopté l'opinion de ce savant. — Il n'y a point lieu de s'étonner de voir ainsi élever au rang si important de familles, les groupes végétaux ci-dessus bien que chacun d'eux ne contienne qu'un ou deux genres. Tous ces végétaux sont extrêmement anciens, tous sont manifestement en voie d'extinction. Ce sont les derniers survivants de familles végétales qui avaient atteint l'apogée de leur développement bien avant la fin de la période houillère. Ces familles végétales dont les genres furent puissants et nombreux au temps jadis, se sont éteintes peu à peu. Aujourd'hui, elles sont mono ou bi-génériques. Bientôt elles auront disparu à tout jamais de la surface de notre planète. En attendant leur extinction complète, leurs derniers représentants se sont presque tous réfugiés vers les régions chaudes du globe terrestre.

5. — De tout temps les Tmésiptéridées ont été considérées comme des types aberrants; d'abord à cause de leur port particulier et de leurs sporanges pluriloculaires, puis plus tard à cause de leur structure. Jusqu'ici cette structure n'a pu être expliquée par aucun des ana-

tomistes qui s'en sont occupés. Devant cette impuissance *reconnue* de toutes les théories existantes, j'ai regardé comme nécessaire de venir montrer la valeur des Méthodes et des Théories générales que j'ai exposées dans mes recherches antérieures sur les FAISCEAUX et sur les MEMBRES DES PLANTES VASCULAIRES, en appliquant les unes et les autres à l'étude de types exceptionnels échappant jusqu'alors à toutes les règles établies. Après de longues recherches, il m'a semblé que mes analyses rendaient compte de tous les faits anatomiques et morphologiques que j'ai rencontrés chez les Tmésiptéridées. Ce sont les résultats de ces analyses que je me propose de formuler dans ce mémoire. C'est donc non-seulement le désir de connaître plus à fond des types aberrants comme les *Psilotum* et les *Tmesipteris* qui m'a conduit à entreprendre ce travail, mais encore et surtout le besoin de contrôler en les appliquant à une structure anatomique demeurée inconnue, les nouvelles méthodes dues à mes recherches antérieures. Ce mémoire sur les Tmésiptéridées actuelles doit donc être considéré non-seulement comme une partie de mes études sur les Lycopodiées, mais encore et surtout comme une nouvelle application de mes recherches sur les Faisceaux et sur les Membres des Plantes vasculaires.

6. — Dans ce premier mémoire sur les Tmésiptéridées, je me bornerai à faire connaître leur configuration extérieure et leur structure à l'état adulte. L'absence de matériaux suffisamment variés me force à remettre à plus tard tout ce qui a trait à leur embryogénie et aux phases de leur première jeunesse. Ce n'est point sans un vif regret que je me vois dans la nécessité de procéder ainsi ; car les deux genres que je vais étudier sont remarquables à la fois par leur extrême simplicité et par leur dégradation. Les *Psilotum* sont en effet des plantes épiphytes humicoles. Les *Tmesipteris* sont des plantes parasites qui ont conservé leur coloration verte.

7. — J'ai divisé ce mémoire en cinq chapitres : Le premier est consacré à la morphologie des *Psilotum* adultes ; le second à la structure des *Psilotum* adultes. Le troisième comprend la morphologie et la structure des *Tmesipteris* adultes ; le quatrième qui sert de conclusion aux trois premiers renferme les résultats fournis par la comparaison des deux genres *Psilotum* et *Tmesipteris*. J'ai consacré le dernier cha-

pitre à une revue critique des recherches dont les Tmésiptéridées ont été l'objet de la part des auteurs qui m'ont précédé.

8. — En terminant cette Introduction qu'il me soit permis d'adresser mes remerciements à M. le Professeur J. J. Kickx et à M. Oswald de Kerchove pour la bienveillance avec laquelle ils ont mis à ma disposition les Tmésiptéridées du Jardin botanique de Gand. Je prie en outre M. le Baron F. v. Müller de vouloir bien agréer l'expression de ma vive gratitude pour tous les échantillons qu'il m'a envoyés de Melbourne et qui m'ont servi au cours de cette étude.

Aux noms de ces savants, je dois joindre celui de M. Delombaerde, horticulteur à Béthune qui m'a donné de magnifiques spécimens de *Psilotum triquetrum*, vivant en demi-parasites sur des *Aspidistra*.

9. — Mes recherches sur les Tmésiptéridées ont été faites pendant les années 1875, 1876, 1877, 1879, 1880, 1881. Depuis 1878, j'enseigne publiquement dans mon Cours de licence de la Faculté des sciences de Lille, la plupart des idées exprimées dans ce travail. Si je me décide à les publier aujourd'hui, c'est que devant les difficultés matérielles que je rencontre pour compléter tous les points de la Monographie des Tmésiptéridées à laquelle je travaille depuis six ans, je crois inutile d'attendre plus longtemps. Je pense aussi qu'il peut être utile aux paléo-botanistes de connaître mieux qu'ils ne peuvent le faire aujourd'hui, l'organisation de types anciens que l'on compare souvent aux *Lepidodendron* et aux *Psilophyton*. Cette application de règles toutes nouvelles montrera en même temps à ces savants les points qu'ils doivent s'efforcer de mettre en relief lorsqu'ils ont à indiquer les affinités probables de genres fossiles disparus aujourd'hui. — Enfin il m'a semblé en relisant la *Phytographie*, de M. A. de Candolle qu'il était bon de suivre ce conseil « *publier en son temps un travail préparé et écrit depuis plusieurs années.* »



## CHAPITRE PREMIER.

### DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

ET

### MORPHOLOGIE DES *PSILOTUM*.

#### SOMMAIRE.

##### § I. Espèces du genre *Psilotum*. — Leur distribution géographique.

1. Nomenclature des espèces.
2. Distribution géographique des espèces.

##### § II. Morphologie des *Psilotum*.

1. Choix d'une espèce type.
2. Ensemble d'une touffe de *Psilotum triquetrum* adulte. — Habitat des *Psilotum*.
3. La Griffes ou partie souterraine du *Psilotum triquetrum*. — *a*). Branches simples souterraines. (Configuration des branches simples souterraines. Direction des branches simples souterraines. Ramification régulière des branches simples souterraines). — *b*). Sympodes de branches simples souterraines. (Formation des sympodes de branches simples souterraines. Caractères de ces sympodes.) — *c*). Cladodes souterrains. (Mode de formation des cladodes souterrains. Cladodes de deux branches simples. Cladodes de quatre, puis de  $n$  branches simples. Cladodes à développement sympodique. Ramification d'un cladode par bifurcation.) — *d*). Sympodes de cladodes souterrains. — *e*). Cladodes produisant les pousses aériennes souches. (Mode de formation de ces cladodes. — Caractères de ces cladodes.)
4. Les Rameaux aériens du *Psilotum triquetrum*. — *a*). Rameaux ou cladodes

souches. (Mode de formation des cladodes souches. Configuration des cladodes souches. Ramification des cladodes souches.) — b.) Rameaux ou cladodes de second ordre. (Mode de formation des cladodes de second ordre. Configuration des cladodes de second ordre. Ramification des cladodes de second ordre). — c.) Rameaux ou cladodes de troisième, de quatrième . . . ., de même ordre. — d.) Rameaux ou cladodes terminaux. — e.) Rameaux aériens simples. — f.) Rameaux ou cladodes sporangifères.

5. Les Frondes du *Psilotum triquetrum*.
6. Les Glandes disséminatrices ou Sporangies du *Psilotum triquetrum*.
7. Comparaison des diverses espèces du genre *Psilotum* au point de vue morphologique.

## § I. ESPÈCES DU GENRE PSILOTUM. — LEUR DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

1. — On connaît aujourd'hui quatre espèces de *Psilotum* vivants.

*Ps. triquetrum*. Sw. (1).

*Ps. complanatum*. Sw. (2).

*Ps. flaccidum*. Wall. (3).

*Ps. capillare*. Bl.

2. — Le *Psilotum triquetrum*. Sw., se rencontre dans toutes les régions chaudes du globe. Sa présence a été constatée dans les contrées suivantes : Ile de l'Ascension, Ile Ste-Hélène, Ile de Madagascar, Ile de la Réunion, Ile Maurice, Ile de Ceylan. Hindoustan, Indo-Chine, Presqu'île de Malacca, Iles Malaises, Iles Philippines, Iles de la Société, Iles Sandwich, Nouvelle Hollande, Colombie, Floride, Caroline, Mexique, Iles de l'Archipel des Antilles, Brésil, Pérou.

Le *Psilotum complanatum*. Sw., habite la Jamaïque, le Mexique, les îles Philippines, l'Archipel de la Société, les Iles Sandwich.

Le *Psilotum flaccidum*. Wall. habite Singapoore, Java et Taïti.

Le *Psilotum Capillare* Bl. habite Java et les îles Philippines.

J'ai résumé cette distribution géographique des *Psilotum* dans la carte ci-jointe.

(1) Cette espèce a pour synonymes : *Bernhardia dichotoma*. Will. *Lycopodium nudum*. Linn. *Cryptogamia stachyopterides*. Desf. *Equisetum purpuraceus*. Bory, Saint-Vincent. *Psilotum floridanum*. Michx. *Ps. dichotomum*. Link. *Hoffmannia aphylla*. Willd. *Ipphia polyquetra*. D. P. Th. *Tristeca aristata*. Palis Bauv. *Buchosia furtiflora*. Commers.

(2) Cette espèce a pour synonyme : *Bernhardia complanata*. Willd.

(3) Cette espèce a pour synonymes : *Psilotum complanatum*. Bl. *Ps. Pervillei*. Dcne.

Fig. 115.

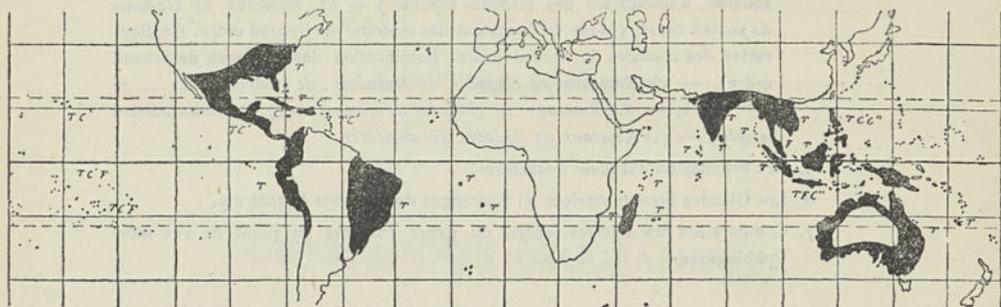


Fig. 115. — Carte planisphère représentant la distribution géographique des *Psilotum* à la surface du globe.

T Régions habitées par le *Psilotum triquetrum*. Sw.

C' Régions habitées par le *Psilotum complanatum*. Sw.

F Régions habitées par le *Psilotum flaccidum*. Wall.

C'' Régions habitées par le *Psilotum capillare*. Bl.

## § II. MORPHOLOGIE DES PSILOTUM.

1. — Nous prendrons comme espèce type le *Psilotum triquetrum*. Sw. Cette espèce est de beaucoup la plus répandue à la surface du globe, la mieux représentée dans les herbiers; de plus, on la trouve vivante dans un grand nombre de jardins botaniques. Parfois, le *Ps. triquetrum* apparaît spontanément dans les serres chaudes. Ce fait se produit lorsque dans les terres de rempotage se trouvent mêlés accidentellement des débris de racines provenant de plantes reçues récemment des régions tropicales. Cette apparition spontanée du *Ps. triquetrum* est due à ce que des fragments de sa griffe souterraine demeurés accolés aux débris de racines oubliés dans la terre de rempotage, se sont développés inaperçus pendant un laps de temps plus ou moins long après lequel seulement l'apparition des pousses aériennes est venue tout-à-coup révéler sa présence.

2. — Dans un pied de *Ps. triquetrum* adulte on distingue au premier coup d'œil :

1° Une partie souterraine ou griffe formée de branches très rameuses,

rigides, cassantes, dont les fragments placés dans des conditions favorables de végétation donnent de nouveaux pieds.

2° Une partie aérienne, formée de branches vertes, dressées, très rameuses, qui portent des frondes et des sporanges. Ces pousses aériennes sont issues de la griffe, leur croissance est limitée.

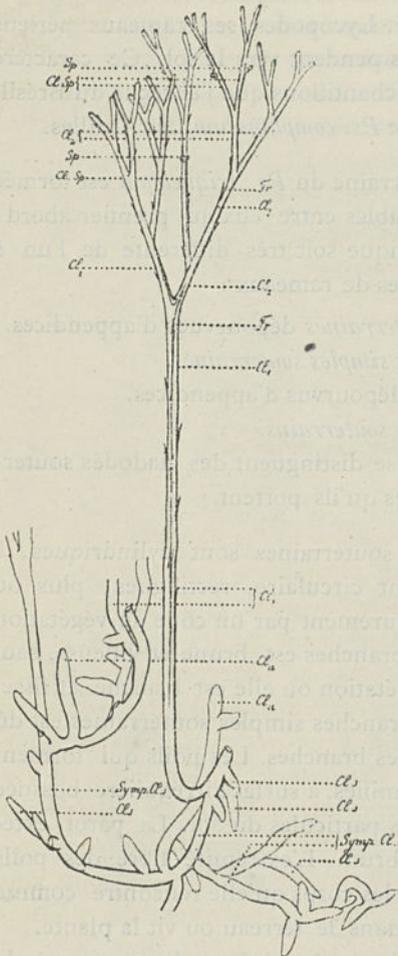


Fig. 116.

Fig. 116. — Ensemble d'un pied adulte très vigoureux de *Psilotum triquetrum*.

Cl. s. Cladodes souterrains.

Symp. Cl. s. Sympodes de cladodes souterrains.

Cl. a. Cladodes aériens.

Cl<sup>1</sup>. Cladodes souches ou rameaux aériens de premier ordre.

Cl<sup>2</sup>. Cladodes de second ordre ou rameaux aériens de second ordre.

Cl<sup>3</sup>, Cl<sup>4</sup> . . . . Cladodes de troisième, de quatrième . . . ordre ou rameaux de troisième, quatrième, . . . ordre.

Cl<sup>t</sup>. Cladodes ou rameaux aériens terminaux.

Fr. Frondes.

Sp. Sporangies.

Cl. sp. Cladodes sporangifères ou rameaux sporangifères.

La griffe ou partie inférieure souterraine du *Ps. triquetrum* vit et s'étend horizontalement dans le terreau formé de débris végétaux à demi décomposés qui couvre la surface du sol dans les lieux où habitent ces plantes. Au sein de ce terrain meuble, riche en matières

nutritives provenant de la décomposition de substances végétales, maintenues humides mais non noyées par le manteau de mousses qui les recouvre, la griffe s'étend et se ramifie abondamment. Tout aussi souvent le *Ps. triquetrum* est épiphyte ; on le rencontre en effet dans les herbiers portant cette mention : « *recueilli sur la surface d'un tronc d'arbre incliné ou dans une crevasse de la surface d'un vieil arbre* » ; alors comme chez beaucoup de Lycopodes ses rameaux aériens toujours très grêles et très effilés pendent vers le sol. Ce caractère est très visible dans quelques échantillons que j'ai reçus du Brésil. J'ai fait la même observation sur le *Ps. complanatum* des Antilles.

3. — La griffe ou région souterraine du *Ps. triquetrum* est formée de rameaux presque tous semblables entre eux au premier abord, bien que leur valeur morphologique soit très différente de l'un à l'autre. On y distingue cinq ordres de rameaux :

- a) des *branches simples souterraines* dépourvues d'appendices.
- b) des *sympodes de branches simples souterraines*.
- c) des *cladodes souterrains* dépourvus d'appendices.
- d) des *sympodes de cladodes souterrains*.
- e) des *cladodes aériens* qui se distinguent des cladodes souterrains par les appendices qu'ils portent.

3. a). — Les branches simples souterraines sont cylindriques, à section transversale régulièrement circulaire, rectilignes, plus ou moins allongées, terminées antérieurement par un cône de végétation convexe obtus. La surface de ces branches est brune et villeuse, sauf dans la région de leur cône de végétation où elle est blanche et lisse. L'aspect villeux de la surface des branches simples souterraines est dû au revêtement pileux qui couvre ces branches. Les poils qui forment ce revêtement sont simples non ramifiés, à surface irrégulière bossuée très rugueuse là où elle touche les particules du sol. La paroi extérieure de ces poils est colorée en brun. L'extrémité libre des poils s'applique très intimement contre les corps qu'elle rencontre comme les menus débris qui se trouvent dans le terreau où vit la plante.

Je n'ai jamais observé d'appendices même très rudimentaires à la surface des branches simples. Les traces de mamelons appendiculaires qu'on a parfois signalés sur de prétendues branches simples, ne sont que des sommets de branches atrophiées peu de temps après leur formation. Ces mamelons d'ailleurs n'existent jamais à la surface

des branches simples. On les observe seulement sur les rameaux des quatre dernières catégories et en particulier sur des sympodes de branches simples, sur des cladodes de branches simples à développement sympodique, et sur des sympodes de cladodes souterrains dont l'aspect rappelle parfois beaucoup celui des sympodes de branches simples et permet de les confondre avec ces derniers.

Le point de végétation toujours terminal d'une branche simple souterraine en pleine activité végétative forme un petit cône obtus, convexe, blanc, translucide, à surface lisse. Sa base se couvre de poils incolores très nombreux qui prennent insensiblement le développement et l'aspect des poils que nous avons décrits ci-dessus. Les poils les plus courts, les plus jeunes, sont les plus proches du sommet du cône. A une petite distance du sommet, les parois externes de ces poils se colorent en brun et se cuticularisent.

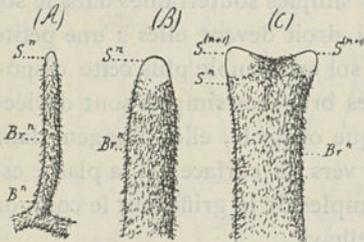


Fig. 117.

Fig. 117. (A). — Une branche simple souterraine de la griffe de *Ps. triquetrum*.

Br. Branche simple souterraine.

B<sup>n</sup>. Base de la branche souterraine

S<sup>n</sup>. Sommet de la branche souterraine.

Pl. Revêtement pileux de la branche souterraine.

(B). — Ensemble du point de végétation d'une branche simple souterraine grossi.

(C). — Bifurcation du point de végétation d'une branche simple souterraine grossi.

Br<sup>n</sup>. Branche simple souterraine d'ordre n.

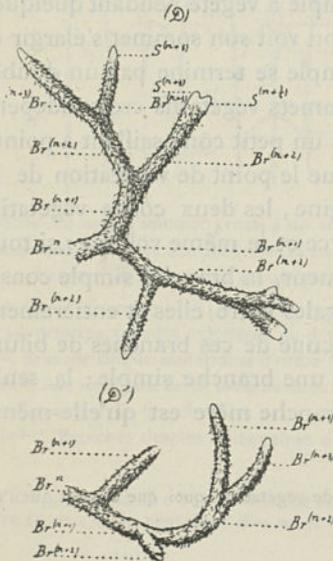
S<sup>n</sup>. Sommet éteint de la branche Br<sup>n</sup>.

S<sup>(n+1)</sup>, S<sup>(n+1)</sup>. Les deux sommets issus de la bifurcation du sommet S<sup>n</sup>.

(D). — Ensemble de la ramification régulière d'une branche simple souterraine. — Tout cet ensemble était dans un plan horizontal. On l'a figuré vu par sa face supérieure.

Br<sup>n</sup>, Br<sup>(n+1)</sup>, Br<sup>(n+2)</sup>... Branches simples souterraines d'ordre n, (n+1), (n+2)... nées les unes des autres par bifurcation répétée.

(D'). — Autre ensemble de branches simples souterraines, issues les unes des autres par ramification régulière. — Les diverses branches de même ordre ne prennent pas toutes le même degré de développement. Par suite de diverses déviations, leurs axes de figure ne sont plus dans un même plan.



Le point de végétation d'une branche simple est toujours nu (1).

Le point de végétation d'une branche simple est toujours d'origine exogène. Sa surface extérieure est toujours délimitée par une assise de cellules épidermiques.

Les caractères ci-dessus sont suffisants pour écarter toute assimilation des branches simples souterraines avec des racines.

La surface du point de végétation d'une branche simple souterraine ne présente jamais de trace de mamelon appendiculaire.

Les branches simples souterraines ne portent pas de racines.

*Il ne s'y développe jamais de point de végétation adventif endogène ou exogène.*

Le bouturage du *Ps. triquetrum* au moyen de ses branches simples souterraines ne réussit qu'autant que ces branches ont leur cône végétatif antérieur intact.

La direction normale des branches simples souterraines dans le sol est *horizontale*. Elles cheminent ainsi droit devant elles à une petite distance de la surface du sol. Plus le sol est meuble plus cette disposition est accusée. Lorsque parfois les branches simples sont déviées de leur direction normale par quelque obstacle, elles plongent dans le sol ou au contraire se dirigent vers sa surface. Si la plante est épiphyte, l'ensemble des branches simples de la griffe suit le contour de la surface de l'écorce sur laquelle elle vit.

Quand le sommet d'une branche simple a végété pendant quelques temps en cheminant droit dans le sol, on voit son sommet s'élargir et bientôt on reconnaît que la branche simple se termine par un double point de végétation. Chacun de ces sommets végétatifs croît indépendamment de l'autre et forme peu après un petit cône saillant à pointe mousse. On reconnaît à ce moment que le point de végétation de la branche simple s'est bifurqué. A l'origine, les deux cônes végétatifs contigus ont sensiblement la même force et le même volume; si tous deux se développent avec une égale vigueur, la branche simple considérée se poursuit par deux branches égales entre elles et entièrement semblables à leur branche mère. Chacune de ces branches de bifurcation peut donc être regardée comme une branche simple; la seule différence qu'il y ait entre elle et sa branche mère est qu'elle-même

(1) Je n'ai jamais vu à la surface de ce point de végétation quoi que ce soit que l'on puisse comparer à une pilorhize.

est d'un ordre plus élevé. Si la branche mère considérée était d'ordre ( $n$ ), elle-même est d'ordre ( $n+1$ ) (1). A un instant quelconque chacune de ces branches simples d'ordre ( $n+1$ ) se ramifie comme l'a fait sa branche mère. Ce mode de ramification peut continuer ainsi se répétant indéfiniment. Nous avons sous les yeux un exemple de ramification dichotomique parfaitement typique et parfaitement régulier. Le plan déterminé par les axes de deux branches simples d'ordre ( $n+1$ ) issues de la bifurcation du sommet d'une branche d'ordre  $n$ , passe par l'axe de cette branche. Dans le cas d'un développement bien régulier de toutes les branches d'un tel système, toutes les branches simples seraient dans un même plan, et ce plan serait *horizontal*.

Fig. 118.

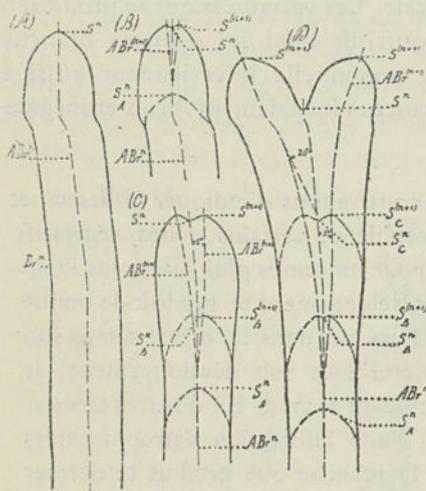


Fig. 118. — Profils du sommet d'une branche simple souterraine aux divers stades de sa bifurcation.

(A). — Sommet grossi d'une branche simple souterraine avant toute indication de bifurcation.

(B). — Le même sommet grossi, lorsqu'on y reconnaît deux centres de formation distants de  $0^{\text{mm}},5$ , l'inclinaison des axes des branches d'ordre ( $n+1$ ) sur l'axe de la branche mère ne dépassant pas  $5^{\circ}$ .

(C). — Le même sommet grossi à un stade de développement plus avancé. L'inclinaison des branches filles sur la branche mère n'a pas variée. La distance des deux centres de formation du cône végétatif n'est encore que de  $1^{\text{mm}},3$ .

(D). — Le même sommet grossi à un stade de développement encore plus avancé. L'inclinaison des branches d'ordre ( $n+1$ ) sur l'axe de leur branche mère s'est élevée de  $5^{\circ}$  à  $20^{\circ}$ . La distance des centres de formation des deux sommets  $S^{(n+1)}$  est de  $5^{\text{mm}}$ .

Sur chacun des croquis (B), (C), (D), on a figuré l'état et la position du cône végétatif dans les principaux stades antérieurs du développement.

$Br^n$ . Branche simple souterraine d'ordre ( $n$ ).

$A Br^n$ . Axe de figure de la branche  $Br^n$ .

$S^n$ . Sommet de la branche  $Br^n$ .

$Br^{(n+1)}$ . Branches simples souterraines d'ordre ( $n+1$ ). — Branches filles de la branche  $Br^n$ .

(1) On peut donc dire qu'une branche mère d'ordre ( $n$ ) se ramifie en deux branches filles d'ordre ( $n+1$ ). On peut donc dire aussi que ces deux branches d'ordre ( $n+1$ ) sont sœurs.

$Br^{(n+1)}$ . Axe de figure d'une branche  $Br^{(n+1)}$ .

$S^{(n+1)}$ . Sommet d'une branche  $Br^{(n+1)}$ .

$S_A^n, S_B^n, S_C^n \dots$ . Positions occupées par le sommet de la branche  $Br^n$  aux stades A, B, C, is aucune bifurcation ni aucune élongation rapide ne s'y était produit.

Diverses causes interviennent qui déterminent des irrégularités dans la ramification type que je viens de décrire. Ce sont d'abord les obstacles que les branches simples souterraines rencontrent devant elles et à côté d'elles à mesure qu'elles s'allongent dans le sol. Les pressions exercées par ces obstacles provoquent des arrêts de développement nombreux et de fréquentes déviations du plan de la ramification. Que le point de végétation d'une branche vienne en effet presser sur un corps dur, il cesse de croître. Qu'une branche en voie de formation subisse une poussée, la branche prendra une direction ascendante, descendante, ou latérale. Les variations qui se produisent dans la quantité de matériaux nutritifs dont les diverses branches disposent pour leur croissance personnelle interviennent aussi et déterminent la production de branches inégalement fortes et inégalement allongées.

b). — Les diverses causes que nous venons d'indiquer ci-dessus et quelques autres déterminent l'atrophie de certains cônes végétatifs ou leur arrêt de développement pour un temps plus ou moins long. Si cette atrophie ou cet arrêt de développement se produit de bonne heure sur un point de végétation alors que dans le même temps son point de végétation collatéral prend tout son développement, le premier point sera rejeté sur le côté du second. En d'autres termes, si l'un des points de végétation d'une bifurcation s'atrophie alors que l'autre continue de croître, la branche que produit ce dernier devient usurpatrice et se place dans le prolongement de la branche mère, et, comme elle n'en diffère pas sensiblement, il semble qu'on ait sous les yeux une branche simple portant latéralement un point de végétation atrophié. En réalité cette branche soi-disant simple est formé de deux branches simples d'ordres différents ajoutées bout à bout, la postérieure d'ordre  $(n)$ , l'antérieure d'ordre  $(n + 1)$ , c'est un *sympode* ou une cyme unipare. Le même fait peut se répéter et se répète dans la nature un grand nombre de fois sur les pousses successives d'un même sympode; il en résulte finalement un rameau cylindrique, à section transversale très régulièrement circulaire,

sensiblement rectiligne ou ondulé, plus ou moins allongé, à surface brune, villose, terminé antérieurement par un point de végétation. Il porte sur ses flancs en ses points d'inflexion d'autres points de végétation soit temporairement, soit totalement atrophiés. Dans ce dernier cas les points de végétation atrophiés figurent de petites tâches brunes sur la branche principale. Ce sont ces points que l'on a regardé parfois comme représentant des frondes souterraines atrophées ou rudimentaires. Dans certaines circonstances favorables, ceux des points de végétation latéraux du sympode qui n'ont subi qu'un arrêt temporaire de développement pourront entrer de nouveau en activité (1). Comme il n'y a rien de régulier dans l'atrophie des branches des dichotomies successives d'un sympode, celui-ci est un mélange de systèmes hélicoïdes et scorioïdes qui se succèdent sans aucune régularité (2).

En résumé certains rameaux de la griffe souterraine du *Ps. triquetrum* ont la valeur morphologique de *sympodes de branches simples souterraines*. Ces rameaux ressemblent beaucoup extérieurement à des branches simples, on peut toutefois les en distinguer à leurs cônes végétatifs latéraux.

Fig. 119.

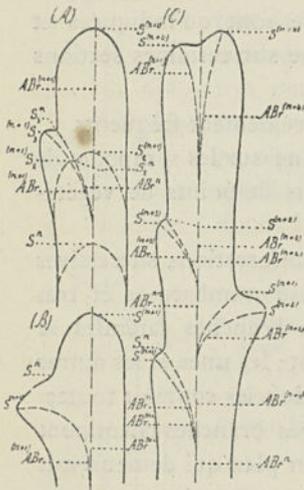
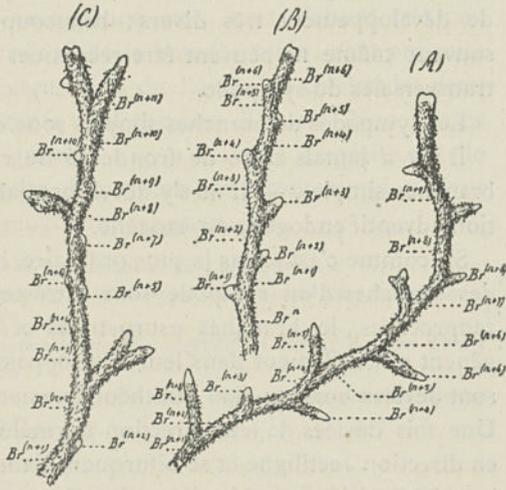


Fig. 119 bis.



(1) Si cette reprise de la végétation se fait très tardivement, les branches qui en proviendront seront reliées à la branche mère par une partie étranglée plus grêle.

(2) En général les systèmes hélicoïdes sont plus nombreux que les systèmes scorioïdes.

Fig. 119. — Profils de sommets de branches simples souterraines d'ordre (n) qui se sont bifurqués et dont une des branches filles  $Br^{(n+1)}$  s'est atrophiée très peu de temps après sa formation.

Les lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

En (A), la déviation de l'axe de la branche  $Br^n$  s'est élevée de  $5^\circ$  à  $36^\circ$ .

En (C), on a le schéma général de la formation d'un sympode de branches simples souterraines.

Fig. 119 bis. — Sympodes de branches simples souterraines de *Ps. triquetrum*.

(A). — Sympode de branches simples souterraines, dont les branches usurpatrices sont à peine plus fortes que les branches latérales.

$Br^n$ ,  $Br^{n+1}$ ,  $Br^{(n+2)}$ ... Branches simples souterraines d'ordre n, (n+1), (n+2)....

(B). — Sympode de branches simples souterraines dont les branches usurpatrices forment une sorte de pousse axiale, alors que les branches faibles sont réduites à l'état de pousses latérales.

(C). — Autre sympode de branches simples souterraines dont les branches usurpatrices ajoutées bout à bout figurent une sorte de branche simple. La surface de cet axe principal porte de distance en distance des points de végétation latéraux, qui ne sont autre chose que les branches faibles du système. — Certaines de ces branches faibles ont repris ultérieurement la série de leur développement.

Les diverses branches latérales, atrophiées ou arrêtées dans leur développement, que l'on rencontre sur les flancs d'un sympode de branches simples souterraines de *Ps. triquetrum* sont à des degrés de développement très divers; beaucoup ne sont qu'indiquées et souvent même ne peuvent être reconnues que sur certaines sections transversales du sympode.

Les sympodes de branches simples sont extrêmement fréquents.

Il n'y a jamais trace de fronde ni de racine sur les sympodes de branches simples. — Il ne s'y développe jamais de points de végétation adventif endogène ou exogène.

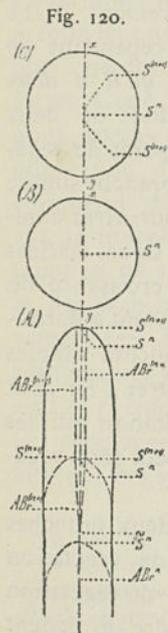
Si, comme c'est le cas le plus ordinaire, les bifurcations successives des branches d'un sympode sont extrêmement nombreuses et très rapprochées, les branches usurpatrices et les branches latérales se gênent mutuellement dans leur développement; les unes et les autres sont déviées hors du plan qui théoriquement doit les contenir toutes. Une fois déviées de leur direction normale, ces branches cheminent en direction rectiligne et se bifurquent dans un plan qui demeurerait invariable si bientôt des causes de même ordre ne venaient apporter des perturbations de même nature.

Le bouturage des sympodes de branches simples souterraines réussit presque toujours, chacun des points de végétation latéraux

qu'ils portent donnant immédiatement une branche ou se bifurquant pour donner de nouvelles branches. Je n'ai jamais vu se former sur ces boutures de racine ni de point de végétation endogène.

Si nombreuses qu'elles soient les branches simples et les sympodies de branches simples souterraines n'interviennent que pour une part très minime dans la constitution de la griffe d'un pied de *Ps. triquetrum*; on peut cependant à volonté en augmenter le nombre de diverses manières : 1° En provoquant l'étiollement de la plante. 2° En réduisant beaucoup sa nourriture dans un sol très meuble. 3° En l'éclatant fréquemment. 4° En coupant fréquemment ses rameaux aériens. 5° En inoculant à la plante certains parasites qui l'affaiblissent sans la déformer.

c). — Nous avons dit en parlant de la bifurcation des branches simples souterraines du *Ps. triquetrum*, qu'au moment où une bifurcation se produit, on voit le point de végétation de la branche s'élargir, puis qu'un peu plus tard on y reconnaît l'existence de deux centres de formation, dont chacun croissant indépendamment formerait bientôt un petit cône mousse plus ou moins saillant. Chacun de ces cônes tient à l'autre et à la branche mère par une



très large base; leurs axes, tout d'abord très peu inclinés sur l'axe de la branche mère, sont par suite très peu écartés l'un de l'autre. A cet état les deux cônes végétatifs sont à peine distincts. Nous avons représenté grossie, Fig. 118, cette disposition telle qu'elle résulte d'une série de mesures qui avaient donné les moyennes suivantes :

- Diamètre de la branche mère. = 3 millimètres.
- Angle des axes des branches d'ordre  $(n+1)$  avec l'axe de la branche d'ordre  $n = 5^\circ$
- Angle au sommet du cône végétatif de chaque branche d'ordre  $(n+1) = 120^\circ$ .
- Distance des centres des cônes végétatifs des branches d'ordre  $(n+1) = 0^{\text{mm}},5$ .

Fig. 120 (A). — Profil du cône végétatif d'un cladode de deux branches simples souterraines sœurs et d'ordre  $(n+1)$ , faisant suite à une branche simple souterraine d'ordre  $(n)$  On peut regarder la branche d'ordre  $(n)$  comme une branche mère; les branches d'ordre  $(n+1)$  représentant ses deux branches filles. Sur cette figure on a

représenté l'état du cône végétatif et sa position relative avant et après sa bifurcation. Du point  $\omega$  de l'axe  $AB^n$  jusqu'à son extrémité antérieure, le rameau a la valeur morphologique d'un cladode de deux branches simples souterraines sœurs et d'ordre  $(n+1)$ . Dans toute l'étendue  $S^{n+1}, S^{n+1}$ , le cône végétatif du cladode a cru en conservant sa forme.

(B). — Projection du sommet de la branche simple souterraine  $Br^n$  sur un plan perpendiculaire à son axe de figure avant toute bifurcation.

(C). — Projection du sommet du cladode, résultant de la fasciation des deux branches d'ordre  $(n+1)$  issues de la bifurcation du sommet de la branche mère d'ordre  $(n)$ , sur un plan perpendiculaire à l'axe de figure de cette branche.

xy. Trace du plan de la figure (A) sur les projections (B) et (C).

La région antérieure d'un tel système *peut croître en conservant sa configuration actuelle pendant un temps fort long*. Il en résulte à l'extrémité d'une branche simple un *cladode* de deux branches fasciées intimement unies qui continue directement la branche mère. Les branches fasciées pourront être d'égal volume ou de volume très différent. Elles ne deviennent indépendantes l'une de l'autre, si même elles le deviennent, qu'à une grande distance de leur origine; le trajet qu'elles parcourent alors en liberté est extrêmement court. Le *cladode souterrain* formé par la coalescence de deux branches simples souterraines ne diffère pas sensiblement extérieurement d'une branche simple souterraine. On peut l'en distinguer cependant en examinant son point de végétation et en constatant *qu'il a deux centres de formation et non un seul*. Si donc un cladode de deux branches fasciées vient à se développer aux dépens du point de végétation d'une branche simple souterraine, on verra une branche simple souterraine d'ordre  $(n)$  qui sans changer d'aspect se poursuivra antérieurement par un *cladode souterrain* de deux branches sœurs fasciées d'ordre  $(n+1)$ . En général ce fait se produit quand la croissance du point de végétation d'une branche simple souterraine vient à éprouver un temps d'arrêt. — Ces cladodes de deux branches simples fasciées sont les plus simples que l'on puisse rencontrer, ils sont caractérisés par la proximité des deux points de végétation qui les terminent. Ces points de végétation ne forment qu'un seul cône végétatif à deux centres de formation.

Chacun des points de végétation d'un cladode de deux branches simples peut se bifurquer et les nouveaux points de végétation peuvent demeurer coalescents tout comme les points de végétation issus de la bifurcation du sommet de la branche d'ordre  $(n)$  étaient

demeurés coalescents entre eux. Si le cône végétatif d'un tel système croît en conservant sa forme, il se produit un *cladode souterrain de quatre branches de même ordre*. Si l'un seulement des centres de formation du cône végétatif d'un cladode de deux branches simples souterraines se bifurque, et que le cône végétatif croisse en conservant sa nouvelle forme, au cladode de deux branches sœurs d'ordre  $(n+1)$ , fera suite un cladode de trois branches simples souterraines dont deux sont sœurs et d'ordre  $(n+2)$ , alors que la troisième, d'ordre  $(n+1)$ , peut être regardée comme une branche tante des deux précédentes. La branche simple d'ordre  $(n)$  se continue par un cladode de deux branches sœurs d'ordre  $(n+1)$ , et ce cladode lui-même se poursuit par un cladode de trois branches. On pourrait continuer ainsi indéfiniment, rien n'indiquant qu'il puisse y avoir de limite à cette coalescence. Quel que soit leur degré de simplicité ou de complication, les cladodes de branches simples souterraines ont le facies extérieur d'une branche simple, on ne peut les reconnaître qu'en examinant leur cône végétatif. *Ce cône végétatif présente toujours plusieurs centres de formation.*

On conçoit sans peine que dans des cladodes de branches simples souterraines tant soit peu compliqués, certaines branches deviennent prépondérantes alors que d'autres demeurent faibles et ne figurent plus que des sortes de rameaux émanés des flancs des branches fortes. Cette conception est d'ailleurs parfaitement fondée puisque nous savons par ce qui précède que fréquemment les branches de bifurcation d'une branche mère se développent inégalement. On comprend dès lors comment en définitive les rameaux ayant la valeur morphologique de cladodes souterrains consistent généralement en un système sympodique des flancs duquel partent, de ci de là, des branches faibles qui ne prennent ordinairement qu'un accroissement très limité. Extérieurement ces cladodes de branches simples souterraines à *développement sympodique* sont caractérisés par un *cône végétatif antérieur qui présente plusieurs centres de formation, et par des cônes végétatifs latéraux simples* qui rappellent les cônes végétatifs latéraux des sympodes de branches simples souterraines.

Fig. 121. (A). — Profil d'une branche simple souterraine se poursuivant par un cladode de deux branches simples souterraines, fasciées, puis par un cladode de quatre branches simples souterraines, fasciées dans le même plan. Cette figure peut servir de type pour les *cladodes réguliers* de branches simples souterraines.

$ABr_n, ABr_{(n+1)}, ABr_{(n+2)}$ . Axes des branches simples d'ordre  $n, (n+1), (n+2)$  qui entrent dans la constitution du cladode. La branche simple souterraine d'ordre  $n$  représente une sorte de pédoncule qui porte antérieurement le cladode des branches simples souterraines d'ordre  $(n+1)$ . A l'extrémité de ce cladode de deux branches s'élève le cladode des quatre branches simples souterraines d'ordre  $(n+2)$  dont les axes de figure sont dans le même plan.

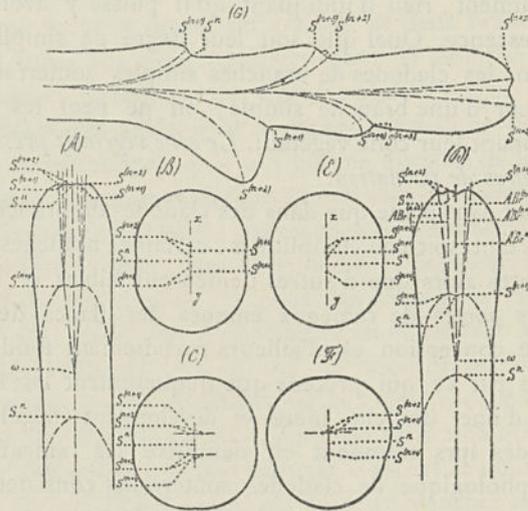
$S_{(n+2)}$  Point de végétation des branches d'ordre  $(n+2)$ .

$S_{(n+1)}$  Trace des axes des branches d'ordre  $(n+1)$  sur le cône végétatif qui termine antérieurement l'ensemble du cladode.

$S_n$  Trace de l'axe de la branche d'ordre  $n$  sur le cône végétatif qui termine l'ensemble du cladode.

(B). — Ensemble du cône végétatif qui termine antérieurement le cladode (A), vu par le sommet.

Fig. 121.



(C). — Ensemble du cône végétatif d'un cladode de quatre branches simples souterraines d'ordre  $(n+2)$  dont les axes de figure ne sont pas dans le même plan. Cet ensemble est figuré vu par le sommet.

Les lettres ont la même signification que ci-dessus.

(D). — Profil de l'ensemble d'un cladode de trois branches simples souterraines dont les axes de figure sont dans un même plan. — De ces trois branches deux sont sœurs et d'ordre  $(n+2)$ , la troisième est d'ordre  $(n+1)$ . — A une branche simple souterraine d'ordre  $(n)$  fait suite un cladode de deux branches simples souterraines d'ordre  $(n+1)$ . L'une de ces branches d'ordre  $(n+1)$  se prolonge par un cladode de deux branches d'ordre  $(n+2)$  qui demeurent fasciées avec la branche d'ordre  $(n+1)$  non bifurquée. On peut donc dire que les deux branches d'ordre  $(n+2)$  sont sœurs puisque toutes deux sont filles d'une même

branche mère. Pour une raison semblable on dira que la branche simple d'ordre  $(n+1)$  avec laquelle elles sont fasciées est leur branche tante. Au cladode de deux branches fait suite un cladode de trois branches.

Sur ce profil, comme sur le profil (A), on a figuré l'état et la position du cône végétatif dans les principaux stades antérieurs du développement.

(E) — Ensemble du cône végétatif du cladode ci-dessus, vu par le sommet.

(F) — Ensemble du cône végétatif d'un cladode de même composition que le précédent mais dont les axes de figure des branches constituantes *re* sont pas dans le même plan.

(G) — Ensemble d'un cladode de branches simples souterraines dont certaines sont devenues usurpatrices alors que le développement des autres s'était arrêté. — Vu de profil.

A. Br<sup>n</sup>. Axe d'une branche simple souterraine d'ordre  $n$ .

A. Br.  $(n+1)$  Axe d'une branche simple souterraine d'ordre  $(n+1)$ . Cette branche plus forte s'est placée dans le prolongement de la branche Br<sub>n</sub>.

A' Br  $(n+1)$ . Axe de la branche simple souterraine d'ordre  $(n+1)$  collatérale à la précédente. Cette branche A' Br  $(n+1)$  a cessé de croître peu de temps après sa séparation de la branche A. Br<sup>n</sup>. Au niveau de la séparation des branches A. Br  $(n+1)$  A' Br  $(n+1)$ , la branche A. Br  $(n+1)$  a déjà subi une bifurcation en deux branches A. Br  $(n+2)$  A' Br  $(n+2)$ . Nous répéterions pour les branches A. Br  $(n+1)$  A' Br  $(n+2)$  tout ce que nous venons de dire en changeant  $n$  en  $(n+1)$ ,  $(n+1)$  en  $(n+2)$ ,  $(n+2)$  en  $(n+3)$ . On continuerait ainsi jusqu'au cône végétatif qui termine le cladode antérieurement. Cette figure peut servir de type pour les cladodes de branches simples souterraines à développement sympodique. Dans cet exemple toutes les branches constituantes sont dans un même plan. Très ordinairement dans les spécimens vigoureux les branches constituantes d'un tel système sont dans des plans différents.

Si le cladode doit demeurer souterrain et si la nutrition générale vient à s'affaiblir, on voit parfois la partie antérieure des cladodes souterrains se simplifier, *il peut même arriver qu'ils se poursuivent directement par des branches simples distinctes.*

Très généralement par suite des pressions qu'exercent mutuellement les uns sur les autres les sommets végétatifs des diverses branches fasciées dans un même cladode souterrain, ces points de végétation *au lieu de se placer côte à côte dans un même plan*, COMME CELA SE VOIT DANS LES CLADODES TYPES RÉGULIERS, *se disposent ordinairement les uns par rapport aux autres*, CONFORMÉMENT À LA FOIS A LA RÈGLE DES MOINDRES PRESSIONS *et à la RÈGLE DES COALESCENCES* (1). Dans les figures 121 (C) et (F), on voit des exemples de cette manière d'être.

(1) La Règle des Moindres Pressions formulée par Hofmeister peut s'énoncer ainsi : « Tout nouveau mamelon qui se développe à la surface d'un point de végétation en pleine activité, apparaît dans la région de ce point de végétation, où les pressions sont le plus faibles. »

La Règle des Coalescences qui n'est qu'une conséquence immédiate de ma Règle des Anastomoses des Faisceaux peut s'énoncer ainsi : « Dans un système fascié chaque partie se développe comme si elle était seule, à cela près que toutes celles qui seraient intérieures au système ne sont pas nécessairement représentées. »

Les cladodes peuvent se bifurquer tout comme les branches simples. Jusqu'ici je n'ai vu aucune règle à cette bifurcation. Lorsqu'un cladode se bifurque, on constate que la croissance se ralentit dans une certaine région de son cône végétatif, alors que les parties voisines croissent plus rapidement et dépassent la région où la croissance s'est affaiblie. De la sorte se dessine à la surface du cône végétatif un sillon qui va s'approfondissant de plus en plus coupant en quelque sorte le cône en deux parties. Chacun des lobes du cône végétatif est un cône végétatif à plusieurs centres de formation. A cet instant au sommet du cladode considéré, on trouve deux cônes végétatifs de cladode. Si ultérieurement ces cônes végétatifs se développent, ils produisent chacun un cladode, et le cladode souterrain initial, se poursuit alors par deux autres cladodes souterrains. Chacun des nouveaux cladodes peut se bifurquer à son tour, soit isolément, soit en même temps que son cladode collatéral. Le même fait peut se répéter plusieurs fois, exactement comme s'il s'agissait de bifurcations répétées de branches simples (1). De la sorte on obtient une suite de cladodes souterrains dirigés dans tous les sens, puisque rien en dehors des circonstances spéciales de végétation où chacun est placé, ne règle les bifurcations des cladodes. — Très généralement chacun des rameaux d'un ensemble de cladodes souterrains ramifiés à la valeur morphologique d'un cladode souterrain à développement sympodique.

Fig. 122.

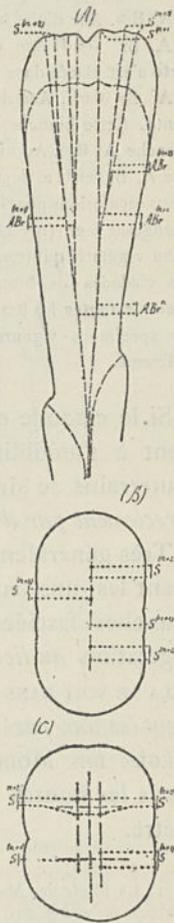


Fig. 122 (A). — Profil de l'ensemble d'un cladode de branches simples souterraines à développement sympodique dont le sommet se bifurque. — Les branches constituantes du cladode représenté ont toutes leurs axes de figure dans un même plan.

(B). — Ensemble des cônes végétatifs du cladode figuré ci-dessus, vu par le sommet.

(C). — Ensemble des cônes végétatifs d'un cladode de même constitution que le précédent mais dont les axes de figure des branches constituantes ne sont pas dans un même plan. — Cet ensemble est figuré vu par le sommet.

(1) Les bifurcations répétées des cladodes souterrains peuvent donner naissance à des cladodes de deux, trois, quatre branches simples, tout comme la coalescence des branches de bifurcation successive d'une branche simple initiale. Il y a lieu de distinguer très soigneusement ces deux catégories de cladodes.

Ces systèmes de cladodes bifurqués dont chaque terme représente un cladode à développement sympodique forment la plus grande partie de la griffe souterraine du *Ps. triquetrum*, surtout dans les spécimens où la griffe est trapue et où les rameaux souterrains sont très volumineux. Les systèmes de cladodes bifurqués se distinguent des branches simples par leurs cônes végétatifs terminaux qui présentent plusieurs centres de formation et par leurs points de végétation latéraux qui correspondent à la terminaison de certaines de leurs branches simples constituantes.

Je n'ai jamais observé de frondes, de racines, ni de bourgeons adventifs exogènes ou endogènes à la surface des cladodes souterrains de *Ps. triquetrum*. Lorsqu'on bouture un *Ps. triquetrum* au moyen de ses cladodes souterrains, ce sont les points de végétation dont le développement avait subi un temps d'arrêt lors de leur formation qui fournissent les nouvelles pousses. — Ce procédé de bouturage, réussit très habituellement avec les cladodes à développement sympodique. Ces derniers peuvent être privés de leur cône végétatif antérieur.

3 d). — De même que la ramification régulière des branches simples peut, par suite d'atrophie partielle ou totale de certains points de végétation, donner naissance à un système sympodique de branches simples, de même l'atrophie d'un des cônes végétatifs, provenant de la bifurcation du cône terminal d'un cladode, transforme une suite de deux cladodes souterrains en un sympode de cladodes souterrains. Le même fait peut se répéter successivement un certain nombre de fois, on obtient de la sorte un *sympode de cladodes souterrains*. Les rameaux ayant la valeur morphologique de sympodes de cladodes souterrains ont encore le faciès extérieur des branches simples souterraines, mais ils sont caractérisés par un cône végétatif antérieur à plusieurs centres de formation, et par des cônes végétatifs latéraux dont certains n'ont qu'un centre de formation tandis que d'autres ont plusieurs centres de formation.

Dans la constitution d'un sympode de cladodes souterrains, entrent d'une manière quelconque des systèmes hélicoïdes et des systèmes scorpioïdes, les premiers toutefois sont en majorité.

Les sympodes de cladodes souterrains ne portent ni frondes, ni racines, ni bourgeons adventifs. Ce sont ceux de leurs points de végétation dont la croissance a subi un temps d'arrêt lors de leur formation, qui fournissent les nouvelles pousses lorsqu'on bouture la plante au moyen de ces sympodes.

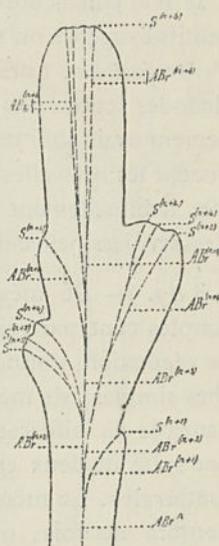
Les sympodes de cladodes souterrains sont très nombreux dans la griffe du *Ps. triquetrum*. Ils permettent de bouturer la plante avec une très grande facilité.

L'accroissement intercalaire des branches simples souterraines, des sympodes de branches simples souterraines, des cladodes souterrains et des sympodes de cladodes souterrains est très faible. L'élongation de ces rameaux se fait principalement par la croissance de leur cône végétatif antérieur.

Fig. 123.

Fig. 123. — Profil de l'extrémité antérieure d'un sympode de cladodes souterrains dont les axes de figure des branches constituantes sont dans un même plan.

3. e). — Considérons un des sympodes de cladodes souterrains que nous venons de décrire et suivons sa végétation. Dans un tel système on distingue une branche principale, sinueuse, terminée antérieurement par un gros cône végétatif, dans lequel on reconnaît facilement plusieurs centres de formation, dont chacun correspond à un point de végétation de branche simple. Sur les flancs de la branche principale on trouve soit de petites branches, soit des indications de cônes végétatifs dont l'accroissement est temporairement ou définitivement arrêté. Chacun de ces cônes végétatifs latéraux présente ordinairement plusieurs centres de formation (1). Lorsqu'un tel système a cheminé horizontalement pendant quelque temps, on y reconnaît une tendance manifeste à placer les nouvelles branches formées par la bifurcation de son sommet dans un plan vertical. La plupart de ces nouvelles branches dirigent leur point de végétation vers la surface du sol. Bientôt si l'on considère l'un de ces cônes végétatifs, quel qu'il soit, on le voit, s'il n'est vertical, se courber de manière à rendre son axe presque vertical. Puis il se renfle un peu, et, ou bien demeure stationnaire, ou bien s'allonge. Dans l'un comme dans l'autre cas, sa surface reste lisse. Dès ce moment le point de végétation est carac-



(1) Il s'en trouve parfois qui représentent l'extrémité antérieure d'une branche simple. Dans ce cas le cône végétatif qui les termine ne présente qu'un seul centre de formation.

térisé comme point de végétation de pousse aérienne; *la pousse aérienne*, produite par un cône végétatif à plusieurs centres de formation, n'est donc autre chose qu'un cladode aérien. Si le cône végétatif d'une telle pousse se développe de suite et sans bifurcation préalable,

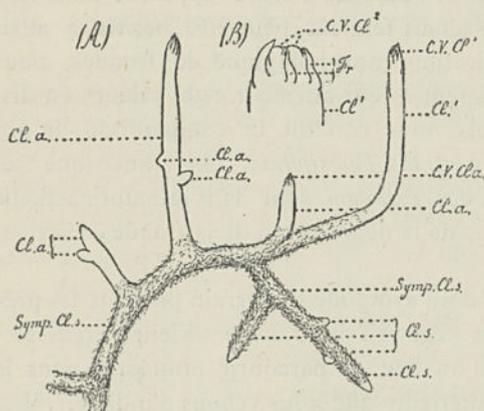


Fig. 124.

Fig. 124. (A). — Fragment d'une griffe grêle de *Ps. triquetrum*.

Cl. s. Cladodes souterrains.  
Symp. Cl. s. Sympodes de cladodes souterrains.

Cl. a. Cladodes aériens.  
C. v. Cl. a. Cônes végétatifs des cladodes aériens.

Cl. s. Cladodes souches.

(B). — Ensemble du cône végétatif d'un cladode aérien grossi.

on voit se dessiner, à sa périphérie, de petits mamelons dont chacun en se développant, devient un petit appendice grêle. Ces appendices sont distribués sans ordre apparent. Le nombre des appendices qui se forment ainsi sur la périphérie d'un cône végétatif est extrêmement variable; il semble indépendant du nombre des branches qui entrent dans la constitution du cladode, ou, ce qui revient au même, il semble indépendant du nombre des centres de formation du sommet du cladode (1).

La production d'appendices caractérise définitivement les cônes végétatifs des cladodes aériens de la griffe du *Ps. triquetrum*. Une fois parvenu à ce stade de développement le cône végétatif d'un cladode aérien peut, ou bien demeurer stationnaire, ou bien poursuivre immédiatement la série de ses développements ultérieurs. On ne sait quelles conditions décident un cône végétatif à procéder d'une manière ou de l'autre. La série des développements à parcourir est d'ailleurs la même dans les deux cas. Les cônes végétatifs des cladodes aériens de la griffe de *Ps. triquetrum* diffèrent de ceux des cladodes souterrains par leurs centres de formation multiples, abrités par de petits appendices écailleux. Leur surface est blanche et lisse, ils terminent des pousses très courtes, et leur axe se dirige vers la surface du sol.

(1) Cette distribution est soumise aux règles des *Moindres pressions et des Coalescences*.

En résumé, les cladodes ou branches-souches de la ramification aériennes, sont fournis par les cônes végétatifs de cladodes souterrains qui se dressent verticalement, dont la surface demeure lisse, puis dont la périphérie se couvre peu à peu d'appendices. La grande simplicité de ces appendices et l'absence d'ordre apparent dans leur formation sur le cône végétatif feraient peut-être hésiter à attribuer à ces pièces la signification morphologique de frondes, nous verrons qu'on arrive forcément à leur attribuer cette valeur, en discutant les résultats auxquels nous conduit la comparaison de nos recherches sur les *Psilotum* et les *Tmesipteris*. On admet que ces petits appendices écailleux des *Psilotum* sont dans la nature actuelle les derniers termes connus de la dégradation de la fronde, chez les Cryptogames vasculaires.

Parfois le cône végétatif d'un sympode souterrain présente les premiers caractères d'un cône végétatif de branche aérienne : redressement et surface lisse ; mais au lieu de parcourir immédiatement la série des développements ultérieurs que nous venons d'indiquer, il se bifurque, et ses branches elles-mêmes se bifurquent à plusieurs reprises. Les divers cônes végétatifs ainsi formés ou bien se développent immédiatement en cladodes aériens comme il est dit ci dessus, ou bien demeurent stationnaires plus ou moins longtemps. Ils peuvent alors, et pour ainsi dire à volonté, ou bien fournir des cladodes aériens, ou bien fournir des cladodes souterrains. Cette possibilité de parcourir deux voies si différentes en partant d'une même origine trouve son explication dans ce fait que quand la croissance des points de végétation s'est ralentie, le point de végétation était encore à cet état indifférent qui précède toute caractérisation des branches aussi bien des branches aériennes que des branches souterraines.

La ramification des sympodes de cladodes souterrains qui donne naissance aux cônes végétatifs des cladodes souches est surtout formée de systèmes sympodiques hélicoïdes.

4. — Il y a lieu de distinguer dans la ramification aérienne d'un pied de *Ps. triquetrum* six ordres de rameaux, qui, malgré leur grande ressemblance extérieure, ont des valeurs morphologiques différentes.

a). — Les rameaux aériens souches ou *cladodes souches*.

b). — Les rameaux aériens de second ordre ou *cladodes de second ordre*.

c). — Les rameaux aériens de troisième, quatrième, ... n<sup>e</sup> ordre ou *cladodes de troisième, quatrième, ... n<sup>e</sup> ordre*.

d). — Les rameaux terminaux ou *cladodes terminaux*.

e). — Les *branches aériennes simples*.

f). — Les rameaux sporangifères ou *cladodes sporangifères*.

4. a). — Nous avons assisté dans le paragraphe 3 e) à la formation des cônes végétatifs des cladodes aériens de la griffe. Ce sont ces cônes végétatifs qui produisent les branches souches de la ramification aérienne. Ces branches souches ont donc la valeur morphologique de cladodes aériens. Leur cône végétatif antérieur est caractérisé par la présence d'appendices ou frondes très réduites disposées en apparence sans ordre et par ses centres de formation multiples. Quand un cône végétatif parvenu à cet état croît, il *s'allonge d'abord plus ou moins en conservant sa forme. Plus tard son sommet se bifurque, et les régions intranodales de la partie de la ramification placée au-dessous de la bifurcation sont le siège d'un grand accroissement intercalaire longitudinal*. Cet allongement a pour effet de disperser les appendices sur la branche dans le sens de sa longueur et d'élever à une certaine distance du sol les rameaux de second ordre de la ramification aérienne. Les cladodes souches sont donc comme des colonnes qui portent dans l'air le reste de la ramification. C'est de la sorte que se constituent les rameaux ou cladodes souches de la ramification aérienne. L'élongation intra-nodale des cladodes souches ne se fait que longtemps après la bifurcation de leur cône végétatif.

Fig. 125.

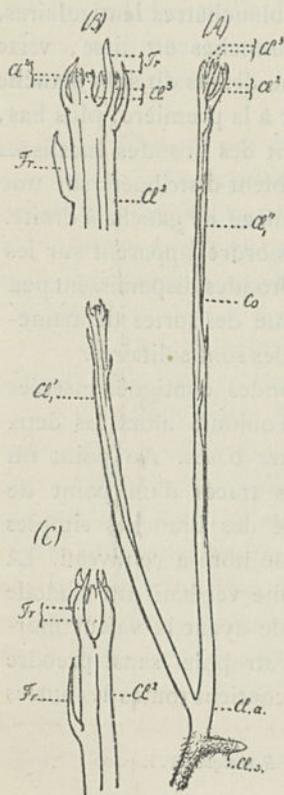


Fig. 125. (A). — Cladodes souches de *Psilotum triquetrum* en voie de développement.  
Cl. a. Cladode aérien.  
Cl. s Cladode souterrain.

Cl<sub>1</sub>. Cladode souche dont les régions intra-nodales ont subi un grand accroissement intercalaire.

Fr. Frondes solitaires. Vers le sommet du cladode ces frondes rapprochées abritent le cône végétatif.

Co. Côtes saillantes du cladode.

Cl<sub>1</sub>''. Cladode souche dont le cône végétatif est bifurqué.

(B). Deux profils de l'ensemble du cône végétatif d'un cladode de second ordre déjà bifurqué.

Les lettres ont la même signification que ci-dessus.

Chaque branche souche développée consiste en un cylindre cannelé à arêtes saillantes, obtuses, rectilignes ou légèrement tordues vers la droite (1). Le nombre de ces arêtes est extrêmement variable, elles sont fort inégalement distantes les unes des autres et disposées sans ordre apparent. Les faces qui séparent ces arêtes sont concaves. La surface de la branche est lisse formée par des cellules épidermiques à parois externes très épaisses fortement cuticularisées. De ci de là on remarque sur cette surface de petites tâches blanchâtres lenticulaires, ce sont les stomates. La surface de ces branches est lisse, verte dans sa partie supérieure celle qui s'élève au-dessus du sol, blanche dans la partie de sa région hypogée qui tient à la première, plus bas, elle est brune. Les branches souches portent des frondes localisées sur leurs arêtes saillantes. Ces frondes semblent distribuées sur une sorte d'hélice irrégulière qui contourne le rameau de gauche à droite. En réalité les frondes sont dispersées sans ordre apparent sur les cladodes souches. Vers le bas du cladode ces frondes disparaissent peu à peu, les plus inférieures se montrent comme des sortes de mamelons formés de cellules plus petites. Les frondes sont solitaires.

Très exceptionnellement on voit deux frondes contiguës insérées côte à côte en un même point d'une arête. Toujours alors les deux frondes contiguës sont coalescentes par leurs bases. Au point où sont insérées ces bases on reconnaît les traces d'un point de végétation de branche simple atrophiée. Une des branches simples constituantes du cladode souche était devenue libre à ce niveau. Là s'était produit comme une bifurcation du cône végétatif du cladode souche en deux branches inégales, une faible ayant la valeur morphologique d'une branche simple, qui s'atrophie sans prendre de développement, et une branche forte qui contient toutes les autres

(1) L'observateur étant placé comme il est dit: *Traité de Botanique*, T. I. p. oo.

branches fasciées du cladode souche. Un même cladode souche peut ainsi présenter plusieurs points de végétation latéraux atrophiés qui correspondent chacun à la terminaison antérieure d'une de ses branches simples constituantes. Extérieurement ces points de végétation sont reconnaissables à l'existence dans leur voisinage de deux frondes contiguës partiellement coalescentes et parfois aussi à la présence d'un sporange placé entre les frondes coalescentes et la branche souche. Cette disposition particulière ne se rencontre que dans les cladodes souches à développement sympodique.

Très exceptionnellement par suite de l'atrophie d'une de ses ramifications de second ordre et de l'hypertrophie correspondante de la branche de second ordre persistante, la partie supérieure des branches souches acquiert la valeur morphologique d'un sympode de cladodes aériens. Ce sympode comprend la branche souche et une branche de second ordre. Ce sympode ne diffère extérieurement des branches souches ordinaires que parce que plusieurs côtes de la branche regardée comme branche souche convergent en un même point de sa surface.

4. b). — Chacun des cônes végétatifs issus de la bifurcation du cône végétatif d'un cladode souche présente plusieurs centres de formation. Il produit à sa périphérie de petits appendices peu nombreux qui l'abritent tant bien que mal. Ces cônes végétatifs ont donc dès leur origine tous les caractères de cônes végétatifs de cladodes aériens. Chacun d'eux donne donc naissance à un *cladode aérien*. Comme les branches de bifurcation d'un cladode souche sont les rameaux de second ordre, les rameaux aériens de second ordre ont donc la valeur morphologique de *cladodes aériens*. L'organisation du cône végétatif des rameaux de second ordre est la même que celle des cônes végétatifs des cladodes souches à cela près que le nombre des centres de formation y est moins élevé. Ces cladodes ou rameaux de second ordre sont généralement fort courts ce qui tient à la rapidité avec laquelle leur cône végétatif se bifurque. Il est à peine formé, en effet, qu'il se bifurque dans un plan perpendiculaire au plan de bifurcation du cladode souche. L'élongation des cladodes aériens de second ordre se fait par un accroissement intercalaire longitudinal de leurs régions intra-nodales. Cette élongation des cladodes de second ordre se fait longtemps après leur bifurcation.

Chaque branche de second ordre ou *cladode aérien de second ordre* développé consiste en un cylindre cannelé généralement court. Les arêtes externes de ce cylindre continuent directement les arêtes du rameau souche. Le nombre de ces arêtes est très variable d'une branche de second ordre à l'autre même pour des branches collatérales. Ce nombre est moindre ou au plus égal à celui des arêtes du cladode souche. Les faces qui séparent ces arêtes sont concaves. Elles sont vertes, lisses, couvertes de stomates. Elles portent deux ou trois frondes, parfois une seule fronde, très exceptionnellement plus de trois frondes. Les frondes des rameaux de second ordre sont localisées sur leurs arêtes. Elles y sont dispersées sans ordre apparent. Quand parfois on y trouve deux frondes contiguës insérées côte à côte et coalescentes par leurs bases c'est qu'il s'est produit à ce niveau un fait analogue à celui que nous avons décrit page 31. Une des branches simples constituantes du cladode aérien de second ordre s'est terminée à ce niveau.

4. c). — La bifurcation des cônes végétatifs des cladodes de second ordre donne les cônes végétatifs des rameaux de troisième ordre; et comme chacun de ces cônes présente plusieurs centres de formation, qu'il produit à sa périphérie de petites frondes, les rameaux de troisième ordre sont des *cladodes aériens, cladodes aériens de troisième ordre* comme les rameaux de second ordre étaient des cladodes aériens de second ordre. Les cladodes aériens de troisième ordre sont plus simples que les cladodes aériens de second ordre. Selon que le point de végétation d'un rameau de troisième ordre croît en conservant sa forme sans se bifurquer, ou qu'il se bifurque peu de temps après sa formation, on a des rameaux de troisième ordre différents sensiblement des rameaux de second ordre ou au contraire des rameaux de troisième ordre qui sont aux rapports près semblables aux rameaux de second ordre. Dans le premier cas les rameaux de troisième ordre développés, consistent en cylindres cannelés à arêtes saillantes à faces concaves. Chaque rameau porte de trois à cinq arêtes. Ces arêtes sont rectilignes, exceptionnellement tordues vers la droite. La surface de ces branches est lisse, verte, couverte de stomates. Elles portent des frondes solitaires, localisées sur les arêtes saillantes. Parfois, surtout lorsque les arêtes saillantes de ces rameaux sont contournées en spirale, il est possible

de tracer à la surface de ces rameaux une hélice génératrice qui passe par l'insertion de toutes les frondes. Cette hélice génératrice ne correspond à rien. On trouve fréquemment sur ces rameaux des groupes de deux frondes contiguës avec ou sans sporange dans leur aisselle. De même que pour les rameaux aériens de premier et de second ordre, ces groupes de frondes indiquent les terminaisons de branches simples qui entraient dans la constitution du rameau de troisième ordre. Plus il y a de ces terminaisons, plus le développement sympodique du rameau de troisième ordre est accentué.

L'élongation des rameaux de troisième ordre se fait par un accroissement intercalaire longitudinal des régions intra-nodales de ces rameaux. Cette élongation se produit longtemps après la bifurcation du sommet des rameaux de troisième ordre.

La bifurcation des cônes végétatifs des rameaux de troisième ordre se fait de très bonne heure et donne les cônes végétatifs des rameaux de quatrième ordre. Ces cônes végétatifs ont la même organisation que les cônes végétatifs des rameaux de troisième ordre à cela près, que chacun d'eux renferme simultanément un moindre nombre de centres de formation. Les rameaux de quatrième ordre sont donc encore des cladodes aériens, *cladodes aériens de quatrième ordre*.

Chaque cône végétatif d'un rameau de quatrième ordre se développe de la même manière que le cône végétatif d'un rameau de troisième ordre. Le rameau produit n'a généralement que trois arêtes saillantes, il est plus allongé qu'un rameau de troisième ordre et plus fréquemment son développement est sympodique. Ses arêtes saillantes sont plus souvent tordues vers la droite que les arêtes des rameaux de troisième ordre. Pour tout le reste il est entièrement semblable aux rameaux de troisième ordre. On donnerait des rameaux de cinquième, sixième, ... *n*<sup>ième</sup> ordre la même description que celle que nous avons donnée pour les rameaux de quatrième ordre et on pourrait continuer ainsi indéfiniment en répétant chaque fois tout ce que nous avons dit à propos des rameaux de troisième, de quatrième ordre, etc.; *plus n sera élevé, plus le cladode aérien dont n représente l'ordre aura un cône végétatif simple, plus il sera grêle, triquètre et son développement sympodique.*

4. d).—Les rameaux terminaux ne sont autre chose que des cladodes

aériens d'ordre  $n$  dont le cône végétatif s'est éteint ;  $n$  peut avoir telle valeur que ce soit. En général, dans les beaux échantillons,  $n$  peut être égal à 8.  $n$  est plus élevé dans les pieds épiphytes dont les rameaux sont pendants. Il semble que l'arrêt du développement des rameaux terminaux soit occasionné par une dessiccation ou un flétrissement de leur cône végétatif. Plus  $n$  est élevé, plus le cône végétatif du rameau terminal est simple et plus il s'atrophie facilement. Les branches terminales sont triquêtes. Lorsque leur cône végétatif s'éteint il contient en général *trois centres de formation*.

4. e). — Très exceptionnellement, et seulement dans les échantillons grêles, on trouve mêlé aux diverses catégories de rameaux aériens que nous venons de faire connaître des rameaux qui ont la valeur morphologique de *branches simples aériennes*. Ces rameaux résultent d'un développement exceptionnel des points de végétation de branches simples dont j'ai signalé la présence sur les flancs des cladodes aériens à développement sympodique. Dans ces cas le som-

Fig. 126.

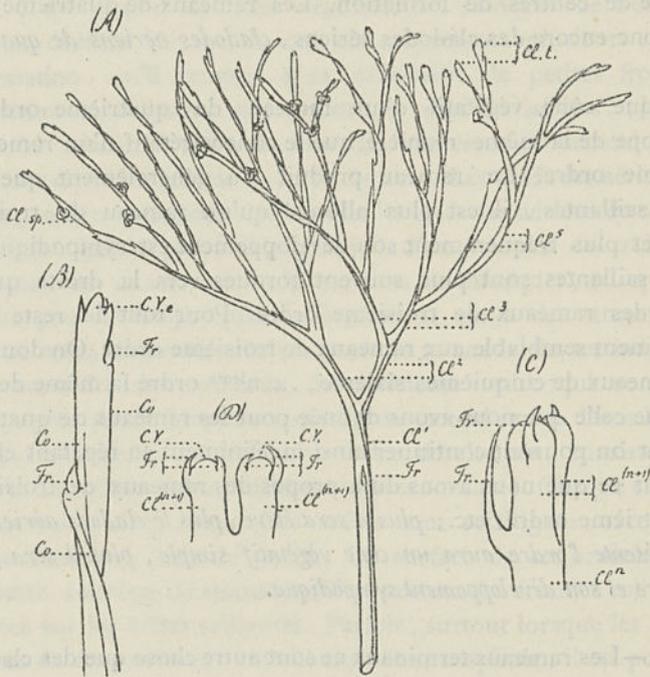


Fig. 126. (A). — Ensemble de la ramification aérienne d'un pied très vigoureux de *Ps. triquetrum* à branches tordues.

Cl<sup>1</sup>. Cladode souche.

Cl<sup>2</sup>. Cladodes de second ordre.

Cl<sup>3</sup>. Cladodes de troisième ordre.

Cl. sp. Cladodes sporangifères.

Cl. t. Cladodes terminaux.

(B). — Extrémité antérieure grossie d'un cladode terminal tordu. Gr.  $\frac{8}{1}$ .

C. V. Cône végétatif éteint.

Co. Côtes ou arêtes saillantes du cladode.

Fr. Frondes solitaires.

(C, D). — Extrémité antérieure grossie d'un cladode terminal non tordu. —

Les lettres ont la même signification que ci-dessus.

met de la branche simple conserve sa vitalité plus longtemps et ses régions intra-nodales sont le siège d'un certain accroissement intercalaire longitudinal. En général, le sommet de ces petites branches simples, s'éteint, après avoir produit deux frondes. Les rameaux aériens simples, développés, consistent donc en des sortes de petits pédicelles verts d'environ 1 millimètre de long, qui portent à leur extrémité deux frondes, rarement plus. Ces frondes abritent un point de végétation éteint, qui n'a qu'un seul centre de formation.

Sur les rameaux aériens simples, qui ont plus de deux frondes, *ce qui est extrêmement rare*, les frondes sont arrangées par groupe de quatre dans le même ordre que sur les rameaux simples des Selagi-nelles, savoir :

Une fronde antérieure droite.

Une fronde postérieure gauche.

Une fronde antérieure gauche.

Une fronde postérieure droite. (1).

Ces frondes ne forment pas paires, elles sont isolées. Les frondes antérieures d'une branche simple aérienne occupant la face de cette branche qui regarde le cladode support font défaut lorsque, comme c'est le cas ordinaire, cette face demeure coalescente avec la surface du cladode. Il ne reste plus alors des appendices de la partie libre de

(1) L'orientation de ces appendices est indiquée par rapport à un observateur placé dans l'axe de la branche simple, la tête du côté de son point de végétation, les pieds à l'opposé, la face tournée du côté du cladode.

la branche simple aérienne que ses deux frondes postérieures rendues nécessairement coalescentes à leur base. Il résulte de là que partout ou sur la surface d'un rameau aérien de *Ps. triquetrum* on rencontre deux frondes contiguës coalescentes à leur base, on doit trouver entre elles et le rameau qui les porte un point de végétation éteint à un seul centre de formation. Ces deux frondes sont les deux premières frondes postérieures de la partie libre d'une branche simple constituante du cladode qui émerge en ce point.

4. f). — Tout rameau aérien qui porte les glandes disséminatrices ou sporanges du *Ps. triquetrum* mérite le nom de rameau sporangifère. Un rameau aérien d'ordre quelconque peut être sporangifère. En général cependant les rameaux aériens ne sont sporangifères qu'à partir du quatrième ordre. Lorsqu'un rameau doit être sporangifère, sitôt après la formation de son cône végétatif celui-ci croît en conservant sa forme, mais, tout en s'allongeant, de distance en distance, un de ses centres de formation cesse de croître et devient latéral par rapport à l'ensemble. Ce centre de formation est aussitôt remplacé dans le cône végétatif par la bifurcation de l'un des centres restants; c'est le procédé ordinaire de développement sympodique des cladodes aériens de *Ps. triquetrum* et de tous les cladodes de Cryptogames vasculaires. Les rameaux sporangifères du *Ps. triquetrum* ont donc toujours la valeur morphologique de *cladodes aériens à développement sympodique*. Le point de végétation dont la croissance s'est ralentie, marque la terminaison antérieure d'une branche simple. Cette branche devient libre, elle forme sur sa face libre deux petites frondes coalescentes à leur base, puis son point de végétation compris entre les deux petites frondes et le cladode support ou bien s'éteint ou bien se transforme en une glande disséminatrice ou sporange triloculaire. Les rameaux sporangifères comprennent donc: une pièce principale ou cladode d'ordre  $n$  à développement sympodique sur les arêtes duquel viennent émerger les terminaisons de quelques-unes de ses branches simples constituantes. Chacune de ces branches simples produit deux frondes contiguës coalescentes à leur base après quoi elle transforme son sommet en glande disséminatrice, ou bien s'éteint.

Fig. 127.

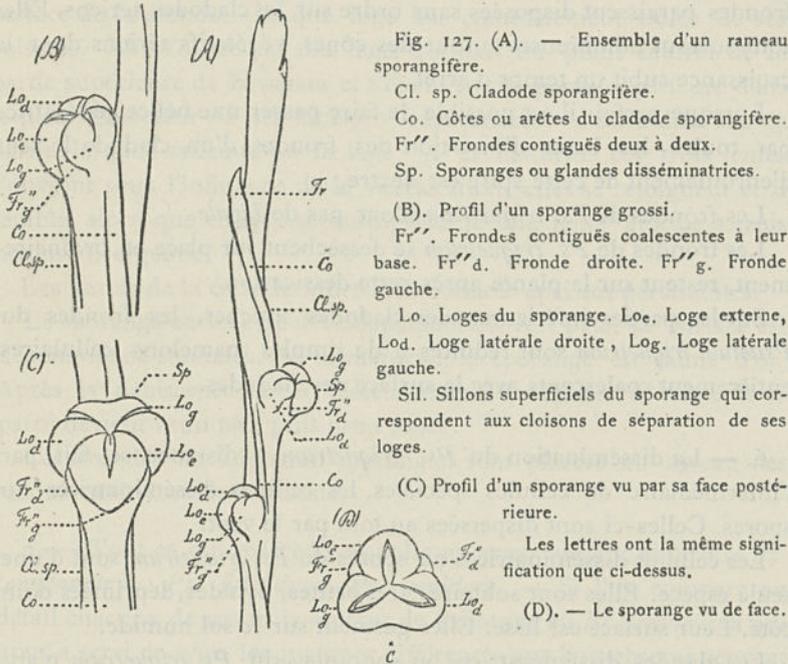


Fig. 128.

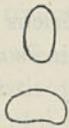


Fig. 128. — Spore vue de profil et vue par le sommet.

Les diverses catégories de rameaux aériens que nous avons fait connaître ne produisent ni bourgeons adventifs ni racines. Ils ne peuvent servir à bouturer la plante. Nous devons donc surtout regarder l'ensemble des rameaux aériens du *Ps. triquetrum* comme un système à croissance définie qui n'a d'autre but que d'amener à l'air les glandes disséminatrices ou sporangies.

5. — Nous avons vu que les rameaux souterrains du *Ps. triquetrum* de quelque nature qu'ils soient, sont dépourvus d'appendices. Les rameaux aériens ne portent qu'une seule espèce d'appendices, ce sont des frondes.

Les frondes du *Ps. triquetrum* sont de petites languettes longues de 1 à 2 millimètres au plus, larges de 1/4 à 1/2 millimètre. Ces frondes

sont vertes, uniquement cellulaires, dépourvues de stomates. Ces frondes paraissent disposées sans ordre sur les cladodes aériens. Elles sont surtout nombreuses autour des cônes végétatifs aériens dont la croissance subit un temps d'arrêt.

Lorsque parfois il est possible de faire passer une hélice génératrice par toutes les bases d'insertion des frondes d'un cladode le sens d'enroulement de cette spire est dextre.

Les frondes de *Ps. triquetrum* n'ont pas de *Ligule*.

Les frondes de *Ps. triquetrum* se dessèchent sur place et ordinairement, restent sur la plante après cette dessiccation.

Sur les parties inférieures des cladodes souches, les frondes du *Psilotum triquetrum* sont réduites à de simples mamelons cellulaires entièrement coalescents avec la surface des cladodes.

6. — La dissémination du *Ps. triquetrum* à distance se fait par l'intermédiaire de cellules spéciales, les cellules disséminatrices ou spores. Celles-ci sont dispersées au loin par le vent.

Les cellules disséminatrices ou spores du *Ps. triquetrum* sont d'une seule espèce. Elles sont solitaires, très petites, ovoïdes, déprimées d'un côté. Leur surface est lisse. Elles germent sur le sol humide.

Les glandes disséminatrices ou sporanges du *Ps. triquetrum* n'apparaissent que sur les arêtes saillantes de ses cladodes aériens à développement sympodique, là où deviennent libres les terminaisons antérieures de leurs branches simples constituantes.

Un appareil sporangial de *Ps. triquetrum* comprend :

1° Un cladode sporangifère.

2° Une série de rameaux aériens simples coalescents par leur face antérieure au cladode sporangifère. Ce sont les supports des sporanges.

Deux frondes contiguës coalescentes entre elles.

Une glande disséminatrice triloculaire ou sporange.

Nous avons suffisamment décrit les premières parties de l'appareil sporangial il n'y a pas lieu d'y revenir.

Chaque glande disséminatrice forme un corps globuleux, trilobé, sessile, rétréci à la base. Toute cette masse est divisée en trois loges distinctes, une externe et deux latérales par rapport à l'arête du cladode sporangifère. Extérieurement ces cloisons de séparation des

trois loges, correspondent aux trois sillons que l'on remarque à la surface de la glande. Chaque loge est complètement isolée de ses voisines. Elle s'ouvre par une fente qui part du point central de la partie supérieure de la masse et s'étend sur sa paroi supérieure dans le plan bissecteur de ses cloisons séparatrices; c'est-à-dire sur la partie la plus saillante de la loge. A la maturité ces trois fentes s'ouvrent sous l'influence de la dessiccation, elles se rejoignent et il semble alors que chaque capsule présente une fente apicale à trois rayons divergents.

Les parois de la capsule mûre sont coriaces épaisses persistantes.

Le sporange en voie de développement est vert pâle, sa surface est dépourvue de stomates. A la maturité le sporange est jaune d'or. Après la déhiscence et la dissémination des spores, la teinte de la paroi devient brun pâle puis brun foncé.

Les frondes de l'appareil sporangial sont placées au niveau des sillons extérieurs de la glande.

7. — Tout ce qui précède s'applique sans modification aux *Ps. complanatum*, *Ps. flaccidum*, *Ps. capillare*. — Si l'on compare en détail chacune de ces trois espèces de *Psilotum* au *Ps. triquetrum* qui nous a servi de type, les quelques différences que l'on observe peuvent se résumer ainsi :

1° Les rameaux aériens supérieurs du *Ps. complanatum* sont plus aplatis que ceux de la forme type. Le développement de ces rameaux est plus régulièrement sympodique. Leurs sporanges sont fréquemment biloculaires.

2° Les rameaux aériens du *Ps. flaccidum* sont encore plus aplatis que ceux du *Ps. complanatum*. Leurs frondes sont très petites, à peine visibles. Les rameaux souterrains du *Ps. flaccidum* sont pour la plupart des sympodes de branches simples souterraines, ou des cladodes souterrains très simples.

3° Les rameaux aériens du *Ps. capillare* sont très grêles, généralement stériles. Les rameaux souterrains de cette espèce sont des branches simples ou des sympodes de branches simples.

## DEUXIÈME CHAPITRE.

---

# ANATOMIE DES PSILOTUM.

---

### PREMIÈRE PARTIE. — *Structure des Rameaux souterrains.*

---

#### SOMMAIRE.

Choix d'une espèce type.

§ I. Structure des branches simples souterraines.

1. Structure de la région moyenne d'une branche simple souterraine. — 2. Structure de la région postérieure d'une branche simple souterraine. — 3. Structure de la région antérieure d'une branche simple souterraine en voie d'allongement. — 4. Cas où le point de végétation antérieur de la branche est éteint. — 5. Différenciation des tissus d'une branche simple souterraine. — 6. *Conclusions.*

7. Structure de la région antérieure d'une branche simple souterraine bifurquée. — 8. Structure de la région antérieure d'une branche simple souterraine dont le cône végétatif présente deux centres de formation. — 9. Différenciation des tissus aux divers niveaux d'une région de bifurcation de branche simple souterraine. — 10. *Conclusions.*

11. Structure d'un sympode de branches simples souterraines.

§ II. Structure des cladodes de branches simples souterraines.

A. Structure d'un cladode de deux branches simples souterraines lorsque ses branches constituantes sont sœurs et d'ordre  $(n + 1)$ .

1. Origine d'un tel cladode. — 2. Structure de sa région moyenne. — 3. Structure de sa région postérieure. — 4. Structure de sa région antérieure quand son cône végétatif est en pleine élongation. — 4 bis. Différenciation de ses tissus. — 5. Structure de sa région antérieure quand son cône végétatif est bifurqué. — 6. Influence du calibre et de la déviation initiale de ses branches constituantes sur la

structure de sa région moyenne. — 7. Influence du degré de coalescence de ses branches constituantes sur la structure de sa région moyenne. — 8. Structure du cladode quand l'un des centres de formation de son cône végétatif s'éteint. — 9. Ramification de ces cladodes.

B. Structure d'un cladode de trois branches simples souterraines lorsque deux de ses branches constituantes sont sœurs et d'ordre  $(n + 2)$  la troisième étant d'ordre  $(n + 1)$  et tante des deux premières.

(a). Structure d'un cladode satisfaisant aux conditions ci-dessus, lorsque les axes de figure de ses branches constituantes sont dans un même plan.

10. Structure de la région moyenne d'un tel cladode. — 11. Structure de sa région postérieure. — 12. Structure de sa région antérieure quand son cône végétatif est en pleine élongation. — 13. Différenciation de ses tissus. — 14. Structure de sa région antérieure quand son cône végétatif est bifurqué. — 15. Influence du calibre de ses branches constituantes sur la structure de sa région moyenne. — 16. Influence du degré de coalescence de ses branches constituantes sur cette même structure. — 17. Différenciation des tissus dans la région moyenne des cladodes de la série (a) dont les branches constituantes sont faiblement coalescentes. — 18. Structure de la région antérieure du cladode quand un ou deux de ses centres de formation viennent à s'éteindre.

(b). Structure d'un cladode satisfaisant aux conditions énoncées en B, lorsque les axes de figure de ses branches constituantes ne sont pas dans le même plan.

19. — Structure de la région moyenne d'un tel cladode. — 20. Structure de sa région postérieure. — 21. Structure de sa région antérieure quand son cône végétatif est en pleine élongation. — 22. Différenciation de ses tissus. — 23. Structure de sa région antérieure quand son cône végétatif est bifurqué. — 24. Influence du calibre de ses branches constituantes sur la structure de sa région moyenne. — 25. Influence du degré de coalescence de ses branches constituantes sur la structure de cette même région. — 26. Influence du degré de coalescence des branches constituantes sur la différenciation des tissus dans la région moyenne des cladodes de la série (b). — 27. Structure de la région antérieure du cladode quand un ou deux des centres de formation de son cône végétatif viennent à s'éteindre. — 28. Structure de la région antérieure d'un cladode de trois branches dont les branches constituantes deviennent indépendantes. — 29. Comparaison de la structure des régions moyennes des cladodes des séries (a) et (b) dont les branches constituantes ont sensiblement le même degré de coalescence. — *Conclusions.* — 30. Comparaison de la structure des régions moyennes des cladodes de deux branches et des cladodes de trois branches. — *Conclusions.*

C. Structure d'un cladode dont les branches constituantes procèdent les unes des autres par bifurcations successives.

(a). Structure d'un cladode de quatre branches satisfaisant à la condition énoncée en C.

31. Structure d'un cladode de quatre branches d'ordre  $(n + 2)$  ayant le même degré de parenté avec une branche initiale d'ordre  $n$ . — 32. Structure d'un cladode de quatre branches dues à la bifurcation répétée d'une branche initiale. — 33. *Conclusions.* — 34. Structure d'un cladode de quatre branches, à branches fortement coalescentes et très inégales, lorsqu'une des branches constituantes est intérieure à l'ensemble.

(b). Structure d'un cladode de cinq branches satisfaisant à la condition énoncée en C.

35. Structure des diverses catégories de cladodes de cinq branches. — 36. *Conclusions*. — 37. Structure d'un cladode de cinq branches, à branches fortement coalescentes et très inégales, lorsque certaines d'entre elles sont intérieures au système.

(c). Structure d'un cladode de n branches satisfaisant aux conditions énoncées en C.

38. Structure d'un cladode de n branches simples souterraines — 39. Structure d'un tel cladode dans le cas particulier où certaines de ses branches constituantes sont intérieures au système, les branches étant inégales et fortement coalescentes. — 40. *Conclusions*.

(d). Structure des cladodes souterrains à développement sympodique.

41. Structure de la région d'émergence d'une des branches constituantes d'un cladode de n branches lorsque ce cladode est entièrement développé. — 42. Structure d'un cladode à développement sympodique.

(D). Structure des cladodes souterrains quelconques.

43. Bifurcation du point de végétation d'un cladode. — 44. Structure des divers niveaux d'un cône végétatif en voie de bifurcation aux divers stades de la bifurcation.

— 45. Structure de la région antérieure d'un cladode bifurqué. — 46. Structure des branches de bifurcation d'un cladode de la série Cc. Structure d'un cladode quelconque. — 47. *Conclusions*. — 48. Structure des sympodes de cladodes souterrains. — *Conclusions*:

Les mêmes motifs qui nous ont fait choisir le *Ps. triquetrum* comme espèce type pour la Morphologie des *Psilotum* nous font prendre comme structure type des *Psilotum* adultes la structure du *Ps. triquetrum*.

## § I.

### STRUCTURE DES BRANCHES SIMPLES SOUTERRAINES.

1.— Une section transversale d'ensemble pratiquée au milieu d'une branche simple souterraine dont le développement est entièrement achevé présente (Fig. 129) :

1<sup>o</sup> Au centre UN SEUL FAISCEAU PRIMAIRE BICENTRE. Le centre de figure de ce faisceau coïncide avec le centre de figure de la branche. La bande ligneuse de ce faisceau est horizontale ; son plan principal est par suite vertical ;

2<sup>o</sup> Autour du faisceau une *gaine protectrice*. Cette gaine est souvent très mal caractérisée ;

3<sup>o</sup> Plus extérieurement, une *zone de TISSU FONDAMENTAL PRIMAIRE NON*

différenciée en une couche profonde formant gaine mécanique et une couche superficielle formant parenchyme herbacé. Cette zone comble l'intervalle qui sépare la gaine protectrice de la couche suivante ;

4<sup>o</sup> UNE COUCHE EXTERNE DE CELLULES ÉPIDERMIQUES. *Certaines de ces cellules sont prolongées en poils plus ou moins longs.*

La section transversale du faisceau bi-centre figure une ellipse très peu aplatie. Le grand axe de cette ellipse est occupé par une bande d'éléments ligneux. Il est horizontal (1). L'espace compris entre la bande ligneuse et la gaine protectrice est occupé exclusivement par des éléments libériens.

La bande ligneuse présente à ses deux extrémités une trachée très grêle à une ou à deux spiricules au plus, les spiricules sont libres dans la lumière du vaisseau. Ces deux trachées les plus grêles, les premières développées marquent les centres de différenciation de la bande ligneuse, *ses points*  $\Delta$  (2). Contre chacune de ces trachées, entre elles et le centre de figure du faisceau, on trouve une autre trachée de plus grand diamètre que la première, à spiricules plus nombreuses, plus serrées qui demeurent adhérentes à la paroi. Entre ces deux nouvelles trachées, on trouve une file de deux ou trois vaisseaux à section transversale polygonale. Chaque face de ces vaisseaux porte une seule rangée de ponctuations parallèles, elliptiques, deux ou trois fois aussi longues que larges. Le grand axe de ces ponctuations est perpendiculaire à l'axe du vaisseau ; la longueur de ce grand axe est la moitié de la largeur de la face sur laquelle on l'observe. Les ponctuations d'une même file sont sensiblement égales entre elles. Parfois le contour de chaque ponctuation est bordée d'une aréole étroite.

Fig. 129. — Section transversale d'ensemble de la région moyenne d'une branche simple souterraine de *Ps. triquetrum*.

C. Centre de figure de la section transversale de la branche.

$\gamma$ . Centre de figure du massif libéro-ligneux.

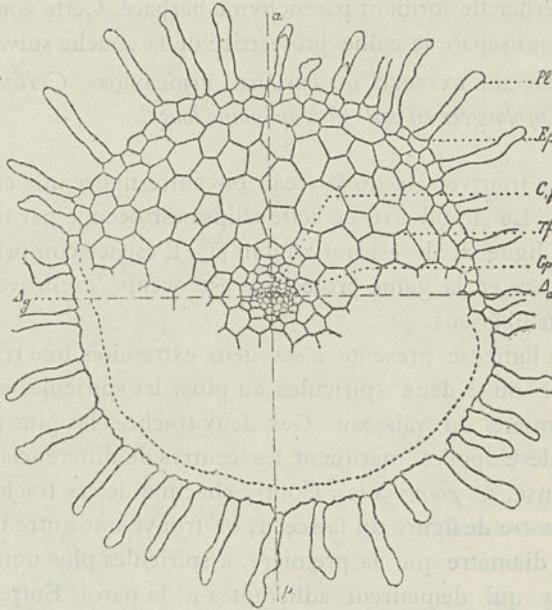
$\Delta_g$ . Centre de développement gauche de la bande ligneuse.

$\Delta_d$ . Centre de développement droit de la bande ligneuse.

(1) Lorsque la branche est déviée de sa position normale, l'inclinaison de cet axe sur l'horizon peut être quelconque. C'est ainsi que dans beaucoup de branches simples on peut le trouver dirigé verticalement. — En faisant l'anatomie complète de ces branches on reconnaît qu'elles ont subi une torsion.

(2) Voyez C.-Eg. Bertrand. *Théorie du Faisceau*. — In-8. Lille 1880. 5 planches.

Fig. 129.



A. Éléments libériens du massif libéro-ligneux.

Gp. Gaine protectrice du massif libéro-ligneux.

Tf. Tissu fondamental primaire.

Ep. Epiderme.

Pl. Poils.

a p. Trace du plan principal du faisceau dans sa position normale.

Fig. 130.

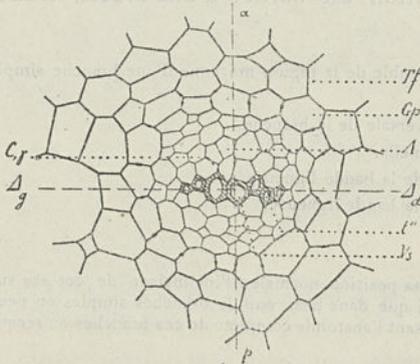


Fig. 131.

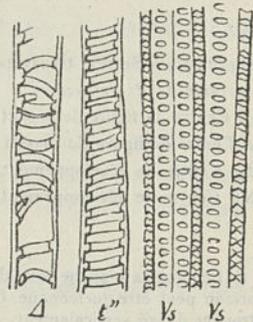


Fig. 130. — Section transversale d'ensemble du faisceau représenté fig. 129  
 Les lettres communes à cette figure et à celle qui précède ont la même signification.  
 Vs, Vaisseaux scalariformes.  
 t''. Secondes trachées ou trachées à plusieurs spires d'épaississement.

Fig. 131. — Trachées et vaisseaux scalariformes de *Psilotum triquetrum*.

Fig. 132.

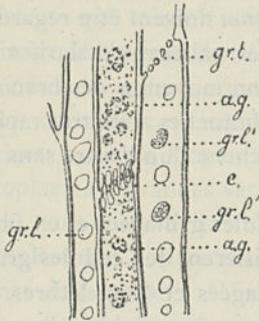


Fig. 132. — Cellules grillagées de *Psilotum triquetrum*.

gr. t. Grillages transversaux.

gr. l. Grillages latéraux couverts de leurs épiléthres.

e. Epiléthres.

a. g. Agglomération de granules amylopectinés contre les épiléthres des grillages latéraux.

Fig. 133.

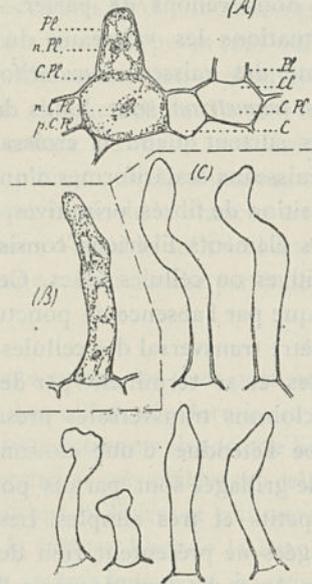


Fig. 133. — Poils d'une branche simple souterraine de *Ps. triquetrum*.

(A). Section radiale d'un jeune poil en voie de développement. Gr.  $\frac{160}{1}$ .

(B). Un poil développé. Gr.  $\frac{160}{1}$ .

(C). Diverses formes de poils développés. Gr.  $\frac{160}{1}$ .

Pl. Poil.

n. Pl. Noyau du poil.

C. Pl. Cellule épidermique qui a produit le poil.

n. C. Pl. Noyau de la cellule épidermique qui a produit le poil.

p. C. Pl. Protoplasma de la cellule épidermique qui a produit le poil.

Cl. Cloison de séparation du prolongement pileux et de la cellule épidermique.

C. Cellule épidermique sans prolongement pileux.

Quand parfois une face d'un vaisseau de *Ps. triquetrum* porte deux rangées de ponctuations cela tient à ce que, par suite des tiraillements

qui se sont produits pendant le développement, deux faces du vaisseau primitivement inclinées l'une sur l'autre se sont trouvées amenées dans le même plan. La disposition primitive se reconnaît à ce fait qu'une cloison d'un élément voisin s'insère sur la paroi du vaisseau entre les deux séries de punctuations. — Quels que soient les éléments en contact avec une face du vaisseau, cette face porte toujours les punctuations dont nous venons de parler. — Malgré l'aspect particulier de leurs punctuations les vaisseaux du *Ps. triquetrum* doivent être regardées comme des vaisseaux scalariformes. — Les vaisseaux scalariformes du *Ps. triquetrum* sont longs dans la région moyenne des branches grêles, surtout quand la croissance de ces branches a été très rapide. Les vaisseaux scalariformes d'une file se touchent l'un l'autre sans interposition de fibres primitives.

Les éléments libériens consistent en cellules grillagées et en fibres primitives ou cellules lisses. Celles-ci ne diffèrent des cellules grillagées que par l'absence de punctuations grillagées et d'épiclèthres. Le diamètre transversal des cellules grillagées est très variable; elles sont courtes et se terminent par des cloisons transversales très obliques. Ces cloisons transversales présentent des grillages. Un seul grillage occupe l'étendue d'une cloison transversale. Les faces latérales de la cellule grillagée sont parfois pourvues d'une file de grillages latéraux très petits et très simples. Les épiclèthres et le contenu des cellules grillagées ne présentent rien de spécial. Je n'ai rencontré qu'un seul noyau dans chacune de ces cellules. Les fibres primitives ou cellules lisses mêlées aux cellules grillagées sont des éléments procambiaux indifférenciés et recloisonnés transversalement. Ces éléments lisses forment un rang de cellules entre les éléments libériens et la gaine protectrice; on les rencontre de même entre les éléments grillagés et les éléments ligneux; on en rencontre aussi entre les cellules grillagées. Les fibres primitives semblent plus larges que les cellules grillagées. Je n'ai jamais trouvé de fibres libériennes dans le liber du *Ps. triquetrum*.

La gaine protectrice est formée de larges cellules peu allongées à parois minces. Les cloisons transversales des cellules de la gaine sont assez fortement inclinées sur l'axe de la branche. Ces cellules portent sur leurs parois radiales et transversales l'indication d'une bande d'épaississement. Ordinairement ces cadres d'épaississement sont très

difficiles à distinguer. Il est alors fort difficile de reconnaître la gaine protectrice et parfois de délimiter le faisceau (1).

Le tissu fondamental consiste en larges cellules à parois minces allongées dans le sens de la longueur de la branche, la longueur de ces cellules est d'autant plus grande que la branche est plus élancée. Dans les branches très courtes ces éléments peuvent devenir isodiamétriques. Les parois de ces cellules sont lisses sans ponctuations (2). Les méats qui existent entre ces cellules sont très petits sauf dans le voisinage de la surface de la branche. Ces méats sont exclusivement localisés le long des arêtes saillantes de chaque cellule. Ils sont rectilignes comme ces arêtes. Chaque cellule du tissu fondamental contient un gros noyau lenticulaire plongé au sein d'une masse de protoplasma à grandes vacuoles. Lorsque la vie de la branche est très active, on observe de très petits grains d'amidon solitaires dans ce protoplasma. Ce protoplasma forme une mince couche pariétale à la surface de la paroi.

Les cellules épidermiques sont de deux sortes, les unes portent des poils, les autres en sont dépourvues. Les cellules épidermiques sans poils sont plus petites, aplaties, à contour externe polyédrique limité par des côtés rectilignes. Dans les branches très effilées ces cellules épidermiques sont allongées. Les cloisons radiales et transversales de ces cellules sont perpendiculaires à la surface libre de la branche. Les parois de ces cellules sont minces, même leur paroi externe qui est cuticularisée et colorée en jaune, en brun pourpre ou en noir. Chacune de ces cellules contient un noyau lenticulaire peu aplati. — Les cellules épidermiques qui portent les poils ont la même configuration que les cellules voisines, elles sont plus grandes toutefois, leur paroi externe est aussi plus bombée. Cette paroi porte en son centre un seul gros poil; une cloison transversale isole le poil de la cellule épidermique. Cette paroi externe est cuticularisée et teintée en jaune de cadmium. Le poil n'est qu'un prolongement de la paroi externe de la cellule épidermique qui en a été séparé par une cloison transversale. Cette cloison qui semble au premier coup d'œil

(1) Les fibres primitives comprises entre les cellules grillagées et la gaine sont plus grandes que les autres.

(2) Les cellules les plus grandes du tissu fondamental se trouvent dans sa région moyenne.

dans le prolongement de la paroi externe de la cellule épidermique s'en distingue par l'absence de cuticularisation et de coloration. Les poils sont simples allongés perpendiculairement à la cellule qui les porte. Leur extrémité libre est arrondie mousse; leur base est légèrement évasée. La configuration des poils varie beaucoup de l'un à l'autre. La paroi externe des poils est mince. Elle se cuticularise et se colore de bonne heure. La surface externe du poil est lisse là où elle ne touche aucun corps solide, elle est rugueuse irrégulière là où elle touche un corps étranger. Chaque poil contient un très petit noyau. A l'état de vie active la grande masse du protoplasma du poil est près de son extrémité libre, son noyau est près de sa base.

On ne voit jamais de stomate sur l'épiderme des branches simples souterraines.

*La branche simple conserve cette même structure dans toute son étendue sauf dans le voisinage immédiat de son point d'attache et près de sa terminaison antérieure.*

*De quelque ordre que soit une branche simple souterraine, sa région moyenne présente cette même structure.* Les seules modifications qu'on y ait constatées portent exclusivement sur le nombre des éléments du faisceau et sur le développement relatif du faisceau et du tissu fondamental. Cette légère modification semble liée au volume du point de végétation qui produit la branche. Si la branche considérée est très grêle, la structure type que nous avons décrite subit une réduction dans le nombre de ses éléments libéro-ligneux, *mais non dans leur disposition.* Ainsi le massif ligneux se réduit à quatre trachées ou à deux trachées extrêmes, comprenant entre elles un seul vaisseau scalariforme, ou même à deux trachées contiguës. Dans ces cas, la section transversale du faisceau devient à peu près régulièrement circulaire. Dans ces cas aussi la masse du tissu fondamental est beaucoup plus grande proportionnellement à la masse du faisceau que dans les branches moins grêles. — Si la branche considérée est très forte, sa structure diffère de la structure type par un plus grand développement de sa masse libéro-ligneuse, le nombre des trachées peut s'y élever à 6 ou 8. (3 ou 4 à chaque pôle de la lame ligneuse). Le nombre des vaisseaux scalariformes est également plus grand, ces éléments se disposent sur deux rangs. Alors il peut s'établir une

certaine différence dans le calibre des vaisseaux, ceux qui sont proches des trachées demeurent grêles, tandis que ceux qui sont au centre ont un plus grand diamètre. Dans ces branches fortes la gaine protectrice est très nette. — Dans quelques branches simples, souterraines, très fortes et très âgées, j'ai pu constater un commencement de gummification de certaines parois cellulaires dans le voisinage immédiat de la couche épidermique. Ce fait est d'ailleurs fort rare.

Fig. 134.

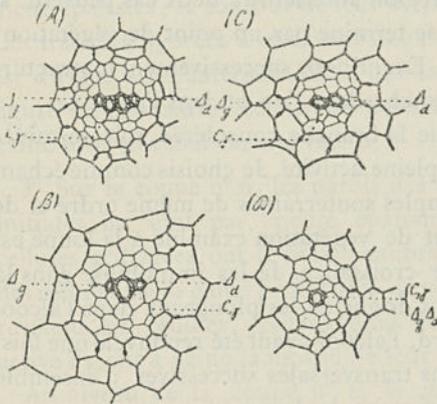


Fig. 134. — Faisceaux de branches simples souterraines très grêles de *Ps. triquetrum*.

Les lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

(A). — Faisceau bicentre dans lequel la bande ligneuse est réduite à deux trachées  $\Delta_g$ ,  $\Delta_d$  et à deux vaisseaux scalariformes.

(B). — Faisceau dans lequel la bande ligneuse est réduite à deux trachées  $\Delta_g$ ,  $\Delta_d$  et un seul vaisseau scalariforme.

(C). — Faisceau bicentre dans lequel la bande ligneuse est réduite à deux trachées  $\Delta_g$ ,  $\Delta_d$ .

(D). — Faisceau bicentre dans lequel la bande ligneuse est réduite à une trachée centrale. — La figure de la section transversale de ce faisceau bicentre où les deux centres de développement  $\Delta_g$ ,  $\Delta_d$  du faisceau sont confondus en une seule trachée, au centre de figure  $\gamma$  de ce faisceau, est identique à la figure de la section transversale d'un FAISCEAU INDÉTERMINÉ.

Cette série de faisceaux dont la structure se réduit de plus en plus à mesure que les branches simples souterraines du *Ps. triquetrum* deviennent de plus en plus grêles, est extrêmement importante à connaître, car elle reproduit la structure des premières branches de l'embryon de cette plante.

Fig. 135.

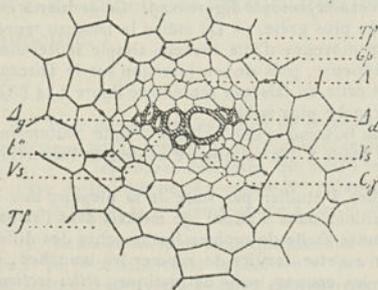


Fig. 135. — Section transversale du faisceau d'une très forte branche simple souterraine de *Ps. triquetrum*.

Les lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

2. — *Dans le voisinage immédiat de son point d'attache, la structure d'une branche simple souterraine déterminée se simplifie quelque peu, elle rappelle à ce niveau la structure de la région moyenne d'une branche simple souterraine plus grêle qu'elle-même (1). De quelque ordre qu'elles soient les branches simples souterraines présentent la même simplification de structure dans leur partie postérieure.*

3. — Si au lieu de nous diriger de la région moyenne de la branche simple considérée vers sa région postérieure, nous nous dirigeons de sa région moyenne vers sa région antérieure, deux cas peuvent se présenter; ou bien la branche se termine par un point de végétation, ou bien la branche se bifurque. Examinons successivement la structure de la partie antérieure de la branche dans l'un et dans l'autre cas.

Je suppose tout d'abord que la branche considérée soit terminée par un point de végétation en pleine activité. Je choisis comme échantillons types dix branches simples souterraines de même ordre et de même vigueur, dont le point de végétation examiné à la loupe est reconnu simple et en pleine croissance. Je les immobilise dans la structure qu'ils ont à un instant donné en les plongeant dans l'alcool absolu; quelques jours plus tard, l'alcool ayant été renouvelé une fois, je pratique une série de sections transversales successives d'ensemble de quatre d'entre eux en me dirigeant de leur région moyenne vers leur sommet. Il m'est facile d'orienter, toutes ces coupes, de la même manière ayant eu soin de pratiquer une encoche de repère à la partie supérieure de chaque échantillon alors que les branches tenaient encore à la griffe (2). En examinant la suite de ces sections transversales, voici ce que j'ai observé :

(1) Les figures 135, 134 (A), 129 ont été choisies à dessein. La figure 135 représente la structure du faisceau d'une branche simple souterraine très forte dans la région moyenne de cette branche. La structure du même faisceau dans la partie postérieure de cette même branche était identique à la structure du faisceau représenté figure 129. Ce dernier a été dessiné d'après la région moyenne d'une branche plus grêle. — De même le faisceau représenté figure 129 et qui a été pris dans la région moyenne d'une branche simple souterraine de grosseur moyenne, avait dans sa partie postérieure, près de son insertion sur le faisceau de la branche mère, une structure identique à celle du faisceau représenté figure 134 (A), d'après la région moyenne du faisceau d'une branche plus faible.

La structure simplifiée de la partie initiale du faisceau d'une branche simple souterraine est toujours extrêmement courte, elle s'étend à peine à 1/2 millimètre au-delà de l'insertion du faisceau.

(2) Pour éviter toute déformation des branches à étudier par suite de la blessure due à l'encoche de repère, lors de la mise des échantillons dans l'alcool, je mettais dans l'alcool un grand morceau de griffe dont il m'était ensuite facile de repérer les branches des différents ordres au moment de les étudier. Grâce à cette facilité de repérer les branches, il était possible non seulement d'orienter toutes les coupes, mais de pratiquer *telles sections radiales que l'on voulait* dans tel plan qu'on voulait.

1° La structure que j'ai fait connaître dans la région moyenne de la branche simple se poursuit sans modification jusqu'à dix coupes environ du point de végétation.

2° Sur la coupe n° 8 (1), alors que tous les autres éléments sont tels encore qu'ils étaient à la coupe n° 10, on voit que les parois des vaisseaux scalariformes de la bande ligneuse ne sont pas encore épaissies. Ces éléments sont néanmoins très reconnaissables à leur grand diamètre. A ce niveau 8, les parois des trachées sont complètement épaissies, le contour de leur section transversale est polygonal. Les trachées figurent à ce niveau deux coins sombres dont la pointe est dirigée vers l'extérieur, alors que la base est voisine du centre de figure du faisceau. A ce niveau 8 les cadres d'épaississement de la gaine sont très mal caractérisés (2).

3° Sur la coupe n° 6, les parois des trachées contiguës aux trachées initiales ne sont pas encore épaissies. Les fibres primitives et les cellules grillagées ont le même calibre. Les cadres d'épaississement des cellules de la gaine protectrice ne sont plus visibles. Les poils qui revêtent les cellules épidermiques sont en voie de croissance très active ils ont à peine la moitié de leur longueur définitive.

Au niveau de la coupe n° 6, le faisceau d'une branche simple souterraine de *Ps. triquetrum* constitue un massif procambial dans lequel la différenciation libéro-ligneuse est indiquée, mais seulement indiquée. Les deux premières trachées, celles qui marquent les centres de développement du faisceau ont seules épaissi leurs parois. Ces deux trachées sont diamétralement opposées; par ce qui précède nous pouvons voir que la caractérisation des éléments ligneux progresse du centre de développement, vers le centre de figure du massif procambial. Les cellules grillagées les plus reconnaissables sont à peu près au milieu des massifs libériens qui revêtent les flancs de la bande ligneuse.

(1) Pour numéroter les séries de sections transversales successives d'ensemble ci-dessus, je désigne par le numéro 1, la section tangentielle du sommet de la branche, par les numéros 2, 3, 4... les coupes suivantes, qui sont à la fois parallèles à la première et perpendiculaire à l'axe de la branche. La coupe N° 10 est donc la dixième coupe à partir du sommet. La coupe N° 8 est la huitième coupe à partir du sommet, etc.

(2) Je me permets de recommander aux botanistes que la question du mode de croissance de la paroi cellulaire par apposition et par intussusception intéresse, l'examen des rapports du protoplasma avec les cadres d'épaississement des cellules de la gaine du *Ps. triquetrum*.

4° Sur la coupe n° 5. Le faisceau se présente comme une masse procambiale dans laquelle on ne reconnaît ni éléments ligneux, ni éléments libériens. La gaine protectrice qui limite le faisceau n'est reconnaissable que parce que ses éléments sont plus larges et plus gros que les éléments procambiaux qu'ils limitent extérieurement. Les cellules du tissu fondamental sont plus petites que précédemment; il n'existe plus entre elles aucun méat. Les cellules épidermiques qui doivent porter les poils ont simplement en leur milieu une légère proéminence, les autres cellules épidermiques subissent de nombreuses divisions perpendiculaires à leur surface libre.

5° Sur la coupe n° 3, le diamètre des éléments du massif procambial augmente, ces éléments sont moins nombreux, le diamètre des éléments du tissu fondamental diminue, il n'est plus possible de délimiter le massif procambial. La couche épidermique superficielle est toujours parfaitement nette, ses éléments se cloisonnent abondamment perpendiculairement à leur surface libre.

6° Sur la coupe n° 2, on ne voit qu'une couche épidermique extérieure limitant un massif plus ou moins épais de cellules polyédriques à parois minces, planes, qui se cloisonnent en tous sens. Doit-on regarder les cellules centrales comme des cellules initiales, je ne puis l'affirmer. Il y a parmi ces cellules centrales une cellule rigoureusement axiale.

7° La coupe n° 1, ne contient que les cellules les plus élevées du point de végétation, vu par le sommet; cette coupe ne semble contenir que des cellules toutes semblables entre elles se cloisonnant perpendiculairement à leur surface libre rappelant entièrement le dermatogène de la plupart des tiges des Phanérogames. Sur la partie la plus saillante de la surface externe de ce point de végétation, on remarque une cellule centrale un peu plus petite que les cellules qui l'entourent. On peut, si l'on veut, regarder cette cellule comme la *cellule apicale* du dermatogène. On ne voit rien de régulier dans la direction des cloisons qui coupent cette cellule perpendiculairement à sa surface libre, non plus que dans le cloisonnement des cellules qui en sont issues. Ce n'est qu'à une distance assez grande du sommet qu'on remarque une tendance des cellules épidermiques à se disposer en files longitudinales parallèles à l'axe de la branche.

Fig. 136.

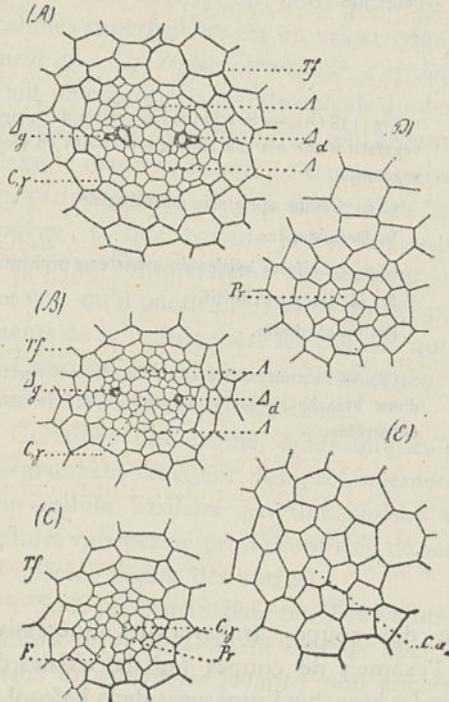


Fig. 137.

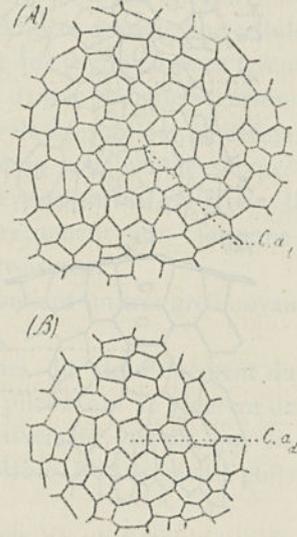


Fig. 136. — Sections transversales du faisceau d'une branche simple souterraine de *Ps. triquetrum* pratiquées à divers niveaux de son cône végétatif.

(A). — Section transversale du faisceau à un niveau où les parois des vaisseaux scalariformes ne sont pas entièrement épaissies.

(B). — Section transversale du faisceau à un niveau plus élevé que ci-dessus. Les centres de différenciation ligneuse sont seuls reconnaissables.

(C). — Section transversale du faisceau à un niveau supérieur au précédent. La différenciation libéro-ligneuse des éléments du faisceau n'est pas encore indiquée. Dans cette région le faisceau est à l'état procambial.

(D). — Section transversale du faisceau à un niveau supérieur au précédent. Le massif procambial n'est pas encore nettement délimité.

(E). — Section transversale de la région centrale du cône végétatif d'une branche simple souterraine à deux cellules de distance du sommet de ce cône. — Le centre du méristème est occupée par une cellule axiale.

Les lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

C. a<sub>m</sub>. Cellule axiale du méristème primitif.

Fig. 137 (A). — Sommet du dermatogène d'une branche simple souterraine en pleine végétation.

(B). — Sommet du dermatogène d'une branche simple souterraine dont le développement est arrêté.

C. a<sub>d</sub>. Cellule apicale du dermatogène.

Fig. 138.

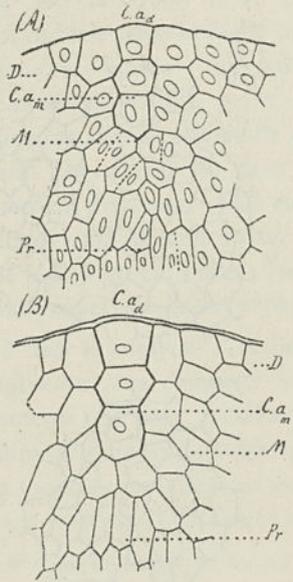


Fig. 138 (A). — Section radiale axiale du sommet végétatif d'une branche simple souterraine en pleine végétation.

- C. ad. Cellule apicale du dermatogène.
- D. Dermatogène.
- C. am. Cellules axiales du méristème primitif.
- M. Méristème primitif.
- Pr. Procambium.

(B). — Section radiale axiale du sommet végétatif d'une branche simple souterraine dont l'élongation est arrêtée.

Complétons notre étude des coupes transversales successives d'ensemble ci-dessus, par l'examen de coupes radiales axiales des points de végétation de quatre des branches immergées dans l'alcool en même temps que les premières. Ces coupes radiales étant pratiquées dans divers plans déterminés d'avance (1). Voici ce que cet examen permet de constater :

Le point de végétation d'une branche simple souterraine en pleine voie d'élongation comprend :

1<sup>o</sup> Une couche de cellules superficielles en forme de dôme saillant, dont tout les cloisonnements sont dirigés perpendiculairement à leur surface libre. Une cellule apicale, à peine plus grosse que les cellules voisines, marque le centre de cette couche et sa partie la plus saillante. Exceptionnellement, et seulement dans les points de végétation dont la croissance subit un temps d'arrêt prolongé, la cellule apicale s'hypertrophie et se distingue des autres cellules par son grand volume.

(1) Les deux séries de sections radiales axiales les plus utiles sont :

- 1<sup>o</sup> Celles qui sont pratiquées dans le plan passant par les deux axes de développement de la lame ligneuse de la branche ;
- 2<sup>o</sup> Celles qui sont pratiquées dans le plan principal du faisceau de la branche.

— De cette description nous pouvons conclure que la couche de cellules superficielles est un DERMATOGÈNE. *Ce tissu se continue directement avec l'épiderme caractérisé, c'est lui qui produit cet ÉPIDERME.* — Doit-on regarder la cellule apicale du dermatogène comme une cellule mère spéciale de ce tissu ? Le seul argument que je connaisse en faveur de cette manière de voir, c'est que souvent dans le point de végétation en pleine activité, il y a une cellule centrale au sommet du dermatogène, et que comme je l'ai fait remarquer cette cellule s'hypertrophie au sommet des branches dont le développement est arrêté. Il est vrai qu'il paraît impossible de relier directement aux cloisonnements de la cellule mère les cellules qui l'avoisinent.

Chacune des cellules du dermatogène contient un très gros noyau entouré d'un protoplasma dense.

Certaines des cellules épidermiques issues du cloisonnement du dermatogène émettent des prolongements pileux qui se séparent de leur cellule basilaire par une cloison transversale, tandis que les cellules voisines ne produisent rien de semblable. De la sorte les poils sont isolés les uns des autres.

2° Sous le dermatogène on observe un amas de un à trois rangs de cellules qui se cloisonnent en tous sens. L'ensemble de ces cellules forme un *méristème primitif* non encore différencié en tissu fondamental et en faisceau. De même que tout à l'heure pour le dermatogène, on peut se demander s'il faut regarder les éléments de la file axiale de ce méristème primitif comme des cellules mères spéciales ou non. Les seuls arguments à invoquer en faveur de leur rôle de cellules mères sont d'ailleurs les mêmes : On trouve généralement une file axiale de cellules placées bout à bout dans le méristème du sommet des branches en pleine voie de croissance ; et dans les points de végétation dont la croissance est arrêtée, on voit ces mêmes cellules ou tout au moins la cellule terminale de cette file hypertrophiée et beaucoup plus grande que ses voisines.

3° Un peu plus loin du sommet du point de végétation, les cellules du méristème primitif les plus voisines de l'axe de la branche se divisent par des cloisons obliques sur cet axe de manière à produire un cylindre central d'éléments allongés, à parois minces. C'est dans cette région du méristème primitif que le cloisonnement est nettement le plus intense, les éléments extérieurs du méristème primitif grossissent en effet davantage et les cloisonnements y sont

plus rares. A une très faible distance du sommet déjà il est donc possible de reconnaître qu'il s'est formé, aux dépens du méristème primitif, un cylindre central de petits éléments allongés grêles à parois très minces qui représentent *un faisceau* à l'état procambial; et autour de ce faisceau une zone concentrique épaisse de *tissu fondamental primaire*.

4° Un peu plus loin encore du sommet du point de végétation. Le faisceau se caractérise comme *faisceau bicentre*. La gaine protectrice qui sépare le faisceau du tissu fondamental devient reconnaissable. Le tissu fondamental acquiert son aspect définitif.

4. — *Quel que soit l'ordre de la branche simple souterraine en pleine voie d'allongement que nous considérons, on lui trouve toujours cette même organisation de sa région moyenne, de sa région postérieure et de son cône végétatif.* Si l'allongement apical de la branche est très actif, le cône végétatif est très allongé; il peut atteindre une longueur égale à l'épaisseur de quinze coupes. Si l'allongement apical de la branche est très faible ou nul, le cône végétatif est très court; sa longueur peut être représentée par l'épaisseur de trois coupes seulement. Dans ce dernier cas la cellule centrale du dermatogène est hypertrophiée. Il en est de même de la cellule la plus élevée de la file centrale du méristème primitif.

5. — *Quelle que soit la longueur de la branche simple souterraine considérée, la structure de sa partie antérieure est celle que nous venons de faire connaître:* Un faisceau procambial faisant suite à un faisceau bicentre et se terminant dans une masse de méristème primitif d'autant plus importante que l'élongation de la branche est plus rapide. Ce faisceau procambial est entouré de tissu fondamental qui se perd lui aussi antérieurement dans le méristème primitif, le tout est recouvert d'une couche épidermique qui se prolonge en dermatogène et forme la surface extérieure du point de végétation.

*Si donc une branche simple souterraine en pleine végétation, mais encore toute jeune, est réduite à son cône végétatif, cette branche TOUT ENTIÈRE aura la structure de la région antérieure d'une branche ordinaire. Si au contraire la branche considérée est longue, toute la partie qui sépare sa base de sa région antérieure aura la structure de la région moyenne de la branche type que nous avons décrite. COMME A TOUT INS-*

TANT DE L'ALLONGEMENT DE CETTE BRANCHE LA STRUCTURE DE SON CÔNE VÉGÉTATIF A ÉTÉ CE QU'IL EST ACTUELLEMENT, CE QU'IL ÉTAIT AU DÉBUT DE LA BRANCHE, comme le montre le cône végétatif de branches intermédiaires entre une branche à son début et une branche développée, IL EN RÉSULTE QUE LA STRUCTURE DE LA PARTIE MOYENNE DE LA BRANCHE DÉVELOPPÉE EST DUE A LA DIFFÉRENCIATION DES TISSUS PRODUITS PAR UN CÔNE VÉGÉTATIF DONT NOUS CONNAISSONS LA STRUCTURE. *Il en résulte aussi QUE CETTE DIFFÉRENCIATION RÉPÈTE A CHAQUE NIVEAU DE LA BRANCHE LES DIVERS STADES QUE NOUS AVONS CONSTATÉS AUX DIVERS NIVEAUX D'UN CÔNE VÉGÉTATIF pris à l'extrémité d'une branche simple souterraine en pleine élongation.*

De là nous déduisons QUE LA DIFFÉRENCIATION DES TISSUS A UN NIVEAU DONNÉ D'UNE BRANCHE SIMPLE *se fait comme il suit :*

Au premier stade de la différenciation, la section transversale d'ensemble d'une branche simple souterraine en pleine élongation présente une assise *dermatogène extérieure* d'un seul rang de cellules. Ces cellules se cloisonnent perpendiculairement à leur surface libre. Le dermatogène enveloppe *une masse de méristème primitif* dont les éléments centraux sont plus grêles que les éléments extérieurs. Une cellule meristématique occupe le centre de la section d'ensemble.

A un second stade de la différenciation, *la section transversale de la même branche* AU MÊME NIVEAU montre une *assise épidermique externe* dont certaines cellules émettent des prolongements pileux, et, au-dessous, une zone épaisse de tissu *fondamental primaire*. Le centre de la section est occupé par *un cordon procambial*.

A un troisième stade de la différenciation, LA MÊME SECTION TRANSVERSALE montre que le cordon procambial de tout à l'heure se différencie en *un massif libéro-ligneux, à deux centres de développement*, caractérisés par deux trachées grêles diamétralement opposées.

Ultérieurement on voit la gaine protectrice qui sépare le faisceau du tissu fondamental se caractériser; en même temps la différenciation des éléments ligneux progresse des centres de développement vers le centre de figure du faisceau. Pendant ce temps aussi les amas libériens qui sont en dessus et en dessous de la lame ligneuse se caractérisent définitivement.

LA DIFFÉRENCIATION DES TISSUS PRIMAIRES UNE FOIS FAITE IL NE SE PRODUIT PLUS DE NOUVEL ÉLÉMENT. Les éléments existants s'allongent quelque

peu mais faiblement. Les cellules élémentaires des vaisseaux scalariformes entrent en communications par disparition de leurs cloisons transversales communes.

6.— De quelque ordre et de quelque dimension que soit une branche simple souterraine, *sa structure est toujours la même et la différenciation des tissus s'y fait toujours de la même manière.*

Nous concluons de la :

1<sup>o</sup> Que toute branche souterraine simple comprend à un niveau quelconque :

UN FAISCEAU BICENTRE CENTRAL.

UNE ZONE DE TISSU FONDAMENTAL PRIMAIRE.

UNE COUCHE SUPERFICIELLE DE CELLULES ÉPIDERMiques ;

2<sup>o</sup> Que son sommet végétatif est formé d'une couche de DERMATOGÈNE à cellule centrale recouvrant une masse de MÉRISTÈME PRIMITIF à cellule apicale. LE DERMATOGÈNE PRODUIT L'ÉPIDERME DE LA BRANCHE. LE MÉRISTÈME PRIMITIF SE DIFFÉRENCIE EN FAISCEAU ET EN TISSU FONDAMENTAL. *La différenciation libéro-ligneuse du faisceau se fait très rapidement et donne un FAISCEAU BICENTRE.*

Cette première conclusion entraîne cette autre :

Conformément aux Règles que nous avons formulées dans notre Théorie du Faisceau et dans nos Définitions des Membres des Plantes vasculaires: *Les branches simples souterraines de Ps. triquetrum sont des STIPES, puisqu'elles ne possèdent qu'un seul faisceau bicentre circulant dans l'axe d'une masse de tissu fondamental primaire revêtu d'épiderme. Le plan principal de ces stipes est vertical.*

Bien qu'on ne voie aucune trace d'appendice sur la surface des branches simples souterraines de quelque ordre qu'elles soient; bien qu'à aucun moment on ne voie se former d'appendice sur la surface du point de végétation des branches simples souterraines, les conclusions qui précèdent ne sont pas infirmées.

L'absence de bourgeon adventif endogène ou exogène le long d'une branche simple souterraine s'accorde pleinement avec les conclusions qui précèdent.

7. — Je suppose maintenant que la branche simple considérée se poursuive par deux branches simples souterraines. Je pratique comme précédemment une série de sections transversales successives d'ensemble de la région moyenne de la branche considérée jusqu'à son point de bifurcation. Pour les besoins ultérieurs je prolonge ces sections transversales jusque dans les rameaux issus de la bifurcation de la branche considérée. En examinant la suite de ces sections transversales successives, j'ai constaté :

1° Que la structure de la région moyenne de la branche considérée est d'abord invariable quand on s'avance vers la bifurcation ;

2° Que sur la coupe n° 20 (1), l'ellipse qui représente la section transversale d'ensemble du faisceau s'allonge dans le sens de son grand axe, alors que son petit axe conserve la même grandeur. A ce niveau la bande ligneuse s'élargit dans le sens de la ligne qui joint ses deux centres de différenciation, sa structure en ce point est identique à la structure d'une bande ligneuse prise dans la région moyenne d'une branche forte. Le reste des tissus de la branche ne change pas.

3° Que sur la coupe n° 17, la section transversale du faisceau s'est beaucoup allongée dans le sens de son grand axe. Les vaisseaux scalariformes les plus proches du centre ont un plus grand diamètre que tout à l'heure, en même temps ils sont très courts. Les éléments libériens qui occupent la région du petit axe de l'ellipse ne sont que des cellules primitives courtes.

4° Que sur la coupe n° 14, la section transversale d'ensemble du faisceau conserve la même forme, mais la bande ligneuse est partagée en deux coins distincts, séparés l'un de l'autre par des cellules primitives courtes à parois minces et lisses. La pointe de chacun de ces coins ligneux est voisine de l'extrémité correspondante du grand axe du faisceau. Cette pointe des coins ligneux est occupée par de fines trachées. La face interne de ces coins ligneux est occupée par de gros vaisseaux scalariformes très courts.

5° Que sur la coupe n° 12, la section transversale d'ensemble du massif libéro-ligneux s'étrangle aux deux extrémités de son petit axe.

(1) Je donne le N° 1 à la coupe sur laquelle les deux rameaux issus de la bifurcation de la branche considérée se séparent.

Le nombre des éléments primitifs interposés entre les deux masses ligneuses augmente beaucoup. Ces cellules primitives sont courtes, polyédriques à parois minces.

6° Que sur la coupe n° 6, la section d'ensemble du massif libéro-ligneux montre deux faisceaux presque circulaires tangents par leurs gaines protectrices. Les grands axes des deux ellipses sont dans le prolongement l'un de l'autre. Dans un système de branches simples souterraines bien régulières, ces axes sont horizontaux. Chacune des lames ligneuses des deux faisceaux a la structure d'une lame ligneuse de faisceau de branche grêle. Elle présente des trachées à ses deux extrémités.

7° Que au-delà de la coupe n° 6, chaque faisceau s'isole de plus en plus et devient axial par rapport à la branche dans laquelle il pénètre. A une petite distance au-delà de l'insertion, le faisceau de chaque branche prend la forme et la structure qu'il présentera dans la région moyenne de la branche.

Fig. 139.

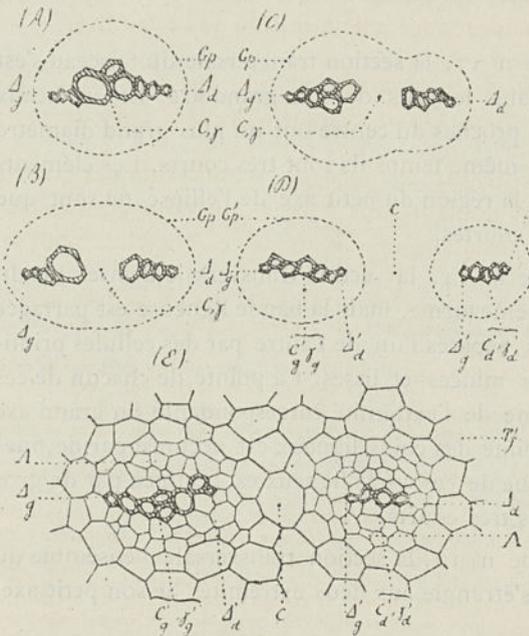


Fig. 139. — Sections transversales du faisceau d'une branche simple souterraine à divers niveaux de sa région de bifurcation.

(A). — Section transversale du faisceau dans la partie antérieure de la branche simple au niveau où ses vaisseaux scalariformes deviennent larges et courts.

(B). — Section transversale du même faisceau à un niveau plus antérieur que le précédent. La masse libéro-ligneuse présente deux coins ligneux dont les pointes sont tournées vers l'extérieur.

(C). — Section transversale du même faisceau

à un niveau plus antérieur que le précédent. La masse libéro-ligneuse présente un sillon antérieur ou supérieur et un sillon postérieur ou inférieur.

(D). — Section transversale du même massif libéro-ligneux, là où ce massif est divisé en deux faisceaux.

(E) — Section transversale du massif libéro-ligneux d'une région de bifurcation de branche simple souterraine de *Ps. triquetrum* à branches un peu inégales.

Nous pouvons résumer l'étude d'ensemble des coupes que nous venons d'examiner en disant qu'elles nous ont montré l'unique faisceau bicentre d'une branche simple se bifurquant régulièrement (1), chacune de ses moitiés se complétant par de nouvelles trachées sur son bord interne et se rendant dans la branche de bifurcation correspondante.

Toutes les bifurcations de branches simples souterraines ont la structure que nous venons de décrire, lorsque les deux branches de bifurcation sont sensiblement égales entre elles. L'ordre des branches ne modifie nullement cette structure. Si le développement des branches filles d'une bifurcation est bien régulier le plan principal de leur faisceau est vertical, par suite leur bande ligneuse est horizontale. Lorsqu'une cause quelconque modifie la direction des branches filles leur plan principal peut prendre telle direction que ce soit.

*Le mode de bifurcation des branches que nous venons de décrire s'observe surtout dans les STIPES. ON NE L'OBSERVE PAS DANS LES RACINES* (3).

Les caractères fournis par le mode de ramification des branches simples souterraines s'ajoutent donc à ceux que nous ont fournis la structure et la différenciation des tissus de ces branches pour leur

(1) Conformément aux Règles que nous avons formulées dans notre *Théorie du Faisceau* (2).

(2) C.-Eg. Bertrand. *Théorie du Faisceau*. In-8. 5 planches. Lille, 1880, Danel, et dans *Bulletin scientifique du Nord*, 1880.

(3) Certains auteurs, Hofmeister, Nägeli, Leitgeb, etc., ont cité des exemples de racines dichotomes chez les Sélaginelles, les Lycopodes, les Isoètes et les Ophioglosses.

Les prétendues racines des Selaginelles ne sont pas des racines. Le fait que ces organes sont d'origine exogène et qu'ils se ramifient dichotomiquement NE PEUT DONC MODIFIER EN RIEN NOS IDÉES SUR LES RACINES.

Quant aux dichotomies des racines des Lycopodes, des Isoètes et des Ophioglosses, on reconnaît que dans l'extrémité de ces racines, tout près de leur axe se développent deux points de végétation dont chacun produit une autre racine. Ce n'est pas là une bifurcation mais bien deux racines d'un autre ordre, insérées sur une racine d'ordre moins élevé, tout près de son extrémité. On voit une preuve permanente de ce mode de développement dans les diaphragmes aquifères qui unissent le faisceau de la racine initiale aux deux faisceaux des racines qui en sont issues. Les belles figures de coupes radiales axiales de ces points de végétation données par les grands anatomistes allemands ne peuvent se lire autrement.

Ces exemples de pseudo-dichotomies ne sont pas exclusivement propres aux Cryptogames vasculaires. M. A. Gravis en a signalé de nombreux cas chez l'Ortie dioïque, j'en ai observé chez les Carottes, les Radis, les Melons, les Betteraves, etc.

attribuer la valeur morphologique de STIPES SIMPLES. Il n'y a en effet dans cette ramification *ni le caractère adventif et l'origine endogène* QUI CARACTÉRISE LA RAMIFICATION DES RACINES. *Ni la ramification axillaire, conséquence de monocentrisme des faisceaux*, QUI CARACTÉRISE LA RAMIFICATION DES TIGES.

8. — Pour compléter l'ensemble des données acquises par les observations précédentes sur la structure des régions de bifurcation des branches simples souterraines, je vais montrer de quelle manière cette structure s'établit dans le point de végétation d'une branche simple où se fait ce travail. — Pour étudier cette nouvelle question, je choisis comme échantillons types des extrémités de branches simples souterraines, de même ordre (1), de même force, à divers stades du développement de leur bifurcation. Il est facile d'apprécier cet état en examinant à la loupe le sommet des échantillons. Dans les premiers échantillons choisis (échantillons I) la bifurcation n'était pas encore indiquée ; dans les derniers (échantillons XII) la bifurcation était terminée. Entre ces deux extrêmes j'avais choisi dix termes intermédiaires, soit une série totale de douze termes. Chacun des termes de cette série était représenté par plusieurs échantillons tous au même stade de développement. Dans chaque série d'échantillons, j'ai pratiqué des suites de sections transversales successives d'ensemble aussi minces que possible de leur partie inférieure jusqu'à leur sommet. J'ai complété l'étude de ces coupes transversales par l'examen de coupes radiales pratiquées dans le plan de la lame ligneuse de la branche dont le sommet se bifurquait. Voici ce que l'examen de ces coupes m'a permis d'observer :

1<sup>o</sup> En comparant entre elles les douze sections transversales n<sup>o</sup> 1, des sommets des douze séries d'échantillons (2), j'ai vu une cellule apicale centrale au sommet des échantillons I et II. Dans les échantillons parvenus à un stade plus avancé (échantillons III, IV, V), il n'y avait plus de cellule apicale reconnaissable, la cellule apicale des stades précédents s'étant partagée en deux par une cloison axiale. A un stade plus avancé encore (échantillons VI, VII), deux cellules du

(1) Cette condition n'est plus indispensable étant donnés les faits constatés antérieurement.

(2) Je donnais le N<sup>o</sup> 1 à la première coupe transversale détachée au sommet de chaque échantillon.

dermatogène peu éloignées l'une de l'autre avaient l'aspect de cellules apicales. Ces deux cellules apicales nouvelles étaient-elles en rapport direct avec la cellule apicale précédente ; *je ne le crois pas*. Aux stades ultérieurs (échantillons VIII, IX, X, XI, XII) les cellules apicales nouvelles étaient placées au sommet de cônes de plus en plus saillants. Finalement (échantillon XII), on voyait : deux cônes végétatifs dont les axes étaient plus ou moins inclinés sur l'axe de la branche mère, et dont les sommets, occupés par une cellule centrale, étaient *identiques* aux sommets des branches simples des échantillons I et II.

Fig. 140.

Fig. 141.

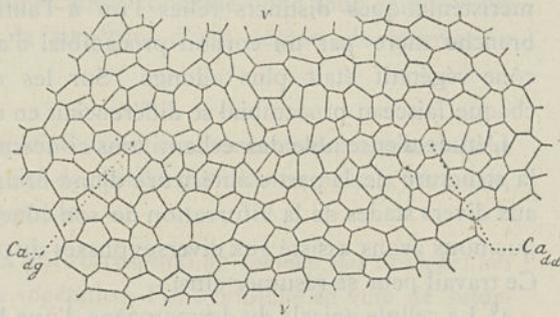
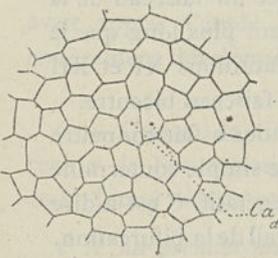


Fig. 140. — Surface du dermatogène d'un point de végétation dans lequel la cellule apicale vient de s'éteindre.

Ca<sub>d</sub>. Cellule apicale du dermatogène.

Fig. 141. — Surface du dermatogène d'un point de végétation qui présente deux cellules apicales.

Ca<sub>dg</sub>. Cellule apicale du dermatogène située à la gauche du cône végétatif.

Ca<sub>dd</sub>. Cellule apicale du dermatogène située à la droite du cône végétatif.

2° La structure du cône végétatif des échantillons I et II était exactement celle du cône végétatif d'une branche simple souterraine.

3° La structure des cônes végétatifs des branches de bifurcation des échantillons XII était identique à celle du cône végétatif d'une branche simple souterraine. La structure de leur région de bifurcation était celle que j'ai décrite page 61. La structure des branches filles était la même que celle des jeunes branches simples souterraines.

4° Dans les branches III, IV, V, la masse du méristème primitif était beaucoup plus large que dans les échantillons II.

5° Dans les échantillons VI, la masse du méristème primitif présentait deux files de cellules axiales. Chacune de ces files s'étendait

d'une des cellules apicales du dermatogène à l'axe de symétrie de la branche mère, en décrivant une courbe plus ou moins fortement convexe vers cet axe. La masse du méristème primitif était *une encore* à ce stade du développement de la bifurcation.

6° Dans les échantillons VII, le cloisonnement s'était localisé dans les régions du méristème primitif qui entourent les deux files de cellules axiales, alors que ce cloisonnement s'était ralenti et avait cessé dans les cellules qui occupent le prolongement de l'axe de la branche mère.

7° Dans les échantillons VIII, IX, X, on constatait deux massifs méristématiques distincts reliés l'un à l'autre et au faisceau de la branche mère par un cordon procambial d'autant plus long que le cône végétatif était plus allongé. Sur les échantillons XI et XII chaque faisceau procambial se différenciait en un faisceau bicentre.

L'étude d'ensemble des échantillons ci-dessus nous a fait connaître la structure de la partie antérieure d'une branche simple souterraine aux divers stades de la bifurcation de son cône végétatif. C'est-à-dire que nous avons assisté aux diverses phases du travail de la bifurcation. Ce travail peut se résumer ainsi :

1° La cellule apicale du dermatogène d'une branche simple souterraine qui va se bifurquer se cloisonne et s'éteint, c'est-à-dire qu'elle cesse d'être reconnaissable comme centre de formation. En même temps, la file de cellules axiales du méristème primitif qui correspond à cette cellule apicale cesse d'être reconnaissable.

2° Un peu plus tard, le sommet du cône végétatif s'étant élargi dans le plan de la lame ligéuse de la branche mère, on reconnaît nettement que le dermatogène possède deux cellules apicales. A chacune de ces cellules apicales correspond alors au sein du massif méristématique sous-jacent une file de cellules axiales qui s'étend de l'axe de la branche mère à l'une des cellules apicales du dermatogène.

3° Plus tard encore, un vallonement prononcé du dermatogène sépare les dômes saillants dont les deux cellules apicales occupent les sommets; le méristème primitif forme alors deux masses distinctes, une sous chaque dôme. Un cordon procambial relie l'axe de ces masses méristématiques au faisceau de la branche mère. Chacun de ces cordons procambiaux est limité par une gaine protectrice et entouré de tissu fondamental.

4° A une époque encore plus tardive, si le vallonement qui sépare

les deux cônes végétatifs s'accroissent, les cordons procambiaux qui vont du faisceau de la branche mère aux masses méristématiques des branches filles se différencient en faisceaux bicentres. Les gros vaisseaux scalariformes courts qui occupent l'axe de la bande ligneuse de la branche mère au point de bifurcation de cette bande figurent un diaphragme aquifère duquel partent les deux axes internes de différenciation des bandes ligneuses des branches filles. Les axes externes de différenciation des bandes ligneuses des branches filles se continuent directement sans interposition de diaphragmes aquifères.

L'organogénie d'une bifurcation confirme donc tout ce que nous avons appris l'étude de la structure d'une région de bifurcation entièrement développée.

9. — Quant à la différenciation des tissus aux divers niveaux d'une région de bifurcation, voici de quelle manière on peut la résumer, étant donné tout ce qui précède.

1° *A un premier niveau* qui correspond au *sommet des branches des échantillons I*, le point de végétation d'une branche en voie de bifurcation est formé d'une couche externe de dermatogène et d'un massif de méristème primitif avec une file de cellules axiales. Ce méristème primitif se différencie en un cordon procambial légèrement elliptique et une masse entourante de tissu fondamental primaire. Ultérieurement le cordon procambial se différencie en un faisceau bicentre, dont les centres de développement sont très voisins des extrémités du grand axe de l'ellipse procambiale. Les deux lames ligneuses se rejoignent au centre du faisceau, ce centre lui-même est occupé par des vaisseaux scalariformes gros et courts.

2° *A un niveau plus élevé*, correspondant à peu près au *sommet des échantillons IV*, le point de végétation est formé d'une couche dermatogène qui recouvre une masse de méristème primitif sans cellule axiale. Le méristème primitif se différencie en un cylindre procambial très elliptique et en tissu fondamental primaire. Ultérieurement le massif procambial se différencie comme un faisceau bicentre, mais les deux lames ligneuses diamétralement opposées n'atteignent pas le centre de figure du massif. Le centre est occupé par des cellules primitives très courtes. Toute la région du petit axe du faisceau à ce niveau est occupée par les mêmes éléments.

3° A un niveau encore plus élevé, correspondant au sommet des échantillons VII, le dermatogène recouvre une seule masse de méristème primitif, qui présente deux séries de cellules axiales. Chaque file de cellules axiales du méristème est en rapport avec une cellule apicale du dermatogène. Le méristème primitif se différencie en deux cordons procambiaux circulaires ou peu elliptiques presque tangents. Lorsque les cordons procambiaux sont elliptiques, leurs grands diamètres sont dans le prolongement l'un de l'autre. Chacun des cordons procambiaux se différencie en un faisceau bicentre. Dans ces faisceaux bicentres il y a deux masses trachéennes diamétralement opposées et plus tard une bande ligneuse non interrompue en son milieu.

Entre les niveaux correspondants aux sommets des échantillons IV et VII nous verrions les deux cordons procambiaux se pénétrer d'autant moins que nous éloignons du premier niveau nous approcherions davantage du second.

10. — La différenciation des tissus dans une région de bifurcation de branche simple souterraine confirme donc tout ce que nous avait appris l'organogénie et l'étude de la structure de cette région parvenue à son stade de développement complet, à savoir que nous avons affaire à la *ramification dichotomique normale d'un STIPE SIMPLE*.

Lorsque la différenciation des tissus est terminée dans une région de bifurcation, il ne s'y produit pas d'autre élément.

Quel que soit l'ordre d'une branche mère, si les axes de ses branches filles sont fortement inclinés sur son axe de figure, sa bifurcation se fait toujours de la même manière, il en est de même de la différenciation des tissus dans sa région de bifurcation.

11. — Si les branches filles issues de la bifurcation d'une branche mère ne sont pas égales, le faisceau qui se rend dans la branche faible est plus simple que celui qui se rend dans la branche forte, tout en restant nettement bicentre (Fig. 139. E). On voit d'ailleurs en suivant le faisceau de la branche mère, que celui-ci se divise en deux lobes inégaux : un faible qui pénètre dans la branche faible, et un fort qui pénètre dans la branche forte. Si les deux branches filles sont très inégales, que l'allongement de la branche faible cesse alors que celui de la branche forte se poursuit avec une grande intensité, il arrivera que

la partie du faisceau de la branche mère qui se rendra à la branche faible semblera se détacher latéralement d'un faisceau qui se rend directement de la branche mère à la branche forte. Le même fait peut se répéter sur une suite de branches issues les unes des autres par dichotomies successives. Ainsi s'explique *la structure des sympodes de branches simples souterraines*. Dans ces sympodes, les branches fortes ajoutées bout à bout forment une sorte de long stipe dont la structure en un point quelconque, *sauf aux niveaux d'insertion des branches latérales*, est celle d'une forte branche simple souterraine ordinaire. Les branches latérales ont la structure des branches faibles. *Les plans principaux des branches fortes et les plans principaux des branches faibles qui théoriquement devraient être verticaux ont PAR SUITE DE DÉVIATIONS ORIGINELLES UNE INCLINAISON QUELCONQUE (1)*. Si l'on poursuit une même branche forte de sa région moyenne vers sa région postérieure, on voit la structure de son faisceau se simplifier brusquement dans le voisinage des points d'insertion des branches latérales ; en chacun de ces points nous traversons une région de dichotomie après quoi nous retrouvons la structure d'une forte branche simple. Si, contrairement à ce qui vient d'être fait, nous nous dirigeons de la région moyenne de la même branche vers sa partie antérieure, on voit, en arrivant près de l'insertion de la première branche latérale antérieure, que le faisceau bicentre de la branche suivie se bifurque en deux lobes inégaux, un lobe fort qui continue directement le faisceau suivi et un lobe faible qui s'écarte rapidement du premier pour se rendre dans la petite branche latérale. Sitôt après le départ de ce lobe faible, la structure du faisceau est plus simple que précédemment, mais un peu plus loin elle redevient ce qu'elle était.

(1) Cette déviation des plans principaux correspond à une déviation des lames ligneuses qui a pour conséquence d'incliner l'une sur l'autre les deux bandes ligneuses des deux branches sœurs d'ordre  $(n + 1)$ .

§ II.

STRUCTURE DES CLADODES DE BRANCHES SIMPLES SOUTERRAINES.

A.

*Structure d'un cladode de deux branches simples souterraines sœurs et d'ordre  $(n + 1)$ .*

1. — Je prendrai comme premier type de structure des cladodes souterrains du *Ps. triquetrum*, la structure d'un cladode de deux branches simples souterraines, dont les deux branches fasciées sont sœurs et d'ordre  $(n + 1)$ . On sait par ce qui précède que de tels cladodes se forment quand le sommet d'une branche simple souterraine d'ordre  $(n)$  se bifurque, et que parvenue vers le stade des échantillons IV, V, VI, ce sommet croît en conservant sa forme. Cette remarque permettrait de dire dès maintenant, et *à priori*, que la structure du cladode considéré et la différenciation de ses tissus seront ce qu'on les a vues au niveau de la région de bifurcation des branches simples souterraines, qui correspond au sommet des échantillons IV, V, VI. Il est facile de s'en assurer directement.

2. — Je choisis un cladode répondant aux conditions spécifiées ci-dessus, les branches fasciées étant aussi égales que possible et le cône végétatif qui le termine antérieurement étant *en pleine élongation*. De tels rameaux se reconnaissent à leur cône végétatif qui présente deux centres de formation bien distincts non séparés l'un de l'autre par un vallonnement.

Coupé transversalement vers sa région moyenne un tel cladode présente :

- 1° Un massif libéro-ligneux central ;
- 2° Une gaine protectrice qui entoure le massif libéro-ligneux ;
- 3° Une zone épaisse de tissu fondamental primaire, qui sépare la gaine protectrice de la couche épidermique ;
- 4° Une assise d'un seul rang de cellules épidermiques.

L'épiderme, le tissu fondamental et la gaine protectrice sont tels que je les ai décrits dans les branches simples page 49. Les éléments ligneux et libériens qui entrent dans la constitution de la masse libéro-ligneuse ont la structure que nous avons fait connaître page 47. Dans cette masse libéro-ligneuse, le bois forme deux coins diamétralement opposés, séparés par des fibres primitives à parois minces. Chaque coin de bois comprend: 1° une trachée initiale externe qui marque son centre de différenciation; 2° plus intérieurement et contre la trachée initiale, une ou deux trachées de plus grand diamètre que la première; 3° plus intérieurement encore quelques vaisseaux scalariformes (1). Dans la région du liber qui correspond au petit diamètre de la section du faisceau, il n'y a guère que des fibres primitives.

La structure que je viens de décrire est identique à celle d'une région de bifurcation ordinaire, voyez page 61, et Fig. 139 B.

Fig. 142.

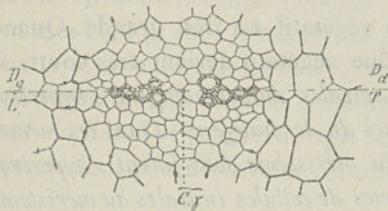


Fig. 142. — Section transversale du massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches simples souterraines.

D<sub>g</sub>, D<sub>d</sub>. Centres de différenciation des coins ligneux.

C. Centre de figure du cladode.

γ. Centre de figure du massif libéro-ligneux.

L.T. Trace du plan dans lequel s'est opéré la bifurcation de la branche simple. Dans le cas actuel LT coïncide avec DD.

3. — Si l'on pratique une série de sections transversales successives d'ensemble en se dirigeant de la région moyenne du cladode considéré vers sa région postérieure, on constate :

1° Que le nombre des fibres primitives qui séparent les deux coins ligneux, diminué et se réduit à zéro.

2° Qu'au delà de cette région, la structure du massif libéro-ligneux est celle d'un faisceau bicentre dont la section est elliptique.

(1) Lorsque les deux branches fasciées sont très fortes les trachées et les vaisseaux scalariformes sont en plus grand nombre que je ne l'indique ici, de plus ces vaisseaux sont disposés sur plusieurs rangs contigus. Même dans ces exemples il n'y a qu'une seule trachée initiale.

3° Qu'au-delà de cette nouvelle région, la structure de l'organe est identiquement celle d'une branche simple.

4(1). — Si l'on pratique une nouvelle série de sections transversales successives d'ensemble en se dirigeant de la région moyenne du même cladode, vers sa terminaison antérieure, la structure du cladode ne change pas jusque dans le voisinage immédiat du sommet. La structure de ce sommet est celle que j'ai fait connaître au sommet des échantillons IV, V, VI, page 67.

4 bis. — Quels que soient l'ordre et la longueur des cladodes considérés, du moment qu'ils satisfont aux conditions spécifiées ci-dessus, la structure de ces cladodes est celle que je viens de décrire. Tant qu'ils sont en pleine élongation, la structure de leur sommet *demeure la même*. J'en conclus en appliquant la méthode que j'ai déjà employée page 59, que la différenciation des tissus dans toute l'étendue de ces cladodes, se fait comme je l'ai indiqué au niveau de la région de bifurcation d'une branche simple souterraine qui correspond au sommet des échantillons IV, page 67. — Quand l'élongation apicale est très intense, la longueur du cône végétatif est très grande. Quand cette élongation se ralentit, le cône végétatif devient très court. *Si tout allongement cesse, les cellules apicales du dermatogène s'hypertrophient et figurent des sortes d'initiales du dermatogène. Dans les mêmes circonstances les cellules apicales du méristème sous-jacent s'hypertrophient et figurent, elles aussi, des sortes de cellules initiales du méristème primitif* (2).

(1) Par suite d'une erreur d'impression, au lieu de lire, page 42, ligne 4 en partant du bas de la page : 3. Structure de sa région postérieure quand son cône végétatif est en pleine élongation. — 4. Différenciation de ses tissus; il faut lire : 3. Structure de sa région postérieure. — 4. Structure de sa région antérieure quand son cône végétatif est en pleine élongation. — 4 bis. Différenciation de ses tissus.

(2) Le massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches simples souterraines ressemble suffisamment à un faisceau bicentre type pour que l'on puisse se demander comment sur une section transversale moyenne d'un rameau donné on pourra distinguer un cladode d'une branche simple; un cladode de deux stipes, d'un stipe simple. Voici comment il faudra procéder pour reconnaître la valeur morphologique du rameau donné: 1° On cherchera à déterminer le nombre des cellules apicales du cône végétatif du rameau donné, s'il y a deux cellules apicales, on aura affaire à un cladode, dans le cas contraire, on aura affaire à une branche simple; 2° sur une section transversale pratiquée dans la région moyenne de l'échantillon on constatera si les deux masses ligneuses convergentes se touchent sans interposition de fibres primitives, si les cellules grillagées sont abondantes dans la région du liber qui correspond au petit diamètre de la masse libéro-ligneuse, si les masses ligneuses sont bien diamétralement opposées et si elles sont inégales. Ces divers caractères n'ont de valeur et n'autorisent de conclusions que dans le cas TRÈS RESTREINT que nous avons en vue.

5. — Si les deux cellules apicales du dermatogène du cône végétatif d'un cladode de deux branches simples souterraines satisfaisant aux conditions précitées, étaient séparées par un vallonement très prononcé, la phase d'allongement rapide du cladode serait terminée; au cladode ferait suite deux branches simples souterraines. La structure de la région moyenne et celle de la région postérieure d'un tel cladode restent telles que nous les avons décrites. Au contraire, la structure de la région antérieure est légèrement modifiée. Quand on s'avance en effet de la région moyenne du cladode vers sa région antérieure, on voit la structure de cette région moyenne se conserver sans modification jusqu'à une très faible distance de l'extrémité antérieure du cladode, puis très rapidement on constate que le nombre des fibres primitives intercalées entre les deux masses ligneuses augmente et que le massif libéro-ligneux se partage dans le plan de son plus petit diamètre en deux lobes. Au stade que nous considérons spécialement, ces deux lobes sont composés de tissu procambial. Antérieurement chacun de ces lobes se perd dans une masse de méristème primitif, dont l'axe est occupé par une file de cellules. Cette file de cellules axiales aboutit sous la cellule apicale qui marque le centre et le sommet de la couche dermatogène qui recouvre le tout. — Si les deux points de végétation du cladode croissent isolément et en restant simples, les cordons procambiaux qui se rendent dans les branches qu'ils produisent se différencient comme des faisceaux bicentres simples.

6. — Si les deux branches simples souterraines fasciées en cladode sont très grêles, le nombre des éléments du massif libéro-ligneux diminue beaucoup. Les masses ligneuses y sont parfois réduites à une seule trachée. Au contraire si les branches fasciées sont très fortes, les masses ligneuses sont très puissantes.

Fig. 143.

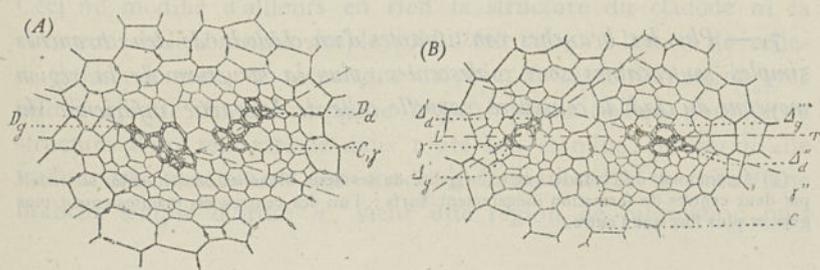


Fig. 143 (A). — Section transversale du massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches simples souterraines dont l'orientation initiale des branches constituantes a été modifiée.

$D_d \gamma$ . Trace du plan de la lame ligneuse dont le centre de développement est en  $D_d$ .

Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

(B). — Section transversale du massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches simples souterraines grêles dont l'orientation initiale des branches constituantes a été modifiée. — La coalescence des branches constituantes est moindre dans cet exemple que dans l'exemple précédent.

$\Delta_g' \gamma' \Delta_d'$ . Lame ligneuse du faisceau  $\gamma'$ .

$\Delta_g'' \gamma'' \Delta_d''$ . Lame ligneuse du faisceau  $\gamma''$ .

Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

*Si l'orientation des deux branches fasciées subit originellement une déviation, cette déviation se traduit par ce fait que les deux coins ligneux du massif libéro-ligneux ne sont plus diamétralement opposés.*

Si les branches simples souterraines fasciées sont inégalement fortes, alors que toutes les autres conditions demeurent telles que nous les avons admises ci-dessus, les deux amas ligneux du massif libéro-ligneux du cladode sont inégaux, la masse ligneuse qui correspond à la branche faible est la plus grêle, elle peut même se réduire à une trachée. Comme les cladodes formés de branches simples souterraines inégales sont beaucoup plus fréquents que les autres, l'inégalité des centres de développement des deux masses ligneuses du système libéro-ligneux est de beaucoup le cas le plus ordinaire (1). A cette inégalité de force des branches constituantes du cladode et par suite des masses ligneuses du système libéro-ligneux s'ajoute ordinairement une déviation de la branche faible et par suite une déviation du coin ligneux le plus faible.

De quelque ordre qu'ils soient les cladodes résultant de la fasciation de deux branches simples souterraines de même ordre, *coalescentes au degré que nous avons spécifié* présentent cette même structure et ce même mode de différenciation de leurs parties constituantes.

7. — *Plus les branches constituantes d'un cladode de deux branches simples souterraines sont coalescentes, plus la structure de la région moyenne du cladode considéré rappelle celle de la partie inférieure du*

(1) Au sommet du cladode cette inégalité de ses deux branches constituantes se traduit par deux centres de formation inégalement forts; l'un des centres est manifestement plus gros et plus fort que l'autre.

*cladode que j'ai choisi comme type. Moins cette coalescence est accusée, plus la structure de la région moyenne du cladode considéré rappelle celle d'un niveau élevé de la région de bifurcation du cladode choisi comme second exemple* (celui dont les branches constituantes deviennent nettement distinctes à partir d'un certain point). — Dans l'un comme dans l'autre cas, la structure de la région antérieure du cladode est en rapport immédiat avec l'état du point de végétation qui l'a produit. Quand les centres de formation de ce point de végétation sont bien distincts, on voit le massif libéro-ligneux unique se diviser en deux lobes. Quant au contraire, les centres de formation de ce cône végétatif ne sont point séparés par un vallonnement un peu prononcé, la structure de la région moyenne du cladode se poursuit jusqu'au sommet; là il se prolonge en un cordon procambial à deux centres de différenciation ligneuse diamétralement opposés. Le cordon procambial se perd antérieurement dans une masse de méristème primitif où l'on remarque deux séries de cellules centrales. Celles-ci se terminent chacune sous une cellule apicale de la couche dermatogène qui recouvre tout l'ensemble dans l'un comme dans l'autre cas.

Quand on poursuit ces cladodes de leur région moyenne vers leur région postérieure, on trouve, plus ou moins rapidement selon la longueur des cladodes, la structure d'une région de bifurcation, puis la structure d'une branche simple souterraine.

8. — Les deux points de végétation d'un cladode de deux branches simples souterraines peuvent s'éteindre simultanément ou successivement à tous les stades de développement du cladode.

Si l'un des points de végétation d'un cladode de deux branches simples souterraines s'éteint alors que l'autre continue à se développer, en général le sommet de la branche dont le point de végétation s'est arrêté devient latéral par rapport à l'ensemble tout entier. Ceci ne modifie d'ailleurs en rien la structure du cladode ni la structure de la branche simple qui lui fait suite. A la base de celle-ci et latéralement, on remarque un point de végétation éteint avec cellule apicale du dermatogène hypertrophiée. Si l'on poursuit la structure d'un tel système dans toute son étendue, on voit qu'elle traduit très exactement son mode de formation. A la suite d'une branche simple d'ordre  $n$ , vient une région de bifurcation puis

un cladode de deux branches sœurs d'ordre  $(n + 1)$  généralement inégales. A un certain niveau le massif libéro-ligneux se bifurque en deux branches inégales. La branche grêle devient immédiatement latérale, elle se rend dans l'axe d'un cône végétatif latéral atrophié où elle s'éteint. La branche forte, qui semble continuer le système libéro-ligneux du cladode, se caractérise comme faisceau bicentre de branche simple souterraine, et conserve ce même caractère dans toute l'étendue de la branche usurpatrice.

9. — Le point de végétation d'un cladode de deux branches simples souterraines peut se bifurquer. Si chacun des deux points de végétation produits se développe directement, en ne présentant qu'un seul centre de formation, le cladode considéré se prolonge antérieurement par deux branches simples souterraines d'ordre  $(n + 1)$ . Si, au contraire, chacun des deux points de végétation produits se bifurque sitôt formé, ou bien encore si l'un des deux seulement se bifurque, alors que l'autre reste simple, les rameaux qui feront suite au cladode considéré auront une tout autre valeur morphologique. Selon le degré plus ou moins grand de coalescence des branches constituantes, au cladode de deux branches simples souterraines pourra faire suite dans le cas de développement de ses deux points de végétation :

- 1° Soit deux branches simples souterraines d'ordre  $(n + 1)$  libres ;
- 2° Soit quatre branches simples souterraines d'ordre  $(n + 2)$  libres ;
- 3° Soit trois branches simples souterraines, deux d'ordre  $(n + 2)$ , une d'ordre  $(n + 1)$  libres ;
- 4° Soit un cladode de deux branches d'ordre  $(n + 2)$  et une branche simple d'ordre  $(n + 1)$  libre ;
- 5° Soit deux cladodes de deux branches d'ordre  $(n + 2)$  ;
- 6° Soit un cladode de trois branches, deux branches étant d'ordre  $(n + 2)$  et l'autre d'ordre  $(n + 1)$  ;
- 7° Soit un cladode de quatre branches d'ordre  $(n + 2)$ .

Nous connaissons la structure des parties produites dans les cas qui correspondent aux chiffres 1, 2, 3, 4, 5. La nature spéciale des cladodes produits dans le sixième et le septième cas, me conduisent à faire connaître la structure de cladodes plus compliqués que ceux que j'ai étudiés jusqu'ici.

B.

*Structure d'un cladode de trois branches simples souterraines lorsque deux de ces branches constituantes sont sœurs et d'ordre  $(n + 2)$ , la troisième étant d'ordre  $(n + 1)$  et tante des deux premières.*

Je choisis comme second type de structure des cladodes de branches simples souterraines du *Ps. triquetrum*, la structure d'un cladode de trois branches simples souterraines dont deux des branches fasciées sont Sœurs et d'ordre  $(n + 2)$ , alors que la troisième d'ordre  $(n + 1)$  peut être considérée comme Tante des premières. D'après ce qu'on a vu, de tels cladodes prennent naissance, quand au sommet d'une branche mère d'ordre  $(n)$  naît, par un commencement de bifurcation de ce sommet, un cladode de deux branches sœurs d'ordre  $(n + 1)$ , puis que l'un des points de végétation de ce cladode seulement, commençant à se bifurquer, donne un cladode de deux branches sœurs d'ordre  $(n + 2)$ , qui demeure fascié avec la branche d'ordre  $(n + 1)$  dont le sommet ne s'est pas bifurqué, et que le cône végétatif à trois centres de formation ainsi constitué croit en conservant sa forme. De tels cladodes sont donc caractérisés par leurs rapports avec les branches simples et les cladodes qui les précèdent et aussi par leur cône végétatif qui présente *trois centres de formation*. Le dermatogène y présente trois cellules apicales qui correspondent à autant de files cellulaires axiales dans la masse méristématique unique qu'il recouvre.

Deux cas peuvent se présenter : ou bien les *axes de figure des branches constituantes du cladode sont dans un même plan, qui n'est autre que le plan de la lame ligneuse de la branche mère d'ordre  $n$* , ce qui se traduit extérieurement par ce fait ; que les trois cellules apicales du dermatogène sont en ligne droite ; ou bien *par suite de déviations originelles, ces trois axes de figure ne sont pas dans un même plan*, ce qui se traduit extérieurement par ce fait, que les trois cellules apicales du dermatogène vues par le sommet ne sont pas en ligne droite. Le premier cas est celui de la ramification régulière type. Ce cas est de beaucoup le plus rare des deux, chez le *Ps. triquetrum*. C'est l'inverse qui a lieu chez le *Ps. flaccidum* et chez le *Ps. capillare*.

[a].

CAS OU LES AXES DE FIGURE DES BRANCHES DU CLADODE SONT DANS UN MÊME PLAN.

10.— Je considère une première série de cladodes de trois branches simples souterraines satisfaisant aux conditions spécifiées en B, et dont les axes de figures sont tous dans le même plan. Ces cladodes (cladodes de la Série I) sont choisis de telle façon que leur sommet soit en pleine elongation. Ces cladodes ont été déterminés par leurs rapports, et par l'examen de leur point de végétation, où l'on a reconnu trois centres de formation en ligne droite non séparés l'un de l'autre par un vallonement. En coupant transversalement un tel cladode à une distance de son sommet suffisamment grande pour que la différenciation des tissus soit complètement achevée à ce niveau, on constate :

- 1° Au centre, un massif libéro-ligneux irrégulièrement elliptique.
- 2° Autour de ce massif, une gaine protectrice caractérisée.
- 3° Entre la gaine protectrice et l'assise cellulaire superficielle, une zone épaisse de tissu fondamental primaire non différencié en zones concentriques.
- 4° Extérieurement, une assise de cellules épidermiques.

La structure de la gaine protectrice, celle du tissu fondamental et celle de l'épiderme reproduisent identiquement ce que j'ai fait connaître page 49, en parlant des branches simples souterraines. Les éléments ligneux et libériens ont également la même structure histologique que ceux des branches simples souterraines ; mais l'agencement de ces éléments dans le massif libéro-ligneux est un peu différent.

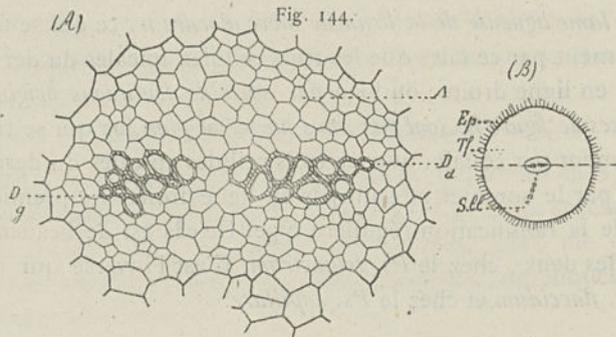


Fig. 144. — Section transversale d'ensemble du massif libéro-ligneux d'un cladode de trois branches simples souterraines, dont les axes de figure des branches constituantes sont dans le même plan. Cette section est prise dans la région moyenne du cladode considéré (1). — En (B) on a figuré la section transversale d'ensemble du cladode à ce même niveau.

Sur la section transversale du massif libéro-ligneux, on voit deux masses ligneuses opposées, inégales, en forme de coin dont les pointes tournées vers l'extérieur, sont voisines des extrémités du grand diamètre du massif libéro-ligneux. La masse ligneuse la plus forte a la même structure que la masse ligneuse d'une forte branche d'un cladode de deux branches simples inégales. Elle présente en effet : une trachée initiale, quelques trachées plus grandes groupées contre la première entre celle-ci et le centre de figure du massif entier ; puis contre ces trachées plus grandes, un amas de vaisseaux scalariformes dont les plus grands sont généralement les plus intérieurs. Trachées larges et vaisseaux scalariformes sont contigus, disposés sur plusieurs rangs sans interposition de fibres primitives entre eux. La masse ligneuse la plus faible a sensiblement la même structure ; toutefois, le nombre des trachées larges et celui des vaisseaux scalariformes y est moindre que dans la grande masse. Les éléments ligneux de la masse la plus faible se disposent quelquefois sur une seule file radiale, cela arrive lorsque cette masse est très grêle (2).

Les deux coins ligneux vont s'élargissant de leur trachée initiale vers le centre de figure du massif, pourtant un peu avant leur terminaison dans cette direction, ils sont un peu moins épais que dans la région qui a précédé. Les deux masses ligneuses sont ordinairement distinctes, l'intervalle qui les sépare est occupé par des fibres primitives à parois minces (3).

11. — Si l'on se dirige de cette région du cladode de trois branches vers sa partie postérieure, on voit la même structure persister, puis vient une région où les deux masses ligneuses s'égalisent. Dans cette région, l'ellipse qui figure le contour de la section transversale du

(1) Les rapports des branches constituantes de ce cladode satisfaisaient aux conditions spécifiées page 324.

(2) Ce dispositif spécial s'observe d'une façon constante chez les *Ps. capillare* et *flaccidum*

(3) Exceptionnellement et dans les cladodes où la coalescence des branches constituantes est très grande, les deux masses ligneuses se rejoignent, elles forment alors une bande diamétrale bossuée plus épaisse d'un côté.

massif libéro-ligneux se régularise. Dès ce niveau, on est dans un cladode de deux branches simples sœurs d'ordre  $(n + 1)$  né à l'extrémité antérieure d'une branche mère d'ordre  $(n)$ . Au-delà de ce cladode de deux branches, on trouverait en effet une branche simple.

12. — En se dirigeant au contraire du même point de départ, que ci-dessus vers la région antérieure du cladode de trois branches, on voit la structure de la région moyenne persister et on pénètre insensiblement dans la région de différenciation des tissus du cône végétatif, qui termine le cladode antérieurement. Ce cône végétatif comprend. Une assise extérieure ou dermatogène dans laquelle tant en coupe transversale (1) qu'en coupe radiale, on reconnaît trois cellules apicales.

Fig. 145.

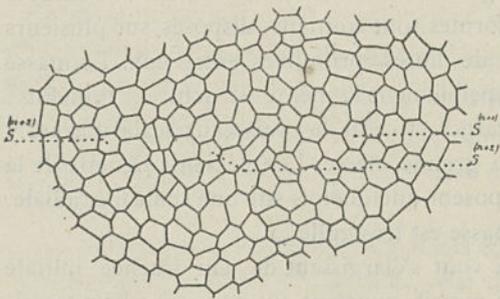


Fig. 145. — Dermatogène d'un cladode de trois branches simples souterraines de *Ps. triquetrum*, dont les axes de figures des branches constituantes sont dans le même plan. Les trois cellules apicales sont très sensiblement en ligne droite.

S<sup>(n+1)</sup>. Cellule apicale de la branche d'ordre  $(n + 1)$ .

S<sup>(n+2)</sup>. Cellules apicales des branches d'ordre  $(n + 2)$ .

Fig. 146.

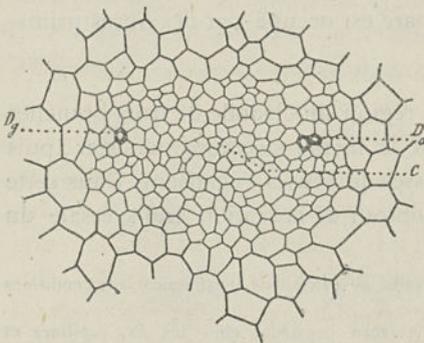


Fig. 146. — Section transversale d'ensemble du massif libéro-ligneux d'un cladode de trois branches simples souterraines de *Ps. triquetrum* dont les axes de figure des branches constituantes sont dans le même plan. — Cette section a été pratiquée dans la région du cône végétatif du cladode où se fait la différenciation libéro-ligneuse. — A ce niveau les trachées initiales sont seules caractérisées.

D<sub>d</sub>, D<sub>g</sub>. Centres de différenciation ligneuse.

(1) Tangentielle par rapport au sommet, transversale par rapport à l'axe de figure du rameau.

Le dermatogène recouvre une masse unique de méristème primitif, dans laquelle on peut reconnaître trois files de cellules comparables aux cellules axiales du méristème d'une branche simple. Ces trois files de cellules sont dans un même plan, elles correspondent exactement aux cellules apicales du dermatogène. Plus loin du sommet, le dermatogène est remplacé par la couche épidermique du rameau, et le méristème primitif est différencié en un cordon procambial central légèrement aplati et une zone externe de tissu fondamental primaire. Un peu plus loin encore du sommet, le massif procambial présente deux centres de différenciation ligneuse. On y voit en effet, alors que tous les autres éléments sont encore à l'état procambial, deux trachées diamétralement opposées voisines des extrémités du grand axe du massif procambial. En s'éloignant davantage encore du sommet, on reconnaît que des trachées larges se sont différenciées contre les premières trachées entre elles et le centre de figure du massif.

La structure de la région antérieure du massif libéro-ligneux d'un cladode de trois branches simples souterraines fasciées dans un même plan, rappelle donc à beaucoup d'égards, la structure de la région antérieure du faisceau bicentre d'une branche simple souterraine en pleine élongation, et celle de la partie antérieure du massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches simples souterraines (1). La grande distance à laquelle les deux premières trachées du massif libéro-ligneux du cladode de trois branches, apparaissent l'une de l'autre permet cependant d'avoir, dès le début, et à défaut d'autres indications, des soupçons sur la nature morphologique du rameau étudié.

13. — Je ne crois pas nécessaire de répéter ici tout ce que j'ai dit page 305 et suivantes, lorsque j'ai montré: *que les structures du cône végétatif d'une branche simple en pleine élongation* A SES DIVERS NIVEAUX REPRODUISENT, TANT QUE L'ÉTAT DE CE CÔNE DEMEURE INVARIABLE, LES PHASES SUCCESSIVES DE LA DIFFÉRENCIATION DES TISSUS DE CETTE BRANCHE A UN NIVEAU DÉTERMINÉ DE SA RÉGION MOYENNE DANS LE TEMPS. En appliquant rigoureusement la même méthode, j'ai de même constaté: *que les structures que présente le cône végétatif d'un cladode de trois branches simples souterraines, en pleine élongation, à ses divers*

(1) Ce fait se produit fréquemment dans les rameaux de la griffe du *Ps. capillare*.

niveaux, reproduisent les diverses phases de la différenciation des tissus à un niveau déterminé de sa région moyenne dans le temps. Ce résultat constaté. Je puis accepter la description qui précède comme donnant la différenciation des tissus dans la région moyenne des cladodes de trois branches satisfaisant aux conditions indiquées et dire :

*A un niveau quelconque de la région moyenne d'un cladode de trois branches simples souterraines* on trouve d'abord une couche externe de dermatogène et une masse interne de méristème primitif à trois cellules comparables à des cellules axiales. Un peu plus tard, à ce même niveau, on constate que le dermatogène a produit la couche épidermique, et que le méristème primitif s'est différencié en une masse centrale de procambium et une couche externe très épaisse de tissu fondamental primaire. Plus tard encore et *toujours au même niveau* on voit que le massif procambial se différencie en bois et en liber ; le bois y forme deux coins diamétralement opposés aux extrémités du grand diamètre. La pointe de ces coins regarde en dehors.

Quels que soient la longueur et l'ordre d'un cladode de trois branches répondant aux conditions spécifiées ci-dessus la différenciation des tissus s'y fait toujours de la même manière.

14. — Je considère une deuxième série de cladodes de trois branches simples souterraines satisfaisant aux conditions spécifiées pour la première série, mais chez lesquels la période d'élongation rapide est achevée, *deux des centres de formation de leur cône végétatif sont séparés du troisième par un vallonement prononcé*. Cette dernière condition ne modifie en rien les caractères auxquels on reconnaît un cladode de trois branches dont les trois axes de figure des branches constituantes sont dans le même plan. En particulier les projections des trois cellules apicales du dermatogène vues par le sommet sont encore en ligne droite.

En pratiquant une série de sections transversales successives d'ensemble de quelques uns de ces cladodes (cladodes de la *Série II*) on reconnaît :

1° Que la région moyenne et la région postérieure de ces cladodes ont la même structure que la région moyenne et la région postérieure des cladodes de la première série ;

2° Que la structure de la région antérieure de ces cladodes diffère de la structure de la région antérieure des cladodes de la série I.

En se dirigeant de la région moyenne du cladode considéré vers sa région antérieure, à très peu de distance de la région moyenne on constate déjà que le nombre des fibres primitives qui séparent les deux coins de bois du massif libéro-ligneux augmente beaucoup en même temps que ce massif s'élargit dans le sens de son grand diamètre. Plus près du sommet l'une des bandes ligneuse celle qui correspond au lobe du cône végétatif pourvu de deux cellules apicales s'étale dans le sens de son grand diamètre, elle s'amincit en même temps, et devient irrégulière. Plus haut encore la masse des vaisseaux scalariformes de la bande ci-dessus cesse d'être continue, des fibres primitives séparant à ce niveau un certain nombre de vaisseaux scalariformes du reste de la bande ligneuse. Plus on s'élève plus l'ensemble des vaisseaux scalariformes isolés forme une masse distincte. Si dans cette région on pratique une section transversale d'ensemble on observe un massif libéro-ligneux présentant trois masses ligneuses disposées en ligne droite dans le sens du grand axe du massif. Les deux masses ligneuses externes ont des trachées à leurs extrémités externes. La masse moyenne est dépourvue de trachées. Plus près du sommet encore. Le massif libéro-ligneux s'étrangle entre la masse ligneuse moyenne et l'une des masses ligneuses externes. La masse ligneuse moyenne à ce niveau présente quelques trachées larges sur sa face qui regarde l'axe de figure du cladode tout entier. Si l'on s'élève encore le massif libéro-ligneux se partage en deux lobes entourés chacun d'une gaine protectrice. L'un de ces lobes se prolonge en un cordon procambial, ce dernier se perd antérieurement dans une masse méristématique primitive qui n'a qu'une file de cellules axiales. Cette file axiale se termine supérieurement sous la cellule apicale solitaire de la couche dermatogène. L'autre lobe se poursuit également par un cordon procambial, et ce dernier se perd antérieurement dans une masse de méristème primitif à deux files de cellules axiales. Chacune de ces files de cellules axiales aboutit supérieurement à une cellule apicale de la couche dermatogène dans la partie du cône végétatif qui présente deux centres d'accroissement. Si ultérieurement chacun des lobes du cône végétatif du cladode choisi croît pour son compte en conservant sa forme, on trouvera à son extrémité antérieure une branche simple et un cladode de deux

branches. Très généralement la branche simple correspondra à la branche d'ordre  $(n + 1)$ , le cladode de deux branches aux branches d'ordre  $(n + 2)$ . Plus rarement le cladode comprendra une branche d'ordre  $(n + 2)$  et la branche d'ordre  $(n + 1)$ , la branche libre étant la branche d'ordre  $(n + 2)$  qui est la plus externe. Les rapports des massifs ligneux d'un tel cladode permettront toujours de reconnaître sa véritable constitution. En effet les vaisseaux scalariformes de la masse ligneuse moyenne sont en rapport avec la bande ligneuse externe qui correspond au point de végétation du cladode de deux branches d'ordre  $(n + 1)$  qui s'est bifurqué. Ce cas je le répète est très rare ; il ne s'en rencontre guère d'exemple que chez le *Ps. triquetrum*.

Fig. 147.

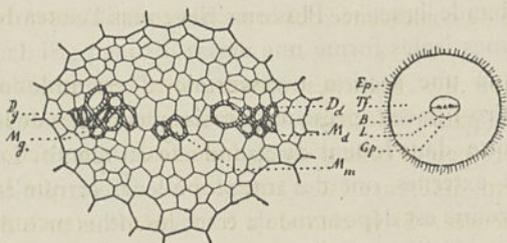


Fig. 147. — Section transversale du massif libéro-ligneux dans la région antérieure d'un cladode de la série II. — A côté on a figuré à un très faible grossissement la section transversale d'ensemble du rameau à ce niveau.

Dg, Dd. Centre de différenciation ligneuse du massif libéro-ligneux.

M. Masses ligneuses. Mg. Masse ligneuse gauche. Md. Masse ligneuse droite. Mm. Masse ligneuse moyenne.

15. — Quels que soient la longueur et l'ordre d'un cladode de trois branches répondant aux conditions spécifiées ci-dessus, sa structure est celle que je viens de décrire. Si les branches coalescentes sont fortes, les masses libéro-ligneuses qui correspondent à ces branches ont des éléments plus nombreux et plus grands. Si au contraire les branches constituantes du cladode sont faibles, les masses libéro-ligneuses correspondantes n'ont qu'un petit nombre d'éléments, les masses ligneuses peuvent même se réduire chacune à une seule trachée (1).

Si les trois branches d'un cladode répondant aux conditions ci-dessus sont très inégales, le contour de la section transversale d'ensemble

(1) Il est parfois fort difficile sur une seule section transversale de la région moyenne d'un cladode de trois branches répondant aux conditions spécifiées ci-dessus, de distinguer ce cladode d'un cladode de deux branches simples inégales et de même ordre.

du massif libéro-ligneux est très irrégulier et les masses ligneuses sont elles-mêmes très inégales.

16. — Si la coalescence des trois branches constituanes d'un cladode répondant aux conditions ci-dessus spécifiées est très accusée, la structure de la région moyenne de ce cladode rappelle d'autant plus celle de la région inférieure de notre cladode type que la coalescence est plus accentuée.

Plus la coalescence des branches constituanes d'un cladode satisfaisant aux conditions spécifiées en [a], est faible plus la structure de sa région moyenne rappelle la structure des niveaux les plus élevés de la région de bifurcation de notre cladode type de la Série II.

En résumé, dans un cladode de trois branches simples souterraines satisfaisant aux conditions spécifiées en [a], il y aura une structure différente, selon le degré de coalescence des branches constituanes du cladode.

Là où la condensation des branches constituanes est grande, la structure est celle de la partie inférieure de notre cladode type de la première série; elle diffère peu de celle d'un cladode de deux branches simples souterraines. Cette différence est d'autant plus faible que la coalescence est plus accusée. Si le cladode a cette même structure jusqu'à son extrémité antérieure, celle-ci sera caractérisée par un dermatogène à trois cellules apicales. Ce caractère permettra seul de reconnaître extérieurement la nature morphologique du rameau étudié.

Là où la condensation des branches constituanes est moyenne, la structure est celle de la partie moyenne de notre cladode type de la première série.

Là où la condensation des branches constituanes est faible, le massif ligneux central présente trois masses ligneuses; deux extrêmes en forme de coin sont diamétralement opposées. Les pointes de ces coins ligneux regardent l'extérieur; elles sont formées de trachées. La masse ligneuse moyenne est dépourvue de trachées. Cette structure est celle que l'on a rencontrée à la base de la région de bifurcation de la deuxième série de cladodes. Quand la coalescence est très faible, le massif libéro-ligneux central est étranglé entre l'une des masses ligneuses extrêmes et la masse ligneuse moyenne. Les trois masses ligneuses ont la forme de coins; les masses ligneuses extrêmes ont la

même structure que précédemment, la masse moyenne a des trachées sur sa face qui regarde l'étranglement. Cette structure est celle que l'on a rencontrée vers le milieu de la région de bifurcation de la deuxième série de cladodes. Si la coalescence est superficielle seulement, on voit côte à côte sur une même horizontale deux massifs libéro-ligneux ayant chacun une gaine protectrice propre. L'un de ces massifs libéro-ligneux a la structure d'un faisceau de branche simple, à la base de cette branche, l'autre a la structure d'un massif libéro-ligneux de cladode de deux branches simples souterraines à la base de ce cladode. Plus cette coalescence superficielle est faible, plus l'écart des massifs libéro-ligneux sera grand. On sait encore, par ce qui précède, que telle est la structure de la partie supérieure de la région de bifurcation d'un cladode de la série.

Il est facile de vérifier directement chacun des faits que nous venons d'indiquer en choisissant convenablement ses séries d'échantillons. On voit ainsi que la structure de la région moyenne de cladodes dont les branches sont de moins en moins coalescentes reproduit identiquement les différents types de structure que nous avons rencontrés, en nous élevant de la région moyenne des cladodes de trois branches simples souterraines de la seconde série jusque dans leurs branches de bifurcation.

On a figuré dans le tableau ci-joint, (Tableau I), la structure du massif libéro-ligneux d'un cladode de trois branches satisfaisant aux conditions spécifiés en [a] et appartenant à la II<sup>e</sup> série.

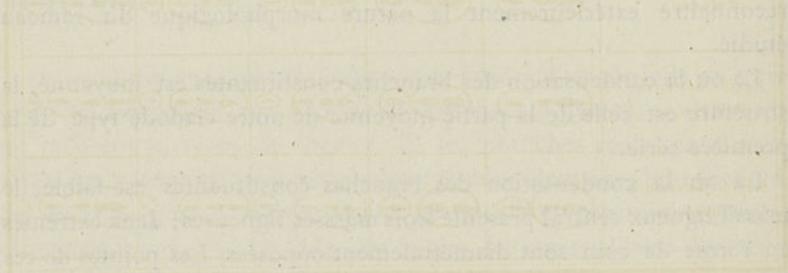


Fig. 148.

TABEAU I montrant la structure des diverses régions d'un cladode de trois branches simples souterraines satisfaisant aux conditions spécifiées en [a] et appartenant à la Série II (1).

STRUCTURE DU CLADODE DANS SA	LORSQUE LA COALESCENCE DE SES BRANCHES CONSTITUANTES EST				
	TRÈS GRANDE.	MOYENNE.	FAIBLE.	TRÈS FAIBLE.	SUPERFICIELLE.
Région postérieure.					
Région moyenne.					
Région antérieure au niveau 1.					
Région antérieure au niveau 2.					
Région antérieure au niveau 3.					
Région antérieure au niveau 4.					
Région antérieure au niveau 5.					

Chaque colonne verticale de ce tableau contient : LES VARIATIONS DE STRUCTURE D'UN MÊME CLADODE DE LA SÉRIE II DANS TOUTE SON ÉTENDUE.

(1) Dans les cas où la coalescence des branches constituantes des cladodes considérés est faible, très faible, ou superficielle, on a choisi des échantillons dans lesquels le système des deux branches qui demeurent fasciées produit immédiatement après la bifurcation un nouveau cladode de trois branches.

Chaque colonne horizontale de ce même tableau contient : LES VARIATIONS DE STRUCTURE D'UNE MÊME RÉGION DANS TOUS LES CLADODES DE LA SÉRIE II, SELON LE DEGRÉ DE COALESCENCE DE LEURS BRANCHES CONSTITUANTES. — En comparant une colonne horizontale de ce tableau à la colonne verticale *correspondante*, on constate : QUE LES VARIATIONS DE STRUCTURE D'UN MÊME CLADODE DE LA SÉRIE II DANS SA LONGUEUR REPRODUISENT IDENTIQUEMENT LES VARIATIONS DE LA STRUCTURE D'UNE CERTAINE RÉGION DÉTERMINÉE CONSIDÉRÉE DANS TOUS LES CLADODES DE LA SÉRIE II. En particulier, en comparant la deuxième colonne horizontale et la deuxième colonne verticale, on voit que les *variations de structure rencontrées aux divers niveaux d'un cladode de la série II, à branches moyennement coalescentes reproduisent identiquement les diverses structures de la région moyenne de tous les cladodes de la série II, c'est-à-dire les diverses structures de la région moyenne de cladodes de la série II à branches de moins en moins coalescentes.*

Cette coïncidence constante des caractères anatomiques et des caractères morphologiques est des plus importantes à constater.

L'ordre et la longueur des cladodes ne modifient en aucune manière ce que je viens de dire. Le degré de force des branches constituantes du cladode intervient en ce sens, que la masse ligneuse correspondante à une branche déterminée, est d'autant plus forte, que cette branche elle-même est plus forte.

Fig. 149.

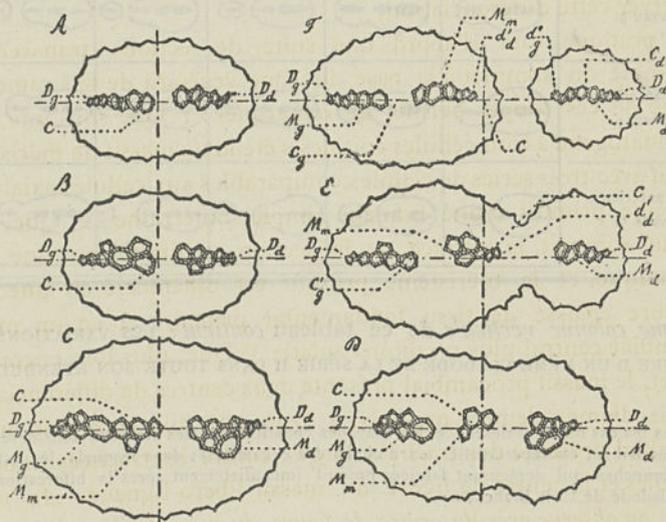


Fig. 149. — Sections transversales d'ensemble du massif libéro-ligneux d'un cladode de la série II, pratiquées à divers niveaux de ce cladode.

(A). — Section transversale d'ensemble pratiquée à la base du cladode.

(B). — Section transversale d'ensemble pratiquée dans la région moyenne du cladode.

(C, D, E, F). — Sections transversales d'ensemble pratiquées aux niveaux 2, 3, 4, 5 de la région antérieure du cladode.

M<sub>g</sub>. Masse ligneuse gauche. Vers le haut du cladode cette masse ligneuse se divise en deux cordons. Un cordon externe que l'on continuera d'appeler M<sub>g</sub> et un cordon plus intérieur désigné par M<sub>m</sub>.

M<sub>d</sub>. Masse ligneuse droite.

d'<sub>d</sub>. Centre de différenciation de la masse ligneuse M<sub>m</sub> — Centre secondaire de différenciation ligneuse par rapport aux centres primitifs D<sub>g</sub>, D<sub>d</sub>. — Centre de différenciation interne de la masse libéro-ligneuse dont C<sub>g</sub> est le centre de figure.

d''<sub>g</sub>. Centre de différenciation interne de la masse libéro-ligneuse dont C<sub>d</sub> est le centre de figure.

Dans les figures E, F, le centre de figure C du massif libéro-ligneux du cladode considéré est remplacé par deux centres de figure C<sub>g</sub>, C<sub>d</sub> ; le premier est placé au centre de la masse libéro-ligneuse gauche, le second est au centre de la masse libéro-ligneuse droite.

17. — Les données qui précèdent sur l'influence que la plus ou moins grande coalescence des branches constituantes d'un cladode de la première série exerce sur la structure de sa région moyenne, me conduisent à insister sur certaines particularités de la différenciation des tissus, au sommet des cladodes dont les branches constituantes sont faiblement coalescentes, lorsque leur cône végétatif est encore en pleine élongation. Il est facile par un choix convenable d'échantillons, et en appliquant la méthode que nous avons indiquée page 305, d'observer cette différenciation.

On pratique tout d'abord une suite de sections transversales d'ensemble du sommet à la base du cône végétatif de tels rameaux. L'étude de ces coupes permet de remarquer : 1° Que sous une lame de dermatogène à trois cellules apicales s'étend un massif de méristème primitif avec trois séries de cellules, comparables aux cellules axiales du méristème primitif d'une branche simple souterraine ; 2° Que, plus loin du sommet, la surface de la section est limitée par une lame épidermique, et le méristème primitif est différencié en une zone extérieure épaisse de tissu fondamental primaire et en un massif procambial central plus ou moins aplati ; 3° Que, plus loin encore du sommet, le massif procambial présente deux centres de différenciation ligneuse diamétralement opposés ; 4° Que, plus loin encore, le massif procambial présente des trachées larges, contre les trachées initiales, entre elles et le centre de figure du massif libéro-ligneux. *Au même niveau, on observe près du centre de figure du massif libéro-ligneux un*

*vaisseau scalariforme, grêle, isolé*; 5° Que, plus bas, on voit des vaisseaux scalariformes accolés aux trachées larges extrêmes, entre celles-ci et le centre de figure du massif libéro-ligneux. Qu'à ce même niveau, on voit aussi des vaisseaux scalariformes, plus grands que les premiers, accolés au premier élément ligneux intérieur, entre lui et l'un des centres de différenciation externe; exactement comme si cet élément intérieur marquait un centre de différenciation ligneuse, et que, pour ce centre, la différenciation marchât de ce centre de développement axillaire vers l'un des centres de développement extérieur. Comme la structure du cône végétatif est invariable quelle que soit sa longueur, tant qu'il reste en pleine élongation, les structures que je viens de signaler aux divers niveaux du cône végétatif en pleine élongation d'un cladode [a] à branches faiblement coalescentes figurent les stades successifs de la différenciation des tissus au sommet d'un tel cladode. Tout d'abord cette différenciation est telle que je l'ai décrite, page 305. Un peu plus tard apparaît entre les deux premiers centres de différenciation ligneuse un élément ligneux, trachée large ou vaisseau scalariforme grêle, *qui marque un nouveau centre de différenciation ligneuse du massif procambial. C'est quelque chose comme un* CENTRE SECONDAIRE DE DIFFÉRENCIATION. La différenciation se fait pour les centres extrêmes comme dans le cas de cladodes dont les branches constituantes sont moyennement coalescentes. Pour la masse centrale, la différenciation progresse de l'élément ligneux initial vers l'un des centres ligneux externes. *Ce mode de différenciation du massif libéro-ligneux, AU SEIN DUQUEL APPARAÎT UN CENTRE DE DIFFÉRENCIATION SECONDAIRE SUR LA DROITE QUI JOINT LES CENTRES PRIMAIRES, diffère de tout ce que l'on a signalé jusqu'ici, et CARACTÉRISE LES CLADODES [a].*

Si la coalescence des branches constituantes du cladode était très faible, ou bien ce qui reviendrait au même si le massif libéro-ligneux était profondément lobé le centre de différenciation secondaire serait indiqué par une trachée.

Si la coalescence des branches constituantes du cladode est seulement superficielle, le massif méristématique se différencie en deux cordons procambiaux distincts, *dont chacun a deux centres de différenciation ligneuse. Ces quatre centres n'apparaissent point simultanément.* En effet, il apparaît d'abord deux trachées, ce sont les plus éloignées de l'axe de figure de l'ensemble du cladode; un peu plus tard seulement apparaît l'une, puis l'autre, des trachées intérieures. La différenciation

ligneuse progresse pour chacun de ces centres de développement de ce centre, vers l'axe de figure du massif procambial dont il fait partie. *Ce mode de différenciation est identique au mode de différenciation des tissus dans la partie supérieure d'une bifurcation d'un stipe à un seul faisceau.*

18. — Si l'un des centres de formation du cône végétatif d'un cladode de la série I vient à s'éteindre alors que les deux autres continuent de croître, il y a deux cas à distinguer, selon que le centre éteint est l'un des deux centres de formation extérieurs ou le centre de formation intérieur.

Si le centre de formation éteint est un des centres extérieurs, le centre éteint devient latéral par rapport à l'ensemble, alors que le reste continuant de croître produit un cladode de deux branches simples, qui se place dans le prolongement du cladode de trois branches et semble le continuer. Si l'on poursuit le massif libéro-ligneux du cladode de trois branches, de sa base vers son sommet, et qu'on pénètre dans le cladode de deux branches; on voit qu'un peu avant le cladode de deux branches, le massif libéro-ligneux unique se bifurque en deux masses inégales, l'une grêle qui devient latérale, l'autre plus forte. La masse grêle a la structure d'un faisceau de branche simple très grêle; elle se rend dans l'axe de la branche latérale atrophiée. La branche forte a la structure du massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches simples souterraines à la base de ce cladode.

Si le centre de formation éteint est le centre intérieur, rien, extérieurement n'avertit qu'au cladode de trois branches de la série I a succédé un cladode de deux branches. Le point de végétation qui avait trois centres de formation jusque là n'en possède plus que deux, et nulle part on ne voit trace du centre éteint. En poursuivant le massif libéro-ligneux du cladode de trois branches d'arrière en avant, on voit, si les branches étaient fortement ou moyennement coalescentes, que le massif libéro-ligneux du cladode de trois branches prend peu à peu l'aspect du massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches en se régularisant. Dans ce cas, il y a donc à peu près absence de caractères internes et externes, pour reconnaître la modification qui a frappé la partie antérieure du cladode. Si les branches étaient très peu coalescentes, ou coalescentes superficiellement, on voit que la masse ligneuse

moyenne du massif libéro-ligneux diminue peu à peu, puis s'éteint à un moment donné (1).

Si deux des centres de formation du cône végétatif d'un cladode de la série I s'éteignent, alors que le dernier centre continue de croître, au cladode de trois branches fait suite une seule branche simple. Deux cas peuvent se présenter selon que le centre qui demeure actif est l'un des centres extérieurs, ou le centre intérieur.

Si le centre persistant est l'un des centres extérieurs, on voit à la base de la branche simple qui continue antérieurement le cladode un cône végétatif atrophié; et ce cône végétatif atrophié présente deux centres de formation; c'est un cône végétatif d'un cladode de deux branches simples. Si l'on suit le massif libéro-ligneux du cladode de trois branches d'arrière en avant, on voit ce massif se bifurquer en arrivant dans la région antérieure du cladode. Les deux cordons issus de cette bifurcation sont inégaux; l'un est grêle, il se rend dans le cône végétatif latéral atrophié; l'autre est volumineux, il se rend dans la branche simple qui prolonge le cladode antérieurement. Le cordon libéro-ligneux grêle a la structure du massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches grêles; l'autre a la structure du faisceau d'une branche simple de fort calibre.

Si le centre persistant du cône végétatif du cladode de la série I est le centre intérieur, on observe de chaque côté de la base de la branche simple qui continue antérieurement le cladode un cône végétatif éteint. Chacun de ces cônes végétatifs ne présente qu'une seule cellule apicale hypertrophiée et correspond au sommet d'une branche simple souterraine atrophiée. Si l'on suit le massif libéro-ligneux du cladode de trois branches, on voit qu'en arrivant dans sa partie antérieure, il s'en détache latéralement à droite et à gauche un cordon grêle qui enlève les masses ligneuses externes et ne laisse au centre qu'une masse ligneuse moyenne et le liber qui l'entoure. Chacun des cordons latéraux, grêle, a la structure d'un faisceau de branche simple très grêle. Ces cordons grêles se rendent dans l'axe de branches atrophiées. A ce niveau la masse libéro-ligneuse centrale a des trachées à ses deux extrémités et forme, avec le liber qui l'englobe, le faisceau de la branche simple qui continue antérieurement le cladode.

(1) Le plus ordinairement quand le centre de formation intérieur des cladodes de la Série I s'éteint, le sommet du cladode se bifurque et le cladode de trois branches se poursuit par deux branches simples.

[b].

STRUCTURE D'UN CLADODE SATISFAISANT AUX CONDITIONS ÉNONCÉES EN B LORSQUE LES AXES DE FIGURE DE SES BRANCHES CONSTITUANTES NE SONT PAS DANS LE MÊME PLAN.

19. — Je considère une troisième série d'échantillons, composée exclusivement de cladodes de trois branches simples souterraines satisfaisant aux conditions spécifiées en (B), mais caractérisés : 1° par ce fait, *que les axes de figure de leurs branches constituantes ne sont pas dans le même plan* ; et 2° par cet autre fait, *que leur cône végétatif en pleine elongation ne présente aucun vallonnement sensible entre ces trois centres de formation*.

De même que précédemment, il y a lieu de tenir compte du degré de coalescence des branches constituantes du cladode. Je me bornerai à examiner tout d'abord les cladodes dont les branches constituantes sont moyennement coalescentes.

En pratiquant une série de sections transversales d'ensemble dans la région moyenne d'un de ces cladodes, que l'on appellera *Cladodes de la Série III*, à une distance suffisante de son cône végétatif pour que tous ses tissus soient caractérisés, on observe :

- 1° Un massif libéro-ligneux central presque circulaire ;
- 2° Une gaine protectrice qui entoure le faisceau ;
- 3° Une épaisse assise de tissu fondamental primaire qui sépare la gaine protectrice de la couche superficielle ;
- 4° Une zone superficielle de cellules épidermiques.

La structure de la gaine protectrice, celle du tissu fondamental primaire, et celle de l'épiderme reproduisent identiquement les structures des tissus de mêmes noms décrits page 295. Il en est de même des éléments ligneux et libériens du massif libéro-ligneux, mais l'agencement de ces éléments diffère de tout ce que nous avons signalé jusqu'ici.

Tout près du bord du massif libéro-ligneux, on observe trois trachées initiales, inégalement distantes ; deux sont plus rapprochées l'une de l'autre et sont généralement inégalement éloignées de la troisième. Contre chaque trachée initiale, entre elle et le centre de figure du massif, on trouve une ou plusieurs trachées plus larges. Puis contre celles-ci, entre elles et le centre, il y a des vaisseaux scalariiformes. Le centre du massif est occupé par des fibres primitives *a*

*parois minces.* Les lames ligneuses rayonnantes ne se rencontrent donc pas (1). Les cellules grillagées forment trois massifs ou îlots alternant sur le bord du faisceau avec les masses ligneuses. Parfois la masse de cellules grillagées qui occupe la région du massif libéro-ligneux, où les bandes ligneuses sont le plus écartées, est divisée en deux îlots plus petits, voisins de chacune des bandes ligneuses, qui limitent cette région. En somme, le bois forme trois masses ou bandes cunéiformes dont la pointe regarde l'extérieur et qui convergent vers le centre de figure, chacune s'élargissant à peu près comme les bandes ligneuses d'un faisceau tricentre irrégulier (2). Les trois masses ligneuses sont ordinairement inégales ; il en est de même pour les masses de cellules grillagées.

Fig. 150.

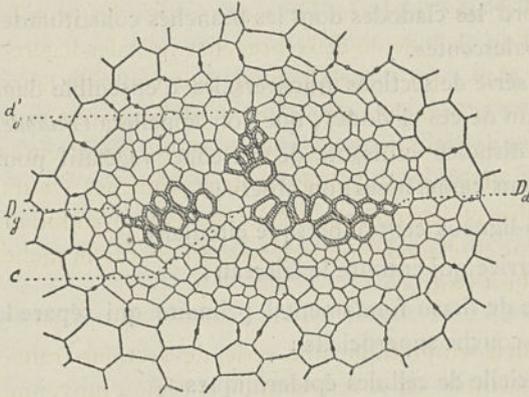


Fig. 150. — Section transversale du massif libéro-ligneux d'un cladode de trois branches de la Série III.

Dg, Dd. Centres primitifs de différenciation ligneuse.

d'. Centre de différenciation ligneuse caractérisé après les deux trachées initiales Dg, Dd. Centre secondaire de différenciation ligneuse.

Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

Fig 151.

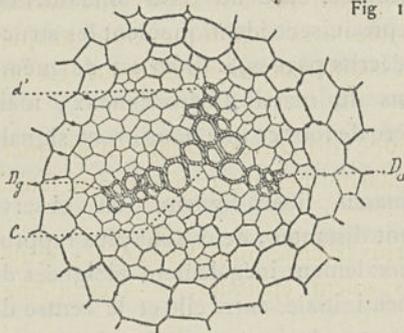


Fig. 151. — Section transversale du massif libéro-ligneux d'un cladode de trois branches de la série III à branches très fortement coalescentes.

Les lettres ont la même signification que ci-dessus.

(1) Dans le cas de très grande concentration des branches constituant le cladode, les masses ligneuses peuvent se toucher au centre.

(2) Cette figure rappelle quelque peu l'aspect d'un faisceau tétracentre de racine dans une région où l'un de ses centres de développement vient de s'éteindre.

Cette structure de la région moyenne est indépendante de l'ordre et de la longueur des cladodes considérés.

20. — On pratique ensuite une série de sections transversales d'ensemble du même cladode en se dirigeant de sa région moyenne vers sa région postérieure; on constate que la structure ci-dessus décrite persiste invariable sur une longueur plus ou moins grande (1).

Au-delà de cette région, l'une des masses ligneuses, la plus grêle généralement se rapproche du centre de figure du massif libéro-ligneux; plus loin encore, on voit que les vaisseaux scalariformes de la masse ligneuse déplacée touchent les vaisseaux scalariformes de la masse ligneuse dont elle s'est rapprochée. Si on avance encore dans le même sens, on constate qu'il n'y a plus de trachées à la pointe externe de la masse ligneuse déplacée. On a alors sous les yeux le massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches inégales légèrement déviées hors du plan, qui théoriquement doit contenir leurs trachées et les trachées de la branche mère d'ordre ( $n$ ). En parcourant en effet, ce cladode de sa région antérieure vers sa région postérieure, on reconnaît que l'on a affaire à un cladode de deux branches sœurs d'ordre ( $n + 1$ ) inégales et légèrement déviées de leur orientation normale. En franchissant ce cladode, on retrouve en effet la branche mère d'ordre ( $n$ ) dont il est issu.

21. — En troisième lieu, on pratique une série de sections transversales successives d'ensemble, en se dirigeant de la région moyenne du cladode vers son sommet. On reconnaît que la structure du cladode persiste sans modification appréciable de sa région moyenne, jusque dans la partie du rameau où a lieu la différenciation des tissus. Là on constate :

1° Que sur la coupe n° 12 (la coupe n° 1 correspondant au sommet du cône végétatif), les vaisseaux scalariformes n'ont pas encore leurs parois épaissies :

2° Que sur la coupe n° 10, les trois trachées initiales sont les seuls éléments ligneux dont les parois soient épaissies. — A ce même

(1) Cette longueur dépend uniquement de la portion du cladode qui a grandi en conservant sa forme sans variation. Toute variation qui serait intervenue dans l'état du cône végétatif au cours du développement du cladode se traduirait comme nous le verrons ci-après.

Fig. 152.

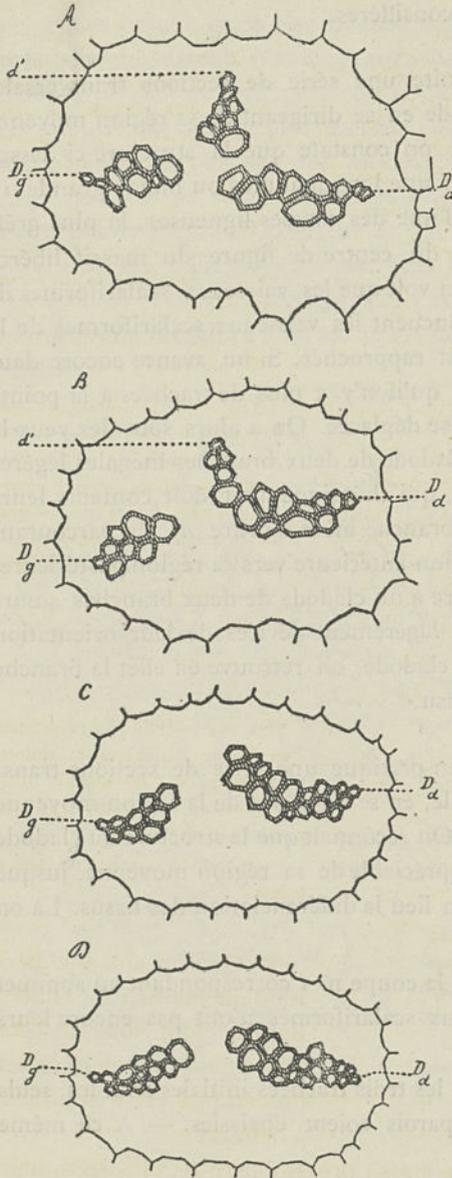


Fig. 152. — Sections transversales pratiquées à divers niveaux du massif libéro-ligneux d'un cladode de trois branches de la Série III, dans la région postérieure de ce cladode.

(A). — Section transversale d'ensemble du massif libéro-ligneux au niveau où ce massif a déjà la structure qu'il présentera dans toute la région moyenne du cladode.

(B). — Section transversale d'ensemble du même massif libéro-ligneux pratiquée un peu plus bas que la précédente.

(C). — Section transversale d'ensemble du même massif libéro-ligneux pratiquée dans sa région d'insertion sur le massif libéro-ligneux du cladode de deux branches auquel il fait suite.

(D). — Section transversale d'ensemble du même massif libéro-ligneux pratiquée dans le haut du cladode de deux branches qui fait suite postérieurement au cladode de trois branches que l'on a considéré.

Les lettres ont la même signification que dans les figures 150, 151.

niveau, les épaisissements particuliers des éléments de la gaine protectrice ne sont que très difficilement reconnaissables (Fig. 153);

3° Que sur la coupe n° 8 deux trachées initiales seulement ont leurs parois épaissies; ces deux trachées sont les plus éloignées du centre de figure du massif libéro-

ligneux. A ce niveau, la section transversale du massif libéro-ligneux reproduit identiquement la figure 146;

Fig. 153.

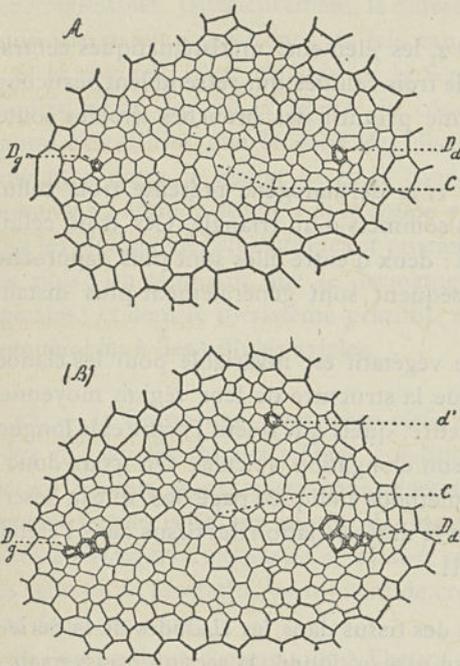


Fig. 153. — Sections transversales d'ensemble du massif libéro-ligneux d'un cladode de trois branches de la Série III, pratiquées dans le cône végétatif de ce cladode.

(A). — Section pratiquée au niveau où s'établit la différenciation libéro-ligneuse du massif procambial.

$D_d$   $D_g$ . Les deux centres de différenciation ligneuse du massif.

(B). — Section pratiquée à un niveau plus inférieur. — On remarque à ce niveau B, un troisième centre de différenciation ligneuse  $d'$ , qui ne se différencie que postérieurement aux centres D.  $d'$ , est le centre secondaire de différenciation ligneuse.

Fig. 154.

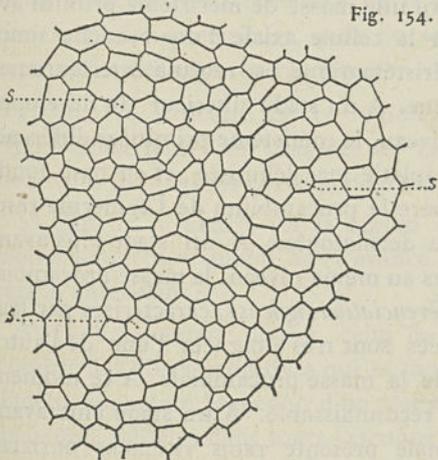


Fig. 154. — Point de végétation d'un cladode de trois branches simples souterraines dont les axes de figure des branches constitutives ne sont pas dans le même plan.

s. Les cellules apicales du dermatogène.

4° Que sur la coupe n° 6, les éléments du massif libéro-ligneux sont tous à l'état procambial, et que ce massif procambial est très difficile à délimiter ;

5° Que sur la coupe n° 4, le massif procambial n'est plus reconnaissable ; le centre de la section est occupé par de petites cellules méristématiques qui passent insensiblement à des éléments extérieurs plus

grands. Ces derniers représentent la région extérieure du méristème primitif ;

6° Que sur la coupe n° 2, les éléments méristématiques centraux semblent groupés autour de trois cellules, qui ressemblent beaucoup à la cellule axiale du méristème primitif des branches simples souterraines ;

7° Que sur la coupe n° 1, le dermatogène présente trois cellules apicales disposées aux trois sommets d'un triangle. Ces trois cellules sont inégalement distantes ; deux d'entre elles sont plus rapprochées l'une de l'autre et par conséquent sont généralement plus distantes de la troisième.

Cette structure du cône végétatif est invariable pour les cladodes de la Série III, de même que la structure de leur région moyenne et celle de leur région postérieure, quels que soient l'ordre et la longueur du cladode tant que dure son élongation apicale. On peut donc en conclure, en appliquant la méthode indiquée page 305, que la description ci-dessus fait connaître la différenciation des tissus dans l'étendue d'un cladode de la Série III.

22. — La différenciation des tissus dans les cladodes de la Série III peut se résumer ainsi : A un niveau donné, la section transversale du cladode présente tout d'abord une masse de méristème primitif avec trois cellules comparables à la cellule axiale d'une branche simple souterraine. Cette masse méristématique est revêtue extérieurement d'une couche de dermatogène. A un stade ultérieur du développement, et toujours au même niveau, le méristème primitif se différencie en une masse procambiale aplatie mal délimitée, et en tissu fondamental. Ce dernier tissu sépare le procambium de l'épiderme résultant de la transformation du dermatogène. A un stade plus avancé du développement, et toujours au même niveau, la masse procambiale présente *deux centres de différenciation ligneuse*, caractérisés par leurs trachées initiales. Ces trachées sont très éloignées l'une de l'autre ; elles sont voisines du bord de la masse procambiale. A ce moment, la gaine protectrice devient reconnaissable. A un stade plus avancé encore, la masse procambiale présente TROIS TRACHÉES INITIALES, UNE TRACHÉE NOUVELLE S'ÉTANT CARACTÉRISÉE PRÈS DU BORD DU MASSIF LIBÉRO-LIGNEUX, ENTRE LES DEUX PREMIÈRES TRACHÉES INITIALES. Souvent lorsqu'on voit cette dernière trachée initiale se caractériser, des

trachées larges contiguës aux deux premières trachées initiales sont reconnaissables. Ultérieurement, la différenciation des tissus au niveau considéré se fait comme dans un faisceau tricentre irrégulier.

Si le sommet d'un cladode de la Série III vient à s'éteindre sans modifications, on voit la région du cône végétatif se réduire beaucoup ; c'est-à-dire que la série des diverses structures que j'ai fait connaître entre la coupe 12 et la coupe 1 d'un cône en activité se présente ici entre la coupe 1 et la coupe 7 ou la coupe 5. Ce sont surtout les régions méristématiques et procambiales qui sont raccourcies. De plus, on reconnaît que le dermatogène a trois grosses cellules apicales ; et dans le méristème primitif, on voit trois grosses cellules comparables à des cellules axiales.

23. — Je forme une quatrième série de cladodes (*Cladodes de la Série IV*) satisfaisant aux mêmes conditions que les cladodes de la Série III, à cela près que leur cône végétatif présente un vallonement prononcé qui isole un centre de formation des deux autres. *La période d'élongation rapide de ce cladode est achevée*, si ultérieurement les centres de formation continuent de croître, le cladode se poursuit par deux rameaux.

Si l'on pratique comme tout à l'heure une série de sections transversales successives d'ensemble de la région moyenne de ce cladode vers sa région postérieure, puis de sa région moyenne jusqu'à son extrémité antérieure, on reconnaît :

1° Que la structure de la région moyenne et la structure de la région postérieure des cladodes de la Série IV sont identiques aux structures des régions correspondantes des cladodes de la Série III ;

2° Que la structure de la région moyenne se conserve plus ou moins longtemps quand on s'avance de la région moyenne vers la région antérieure ;

3° Qu'à un certain niveau, celui de la coupe 15 par exemple, le nombre des fibres primitives qui occupent le centre du massif libéro-ligneux augmente beaucoup d'un côté et tend à isoler la masse qui est demeurée solitaire dans toute l'étendue du cladode ;

4° Que sur les coupes n° 14, 13, 12, 11, le nombre et surtout le volume de ces fibres primitives augmente beaucoup, en même temps, ces fibres deviennent de plus en plus courtes ;

5° Que sur la coupe n° 10, la masse libéro-ligneuse isolée présente des trachées à ses deux extrémités; qu'à ce même niveau, la seconde masse libéro-ligneuse tend à se régulariser et à prendre l'aspect du massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches simples souterraines inégales déviées de leur position initiale (Fig. 155);

Fig. 155.

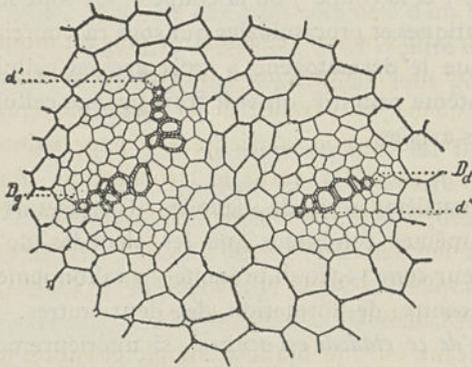


Fig. 155. — Section transversale d'ensemble du massif libéro-ligneux d'un cladode de trois branches de la Série IV pratiquée vers la partie supérieure de ce cladode. — La structure de cette région est identique à la structure de la région moyenne d'un cladode de la Série III à branches très faiblement coalescentes. — Le mode de différenciation des éléments de ce massif libéro-ligneux est également identique au mode de différenciation du massif libéro-

ligneux d'un cladode de la Série III à branches très faiblement coalescentes.

6° Que sur la coupe n° 7, chaque masse libéro-ligneuse possède sa gaine protectrice propre;

7° Que sur les coupes suivantes, les deux masses libéro-ligneuses s'écartent de plus en plus et qu'elles se prolongent l'une et l'autre par un cordon procambial. L'un de ces cordons procambiaux celui qui correspond à la branche simple s'éteint dans une masse de méristème primitif dont l'axe est occupé par une file cellulaire axiale. Ce méristème est recouvert d'une couche de dermatogène qui n'a qu'une cellule apicale. L'autre cordon procambial se termine de même dans une masse de méristème primitif à deux files cellulaires axiales. Le dermatogène qui recouvre cette masse a deux cellules apicales.

Il résulte de ce qui précède que le massif libéro-ligneux des cladodes de la Série IV se partage antérieurement en deux cordons, l'un qui a la structure d'un faisceau bicentre à la base d'une branche simple souterraine et qui se rend en effet dans une branche simple souterraine, l'autre qui a la structure du massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches simples souterraines à la base de ce cladode et qui se rend en effet dans un cladode de deux branches simples souterraines.

Le plus généralement, comme on vient de le voir, la branche simple représente la portion libre de la branche simple souterraine d'ordre  $(n + 1)$  qui entrait dans la constitution du cladode, et le cladode de deux branches contient le prolongement des deux branches sœurs d'ordre  $(n + 2)$  encore fasciées. Cependant le contraire peut arriver; l'une des branches d'ordre  $(n + 2)$  devenant libre alors que la branche d'ordre  $(n + 1)$  reste fasciée avec l'autre branche d'ordre  $(n + 2)$ .

Selon que le vallonnement du sommet végétatif est plus ou moins accusé, on rencontre plus ou moins rapidement les régions procambiales et méristématiques, quand on s'avance de la partie moyenne d'un cladode de la série IV vers sa partie antérieure. On pourra donc trouver toutes les transitions possibles entre la structure du cône végétatif des cladodes de la Série III et ceux des cladodes de la Série IV, en considérant successivement des cônes végétatifs dont le vallonnement est de plus en plus accusé. Lorsqu'un cladode de la Série IV se termine par deux rameaux distincts, on voit donc :

1° Que l'un de ces rameaux est une branche simple et l'autre un cladode ;

2° Que le massif libéro-ligneux se partage en deux cordons, l'un qui a la structure du massif libéro-ligneux d'une branche simple, l'autre qui a la structure du massif libéro-ligneux d'un cladode à branches inégales.

24. — Si les branches fasciées sont très grêles, les masses ligneuses sont elles-mêmes très grêles, elles ne contiennent qu'un petit nombre d'éléments. C'est l'inverse qui a lieu lorsque les branches fasciées sont fortes. Si les branches fasciées sont inégalement fortes, aux plus faibles branches correspondent les plus faibles masses libéro-ligneuses. Le calibre inégal des branches fasciées trouble la régularité du massif libéro-ligneux du cladode.

Plus les branches fasciées sont déviées de leur position théorique, plus la structure du cladode considéré rappelle celle du cladode type de la Série III. Les inclinaisons limites des trois branches se produisent :

1° Quand les trois lames ligneuses des branches fasciées sont dirigées suivant les bissectrices des angles du triangle formé en joignant deux à deux les trois trachées initiales, et que ce triangle est équilatéral.

2° Quand ce triangle se réduit à une droite, parce que le troisième sommet vient se placer sur la droite qui joint les deux autres. De même qu'il y a une foule de dispositions intermédiaires entre ces deux dispositions extrêmes; de même, on trouvera une foule de structures intermédiaires entre la structure de notre cladode type [a] et celle de notre cladode type [b].

25. — Lorsque les branches constituantes d'un cladode des Séries III et IV sont très intimement coalescentes, la structure de son massif libéro-ligneux dans sa région moyenne est sensiblement la même que celle du massif libéro-ligneux de notre cladode type de la Série III, dans sa région postérieure.

Lorsque les branches constituantes d'un cladode des Séries III et IV sont peu coalescentes, la structure de son massif libéro-ligneux dans sa région moyenne rappelle celle du massif libéro-ligneux du cladode type de la Série IV à la partie inférieure de sa région de bifurcation. Plus la coalescence est faible, plus la structure du massif libéro-ligneux du cladode considéré, dans la région moyenne de ce cladode se rapprochera de la structure que présente le massif libéro-ligneux du cladode type de la Série IV aux niveaux les plus élevés de sa bifurcation. En d'autres termes, selon le degré plus ou moins grand de coalescence des branches constituantes d'un cladode de l'une des Séries III, IV, la structure de son massif libéro-ligneux dans sa région moyenne reproduit la structure du massifs libéro-ligneux du cladode type de la Série IV, aux divers niveaux de sa bifurcation. Plus la coalescence est faible, plus la structure correspond à celle d'un niveau élevé de la bifurcation. En d'autres termes encore, les sections transversales des régions moyennes des cladodes de trois branches simples à axes non dans un même plan et de moins en moins coalescentes, figurent la structure de la région de bifurcation du cladode type de la Série IV à ses divers niveaux depuis les plus inférieurs jusqu'aux plus élevés. De même que ci-dessus. J'ai pu résumer dans un tableau ces variations de structure des cladodes des Séries III et IV, à leurs divers niveaux, selon le degré de coalescence de leurs branches constituantes.

Fig. 156.

TABEAU II montrant la structure des diverses régions d'un cladode de trois branches simples souterraines satisfaisant aux conditions spécifiées en [b] et appartenant à la Série IV.

STRUCTURE DU CLADODE DANS SA	LORSQUE LA COALESCENCE DE SES BRANCHES CONSTITUANTES EST				
	TRÈS GRANDE.	MOYENNE.	FAIBLE.	TRÈS FAIBLE.	SUPERFICIELLE
Région postérieure.					
Région moyenne.					
Région antérieure au niveau 1.					
Région antérieure au niveau 2.					
Région antérieure au niveau 3.					
Région antérieure au niveau 4.					
Région antérieure au niveau 5.					

Chaque ligne horizontale de ce tableau contient les variations de structure des cladodes de la Série IV à un niveau déterminé selon le degré de coalescence de leurs branches constituantes. Chaque colonne verticale contient les variations de structure d'un cladode donné de la Série IV à ses divers niveaux depuis les plus inférieurs jusqu'aux plus élevés. En comparant comme on l'a fait ci-dessus une colonne

horizontale déterminée, la seconde par exemple, à une colonne verticale déterminée, la seconde, on voit : que les variations de structure que présentent les massifs libéro-ligneux de cladodes de la Série IV dont les branches sont de moins en moins coalescentes, dans la région moyenne de ces cladodes, sont identiquement celles que l'on observe dans toute l'étendue du massif libéro-ligneux du cladode type de la Série IV. On connaît ainsi la structure des cladodes satisfaisant aux conditions spécifiées en [b] dans toute leur étendue, quels que soient le degré de coalescence de leurs branches constituantes, et l'état de leur point de végétation.

26. — Il peut arriver (rarement cependant, car je n'en ai vu qu'un ou deux exemples) que le degré de coalescence des branches constituantes d'un cladode des Séries I, II, III, IV varie d'un point à l'autre de sa longueur. En chaque point de ce cladode, la structure est celle que j'ai décrite dans la région moyenne d'un cladode dont les branches constituantes ont le même degré de coalescence.

27. — Si l'un des centres de formation du cône végétatif d'un cladode de la Série III vient à s'éteindre alors que les deux autres continuent de croître, le cône végétatif éteint devient latéral par rapport à l'ensemble, et le cladode de trois branches se continue par un cladode de deux branches qui porte latéralement à sa base un point de végétation éteint. Si l'on poursuit le massif libéro-ligneux du cladode de trois branches de sa base jusque dans le cladode de deux branches qu'il porte antérieurement, on voit qu'à peu de distance de l'extrémité antérieure de ce cladode, il se détache de son massif libéro-ligneux un lobe grêle qui brusquement s'incline et pénètre dans l'axe du point de végétation latéral. Au-delà de ce point la structure du massif libéro-ligneux est celle d'un cladode de deux branches.

Si deux des centres de formation du cône végétatif d'un cladode de la Série III viennent à s'éteindre alors que le dernier continue de croître, ces deux centres éteints deviennent latéraux par rapport à l'ensemble, et le cône végétatif à un seul centre de formation produit une branche simple souterraine dans le prolongement du cladode initial. Si l'on examine la structure du massif libéro-ligneux dans toute l'étendue d'un tel rameau, on reconnaît que vers la région antérieure du cladode de

trois branches, il s'en détache latéralement soit un, soit deux lobes. Lorsqu'il ne se détache qu'un seul lobe, celui-ci a la structure du massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches très grêles. Ce lobe libéro-ligneux se termine dans l'axe d'un cône végétatif qui a deux cellules apicales hypertrophiées. Lorsqu'il se détache deux lobes libéro-ligneux, chacun de ces cordons a la structure d'un faisceau de branche simple très grêle, et se termine dans l'axe d'un cône végétatif latéral éteint. Le sommet de chacun de ces cônes ne présente qu'une seule cellule apicale hypertrophiée et éteinte. Le massif libéro-ligneux principal, celui qui se rend dans la branche simple présente au-delà de cette région la structure du faisceau d'une branche simple souterraine.

En résumé, dans le cas des cladodes de la Série III, lorsqu'un des centres de formation s'éteint, le cladode de trois branches se continue par un cladode de deux branches à la base duquel on trouve latéralement un centre de formation éteint qui correspond toujours à une branche simple. Si deux des centres de formation du cône végétatif d'un tel cladode s'éteignent, au cladode de trois branches fait suite une branche simple souterraine qui porte latéralement à sa base ou bien le cône végétatif atrophié d'un cladode de deux branches, ou bien deux cônes végétatifs atrophiés de branches simples.

La structure de la région antérieure du cladode de la Série III dont un ou deux centres de formation s'éteignent est toujours telle que nous venons de l'indiquer dans ses traits généraux, mais avec les modifications particulières que comportent le calibre des branches constituantes, leur degré de coalescence et la déviation initiale de ces branches.

28. — On connaît par ce qui précède, paragraphes 14, 16, 23 et 25, la structure de la région antérieure d'un cladode de trois branches dont une branche constituante devient libre ; d'autre part on connaît aussi paragraphe 5 la structure de la région antérieure d'un cladode de deux branches dont les branches constituantes se séparent. On connaît donc la structure de la région antérieure d'un cladode de trois branches dont les branches constituantes se séparent successivement. Plus la séparation des trois branches constituantes du cladode est rapide, plus la portion du rameau qui représente un cladode de deux branches sera courte. Dans chaque cas particulier, il y aura lieu de tenir compte des modifications spéciales que le degré de coalescence

des branches constituantes du cladode pourra introduire. — Cette indépendance respective des branches constituantes des cladodes de trois branches est plus rare dans les cladodes [a] que dans les cladodes [b].

29. — Connaissant complètement les cladodes de trois branches dans toute leur étendue, quelle que soit la série à laquelle ils appartiennent, on peut comparer entre elles la structure des régions moyennes de deux de ces cladodes. Je choisirai, pour éviter des complications inutiles, un cladode [a] et un cladode [b] dont les branches constituantes égales entre elles ont sensiblement le même calibre et sont moyennement coalescentes. Les sections transversales moyennes de ces deux cladodes sont telles que je les ai décrites paragraphes 10 et 19. La comparaison de ces deux sections permet de faire les remarques suivantes :

Le massif libéro-ligneux des cladodes [b] possède trois trachées initiales voisines de sa périphérie et de ces trois centres de développement partent trois lames ligneuses convergentes. De ces trois trachées initiales, une d'elles *d' est un peu postérieure aux deux autres*. Le massif libéro-ligneux des cladodes [a] n'a que deux trachées initiales d'où partent deux lames convergentes diamétralement opposées. En somme, *tandis que le massif libéro-ligneux d'un cladode de trois branches dont les axes de figure sont dans le même plan conserve sensiblement la même structure que le massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches simples non déviées, le massif libéro-ligneux d'un cladode de trois branches dont les axes de figure ne sont pas dans le même plan présente à sa périphérie UN NOUVEAU CENTRE DE DIFFÉRENCIATION LIGNEUSE, DONT LA TRACHÉE INITIALE SE CARACTÉRISE UN PEU APRÈS LES DEUX PREMIÈRES*. Il suffit donc d'une déviation des branches constituantes d'un cladode de trois branches pour que son massif libéro-ligneux présente trois centres de développement périphériques, dont un est postérieur aux deux autres, et, par suite, trois lames ligneuses convergentes. Il est possible, d'ailleurs, de constater la présence de cette troisième lame ligneuse dans quelques cladodes [a], il suffit, en effet, de prendre un de ces cladodes dont les branches sont faiblement coalescentes (1). On sait que dans des

(1) Ou encore la région antérieure d'un cladode à branches moyennement coalescentes dont une branche constituante s'isole.

rameaux de cette nature, le massif libéro-ligneux du cladode présente, en effet, *trois groupes d'éléments ligneux, dont un médian sans trachée initiale qui apparaît entre les deux masses ligneuses cunéiformes extrêmes*, APRÈS QUE LES TRACHÉES INITIALES DE CES MASSES EXTRÊMES SE SONT CARACTÉRISÉES. On peut donc conclure :

1° Que quand un cladode de trois branches simples souterraines, satisfaisant aux conditions de parenté énoncées en B, a les axes de figure de ses branches constituantes dans le même plan, la structure de son massif libéro-ligneux reste celle du massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches sœurs, non déviées, toutes les fois que la coalescence des branches constituantes n'est pas très faible ;

2° Que quand la coalescence des branches constituantes du cladode ci-dessus est très faible ; la structure de son massif libéro-ligneux est caractérisée par l'apparition, entre les deux trachées initiales extrêmes du massif, et sur la droite qui les joint, d'une masse ligneuse moyenne sans trachée initiale, tant que le massif libéro-ligneux n'est pas profondément lobé ;

3° Que quand un cladode de trois branches simples souterraines satisfaisant aux conditions de parenté énoncées en B n'a pas les axes de figure de ses branches constituantes dans le même plan, la structure de son massif libéro-ligneux rappelle celle d'un faisceau tricentre irrégulier, UN CENTRE DE DÉVELOPPEMENT ÉTANT POSTÉRIEUR AUX DEUX AUTRES.

Ces conclusions sur la structure du massif libéro-ligneux des diverses catégories de cladodes de trois branches satisfaisant aux conditions de parenté énoncées en B sont précisément celles auxquelles conduit *a priori* l'application de la Règle des Anastomoses des faisceaux à UN CLADODE DE TROIS STIPES dont chaque stipe élémentaire n'a qu'un seul faisceau. Cette remarquable coïncidence confirme donc à la fois les conclusions que nous avons tirées de l'étude de la structure des branches simples souterraines et la Règle des Anastomoses.

En résumé, un commencement de bifurcation d'une des branches constituantes d'un cladode de deux branches sœurs donne naissance à un cladode de trois branches satisfaisant aux conditions de parenté énoncées en B, et détermine en même temps la formation d'un massif libéro-ligneux à trois lames ligneuses convergentes, quand les axes de figure ne sont pas dans le même plan, à trois lames ligneuses disposées en ligne droite, quand les axes de figure des branches constituantes sont

dans le même plan mais très écartées l'une de l'autre. Enfin, si les axes de figure des trois branches constituantes sont dans le même plan et suffisamment rapprochés, cette division de l'un des centres de formation du cladode de deux branches sœurs semble demeurer sans influence sur la structure du massif libéro-ligneux, tant qu'il n'y a pas mise en liberté de l'une des branches constituantes du cladode.

30. — La comparaison de la structure de la région moyenne des cladodes de trois branches [a] et [b] à la structure de la région moyenne des cladodes de deux branches conduit aux mêmes conclusions que ci-dessus. En effet, on sait que la structure d'un cladode [a] à branches moyennement caalescentes est très sensiblement la même que la structure de la région moyenne d'un cladode de deux branches. Cette nouvelle comparaison donne donc les mêmes résultats que celle qui précède. « La division de l'un des centres de formation du cône végétatif d'un cladode de deux branches se traduit intérieurement dans le massif libéro-ligneux, si l'on ne considère que des cladodes à branches peu coalescentes, PAR LA DIVISION DE L'UNE DES LAMES LIGNEUSES EXISTANTES, OU, CE QUI EST LA MÊME CHOSE, PAR L'APPARITION D'UNE NOUVELLE LAME LIGNEUSE DONT LA DIFFÉRENCIATION COMMENCE UN PEU APRÈS LA DIFFÉRENCIATION DE DEUX MASSES LIGNEUSES EXTRÊMES. »

Ces faits sont d'une importance capitale pour la THÉORIE GÉNÉRALE DES FAISCEAUX et plus particulièrement pour la compréhension des faisceaux que l'on appelle à l'exemple de M. A. de Bary : « FAISCEAUX CONCENTRIQUES. »

### C

*Structure d'un cladode dont les branches constituantes précèdent les unes des autres par bifurcations successives.*

[a]

STRUCTURE D'UN CLADODE DE QUATRE BRANCHES SATISFAISANT A LA CONDITION ÉNONCÉE EN C.

31. — Si les deux centres de formation du cône végétatif d'un cladode de deux branches simples sœurs et d'ordre  $(n + 1)$  commencent à se bifurquer simultanément, puis que le cône végétatif croisse en conservant sa nouvelle forme, au cladode de deux branches

d'ordre  $(n + 1)$  fera suite immédiatement un cladode de quatre branches d'ordre  $(n + 2)$ . Ces quatre branches ont, par rapport à la branche d'ordre  $(n)$  le même degré de parenté (1). J'ai étudié ces cladodes de quatre branches directement et avec les mêmes détails que les cladodes de trois branches satisfaisant aux conditions de parenté énoncées en B. Au cours de cette étude, j'ai retrouvé les mêmes faits principaux, pour éviter les longueurs et les répétitions, je résumerai comme il suit ces observations :

*α.* — Dans les cladodes de quatre branches de la Série V, dont les axes de figure des branches constituantes sont dans un même plan et fortement coalescentes, on voit :

1° Au centre du rameau un massif libéro-ligneux unique dont la structure et la différenciation sont identiques à ce qu'on a vu dans le massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches sœurs inégales ;

2° Autour du massif libéro-ligneux une gaine protectrice, puis, plus extérieurement, une couche épaisse de tissu fondamental primaire et superficiellement une assise épidermique villeuse. Ces tissus sont identiques à la gaine protectrice, au tissu fondamental et à l'épiderme décrits p. 295 ;

3° Tant que le cône végétatif est en pleine élévation, quatre petites cellules apicales en ligne droite au sommet du dermatogène.

*β.* — Dans les cladodes de quatre branches de la Série V dont les axes de figure des branches constituantes sont dans un même plan, mais faiblement coalescentes.

On voit :

1° Au centre, un massif libéro-ligneux unique. Les éléments ligneux y forment quatre groupes disposés en ligne droite. Fig. 157. Les deux groupes extrêmes sont cunéiformes avec fines trachées à leurs extrémités. Les deux groupes médians sont dépourvus de trachées initiales tant que le massif libéro-ligneux n'est pas profondément lobé. Pour ces deux masses ligneuses intérieures, la différenciation des éléments a progressé du centre de figure du massif vers les centres de développement extrêmes. Ces deux groupes ligneux médians se différencient

(1) L'ensemble de ces cladodes de quatre branches formera une cinquième série de cladodes que je désignerai par abréviation sous le nom de cladodes de la Série V.

l'un après l'autre et tous deux après que les trachées initiales extrêmes sont caractérisées ;

2° Autour de ce massif libéro-ligneux, une gaine protectrice, puis une assise de tissu fondamental primaire et une couche épidermique externe villeuse. Ces tissus sont identiques aux tissus de même nom décrits page 295 ;

3° Tant que le cône végétatif du cladode est en pleine élévation, quatre cellules apicales disposées en ligne droite au sommet du dermatogène. Fig, 158.

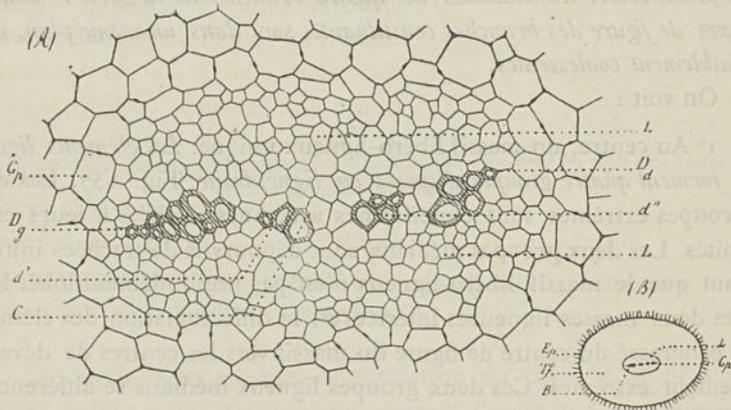
γ. Dans les cladodes de quatre branches de la Série V, dont les axes de figure des branches constituantes ne sont pas dans un même plan, on voit, si la coalescence des branches du cladode est moyenne :

1° Au centre, un massif libéro-ligneux unique dont la structure est celle d'un faisceau tétracentre irrégulier. Deux des quatre trachées initiales se sont différenciées un peu avant les deux autres. La différenciation des éléments des quatre lames ligneuses convergentes a marché pour chacune d'elles de son centre de développement vers le centre de figure du massif. Fig. 159 (1) ;

2° Autour du faisceau, une gaine protectrice, puis une zone épaisse de tissu fondamental primaire et une assise épidermique villeuse. Ces tissus sont identiques aux tissus de même nom décrits page 295 ;

3° Tant que le cône végétatif du cladode est en pleine élévation,

Fig. 157.



(1) Très ordinairement le centre de figure de ce massif libéro-ligneux est occupé par des fibres primitives à parois minces.

Fig. 157 (A). — Section transversale du massif libéro-ligneux d'un cladode de quatre branches dont les axes de figure sont dans un même plan.

D. Centres primitifs de différenciation ligneuse.

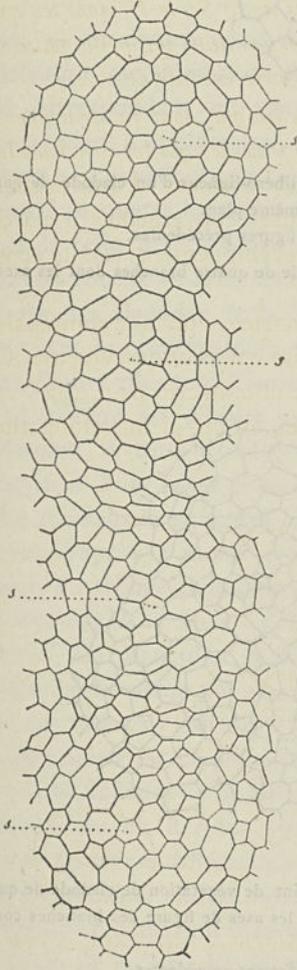
d', d''. Masses ligneuses moyennes.

(B). — Section transversale d'ensemble d'un cladode de quatre branches dont les axes de figure sont dans un même plan.

*quatre cellules apicales non disposées en ligne droite au sommet du dermatogène. Fig. 160.*

Fig. 158.

Fig. 158. — Ensemble du dermatogène d'un point de végétation de cladode de quatre branches souterraines dont les axes de figure sont dans le même plan.



On retrouve, en étudiant un grand nombre de cladodes de la cinquième série, les principales variations de structure que j'ai signalées pour les cladodes des séries précédentes, selon le degré de coalescence des branches constituant, selon la force de ces branches et leur déviation initiale.

Les trois types de structure décrits ci-dessus en  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  sont précisément ceux que l'on obtiendrait si dans la région moyenne et dans la région antérieure d'un cladode de trois branches des séries I et III, à branches moyennement ou peu coalescentes, la masse ligneuse qui correspond à la branche d'ordre  $(n + 1)$  avait subi les mêmes modifications que la masse ligneuse bifurquée qui correspond aux divisions de sa branche sœur.

Très ordinairement on ne passe des cladodes de deux branches d'ordre  $(n + 1)$  aux cladodes de quatre branches

Fig. 159.

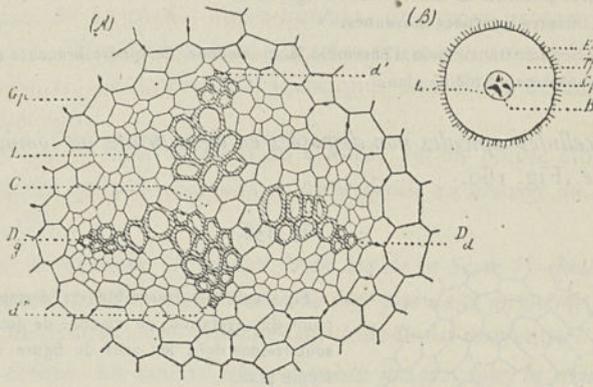


Fig. 159 (A). — Section transversale du massif libéro-ligneux d'un cladode de quatre branches dont les axes de figure ne sont pas dans le même plan.  
Les lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

(B). — Section transversale d'ensemble d'un cladode de quatre branches dont les axes de figure ne sont pas dans un même plan.

Fig. 160.

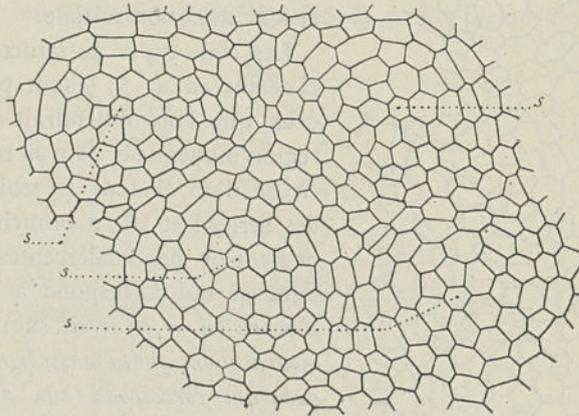


Fig. 160. — Ensemble du dermatogène d'un point de végétation de cladode de quatre branches simples souterraines de la série V et dont les axes de figure des branches constituantes ne sont pas dans le même plan.

Les lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

d'ordre  $(n + 2)$  qu'en traversant une région où le rameau a la valeur morphologique d'un cladode de trois branches dont on connaît la structure. Cela tient à ce que la bifurcation des deux centres de formation du cladode de deux branches sœurs d'ordre  $(n + 1)$  ne se fait pas toujours simultanément, de telle sorte que pendant un temps plus ou moins long, le cône végétatif à trois centres de formation a crû en conservant sa forme, produisant ainsi un cladode de trois branches entre le cladode de deux branches et le cladode de quatre branches.

32. — Si dans le cône végétatif d'un cladode de trois branches satisfaisant aux conditions énoncées en B, un des centres de formation correspondant au sommet de l'une de ses branches d'ordre  $(n + 2)$  vient à se bifurquer, puis que le cône végétatif croisse en conservant sa nouvelle forme, au cladode de trois branches, fait suite un cladode de quatre branches d'une valeur morphologique bien différente de celle des cladodes de la Série V. Je désignerai ces nouveaux cladodes sous le nom de cladodes de la Série VI. Les branches constituantes des cladodes de la Série VI n'ont pas le même degré de parenté avec la branche mère d'ordre  $(n)$  dont elles procèdent, en effet, deux d'entre elles sont d'ordre  $(n + 3)$ , la troisième est d'ordre  $(n + 2)$ , la quatrième est d'ordre  $(n + 1)$ . Ces quatre branches satisfont seulement à cette condition plus générale *d'être les bifurcations successives d'une même branche initiale d'ordre  $n$ .*

En étudiant la structure des cladodes de la série VI avec le même soin et d'après la même méthode que les cladodes des séries précédentes, j'ai trouvé qu'*aux rapports près des masses ligneuses, la structure des cladodes de la Série VI ÉTAIT IDENTIQUE à celle des cladodes de la Série V.* En particulier, la structure des régions moyennes était identiquement la même pour les uns et pour les autres, et la différenciation des tissus s'y fait de la même manière. Il est cependant possible de distinguer les cladodes de la Série V des cladodes de la Série VI. Dans les cladodes de la Série V chacune des deux masses ligneuses différenciées en dernier lieu se réunit inférieurement à l'une des masses ligneuses différenciées tout d'abord, ce qui revient à dire que *chacune des deux masses ligneuses du cladode de deux branches s'est bifurquée* en pénétrant dans le cladode de quatre branches. Dans les cladodes de la Série VI, *les deux masses ligneuses différenciées en der-*

nier lieu se réunissent inférieurement à la même masse ligneuse primitive. Deux cas d'ailleurs peuvent alors se présenter, ou bien les deux masses ligneuses différenciées en dernier lieu se réunissent directement à la masse ligneuse primitive (*Cladodes de la Série VI'*), ou bien les deux masses ligneuses différenciées en dernier lieu se réunissent l'une à l'autre avant que leur ensemble se réunisse à la masse ligneuse primitive (*Cladodes de la Série VI''*). Cela revient à dire : dans le premier cas, qu'une masse ligneuse primitive du cladode de deux branches s'est bifurquée deux fois du même côté, et dans le second cas : qu'une masse ligneuse primitive du cladode de deux branches se bifurque une première fois, puis la branche intérieure produite se bifurque à son tour. Cette différence des cladodes des Séries VI' et VI'' répond à ce fait que c'est tantôt le centre de formation du cône végétatif correspondant à la plus externe des branches d'ordre  $(n+2)$  qui s'est bifurqué (*Cladodes de la Série VI'*), et tantôt au contraire c'est le centre de formation du cône végétatif correspondant à la plus interne des branches d'ordre  $(n+2)$  qui a eu le même sort (*Cladodes de la Série VI''*). Cette distinction des cladodes de la Série VI en deux groupes est surtout importante pour l'intelligence de la structure de la région inférieure de ces cladodes (1).

33. — De l'identité des structures des régions moyennes et antérieures des cladodes des Séries V et VI, c'est-à-dire de *tous les cladodes de quatre branches NÉES LES UNES DES AUTRES PAR BIFURCATIONS SUCCESSIVES* (2), on peut conclure que la bifurcation d'un des centres de formation du cône végétatif d'un cladode de trois branches donne toujours le même résultat savoir : un cladode de quatre branches ayant la structure indiquée pages 356 et 357. Les variantes que l'on peut rencontrer dans les rapports des masses ligneuses, les dernières différenciées répondent aux diverses valeurs morphologiques de ces cladodes de quatre branches.

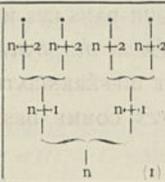
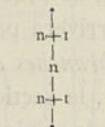
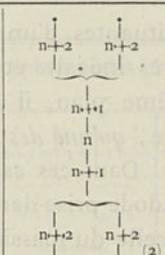
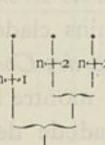
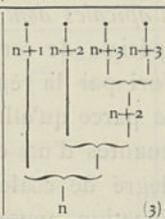
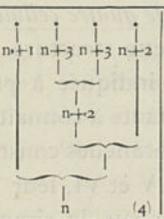
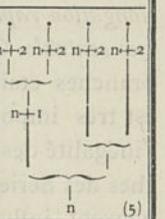
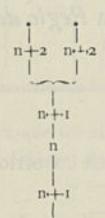
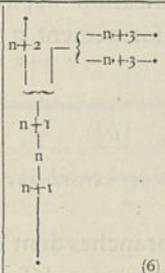
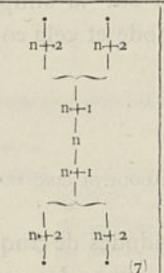
En comparant cette structure à celle de la région moyenne d'un cladode de trois branches satisfaisant aux conditions de parenté énoncées en B, on est conduit à répéter cette conclusion : « *La division de l'un des centres de formation du cône végétatif d'un cladode de trois branches des Séries I, II, III, IV, se traduit intérieurement dans le mas-*

(1) Voir cette Note à la page 362.

(2) Peu importe d'ailleurs l'ordre de succession des bifurcations.

(1) J'ai résumé dans le tableau ci-joint l'origine des cladodes des Séries V et VI.

TABLEAU III montrant l'origine de tous les cladodes des Séries V et VI. — Ce tableau figure en même temps les rapports des masses ligneuses de ces cladodes.

Le cladode initial possède	deux branches.	Les cladodes de quatre branches qui peuvent en dériver rentrent dans les schémas suivants :		
Les axes de figures des branches constituant du cladode initial sont dans un même plan avec l'axe de la branche mère d'ordre $n$ .				
Les axes de figures des branches constituant du cladode initial ne sont pas dans un même plan avec l'axe de la branche mère d'ordre $n$ .				
Le cladode initial possède	trois branches.	Les cladodes de quatre branches qui peuvent en dériver rentrent dans les schémas suivants :		
Les axes de figures des branches constituant de ce cladode sont dans un même plan. (Cladodes de la série I).				
Les axes de figures des branches constituant de ce cladode ne sont pas dans un même plan. (Cladodes de la série III).				

- (1) Ces cladodes sont les cladodes types de la série V.
- (2) Ces cladodes sont des cladodes de la série V dont les branches sont déviées dès l'origine.
- (3) Ces cladodes sont les cladodes types de la série VI.
- (4) Ces cladodes sont les cladodes types de la série VI.
- (5) Ces cladodes ne diffèrent des cladodes de la série V que parce qu'une des branches d'ordre  $(n+1)$  du cladode initial s'est bifurquée avant l'autre.
- (6) Ces cladodes appartiennent à la série VI, les branches constituant ont subi une déviation originelle.
- (7) Ces cladodes ne diffèrent des cladodes de la note (2) que par une division hâtive d'une des branches d'ordre  $(n+1)$  du cladode initial.

*sif libéro-ligneux, si l'on ne considère que des branches peu coalescentes par la division de l'une des lames ligneuses existantes, OU CE QUI EST LA MÊME CHOSE, par l'apparition d'une nouvelle lame ligneuse dont la différenciation commence un peu après celle des deux premières trachées initiales. Ceci revient à dire : QUE DANS LES MASSIFS LIBÉRO-LIGNEUX DES CLADODES DES SÉRIES V ET VI : Deux des trachées initiales sont primitives, LES DEUX AUTRES CENTRES DE DIFFÉRENCIATION LIGNEUSE SONT POSTÉRIEURS et peuvent être considérés COMME DES CENTRES SECONDAIRES DE DIFFÉRENCIATION.*

34. — Si les branches constituanes d'un cladode de quatre branches des Séries V et VI sont très inégales et si de plus leurs axes de figure ne sont pas dans un même plan, il arrivera parfois, dans les cas de très grande coalescence, *qu'une des branches du cladode sera tout à fait intérieure au système.* Dans ces cas, la section transversale du massif libéro-ligneux du cladode prise dans la région moyenne de ce cladode ne différera pas de celle du massif libéro-ligneux d'un cladode de la Série III. Le cône végétatif indiquera seul la nature morphologique du cladode, il présentera *pendant toute la durée de son élongation rapide quatre cellules apicales dont trois seront extérieures et une centrale.* Cette structure spéciale de certains cladodes de quatre branches était indiquée a priori par la règle *des Coalescences.* Elle est très importante à connaître parce qu'elle montre bien comment l'inégalité des branches constituanes d'un cladode de quatre branches des Séries V et VI, leur degré de coalescence et leur déviation peuvent influencer sur la simplification apparente du massif libéro-ligneux du cladode et cela conformément à la *Règle des Anastomoses des Faisceaux.*

[b]

STRUCTURE D'UN CLADODE DE CINQ BRANCHES SATISFAISANT AUX CONDITIONS ÉNONCÉES EN C.

35. — Les cladodes de cinq branches dont les branches constituanes sont nées les unes des autres par bifurcations successives ont comme origine, soit la bifurcation de l'un des centres de formation du cône végétatif d'un cladode de quatre branches des Séries V et VI, soit la bifurcation simultanée de deux des centres de formation du cône végétatif d'un cladode de trois branches des Séries I et III.

Les cônes végétatifs des cladodes dont un ou deux centres de formation se sont ainsi divisés croissent en conservant leur nouvelle forme et produisent les cladodes de cinq branches. J'ai résumé dans les tableaux ci-joints. Tableaux IV et V. Les rapports des cladodes de cinq branches nées les unes des autres par bifurcations répétées d'une même branche mère d'ordre  $n$ .

TABLEAU V montrant l'origine de tous les cladodes de cinq branches qui peuvent naître directement des cladodes des Séries I et III. — Ce tableau figure en même temps les rapports des masses ligneuses de ces cladodes.

Le cladode initial possède	Trois branches constituantes.	Les cladodes de cinq branches qui peuvent en dériver rentrent tous dans les schémas suivants.			
<p>Les axes de figure des branches constituantes du cladode initial sont dans le même plan. (Cladodes de la Série I).</p>					
<p>Les axes de figure des branches constituantes du cladode initial ne sont pas dans le même plan. (Cladodes de la Série II).</p>					

- (1) On remarquera que les cladodes de cinq branches de
- |                         |   |   |
|-------------------------|---|---|
| 1 <sup>re</sup> espèce  | ne diffèrent des cladodes de cinq branches de | 4 <sup>me</sup> et de 17 <sup>me</sup> espèce     |
| 2 <sup>me</sup> espèce  | —   | de 8 <sup>me</sup> et de 16 <sup>me</sup> espèce  |
| 3 <sup>me</sup> espèce  | —   | de 12 <sup>me</sup> et de 18 <sup>me</sup> espèce |
| 5 <sup>me</sup> espèce  | —   | de 9 <sup>me</sup> et de 15 <sup>me</sup> espèce  |
| 13 <sup>me</sup> espèce | —   | de 19 <sup>me</sup> espèce                        |

que par l'état du cladode initial qui les produit ou, ce qui est la même chose, par une division plus ou moins hâtive de leurs sommets et par suite de leurs masses ligneuses homologues. Ce n'est que par une étude très complète de ces cladodes qu'on peut définir rigoureusement l'espèce à laquelle ils appartiennent. Cette étude détaillée n'est d'ailleurs pas nécessaire comme on va le montrer pour vérifier les conclusions auxquelles je suis conduit.

Les 19 catégories distinctes de cladodes de cinq branches, satisfaisant aux conditions spécifiées en C, que l'on peut obtenir par dérivation des cladodes des Séries I, III, V, VI, se laissent ramener à trois types que l'on peut caractériser comme il suit :

*Premier type (Cladodes de la Série VII).* Ces cladodes sont caractérisés par ces deux faits : 1<sup>o</sup> que les axes de figure de leurs branches constituantes sont dans un même plan; 2<sup>o</sup> que le centre de formation du cladode initial qui s'est bifurqué pour leur donner naissance est extérieur. A cette Série VII appartiennent les cladodes de cinq branches de 1<sup>re</sup>, 4<sup>me</sup>, 7<sup>me</sup>, 8<sup>me</sup>, 9<sup>me</sup> espèce (1).

*Deuxième type (Cladodes de la Série VIII).* Ces cladodes sont caractérisés par ces deux faits : 1<sup>o</sup> que les axes de figure de leurs branches constituantes sont dans un même plan; 2<sup>o</sup> que le centre de formation du cladode initial qui s'est bifurqué pour leur donner naissance est intérieur. A cette série VIII appartiennent les cladodes de cinq branches de 2<sup>me</sup>, 5<sup>me</sup>, 6<sup>me</sup>, 10<sup>me</sup>, 11<sup>me</sup> espèce (2).

*Troisième type (Cladodes de la Série IX).* Ces cladodes sont caractérisés par ce fait que les axes de figure de leurs branches constituantes ne sont pas dans un même plan. A cette série IX appartiennent les cladodes de 3<sup>me</sup>, 12<sup>me</sup>, 13<sup>me</sup>, 14<sup>me</sup> espèce (3).

Les cladodes des Séries VII et VIII ou *Cladodes plats* sont rares chez le *Ps. triquetrum*. Les cladodes de la Série IX ou *Cladodes circulaires* sont au contraire beaucoup plus fréquents dans cette espèce. C'est l'inverse qui a lieu chez le *Ps. complanatum* et chez le *Ps. flaccidum*.

(1) Certains cladodes de cinq branches dérivant directement d'un cladode initial de trois branches ne diffèrent des cladodes de la Série VII que parce que leurs deux centres de formation extérieurs se bifurquent simultanément. Il est facile de passer des cladodes de la Série VII à ces cladodes spéciaux (cladodes de cinq branches de 17<sup>me</sup> espèce) en répétant pour deux centres ce qui sera dit pour le centre extérieur des cladodes de la Série VII.

(2) Certains cladodes de cinq branches dérivant directement d'un cladode initial de trois branches diffèrent des cladodes des Séries VII et VIII parce qu'un de leurs centres de formation extérieurs et leur centre de formation intérieur se bifurquent simultanément. Il est facile de passer des cladodes des Séries VII et VIII à ces cladodes spéciaux (cladodes de cinq branches de 15<sup>me</sup> et de 16<sup>me</sup> espèce) en répétant pour le centre extérieur ce qui sera dit pour le centre extérieur des cladodes de la Série VII. Et en répétant pour le centre intérieur ce qui sera dit pour le centre intérieur des cladodes de la Série VIII.

(3) Certains cladodes de cinq branches dérivant directement d'un cladode initial de trois branches diffèrent des cladodes de la Série IX, parce que deux de leurs centres de formation se bifurquent simultanément. Il est facile de passer des cladodes de la série IX à ces cladodes spéciaux (cladodes de cinq branches de 18<sup>me</sup> et de 19<sup>me</sup> espèce) en répétant pour chaque centre ce qui est dit au sujet de la bifurcation du centre du cladode initial des cladodes de la Série IX.

J'ai étudié chacune des Séries de cladodes VII, VIII, IX avec le même soin que les cladodes des Séries I et III. Je ne crois plus nécessaire de donner une exposition détaillée de ces recherches. Je donnerai de suite les résultats auxquels elles conduisent.

A. *Dans les cladodes de cinq branches dont les axes de figure des branches constituantes sont dans un même plan et fortement coalescentes on voit :*

1° Au centre un massif libéro-ligneux unique central, dont la structure et le mode de différenciation ne diffèrent pas sensiblement de la structure et du mode de différenciation du massif libéro-ligneux d'un cladode de deux branches sœurs inégales.

2° Autour du massif libéro-ligneux, une gaine protectrice, puis une épaisse assise de tissu fondamental primaire et superficiellement une assise épidermique villeuse. Ces tissus sont identiques aux tissus de même nom décrits page 295.

3° Tant que le cône végétatif de ces cladodes est en pleine élongation son dermatogène présente cinq cellules apicales disposées en ligne droite.

B. *Dans les cladodes de cinq branches dont les axes de figure des branches constituantes sont dans un même plan mais faiblement coalescentes on voit :*

1° Un massif libéro-ligneux unique central dans lequel on reconnaît cinq masses ligneuses disposées en ligne droite. Les deux masses extrêmes cunéiformes avec trachées initiales à leurs extrémités, les moyennes sont dépourvues de trachées initiales tant que le massif libéro-ligneux n'est pas profondément lobé. Les lames ligneuses extérieures se sont différenciées de leur centre de développement vers le centre de figure du cladode. Les lames ligneuses intérieures se différencient de leur premier élément vers l'un des centres de développement extrêmes. *Ces masses ligneuses intérieures se sont caractérisées successivement après les trachées initiales extrêmes.*

2° Les tissus qui enveloppent ce massif libéro-ligneux sont les mêmes que dans les cladodes ci-dessus.

3° Tant que le cône végétatif de ces cladodes est en pleine élongation son dermatogène présente cinq cellules apicales disposées en ligne droite.

C. Dans les cladodes de cinq branches dont les axes de figure des branches constituanes ne sont pas dans le même plan, lorsque la coalescence est moyenne on voit :

1<sup>o</sup> Un massif libéro-ligneux unique central dont la structure rappelle beaucoup celle d'un faisceau pentacentre irrégulier. Deux des centres de différenciation sont caractérisés avant tous les autres. Les trois derniers centres de différenciation se caractérisent PLUS TARD et SUCCESSIVEMENT. La différenciation des éléments progresse pour chacun des cinq centres de leur centre de développement vers le centre de figure du massif (Fig. 161 A).

Fig. 161.

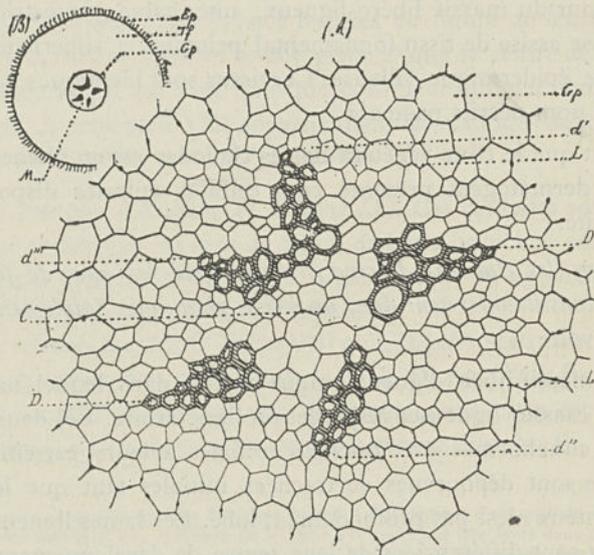


Fig. 161 (A). — Section transversale d'ensemble du massif libéro-ligneux d'un cladode de cinq branches dont les axes ne sont pas dans un même plan.

Les lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

d'. Premier centre secondaire de différenciation ligneuse.

d''. Deuxième centre secondaire de différenciation ligneuse.

d'''. Troisième centre secondaire de différenciation ligneuse.

(B). — Section transversale d'ensemble d'un cladode de cinq branches simples souterraines dont les axes de figure ne sont pas dans le même plan.

2<sup>o</sup> Les tissus qui enveloppent le massif libéro-ligneux sont les mêmes que ci-dessus.

3° Tant que la période d'élongation rapide du cladode n'est pas achevée, le dermatogène de son cône végétatif présente cinq cellules apicales non disposées en ligne droite.

Les rapports des masses ligneuses dans la partie postérieure des cladodes de cinq branches dont les branches constituantes sont faiblement coalescentes permettent de déterminer la valeur morphologique de ces cladodes. Dans les cladodes de cinq branches, dont les branches très fortement coalescentes ont leurs axes de figure dans le même plan, il est presque impossible, sauf par une étude suivie et directe du développement, et aussi dans le cas très exceptionnel où les cinq branches constituantes deviennent toutes libres, de reconnaître à quelle catégorie de cladode on a affaire. Ceci est d'ailleurs sans importance puisqu'on sait par ce qui précède que tous ces cladodes quelle qu'en soit l'origine et la valeur morphologique ont la même structure.

36. — De l'identité de structure des régions moyennes des diverses espèces de cladodes de cinq branches dans chacune des Séries VII, VIII, IX, on peut conclure que la bifurcation de l'un des centres de formation du cône végétatif d'un cladode de quatre branches donne toujours le même résultat savoir : un cladode de cinq branches ayant l'une des structures indiquées pages 356 et 357. Les variantes que l'on peut rencontrer dans les rapports des masses ligneuses différenciées en dernier lieu à la base des cladodes répondent à la valeur morphologique différente des diverses espèces de cladodes de cinq branches.

L'étude de la structure des cladodes de cinq branches conduit donc à la même conclusion que l'étude des cladodes de quatre branches, savoir : « *que la division d'un des centres de formation du cône végétatif d'un cladode de quatre branches dû à la bifurcation répétée d'une branche mère d'ordre (n) se traduit intérieurement si l'on ne considère que des cladodes à branches peu coalescentes, par la division de l'une des masses ligneuses existantes* OU CE QUI EST LA MÊME CHOSE ICI PAR L'APPARITION D'UN NOUVEAU CENTRE DE DIFFÉRENCIATION, ET PAR SUITE D'UNE NOUVELLE LAME LIGNEUSE *qui se différencie un peu après la différenciation des deux premières trachées initiales.* (1).

(1) Dans les cladodes de cinq branches de 15<sup>me</sup>, 16<sup>me</sup>, 17<sup>me</sup>, 18<sup>me</sup>, 19<sup>me</sup> espèce à branches faiblement coalescentes, on voit apparaître deux nouveaux centres secondaires de différenciation au lieu d'un seul, cela tient à ce que l'on passe directement d'un cladode initial de trois branches à un cladode de cinq branches.

37. — Si les branches constituantes d'un cladode de cinq branches nées les unes des autres par bifurcations successives d'une même branche initiale sont très inégales, et si de plus leurs axes de figure ne sont pas dans le même plan, il arrivera parfois, dans les cas de très grande coalescence, qu'une ou plusieurs branches constituantes du cladode seront tout à fait intérieures au système fascié. Dans ces cas, la section transversale du massif libéro-ligneux prise dans la région moyenne de ce cladode aura une structure réduite rappelant la structure d'un cladode de trois branches de la Série III (1), ou la structure d'un cladode de quatre branches des Séries V et VI (2). On ne pourra reconnaître le cladode étudié comme cladode de cinq branches que par l'examen direct de son cône végétatif. Tant que ce cône végétatif est en pleine élongation son dermatogène présente cinq cellules apicales. — Cette simplification apparente de la structure des régions moyennes de rameaux ayant morphologiquement la même valeur est l'une des principales causes des INSUCCÈS RÉPÉTÉS des *Études dont les Psilotum ont été l'objet*. Ces variations possibles de la structure de rameaux ayant la même valeur morphologique selon l'intensité de leur fasciation et leur mode de fasciation, n'infirme d'ailleurs aucune de nos conclusions antérieures, elles indiquent que là encore notre Règle des *Anastomoses des Faisceaux* s'applique exactement. Cet ordre de difficultés une fois signalé, il est toujours facile de les éviter.

[c]

STRUCTURE D'UN CLADODE DE  $n$  BRANCHES SATISFAISANT AUX CONDITIONS SPÉCIFIÉES EN C.

38. — En étudiant les cladodes de six, de sept... de  $n$  branches souterraines simples dus à la coalescence de branches nées les unes des autres par bifurcations répétées d'UNE MÊME BRANCHE INITIALE d'ordre  $p$ , comme j'ai étudié les cladodes de cinq branches ci-dessus, j'ai trouvé les mêmes résultats à cela près qu'il fallait changer 5 en 6, 6 en 7, et généralement  $(n-1)$  en  $n$ . Je n'entrerai pas dans le détail de ces observations. Je donne de suite les résultats généraux qui résument ces études.

(1) Si deux des branches sont intérieures au système fascié.

(2) Si une seule des branches constituantes est intérieure au système fascié.

A. *Lorsque les branches constituant d'un cladode de  $n$  branches nées les unes des autres par bifurcations répétées d'une même branche initiale ont leurs axes de figure dans un même plan et sont fortement coalescentes (Cladodes de la Série X), toute section transversale de la région moyenne du cladode présente :*

1° Au centre, *un seul massif libéro-ligneux à deux masses ligneuses cunéiformes diamétralement opposées.* Ces deux masses ligneuses sont ordinairement inégales. De fines trachées initiales marquent la pointe de chaque masse ligneuse.

2° Autour du faisceau, une enveloppe constituée par une gaine protectrice, une zone épaisse de tissu fondamental primaire et une assise superficielle d'épiderme villosité.

*Cette structure est identique à la structure de la région moyenne d'un cladode de deux branches sœurs très inégales.*

3° Tant que le cône végétatif du cladode de  $n$  branches est en pleine élongation, son dermatogène présente  $n$  cellules apicales disposées en ligne droite. Ces cellules apicales sont très rapprochées les unes des autres.

B. *Lorsque les branches constituant d'un cladode de  $n$  branches, ayant la même origine que ci-dessus, ont leurs axes de figure dans un même plan et sont faiblement coalescentes (Cladodes de la Série XI), toute section transversale de leur région moyenne montre :*

1° Au centre un massif libéro-ligneux unique. Ce massif possède *deux masses ligneuses cunéiformes extrêmes opposées* avec trachées initiales très fines à leurs pointes externes, *et entre ces deux coins ligneux, d'autres masses de bois qui se sont différenciées après les deux trachées initiales.* Ces masses de bois différenciées plus tard que les trachées initiales sont sur la droite qui joint ces trachées. Elles ne présentent pas elles-mêmes de trachées, tant que l'ensemble du massif libéro-ligneux n'est pas profondément lobé. Les masses ligneuses extrêmes se différencient de leur centre de développement vers le centre de figure du massif. *Les masses ligneuses intermédiaires se différencient de leur premier élément vers l'un des centres de développement extrêmes.*

2° Les tissus qui enveloppent le massif libéro-ligneux sont identiques à ce que nous avons vu ci-dessus.

3° Tant que le cône végétatif de ces cladodes est en pleine élonga-

tion, son dermatogène présente  $n$  cellules apicales disposées en ligne droite, plus écartées les unes des autres que sur les cladodes de la Série X.

C. Lorsque les branches constituant d'un cladode de  $n$  branches, ayant la même origine que les cladodes de la Série X, n'ont pas leurs axes de figure dans un même plan et sont moyennement coalescentes (Cladodes de la Série XII), toute section transversale de leur région moyenne montre :

1° Un massif libéro-ligneux central qui a plus de deux centres de développement, généralement  $n$ , quand il y a  $n$  branches fasciées et que la coalescence n'est pas très grande ni les branches très inégales (1). Deux des centres de développement, les plus éloignés du centre de figure se différencient avant tous les autres. Ce sont les CENTRES PRIMITIFS D. Les autres centres de développement  $d$  ou CENTRES SECONDAIRES se différencient ultérieurement et successivement. Pour chaque masse ligneuse, la différenciation se fait du centre de développement vers le centre de figure de l'ensemble. Les masses ligneuses sont ordinairement inégales et inégalement distantes, d'où résulte pour le massif libéro-ligneux une irrégularité qui permet de le distinguer du premier coup d'œil d'un faisceau polycentre de racine. Dans les cladodes de la Série XII, où la coalescence des branches constituant n'est pas très accusée, le centre du massif libéro-ligneux est occupé par des fibres primitives à parois minces. Les cellules grillagées forment des îlots mal délimités entre les pointes des masses ligneuses.

2° Les tissus qui enveloppent ce massif libéro-ligneux sont identiques à ceux qui ont été décrits ci-dessus.

3° Tant que le cône végétatif de ces cladodes est en pleine élongation, son dermatogène présente  $n$  cellules apicales non disposées en ligne droite.

39. — Lorsque les branches constituant d'un cladode de  $n$  branches simples souterraines, nées les unes des autres par bifurcation répétée d'une même branche initiale, n'ont pas leurs axes de figure dans le même plan. Si les branches fasciées sont très inégales, très fortement coalescentes, et si certaines d'entre elles sont intérieures au système fascié, les masses ligneuses qui leur correspondent dans le

(1) Surtout s'il n'y a pas de branches intérieures au système fascié.

massif libéro-ligneux du rameau pourront ne pas être indiquées conformément à la Règle des *Anastomoses de Faisceaux*.

40. — Les résultats qui précèdent conduisent aux *Conclusions* ci-après :

Lorsqu'un cladode résulte de la fasciation de branches simples souterraines nées les unes des autres par bifurcations successives d'une même branche initiale. Quel que soit le nombre de ses branches constituantes, il y a lieu de distinguer plusieurs types de structure.

I. Si les branches constituantes du cladode ont leurs axes de figure dans le même plan et sont fortement coalescentes. Le centre du cladode est occupé par un massif libéro-ligneux. Le bois de ce massif forme deux masses ligneuses cunéiformes à trachées extérieures. Le liber entoure le bois, il est plus épais sur les flancs des lames ligneuses que vers leurs extrémités. Le cône végétatif actif de ces cladodes présente une couche dermatogène à plusieurs cellules apicales disposées en ligne droite peu distantes les unes des autres.

II. Si les branches constituantes du cladode tout en ayant leurs axes de figure dans le même plan sont peu coalescentes ; quel que soit le nombre de ces branches, le centre du cladode est occupé par un massif libéro-ligneux à contour plus ou moins ondulé. Le bois de ce massif forme une suite d'îlots disposés en ligne droite, les îlots extrêmes sont cunéiformes avec trachées initiales aux deux extrémités. Les îlots ligneux intérieurs sont dépourvus de trachées tant que le massif libéro-ligneux n'est pas profondément lobé. La différenciation de ces îlots ligneux intérieurs ne commence qu'après que les trachées initiales extrêmes se sont caractérisées. Le liber forme des îlots contigus aux îlots ligneux. Les îlots ligneux et les îlots libériens sont réunis par des fibres primitives. Une gaine protectrice commune enveloppe le tout. Le cône végétatif de ces cladodes est un peu aplati, son dermatogène présente toujours plusieurs cellules apicales espacées les unes des autres et disposées en ligne droite.

III. Si les branches constituantes du cladode n'ont pas leurs axes de figure dans le même plan, le centre du cladode est occupé par un massif libéro-ligneux sensiblement circulaire qui rappelle un faisceau polycentre irrégulier. Chacune des lames ligneuses du massif présente une trachée initiale à son bord externe, lorsque ce bord est voisin du contour du massif. De ces trachées initiales deux, ordinairement les plus

éloignées du centre de figure de l'organe, *se différencient avant toutes les autres*. CES DERNIÈRES SE DIFFÉRENCIENT APRÈS LES DEUX PREMIÈRES ET SUCCESSIVEMENT. Toutes les lames ligneuses convergent vers le centre de figure. Chacune de ces lames se différencie de sa trachée initiale vers le centre. Les cellules grillagées sont groupées en îlots entre les pointes externes des bandes ligneuses du massif. Il y a généralement un îlot de cellules grillagées entre deux bandes ligneuses voisines. *Le cône végétatif de ces cladodes présente plusieurs cellules apicales non en ligne droite*. — La structure du massif libéro-ligneux de ces cladodes est d'autant plus simple que la coalescence de leurs branches constituantes est plus accentuée.

Le revêtement du massif libéro-ligneux est toujours le même quel que soit le cladode. Ce revêtement comprend : 1° Une gaine protectrice. 2° Une zone épaisse de tissu fondamental primaire. 3° Une assise superficielle de cellules épidermiques villeuses.

Fig. 162.

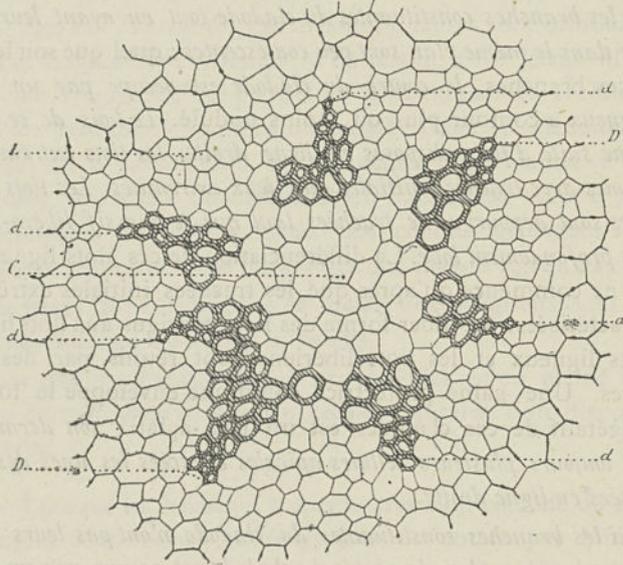


Fig. 162. — Section transversale du massif libéro-ligneux d'un très gros cladode de sept branches simples souterraines.

D. Centres primitifs de différenciation ligneuse.

d. Centres secondaires de différenciation ligneuse.

C. Centre de figure du massif occupé par de grandes fibres primitives à parois minces.

Fig. 163.

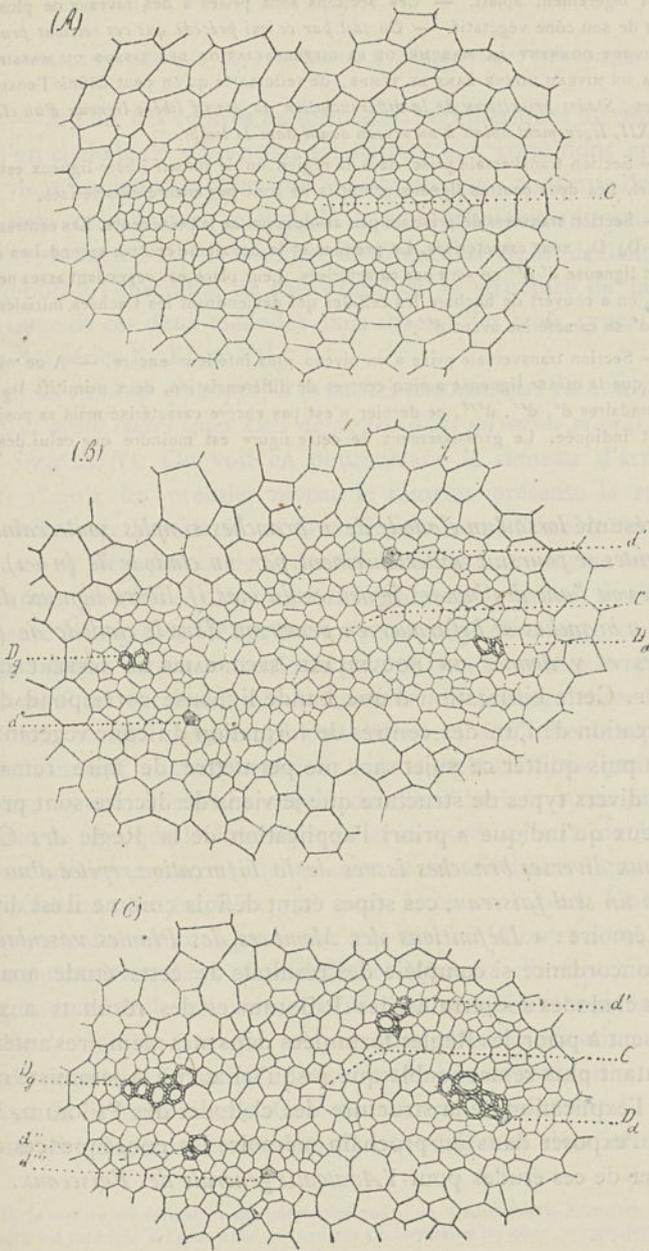


Fig. 163. — Sections transversales du massif libéro-ligneux d'un gros cladode de la Série XII légèrement aplati. — Ces sections sont prises à des niveaux de plus en plus inférieurs de son cône végétatif. — On sait par ce qui précède que ces sections pratiquées à divers niveaux DONNENT LA MARCHE DE LA DIFFÉRENCIATION DES TISSUS DU MASSIF LIBÉRO-LIGNEUX A UN NIVEAU DONNÉ DANS LE TEMPS, de telle sorte qu'on peut définir l'ensemble de ces figures, *Stades principaux de la différenciation du massif libéro-ligneux d'un cladode de la Série XII, légèrement aplati à un niveau donné dans le temps.*

(A). — Section transversale prise dans la région où le massif libéro-ligneux est à l'état procambial. Les deux centres ligneux primitifs ne sont pas encore caractérisés.

(B). — Section transversale prise un peu au-dessous de la précédente. Les centres ligneux primitifs  $D_d$   $D_g$  sont caractérisés. Le premier et le deuxième centres secondaires de différenciation ligneuse  $d'$   $d''$  ne sont pas caractérisés. Leur place est cependant assez nettement indiquée, on a couvert de hachure les cellules qui deviendront les trachées initiales de ces centres,  $d'$  se caractérise avant  $d''$ .

(C). — Section transversale prise à un niveau plus inférieur encore. — A ce niveau on reconnaît que la masse ligneuse a cinq centres de différenciation, deux primitifs  $D_g$   $D_d$ , et trois secondaires  $d'$ ,  $d''$ ,  $d'''$ , ce dernier n'est pas encore caractérisé mais sa position est nettement indiquée. Le grossissement de cette figure est moindre que celui des figures A et B.

En résumé lorsqu'un cladode de  $n$  branches simples souterraines peu coalescentes se poursuit antérieurement par un cladode de  $(n+1)$  branches, on voit l'une des bandes ligneuses du massif libéro-ligneux du cladode de  $n$  branches se bifurquer en pénétrant dans le cladode de  $(n+1)$  branches et y donner UN NOUVEL AXE SECONDAIRE DE DIFFÉRENCIATION LIGNEUSE. Cette bifurcation d'une bande ligneuse correspond donc à la bifurcation de l'un des centres de formation du cône végétatif.

Je ne puis quitter ce sujet sans me permettre de faire remarquer que les divers types de structure que je viens de décrire sont précisément ceux qu'indique a priori l'application de la Règle des Coalescences aux diverses branches issues de la bifurcation répétée d'un STIPE initial à un seul faisceau, ces stipes étant définis comme il est dit dans mon Mémoire: « Définitions des Membres des Plantes vasculaires. » Cette concordance si complète des résultats de cette étude anatomique des cladodes souterrains des Psilotum et des résultats auxquels conduisent a priori les Règles formulées dans mes mémoires antérieurs est d'autant plus remarquable que jusqu'ici aucun Anatomiste n'a pu donner l'explication de la structure des cladodes des Psilotum. Je me réserve d'exposer dans un prochain mémoire les conséquences qu'on doit tirer de ces études pour l'Anatomie générale des Faisceaux.

[d]

STRUCTURE DES CLADODES SOUTERRAINS A DÉVELOPPEMENT SYMÉTRIQUE.

41. — Si l'un des centres de formation périphériques du cône végétatif d'un cladode de  $n$  branches satisfaisant aux conditions spécifiées en C vient à s'éteindre alors que le reste du cône continue de croître en conservant sa forme, au cladode de  $n$  branches fait suite un cladode de  $(n-1)$  branches (1), et le centre de formation éteint devient latéral par rapport à l'ensemble. Je vais examiner la structure de la région de passage de ces deux cladodes dans chacun des trois types de cladodes des séries X, XI et XII.

*Dans un rameau développé, à branches constituantes fortement coalescentes, et ayant toutes leurs axes de figure dans un même plan (Cladodes de la Série XIII).* On voit en poursuivant le rameau d'arrière en avant: 1° qu'à un premier niveau le rameau présente la structure d'un cladode de la série X. 2° Que plus en avant l'une de ses bandes ligneuses se bifurque en deux parties inégales: une masse extérieure très petite, qui contient les trachées initiales de la bande, et une masse intérieure plus grosse. 3° Qu'à un niveau plus élevé encore, le petit groupe ligneux extérieur s'isole de plus en plus en même temps qu'un sillon profond s'indique sur le contour du faisceau entre les deux lobes de la bande ligneuse qui s'est divisée. 4° Qu'enfin la séparation du petit massif ligneux extérieur est complète. Cette petite lame ligneuse est entourée d'une couche de tissu libérien. A ce niveau on constate de plus que le lobe ligneux et le bord externe de la bande ligneuse qui est demeurée incluse dans le massif libéro-ligneux principal possèdent des trachées sur leurs faces en regard. Une section transversale d'ensemble, pratiquée à ce niveau, montre donc, vers le centre du rameau, deux masses libéro-ligneuses elliptiques inégales: une grande centrale qui a la structure du massif libéro-ligneux d'un cladode de la Série X et qui se poursuit sans modification dans le cladode de  $(n-1)$  branches; l'autre petite à la structure d'un faisceau bicentre de branche simple. Ce lobe s'écarte rapidement du premier puis se dirige perpendiculairement à la surface et vient se terminer

(1) Si le centre de formation du cône végétatif d'un cladode de  $n$  branches qui vient à s'éteindre est intérieur à l'ensemble des centres de formation du cône, en général le cône se bifurque. Je reviendrai plus loin sur ce fait.

dans l'axe d'un cône végétatif de branche simple atrophiée. Dans cette région la surface épidermique du rameau est lisse. On reconnaît toujours au centre de cette tâche lisse une cellule plus grande qui n'est autre chose que la cellule apicale du dermatogène de la branche simple atrophiée, rejetée latéralement par le développement prépondérant des parties voisines. Au delà de cette région le rameau reprend sa structure première *mais simplifiée*.

Si par un choix convenable d'échantillons on assiste à la formation de ces parties on voit : 1° Qu'à un premier stade du développement le cône végétatif s'élargit, l'un de ses centres de formation extérieurs s'isolant des autres et devenant latéral. 2° Qu'à un stade plus avancé un sillon sépare le centre de formation devenu latéral du reste du cône végétatif. 3° Que plus tard le centre de formation latéral s'éteint et devient latéral, le reste du cône végétatif continuant de croître en conservant sa forme. — Si l'on pratique dans chacun de ces échantillons une suite de coupes transversales successives d'ensemble dirigées d'arrière en avant jusqu'à l'extrémité du cône végétatif, on reconnaît au stade 1, que la masse méristématique se différencie en une enveloppe extérieure de tissu fondamental primaire et en un massif procambial central profondément lobé à l'une de ses extrémités. On voit qu'au stade 2 le méristème primitif se différencie en deux cordons procambiaux inégaux qui se rejoignent inférieurement en un seul massif. Le cordon grêle se rend dans l'axe du centre de formation isolé, le cordon procambial le plus volumineux se rend dans l'axe du cône principal. Aux stades ultérieurs on reconnaît que le cordon procambial grêle se différencie en un faisceau bicentre, tandis que le cordon procambial principal se différencie comme le massif libéro-ligneux d'un cladode de la série X.

*Dans un rameau développé à branches constituantes faiblement coalescentes, mais dont les axes de figure sont encore dans le même plan (Cladodes de la Série XIV).* On reconnaît, en étudiant le rameau d'arrière en avant : 1° Qu'à un premier niveau le cladode présente la structure de la région moyenne des cladodes de la série XI. 2° Qu'à un niveau plus élevé l'une des extrémités du massif libéro-ligneux du rameau se lobe profondément de manière à isoler une bande ligneuse extrême et le liber qui l'entoure. 3° Qu'à un niveau plus antérieur la bande ligneuse isolée et celle qui lui fait maintenant face dans le massif principal présentent de fines trachées sur leurs bords

en regard. Plus en avant encore le rameau possède deux massifs libéro-ligneux, l'un grêle qui a la structure d'un faisceau bicentre de branche simple, l'autre plus volumineux qui a la structure du massif libéro-ligneux d'un cladode de la série XI. Le faisceau bicentre s'incline rapidement vers la surface du rameau et se rend dans l'axe d'un cône végétatif atrophié. Le massif libéro-ligneux le plus volumineux se rend dans l'axe du cladode de  $(n-1)$  branches qui fait suite au cladode de  $n$  branches. La structure de la surface du rameau dans la région qui correspond au sommet de la branche atrophiée est celle que j'ai fait connaître page 305. Au delà de cette région le cladode reprend à très peu de chose près sa structure première.

Plus la coalescence des branches du cladode est faible plus est grande la distance à laquelle le faisceau bicentre qui se détache du massif libéro-ligneux devient distinct.

Le mode de développement de ces cladodes et la structure de leur région antérieure aux divers stades de leur développement rappellent à quelques variantes près (1), la description que j'ai donnée page 377.

*Dans un rameau développé à branches constituantes moyennement coalescentes et dont les axes de figure ne sont pas dans un même plan (cladodes de la Série XV), on voit en poursuivant le rameau d'arrière en avant :* 1° Qu'à un certain niveau le rameau présente la structure de la région moyenne d'un cladode de la Série XII. 2° Qu'à un niveau plus élevé une des bandes ligneuses convergentes s'éloigne sensiblement du centre de figure. 3° Qu'à un niveau plus antérieur cette bande ligneuse et le liber qui l'entoure s'isolent du reste du massif libéro-ligneux. 4° Qu'à un niveau plus antérieur encore, la bande ligneuse isolée possède des trachées initiales à ses deux extrémités. A ce niveau le rameau présente deux massifs libéro-ligneux, l'un grêle qui a la structure d'un faisceau bicentre, l'autre plus volumineux qui a la structure du massif libéro-ligneux d'un cladode de  $(n-1)$  branches de la Série XII. Le faisceau bicentre gagne rapidement la surface et se rend dans l'axe d'une branche simple atrophiée où il s'éteint. Le massif libéro-ligneux le plus volumineux se rend dans l'axe du cladode de  $(n-1)$  branches et sa structure diffère peu de celle qu'il a postérieurement. Il a une bande ligneuse de moins. (Fig. 164-167.)

(1) Ces variantes sont celles qui distinguent la différenciation des tissus dans les cladodes des Séries X et XI.

Fig. 164.

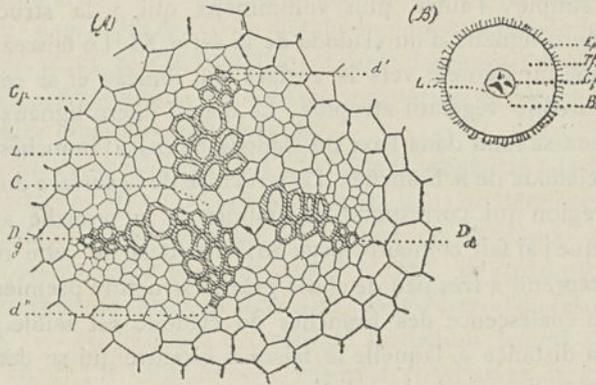


Fig. 164 (A). — Section transversale du massif libéro-ligneux d'un cladode de  $n$  branches de la Série XV au-dessous de la région d'émergence d'une de ses branches constitutives.  
 D. Centres primitifs de différenciation ligneuse du massif libéro-ligneux principal.  
 d. Centres secondaires de différenciation ligneuse du massif libéro-ligneux principal.  
 $\Delta$ . Centres de différenciation ligneuse du faisceau bicentre de la branche émergente.  
 $\gamma$ . Centre de figure du faisceau bicentre.  
 (B). — Section transversale d'ensemble du rameau au niveau de la figure 164 (A).

Fig. 165.

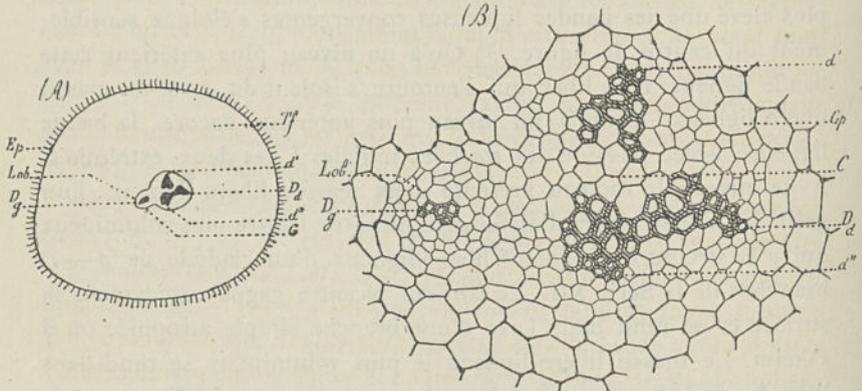


Fig. 165 (A). — Section transversale d'ensemble du même cladode à la base de la région d'émergence d'une de ses branches constitutives.  
 (B). — Section transversale d'ensemble de son massif libéro-ligneux au niveau de la figure 165 (A).

Fig. 166.

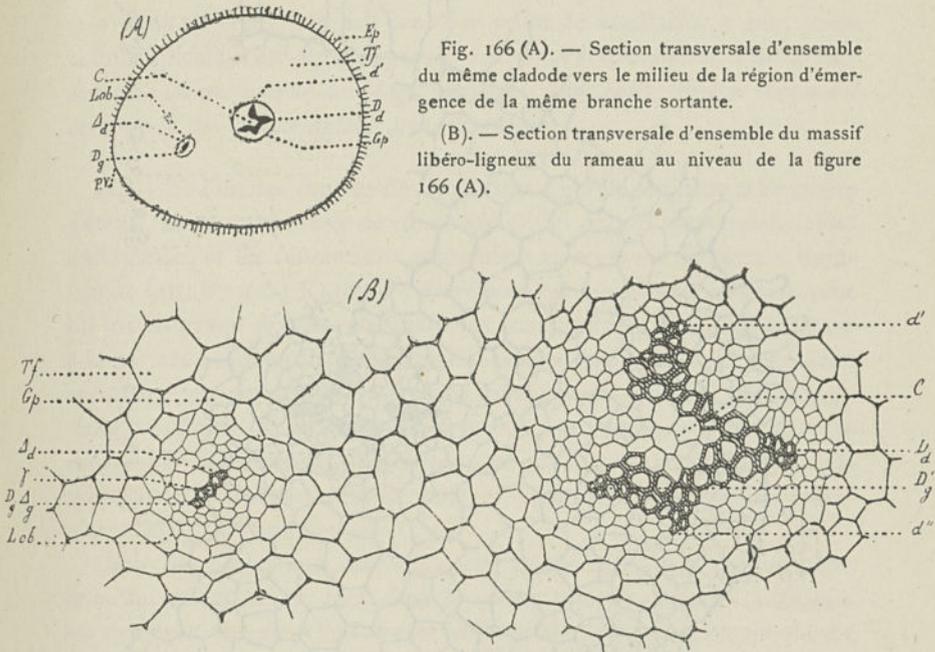


Fig. 166 (A). — Section transversale d'ensemble du même cladode vers le milieu de la région d'émergence de la même branche sortante.

(B). — Section transversale d'ensemble du massif libéro-ligneux du rameau au niveau de la figure 166 (A).

Plus la coalescence des branches constituant le cladode est faible plus la distance à laquelle le faisceau bicentre qui se détache du massif libéro-ligneux pour se rendre au point d'émergence de la branche atrophiée est grande.

Le mode de développement de ces régions, la structure de leurs divers niveaux aux diverses phases de leur développement, rappellent les faits que j'ai décrits page 347, et sur lesquels j'aurai occasion de revenir dans le chapitre suivant p. 414 et 425.

On peut conclure de ce qui précède que dans les régions d'un rameau ayant jusqu'à un certain niveau la valeur morphologique d'un cladode de  $n$  branches et au delà la valeur morphologique d'un cladode de  $(n-1)$  branches, on voit : 1° Que dans une première région le rameau présente l'un des trois types de structure des cladodes des séries X, XI XII. 2° Qu'au delà de cette région il présente la même structure un peu simplifiée. 3° Qu'entre les deux régions on constate selon le type auquel appartient le cladode : qu'il se détache du

Fig 167.

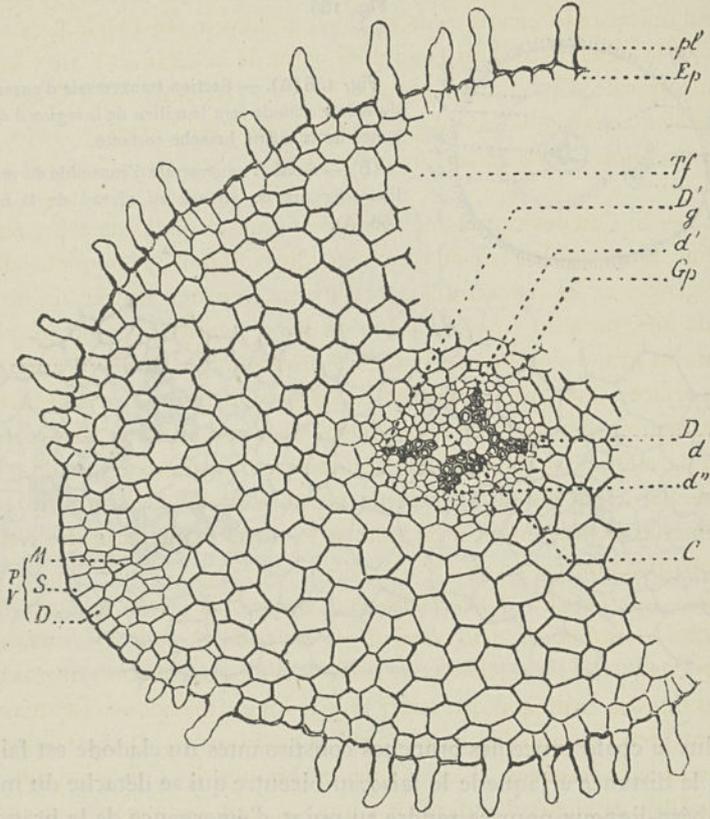


Fig. 167 (A). — Section transversale d'ensemble du même cladode au sommet de la région d'émergence de la même branche émergente.

P. V. Le cône végétatif éteint de la branche émergente. D', le centre de développement du massif libéro-ligneux central qui remplace le centre primitif D, lequel vient de sortir dans la branche émergente.

S. Cellule apicale du dermatogène.

D. Dermatogène.

M. Méristème primitif.

massif libéro-ligneux : soit un lobe qui enlève les trachées initiales de l'une des deux bandes ligneuses, Cladodes de la Série XIII, soit l'une des bandes ligneuses externes et le liber qui l'entoure, Cladodes de la Série XIV, soit un quelconque des groupes ligneux et le liber qui l'entoure, Cladodes de la Série XV. Dans chaque cas les lobes

libéro-ligneux détachés présentent, dès leur mise en liberté, la structure d'un faisceau bicentre, ils se rendent dans le voisinage de la surface, et là s'éteignent dans l'axe d'un point de végétation à une seule cellule apicale. *Ces régions apicales éteintes se reconnaissent à la surface des échantillons comme des plages convexes, sans poils, dont le centre est occupé par une cellule apicale hypertrophiée* (1).

42. — Si l'un des centres de formation d'un cladodes de  $n$  branches s'éteint, alors que le reste du cône végétatif croît puis se complète; si les émergences et les réparations successives se repètent un certain nombre de fois, on a un *Cladode à développement sympodique* dont un plus ou moins grand nombre de branches constituantes viennent émerger à la surface : sans ordre apparent, si les axes de figure de ces branches constituantes ne sont pas dans un même plan; en deux files marginales parallèles, si les axes des branches constituantes sont dans le même plan. D'après ce qui précède on connaît la structure de tels systèmes et je puis énoncer de suite sans autres explications les résultats auxquels on est conduit.

*Dans les cladodes à développement sympodique dont les axes des branches constituantes sont dans le même plan et dont la fasciation est fortement accusée (Cladodes de la Série XVI), on observe un massif libéro-ligneux principal qui court tout le long du cladode. Ce massif présente deux bandes ligneuses inégales cunéiformes diamétralement opposées avec trachées fines à leurs extrémités. Si l'on poursuit ce massif libéro-ligneux d'arrière en avant, on voit ce massif conserver sa structure pendant un certain temps, puis l'une de ses bandes ligneuses se divise radialement. Plus en avant le lobe ligneux extérieur et les éléments libériens qui l'entourent s'isolent. On constate alors des trachées sur le bord interne du lobe ligneux qui s'est isolé et sur le bord externe de la bande ligneuse demeurée incluse dans le massif principal. Plus en avant encore le massif principal reprend sa structure initiale. Le massif libéro-ligneux isolé à la structure d'un faisceau bicentre. Le faisceau bicentre s'incurve rapidement vers la surface et s'éteint bientôt dans l'axe d'un point de végétation de branche simple atrophiée. Le massif libéro-ligneux principal continue*

(1) Il n'est pas possible de confondre ces plages glabres avec de petits appendices atrophiés car les frondes de *Psilotum* dans leur plus grand développement sont dépourvues de faisceau, tandis que dans l'axe de toutes ces plages il y a un faisceau bicentre.

directement le massif libéro-ligneux du rameau initial. Un peu plus loin les mêmes faits se répètent tantôt à droite, tantôt à gauche sans qu'il y ait rien de régulier dans cette succession de branches latérales atrophiées. Tant qu'ils sont en pleine élongation, les cladodes à développement sympodique de ce type sont terminés antérieurement par un cône végétatif de cladode souterrain de la Série X, c'est-à-dire qu'on y reconnaît une lame dermatogène superficielle à plusieurs cellules apicales disposées en ligne droite et très rapprochées les unes des autres. Sous ce dermatogène on trouve une masse de méristème primitif avec plusieurs files de cellules axiales. Cette masse méristématique se poursuit par un seul cordon procambial qui se différencie à la manière d'un faisceau bicentre.

*Dans les cladodes à développement sympodique dont les axes de figure des branches constituantes sont dans le même plan et dont la coalescence est faible, (Cladodes de la Série XVII), le cladode est traversé par un massif libéro-ligneux principal qui présente plusieurs bandes ligneuses disposées en ligne droite, les deux bandes extrêmes cunéiformes avec trachées initiales externes, les internes sans trachées tant que le massif libéro-ligneux n'est pas profondément lobé. Les bandes ligneuses moyennes sont différenciées après les bandes ligneuses extrêmes. En poursuivant le massif libéro-ligneux d'arrière en avant on voit qu'une des bandes ligneuses extrêmes et le liber qui l'entoure s'isole du massif principal. Un peu plus haut le lobe isolé a la structure d'un faisceau bicentre, il présente des trachées sur les deux bords de sa bande ligneuse. A ce même niveau la bande ligneuse du massif principal qui est devenu externe présente des trachées sur son bord externe. Plus en avant le faisceau bicentre s'incurve vers la surface du rameau et vient s'éteindre dans l'axe d'une branche atrophiée. Extérieurement cette branche atrophiée se reconnaît aux caractères que j'ai indiqués ci-dessus. Le massif libéro-ligneux principal se poursuit directement. A ce niveau la structure du massif libéro-ligneux principal reproduit la structure du massif libéro-ligneux avant l'émergence du faisceau de la branche atrophiée, avec une bande ligneuse de moins, mais, bientôt après, l'une de ses bandes ligneuses restantes se bifurque, dès lors la structure du rameau se retrouve identique à ce qu'elle était précédemment. Les mêmes faits se répètent de distance en distance. Les sorties se faisant tantôt à droite tantôt à gauche sans aucun ordre. En parcourant le cladode d'arrière en*

avant on trouve que ce cladode présente dans une certaine région la structure d'un cladode de la série XI, puis vient une région dans laquelle sa structure est celle de la région d'émergence d'une des branches d'un cladode de la série XIV, puis le cladode reprend sa structure première et les mêmes faits se reproduisent dans le même ordre. Lorsque le cladode à développement sympodique est en pleine élongation la structure de sa partie antérieure est la même que celle des cônes végétatifs des cladodes à développement sympodique de la Série XVI, mais les centres de formation du cône sont plus écartés. La différenciation du massif procambial se fait ici *comme dans les cladodes de la série XI et non comme dans les cladodes de la série X*. Les cônes végétatifs atrophiés forment deux séries parallèles le long des flancs du rameau.

Fig. 168.

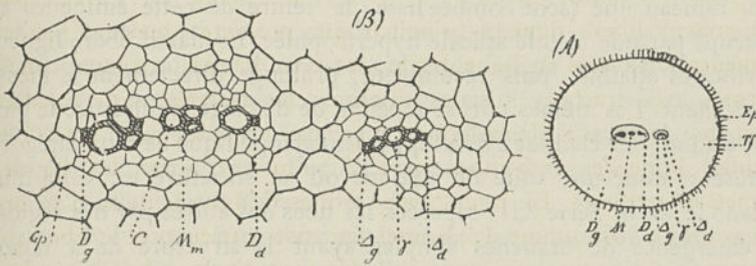


Fig. 168 (A). — Section transversale d'ensemble d'un cladode plat à développement sympodique de la série XVII. L'aplatissement de ces cladodes est très sensible extérieurement

(B). — Section transversale des massifs libéro-ligneux d'un cladode à développement sympodique de la série XVII dans une région d'émergence et d'épuisement de ce cladode. On a pris un cladode souterrain plat.

I. Faisceau bicentre d'une branche souterraine simple qui va émerger sur le flanc droit du cladode.

Δ. Centre de développement du bois du faisceau.

γ. Centre de figure du faisceau.

II. Masse libéro-ligneuse correspondante à une région qui a la valeur morphologique d'un cladode plat de trois branches simples souterraines dont les axes de figure sont dans le même plan et peu coalescents.

M<sub>m</sub>. Masse ligneuse moyenne.

C<sub>ii</sub>. Centre de figure de ce massif.

Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

*Dans les cladodes à développement sympodique dont les axes de figure branches constituantes ne sont pas dans un même plan, et*

dont la coalescence est moyenne (*cladodes de la Série XVIII*). Le massif libéro-ligneux qui parcourt le cladode présente d'abord la structure d'un faisceau polycentre irrégulier dont le centre est occupé par des fibres primitives à parois minces. Les bandes ligneuses convergentes sont toutes cunéiformes, deux d'entre elles se sont différenciées antérieurement aux autres. Tant que le massif n'est pas profondément lobé il n'y a pas de trachées initiales au bord interne de chacune de ses bandes ligneuses. Si l'on poursuit ce massif d'arrière en avant, on voit qu'une de ses bandes ligneuses et le liber qui l'entoure s'isole de la masse principale. Plus en avant le lobe libéro-ligneux isolé à la structure d'un faisceau bicentre. Le lobe principal se complète par la division de l'une de ses lames ligneuses. Le faisceau bicentre gagne rapidement la surface et s'éteint dans l'axe d'une branche simple atrophiée dont le sommet forme à la surface du rameau une tache bombée lisse; le centre de cette éminence est occupé par une cellule apicale hypertrophiée. Le massif libéro-ligneux principal affaibli, puis reconstitué, prolonge directement le massif précédent. Les mêmes faits se répètent de distance en distance le long du cladode. Le cladode à développement sympodique de cette catégorie présente donc une suite de régions où sa structure est celle d'un cladode de la Série XII, séparées les unes des autres par des régions d'émergence de branches simples ayant la structure de la région d'émergence des cladodes de la Série XV. Les points d'émergence des branches simples atrophées sont distribués sans ordre sur toute la surface du rameau. Dans les cladodes de cette catégorie qui sont en pleine élongation, le cône végétatif de la partie antérieure du cladode a la structure du cône végétatif actif d'un cladode de la Série XII.

En général dans chacune des trois séries de cladodes à développement sympodique, après chaque émergence de branche simple, le prolongement du rameau se complète et reprend la structure qu'il avait avant l'émergence. A cet effet l'un des centres de formation de son cône végétatif se bifurque sitôt que le centre atrophié est devenu latéral. — Si cette réparation n'a pas lieu et si des émergences se produisent successivement comme il est dit ci-dessus, le rameau s'épuise, le cladode devient de plus en plus simple, il peut même se terminer antérieurement par une branche simple. L'étiollement à chaud dans un milieu très humide, produit des rameaux de cette nature. Dans

ces cladodes, après une région qui présente la structure d'un cladode de  $n$  branches, vient une région d'émergence de branche simple, puis une nouvelle région ayant la structure d'un cladode de  $(n-1)$  branches, puis une nouvelle région d'émergence de branche simple et ainsi de suite les régions intermédiaires entre les régions d'émergence se simplifiant de plus en plus.

Cette structure des cladodes à développements sympodique des *Pilotum* est précisément celle qu'indiquent à priori les Règles formulées dans mes Mémoires antérieurs.

#### D.

##### *Structure des cladodes souterrains quelconques.*

43. — Lorsque le cône végétatif d'un cladode a cru pendant un certain temps, soit en donnant un cladode simple, soit en donnant un cladode à développement sympodique, ou bien ce cône végétatif s'éteint, ou plus ordinairement ce cône se bifurque. Cette bifurcation se produit toujours quand l'un des centres de formation intérieurs du cône végétatif vient à s'éteindre.

Quand le sommet d'un cône végétatif de cladode se bifurque, on remarque d'abord, en l'examinant d'en haut, que sa surface est partagée en deux régions par une bande plus ou moins large dans l'étendue de laquelle les cellules du dermatogène se cloisonnent un grand nombre de fois. Beaucoup de ces cloisons sont parallèles entre elles. L'excès d'accroissement des tissus de la plante, dans la région qui correspond à cette bande, a pour effet d'écartier de plus en plus les deux groupes de points de végétation qu'elle sépare. A un stade ultérieur du développement, on reconnaît : 1° Que chaque groupe de points de végétation croît en conservant sa forme, produisant ainsi un cône végétatif de cladode; 2° Que l'accroissement de la région de séparation se ralentit puis s'éteint; Le cladode initial se poursuit alors par deux cladodes séparés l'un de l'autre par un vallonement de plus en plus prononcé. Ultérieurement chaque branche de la bifurcation croît indépendamment de celle qui l'accompagne.

Fig. 169.

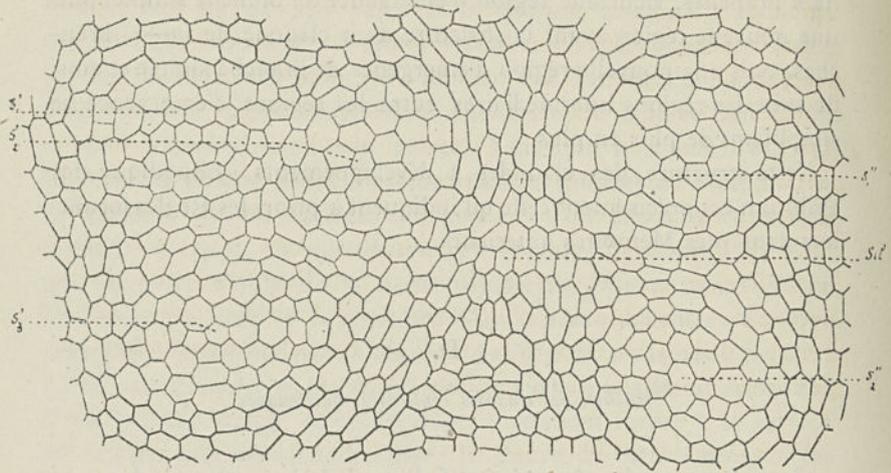


Fig. 169. — Point de végétation d'un cladode de la Série XII en voie de bifurcation. — Le cône végétatif du cladode initial avait cinq centres de formation.

$s'_1, s'_2, s'_3$ . Les trois centres de formation d'une des branches du cladode.

$s''_1, s''_2$ . Les deux centres de formation de l'autre branche du cladode.

Sil. Sillon de séparation des deux lobes du cône végétatif. Cette région est en creux sur toute la surface générale du cône.

Il est facile de constater directement les faits ci-dessus en étudiant des séries d'échantillons de cônes végétatifs de même ordre à divers stades de leur bifurcation, depuis l'instant où cette bifurcation commence, jusqu'au moment où elle est complètement achevée.

La division d'un cône végétatif de cladode n'est soumise à aucune règle, il en résulte que chacun des cônes végétatifs que produit sa bifurcation comprend des points de végétation de branches simples qui peuvent n'avoir entre elles qu'une parenté éloignée (1).

44. — J'ai complété cette étude organogénique, par l'examen de la structure des divers niveaux de la région de bifurcation d'un cladode à tous les stades du développement de sa bifurcation et cela dans les cladodes des séries I à XVIII. A cet effet, je pratiquais dans chacun

(1) On remarquera que les bifurcations des cladodes peuvent donner naissance à des cladodes de 2, 3, 4 ...  $n$  branches simples souterraines tout comme la coalescence des branches issues de la bifurcation répétée d'une même branche initiale. Il y a lieu de distinguer très soigneusement ces deux grands types de cladodes dont les valeurs morphologiques sont très différentes. On connaît la structure des derniers, on trouvera plus loin la structure des premiers.

des échantillons choisis des sections transversales successives d'ensemble de la base au sommet de chaque échantillon, c'est-à-dire dans toute l'étendue de la région à examiner. J'ai de la sorte obtenu la structure de la région de bifurcation à ses divers niveaux dans chacune des séries de cladodes, à tous les stades de leur développement, et par suite il m'a été possible d'établir la marche de la différenciation des tissus aux divers niveaux de la région de bifurcation dans chacune des séries de cladodes. Ce n'est là d'ailleurs qu'une nouvelle application de la méthode que j'ai fait connaître, pages 311 et suivantes, lorsqu'il s'est agi d'établir la différenciation des tissus aux divers niveaux de la région de bifurcation d'une branche simple. Je ne crois pas utile d'entrer dans le détail de toutes ces observations, je me bornerai à signaler leurs résultats généraux.

A. — Dans les cladodes des Séries X et XVI (1) on constate qu'à la base de la région de bifurcation, le massif libéro-ligneux du cladode est unique et possède la structure, type du massif libéro-ligneux d'un cladode de la série X. Plus haut, le nombre des fibres primitives qui occupent la région centrale du massif libéro-ligneux augmente, le massif lui-même s'allonge dans le sens de son grand axe en même temps qu'il s'étrangle vers son milieu (2). Plus haut encore, l'étranglement du massif libéro-ligneux s'accroît et l'on reconnaît des trachées initiales sur le bord interne des deux bandes ligneuses qui s'écartent l'une de l'autre. Ordinairement à ce niveau chacune des deux bandes ligneuses est divisée en deux parties séparées l'une de l'autre par des fibres primitives. Si l'on assiste à la différenciation des tissus, à ce niveau de la région de bifurcation, on voit que le massif procambial issu de la différenciation de la masse centrale du méristème se lobe profondément. Plus tard le massif procambial présente deux trachées initiales extrêmes les plus éloignées possible du centre de figure de l'ensemble. Plus tard encore en même temps qu'on voit la différenciation ligneuse progresser de chacune des trachées initiales vers le centre de figure, on voit de chaque côté de ce centre deux trachées. Pour ces centres de développement intérieurs,

(1) Les cladodes des Séries I, V, VII sont des cas particuliers des cladodes de la Série X. Les cladodes de la Série XIII sont des cas particuliers des cladodes de la Série XVI.

(2) La différenciation des tissus libéro-ligneux se fait à ces deux niveaux de la même manière qu'au sommet d'un cladode de la Série X en voie d'élargissement.

la différenciation progresse de ces centres de développement vers les centres extérieurs placés du même côté. A un niveau plus élevé de la bifurcation on voit deux massifs libéro-ligneux distincts, qui s'isolent d'autant plus qu'on s'élèvera davantage. Chaque massif a la structure et le mode de différenciation du massif libéro-ligneux d'un cladode de la série X. Ces massifs libéro-ligneux se rendent chacun dans l'axe d'un rameau qui, à sa base, a la valeur morphologique d'un cladode de la série X.

B. — Dans la région de bifurcation des cladodes des Séries XI et XVII on observe une suite de faits très analogues à ceux que je viens de faire connaître dans les cladodes *très plats* à branches fortement coalescentes, (cladodes des Séries X et XVI). A la base de la bifurcation, le cladode présente un massif libéro-ligneux unique dont la structure et le mode de différenciation sont identiques à la structure et au mode de différenciation du massif libéro-ligneux d'un cladode de la série XI. Plus haut le nombre des fibres primitives qui séparent deux masses ligneuses augmente et le massif libéro-ligneux s'étrangle dans cette région. Le mode de différenciation restant le même. Plus haut encore les masses ligneuses voisines de l'étranglement présentent des trachées sur leurs bords contigus à l'étranglement. Ces trachées initiales intérieures sont à ce niveau les premiers centres secondaires différenciés. En s'élevant toujours on voit les deux portions du massif libéro-ligneux s'isoler l'une de l'autre et se rendre chacune dans l'axe d'un cladode qui a à sa base la valeur morphologique d'un cladode de la série XI (1). Le mode de différenciation des tissus de chacun de ces massifs libéro-ligneux est le même que celui du massif libéro-ligneux des cladodes de la série XI.

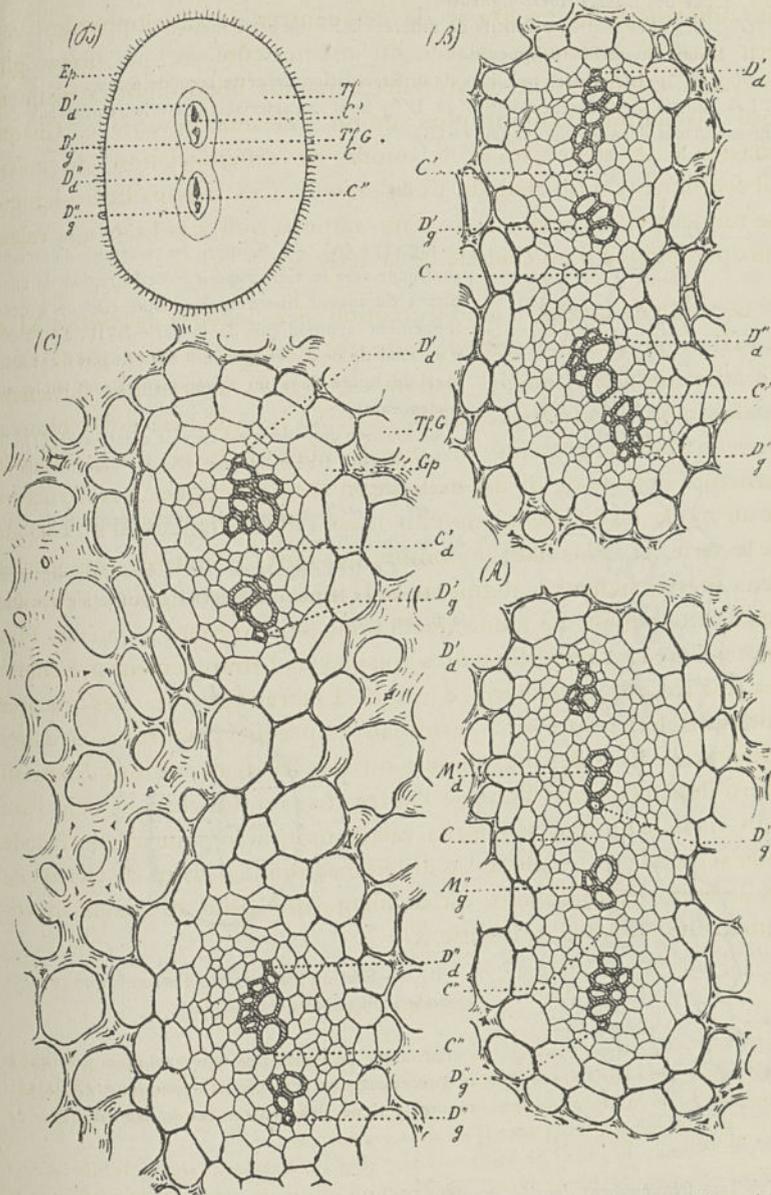
Fig. 170.

Fig. 170. — Sections transversales d'ensemble pratiquées aux divers niveaux de la région de bifurcation du massif libéro-ligneux d'un cladode de la Série XI entièrement développé, c'est-à-dire d'un cladode souterrain dont les branches constituantes ont leurs axes de figure dans un même plan et sont faiblement coalescentes.

(A). — Section du massif libéro-ligneux pratiquée à la base de sa région de bifurcation.

(B). — Section du même massif libéro-ligneux pratiquée vers le tiers inférieur de sa région de bifurcation.

(1) Les cladodes de la Série VIII sont des cas particuliers des cladodes de la Série XI. Les cladodes de la Série XIV sont des cas particuliers des cladodes de la Série XVII.



(C). — Section du même massif libéro-ligneux pratiquée vers le tiers supérieur de sa région de bifurcation.  
 (D). — Ensemble de la section transversale du cladode considéré au niveau de la région (C).

- I. L'une des masses libéro-ligneuses.  
 D'g, D'd. Les centres primitifs de différenciation de cette masse.  
 II. L'autre masse libéro-ligneuse.  
 D''g, D''d. Les centres primitifs de différenciation de cette seconde masse.  
 Les centres de différenciation D' et D''d sont caractérisés postérieurement aux deux autres surtout dans les figures (A) et (B).

Fig. 171.

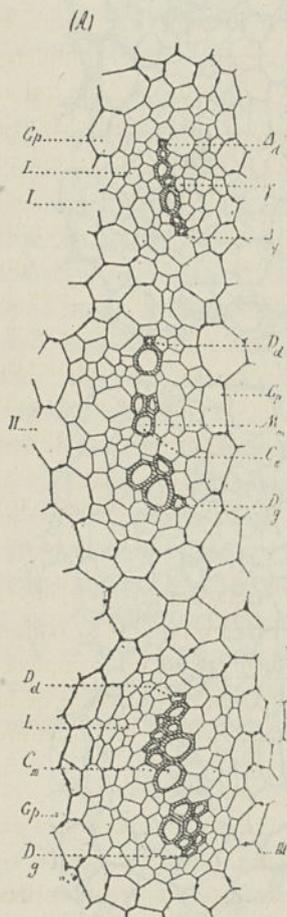


Fig. 171 (A). — Section transversale d'ensemble pratiquée vers le tiers supérieur de la région de bifurcation du massif libéro-ligneux d'un cladode à développement sympodique de la Série XVII, c'est-à-dire d'un cladode dont les branches constituantes ont leurs axes de figure dans un même plan et sont faiblement coalescentes.

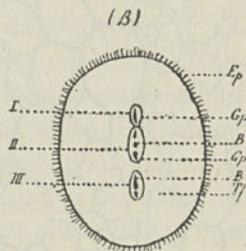
Le cladode considéré est en voie d'extinction (1).

I. Massif libéro-ligneux d'une branche simple émergente.

$\Delta'''g$ ,  $\Delta'''d$ . Centres de développement de cette masse libéro-ligneuse.

$\gamma'''$ . Centre de figure de cette masse libéro-ligneuse.

Les autres lettres ont la même signification que dans la figure 170.



(B). — Section transversale d'ensemble de ce même cladode à un faible grossissement.

Par suite de nécessités typographiques ce cliché et le précédent ont été placés verticalement. Dans la nature la ligne des centres est horizontale.

(1) Très fréquemment dans les massifs libéro-ligneux des rameaux en voie d'extinction, les trachées initiales des groupes ligneux au lieu d'être marginales par rapport à ces groupes sont centrales. Elles sont toujours reconnaissables à leur très petit calibre; cette position spéciale indique que l'on approche d'organes en voie d'extinction. Elle était facile à prévoir à priori, connaissant les surfaces indéterminées et le mode général de terminaison des faisceaux.

C. — A la base de la région de bifurcation d'un cladode des Séries XII et XVIII on trouve un seul massif libéro-ligneux qui a la structure du massif libéro-ligneux d'un cladode de la série XII. Plus haut le nombre des fibres primitives de la région centrale du massif libéro-ligneux augmente et le partage en deux groupes distincts. A ce même niveau le massif libéro-ligneux s'étrangle dans l'axe de cette bande isolante. Plus on s'élève, plus l'étranglement s'accroît et bientôt chaque lobe pourvu de sa gaine propre s'isole complètement, s'éloigne de son voisin et se rend dans l'axe d'un cladode qui a, à sa base, la valeur morphologique d'un cladode de la Série XII (1). Quant aux particularités de la différenciation des éléments du massif libéro-ligneux aux divers niveaux de la région de bifurcation dans les cladodes des Séries XII et XVIII. On voit qu'à la base de la région de bifurcation deux des trachées initiales sont antérieures aux autres, que plus haut dans chaque groupe de lames ligneuses un des centres de développement est caractérisé avant les autres, qu'au-delà de la séparation des lobes du massif libéro-ligneux, deux trachées initiales de chaque massif sont antérieures à celles qui les accompagnent et sont elles-mêmes d'autant plus contemporaines, qu'on s'éloigne davantage de la région de bifurcation.

Ces divers résultats étaient faciles à prévoir à priori, connaissant tout ce qui précède.

45. — Quelle que soit la série à laquelle appartienne un cladode donné, la différenciation de ses tissus aux divers niveaux de sa région de bifurcation, et à tous les stades de cette bifurcation est complètement définie par ce qui précède. On connaît donc la structure de la région antérieure d'un cladode quel que soit ce cladode et à quelque âge qu'on le considère.

46. — D'une manière générale, les branches de bifurcation d'un cladode donné ont le même type de structure que ce cladode. — Immédiatement au-dessus de la région de bifurcation la structure des branches est plus simple que celle du cladode initial, et si la région considérée de la ramification va s'affaiblissant et s'épuisant, les branches conservent cette structure simplifiée dans toute leur étendue. Si au

(1) Les cladodes de la Série IX sont des cas particuliers des cladodes de la Série XII. Les cladodes de la Série XV sont des cas particuliers des cladodes de la Série XVIII.

F 2.

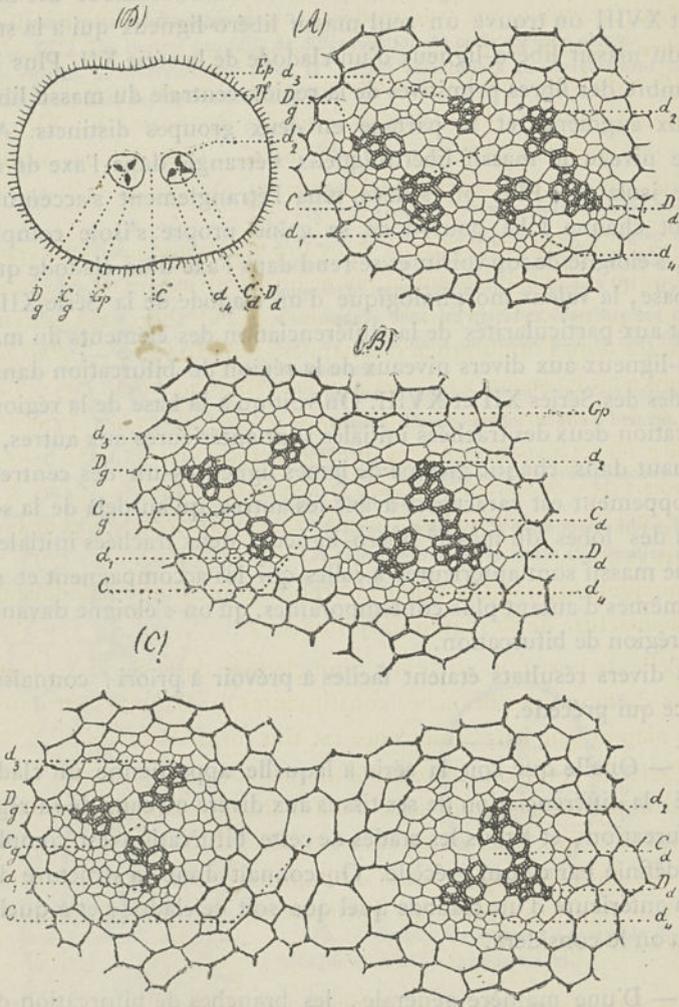


Fig. 172. — Sections transversales d'ensemble pratiquées à divers niveaux de la région de bifurcation d'un cladode souterrain de la Série XII, c'est-à-dire d'un cladode dont les axes de figure des branches constituantes ne sont pas dans un même plan.

(A). — Section pratiquée dans le massif libéro-ligneux à la base de sa région de bifurcation.

(B). — Section pratiquée dans le même massif vers le tiers inférieur de sa région de bifurcation.

(C). — Section pratiquée dans le même massif vers le tiers supérieur de sa région de bifurcation.

(D). — Section transversale d'ensemble du cladode considéré pratiquée au niveau C à un faible grossissement.

contraire la région considérée de la ramification est vigoureuse, les branches reprennent un peu au-dessus de la région de bifurcation la structure du cladode initial. A cet effet quelques uns des centres de formation de leur cône végétatif se divisent, ce qui correspond inté-rieurement pour les *cladodes plats*, cladodes des Séries X, XVI, XI, XVII, et leurs cas particuliers, à la division d'arrière en avant de quelques-unes de leurs masses ligneuses (1).

47. — Il résulte de là que la structure des branches d'un cladode quelconque est sensiblement la même que la structure de ce cladode, par conséquent cette première conclusion entraîne nécessairement cette autre dont l'importance n'échappera à personne : — *Puisque la structure d'un CLADODE SOUTERRAIN QUELCONQUE ne diffère pas sensiblement de la structure des cladodes qui le précèdent immédiatement. La structure d'un CLADODE SOUTERRAIN QUELCONQUE RENTRE DONC DANS L'UN DES TROIS TYPES DE STRUCTURE QUE J'AI DISTINGUÉS DANS LES SÉRIES X, XI, XII, ET CELA QUELS QUE SOIENT L'ORDRE ET LA PARENTÉ DE SES BRANCHES CONSTITUANTES.*

Donc quelle que soit la valeur morphologique d'un cladode souterrain la structure de sa région moyenne sera :

1° Celle de la région moyenne d'un cladode de la Série X, lorsque les axes de figure des branches constituantes du cladode sont dans un même plan et que leur coalescence est très forte. Fig. 144 (2).

2° Celle de la région moyenne d'un cladode de la Série XI, lorsque les axes de figure des branches constituantes du cladode sont dans un même plan et que leur coalescence est faible. Fig. 157 (3).

3° Celle de la région moyenne d'un cladode de la Série XII, lorsque les axes de figure des branches constituantes du cladode ne sont pas dans le même plan. Fig. 161 (4).

(1) Les deux rameaux issus de la bifurcation d'un cladode initial peuvent être très inégaux, l'un d'eux peut ne représenter qu'une branche simple. D'après cela on voit que dans les cladodes à développement sympodique, la structure des régions d'émergence des branches simples qui se séparent successivement du massif principal, reproduit en l'appliquant à un cas particulier, la structure des régions de bifurcation des cladodes. La caractéristique de ce cas particulier réside dans la valeur morphologique spéciale du rameau faible de la dichotomie, le rameau faible n'étant alors qu'une branche simple.

(2) Si le cladode considéré était à développement sympodique, sa structure serait celle d'un cladode de la Série XVI.

(3) Si le cladode considéré était à développement sympodique, sa structure serait celle d'un cladode de la Série XVII.

(4) Si le cladode considéré était à développement sympodique, sa structure serait celle d'un cladode de la Série XVIII.

La structure de la région antérieure du cladode sera de même :

1<sup>o</sup> Celle de la région antérieure d'un cladode de la Série X, lorsque les axes de figure des branches constituantes du cladode sont dans un même plan et que la coalescence est très forte. (1).

2<sup>o</sup> Celle de la région antérieure d'un cladode de la Série XI, lorsque les axes de figure des branches constituantes du cladode sont dans un même plan et que la coalescence est très faible. (2).

3<sup>o</sup> Celle de la région antérieure d'un cladode de la Série XII, lorsque les axes de figure des branches constituantes du cladode ne sont pas dans un même plan. (3).

La structure de la région postérieure des cladodes souterrains quelconques diffère de celle des cladodes correspondants des Séries X, XI, XII. Cette structure est précisément celle des régions de bifurcation des trois catégories de cladodes X, XI, XII. La structure de la région postérieure ou de la région d'insertion, permet seule de reconnaître, *dans un rameau souterrain développé*, LES CLADODES QUELCONQUES OU CLADODES DE BIFURCATION, DES CLADODES DUS A LA FASCIATION DES BRANCHES ISSUES DE LA RAMIFICATION D'UNE MÊME BRANCHE INITIALE. Ce n'est donc que par l'examen de leurs rapports qu'on peut reconnaître la nature morphologique des rameaux souterrains développés, lorsqu'on n'a pas suivi leur développement pas à pas.

Je désignerai les trois grandes catégories de cladodes quelconques par les noms de *Cladodes de la Série A*, *Cladodes de la Série B*, *Cladodes de la Série C*.

48. — Ce qui précède, paragraphes 43, 44, 45, 46, 47 permet de comprendre la structure des sympodes de cladodes souterrains. On sait que ces sympodes se produisent lorsque dans une suite de rameaux souterrains dus à la bifurcation répétée d'un même cône végétatif, chaque rameau ayant la valeur morphologique d'un cladode, à chaque bifurcation un des deux rameaux produits s'atrophie alors que l'autre

(1) Si la région antérieure du cladode considéré était bifurquée ou en bifurcation, sa structure serait celle que j'ai indiquée page 388, A.

(2) Si la région antérieure du cladode considéré était bifurquée ou en bifurcation, sa structure serait celle que j'ai indiquée page 389, B.

(3) Si la région antérieure du cladode considéré était bifurquée ou en bifurcation, sa structure serait celle que j'ai indiquée page 392, C.

se développe puissamment et rejette latéralement le rameau atrophié. En pratiquant une suite de sections transversales d'ensemble dans des sympodes de cladodes convenablement choisis on observe : 1° Que dans une région initiale le rameau étudié a la structure d'un cladode quelconque de l'une des Séries A, B, C, à développement sympodique. 2° Qu'à cette région initiale succède une région de bifurcation de cladode, les branches de la bifurcation étant très inégales. A ce niveau le massif libéro-ligneux initial se bifurque en deux cordons, l'un grêle qui se rend dans l'axe d'un cladode latéral atrophié, l'autre plus fort qui semble continuer directement le massif libéro-ligneux initial. Le massif libéro-ligneux grêle s'éteint dans l'axe d'un cône végétatif atrophié qui se montre à la surface du sympode comme une large bosse bombée, lisse, translucide, blanche dans laquelle on reconnaît plusieurs cellules apicales hypertrophiées. 3° Qu'au-delà de cette région de bifurcation le rameau présente d'abord la structure d'un cladode plus simple que la structure du cladode initial, puis à mesure qu'on s'éloigne de la région de bifurcation sa structure se complique dans les cladodes des types B et C. Plus ou moins rapidement on retrouve la même succession de régions. La partie antérieure du sympode se termine :

(a) par un cône végétatif en pleine activité, si le dernier terme du cladode est encore en pleine élongation ;

(b) par un cône végétatif de cladode en bifurcation si son dernier terme se bifurque ;

(c) par deux cladodes si son dernier terme s'est bifurqué. Ces deux cladodes terminaux peuvent être très inégaux, l'un d'eux peut être réduit à une branche simple.

Tout ce qui vient d'être dit s'applique à chacune des trois catégories de cladodes quelconques A, B, C, et à leurs cas particuliers.

Le cône végétatif d'un sympode de cladodes souterrains a toujours la structure qui correspond à la série de cladodes à laquelle appartient le cladode sous-jacent.

Je désignerai les trois catégories de sympodes de cladodes souterrains par les noms de sympodes des séries A', B', C'.

Ces dernières indications sur la structure des sympodes de cladodes souterrains, complètent et terminent mon étude des rameaux souter-

rains de la griffe du *Psilotum triquetrum*. Il est possible et facile désormais de comprendre et d'apprécier la structure de chacun des rameaux d'une griffe de *Psilotum*, et les variations qu'éprouve cette structure d'un rameau à l'autre.

Tout ce qui précède s'applique sans modification aux *Ps. complanatum*, *Ps. flaccidum*, *Ps. capillare*. — Si l'on compare dans tous ses détails la structure des rameaux de la griffe de ces trois espèces à la structure des rameaux homologues du *Ps. triquetrum* qui a servi de type, les quelques variantes que l'on observe peuvent se résumer ainsi.

La majeure partie des rameaux souterrains de *Ps. complanatum* sont de gros sympodes de cladodes souterrains ou de gros cladodes souterrains à développement sympodique ayant de cinq à huit branches fasciées.

Les rameaux souterrains du *Ps. flaccidum* sont des cladodes à développement sympodiques de deux à cinq branches, des sympodes de cladodes très grêles ou même des sympodes de branches simples.

Les rameaux souterrains du *Ps. capillare* sont des sympodes de branches simples ou des cladodes à développement sympodique ne comprenant guère à un niveau donné plus de deux ou trois branches.

En résumé il n'y a pas de différences anatomique essentielle dans la structure des rameaux souterrains des quatre espèces de *Psilotum*.

Je constaterai en terminant cette première partie de *l'Anatomie des Psilotum* que la structure de leurs rameaux souterrains est celle qu'indiquait à priori l'application des Règles que j'ai formulées. Si j'insiste sur cette confirmation des Règles générales énoncées dans mes premiers mémoires, c'est que jusqu'ici aucune des Règles antérieures, aucune des Définitions proposées n'avaient permis de comprendre la structure des rameaux souterrains des *Psilotum*. L'analyse minutieuse que je viens de faire connaître montre que toutes les difficultés de *l'Anatomie des Psilotum* ne sont que des applications de mes Règles générales à des cas particuliers. (1)

(1) Cette étude a été singulièrement facilitée par les Echantillons de *Psilotum triquetrum* extrêmement jeunes et extrêmement grêles que je dois à l'obligeance de M. Delombaerde, et dont les derniers sont venus contrôler d'une manière si complète mes recherches antérieures.

J'ajouterai encore, que j'ai tenu à donner cette analyse détaillée des cladodes souterrains du *Psilotum triquetrum* pour quelques autres raisons.

1<sup>o</sup> Pour montrer une application complète des méthodes d'études anatomiques que j'enseigne à la Faculté des Sciences de Lille, sur un exemple considéré comme des plus difficiles par les plus grands anatomistes.

2<sup>o</sup> Pour montrer combien sont défectueuses et insuffisantes les recherches anatomiques faites jusqu'à ce jour, et dans lesquelles on s'est contenté, la plupart du temps, de décrire la structure d'une plante telle que la font connaître *quelques coupes faites au hasard* dans un végétal avec ou sans le complément *d'un état quelconque d'un point ae végétation quelconque.*

3<sup>o</sup> Pour montrer aussi à quoi répond exactement la notion de centres secondaires de différenciation ligneuse dans un massif libéro-ligneux de Tmesiptéridée.

## DEUXIÈME CHAPITRE.

---

# ANATOMIE DES PSILOTUM.

---

### DEUXIÈME PARTIE. — *Structure des Rameaux aériens.*

---

#### SOMMAIRE.

§ I. Structure et développement des rameaux souches. — Structure et développement des rameaux aériens de la Griffé.

1. Structure de la région moyenne d'un rameau souche développé. Influence du calibre et de la coalescence de ses branches constituantes. — 2. Structure de sa région antérieure. — 3. Structure de sa région postérieure. Particularités de structure déterminées par les rapports spéciaux de cette région postérieure. — 4. Structure spéciale des rameaux souches développés qui ont la valeur morphologique de cladodes à développement sympodique. — 5. Structure spéciale des rameaux souches développés qui ont la valeur morphologique de sympodes de cladode.

6. Examen du cône végétatif d'un rameau souche aux principaux stades de la formation de ce rameau. — 7. Différenciation des tissus dans un rameau souche en pleine élongation apicale. — 8. Bifurcation du cône végétatif d'un rameau souche. Différenciation des tissus aux divers niveaux de cette région de bifurcation. — 9. Particularités du développement du cône végétatif des rameaux souches ayant la valeur morphologique de cladodes à développement sympodique. Différenciation des tissus dans ces rameaux. — 10. Particularités du développement du cône végétatif des rameaux souches ayant la valeur morphologique de sympodes de cladodes. Différenciation des tissus dans ces rameaux.

11. Structure des rameaux souches de *Psilotum complanatum*, *Psilotum flaccidum*, *Psilotum capillare*.

§ II. Structure et développement des rameaux aériens de 2<sup>ème</sup>, 3<sup>ème</sup>, ... n<sup>ème</sup> ordre.

1. Structure et développement des rameaux aériens de deuxième et de troisième

- ordres. — 2. Structure des rameaux aériens de cinquième ordre développés. —
3. — Développement des rameaux aériens de cinquième ordre. Différenciation de leurs tissus. — 4. Structure et développement des rameaux aériens de quatrième ordre. — 5. Structure et développement des rameaux aériens de sixième, de septième ..., de même ordres. — 6. Structure des rameaux aériens terminaux.
7. Particularités de structure des rameaux aériens des autres espèces de *Psilotum*.

§ III. Structure et développement des branches aériennes simples.

Structure d'une branche simple aérienne développée. — 2. Développement d'une branche simple aérienne. — 3. Différenciation des tissus d'une branche simple aérienne. — 4. Structure des branches simples aériennes des autres espèces de *Psilotum*.

§ IV. Structure et développement des frondes.

1. Structure d'une fronde développée. — 2. Développement de la fronde et différenciation de ses tissus. — 3. Structure de la fronde chez les autres espèces de *Psilotum*.

§ V. — Structure et développement de l'appareil sporangial.

1. Structure et développement du rameau sporangifère et de ses branches simples aériennes émergentes. — 2. Structure du sporange développé. — 3. Développement du sporange et développement des spores — 4. Structure de la spore développée. — 5. L'appareil sporangifère, les sporanges et les spores chez les autres espèces de *Psilotum*.

§ I.

STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT DES RAMEAUX SOUCHES. — STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT DES RAMEAUX AÉRIENS DE LA GRIFFE.

1. On sait par ce qui précède que les *Rameaux souches* de la ramification aérienne du *Psilotum triquetrum* ont généralement la valeur morphologique de cladodes de branches simples, plus rarement celle de cladodes à développement-sympodique, et très exceptionnellement celle de sympodes de cladodes.

J'exposerai d'abord la structure des rameaux souches ayant la valeur morphologique de cladodes de branches simples.

Une section transversale d'ensemble pratiquée dans la région moyenne d'un rameau souche ordinaire complètement développé, entre les points d'insertion de deux frondes et loin de sa dichotomie, a la forme d'un polygone convexe dont les côtés sont très légèrement courbés vers le centre de figure. Cette section montre :

- 1° Un massif libéro-ligneux central.

2° Autour de ce massif une gaine protectrice mal caractérisée, difficile à reconnaître.

3° Entre la gaine et l'épiderme une couche de tissu fondamental primaire différenciée en trois zones concentriques : une zone profonde formée d'éléments à parois minces, une zone moyenne dont les éléments durcis font une sorte d'étui mécanique, une zone externe lacuneuse herbacée.

4° Une assise externe de cellules épidermiques.

La structure du massif libéro-ligneux est à peu près celle du massif libéro-ligneux d'un cladode souterrain dont les axes de figure des branches constituantes ne sont pas dans le même plan (1). Le massif libéro-ligneux des rameaux souches est donc une sorte de gros faisceau polycentre irrégulier (2). Les fibres primitives qui occupent sa région centrale ont des parois fortement épaissies. Il est toujours possible de distinguer ces fibres épaissies des vaisseaux scalariformes, tant en coupe transversale qu'en coupe radiale, leurs parois sont en effet couvertes de petites ponctuations simples arrondies, très différentes des raies des vaisseaux scalariformes. La présence de ces fibres primitives durcies distingue nettement le massif libéro-ligneux des rameaux souches du massif libéro-ligneux des rameaux souterrains de même calibre. Toutes choses égales, le massif libéro-ligneux des rameaux souterrains est plus étroit que celui des rameaux souches de même calibre. (3).

Les épaississements des cloisons radiales des éléments de la gaine protectrice sont très peu accusés, de sorte que cette gaine est difficilement reconnaissable.

La zone profonde du tissu fondamental est directement contiguë à la gaine protectrice dont elle se distingue seulement par un plus

(1) C'est-à-dire celle du massif libéro-ligneux d'un cladode de la Série XII.

(2) Dans les rameaux souches très grêles le massif libéro-ligneux a 3 à 4 centres de développement. Dans les rameaux très forts le massif libéro-ligneux peut avoir 8 et 9 centres de développement, le noyau central de fibres primitives durcies est d'autant plus gros que le nombre des centres de développement est plus grand.

(3) Cet axe de fibres primitives durcies joue dans la plante un double rôle, c'est d'une part un axe solidé qui contribue à donner à la base de la partie aérienne, la rigidité nécessaire pour sa station verticale dressée (1), d'autre part, dans les rameaux larges, cet axe solide fournit un point fixe sur lequel viennent presser les massifs libériens lorsqu'ils subissent une poussée de la part des tissus extérieurs.

(1) On a remarqué que dans les rameaux pendants la masse des fibres primitives durcies du rameau souche est très grêle.

grand volume de ses éléments. Cette assise est formée de cellules à parois minces, allongées, à cloisons transversales obliques, laissant entre elles de petits méats. C'est une sorte de tissu de réserve ou encore de tissu de transition entre la gaine protectrice et l'étui mécanique. Cette assise passe insensiblement à la gaine mécanique, ses éléments extérieurs durcissant leurs parois. Cette zone profonde est épaisse dans les rameaux volumineux encore jeunes. Elle s'y réduit avec l'âge, ses éléments externes épaississant leurs parois. Dans les rameaux grêles elle est souvent réduite à un seul rang d'éléments, il semble alors que la gaine mécanique soit contiguë à la gaine protectrice.

La zone moyenne du tissu fondamental est formée de grosses cellules à parois épaissies, couvertes de ponctuations simples très profondes. Cette assise est continue, elle forme un manchon solide autour du massif libéro-ligneux. Cette gaine mécanique sert à la plante d'organe de soutien, et de régulateur dans la transmission des pressions qui s'exercent entre l'épiderme et sa surface externe. La gaine mécanique a cinq rangs de cellules.

La région externe du tissu fondamental est formée d'un parenchyme herbacé lacuneux. Les éléments de ce parenchyme consistent en cellules allongées, à peu près cylindriques, à section transversale circulaire, à section radiale rectangulaire. Deux cellules voisines laissent entre elles dans l'épaisseur de la cloison longitudinale qui les sépare des méats, qui, sur une coupe radiale, paraissent disposés en chapelets. La configuration de ce tissu est caractéristique des *Psilotum*. Cette assise herbacée a de 3 à 5 rangs de cellules. Dans les régions éclairées de la plante, le parenchyme herbacé contient de gros grains de chlorophylle. Sous chaque stomate le parenchyme herbacé présente une grande chambre stomatique.

L'épiderme consiste en une lame de cellules très étroites, allongées, un peu atténuées à leurs deux extrémités, coupées carrément à cloisons rectilignes. La paroi externe de chacun de ces éléments est lisse, très épaisse et différenciée en une lame externe mince, jaune et fortement cuticularisée et en une lame profonde épaisse collenchymateuse blanche brillante. Les cloisons radiales des cellules épidermiques sont minces, blanches, brillantes, lisses. Les cellules épidermiques sont intimement adhérentes avec les éléments externe de l'assise herbacée, sauf dans la région des stomates. L'épiderme est criblé de

Fig. 173.

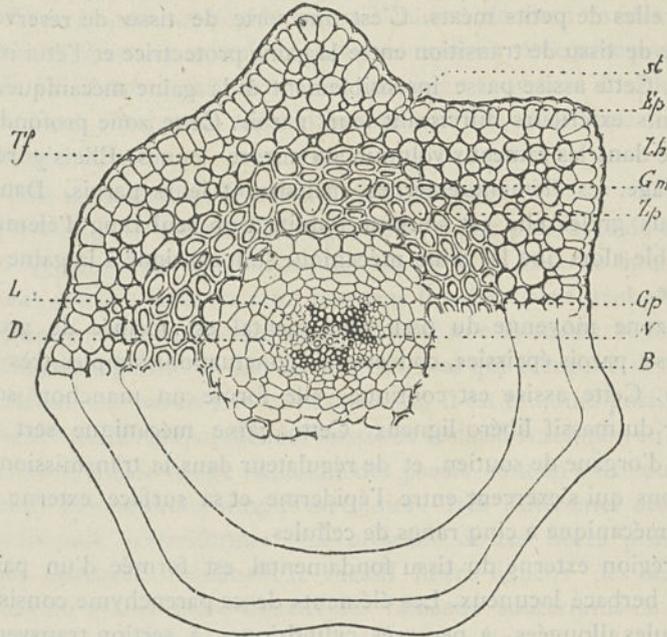


Fig. 173. — Section transversale d'ensemble d'un rameau souche de *Psilotum triquetrum*.  
Ep. Épiderme avec stomates st.  
Tf. Tissu fondamental. — Zh. Parenchyme herbacé. — Gm. Gaine mécanique. — Zp. Zone profonde du tissu fondamental.  
Gp. Gaine protectrice.  
D. Centres primitifs de différenciation ligneuse.  
d. Centres secondaires de différenciation ligneuse.  
B. Bois indiqué en traits plus gras.  
L. Ilots d'éléments grillagés.  
N. Cordon central de fibres primitives durcies.

nombreux stomates placés un peu au-dessous de la surface générale de l'épiderme. L'ostiole de chaque stomate est bordée de deux cellules stomatiques réniformes allongées dans le sens des cellules épidermiques. Les stomates sont distribués sans ordre apparent. L'épiderme et les stomates sont dépourvus d'ornementations.

Dans les rameaux grêles. Le nombre des centres de développement du massif libéro-ligneux est très réduit. Le nombres des fibres primi-

Fig. 174.

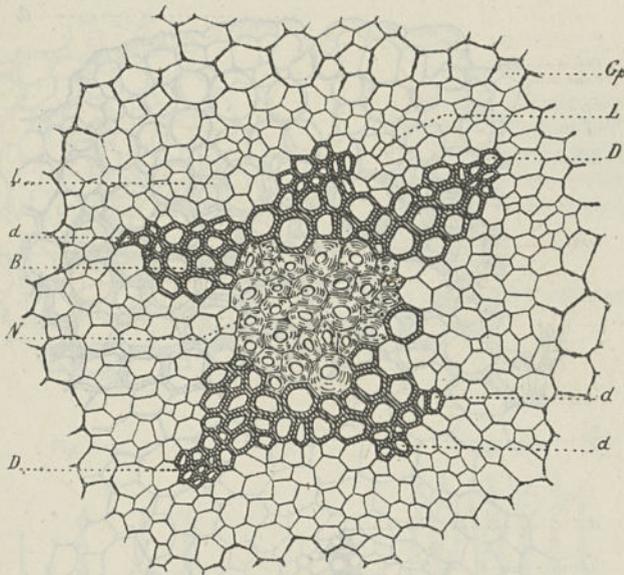


Fig. 174. — Section transversale d'ensemble du massif libéro-ligneux d'un rameau souche de *Psilotum triquetrum* pratiquée dans la région moyenne de ce rameau.

Les lettres ont la même signification que ci-dessus.

tives du massif est très faible, parfois même dans les rameaux les plus grêles, elle font défaut.

Le degré de condensation des branches constituantes des rameaux influe sur leur structure de la même manière que leur calibre.

2. — Si l'on poursuit un rameau souche de sa région moyenne vers son extrémité antérieure, on remarque tout d'abord que la structure de l'organe ne change pas. De distance en distance cependant se détachent aux angles de la section de petites émergences qui sont des frondes. L'épiderme et la région superficielle du tissu fondamental prennent seuls part à la formation de ces frondes sur la structure et le développement desquelles je reviendrai plus loin. Aucun cordon libéro-ligneux ne se détache du massif central pour se rendre dans ces appendices. La forme de ce cordon n'est nullement altérée par l'émission des frondes. (1)

(1) Ce fait montre combien est grand le degré de réduction des frondes du *Psilotum triquetrum*.

Fig. 175.

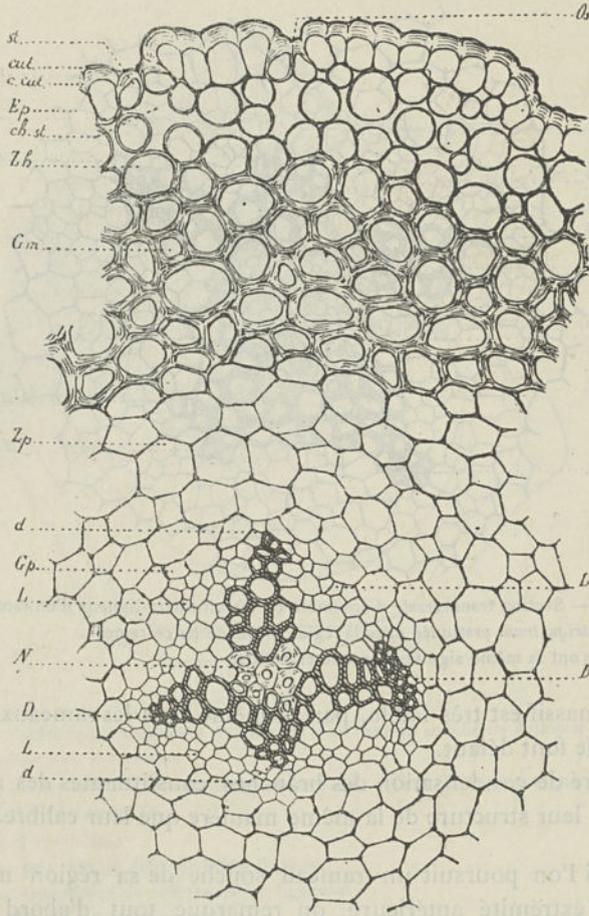


Fig. 175. — Section transversale d'ensemble du massif libéro-ligneux et de la surface d'un rameau souche très grêle de *Psilotum triquetrum* pratiquée dans la région moyenne de ce rameau.

Cut. cuticule, c. cut. couches cuticulaires, ch. st. chambre stomatique.

En continuant de s'élever le long du rameau souche, on voit dans sa partie supérieure que le massif libéro-ligneux unique, se dichotomise de la même manière que se dichotomisait le massif libéro-ligneux d'un cladode souterrain de la série XII, dans sa région de bifurcation. Ordinairement les deux lobes du massif libéro-ligneux sont égaux, il n'en n'est pas nécessairement ainsi. Dans la région inférieure de la

Fig. 176.

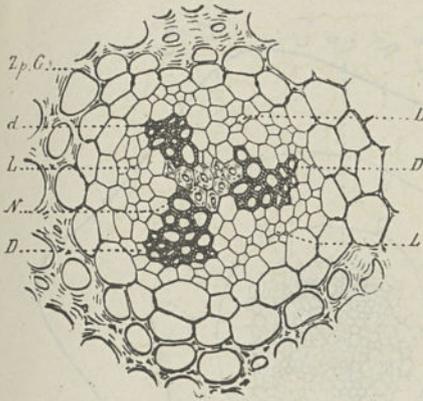


Fig. 176. — Section transversale d'ensemble du massif libéro-ligneux d'un rameau souche d'un très jeune *Psilotum triquetrum*, pratiquée dans la partie inférieure de la région moyenne de ce rameau.

cut. Cuticule.

c. cut. Couches cuticulaires.

Fig. 177.

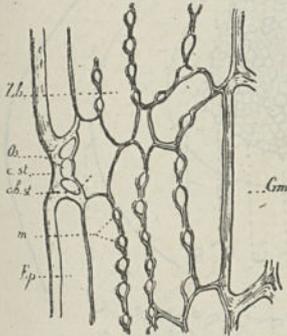


Fig. 178.

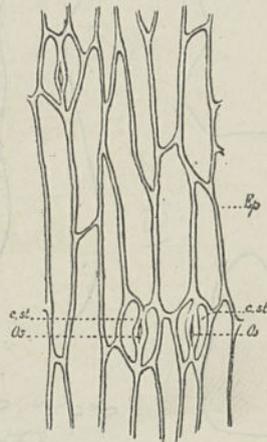


Fig. 177. — Section radiale de la surface d'un rameau souche de *Psilotum triquetrum* pratiquée dans la région moyenne de ce rameau.

St. Stomate. — Ch. st. Chambre stomatique.

M. Méats de la zone herbacée du tissu fondamental.

Les autres lettres ont la même signification que dans la figure 173.

Fig. 178. — Epiderme de la région moyenne d'un rameau souche de *Psilotum triquetrum*.

St. Stomate.

Os. Ostiole.

C. st. Cellules stomatiques.

dichotomie, la gaine mécanique est commune aux deux masses libéro-ligneuses, plus haut cet étui s'étrangle en son milieu, plus haut

Fig. 179.

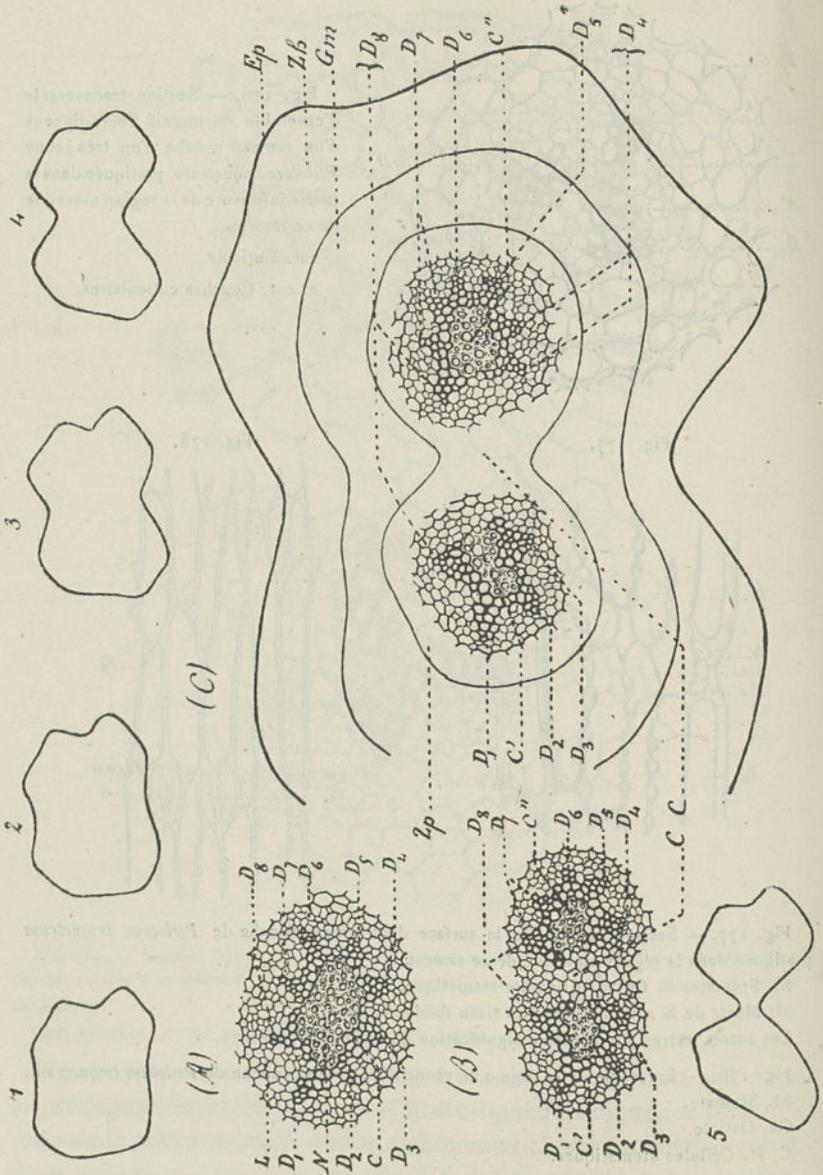


Fig. 179 1, 2, 3, 4, 5. — Sections transversales d'ensemble pratiquées à divers niveaux de la région de bifurcation d'un rameau souche de *Psilotum triquetrum* développé.

D<sub>1</sub> à D<sub>8</sub>. Centres de développement du bois.

C'. Centre de figure de la première masse.

C''. Centre de figure de la seconde masse.

(A). — Section transversale d'ensemble de la masse libéro-ligneuse de ce rameau à la base de sa région de bifurcation, vue à un grossissement très faible.

(B). — Section transversale d'ensemble de la même masse libéro-ligneuse, pratiquée au tiers inférieur de la même région de bifurcation, vue au même grossissement.

(C). — Section transversale d'ensemble de la même masse libéro-ligneuse pratiquée au tiers supérieur de la même région de bifurcation.

encore chaque lobe libéro-ligneux a sa gaine propre. Les tissus superficiels se comportent comme la gaine mécanique.

A la base de la dichotomie, le contour de la section est à peu près le même que celui de la section moyenne du rameau souche. Plus haut deux côtés opposés de la section grandissent. Plus haut encore ces deux côtés opposés deviennent de plus en plus fortement convexes, ils se rapprochent l'un de l'autre, finalement ils se touchent, puis les deux lobes se détachent l'un de l'autre. On observe en continuant de s'élever que sur la face interne de chaque lobe se dessinent de nouveaux angles saillants. A ce niveau on remarque que chacun des lobes du massif libéro-ligneux s'est complété par la division de quelques unes de ses lames ligneuses. Le nombre des lames ligneuses des deux lobes issus de la dichotomie du massif libéro-ligneux du cladode souche ainsi complétés est supérieur au nombre des lames ligneuses du massif initial.

En résumé, l'orsqu'on pénètre dans la région antérieure d'un rameau souche développé, on rencontre la région de bifurcation d'un cladode dont les axes de figure des branches constituantes ne sont pas dans le même plan. Là, le rameau présente d'abord un seul massif libéro-ligneux plus ou moins profondément lobé; puis deux massifs libéro-ligneux plus ou moins écartés, plus simples que le massif initial et complets sur leurs faces en regard. Une gaine mécanique commune entoure ces deux groupes libéro-ligneux. Enfin le rameau présente deux groupes libéro-ligneux ayant chacun une gaine mécanique propre. En ce point ces massifs pénètrent chacun dans l'axe d'un rameau de second ordre. Dès la base des rameaux de second ordre, on remarque que l'épaisseur de la zone profonde du tissu fondamental est très réduite, que par suite, la gaine mécanique se rapproche beaucoup du massif libéro-ligneux, que le nombre des fibres primitives centrales épaissies de ce massif se réduit beaucoup.

La région de bifurcation des rameaux souches est parfois très longue.

Dans toute l'étendue de la région de dichotomie des rameaux souches la nature histologique des éléments des tissus ne change pas. Le calibre des éléments ligneux des rameaux aériens du second ordre est un peu plus faible que celui des éléments ligneux des rameaux souches.

Les deux branches de la dichotomie d'un rameau souche sont parfois inégales. Cette condition nouvelle ne change rien à ce qui précède à cela près que l'un des cordons libéro-ligneux est plus grêle et plus simple que l'autre et qu'il est souvent rejeté de côté. La branche grêle d'une dichotomie inégale peut d'ailleurs s'atrophier alors que l'autre continue de croître ; généralement alors le rameau atrophié devient latéral, tandis que le rameau de second ordre développé, se place plus ou moins directement dans le prolongement du rameau souche. Cette disposition permet de comprendre facilement la structure des cladodes souches ayant la valeur morphologique de sympodes de cladodes.

3. — En s'avançant de la région moyenne d'un rameau souche développé vers sa région postérieure, le contour de la section se régularise, s'arrondit, les angles saillants s'émousent, s'effacent. la section devient parfaitement circulaire. Tant qu'on est dans une région éclairée de la plante, la structure décrite dans la région moyenne du rameau se conserve puis peu à peu en continuant de descendre on voit : 1° Que les frondes se réduisent de plus en plus et disparaissent. 2° Que l'épaisseur de la paroi externe des cellules épidermiques diminue en même temps que leur lame cuticularisée brunit de plus en plus. 3° Que le diamètre du massif libéro-ligneux diminue. 4° Que les parois des fibres primitives centrales de ce massif sont moins fortement épaissies. 5° Que les éléments de la zone profonde du tissu fondamental ont des parois épaissies *gélifiées de ci de là dans le voisinage du massif libéro-ligneux* (1). 6° Que le parenchyme herbacé lacuneux se poursuit par un tissu incolore dont les méats ne présentent plus la disposition en chapelet.

(1) Cette gélification débute de très bonne heure pendant l'épaississement de la paroi, elle se localise parfois en un point très limité de la paroi, tandis que d'autres fois elle se généralise. Elle peut provoquer l'obstruction complète de la cellule. Sitôt gélifiée la paroi subit un commencement de transformation humique qui provoque sa coloration en jaune, puis en rouge foncé, puis en noir.

Fig. 180.

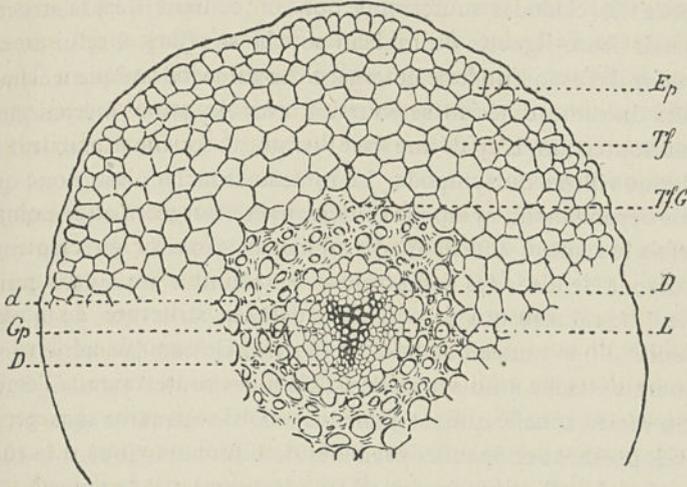


Fig. 180. — Section transversale d'ensemble de la base d'un rameau souche d'un très jeune *Psilotum triquetrum*, pratiquée dans la partie souterraine de ce rameau.

Les parois des cellules de la zone profonde du tissu fondamental sont gélifiées dans cette partie du rameau.

Fig. 181.

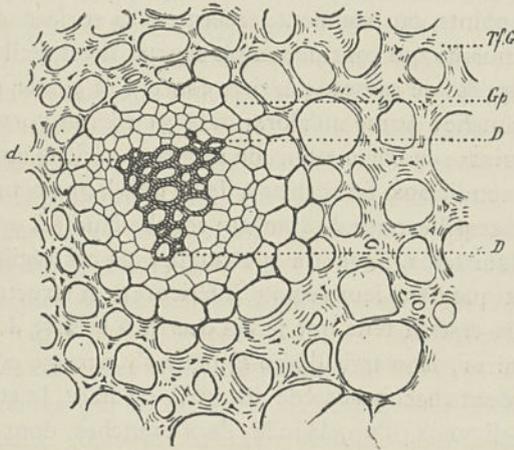


Fig. 181. — Section transversale d'ensemble de la masse libéro-ligneuse du rameau ci-dessus.

A sa partie inférieure le rameau souche étudié s'attache sur un sympode de cladodes souterrains dont on connaît déjà la structure. Le massif libéro-ligneux du rameau souche se réunit à celui du sympode dont il n'est qu'un lobe émergent. La gaine mécanique à éléments gélifiées du rameau aérien se poursuit avec la gaine mécanique du rameau souterrain. L'épiderme lisse du rameau souche se poursuit avec l'épiderme vilieux du sympode. Le rameau souche n'est donc qu'un cladode dépendant du sympode souterrain et émergeant en ce point (1).

Parfois le rameau souche étudié au lieu de s'insérer directement sur un sympode de cladodes souterrains, se réunit à un autre rameau souche. Le rameau qui le précède a déjà la structure de la région inférieure d'un rameau souche ordinaire. Ce rameau aérien initial très court s'attache à un sympode de cladodes souterrains. C'était un rameau aérien souche qui est demeuré enfoui sous terre sans prendre de développement et dont les branches de bifurcation jouent le rôle de rameau souche. Il arrive tout aussi fréquemment que le rameau aérien court, qui précède le rameau souche observé, se réunit à un autre rameau aérien de même nature et de même structure que lui, après quoi seulement il se réunit au sympode de cladodes souterrains. Il peut encore se faire que le rameau souche étudié soit réuni au sympode de cladodes souterrains par un sympode de ces rameaux aériens courts, alors le sympode de rameaux courts a la structure décrite ci-dessus sauf dans les points où viennent émerger à sa surface ceux de ses cladodes continuants qui sont demeurés courts. Il est facile de reconnaître ces sympodes de rameaux aérien courts à la partie postérieure d'un rameau souche, parce qu'alors toute sa région postérieure est couverte de points de végétation de rameaux aériens qui restent là attendant des conditions favorables à leur développement. Dans ce cas on passe insensiblement du rameau souche étudié à un sympode de cladodes souterrains. Quant à la structure de ces régions d'émergence, on voit que dans leur région inférieure, la structure de tous les autres tissus restant telle que je l'ai décrite à la base des rameaux souches ordinaires, le massif libéro-ligneux s'y partage en deux cordons inégaux dont chacun possède dès qu'il est libre la structure du massif libéro-ligneux d'un cladode de  $n$  branches dont les axes de figure ne sont pas dans le même plan, à la base de ce cladode. Ces

(1) Parfois surtout dans les jeunes pieds, le rameau souche se poursuit inférieurement par un cladode souterrain à développement sympodique.

cordons sont inégaux : l'un gros principal semble continuer directement le cordon précédent, l'autre plus grêle est rejeté latéralement. Ce cordon plus grêle se termine dans une masse procambiale qui aboutit dans l'axe d'un cône végétatif de cladode dont les branches constituantes ne sont pas dans le même plan. L'absence de villosités épidermiques permet de reconnaître ce cône végétatif comme un point de végétation aérien. Parfois, mais rarement, on observe de petits appendices sur la périphérie de ces points de végétation. Il résulte de cette disposition générale, que dans la région moyenne de ces émergences on trouve deux groupes libéro-ligneux inégaux l'un presque central, l'autre plus ou moins fortement écarté du premier grêle latéral parfois très réduit. A ce niveau, ce massif libéro-ligneux grêle est en voie de différenciation ou au stade procambial. Dans la région supérieure de ces émergences, la section présente la structure de la région inférieure d'un rameau souche ordinaire, à cela près que sur une partie de sa surface, on trouve un gros point de végétation de cladode coupé plus ou moins obliquement.

L'ensemble des faits exposés dans les alinéas 1. 2. 3. fait connaître la structure des rameaux souches ordinaires entièrement développés dans toute leur étendue.

4. — Lorsque le rameau souche étudié a la valeur morphologique d'un cladode à développement sympodique, dans toute son étendue, sa structure quand son développement est achevé est la même que celle que j'ai décrite pour les rameaux souches ayant la valeur morphologique d'un cladode simple, à cela près, que de distance en distance, on voit se détacher de sa masse libéro-ligneuse axiale des cordons grêles qui gagnent rapidement la surface de l'organe. Chacun de ces cordons grêles a la structure d'un faisceau bicentre, et vient s'éteindre dans l'axe d'un point de végétation éteint lui aussi. Tous ces cônes végétatifs éteints sont placés sur les côtes saillantes de la surface des rameaux souches. Le dermatogène de ces cônes végétatifs ne présente qu'une seule cellule apicale hypertrophiée, fanée. Au-dessous de ces cônes et extérieurement on voit deux frondes contiguës coalescentes par leurs bases. En ces points de la surface du rameau souche viennent émerger successivement celles de ses branches constituantes dont le point de végétation s'est éteint. Très généralement chaque point de végétation a produit ses deux premières frondes postérieures avant de s'éteindre. Une section trans-

versale d'ensemble pratiquée au milieu de ces régions d'émergence montre donc 1<sup>o</sup> Un gros massif libéro-ligneux central qui a la structure du massif libéro-ligneux d'un rameau souche ordinaire, 2<sup>o</sup> Un massif libéro-ligneux latéral très grêle coupé plus ou moins obliquement qui a la structure d'un faisceau bicentre très réduit. Ce massif grêle est compris entre le massif central et l'un des angles saillants du contour de la section. Les autres tissus du rameau ne sont pas modifiés. Au contact immédiat du faisceau émergent, les éléments du tissu fondamental à parois minces sont allongés dans le sens du faisceau sortant. Une section transversale d'ensemble pratiquée dans la partie inférieure d'une de ces régions d'émergence montre de même un seul massif libéro-ligneux central émettant sur l'un de ses côtés un lobe plus ou moins saillant. La bande ligneuse de ce lobe présente un ou deux centres de développement selon son degré d'isolement. A ce niveau la masse libéro-ligneuse principale a un centre de développement de moins qu'un peu au-dessus ou un peu au-dessous, la lame ligneuse sortante n'est pas encore remplacée. Une section transversale d'ensemble pratiquée dans la partie supérieure de la région d'émergence montre sur l'un des angles saillants du contour que l'épiderme se continue par une lame dermatogène éteinte avec une cellule apicale (1). Ce dermatogène recouvre une masse de méristème primitif éteinte avec une file de cellules axiales hypertrophiées. Ce méristème se poursuit dans sa région centrale avec un cordon procambial éteint coupé très obliquement ; superficiellement il se relie au parenchyme herbacé par l'intermédiaire de quelques cellules isodiamétriques à parois minces sans méats.

Parfois le point de végétation éteint de la branche émergente est remplacé par un sporange atrophié ou développé. Je reviendrai sur ce point en parlant de l'appareil sporangial.

Sur toute la partie éclairée des rameaux souches la structure des régions d'émergence de leurs branches constituantes est telle que je vient de la décrire. Extérieurement toutes ces régions d'émergence sont reconnaissables à leurs frondes connées que *certain auteurs ont regardé comme des frondes bifides pétiolées.*

(1) Les parois externes des éléments de ce dermatogène sont *extrêmement épaisses*. Ce dermatogène se continue directement avec l'épiderme des frondes et avec l'épiderme du rameau. En ce point l'épiderme du rameau est formé de cellules isodiamétriques, il ne porte pas de stomates.

Fig. 182.

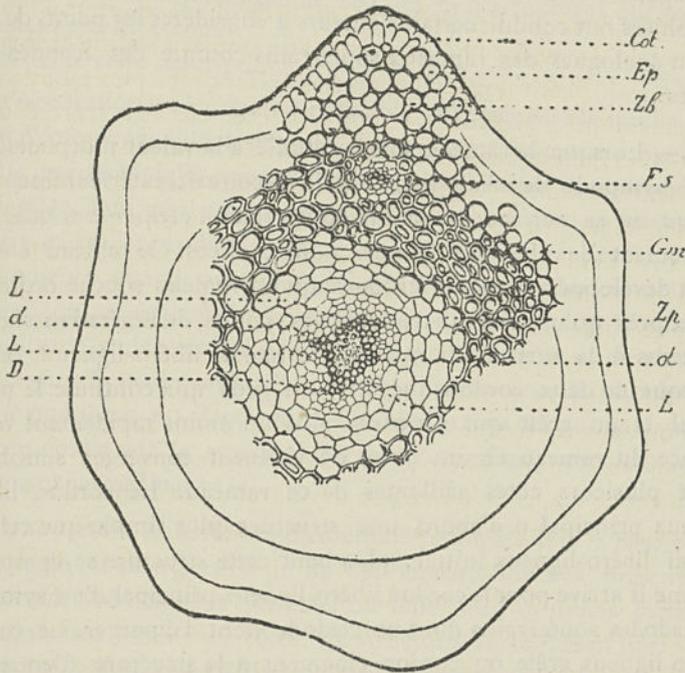


Fig. 182 (A). — Section transversale d'ensemble pratiquée au milieu de la région d'émergence d'une des branches constituant d'un rameau souche de *Psilotum triquetrum* ayant la valeur morphologique d'un cladode à développement sympodique.

Cot. Cote sur laquelle se fera l'émergence.

Fs. Faisceau sortant. On remarquera que la bande ligneuse du faisceau sortant est parallèle à la surface de la masse libéro-ligneuse principale.

L. Liber.

Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

Dans la partie postérieure des rameaux souches ayant la valeur de cladodes à développement sympodique, là où le rameau reste entoui dans le sol, la structure des points d'émergence de ses branches est un peu modifiée. Cette modification est limitée d'ailleurs à la région superficielle. Les deux appendices de chaque branche émergente ne se développent pas, et son cône végétatif conserve longtemps une certaine vitalité. En ces points de la surface de rameaux souches, l'épiderme présente une rondelle de cellules plus petites isodiamétriques quand on les voit de face. Le centre de la rondelle est saillant et on

y voit une sorte de cellule apicale (1). Je crois que ce sont ces points de végétation de branches simples qui regardés comme des frondes atrophiées ont conduit certains auteurs à considérer les points de végétation analogues des rameaux souterrains comme des frondes atrophiées.

5. — Lorsque le rameau souche étudié a la valeur morphologique d'un sympode de cladodes, on le reconnaît extérieurement en voyant sur sa surface des points de végétation éteints entourés extérieurement de plusieurs frondes non connées. Ce rameau entièrement développé a la même structure qu'un rameau souche ordinaire, à cela près qu'un peu au-dessous des points de végétation signalés ci-dessus à la surface du rameau, le massif libéro-ligneux axial se bifurque en deux cordons inégaux, un gros qui continue le massif initial et un grêle qui s'incurve plus ou moins rapidement vers la surface du rameau en un point où viennent converger simultanément plusieurs côtes saillantes de ce rameau. Le cordon libéro-ligneux principal a d'abord une structure plus simple que celle du massif libéro-ligneux initial, plus haut cette structure se complique comme il arrive pour le cordon libéro-ligneux principal d'un sympode de cladodes souterrains dont un cladode vient d'émerger. Le cordon libéro-ligneux grêle ou cordon émergent a la structure d'un massif libéro-ligneux de cladode grêle formé d'un très petit nombre de branches coalescentes. Ce cordon grêle s'éteint dans l'axe d'un cône végétatif plus ou moins saillant (2) à plusieurs centres de formation tous éteints. En suivant le massif libéro-ligneux de bas en haut on voit qu'il se poursuit par une masse procambiale grêle éteinte, celle-ci à son tour se perd dans une masse de méristème primitif éteinte à éléments lisses allongés dans le sens du massif. On y reconnaît autant de files cellulaires axiales hypertrophiées éteintes qu'il y a de cellules apicales sur le dôme de dermatogène qui le recouvre. Toute cette région est en saillie sur la surface du rameau.

Sur toute l'étendue de ce dôme, l'épiderme vu de face semble formé de cellules isodiamétriques. Ces cellules sont allongées perpendi-

(1) Pour autant que la cellule centrale de ces cônes végétatifs de branche simple soit une véritable cellule apicale.

(2) Lorsque ces cônes de cladodes émergents éteints sont très saillants, ils sont entourés sur toute leur périphérie de petites frondes non connées. Lorsque, l'émergence de ces cônes est très faible ils n'ont d'appendices que sur leur face externe.

culairement à la surface à parois externes très épaisses sans méats ni stomates. On y remarque plusieurs cellules hypertrophiées qui sont des cellules apicales éteintes.

Il résulte de cette description :

1° Qu'une section transversale d'ensemble pratiquée vers le milieu de la région d'émergence d'un des cladodes constituant un rameau souche de valeur morphologique sympode de cladodes présente deux massifs libéro-ligneux, l'un axial gros qui a la structure d'une sorte de faisceau polycentre irrégulier, et dont le nombre des centres de développement augmente quand on s'élève, l'autre plus grêle plus ou moins excentrique qui a également la structure d'un faisceau polycentre très irrégulier. Ce dernier n'a que trois ou quatre centres de développement et un très petit nombre de fibres primitives centrales durcies ; parfois même il en est dépourvu. A ce niveau tous les autres tissus du rameau étudié ont la structure des tissus de même nom dans les rameaux souches ordinaires (1).

2° Qu'une section transversale d'ensemble pratiquée vers la base de la même région d'émergence d'un de ces rameaux souches présente un seul massif libéro-ligneux qui émet un lobe plus ou moins fortement saillant sur l'un de ses côtés. La structure de ce massif libéro-ligneux est celle d'un massif libéro-ligneux de rameau souche ordinaire à la base de sa dichotomie lorsque l'une des branches de la dichotomie est beaucoup plus faible que l'autre.

3° Qu'une section transversale d'ensemble pratiquée vers le sommet de la même région d'émergence d'un de ces rameaux souches particuliers présente la structure de la région moyenne d'un cladode ordinaire, à cela près qu'une partie très limitée de sa surface est bombée. Dans cette région de la surface, l'épiderme se continue avec une lame dermatogène éteinte qui vue de face présente plusieurs cellules apicales. Vues de face les cellules de ce dermatogène sont à peu près isodiamétriques, en section radiale elles sont allongées perpendiculairement à la surface. Le dermatogène recouvre une masse de méristème primitif éteinte dans laquelle on peut reconnaître (par des coupes convenablement dirigées) plusieurs files de

(1) On remarque sur le contour de la section, du côté du massif libéro-ligneux excentrique, que la surface est bombée, plusieurs de ses angles saillants étant contigus.

cellules axiales. La région centrale du méristème primitif se poursuit avec un cordon procambial éteint, coupé ici très obliquement. Extérieurement contre ce bombement de son contour, la section d'ensemble rencontre quelques frondes.

On trouve toutes les transitions entre cette disposition qui est celle de la région d'émergence d'un des cladodes constituant d'un sym-pode de cladodes aériens et une région de bifurcation d'un rameau souche en deux branches inégales.

La partie éclairée d'un rameau souche ayant la valeur morphologique d'un sym-pode de cladodes peut présenter deux ou trois régions d'émergence ayant la structure que je viens de décrire. Sa partie inférieure enfouie dans le sol peut aussi présenter un certain nombre de régions de même nature, mais dont la structure est un peu différente. Dans ces points en effet, les frondes font ordinairement défaut et le cône végétatif éteint ou ralenti a exactement la structure d'un cône végétatif de cladode de la série XII au repos. Ultérieurement ce cône végétatif peut reprendre son développement et donner un rameau souche ou plus généralement en se bifurquant deux rameaux souches réunis inférieurement en un cladode aérien court qui demeurera caché sous terre.

Les alinéas 1 à 4 font connaître la structure des Rameaux souches développées dans toute leur étendue, quelle que soit leur valeur morphologique. En somme CETTE STRUCTURE EST INVARIABLE DANS SES PARTIES ESSENTIELLES *sauf dans les régions d'émergence.*

5. — Ce résultat acquis, j'ai choisi sur une griffe de *Psilotum triquetrum* une série de rameaux souches ayant tous la valeur morphologique de cladodes simples, ayant à peu près le même calibre et le même nombre de branches constituantes (1). Ces échantillons ont été cueillis et immergés dans l'alcool fort à divers degrés de développement, depuis l'instant où le rameau souche apparaît sur la griffe, jusqu'au moment où son développement est complètement achevé. Ces échantillons m'ont permis de suivre *le développement* du rameau souche et d'étudier *sa structure à tous les niveaux à ses différents âges.* Il m'a été possible de DÉDUIRE *de cette étude* LA DIFFÉRENCIATION DE TOUS

(1) Ces deux dernières conditions ne sont pas indispensables connaissant tout ce qui précède.

LES TISSUS *d'un rameau souche à tous ses niveaux*. J'ai donc tout d'abord examiné l'ensemble du cône végétatif de tous les rameaux ceuillis, puis j'ai pratiqué de la base au sommet de chacun d'eux une série de sections transversales successives d'ensemble qui m'ont permis de connaître la structure de chaque échantillon à tous ses niveaux. J'ai complété d'ailleurs les indications données par les sections transversales successives par l'étude de sections radiales convenablement dirigées. — J'ai ainsi reconnu :

1<sup>o</sup> Que le point de végétation de tous jeunes rameaux souches a la forme et la structure d'un cône végétatif de cladode souterrain de la Série XII, c'est-à-dire d'un rameau ayant la valeur morphologique d'un cladode dont les branches constituantes n'ont pas leurs axes de figure dans le même plan, toutefois l'épiderme n'y devient pas vilieux comme dans les cladodes souterrains. L'ensemble du point de végétation vu du sommet est alors sensiblement circulaire.

2<sup>o</sup> Que le point de végétation de rameaux plus âgés conserve cette même forme et cette même structure *après quoi* l'ensemble du point de végétation vu par le sommet prend la forme d'un polygone convexe à angles mousses.

3<sup>o</sup> Que plus tard la périphérie du point de végétation se couvre de mamelons isolés distribués sans ordre apparent. Ces mamelons sont localisés sur les angles saillants. Ces mamelons sont des frondes dont les premières s'atrophient sitôt formées, dont les suivantes s'allongent et s'incurvent vers la surface du point de végétation qu'elles dépassent bientôt. Ces frondes se forment de bas en haut. Les dernières formées sont les plus proches du sommet du point de végétation. Cet état qui succède rapidement au précédent persiste invariable plus ou moins longtemps, tant qu'il persiste *dure la phase d'élongation apicale du rameau souche. La production d'appendices à la périphérie du cône végétatif ne modifie pas* DANS LE CAS ACTUEL *la structure de ce cône les appendices étant ici presque insignifiants.*

4<sup>o</sup> Qu'à la fin de la phase d'élongation apicale du rameau souche le cône végétatif se bifurque en deux autres cônes. Cette bifurcation se fait comme la bifurcation du sommet d'un cladode souterrain de la Série XII. Les deux cônes végétatifs produits sont des cônes végétatifs de rameaux aériens de second ordre. Chacun de ces cônes a une structure analogue à celle du cône végétatif d'un rameau souche au stade

3. Il ne présente tout d'abord d'appendices que sur ses angles externes, plus tard seulement (1) sur tous ses angles saillants tant externes qu'internes.

5° Que sur des rameaux souches plus avancés encore, les régions du rameau comprises entre les points d'insertion des frondes subissent alors un accroissement intercalaire longitudinal très prononcé. Le rameau souche acquiert ainsi ses dimensions définitives. L'accroissement intercalaire est plus prononcé dans les régions supérieures du rameau souche que dans ses régions inférieures.

6° Que les rameaux souches entièrement développés, ne diffèrent des rameaux souches parvenus au stade 5 que par le durcissement de leurs tissus et le développement en rameaux de second ordre des cônes végétatifs issus de la bifurcation de leur sommet.

Une section radiale du cône végétatif d'un rameau souche parvenu au stade 1. montre une lame dermatogène superficielle à une ou plusieurs cellules apicales selon la direction de la section (2) *La paroi externe des éléments de ce dermatogène est extrêmement épaisse.* Le dermatogène recouvre une masse de méristème primitif dont les éléments externes sont plus volumineux que les éléments centraux. (3)

Une section radiale homologue du cône végétatif d'un rameau souche parvenu au stade 2 montre la même organisation, mais inférieurement le dermatogène se poursuit avec une assise épidermique, la région externe du méristème primitif se continue directement avec le tissu fondamental primaire, et sa région centrale se poursuit en un gros massif procambial qui à sa base, est déjà, reconnaissable pour un massif libéro-ligneux de cladode de la série XII.

Dans les rameaux souches parvenus au stade 3, le cône végétatif a encore la même structure mais on voit lorsque la section passe par un appendice qu'il se forme vers la base du cône un soulèvement du dermatogène provoqué par la multiplication des éléments superficiels du méristème ou du tissu fondamental sous-jacent. Les cellules du dermatogène dans la région soulevée se recloisonnent perpendiculai-

(1) Sur des échantillons plus avancés.

(2) Vu de face ce dermatogène présente plusieurs cellules apicales.

(3) Sur des sections transversales on reconnaît dans ce méristème autant de files cellulaires axiales qu'il y a de cellules apicales au dermatogène.

rement à la surface. On ne peut pas affirmer qu'il y ait une cellule apicale au sommet du dermatogène soulevé. Il n'y a pas de file cellulaire axiale dans le tissu fondamental recloisonné placé sous le dermatogène. Il n'y a rien dans ces jeunes frondes qui ressemble à une trace procambiale. Les frondes des rameaux souches sont donc de simples émergences des tissus superficiels. Elles grandissent d'abord rapidement, se courbent vers le cône, le dépassent, puis s'éteignent plus ou moins rapidement. La formation des frondes n'entraîne donc aucune modification dans la structure du cône végétatif *qui reste ainsi le même du début du stade 1 à la fin du stade 3.*

Dans les rameaux souches parvenus au stade 4, le cône végétatif se montre successivement aux divers états de la bifurcation d'un cône végétatif de cladode de la Série XII, avec cette variante toutefois que sur la périphérie externe du cône et à sa base se forment des appendices. On voit encore que chaque lobe du cône croît indépendamment de son voisin en ayant l'un et l'autre la structure d'un cône végétatif de rameau souche parvenu au stade 3. Les appendices sont d'abord localisés sur la face extérieure de ces nouveaux cônes. Le nombre des centres de formation des cônes de second ordre est ordinairement plus faible que le nombre des centres de formation du cône végétatif du cladode souche.

Le cône végétatif d'un rameau souche peut s'éteindre à tous les états de développement ci-dessus. Il peut demeurer au même stade de développement pendant un temps plus ou moins long et dans cet état rester tout à fait stationnaire pour reprendre ultérieurement la suite de ses développements (1). Il semble toutefois que les parties inférieures au point de végétation ainsi arrêté deviennent par cela même incapables de prendre ultérieurement un accroissement intercalaire longitudinal notable. Si l'arrêt de développement se prolonge, lors de la reprise de l'accroissement, il y a d'abord bifurcation du cône végétatif et ce sont les lobes de ce cône qui croissent alors chacun en un rameau aérien. Cela se produit fréquemment quand le cône végétatif est encore au stade 1. L'extinction définitive du cône végétatif d'un rameau souche est d'autant plus certaine que l'état stationnaire se pro-

(1) Les rameaux aériens de la griffe ne sont autre chose que des rameaux souches arrêtés dans leur développement.

duit à un stade plus avancé du développement. C'est au stade 1 que cet arrêt porte le moins de préjudice à la plante.

Il ressort de cette description :

1° Que tant que le rameau souche est en voie d'élongation apicale la structure de son cône végétatif est invariable et nous est bien connue c'est aux frondes près, celle du cône végétatif d'un cladode de branches simples dont les axes de figure ne sont pas dans le même plan. (Cladodes de la Série XII, Cladodes de la Série C).

2° Qu'après cette première période le cône végétatif se bifurque, et que les points de végétation issus de cette bifurcation donnent les rameaux de second ordre.

3° Qu'enfin il se produit un grand accroissement intercalaire longitudinal des régions intranodales. Cet accroissement a pour effet d'écarter les frondes, de les disperser, et, d'amener à l'air les autres rameaux aériens. A cette dernière période correspond le recloisonnement longitudinal de quelques éléments anatomiques et leur caractérisation définitive.

7. — Puisque le cône végétatif est invariable pendant toute l'élongation apicale du rameau souche, que la structure de la partie de ce rameau formée pendant cette période est également invariable, on peut, pendant toute la durée de cette période, appliquer au rameau souche la *Méthode d'Etude* DES POINTS DE VÉGÉTATION A STRUCTURE INVARIABLE; Méthode que j'ai exposée et appliquée déjà pages 291 à 307, ET EN DÉDUIRE la différenciation des tissus dans les régions des rameaux souches formés sous cette influence, *la différenciation des tissus* A UN NIVEAU DÉTERMINÉ dans le temps, reproduisant les structures des coupes transversales successives d'ensemble du cône végétatif d'un même rameau quand on descend de son sommet vers sa base. On voit ainsi :

1° Que la différenciation des tissus à un niveau déterminé d'un rameau souche (1) se fait de la même manière que la différenciation des tissus à un niveau homologue d'un cladode souterrain de la Série XII en pleine élongation.

2° Que la durée de la phase procambiale est souvent très longue.

3° Que le durcissement des éléments ligneux et des éléments mé-

(1) En dehors de ses régions d'insertion d'émergence et de bifurcation.

caniques ne se fait que longtemps après la formation de ces éléments (1).

On peut donc dire que la différenciation des tissus à un niveau déterminé se fait dans ces rameaux de la manière suivante :

La section transversale d'ensemble ne montre tout d'abord qu'une lame dermatogène dont les éléments ont des parois externes très épaisses, et sont allongés perpendiculairement à la surface libre du rameau, et sous ce dermatogène une masse de méristème primitif dont les éléments extérieurs sont plus petits que les éléments centraux. Parmi ces derniers il en est quelques uns qui sont comparables aux cellules axiales du sommet des branches simples.

Un peu plus tard la même section montre une enveloppe externe de dermatogène dont les éléments se cloisonnent activement et au-dessous une couche épaisse de tissu fondamental primaire. Le centre est occupé par un gros massif procambial plein. Plus tard encore la même section montre le dermatogène différencié en épiderme et de ci de là dans cet épiderme se forment quelques stomates (2). Le tissu fondamental commence à se différencier en trois zones concentriques. Le massif procambial présente les premiers phénomènes de la différenciation libéro-ligneuse. Le bois débute par deux trachées initiales voisines de la périphérie du faisceau, fort écartées l'une de l'autre. Ultérieurement d'autres trachées initiales se caractérisent successivement à la périphérie du massif entre les précédentes. Les deux premières trachées initiales peuvent donc être regardées comme des centres primitifs de différenciation ligneuse, les autres par opposition représentant *des centres secondaires de différenciation* (3).

Pour les centres primitifs comme pour les centres secondaires, la différenciation des éléments ligneux progresse du centre de développement vers le centre de figure commun, comme dans un faisceau poly-

(1) Ce long temps qui sépare deux stades de la différenciation des tissus qui se succèdent au contraire très rapidement dans la différenciation des tissus de la griffe est lié à l'accroissement intercalaire que ces parties ont à subir ultérieurement.

(2) La formation de ces stomates ne présente aucune particularité intéressante.

(3) Bien qu'il ne se forme dans les lames ligneuses issues des centres secondaires de différenciation ligneuse du massif libéro-ligneux des rameaux souches de *Psilotum* que des éléments primaires, il n'y a nullement contradiction entre l'appellation de ces centres secondaires de différenciation et les éléments qui sont sous leur dépendance. Cette différenciation tardive de certains centres de développement très fréquente chez les Cryptogames vasculaires est très fréquente aussi dans le point de végétation de la tige des Phanérogames, où il est bien connu qu'à un niveau déterminé suffisamment rapproché du sommet végétatif les divers faisceaux ne sont pas au même degré de différenciation.

centre irrégulier. Chacune des lames ligneuses est d'ailleurs formée des mêmes éléments. A ce moment il ne se caractérise que les premiers éléments ligneux de chaque lame convergente. On reconnaît quelques cellules grillagées en voie de formation entre les centres ligneux. Tant que la période d'accroissement intercalaire longitudinal n'est pas écoulée, les tissus demeurent dans le même état. Dès que cette période est arrivée on voit la différenciation des tissus s'achever. Les stomates s'ouvrent sur les parties amenées à la surface du sol, il se forme de nouveaux stomates. Les cellules de la région superficielle du tissu fondamental se chargent de chlorophylle, l'asparagine disparaît (1). Les éléments de l'assise moyenne du tissu fondamental durcissent leurs parois. La différenciation et l'épaississement des parois des éléments ligneux progresse rapidement des trachées initiales vers le centre de figure. Elle s'élargissent en s'avancant vers le centre et parfois se rejoignent avant de l'avoir atteint. Les cellules grillagées se caractérisent. Les fibres primitives centrales épaississent leurs parois. Au début de cet épaississement, ces fibres primitives ont l'aspect de collenchyme. Les éléments de la gaine protectrice prennent leur aspect définitif.

Les quelques variantes que l'on peut observer au cours de cette différenciation des tissus sont les suivantes. Dans les régions inférieures du rameau souche. 1° Les stomates sont moins nombreux, ils ne s'ouvrent pas ou même ne se forment pas. 2° Les éléments de l'assise externe du tissu fondamental sont moins dissociés, leurs méats sont moins grands et moins nombreux. 3° La gaine mécanique s'étend jusqu'à la gaine protectrice et plusieurs de ces parois commencent déjà à se gélinifier. 4° Les fibres primitives centrales sont moins fortement épaissies, elles demeurent collenchymateuses. Elles sont moins nombreuses qu'à un niveau plus élevé.

Si la section transversale d'ensemble dont on vient d'étudier la différenciation passe par le niveau d'insertion d'une fronde, on voit là où sera la fronde, les cellules méristématiques contiguës au der-

(1) J'insiste fortement sur cette coïncidence constante de la disparition de l'asparagine lors de l'apparition de la chlorophylle dans les plantes vertes. Je puis dire que presque toutes les fois que dans une plante bien vivante j'ai vu l'asparagine diminuer ou disparaître, j'ai vu apparaître la chlorophylle ou j'ai vu s'en former de nouvelles quantités. N'y a-t-il pas dans ce fait l'indication d'une liaison entre l'urée végétale d'une part et le pigment vert d'autre part. L'asparagine serait-elle la matière première d'où dérive la chlorophylle? Le pigment chlorophyllien ne serait-il qu'un des produits dérivés de la transformation de l'asparagine. Je le crois sans cependant pouvoir l'affirmer expérimentalement.

matogène se recloisonner, il en résulte un bombement de la surface. les éléments du dermatogène ainsi soulevés se cloisonnent perpendiculairement à la surface. Bientôt toute division cesse et l'accroissement s'éteint dans ces régions lorsque se produit l'élongation intercalaire.

Des sections longitudinales du point de végétation de rameaux souches pratiquées dans des azimuts déterminés, sur des échantillons convenablement choisis, et les sections transversales successives de points de végétation correspondants, nous apprennent encore que le cône végétatif comprend une lame externe de dermatogène dont les cellules sont très allongées perpendiculairement à la surface, dont la paroi externe est extrêmement épaissie. Dans ce dermatogène, vu de face, on reconnaît plusieurs cellules comparables à des cellules apicales. Le dermatogène recouvre une masse de méristème primitif dont les éléments externes sont plus grands que les éléments centraux, parmi ceux-ci on reconnaît autant de files cellulaires axiales qu'il y a de cellules apicales au dermatogène. Inférieurement le dermatogène se poursuit par un épiderme à stomates. La région externe du méristème primitif se poursuit par une masse de tissu fondamental primaire qui se différencie ultérieurement en plusieurs zones. La région centrale du méristème se poursuit par un gros cordon procambial dont j'ai fait connaître la différenciation ci-dessus.

Lorsque la section radiale rencontre de jeunes frondes, on reconnaît que la fronde résulte d'un soulèvement du dermatogène provoqué par le recloisonnement de quelques cellules méristématiques superficielles. Au début le dermatogène soulevé semble parfois présenter une cellule apicale. Doit-on la regarder comme une cellule initiale du dermatogène de la fronde, je ne le crois pas. La région centrale du méristème primitif de la fronde ne se transforme pas en procambium.

Tant que le rameau souche est en pleine élongation la différenciation des tissus y suit la même marche.

8. — En étudiant la différenciation des tissus aux divers niveaux de la bifurcation des rameaux souches sur une suite d'échantillons choisis à cette effet depuis l'instant où la bifurcation débute jusqu'à l'instant où la bifurcation achevée a acquis ses dimensions définitives, on voit :

1° Que la différenciation des tissus aux divers niveaux de la région de bifurcation se fait comme je l'ai indiqué aux divers niveaux de la région de bifurcation d'un cladode souterrain de la série XII. Cependant, le stade procambial persiste plus longtemps, les éléments ligneux ne s'épaississent qu'après l'accroissement intercalaire longitudinal, les fibres primitives centrales ne s'épaississent également que tardivement. Le tissu fondamental primaire se différencie en trois zones; une zone profonde formée d'éléments plus petits à parois minces, une zone moyenne composée d'éléments mécaniques et une zone externe de parenchyme herbacé. Le dermatogène donne un épiderme non villos à stomates. Les frondes ne diffèrent pas de ce que nous les avons vues sur la région moyenne des rameaux souches. Je ne crois pas utile de répéter ici le détail de la différenciation des tissus au divers niveaux de la région de bifurcation.

2° Que les régions de bifurcations subissent une grande élongation intercalaire longitudinale dans leurs parties intranodales.

On connaît donc maintenant, sauf les particularités dépendantes de la valeur morphologique spéciale des rameaux, la structure des rameaux aériens souches dans toute leur étendue, à tous les âges; et la différenciation de leurs tissus à tous leurs niveaux.

9. — Dans les rameaux souches ayant la valeur morphologique de cladodes à développement sympodique, le mode de développement du cône végétatif se fait de la même manière que dans les rameaux ordinaires, sauf dans les régions d'émergence de leurs branches constituantes. La différenciation des tissus s'y fait de la même manière. Dans les points d'émergence le développement du cône végétatif du rameau et la différenciation de ses tissus présentent certaines particularités que je vais exposer. On sait que pour produire un de ces rameaux souches spéciaux, le cône végétatif d'un rameau ordinaire étant au stade 1 au stade 2 ou au stade 3 de son développement (1) l'un des centres de formation de ce cône s'éteint, devient latéral alors que le reste du cône continue de croître en conservant sa forme (2). Le point de végétation arrêté n'a qu'une cellule apicale il produit à sa base et à sa périphérie externe deux mamelons qui

(1) Exceptionnellement aussi pendant le stade 4.

(2) Généralement l'un des centres actifs du cône restant se divise pour réparer la perte qui vient d'être faite.

deviendront deux frondes coalescentes à leur base (1). Ces deux frondes connées ont été regardées bien à tort par quelques auteurs comme des frondes bifides. Ce sont les seuls appendices que développe la branche simple aérienne qui vient émerger à la surface du rameau souche. On sait de plus que de telles émergences de branches simples peuvent se produire sur toute la surface du rameau souche et en nombre quelconque. Si donc on prend une suite d'échantillons montrant ces rameaux souches spéciaux à tous les stades de leur développement, et plus particulièrement à tous les stades du développement de leurs émergences, on reconnaît.

1° Que sauf dans les régions et pendant le temps où se produit une émergence, la forme et la structure du cône végétatif sont identiques à la forme et à la structure du cône végétatif des rameaux souches ordinaires parvenus au même stade de développement.

2° Que par suite, à l'exception des périodes où se produisent des émergences, le développement du cône végétatif se fait de la même manière que dans les rameaux souches ordinaires, c'est-à-dire que ce cône végétatif a une structure invariable pendant toute la période d'élongation rapide, qu'ultérieurement il se bifurque et qu'après cette phase seulement se produit l'élongation intercalaire des régions comprises entre les insertions des appendices.

3° Que sauf dans les régions d'émergence la structure du rameau est la même que dans les rameaux souches ordinaires et que cette structure est invariable dans toute l'étendue du rameau.

4° Que par suite sauf dans les régions d'émergence des branches simples, la différenciation des tissus se fait de la même manière que dans les rameaux souches ordinaires.

5° Que pour toute émergence nouvelle, le cône végétatif du rameau à développement sympodique passe par la même suite d'états successifs suite que j'ai décrite ci-dessus.

6° Que comme les niveaux homologues des régions d'émergence des branches simples présentent la même structure, ces niveaux homologues présentent le même mode de différenciation.

7° Que par suite on peut appliquer à la détermination de la différenciation des tissus dans ces régions la *Méthode de détermination*

(1) Ces frondes se développent comme toutes les autres frondes de la plante.

*de la différenciation des tissus* DANS LES ORGANES A VARIATIONS PÉRIODIQUES, Méthode dont le principe est indiqué pages 308 à 315 et dont l'application au cas particulier que l'on étudie ici comporte les mêmes simplifications que celles qui ont été faites dans le cas indiqué. L'application de cette méthode donne les résultats suivants :

α) — Dans la partie moyenne des régions d'émergence, une section transversale d'ensemble montre d'abord une lame dermatogène superficielle enveloppant une masse de méristème primitif dont une des cellules axiales, difficile à reconnaître, est isolée des autres. Ultérieurement la même section montre le méristème primitif différencié en tissu fondamental primaire et en deux masses procambiales, l'une centrale volumineuse, l'autre latérale grêle plus ou moins rapprochée de la surface. Plus tard la même section montre le tissu fondamental et la masse procambiale centrale se différenciant comme les tissus de même nom d'un rameau souche ordinaire, la petite masse procambiale latérale se différenciant comme un faisceau bicentre grêle.

β) — Dans la partie inférieure des régions d'émergence, une section transversale d'ensemble montre d'abord une lame dermatogène enveloppant une masse de méristème primitif, une des cellules axiales du méristème est très légèrement écartée des autres. Ultérieurement la même section montre le méristème primitif différencié en tissu fondamental primaire et en une seule masse procambiale volumineuse lobée sur l'un de ses côtés. Plus tard la même section montre que le dermatogène, le tissu fondamental et la masse procambiale se différencient comme les tissus de même nom d'un rameau ordinaire, toutefois dans le lobe formé par la masse procambiale, la différenciation des éléments libéro-ligneux se fait *comme dans un faisceau bicentre plus ou moins fortement coalescent à un massif libéro-ligneux de même âge.*

γ) — Dans la partie tout à fait supérieure de la région d'émergence, la section transversale d'ensemble montre une lame dermatogène bombée d'un côté, avec cellule apicale au sommet du bombement.

Le dermatogène enveloppe une masse de méristème primitif, là où ce tissu correspond au bombement du dermatogène, on y reconnaît une file de cellules axiales. Ultérieurement la même section montre le dermatogène en voie d'extinction sur la région bombée, sa cellule apicale en voie d'hypertrophie. Le méristème primitif contigu

à cette région du dermatogène semble aussi s'éteindre. Le reste du méristème primitif se différencie en tissu fondamental primaire et en une masse procambiale volumineuse centrale. Plus tard la partie du dermatogène soulevée et le méristème sous-jacent s'éteignent et dès lors demeurent invariables, le reste du dermatogène, le tissu fondamental, la masse procambiale centrale se différencient comme les tissus de même nom d'un rameau souche ordinaire.

Les régions d'émergence ayant toutes la même structure, le même mode de développement et par conséquent la même marche de la différenciation de leurs tissus à leurs divers niveaux, on connaît par ce qui précède le développement, la structure, et la différenciation des tissus des rameaux souches ayant la valeur morphologique de cladodes à développement sympodique dans toute leur étendue, et à tous les âges.

10. — Dans les rameaux souches ayant la valeur morphologique d'un sympode de cladodes, le développement de leur cône végétatif et la différenciation de leurs tissus se font de la même manière que dans les rameaux ordinaires et dans les rameaux à développement sympodique sauf dans les régions d'émergence de leurs cladodes. En ces points spéciaux le développement du cône végétatif du rameau et la différenciation de ses tissus présentent certaines particularités que je vais exposer. On sait que pour produire ces sympodes de cladodes le cône végétatif d'un rameau ordinaire, ou d'un rameau à développement sympodique étant au stade 4 de son développement, si l'un des cônes végétatifs produits s'éteint alors que l'autre continue de croître en conservant sa forme (1), le cône végétatif arrêté présente plusieurs cellules apicales, il produit à sa base et à sa périphérie externe quelques mamelons qui deviendront des frondes (2). Ces frondes ne sont pas toutes connées à leur base. Le cône végétatif usurpateur semble prolonger directement le rameau souche. Le même fait peut d'ailleurs se répéter plusieurs fois (3).

(1) Généralement les centres du cône usurpateur se divisent pour réparer la perte qui vient d'être faite.

(2) Si l'extinction du cône faible se fait plus tardivement, le cône éteint se montrera entouré de petits appendices frondacés sur toute sa périphérie.

(3) On voit que dans ces rameaux souches spéciaux entrent à la fois, un rameau souche ordinaire, un rameau aérien de second ordre, et parfois des rameaux aériens d'un ordre plus élevé.

Si donc sur une suite d'échantillons convenablement choisis on suit ce rameau souche spécial à tous les stades de son développement et plus particulièrement à tous les stades du développement des émergences de ses cladodes constituants on reconnaît :

1<sup>o</sup> Que les conclusions énoncées page 426 sous les numéros 1<sup>o</sup>, 2<sup>o</sup>, 3<sup>o</sup>, 4<sup>o</sup> s'appliquent encore ici sans modification. (1).

2<sup>o</sup> Que pour toute émergence nouvelle de cladode, le cône végétatif du rameau repasse par la même suite d'états successifs suite que j'ai décrite ci-dessus, et par conséquent que les conclusions énoncées en 6<sup>o</sup> et 7<sup>o</sup> page 426 s'appliquent encore et donnent comme résultats.

α) -- Dans la partie moyenne des régions d'émergence une section transversale d'ensemble montre d'abord une lame dermatogène superficielle enveloppant une masse de méristème primitif, dont un groupe de cellules axiales est isolé des autres. Ultérieurement la même section montre le méristème primitif différencié en tissu fondamental primaire et en deux masses procambiales, l'une centrale volumineuse l'autre latérale grêle plus ou moins rapprochée de la surface. Plus tard la même section montre le tissu fondamental et la masse procambiale centrale se différenciant comme les tissus de même nom d'un rameau souche ordinaire, la petite masse procambiale latérale se différenciant comme un faisceau polycentre irrégulier grêle.

β) — Dans la partie inférieure des régions d'émergence, une section transversale d'ensemble montre d'abord une lame dermatogène enveloppant une masse de méristème primitif, tout un groupe de cellules axiales est légèrement écarté des autres. Ultérieurement la même section montre le méristème primitif différencié en tissu fondamental primaire et en une masse procambiale centrale volumineuse présentant sur l'un de ses côtés un gros lobe. Plus tard la même section montre que le dermatogène, le tissu fondamental et la masse procambiale se différencient comme les tissus de même nom d'un rameau souche ordinaire, toutefois dans la région voisine du lobe et dans le lobe formé par la masse procambiale la différenciation se fait comme *dans un faisceau polycentre irrégulier plus ou moins fortement coalescent à un massif libéro-ligneux de même âge et de même nature.*

(1) Il convient d'ajouter que partout où dans ces comparaisons il est dit rameau souche ordinaire, on doit mettre ici rameau souche ayant la valeur d'un sympode de cladodes.

7) — Dans la partie tout à fait supérieure de la région d'émergence, la section transversale d'ensemble montre une lame dermatogène bombée d'un côté avec plusieurs cellules apicales (1) au sommet du bombement. Le dermatogène enveloppe une masse de méristème primitif. Là où ce tissu correspond au bombement du dermatogène on y reconnaît plusieurs files de cellules axiales. Ultérieurement la même section montre le dermatogène en voie d'extinction sur la région bombée, le méristème contigu semble aussi s'éteindre. Le reste du méristème primitif se différencie en tissu fondamental primaire et en une masse procambiale volumineuse centrale. Plus tard la partie du dermatogène soulevée et le méristème sous-jacent s'éteignent et dès lors demeurent invariables, le reste du dermatogène, le tissu fondamental, la masse procambiale centrale se différencient comme les tissus de même nom d'un rameau souche ordinaire (2). (3).

Les régions d'émergences de cladodes ayant toutes la même structure, le même mode de développement et par conséquent la même marche de la différenciation de leurs tissus à leurs divers niveaux, on connaît par ce qui précède le développement, la structure et la différenciation des tissus des rameaux souches ayant la valeur morphologique de sympodes de cladodes dans toute leur étendue et à tous les âges.

Les rameaux souches peuvent s'arrêter à tous les états de développement, quelle que soit leur valeur morphologique particulière. En particulier ils peuvent demeurer longtemps au stade 1, la région inférieure du rameau ayant déjà une grande longueur. Les rameaux aériens de la griffe du *Psilotum triquetrum* ne sont que des rameaux ainsi arrêtés. Ils peuvent aussi demeurer longtemps au stade 5 avant de subir l'accroissement intercalaire, c'est alors que se produisent souvent ces rameaux souches reliés à la griffe souterraine par un sympode de cladodes aériens très courts. Dans les rameaux ainsi arrêtés, la différenciation des tissus reste en suspens au stade où

(1) Dont une seule peut être rencontrée par la section transversale d'ensemble considérée. L'existence de ces cellules apicales est mise en évidence par des coupes parallèles à la surface. Ces cellules apicales ne sont d'ailleurs, comme sur tous les autres rameaux, bien reconnaissables que quand elles se sont hypertrophiées après extinction.

(2) Très ordinairement la région moyenne du méristème primitif se prolonge en un cordon procambial coupé très obliquement.

(3) Très ordinairement la section considérée coupe quelques appendices du cladode émergent.

l'arrêt de développement se produit, de sorte que parmi les rameaux aériens d'une griffe de *Psilotum* on peut en trouver où la différenciation des tissus se répartit sur une très grande longueur alors que sur d'autres la différenciation se fait dans l'espace de quelques millimètres.

11. — Les rameaux souches du *Psilotum complanatum* ne diffèrent pas sensiblement des rameaux souches du *Psilotum triquetrum*.

Les rameaux souches du *Psilotum flaccidum* sont un peu aplatis, ce sont des cladodes à développement sympodique.

Les rameaux souches du *Psilotum capillare* ressemblent à s'y méprendre aux premiers cladodes souches des jeunes *Psilotum triquetrum* et aux cladodes souches si grêle que cette même espèce produit lorsqu'on en provoque l'étiollement dans un milieu chaud et humide. Les rameaux souches du *Psilotum capillare* sont toujours des cladodes à développement sympodique, à branches fortement coalescentes non fasciées dans le même plan.

## § II.

### STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT DES RAMEAUX AÉRIENS DE 2<sup>ème</sup>, 3<sup>ème</sup> ... n<sup>ème</sup> ORDRE.

1. — Sauf dans leur région inférieure, la structure des rameaux aériens de second et de troisième ordres développés est la même que celle de la région supérieure des rameaux souches, un peu simplifiée en ce sens que le nombre des lames ligneuses et des groupes d'éléments libériens du massif libéro-ligneux est moins élevé, et que tout l'ensemble du massif libéro-ligneux est plus grêle (1). La structure de la région de bifurcation des rameaux de second et de troisième ordres développés est la même que celle de la région de bifurcation d'un rameau souche développé. La description donnée pages 405 à 409 de la structure de la région de bifurcation d'un rameau souche développé fait connaître la structure de la région inférieure des rameaux de second et troisième ordres.

Pendant toute la durée de l'élongation apicale des rameaux aériens

(1) Le nombre des angles saillants de la section d'ensemble des rameaux de second et de troisième ordres est moindre que celui des angles de la section des rameaux souches.

de second et de troisième ordres, leur cône végétatif a la forme et la structure du cône végétatif d'un rameau souche parvenu au stade 3 de son développement. Après cette période d'élongation apicale, le cône végétatif se bifurque comme il est dit pour les rameaux souches parvenus au stade 4. Ultérieurement se produit plus ou moins rapidement, parfois très longtemps après une élongation intercalaire longitudinale des régions intranodales et finalement le durcissement des tissus.

La différenciation des tissus se fait dans les rameaux aériens de 2<sup>me</sup> et de 3<sup>me</sup> ordres comme dans les rameaux souches. Aux divers niveaux de leur région de bifurcation, la différenciation se fait comme elle se fait aux niveaux homologues de la bifurcation d'un rameau souche.

On connaît donc les rameaux aériens de 2<sup>me</sup> et 3<sup>me</sup> ordres dans toute leur étendue, à tous les stades de leur développement. Il suffit pour compléter nos connaissances sur ce sujet de faire remarquer que ces rameaux de deuxième et de troisième ordres ont plus fréquemment que les rameaux souches la valeur morphologique de cladodes à développement sympodique.

En résumé les rameaux aériens de deuxième et de troisième ordre diffèrent surtout des rameaux souches par la structure de leur région inférieure. Ce fait s'explique tout naturellement *par la différence des rapports de ces rameaux*. Les rameaux aériens de second et de troisième ordre se relient à la partie supérieure d'un rameau aérien dont ils ne sont qu'une branche de bifurcation.

2. — Les rameaux aériens d'un ordre plus élevé ont une structure un peu différente de celle des rameaux aériens inférieurs. Je prendrai comme type des rameaux aériens supérieurs les rameaux aériens de cinquième ordre du *Psilotum triquetrum*. On sait déjà que ces rameaux ont la valeur morphologique de cladodes à développement sympodique.

Une section transversale d'ensemble d'un rameau aérien de cinquième ordre développé, pratiquée dans sa région moyenne, loin des points d'émergence de ses branches constituantes, a un contour sensiblement triangulaire à angles mousses. Cette section montre .

1° Un seul massif libéro-ligneux central sorte de faisceau tricentre irrégulier ;

Fig. 183.

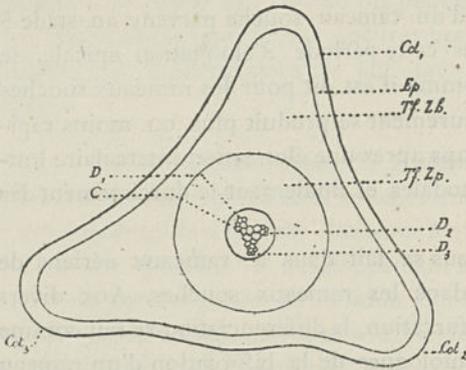


Fig. 183.—Section transversale d'ensemble de la région moyenne d'un rameau aérien de cinquième ordre de *Psilotum triquetrum*. Ce rameau est triquètre. Son développement est complètement terminé.

D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub>. Centres de différenciation de la masse ligneuse.

Tf Zp. Zone profonde du tissu fondamental. Elle correspond à la gaine mécanique et à la zone profonde du tissu fondamental des rameaux souches.

Cot. Côtes du rameau.

Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

Fig. 184.

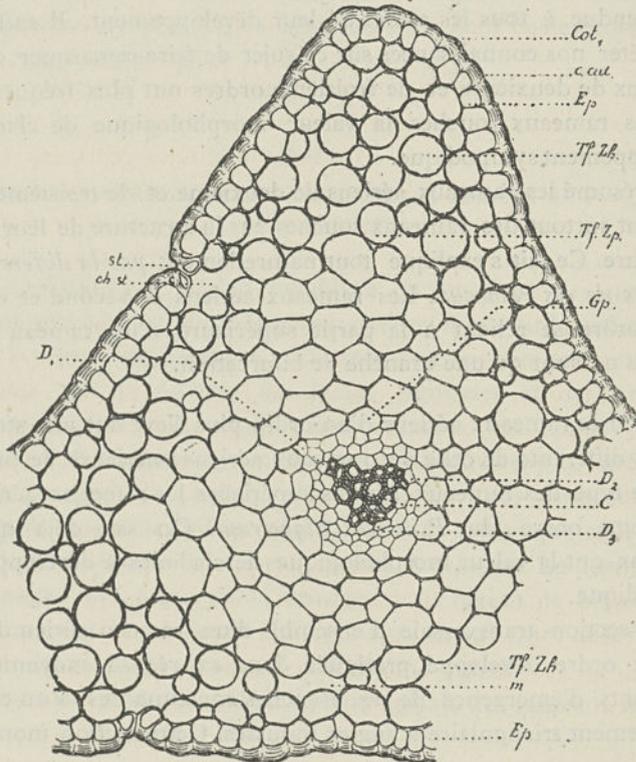


Fig. 184. — Même section transversale grossie.

2° Autour de ce massif une gaîne protectrice;

3° Entre la gaîne protectrice et l'épiderme, une masse de tissu fondamental primaire;

4° Une assise épidermique superficielle.

L'épiderme et la gaîne protectrice ont la même structure que sur les rameaux aériens de second ordre. Le tissu fondamental est ordinairement différencié en deux zones, une zone superficielle parenchymateuse herbacée dont la structure est identique à celle du parenchyme herbacé superficiel des rameaux souches, et une zone profonde formée de grandes cellules à parois incolores légèrement épaissies. Ces éléments sont allongés longitudinalement, leurs cloisons transversales sont légèrement obliques. Ce sont ces cellules profondes du tissu fondamental qui avec l'épiderme et le bois forment la charpente solide de cette partie de la plante. Cette assise correspond à la fois à la gaîne mécanique et à la zone profonde des rameaux souches.

Le massif libéro-ligneux présente trois lames ligneuses primaires inégales convergentes au centre du rameau, isolées l'une de l'autre à la périphérie du massif par trois îlots de cellules grillagées. Ces îlots libériens se relient l'un à l'autre par des ponts grêles qui séparent les trachées initiales de chaque lame ligneuse de la gaîne protectrice, ils sont reliés aux éléments ligneux par des fibres primitives. Les centres de développement de l'étoile ligneuse primaire sont indiqués par trois trachées initiales externes très grêles voisines de la périphérie du massif, inégalement distantes les unes des autres (1). Contre ces trachées, entre elles et le centre de figure de l'ensemble, on voit d'autres trachées plus grosses que les précédentes puis des vaisseaux scalari-formes grêles. Ces derniers occupent le centre du massif ligneux. Il n'y a pas de fibres primitives durcies au centre de figure du faisceau, les vaisseaux scaliriformes des trois lames convergentes se touchent l'un l'autre. La structure des éléments ligneux et libériens de ce massif est la même que celle des éléments de même nom du massif libéro-ligneux d'un cladode de trois branches grêles fortement coalescentes et dont les axes de figure ne sont pas dans le même plan.

Si l'on poursuit un rameau de cinquième ordre de sa région moyenne vers sa région antérieure, on voit la même structure se con-

(1) Souvent les pointes de l'étoile ligneuse correspondent aux faces du contour de la section d'ensemble et non à ses angles.

server à cela près que de distance en distance, au niveau des angles, on voit se détacher une fronde. Chacune de ces frondes est solitaire, sa structure et ses rapports sont identiques à la structure et aux rapports des frondes des rameaux souches.

Fig. 185.

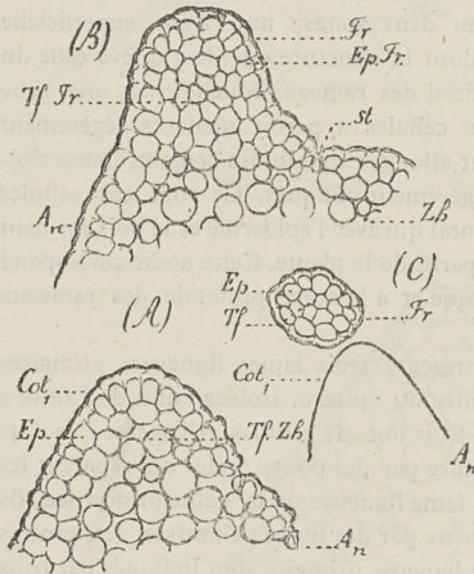


Fig. 185. — Sections transversales d'ensemble pratiquées à divers niveaux de la région d'émergence d'une fronde.

An. Rameau aérien de cinquième ordre ou cladode de cinquième ordre.

Cot. Côte sur laquelle se fait l'émergence.

Fr. Fronde émergente.

Ep. Fr. Epiderme de la fronde.

St Stomates.

Tf. Fr. Tissu fondamental de la fronde.

(A). — Section pratiquée au-dessous de l'insertion de la fronde.

(B). — Section pratiquée dans la région moyenne de l'insertion de la fronde.

(C). — Section pratiquée au-dessus de la région d'insertion de la fronde.

En continuant de s'élever le long du rameau de cinquième ordre, on rencontre plus ou moins rapidement une région d'émergence de branche simple. La structure de cette région d'émergence à ses divers niveaux est identique à celle que j'ai fait connaître dans les régions d'émergence des branches simples des rameaux souches à développement sympodique, à cela près pourtant que le massif libéro-ligneux principal du rameau de cinquième ordre est très grêle et rappelle un faisceau tricentre irrégulier (1). La gaine mécanique est aussi bien moins accusée dans les rameaux de cinquième ordre que dans les rameaux souches. Au-delà de cette région d'émergence, le rameau reprend sa structure initiale, puis les mêmes faits se répètent jusque vers la partie antérieure du rameau.

(1) Parfois mais exceptionnellement le faisceau bicentre de la branche émergente reste à l'état procambial.

Fig. 186.

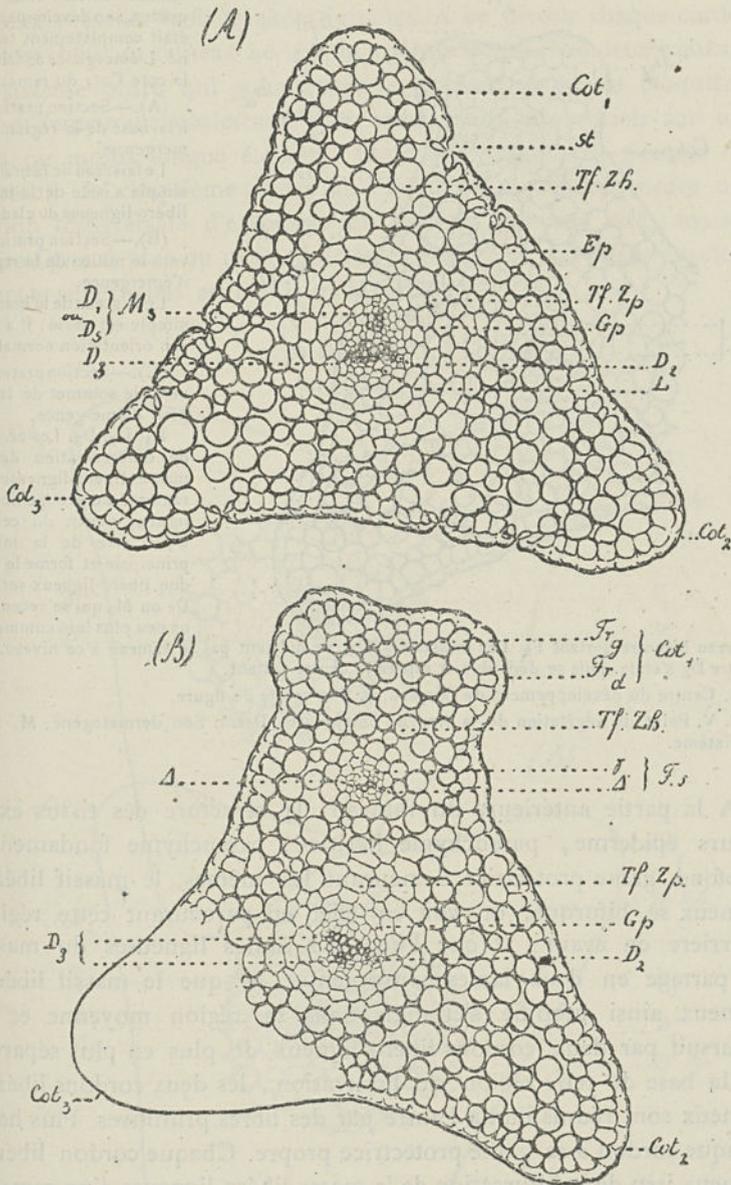
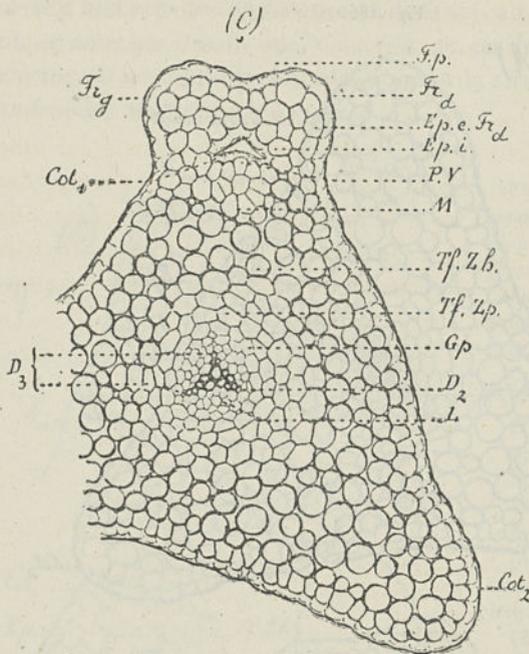


Fig. 186. — Sections transversales d'ensemble pratiquées à divers niveaux de la région d'émergence d'une des branches simples constituantes d'un rameau aérien de cinquième ordre



faisceau bicentre sortant  $F_s$ . Les masses  $D_2$ ,  $D_3$ , ne quittent pas le rameau à ce niveau. Le centre  $D_3$  s'étale, puis se dédouble et répare le centre sortant.

$\Delta$ . Centre du développement du faisceau,  $\gamma$ . Son centre de figure.

P. V. Point de végétation de la branche émergente. Derm. Son dermatogène. M. Son Méristème.

A la partie antérieure du rameau, la structure des tissus extérieurs épiderme, parenchyme herbacé, parenchyme fondamental profond, gaine protectrice demeurant les mêmes, le massif libéro-ligneux se bifurque, on voit en effet en parcourant cette région d'arrière en avant, 1° que l'une des lames ligneuses du massif se partage en deux lames convergentes, 2° que le massif libéro-ligneux ainsi modifié s'étrangle dans sa région moyenne et se poursuit par deux cordons libéro-ligneux de plus en plus séparés. A la base de cette région de bifurcation, les deux cordons libéro-ligneux sont réunis l'un à l'autre par des fibres primitives. Plus haut chaque cordon a sa gaine protectrice propre. Chaque cordon libéro-ligneux issu de la bifurcation de la masse libéro-ligneuse d'un rameau de cinquième ordre comprend une lame ligneuse irrégulière entourée d'éléments libériens. Plus haut par suite de la division d'une partie

de *Psilotum triquetrum*. Le rameau aérien était triquètre, son développement était complètement terminé. L'émergence se fait sur la cote  $Col_1$  du rameau.

(A).—Section pratiquée à la base de la région d'émergence.

Le faisceau de la branche simple s'isole de la masse libéro-ligneuse du cladode.

(B).—Section pratiquée vers le milieu de la région d'émergence.

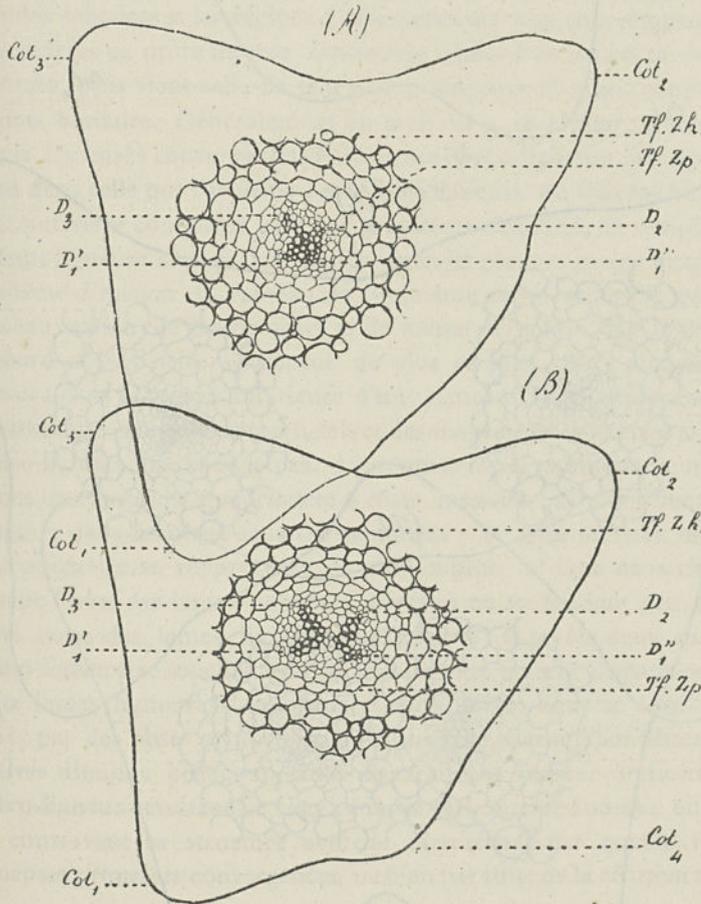
Le faisceau de la branche simple est isolé, il a pris son orientation normale.

(C).—Section pratiquée vers le sommet de la région d'émergence.

$D_1$ ,  $D_2$ ,  $D_3$ . Les centres de différenciation de la masse libéro-ligneuse du rameau. Le groupe libéro-ligneux voisin du centre  $D_1$  s'isole de la masse principale et forme le cordon libéro-ligneux sortant  $D_s$  ou  $M_s$  qui se reconnaît un peu plus loin comme un

de la lame ligneuse en deux lames convergentes, le cordon libéro-ligneux présente trois trachées initiales. A ce niveau chaque cordon pénètre dans un rameau aérien de sixième ordre. Les deux rameaux de sixième ordre qui poursuivent un rameau aérien de cinquième ordre demeurant coalescents par leurs tissus superficiels sur une plus ou moins longue étendue. Dans cette région de passage des rameaux de cinquième ordre aux rameaux de sixième ordre une section transversale d'ensemble du rameau présente deux massifs libéro ligneux plus ou moins écartés. La structure des tissus enveloppants et superficiels est d'ailleurs invariable.

Fig. 187.



(c)

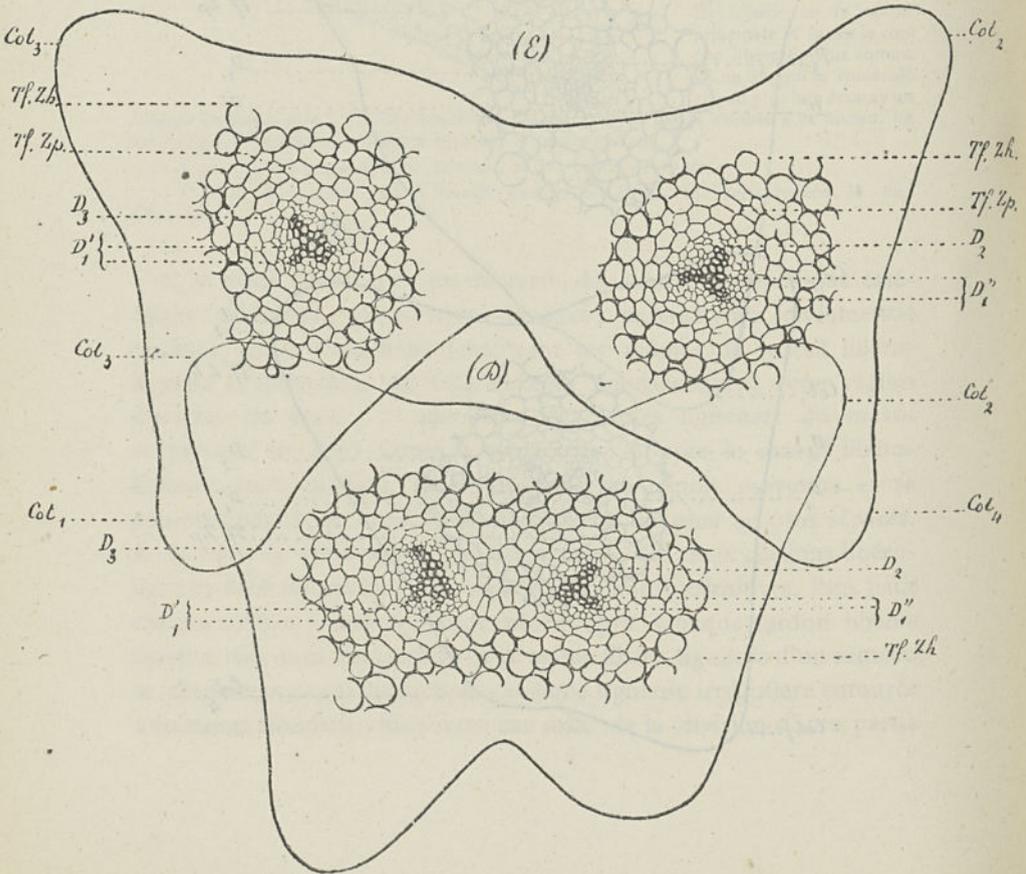
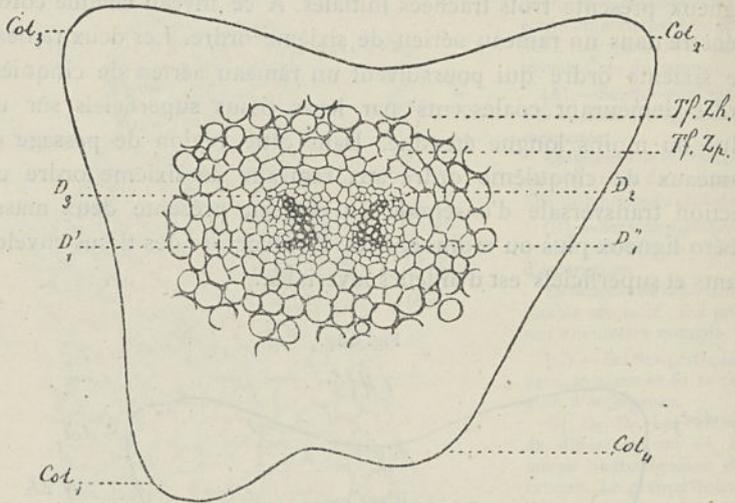


Fig. 187. — Sections transversales d'ensemble pratiquées à divers niveaux de la région de bifurcation d'un rameau aérien de cinquième ordre de *Psilotum triquetrum*, dont le développement est complètement terminé.

- (A). — Section pratiquée à la base de la région de bifurcation.
- (B). — Section pratiquée vers le quart inférieur de la région de bifurcation.
- (C). — Section pratiquée vers le tiers inférieur de la région de bifurcation.
- (D). — Section pratiquée vers le milieu de la région de bifurcation.
- (E). — Section pratiquée vers le quart supérieur de la région de bifurcation.

En poursuivant un rameau aérien de cinquième ordre de sa région moyenne vers sa base on trouve la même organisation que celle qu'on a rencontrée en s'élevant vers sa partie supérieure à cela près que les frondes solitaires et les régions d'émergence des branches simples sont rencontrées en ordre inverse. On trouve d'abord la structure de leur sommet, puis vient celle de leur région moyenne et enfin celle de leur région basilaire. Généralement en arrivant à ce niveau, l'une des lames ligneuses convergentes de la masse libéro-ligneuse principale se fond dans celle qui l'avoiisine, et la lame ligneuse du faisceau bicentre rentrant vient compléter plus bas le système simplifié, en remplaçant la lame ligneuse manquante. Après un trajet plus ou moins long dans la même direction le rameau de cinquième ordre se fascie avec un rameau aérien de même ordre et de même structure. La fasciation d'abord superficielle s'accroît de plus en plus. A ce moment on pénètre dans la région antérieure d'un rameau de quatrième ordre. La structure des tissus superficiels et des tissus enveloppant les massifs libéro-ligneux ne change pas. Le contour de la section à ce niveau figure une sorte de quadrilatère à côtés inégaux. En continuant de marcher dans le même sens on remarque : 1° Que les deux massifs libéro-ligneux se rapprochent de plus en plus. 2° Que dans chaque groupe l'une des lames ligneuses disparaît en se fondant peu à peu dans l'une des lames ligneuses voisines. 3° Que les deux massifs libéro-ligneux se touchent par la face ou s'est faite la disparition des deux lames ligneuses, les deux massifs libéro-ligneux sont alors reliés par des fibres primitives. 4° Plus bas le nombre des fibres primitives diminue beaucoup, elles disparaissent même. 5° Le massif libéro-ligneux résultant de cette réunion se poursuit au-delà, ou bien en conservant sa structure actuelle caractérisée par quatre lames ligneuses primaires convergentes, ou bien par suite de la réunion d'une

des quatre lames ligneuses à l'une de ses voisines par un massif libéro-ligneux identique au massif libéro-ligneux des rameaux aériens de cinquième ordre.

3. — Si sur une série d'échantillons convenablement choisis, on suit le développement d'un rameau de cinquième ordre depuis l'instant de son apparition jusqu'à son développement complet, on observe la suite des faits ci-après.

1° Au moment de sa formation le cône végétatif du rameau aérien de cinquième ordre est un mamelon peu saillant dans lequel on ne reconnaît que deux centres de formation et deux cellules apicales (1). A ce moment il ne se forme d'appendices que sur la région libre de la périphérie du cône végétatif et à la base de ce cône.

2° Un peu plus tard, l'un des centres de formation du cône végétatif se divise. Le point de végétation présente alors trois centres de formation non en ligne droite et trois cellules apicales.

3° Ultérieurement le cône végétatif du rameau croît en conservant sa forme, son dermatogène possède trois cellules apicales. De nouveaux appendices se forment alors sur tout le pourtour du cône. Les plus jeunes frondes sont les plus proches du sommet. Les frondes croissent d'abord plus vite que le point de végétation, elles le recouvrent et l'abritent.

4° Un peu plus tôt un peu plus tard, au cours du stade 3, on voit l'un des centres de formation du cône se ralentir alors que le reste croît en conservant sa forme. Bientôt le centre éteint (2) devient latéral; le reste du cône poursuit directement le rameau. Puis l'un des centres restés actifs se divise en deux, le cône ainsi complété reprend sa forme et sa structure premières. Tout en s'éteignant le centre ralenti produit sur sa face externe et à sa base *deux mamelons frondacés qui, ULTÉRIEUREMENT, paraissent connés à leur base* (3). La cellule apicale de ce sommet ralenti s'hypertrophie et s'éteint définitivement, *ou bien le sommet ralenti produit un sporange*. Sitôt que la région active du cône végétatif s'est complétée et qu'elle présente de nouveau

(1) Si tant est qu'on puisse regarder ces éléments comme des cellules apicales.

(2) Ou ralenti.

(3) Ce sont ces frondes connées deux à deux que l'on a à tort considéré comme des frondes bifides portant parfois un sporange épiphyllé.

trois centres de développement, la phase 3 reprend son cours, mais de temps à autre elle est de nouveau interrompue par une nouvelle émergence de branche simple c'est-à-dire par une phase 4, après laquelle la phase 3 recommence. Les émergences des branches constituantes du rameau aérien de cinquième ordre ne sont donc qu'un incident qui se répète un plus ou moins grand nombre de fois au cours de la phase 3 et qui donnent au rameau aérien de cinquième ordre sa valeur morphologique de cladode à développement sympodique.

5° A la fin de la phase 3, l'un des centres du cône végétatif se divise, tout l'ensemble du cône s'aplatit, puis se bifurque en deux lobes, chaque lobe ayant deux centres de formation. Les deux lobes du cône ancien sont les cônes végétatifs des rameaux aériens de sixième ordre à leur début. Ils ne diffèrent pas des cônes végétatifs des rameaux aériens de cinquième ordre à leur début, ils passeront par les mêmes phases. Les rameaux aériens de sixième ordre ne se distinguent donc des rameaux aériens de cinquième ordre que par leurs rapports.

6° Plus ou moins rapidement, parfois seulement après un temps de repos assez long, toutes les régions comprises entre les niveaux d'insertion des appendices du rameau de cinquième ordre sont le siège d'une élongation intercalaire considérable. De ce fait les frondes du rameau sont écartées les unes des autres sauf dans les points d'émergence des branches simples. Les émergences des branches constituantes des rameaux de cinquième ordre sont ordinairement presque horizontales (1), (2).

7° Pendant la durée du stade 1, le cône végétatif du rameau de cinquième ordre présente une lame dermatogène superficielle à deux cellules apicales recouvrant une masse de méristème primitif à deux files de cellules axiales. Le dermatogène est formé de grandes cellules allongées perpendiculairement à leur surface libre à parois externes très épaisses. La partie externe du méristème primitif est formée de grands éléments, elle se continue avec le tissu fondamental primaire. Sa région profonde se continue par un massif procambial axial.

(1) L'axe de figure du rameau étant supposé vertical.

(2) Le cône végétatif d'un rameau aérien de cinquième ordre en élongation apicale peut s'éteindre à n'importe quelle phase de son élongation. La région antérieure du rameau présente dans ces cas la structure correspondante à la phase pendant laquelle s'est produit l'arrêt de développement du cône.

Ulérieurement ce massif se différencie comme le cordon libéro-ligneux des cladodes de trois branches inégales et déviées. On ne trouve pas alors de mamelons appendiculaires sur la face interne du cône végétatif.

8° Pendant la phase 3 c'est-à-dire de la fin de la phase 1 jusqu'à la phase 5, sauf les interruptions très courtes déterminées par les émergences des branches simples, la structure du cône végétatif est invariable. Elle présente une lame externe de dermatogène à trois cellules apicales non en ligne droite, et au-dessous, une masse de méristème primitif à trois files de cellules axiales. Il se forme alors des appendices sur toutes les cotes saillantes du point de végétation à la base de celui-ci. Le dermatogène a la même organisation que ci-dessus, il se poursuit avec l'épiderme. Le méristème primitif se poursuit superficiellement avec le tissu fondamental et par sa région profonde avec un massif procambial qui lui-même fait suite à une sorte de faisceau tricentre irrégulier. *La structure des rameaux de cinquième ordre étant constante dans toute leur étendue (1), la structure de leur cône végétatif étant invariable pendant leur formation, on peut, en appliquant la méthode de détermination de la différenciation des tissus dans un organe dont le cône végétatif est à structure invariable, établir la différenciation des tissus au sommet des rameaux aériens de cinquième ordre en pleine elongation.* On sait que pour avoir cette différenciation il suffit d'étudier les sections transversales successives du cône végétatif de ces rameaux de leur sommet à leur base. CES COUPES SUCCESSIVES FIGURENT LES STADES SUCCESSIFS DE LA DIFFÉRENCIATION DES TISSUS DU RAMEAU A UN NIVEAU DONNÉ DANS LE TEMPS.

Il ressort de cette étude : Que la différenciation de l'épiderme, celle des deux zones du tissu fondamental et celle de la gaine protectrice se font comme dans les rameaux aériens souches. Que la différenciation des éléments libéro-ligneux du massif procambial se fait comme dans un cladode de trois branches simples souterraines, fortement coalescentes. *Deux des centres de différenciation ligneuse sont antérieurs au troisième. Ce dernier est SECONDAIRE par rapport aux autres (2).* Les éléments ligneux et libériens produits ne diffèrent pas

(1) Les régions d'émergence étant réservées, comme on l'a déjà dit.

(2) Je n'entends nullement dire par là, comme quelques auteurs semblent vouloir m'en prêter l'intention, qu'à ces centres secondaires de différenciation ligneuse correspondent des

sensiblement des éléments de même nom décrits dans les rameaux souches, ils sont plus grêles. Tant qu'il n'y a pas émergence d'une branche simple, la différenciation des tissus se fait de la même manière. Le stade procambial peut durer longtemps.

*La différenciation des tissus à un niveau donné de ces rameaux*  
DANS LE TEMPS procède donc comme il suit : Tout d'abord la section montre une lame extérieure de dermatogène à éléments allongés perpendiculairement à la surface libre, à parois externes très épaisses, recouvrant une masse méristématique primitive. Plus tard à ce même niveau le méristème primitif se différencie en un cylindre procambiale et en une zone périphérique de tissu fondamental primaire. Plus tard encore la même section montre les premières indications de la formation des stomates dans le dermatogène, et dans la masse procambiale, deux trachées initiales voisines du bord du massif libéro-ligneux. Puis, tandis que pour ces deux centres, la différenciation ligneuse progresse des trachées initiales vers le centre de figure du massif, *un troisième centre de différenciation ligneuse se caractérise près du bord du faisceau*. A ce stade de la différenciation le rameau présente la même structure dans toute son étendue, sauf au sommet où l'on trouve la structure d'un point de végétation ; à la base où l'on trouve la structure d'une région d'insertion ; et, aux niveaux des points d'émergence des branches simples du cladode, où l'on voit deux cordons procambiaux l'un central se différenciant comme un faisceau tricentre irrégulier, l'autre latéral plus grêle se différenciant comme un très petit faisceau bicentre (1). Ultérieurement à l'accroissement intercalaire se produisent, l'achèvement de la différenciation de la masse procambiale, l'ouverture des stomates, la caractérisation du parenchyme her-

productions ligneuses secondaires comparables aux productions secondaires produites par une zone cambiale. J'ai au contraire toujours très soigneusement spécifié que les éléments produits près de ces centres ne diffèrent pas des éléments ligneux primaires produits près des centres primitifs et que ces éléments étaient soumis aux mêmes lois. En signalant ce fait de l'inégale valeur des trois centres de développement du massif libéro-ligneux des cladodes de *Psilotum*, je désire indiquer très nettement que l'Anatomie des rameaux aériens de *Psilotum* nous révèle que ces rameaux ne sont pas des branches simples avec un seul faisceau primaire polycentre central, mais bien des systèmes fasciés de stipes simples dont chacun n'a qu'un seul faisceau bicentre, cladodes que par erreur on regarde comme des axes simples dans toutes les descriptions et dans tous les ouvrages. Je tire de plus de ces faits ces deux indications d'anatomie générale : 1<sup>o</sup> Que l'expression faisceau concentrique ne sert ici, comme toujours, qu'à désigner une anastomose inconnue de faisceaux de même âge ; 2<sup>o</sup> Que les cordons libéro-ligneux des rameaux aériens des *Psilotum* ne sont nullement assimilables à des faisceaux polycentres.

(1) Parfois ce faisceau reste à l'état procambial.

bacé et un léger épaissement des parois des cellules de la zone profonde du tissu fondamental (1).

9° Pendant les phases 4 du développement des rameaux aériens de cinquième ordre, c'est-à-dire pendant les périodes d'émergence d'une des branches du cladode et la reconstitution de celui-ci, le cône végétatif de ces rameaux passe par les phases successives que j'ai signalées dans les cladodes souterrains de trois branches pendant la période d'émergence d'un de leurs rameaux constituants. Elle ne s'en distingue que par la structure de son dermatogène, la formation d'appendices, la différenciation de son tissu fondamental. — La différenciation des tissus aux divers niveaux de cette région d'émergence, étudiée sur une suite convenable d'échantillons, répète les faits que j'ai signalés aux divers niveaux de la région d'émergence d'une branche simple des rameaux aériens souches à développement sympodique, à cela près qu'ici le massif procambial principal est réduit à une sorte de faisceau bicentre irrégulier à la base ou au milieu de la région d'émergence, à une sorte de faisceau tricentre irrégulier à la partie supérieure de cette même région d'émergence.

10° Aux diverses périodes de la bifurcation du cône végétatif des rameaux aériens de cinquième ordre, la structure de ce cône est celle que présente à la période correspondante le cône végétatif d'un cladode de trois branches grêles souterraines fortement coalescentes en voie de bifurcation (2). Toutefois ici le dermatogène est un dermatogène aérien; il se forme des frondes sur tout le pourtour du cône végétatif. La différenciation de l'épiderme et celle des diverses zones du tissu fondamental sont ce qu'ils sont sur les rameaux aériens. La différenciation des tissus aux divers niveaux de la région de bifurcation des rameaux de cinquième ordre se fait donc de la même manière

(1) Si on suit sur des coupes radiales convenablement dirigées, ou même simplement par transparence sur de jeunes rameaux éclaircis par l'action d'une solution de potasse à 10 p.  $\frac{0}{10}$  l'ordre d'apparition des trachées; on voit que là comme partout ailleurs dans le règne végétal, cette apparition est soumise à cette règle: «*Que les trachées se caractérisent tout d'abord dans les régions de la plante qui n'ont plus à subir qu'un accroissement intercalaire très faible.*» De là elles gagnent les régions de la plante où la période initiale de l'accroissement persiste le plus longtemps.

(2) J'ai indiqué que le premier symptôme de cette bifurcation était la division de l'un de ses centres de formation, à ce moment le dermatogène à quatre cellules apicales et le méristème primitif à quatre files de cellules axiales. Dès ce niveau le cordon procambial encore unique s'élargit beaucoup.

qu'aux divers niveaux de la région de bifurcation d'un rameau souche très grêle n'ayant que trois branches constituantes.

On connaît ainsi, par ce qui précède, la structure des rameaux aériens de cinquième ordre dans toute leur étendue et à tous les âges et par suite la différenciation de tous leurs tissus à tous les niveaux.

Plus les rameaux aériens de cinquième ordre sont grêles plus leur nature sympodique est accentuée, plus aussi leur massif central est grêle, le centre de différenciation secondaire est très peu marqué, par fois même il peut n'y avoir que les deux centres primitifs (1). Fig. 188. Si les rameaux aériens de cinquième ordre sont gros c'est l'inverse qui se produit.

4. — Les rameaux aériens de quatrième ordre ont une structure intermédiaire entre la structure des rameaux aériens de cinquième ordre et celles des rameaux aériens de troisième ordre. Cela tient à ce que dans la constitution de ces rameaux il intervient ordinairement plus de trois branches. Le développement des rameaux aériens de quatrième ordre, la différenciation de leurs tissus, leur ramification se font comme dans les rameaux souches grêles.

5. — Les rameaux aériens de sixième, de septième ordre et plus généralement de n<sup>ème</sup> ordre ont la structure des rameaux de cinquième ordre grêles, ils ont le même mode de développement, la même différenciation de leurs tissus, leurs rapports seuls permettent de les distinguer les uns des autres. (2). (3).

6. — Tout rameau aérien en élongation apicale est par cela même à cet instant là un rameau terminal. Sa structure est alors celle d'un rameau aérien de même ordre en pleine élongation. De tels rameaux aériens présentent donc à l'extrémité antérieure d'un axe plus ou moins long un cône végétatif saillant vaguement triquètre (4) caché par les

(1) L'irrégularité de ce massif avertit tout de suite de leur signification particulière et ne permet pas de les confondre avec une branche simple.

(2) Il est entendu qu'en faisant cette comparaison, on ne met en regard que des rameaux parvenus au même stade de développement.

(3) Il y aurait parfois des cristaux d'oxalate de chaux dans les cellules du tissu fondamental de ces rameaux, un seul petit cristal octaédrique par cellule. Ce fait a été constaté par M. C. Queva qui me l'a signalé. M. O. Lignier a reconnu que l'existence de ces cristaux d'oxalate de chaux dans le tissu fondamental des rameaux de *Psilotum* pouvait être très générale.

(4) Arrondi s'il s'agit d'un rameau d'un ordre peu élevé.

derniers appendices produits à sa périphérie. L'étude de ce cône végétatif montre une couche superficielle de dermatogène avec plusieurs cellules apicales et au-dessous une masse de méristème primitif. Plus bas le dermatogène se poursuit par l'épiderme, la surface du méristème se continue avec une masse de tissu fondamental primaire, sa région centrale se poursuit par un cordon procambial, qui se différencie inférieurement en une sorte de faisceau tricentre irrégulier. On connaît par ce qui précède les transformations de la structure que présentent ces rameaux terminaux au cours de leur développement, il n'y a pas lieu d'y revenir. Après avoir traversé toute la série des phases que j'ai décrites dans le développement d'un rameau aérien, ce rameau se bifurque et dès lors cesse d'être rameau terminal pour devenir un rameau aérien d'ordre quelconque. En somme pendant la période de formation de la ramification aérienne des *Psilotum* les rameaux terminaux ne sont autre chose que de jeunes rameaux en voie d'élongation apicale dont le cône végétatif est à l'une quelconque des phases 1 à 5 de cette élongation. La structure des rameaux aériens est alors celle de jeunes rameaux aériens de même ordre au même stade de développement avant la période d'accroissement intercalaire.

Comme le cône végétatif d'un rameau aérien peut s'éteindre définitivement à n'importe quel stade de son développement, un rameau aérien d'ordre quelconque dont le sommet s'éteint pendant sa période d'élongation apicale ou au début de cette période devient définitivement un rameau terminal. Les régions déjà formées pourront prendre un accroissement intercalaire ultérieur. Dans le rameau terminal déve-

Fig. 188.

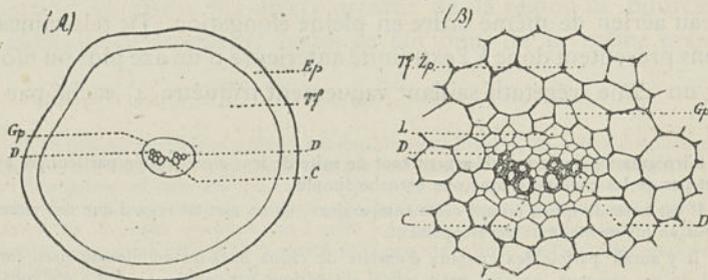


Fig. 188 (A). — Section transversale d'ensemble d'un rameau aérien terminal de *Psilotum triquetrum* pratiqué dans sa région moyenne. Ce rameau était un rameau plat non triquètre. (B). — Section transversale du massif libéro-ligneux du rameau ci-dessus.

loppé on trouvera donc une région postérieure ayant la structure d'un rameau de même ordre développé (1), et une région antérieure formée d'un cône végétatif éteint avec plusieurs cellules apicales hypertrophiées sur les angles saillants de la base de ce cône sont disposées des frondes atrophiées à divers degrés de développement.

L'ensemble des paragraphes I et II fait donc connaître la structure et la différenciation des tissus de tous les rameaux aériens ordinaires du *Psilotum triquetrum* à tous les niveaux et à tous les âges. Elle peut se résumer ainsi : Une section transversale moyenne d'un rameau aérien de *Psilotum* pratiquée hors de ses régions d'émergence ou de dichotomie présente la structure figurée page 433. Cette structure est d'autant plus semblable à celle d'un rameau souche que le rameau aérien considéré est plus gros, qu'il est formé d'un plus grand nombre de branches constituantes et que la coalescence de ces branches est moins accusée.

7. — Les rameaux aériens du *Psilotum capillare* ont la structure des rameaux aériens les plus grêles du *Psilotum triquetrum*.

Les derniers rameaux aériens du *Psilotum flaccidum* et du *Psilotum complanatum* ont une section transversale d'ensemble elliptique très aplatie, leur structure est néanmoins celle des rameaux de *Psilotum triquetrum*. Ces rameaux aériens sont surtout des cladodes à développement sympodique (2) très aplatis.

### § III.

#### STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT DES BRANCHES SIMPLES AÉRIENNES.

1. — Les branches simples aériennes du *Psilotum triquetrum* ne sont ordinairement libres que dans leur partie tout à fait supérieure. Inférieurement elles sont coalescentes avec un cladode à développe-

(1) Ou demeurés stationnaires au même stade de développement.

(2) Il résulte de l'aplatissement de ces rameaux aériens que leurs branches constituantes viennent émerger alternativement à droite et à gauche du rameau ; tous ces points d'émergence sont indiqués par deux frondes connées et comme il n'y a pas alors d'autres frondes sur les rameaux, on a souvent décrit les frondes de ces espèces comme étant toutes bifides. Cette disposition est plus accusée chez le *Psilotum flaccidum* que chez le *Psilotum complanatum*.

ment sympodique dont elles sont branches constituantes. Elles quittent donc un système fascié pour venir émerger à sa surface. On ne voit donc des branches aériennes simples dans les conditions ordinaires, que le sommet de ces branches et leurs deux frondes externes coalescentes à leur base. (1).

J'ai fait connaître pages 414 et 436 la structure de ces branches simples émergentes sur les flancs des rameaux aériens ayant la valeur morphologique de cladodes à développement sympodique, *dans toute leur étendue et à tous les âges*. Je me borne à rappeler 1° qu'à un niveau moyen de la région d'émergence, l'existence de la branche simple n'est indiquée que par un faisceau bicentre grêle latéral par rapport au gros cordon libéro-ligneux central du cladode. Ce faisceau est entouré d'une gaine protectrice mal définie. Les cellules qui l'entourent sont grêles allongées à parois minces. 2° Que vers le bas de la région d'émergence le faisceau bicentre latéral se réunit plus ou moins rapidement au cordon libéro-ligneux du cladode. 3° Que vers le haut de la région d'émergence le faisceau bicentre tout en conservant la même structure se rapproche de l'un des angles saillants de la surface du rameau. En ce point le faisceau se réduit beaucoup. Plus haut le faisceau se termine par une masse procambiale à laquelle fait suite une masse méristématique éteinte. La surface externe de la côte dans laquelle pénètre ce faisceau est bilobée et chaque lobe à la structure de la région basilaire d'une fronde. Le sommet de la branche est un cône végétatif éteint de branche simple.

Lorsque par suite de conditions de vie exceptionnelles (2) on réussit à provoquer une élongation sensible de la partie des branches simples aériennes comprise entre leur point d'attache et l'insertion de leurs frondes connées (3). On constate : 1° Que la structure de toute la partie de branche simple comprise dans le cladode support est la même que ci-dessus. 2° Que dans le très petit pédicelle qui porte les deux frondes on reconnaît un faisceau bicentre central très grêle (4), *orienté de telle manière que les deux appendices soient situés sur l'une de*

(1) A la partie inférieure des rameaux souches, les frondes des branches simples émergentes ne se forment même pas.

(2) Que l'on réalise en cultivant la plante dans une atmosphère très chaude et très humide à une lumière diffuse très atténuée.

(3) Cette élongation est un fait d'accroissement intercalaire.

(4) Il y a de un à quatre éléments ligneux caractérisés dans ce faisceau. Lorsqu'il y a plus de deux éléments, ceux-ci sont disposés en file. Le plan de cette file est parallèle à la surface du rameau support.



Fig. 190.

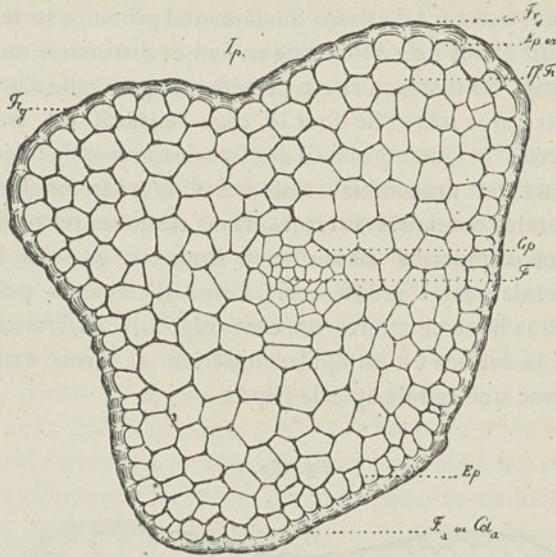


Fig. 190. — Section transversale d'ensemble de la même branche à la base de ses frondes.

Fa, ou Coa. Face antérieure ou cote antérieure de la branche simple supposée isolée. La figure est orientée par rapport au rameau aérien dont la branche émerge. Le rameau support est vers le bas de la figure.

Fp. Face postérieure de la branche simple. Le double lobe de cette face indique les bases des deux frondes connées.

Fr. Fronde de la branche simple. Frd. Fronde droite, Frg. Fronde gauche, l'observateur doit faire une rotation sur lui-même de 180° pour voir ces deux frondes.

C. Centre de figure de la branche simple.

γ. Centre de figure de son faisceau.

Δ. Centre de développement de ce faisceau. Δg. Centre gauche. Δd. Centre droit, l'observateur regardant les frondes postérieures.

Tf. Fr. Tissu fondamental de la fronde.

Ep. Épiderme externe de la fronde droite.

Une seule fois sur un échantillon cultivé dans les mêmes conditions exceptionnelles, il m'a été donné d'observer une branche simple aérienne plus développée que celles décrites ci-dessus. La branche portait quatre appendices distribués comme je l'ai dit en décrivant l'extérieur du *Psilotum triquetrum*, la structure de la branche était la même que celle de la partie libre des branches ordinaires à cela près que les appendices étaient isolés et non connés. N'ayant eu à ma disposition qu'un seul exemplaire de branche aérienne simple à appen-

dices dispersés, il ne m'a pas été possible de suivre le développement tels rameaux (1).

2. — Page 426. J'ai fait connaître le développement des branches simples aériennes.

3. — Page 427. J'ai fait connaître la différenciation des tissus des branches simples aériennes à leurs divers niveaux. La structure et la différenciation des tissus dans ces branches est donc connue.

4. — La structure des branches simples aériennes de *Psilotum complanatum*, de *Psilotum flaccidum*, de *Psilotum capillare* ne diffère pas de la structure des branches simples aériennes de *Psilotum triquetrum*. Leur développement et la différenciation de leurs tissus à leurs divers niveaux se font de la même manière.

#### § IV.

##### STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT DES FRONDES.

1. — Une section transversale de la région moyenne d'une fronde de *Psilotum triquetrum* développée est circulaire ou légèrement elliptique. Elle présente une lame superficielle d'épiderme sans stomates enveloppant une masse de tissu fondamental primaire. L'épiderme est formé de cellules allongées longitudinalement à paroi externe très épaisse cuticularisée, à parois radiales minces. En section transversale ces cellules ont une section à peu près carrée ou rectangulaire, le grand axe du rectangle étant alors perpendiculaire à la surface. Le tissu fondamental consiste en cellules polyédriques à parois minces, un peu allongées ne laissant dans leurs angles que de très petits méats triangulaires qui ne ressemblent pas aux méats en chapelet du parenchyme herbacé des rameaux aériens.

Quand on pratique une suite de sections transversales successives d'ensemble d'une même fronde de sa région moyenne vers son sommet, on constate :

(1) Je ne puis mieux comparer cette pousse singulière avec ses appendices dispersés qu'aux pousses dont on provoque la formation chez beaucoup de Crassulacées en les tenant non arrosées dans une atmosphère chaude et un peu humide.

Fig. 191.

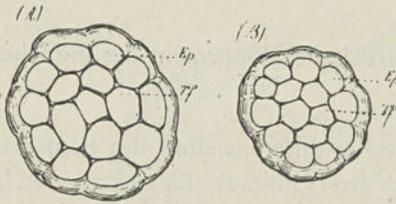


Fig. 191 (A). — Section transversale d'ensemble pratiquée dans la région basilaire de la partie libre d'une fronde de *Psilotum triquetrum*.

Ep. Épiderme.

Tf. Tissu fondamental.

C. Centre de figure du rameau aérien dont dépend cette fronde. Ce point C serait placé vers le bas de la figure.

(B). — Même section dans une autre fronde plus grêle.

1° Que la forme de la section ne change pas sensiblement à mesure qu'on s'élève ;

2° Que le diamètre de cette section diminue de plus en plus à mesure qu'on s'élève ;

3° Que la masse du tissu fondamental de la fronde se réduit à quelques cellules dans sa région supérieure, 3 ou 4 seulement, plus rarement une seule ;

4° Que le sommet de la fronde, vu d'en haut, présente parfois une cellule terminale très nette, d'autrefois en est dépourvu (1), même quand il y a une cellule apicale, il ne semble pas possible d'y rattacher les éléments voisins. On ne peut donc dire que cette cellule apicale puisse être regardée comme la cellule mère des tissus sous-jacents.

En pratiquant une suite de sections transversales successives d'ensemble de la même fronde de sa région moyenne jusqu'à sa base, on remarque :

1° Que la face antérieure de la section de la fronde devient coalescente avec la surface du rameau qui la porte ;

2° Que cette coalescence s'accuse de plus en plus à mesure que l'on descend ;

3° Que la fronde se continue inférieurement avec une côte saillante du cladode qui la porte ;

4° Que la réunion d'une fronde avec le cladode qui la porte

(1) Sur 50 frondes bien vivantes de *Ps. triquetrum* entièrement développées, j'ai constaté que 26 avaient une cellule terminale de forme variée, se laissant néanmoins toujours ramener à un polyèdre convexe à faces latérales concaves, 17 frondes n'avaient pas de cellule terminale, 7 avaient leur sommet formé par un groupe de cellules écrasées.

ne correspond à aucune déformation du massif libéro-ligneux du cladode ;

5° Que les éléments du tissu fondamental de la fronde sont plus grêles que les éléments extérieurs du tissu fondamental des cladodes.

La section radiale de la fronde confirme les faits ci-dessus et donne les mêmes résultats. Cette section radiale montre de plus que la face externe de la fronde est libre sur une plus grande étendue que sa face interne. Elle montre aussi que la fronde est largement insérée sur son support et qu'elle est courbée vers ce support.

Fig. 192.

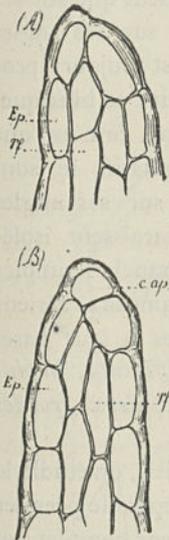


Fig. 193.

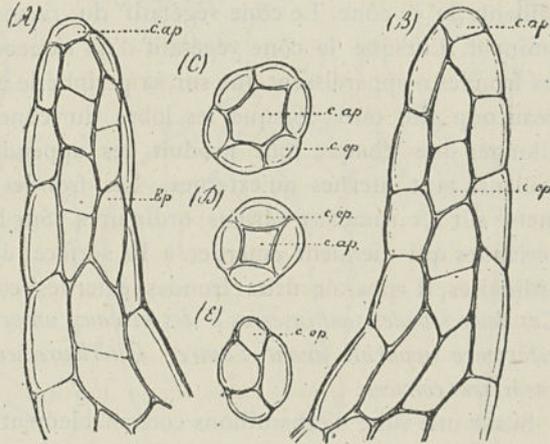


Fig. 192 (A). — Section radiale du sommet d'une fronde développée. Cette fronde n'avait pas de cellule apicale caractérisée.

(B). — Même section dans une fronde dont le sommet est occupé par une cellule apicale.

Ep. Épiderme.

Tf. Tissu fondamental.

Fig. 193 (A). — Epiderme d'une fronde de *Psilotum triquetrum* vu de face (face droite).

(B). — Epiderme de la même fronde vu de face (face gauche).

(C). — Sommet d'une grosse fronde de *Psilotum triquetrum* avec cellule apicale.

(D). — Sommet d'une fronde grêle de *Psilotum triquetrum* avec cellule apicale.

(E). — Sommet d'une fronde grêle de *Psilotum triquetrum* sans cellule apicale.

C. ap. — Cellule apicale.

Que les frondes soient solitaires ou connées, ou simplement rapprochées, elles ont toujours la même structure.

Il n'y a jamais trace de faisceaux dans ces frondes. Les frondes du *Psilotum triquetrum* sont donc réduites à de simples émergences de la surface de la plante et on ne peut attribuer à ces organes, la valeur morphologique de frondes que par continuité, des êtres très voisins des *Psilotum*, les *Tmesipteris*, possédant des frondes caractérisées, dont les rapports sont les mêmes que ceux des écailles des *Psilotum* (1).

Les frondes du *Psilotum triquetrum* restent vivantes pendant un temps assez long, après quoi elles sèchent sur le rameau même. Elles ne sont pas caduques.

2. — Les frondes du *Psilotum triquetrum* n'apparaissent que sur ses rameaux aériens à la base de leur cône végétatif et sur les angles saillants de ce cône. Le cône végétatif du rameau est toujours prééminent. Lorsque le cône végétatif d'un rameau aérien se bifurque, les frondes n'apparaissent que sur sa périphérie externe, ce n'est que beaucoup plus tard, lorsque les lobes du cône végétatif, se sont allongés que chaque lobe produit des appendices sur ses angles saillants tant internes qu'externes. Les frondes apparaissent isolément sur les rameaux aériens ordinaires. Sur les branches simples aériennes qui viennent émerger à la surface des rameaux aériens ordinaires, il apparaît deux frondes externes connées à leur base. Ces deux frondes sont insérées à des niveaux un peu différents, la plus inférieure apparaît avant l'autre. Ultérieurement les deux frondes paraissent connées.

Si sur une suite d'échantillons convenablement choisis, on étudie le développement de la fronde du *Psilotum triquetrum* depuis le premier moment de son apparition jusqu'à son développement complet on remarque.

1° Que quelques cellules du méristème primitif contiguës au dermatogène se cloisonnent plus activement et provoquent un bombement du dermatogène à la base du point de végétation. Vue de face cette plage bombée du dermatogène semble avoir une cellule centrale,

(1) Malgré leur importance morphologique, les frondes écailleuses du *Psilotum triquetrum* ne représentent chez cette plante qu'un organe rudimentaire inutile, l'abri qu'elles donnent au jeune point de végétation étant à peu près nul. Les exemples connus d'organes rudimentaires inutiles chez les Cryptogames vasculaires sont assez peu nombreux pour qu'il soit intéressant de signaler celui-ci.

sorte de cellule apicale à contour polygonal convexe. En coupe radiale, on reconnaît souvent qu'une cellule du dermatogène peut être regardée comme cellule apicale ; sans qu'il soit possible de dire que cette cellule est cellule initiale du dermatogène voisin. D'autres fois cette cellule spéciale fait défaut. Les cellules du dermatogène de la jeune fronde se cloisonnent perpendiculairement à leur surface libre un grand nombre de fois ; les cellules du méristème primitif sous-jacent se cloisonnent dans toutes les directions. A ce moment la fronde figure un gros mamelon inséré à la base du cône végétatif et tenant à ce cône par une très large base.

2° Que plus tard les éléments de la fronde s'allongent, la fronde toute entière s'incurve vers le point de végétation qu'elle dépasse.

Fig. 194.

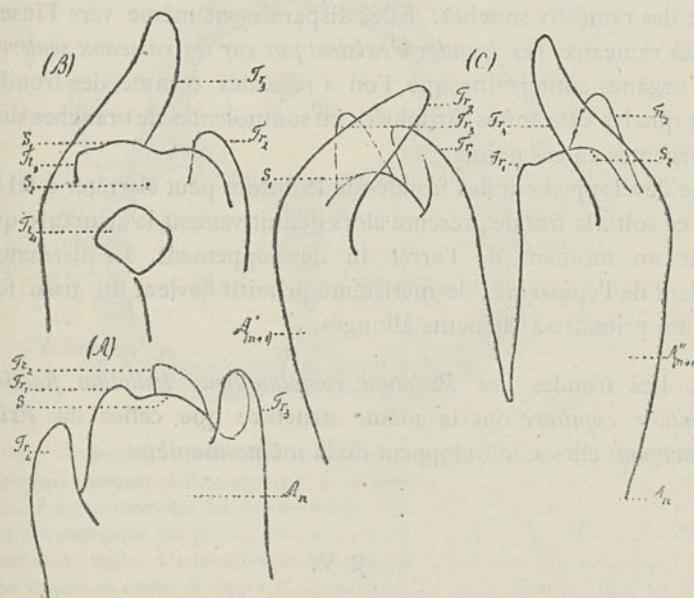


Fig. 194 (A). — Ensemble du cône végétatif d'un rameau aérien de *Psilotum triquetrum* en pleine élongation montrant ses dernières frondes.

$A_n$ . Un rameau aérien d'ordre  $n$ .

$Fr_1$ , à  $Fr_4$ . Les quatre dernières frondes de ce rameau.

(B). — Ensemble d'un cône végétatif d'un rameau aérien d'ordre  $n$  au début de sa dichotomie.

(C). — Ensemble d'un cône végétatif d'un rameau aérien d'ordre  $n$  dichotomisé

$A_{(n+1)}$ . Axes de rameaux issus de la bifurcation du rameau d'ordre  $n$ .

3° Qu'enfin la fronde demeure stationnaire. *Jamais ces frondes ne deviennent bifides* (1). *Jamais il ne se forme de faisceau dans ces frondes.*

Fig. 195.

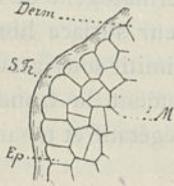


Fig. 195. — Section radiale d'une très jeune fronde d'un rameau aérien de *Psilotum triquetrum*.

Derm. Dermatogène du point de végétation.

M. Méristème primitif.

Ep. Épiderme.

S Fr. Sommet de la fronde.

Les frondes du *Psilotum triquetrum* acquièrent leur plus grande longueur sur les rameaux aériens de second, de troisième et de quatrième ordre. Les frondes se réduisent à de très petits mamelons à la base des rameaux souches. Elles disparaissent même vers l'insertion de ces rameaux. *Les frondes n'existent pas sur les rameaux souterrains.* Les organes souterrains que l'on a regardés comme des frondes ne sont que les extrémités atrophiées ou somnolentes de branches simples émergentes en ces points.

Le développement des frondes de *Psilotum* peut s'arrêter à tel stade que ce soit, la fronde présente alors définitivement la structure qu'elle avait au moment de l'arrêt du développement. Le dermatogène devient de l'épiderme, le méristème primitif devient du tissu fondamental primaire à éléments allongés.

4. Les frondes des *Psilotum complanatum*, *Psilotum flaccidum*, *Psilotum capillare* ont la même structure que celles du *Psilotum triquetrum*, elles se développent de la même manière.

## § V.

### STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL SPORANGIAL.

1. — On sait que les rameaux sporangifères du *Psilotum triquetrum* sont des cladodes aériens à développement sympodique. J'ai fait con-

(1) Les prétendues frondes bifides des rameaux aériens de *Psilotum triquetrum* ne sont autre chose que les deux frondes externes, connées à leur base des branches aériennes simples qui viennent émerger à la surface du rameau.

naître dans ce qui précède, la structure, le développement et la différenciation des tissus de ces rameaux à tous leurs niveaux. Ils sont donc complètement connus. Ordinairement les rameaux sporangifères ont la structure des rameaux aériens de cinquième ordre. Exceptionnellement ils ont la structure des rameaux souches. On connaît de même par ce qui précède la structure, le développement, la différenciation des tissus des branches simples aériennes qui émergent le long des rameaux sporangifères et celle de leurs frondes. Il ne reste donc plus pour compléter nos connaissances sur l'appareil sporangial qu'à décrire la structure et le développement du sporange, la structure et le développement des spores.

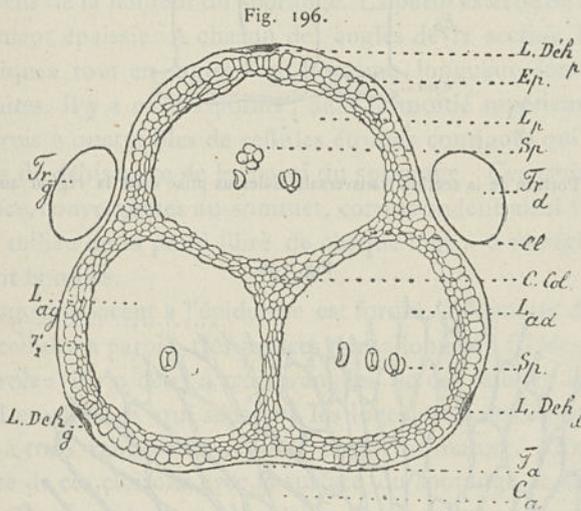


Fig. 196. — Section transversale d'ensemble de la paroi d'un sporange mûr de *Psilotum triquetrum* pratiquée au tiers supérieur de ce sporange.

C. Col Point de rencontre des cloisons du sporange. Axe de figure du sporange. D'après la valeur morphologique des parties, c'est ce point qui doit être considéré comme le véritable centre de figure. L'orientation actuelle est donnée, comme celle des figures 189, 190, par rapport au centre de figure  $C_a$  du rameau ou cladode dont fait partie la branche émergente.

- Fa. Face antérieure du sporange.
- P. Paroi du sporange.
- Ep. Épiderme.
- T. 2. Tissu de revêtement.
- L. Déh. Ligne de déhiscence.
- Cl. Cloisons.
- Log. loges dans lesquelles sont les spores. — Lad. Loge antérieure droite — Lag. Loge antérieure gauche.

Fig. 197.

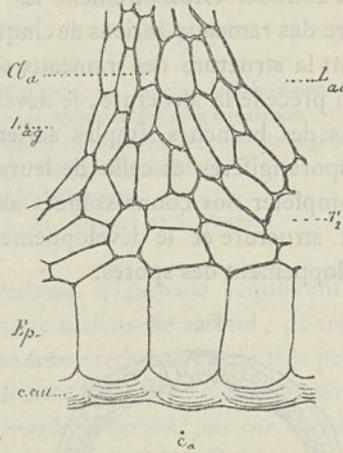


Fig. 197. Portion de la section transversale ci-dessus prise dans la région antérieure du sporange.

Fig. 198.

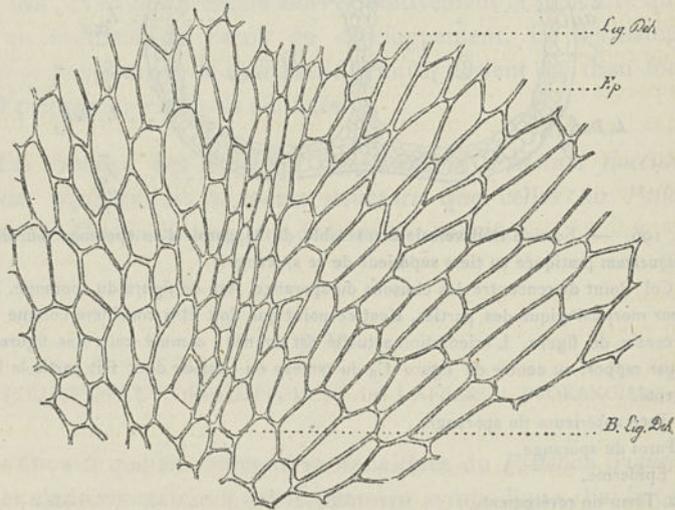


Fig. 198. — Epiderme de la paroi d'un sporange mûr de *Psilotum triquetrum* dans la région de terminaison d'une de ses lignes de déhiscence.

B. L. Deh. Base de la ligne de déhiscence.

2. — Une section transversale d'ensemble pratiquée dans la région moyenne d'un sporange de *Psilotum triquetrum* développé est triangulaire dans son ensemble. Les angles de cette figure sont mousses et correspondent aux lignes de déhiscence de la paroi. Trois cloisons partant du milieu des parois et convergeant au centre déterminent trois loges arrondies, remplies de spores. Cette section montre :

1° Une assise épidermique superficielle.

2° Une couche de cellules à parois minces dont trois prolongements convergent au centre de la section.

3° Trois groupes de spores libres.

L'épiderme consiste en grandes cellules un peu aplaties, allongées dans le sens de la hauteur du sporange. La paroi externe de ces cellules est fortement épaissie. A chacun des angles de la section les cellules épidermiques tout en conservant la même longueur sont beaucoup plus étroites. Il y a en ces points, dans la moitié supérieure du sporange, trois à quatre files de cellules étroites contiguës qui indiquent les lignes de déhiscence de la paroi du sporange. Ces trois lignes de déhiscence, convergentes au sommet, correspondent ainsi très exactement au milieu de la paroi libre de chaque loge, à sa région la plus fortement bombée.

Le tissu sous-jacent à l'épiderme est formé, à l'époque de la maturité, de cellules à parois très minces peu allongées, fripées réduites à leurs parois; il y a deux à trois rangées de ces cellules contre l'épiderme. Les cloisons qui séparent les loges sont également formées de deux à trois rangées de cellules de même nature. Aux points de rencontre de ces cloisons avec la surface du sporange et au centre de l'organe il y a un plus grand nombre de ces cellules. Les cellules qui occupent l'axe du sporange sont allongées dans le sens de sa longueur, néanmoins il n'y a pas trace de faisceau dans cet axe.

En pratiquant une série de sections transversales successives d'ensemble du sporange, de sa région moyenne vers sa région supérieure, on voit la même structure persister. Le diamètre de la section après avoir été grandissant peu à peu se réduit brusquement. La section transversale suivante est une section tangentielle du sommet du sporange. Cette dernière section vue du sommet montre une lame épidermique dont les éléments ont la même structure et le même agencement que ci-dessus. L'ensemble de cette lame est divisé en

trois plages convergentes séparées l'une de l'autre par les lignes de déhiscence. Au point de rencontre des trois lignes de déhiscence l'épiderme est formé de cellules isodiamétrales un peu plus larges que les éléments des lignes de déhiscence, mais encore beaucoup plus petits que les autres cellules épidermiques de la paroi du sporange. Il n'y a pas de cellule apicale reconnaissable parmi ces éléments. Cette région de l'épiderme est un peu au-dessous de la surface générale du sporange.

En pratiquant une suite de sections transversales d'ensemble du sporange de sa région moyenne jusqu'à la base de son pédicelle, on reconnaît que, la forme et la structure générales restant les mêmes, les lignes de déhiscence ne sont plus reconnaissables. Plus bas elles n'existent plus et l'épiderme a la même structure en tous les points de la surface du sporange. Le diamètre de la section a diminué. Le revêtement intérieur de l'épiderme et l'épaisseur des cloisons augmentent, les loges par suite deviennent plus petites (1). A ce niveau la section rencontre les frondes sporangiales, qu'on voit placées l'une à droite l'autre à gauche de la loge antérieure du sporange (2). Un peu au-dessous de ce niveau la face antérieure des frondes sporangiales est coalescente avec l'épiderme du sporange. On est alors au niveau du fond des loges du sporange. Immédiatement après on pénètre dans la région terminale libre d'une branche simple aérienne émergente à la surface d'un cladode à développement sympodique. La structure de cette branche est connue. Je signalerai seulement que son faisceau bicentre a ordinairement une structure de faisceau indéterminé, ses éléments ligneux étant réduits à un petit nombre de trachées (1 à 4) courtes, globuleuses, groupées en une masse au centre du faisceau. Dans les branches aériennes simples sporangifères le faisceau présente donc à la base du sporange une terminaison en ampoule.

3 — Si sur une série de rameaux convenablement choisis depuis l'instant de l'apparition du sporange jusqu'à son développement complet, on suit le développement de cet organe, on constate les faits ci-après.

(1) C'est dans cette région inférieure du sporange qu'on trouve les spores monstrueuses ou déformées qui ont fait l'objet d'une récente communication à la Société Botanique de Bruxelles.

(2) L'observateur est supposé placé dans l'axe du rameau sporangifère, il regarde le sporange. Théoriquement d'après la valeur morphologique spéciale des parties, l'observateur doit être dans l'axe même du sporange, la face du côté du rameau support.

1° Le cône végétatif qui doit donner un appareil sporangial a d'abord la forme et la structure du cône végétatif d'une branche aérienne simple émergente à la surface d'un cladode au début de sa formation. Il se présente donc sous la forme d'un centre de formation en voie d'extinction dans lequel on reconnaît une couche de dermatogène avec cellule apicale (1), et au-dessous une masse de méristème primitif avec une file de cellules axiales.

Fig. 199.

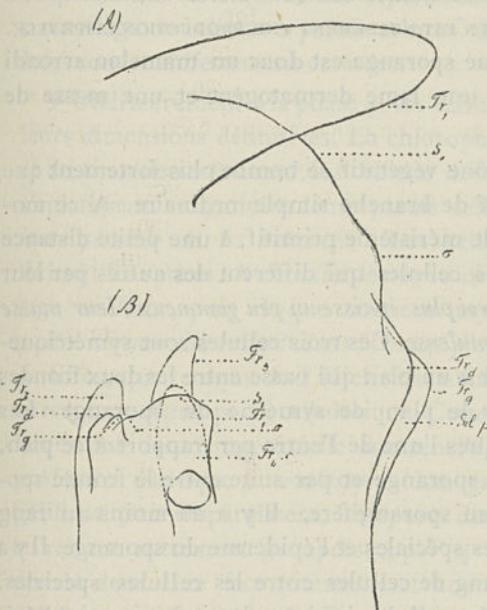


Fig. 199. (A). — Point de végétation d'un rameau aérien de *Psilotum triquetrum*, lors de la formation d'un sporange.

(B). — Autre point de végétation plus avancé que le précédent.  $\sigma$ . Jeune sporange. Point de végétation de branche simple émergente.

Fr<sub>1</sub>, Fr<sub>2</sub>. Les deux frondes connées. Leurs notations sont données par rapport à un observateur placé dans l'axe du cladode sporangifère et regardant les frondes. Théoriquement, l'observateur devrait être dans l'axe du jeune sporange et regarder l'axe du cladode sporangifère.

Silp. Sillon de séparation des deux frondes.

Fr<sub>1</sub> à Fr<sub>4</sub>. Les quatre dernières frondes du rameau sporangifère.

2° Les premiers développements de ce cône végétatif sont identiquement les mêmes que ceux du cône végétatif d'une branche simple aérienne. Il n'est pas possible de distinguer une branche sporangifère à son début d'une branche simple ordinaire. Il se forme donc à la périphérie externe de son cône végétatif deux mamelons qui produiront deux frondes ultérieurement connées à leur base, les frondes sporangiales. A ce moment le cône végétatif ne comprend qu'une lame dermatogène recouvrant une masse de méristème primitif. Le dermato-

(1) Là encore se pose cette même question de savoir si cette cellule apicale comme le cellules axiales sous-jacentes est cellule initiale ou non.

gène a une cellule apicale peu distincte. Le méristème primitif présente de même une file de cellules axiales peu nette. Le dermatogène se poursuit d'une part avec le dermatogène des frondes sporangiales d'autre part avec l'épiderme du rameau sporangifère. La région superficielle du méristème primitif se poursuit avec le tissu fondamental superficiel du rameau aérien, la région centrale de ce méristème se continue par un cordon procambial. *C'est ce sommet végétatif tout entier et non une cellule spéciale qui produit le sporange.* LE SPORANGE DU *PSILOTUM TRIQUETRUM* A DONC LA VALEUR MORPHOLOGIQUE D'UNE TERMINAISON DE BRANCHE SIMPLE AÉRIENNE, CE N'EST NULLEMENT UNE PRODUCTION ÉPIPHYLLE. A son premier état le jeune sporange est donc un mamelon arrondi dans lequel on reconnaît une lame dermatogène et une masse de méristème primitif.

3° Un peu plus tard le cône végétatif se bombe plus fortement que ne le fait un cône végétatif de branche simple ordinaire. A ce moment, on remarque dans le méristème primitif, à une petite distance de l'axe du mamelon, trois cellules qui diffèrent des autres par leur taille plus grande, *leur paroi plus épaisse un peu gommeuse, leur masse protoplasmique finement granuleuse.* Ces trois cellules sont symétriquement disposées par rapport à un plan qui passe entre les deux frondes sporangiales. Elle est dans le plan de symétrie du sporange. Les deux autres sont symétriques l'une de l'autre par rapport à ce plan, de chaque côté de l'axe du sporange et par suite entre la fronde sporangiale voisine et le rameau sporangifère. Il y a au moins un rang de cellules entre ces cellules spéciales et l'épiderme du sporange. Il y a de même au moins un rang de cellules entre les cellules spéciales. Ces cellules spéciales sont les cellules initiales des trois masses d'épithélium sécréteur que contient chaque sporange.

4° Immédiatement après toutes les cellules du dermatogène du jeune sporange se cloisonnent perpendiculairement à leur surface externe. Les cellules comprises entre les cellules spéciales d'une part, et d'autre part entre les cellules spéciales et le dermatogène se cloisonnent parallèlement à la surface des cellules spéciales, et perpendiculairement à cette surface. Enfin les cellules mères spéciales produisent, par division répétée, une masse de cellules qui s'isolent les unes des autres par suite de la liquéfaction de la région moyenne de leurs parois. C'est au moment où cette désagrégation des cellules mères se produit que les lignes de déhiscence se caracté-

risent dans la région supérieure du sporange. Ces trois lignes forment trois arcs convergents au sommet du sporange, elles s'étendent de ce sommet sur la partie bombée de chaque loge à peu près jusqu'à mi hauteur de cette loge. Au moment de la désagrégation des cellules mères, les éléments épidermiques du sporange ont des parois externes assez épaisses, des parois radiales minces; elles sont allongées perpendiculairement à la surface. Ces cellules épidermiques contiennent de la chlorophylle. Le tissu qui revêt l'épiderme du sporange et qui forme les cloisons de séparation des trois loges est formé de trois rangs de cellules à parois minces. Les plus internes de ces cellules sont manifestement écrasées.

5° Ultérieurement à la phase 4, les cellules épidermiques acquièrent leurs dimensions définitives. La chlorophylle disparaît de l'épiderme et du tissu de revêtement, les cellules de ce tissu se vident, s'écrasent, s'aplatissent, néanmoins leurs parois cellulaires persistent, *il est toujours possible de les retrouver*. Les cellules mères des spores produisent les spores. A cet effet le noyau de chaque cellule mère se partage en deux, puis chaque nouveau noyau se partage en deux. *Les quatre noyaux demeurant dans le même plan*. C'est après cette seconde partition que, comme J.-J. Kickx l'avait bien remarqué, chaque cellule se recouvre d'une paroi cellulosique. Cette paroi se différencie en deux lames une lame superficielle inextensible ou *épispore*, et une lame profonde élastique ou *endospore*. Les parois des cellules mères se gélifient, puis disparaissent, les spores deviennent indépendantes, tout en restant nettement groupées, 4 par 4. Les spores contiguës ayant deux à deux une face commune et une arête commune. Les spores opposées n'ayant qu'une arête commune.

4. — La spore développée présente la forme que j'ai figurée, page 286, fig. 128. A la face interne de cette spore on observe souvent une crête, saillante sur l'ensemble de cette face, qui est toujours un peu concave. Cette crête longitudinale est terminée en haut et en bas par deux expansions latérales; elle est due à la pression que les quatre spores d'un même groupe exercent l'une sur l'autre pendant leur développement.

Chaque spore bien mûre comprend une masse protoplasmique, dense, fortement chargée d'huile avec un gros noyau. Cette cellule est protégée par une membrane qu'il est facile de dédoubler en deux

lamelles par l'emploi de réactifs appropriés. A cet effet, je cueille des sporanges bien mûrs et les fais macérer de 24 à 36 heures dans de l'alcool à 90°, puis je traite les spores par une solution de potasse étendue. On voit la paroi de la spore se dédoubler en une lame externe mince peu élastique lisse incolore, qui se déchire sous la pression de la masse intérieure. Celle-ci se gonfle sous l'action de la potasse. L'épispore très mince est rejetée tout entière. Le contenu sort de l'épispore soit par l'une des extrémités, soit par un grand trou qui se fait à sa face interne. L'endospore gonflée est incolore, élastique; elle montre sur un fond général assez épais, un réseau irrégulier de dépressions comparables à de petits sillons. Au point de jonction de plusieurs sillons est une sorte de puits où l'endospore est manifestement plus mince. L'endospore présente cette même structure dans toute son

étendue, aussi bien à sa face externe qu'à sa face interne ou qu'à ses deux extrémités. L'ornementation de l'endospore de *Psilotum* ressemble à l'ornementation de la face externe des spores de *Phylloglossum*. Les spores de *Psilotum* développées ne contiennent pas d'amidon (1).

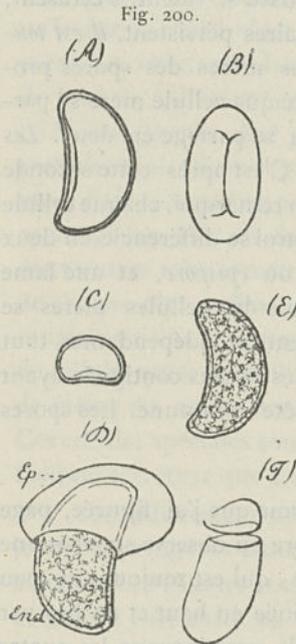


Fig. 200 (A). — Contour de la spore mûre de *Psilotum triquetrum*, vue de profil.

(B). — Contour de la spore mûre, vue par sa face interne.

(C). — Contour de la spore mûre, vue par le sommet.

(D). — Sortie de l'Endospore de l'intérieur de l'Epispore.

Ep. Epispore.

End. Endospore avec ses ornements.

(E). — Endospore vue de profil avec ses ornements.

(F). — Epispore vide et ouverte au sommet.

(1) Cette description de la structure de la paroi de la spore du *Psilotum triquetrum* diffère assez notablement de celle que M. le professeur J.-J. Kickx en a donné en 1871 dans son mémoire sur « L'Organe reproducteur du *Psilotum triquetrum* » pour que j'ai cru devoir en vérifier l'exactitude à diverses reprises. C'est surtout l'emploi successif de l'alcool fort et de la potasse étendue qui, provoquant la séparation de l'épispore et la sortie de l'endospore, m'a permis de constater les faits que je viens d'exposer.

5. — La structure de l'appareil sporangial, la structure des sporanges, celle des spores des *Ps. complanatum*, *flaccidum capillare*, ne diffèrent pas de la structure des mêmes parties chez le *Ps. triquetrum*. Cette identité de structure permet d'admettre que le développement de ces parties se fait de la même manière dans toutes ces espèces.



## CHAPITRE TROISIÈME.

---

### DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

### *MORPHOLOGIE*

ET

### ANATOMIE DES TMESIPTERIS.

---

#### SOMMAIRE.

##### § I. Espèces du genre *Tmesipteris*. — Leur distribution géographique.

1. Espèces actuelles du genre *Tmesipteris*. — 2. Distribution géographique de ces espèces.

##### § II. Morphologie des *Tmesipteris*.

1. Choix d'une espèce type. — 2. Ensemble d'un échantillon sec de *Tmesipteris*. Habitat des *Tmesipteris*. — 3. Rameaux rampants. — 4. Rameaux souches. — 5. Branches simples aériennes — 6. Frondes. — 7. Appareil sporangial et spores. — 8. Comparaison des diverses espèces du genre *Tmesipteris* au point de vue morphologique.

##### § III. Anatomie des *Tmesipteris*.

1. Structure du rameau rampant dans sa région postérieure. Conclusions. — 2. Structure du rameau rampant dans sa région antérieure. — 3. Structure du rameau rampant entre ses régions antérieure et postérieure. Conclusions. — 4. Structure de la région antérieure du rameau rampant dans les griffes bifurquées. —

5. Structure de la base du rameau souche. — 6. Structure de sa région moyenne. Emergence des frondes, écailles inférieures et frondes à nervure. Emergence des branches simples. — 7. Structure de la région supérieure du rameau souche, sa terminaison. — 8. Structure des frondes. — 9. Structure des branches simples. — 10. Structure du sporange. — 11. Les spores. — 12. Anatomie comparée des diverses espèces de *Tmesipteris*.

§ I. ESPÈCES DU GENRE *TMESIPTERIS*. — LEUR DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

1. — On admet ordinairement deux espèces de *Tmesipteris*

*Tm. Forsteri*. Endl. (1).

*Tm. Billardieri*. Endl. (2).

2. — Le *Tmesipteris Forsteri* Endl. habite la Nouvelle-Zélande, la Tasmanie, la Nouvelle-Hollande, la Nouvelle-Calédonie et les îles circumvoisines, les îles Viti, et d'après Douglas (3), la Californie.

Le *Tmesipteris Billardieri* Endl. habite les mêmes localités que le *Tm. Forsteri*.

Le *Tm. Forsteri* et le *Tm. Billardieri* ne diffèrent extérieurement que par la terminaison de leurs frondes, qui sont acuminées chez le premier, tandis qu'elles sont tronquées chez le second. Comme on connaît toutes les transitions possibles entre ces deux formes spécifiques d'Endlicher, et que, de plus, ces espèces habitent les mêmes contrées, Spring et plusieurs botanistes se demandent : si ces deux espèces ne sont pas seulement deux variétés. Je dois dire dès maintenant que parmi les échantillons qu'il m'a été possible de réunir, je puis distinguer histologiquement, d'après l'ornementation des parois externes des cellules épidermiques des frondes, quatre formes, correspondant :

La première à un échantillon de *Tm. Billardieri* à frondes tronquées venant de la Nouvelle-Zélande.

(1) Cette espèce a pour synonymes. *Tm. tannensis* Bernh. *Psilotum oxyphyllum* Hook fils. *Lycopodium tannense* Spreng.

(2) Cette espèce a pour synonymes. *Tm. truncata* Desv. *Tm. tannensis* Labill. *Psilotum truncatum* R. Br.

(3) Cité par M. Hooker.

La seconde à un échantillon de *Tm. Forsteri* à frondes acuminées venant de la Nouvelle-Zélande.

La troisième à un échantillon non déterminé *très trapu*, à frondes tronquées et acuminées, coriaces, venant de la Nouvelle-Calédonie.

La quatrième à un échantillon déterminé comme *Tm. tannensis* par M. le baron F. von Müller, de Melbourne, et venant des Montagnes bleues. Les frondes de cet échantillon sont les *unes acuminées, les autres tronquées, minces, non coriaces*. La plante tout entière est trapue (1).

Ne sont-ce là que des variétés locales? A coup sûr les divers *Tmesipteris* diffèrent moins les uns des autres que les *Psilotum*.

## § II. MORPHOLOGIE DES *TMESIPTERIS*.

1. — J'ai choisi comme espèce type, dans mes recherches sur la Morphologie et sur l'Anatomie des *Tmesipteris*, la variété déterminée par M. Müller : *Tm. Tannensis*. J'ai choisi cette forme parce que j'en possédais de nombreux spécimens beaucoup plus complets que les échantillons des herbiers que j'ai visités. Une étude comparative préalable m'avait d'ailleurs permis de reconnaître qu'entre le *Tmesipteris* de M. Müller et les autres espèces ou variétés de *Tmesipteris* il n'y a pas de différences morphologiques ou anatomiques importantes, le *Tmesipteris* de M. Müller pouvait donc sans inconvénients me servir d'espèce type.

2. — On ne possède des *Tmesipteris*, dans les divers herbiers que j'ai visités, que la partie aérienne de ces plantes, celle qui surgit à la surface de leur *plante nourrice*. Je dis *plante nourrice*, parce que je crois pouvoir conclure de mes recherches sur ces végétaux, que les *Tmesipteris* sont des plantes parasites dont la coloration verte subsiste malgré le parasitisme. Cette opinion concorde avec ce fait que M. Müller me signalait dès 1877, à savoir que les spores des *Tmesipteris* ne germent que sur le tronc des Fougères arborescentes,

(1) Extérieurement, les échantillons types de *Tm. Billiardieri* et de *Tm. Forsteri* ci-dessus ne diffèrent l'un de l'autre que par la troncature de leurs frondes. De même le *Tmesipteris* de la Nouvelle-Calédonie ne diffère que très peu du *Tmesipteris* des Montagnes bleues. Mais ces deux derniers échantillons diffèrent nettement de ceux de la Nouvelle-Zélande par leurs dimensions deux fois moindres.

*Dicksonia antarctica*, *Alsophila spectabilis*, etc. Tous les échantillons d'herbiers sont brisés au même point, à la base de leur rameau aérien ; bien rarement cette région aérienne est précédée d'un petit fragment de la partie rampante.

Les semis de *Tmesipteris* que j'ai tentés à diverses reprises, n'ayant pas réussi, il ne m'a été possible d'étudier la morphologie et la structure de ces plantes que sur des rameaux ayant subi une dessiccation prolongée et qu'on ramenait à peu près à leur état frais par une longue macération dans une liqueur à base de glycérine et de potasse. Presque tous les spécimens que j'ai étudiés étaient parvenus à leur taille définitive.

Un pied de *Tmesipteris tannensis* comprend un rameau rampant grêle ramifié ou non à sa partie antérieure. Ce rameau représente la griffe de la plante ou tout au moins la région antérieure de cette griffe. Il vit caché dans le revêtement de racines adventives qui couvre le tronc de la Fougère nourrice. Il se termine antérieurement, selon qu'il est ou non ramifié, par un ou plusieurs rameaux aériens couverts de frondes. Ces rameaux aériens paraissent de ci de là sur la Fougère et se dressent verticalement. Les rameaux aériens des *Tmesipteris*, comme ceux des *Psilotum*, forment un système à croissance limitée, dans lequel l'accroissement intercalaire est beaucoup moins localisé que chez les *Psilotum*. On n'observe ni racines ni poils absorbants chez les *Tmesipteris*, du moins dans la partie de cette plante que j'ai pu étudier (1).

Morphologiquement chaque pied de *Tmesipteris* comprend, dans les spécimens dont la griffe n'est pas ramifiée antérieurement :

1° Un rameau rampant grêle dépourvu d'appendices, ayant postérieurement la valeur morphologique d'un *stipe simple* et antérieurement celle d'un *cladode de stipes*, parfois celle d'un *sympode de cladodes*.

(1) Quoique beaucoup plus complets que les échantillons ordinaires, les spécimens de *Tmesipteris* dont j'ai pu disposer ne contenaient que la partie aérienne de ces plantes et la région antérieure de leurs rameaux rampants. Ces rameaux rampants étaient déjà très fortement engagés entre les racines adventives, qui couvrent le tronc de la Fougère nourrice, et réduits à un *stipe simple* à un *seul faisceau* ; mais comme ces rameaux étaient brisés à leur partie postérieure, il ne m'est pas possible de faire connaître la partie initiale de la griffe des *Tmesipteris*. Il ne m'est pas possible par suite de faire connaître les rapports de cette partie initiale avec la plante nourrice. Je signale cette double lacune, qu'il sera facile de combler, aux botanistes qui disposent de ressources plus étendues que celles de la chaire de Botanique de Lille.

Ce rameau constitue à lui seul la partie antérieure de la griffe. Il se redresse en un rameau aérien souche.

2<sup>o</sup> *Un rameau souche* dressé ayant la valeur morphologique d'un *cladode de stipes à développement sympodique*. La partie antérieure de ce rameau est couverte de frondes, et ses branches simples constituantes viennent émerger longuement à sa surface. — Sauf de très rares exceptions, le rameau souche ne se ramifie pas autrement qu'en émettant ses branches simples. Ce rameau souche est homologue d'un rameau souche de *Psilotum*.

3<sup>o</sup> *Des branches simples aériennes* grêles ayant la valeur morphologique de *stipes simples*. Chacune de ces branches porte deux frondes. Ces branches sont tantôt stériles et tantôt fructifères; elles sont homologues des branches aériennes simples des rameaux des *Psilotum*.

*Dans les spécimens dont la griffe est ramifiée antérieurement*, chaque pied comprend : un *rameau rampant* tel que celui signalé ci-dessus. Ce rameau, au lieu de se prolonger directement en un rameau souche, se ramifie dichotomiquement dans sa région antérieure. Les rameaux issus de ces bifurcations ont tous, dans toute leur étendue, la valeur morphologique de *cladodes de stipes*. Ils sont tout d'abord rampants, puis ils se redressent en rameaux aériens souches. Les griffes ramifiées portent plusieurs rameaux souches qui sont entièrement semblables, aux rapports près, au rameau souche des griffes non ramifiées. Les branches émergentes et les frondes de ces rameaux souches sont disposées comme ci-dessus.

3. — Le rameau rampant des griffes non ramifiées antérieurement est, dans sa partie postérieure, un cordon grêle cylindrique très allongé, ondulé, sans poils et sans appendices. La surface de l'organe est lisse, mate, noire; rien extérieurement dans le rameau développé ne révèle sa nature morphologique spéciale qui est : *un stipe simple à un seul faisceau*. Par suite de déviations probablement, dans la grande majorité des échantillons que j'ai étudiés, le plan principal de ces rameaux simples était horizontal au lieu d'être vertical comme celui des branches simples souterraines non déviées des *Psilotum* (1).

La partie initiale du rameau rampant se poursuit par un *cladode de stipes simples*. De même que dans certains rameaux souterrains

(1) On sait que chez les *Psilotum* on trouve fréquemment des déviations analogues.

des *Psilotum*, nous avons vu une branche simple se poursuivre par un cladode ; de même chez les *Tmesipteris*, on passe insensiblement de la branche simple postérieure à un cladode de branches simples, sans que rien extérieurement, dans le rameau développé, avertisse de ce changement de valeur morphologique. Le diamètre du rameau est un peu plus grand. Les axes de figure des branches constituantes de ce cladode souterrain ne sont pas dans le même plan, le cladode est rond et non plat. A la partie antérieure de ce cladode, la surface du rameau devient luisante, sa teinte noire s'atténue ; de plus, dans les échantillons secs, la surface forme des plis d'abord très légers, puis de plus en plus accentués. Plus en avant, le rameau rampant se redresse, sa surface, relevée de côtes saillantes, est jaune clair, lisse, luisante, avec quelques points blancs qui sont des stomates (1). Sur les côtes, on voit, de distance en distance, distribuées sans ordre apparent, de petites frondes réduites à un mucron. L'insertion de ces frondes se fait tout le long du bord de la côte. Ces petites frondes sont solitaires et sans faisceau. Cette région du rameau rampant sert de passage entre la griffe et le rameau souche, c'est la base du rameau souche, c'est la terminaison antérieure du rameau rampant. L'un fait directement suite à l'autre.

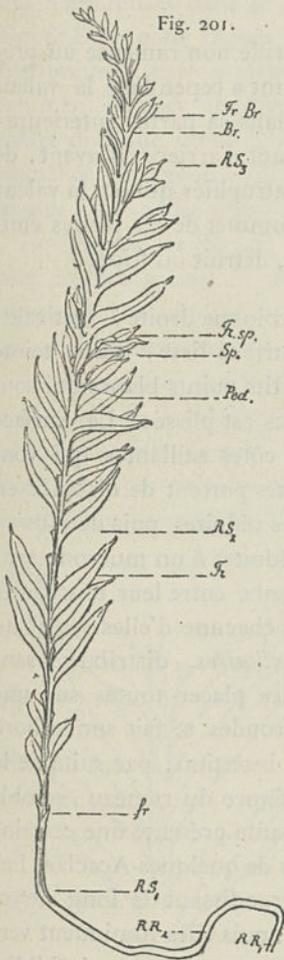


Fig. 201. — Ensemble d'un pied non ramifié de *Tmesipteris Forsteri*.

R R<sub>1</sub>. Région du rameau rampant ayant la valeur morphologique d'un stipe simple à un seul faisceau.

R R<sub>2</sub>. Région du rameau rampant ayant la valeur morphologique d'un cladode de stipes.

R S<sub>1</sub>. Base du rameau souche. La valeur morphologique de cette région est encore un cladode de stipes.

R S<sub>2</sub>. Région du rameau souche où les frondes pos-

(1) Les plis des échantillons secs correspondent à des côtes de la surface dans les échantillons révivifiés.

sèdent leur maximum de développement. La valeur morphologique de cette région est encore la même que ci-dessus.

R S<sub>3</sub>. Région du rameau souche ayant la valeur morphologique d'un cladode de stipes à développement sympodique. Le rameau souche conserve cette même valeur jusqu'à sa partie supérieure.

Br. Branche simple émergente stérile. — Fr. Br. Les deux frondes extérieures de cette branche simple.

Ped. ou Br. Sp. Branche simple sporangifère. — Fr. sp. Les deux frondes extérieures de cette branche simple, les frondes sporangiales.

Sp. Sporange biloculaire.

Dans les échantillons de *Tmesipteris* à griffe non rameuse au premier coup d'œil mais dont le rameau rampant a cependant la valeur morphologique d'un sympode de cladodes dans sa partie antérieure, on trouve, en poursuivant le rameau rampant d'arrière en avant, de ci de là sur sa surface des mamelons courts atrophiés qui ont la valeur morphologique de cladodes de stipes. Le sommet de ces petites éminences est ordinairement très abîmé, éteint, détruit ou fripé.

4. — Le rameau souche consiste en une colonne droite, verticale, grêle, longue de 10 à 25 centimètres, à surface lisse, d'une teinte vert jaune. Cette surface est marquée de petits points blancs qui sont des stomates. La surface de ces rameaux secs est plissée. La surface des échantillons revivifiés est couverte de côtes saillantes qui vont s'accroissant à mesure qu'on s'élève. Ces côtes portent de distance en distance de petites écailles vertes, d'abord très réduites, puis de plus en plus grandes. Les frondes inférieures sont réduites à un mucron, sans faisceau. Les frondes plus élevées ont un limbe entre leur mucron et la côte sur laquelle elles sont insérées, et chacune d'elles reçoit un cordon libéro-ligneux. Les frondes sont *solitaires*, distribuées sans ordre apparent; il n'est pas possible de les placer toutes sur une seule hélice génératrice. L'insertion des frondes se fait sur le bord même des côtes du rameau souche; cette insertion, par suite de la faible inclinaison de la côte sur l'axe de figure du rameau, semble presque parallèle à cet axe de figure et par suite présente une certaine ressemblance avec l'insertion des phyllodes de quelques Acacias. Les frondes du rameau souche vont d'abord grandissant le long de ce rameau, elles atteignent une taille maxima, puis elles diminuent vers le point où le diamètre du rameau souche commence à s'affaiblir. De ce point jusqu'au sommet, les frondes deviennent de plus en plus petites mais sans jamais se réduire à un simple mucron.

Le rameau souche des *Tmesipteris*, pris dans son ensemble, a toujours la valeur morphologique d'un cladode à développement sympodique.

Sur les côtes du rameau souche viennent émerger de distance en distance les branches simples constituantes de ce cladode (1). Ces émergences sont distribuées sans ordre apparent, elles sont extra-axillaires par rapport aux frondes simples. Ces émergences deviennent très nombreuses dans la moitié supérieure du rameau souche développé. Dans cette région du rameau souche, les frondes sont peu nombreuses, parfois elles font défaut. Ces nombreuses émergences semblent épuiser le rameau souche; au-delà de ce point, son diamètre diminue rapidement, et les nouvelles frondes et les nouvelles branches émergentes qu'il émet plus haut sont sensiblement plus petites, que celles qui précèdent.

Le rameau souche se termine en s'épuisant dans des frondes de plus en plus grêles, et en donnant quelques branches simples. Plus rarement il se termine en s'épuisant uniquement dans des frondes, ou en s'épuisant uniquement dans des branches simples.

Dans quelques cas très exceptionnels, le rameau aérien souche d'un pied de *Tmesipteris* se bifurque dichotomiquement en deux rameaux aériens de second ordre qui ont la même physionomie que la région supérieure des rameaux souches ordinaires. Je n'ai rencontré que quelques exemples de cette bifurcation.

L'accroissement intercalaire des rameaux souches des *Tmesipteris* n'est pas localisé comme celui des *Psilotum*.

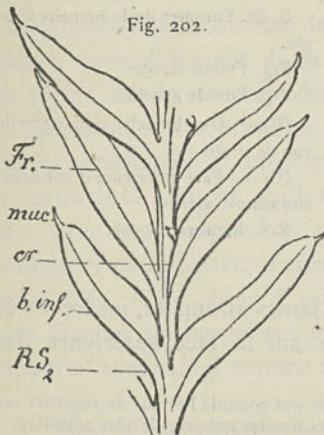


Fig. 202. — Région du rameau aérien souche de *Tmesipteris Forsteri* où les frondes possèdent leur maximum de développement.

cr. Côtes du rameau souche.

Fr. Fronde du rameau souche. b. inf. bord inférieur d'une fronde. muc. mucron d'une fronde.

Les autres lettres ont la même signification que dans la figure 201.

(1) Ces branches aériennes simples ont la valeur morphologique de stipes à un seul faisceau.

5. — Les branches simples aériennes consistent en très petits cylindres grêles, longs de 2 à 20 millimètres. Elles portent latéralement deux crêtes qui les débordent surtout en arrière. La surface d'un rameau simple est lisse, luisante, vert jaunâtre, elle porte quelques stomates. Les deux crêtes du rameau se prolongent chacune en une grande fronde, coalescente partiellement par sa face antérieure avec celle qui l'accompagne; chaque branche simple porte donc deux frondes (1), elle n'en porte jamais plus de deux. Le sommet du rameau est très peu au-dessus de la région où le bord supérieur de ces frondes se détache de ce rameau. Dans les rameaux stériles on reconnaît que le sommet est occupé par un cône végétatif éteint ne présentant qu'un centre de formation. Dans les branches fructifères, au lieu d'un cône végétatif éteint on trouve un sporange. Le sporange est dès lors terminal, axial et non épiphyllé.

Fig. 203.

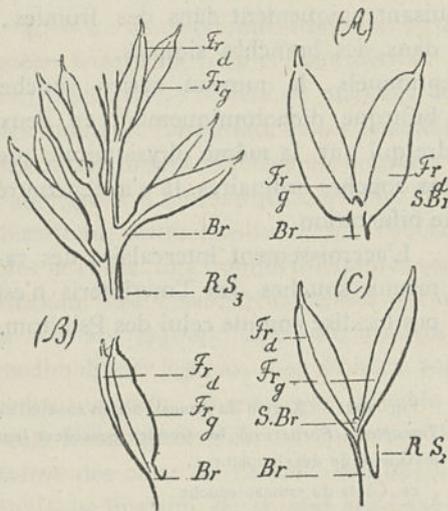


Fig. 203. — Région d'un rameau aérien souche de *Tmesipteris lannensis* où émergent de nombreuses branches simples stériles.

(A). — Une branche simple stérile vue de face. (L'observateur est supposé placé dans l'axe du rameau souche et regardant la branche simple)(2).  
Br. La branche simple.  
S. Br. Sommet de la branche simple.

(B). — Une branche simple stérile vue de profil

(C). — Face extérieure d'une branche simple stérile.  
R S. Rameau souche.

6. — Les frondes consistent en minces lames allongées, insérées très obliquement sur le rameau souche ou sur la face extérieure des

(1) De même que chez les *Psilotum* tous les auteurs ont commis l'erreur de regarder ces branches simples aériennes et leurs frondes comme des frondes spéciales bifides pétiolées.

(2) Théoriquement la branche simple ayant la valeur morphologique d'un stipe, l'observateur devrait être placé sur l'axe de figure de cette branche. Je reviendrai sur ce sujet dans une note spéciale.

branches simples aériennes. Chaque fronde va d'abord en s'élargissant de sa base vers sa région moyenne ; plus haut, elle se rétrécit et se termine insensiblement par un mucron chez le *Tmesipteris Forsteri* type ; ou bien elle se termine brusquement par deux lobes arrondis, et c'est entre les deux lobes que se dresse le mucron chez le *Tmesipteris Billardieri* type. Le mucron forme toujours une petite pointe aplatie courbée sur son bord supérieur, sa concavité regardant en haut. Les frondes sont dépourvues de pétiole. Les grandes frondes présentent une nervure médiane non ramifiée, et deux bords latéraux, l'un supérieur, l'autre inférieur. Le bord droit est souvent le bord supérieur dans les frondes du rameau souche (1). L'épiderme des frondes est lisse, luisant. Il est criblé de stomates sur la face de la fronde qui n'est pas directement éclairée. Ces stomates sont localisés entre la nervure et les bords de la fronde. Les frondes sont colorées en vert jaunâtre. Les frondes ont leur taille maxima vers le milieu du rameau souche. Elles diminuent vers le haut ; les frondes supérieures sont très petites. Les frondes inférieures du rameau souche se réduisent à un mucron, puis elles disparaissent et on ne voit plus trace de fronde sur le rameau rampant. Ces petites frondes inférieures sont dépourvues de massif libéro-ligneux.

Bien que très réduites et dépourvues de cordon libéro-ligneux, je pense qu'il faut attribuer à ces petites frondes inférieures des rameaux souches des *Tmesipteris* la valeur morphologique de frondes, parce qu'entre elles et les frondes supérieures les plus développées, on trouve une succession de frondes de plus en plus réduites, qui permettent de passer insensiblement de la forme et de la structure des premières à la forme et à la structure des secondes.

Les frondes des branches simples aériennes sont fasciées par leurs faces antérieures et coalescentes en même temps avec la surface externe de la branche qui les porte. Sauf cette particularité les frondes des branches simples ne diffèrent pas des frondes des rameaux souches ; peu importe d'ailleurs que la branche simple soit fructifère ou stérile. C'est donc à tort que l'on a attribué aux *Tmesipteris* des frondes sporangifères bifides et qu'on a, par suite, regardé leur appareil sporangial comme nettement épiphyllé.

(1) Dans les frondes des branches simples le bord droit de la fronde droite et le bord gauche de la fronde gauche sont les bords supérieurs de ces frondes. L'observateur étant placé au centre du rameau souche.

Fig. 204.

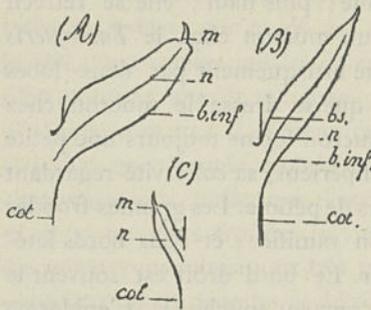


Fig. 204 (A). — Fronde de *Tmesipteris Billardieri* de la Nouvelle-Zélande. Grandeur naturelle.

Cot. Côte du rameau souche.

b. s. Bord supérieur de la fronde. — b. inf. son bord inférieur.

n. Nervure.

m. Mucron.

(B). — Fronde de *Tmesipteris Forsteri* de la Nouvelle Zélande. Grandeur naturelle.

(C). — Fronde de *Tmesipteris Tannensis* des Montagnes bleues. Grandeur naturelle.

7. — Chez les *Tmesipteris*, le rameau souche est le rameau sporangifère, c'est lui qui porte toutes les branches sporangifères. Cette disposition, qui ne se rencontre que très exceptionnellement chez les *Psilotum*, est ici la règle.

Chaque appareil sporangial de *Tmesipteris* comprend :

1° Un pédicelle sporangifère, qui est une branche simple aérienne ayant la valeur morphologique d'un stipe à un seul faisceau. C'est une des branches simples constituantes du rameau sporangifère.

2° Deux frondes sporangiales, qui sont les deux premières frondes extérieures du pédicelle sporangifère.

3° Un sporange biloculaire, ou glande disséminatrice, produit par le développement du point de végétation de la branche simple.

On connaît, par ce qui précède, les pédicelles sporangifères et les frondes sporangiales. Je n'y reviendrai pas.

Fig. 205.

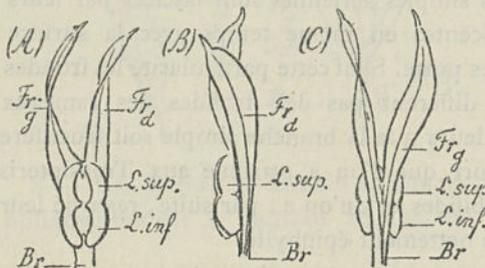


Fig. 205 (A). — Branche simple fructifère de *Tm. tannensis* (variété de la Nouvelle-Calédonie) vue par sa face interne.

Br. La branche simple regardée à tort comme le pétiole d'une fronde fructifère bifide.

Fr.g. Fronde gauche.

Fr.d. Fronde droite.

Sp. Sporange. — L. sup. Loge supérieure. — L. inf. Loge inférieure.

(B). — Branche simple fructifère, vue de profil.

(C). — Branche simple fructifère, vue par sa face externe.

Chaque sporange a, dans son ensemble, la forme d'un solide composé de deux ovoïdes se pénétrant par leurs petits bouts. Chacune des régions renflées de ce solide correspond à une loge. L'ensemble de ce sporange est symétrique par rapport à deux plans, l'un antéro-postérieur qui passe par l'axe de figure du pédicelle sporangifère et qui passe entre les deux frondes sporangiales, l'autre perpendiculaire au premier qui passe aussi par l'axe du pédicelle sporangifère. Par suite d'un renversement qui se produit au cours de la croissance de ces parties, le sporange est culbuté sur la face antérieure du pédicelle sporangifère, de sorte que l'axe de figure de ce rameau, en pénétrant dans le sporange, s'incline de 90° sur sa direction première. Par suite de cette rotation des deux loges du sporange, la loge postérieure vient en haut et forme la loge supérieure, la loge antérieure vient en bas et forme la loge inférieure du sporange développé. Le sporange développé a donc deux loges superposées placées au sommet d'un pédicelle sporangifère entre les frondes sporangiales et la surface du rameau souche. Dans le sporange clos, les deux loges du sporange sont séparées l'une de l'autre par une cloison complète qui correspond à l'étranglement des deux loges. Chaque loge du sporange présente dans sa partie la plus bombée, c'est-à-dire dans le plan antéro-postérieur de l'appareil sporangial, une ligne de déhiscence. Cette ligne s'étend de la moitié ou du tiers inférieur de chaque loge au sommet du sporange, là la ligne de déhiscence de chaque loge se réunit à l'autre. Les deux lignes de déhiscence convergent donc au sommet du sporange. L'ouverture des loges se fait chez les *Tmesipteris* comme chez les *Psilotum*. Le sporange mûr est largement ouvert, il semble formé de deux valves coriaces, brunes, bilobées, l'une droite, l'autre gauche.

Fig. 206.

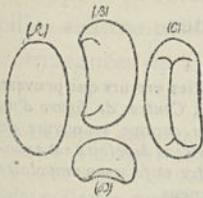


Fig. 206 (A). — Spore de *Tmesipteris tannensis*, vue par sa face externe.

(B). — La même spore, vue de profil.

(C). — Une autre spore, vue par sa face interne.

(D). — Une autre spore, vue par son sommet.

Les spores des *Tmesipteris* sont toutes de même espèce. Elles ont identiquement la même forme, la même structure et les mêmes ornements que celles des *Psilotum*. Elles ont une face externe re-

présentant à peu près un quart d'ellipsoïde, une arête intérieure peu saillante, de chaque côté de laquelle s'étendent deux facettes légèrement inclinées l'une sur l'autre. La paroi de cette spore peut se dédoubler en deux couches, l'une externe, l'épispore, l'autre interne, l'endospore. Cette dernière est seule ornementée.

Les spores des *Tmesipteris* sont plus grosses que les spores des *Psilotum*, leurs dimensions linéaires par rapport à celles du *Psilotum* sont dans le rapport  $\frac{3}{2}$ , ce qui donne en volume de  $\frac{27}{8}$ .

8. — Les diverses espèces de *Tmesipteris* diffèrent les unes des autres : 1° Par la troncature ou la non troncature de leurs frondes ; 2° Par leur forme plus ou moins trapue. Aux formes trapues correspondent des frondes étroites. Aux formes élancées correspondent des frondes plus larges.

### § III. ANATOMIE DES *TMESIPTERIS*.

1. — Une section transversale d'ensemble pratiquée dans l'extrémité postérieure d'un rameau rampant très long de *Tmesipteris tanensis* est régulièrement circulaire. Elle montre :

1° Un faisceau bipolaire (1) dont le centre de figure  $\gamma$  coïncide avec le centre de figure C de l'organe ; la lame ligneuse de ce faisceau est verticale, par suite son plan principal est horizontal (2).

2° Autour du faisceau une gaine protectrice mal caractérisée.

3° Entre la gaine et l'épiderme une couche épaisse de tissu fondamental primaire différenciée en deux zones : une zone profonde dont les parois cellulaires sont en partie gélifiées, et une assise superficielle collenchymateuse.

4° Une couche superficielle de cellules épidermiques.

(1) Pour éviter de trop fréquentes répétitions du mot *centre* et les erreurs qui peuvent résulter de la confusion des expressions. *Centres de développement*, *Centres de figure d'un faisceau* ; j'emploie ordinairement l'expression de *Pôles d'un faisceau* comme synonyme de *Centres de différenciation ligneuse de ce faisceau*. De là résulte que *faisceau bipolaire* est synonyme de *faisceau bicentre*, *faisceau multipolaire*, de *faisceau polycentre* et *faisceau unipolaire* de *faisceau monocentre*. Les  $\Delta$  d'un faisceau sont donc ses pôles ligneux.

(2) Cette orientation n'est peut être qu'une orientation particulière provoquée par une torsion accidentelle des échantillons que j'ai étudiés. On sait qu'il se produit fréquemment des déviations du même genre chez les *Psilotum*. Je dois faire remarquer toutefois que j'ai trouvé cette même orientation dans des échantillons de la Nouvelle-Zélande, et dans des échantillons provenant de la Nouvelle-Calédonie.

Le faisceau comprend une bande ligneuse primaire centrale continue, bombée en son milieu, amincie à ses deux extrémités, revêtue sur toute sa surface d'une couche d'éléments libériens. Deux trachées initiales grêles, diamétralement opposées, rapprochées du bord du faisceau marquent nettement les centres de développement ou *pôles* de la masse ligneuse primaire. Contre ces trachées initiales, sur la droite qui les joint, entre elles et le centre de figure, on voit une ou deux trachées plus grandes que les précédentes. Contre celles-ci et plus près du centre de figure, on trouve des vaisseaux scalariformes étroits à nombreuses faces. Chaque face de ces vaisseaux ne porte comme chez les *Psilotum*, et pour la même raison, qu'une rangée de ponctuations. Ces ponctuations consistent en petites ellipses étroites transversales par rapport à l'axe du vaisseau. Elles sont parfois légèrement aréolées. La disposition scalariforme des ponctuations d'une même file est très accusée. Sur les très petites faces des vaisseaux les ponctuations se réduisent à de petits points. Les vaisseaux scalariformes sont d'autant plus gros qu'on est plus près du centre de figure du faisceau. Les deux lames ligneuses s'élargissent par suite en se rapprochant du centre (1). Les deux lames ligneuses convergentes se rencontrent au centre et forment ainsi une bande continue. Les éléments libériens consistent en cellules grillagées semblables à celles des *Psilotum*. Leurs grillages transversaux sont simples. Leurs grillages latéraux sont très nombreux, très rapprochés et très irréguliers, il en résulte une sorte de réticulation dont chaque maille est occupée par un sablé très fin (2). Ces cellules grillagées sont très allongées, leurs cloisons extrêmes sont peu obliques. Elles sont très nombreuses à parois minces. Toutefois les plus extérieures, celles qui sont contiguës à la gaine protectrice ont une tendance manifeste à épaissir leurs parois et à se transformer en fibres libériennes, comme il arrive pour les vieilles cellules grillagées des *Sélaginelles*. Les cellules grillagées sont accompagnées de longues fibres primitives à parois minces (3).

(1) De même que chez les *Psilotum* le calibre des vaisseaux scalariformes est très faible eu égard à ce qu'il est ordinairement chez les Cryptogames vasculaires.

(2) La structure de ces cellules grillagées est au moins aussi compliquée que celle des cellules grillagées des *Marsilea*.

(3) Très souvent lorsque la gélification des parois des éléments de la zone profonde du tissu fondamental et leur humification sont poussées très loin, quelques-unes des fibres primitives superficielles du faisceau se recloisonnent et donnent une ou deux rangées de cellules subéreuses qui isolent le faisceau des tissus mortifiés. Cette assise subéreuse ne mérite aucun nom spécial. pas même celui de péricycle.

Il n'y a ni éléments ligneux secondaires, ni éléments libériens secondaires dans ce faisceau.

Fig. 207.

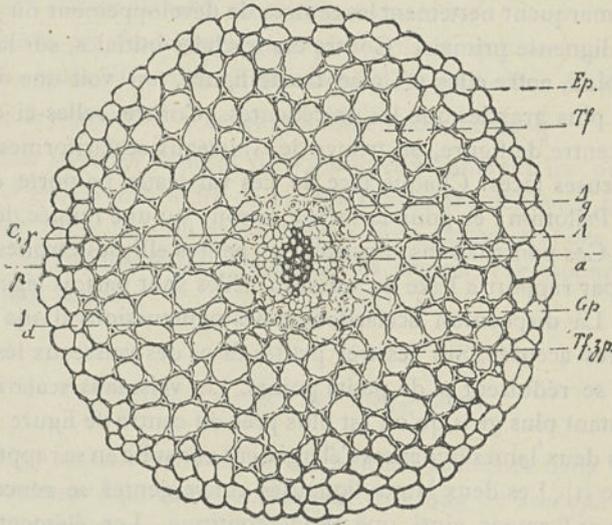


Fig. 207. — Section transversale d'ensemble de la région postérieure d'un rameau rampant de *Tmesipteris tannensis*.

C. Centre de figure de la section transversale du rameau.

$\gamma$ . Centre de figure du massif libéro-ligneux.

$\Delta_g$ ,  $\Delta_d$ . Centres de développement ou Pôles de la masse ligneuse.

A. Éléments libériens du massif libéro-ligneux.

Gp. Gaine protectrice.

Tf. Tissu fondamental primaire. — Tf. zp. Zone profonde gélifiée et humifiée.

Ep. Épiderme.

ap. Trace de la surface de symétrie antéro-postérieure, plan principal des autres Cryptogames vasculaires. — Dans les échantillons que j'ai étudiés ce plan était horizontal.

La trace de la deuxième surface de symétrie coïncide avec la ligne des pôles  $\Delta_d$   $\Delta_g$ .

La gaine protectrice difficile à reconnaître, consiste en une assise de cellules à parois minces. Les cadres d'épaississement des cloisons radiales de ces éléments ne sont pas reconnaissables.

Le tissu fondamental consiste en grandes cellules allongées longitudinalement à cloisons transversales très obliques. Leurs parois, blanches, brillantes, épaisses, sont gonflées dans les angles, tout l'ensemble du tissu a un aspect collenchymateux qui ressemble singulière-

Fig. 208.

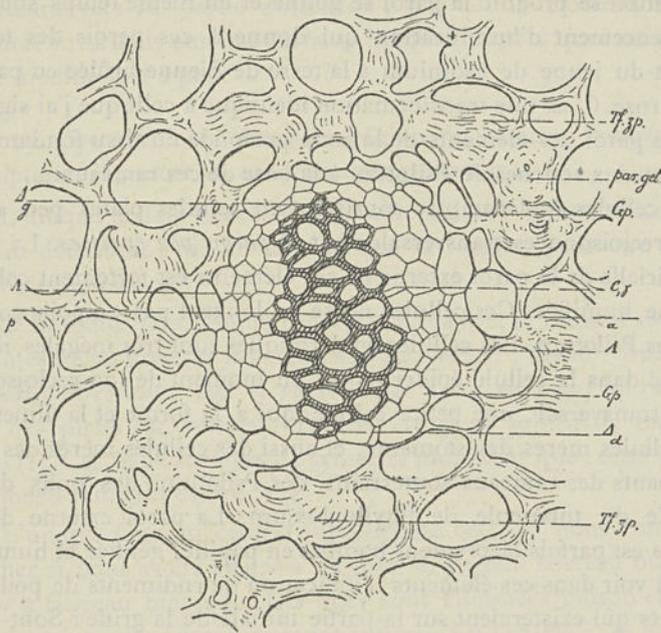


Fig. 208. — Section transversale grossie du faisceau de la figure 207.  
Les lettres ont la même signification que dans la figure précédente.  
Autour du faisceau on voit la région gélifiée du tissu fondamental.

rement à celui du tissu fondamental des organes aériens du *Phylloglossum*, toutefois ici les méats angulaires sont petits, les ornements des parois sont moins complexes (1). Le tissu fondamental a la même structure dans toute son épaisseur; toutefois, les parois des éléments voisins de la gaine protectrice se gélifient très fortement. Cette particularité permet de distinguer dans le tissu fondamental une zone profonde à éléments gélifiés et une zone superficielle. Dans la zone profonde la gélification atteint parfois toute la paroi de la cellule, ailleurs elle est localisée dans une étendue plus ou moins restreinte de cette paroi. Lorsque ces gélifications se localisent sur les parois radiales, elles figurent des sortes de cadres d'épaississements rappe-

(1) Le réseau qui forme ces ornements a cependant le même caractère chez les *Tmesipteris* et chez les *Phylloglossum*.

lant ceux des éléments de certaines gaines protectrices. Là où cette gélification se produit la paroi se gonfle et en même temps subit un commencement d'humification qui donne à ces parois des teintes variant du jaune de cadmium à la terre de Sienna brûlée en passant par le rose. C'est une transformation identique à celle que j'ai signalée dans la paroi des éléments de la zone profonde du tissu fondamental des rameaux souches de *Psilotum* à la base de ces rameaux.

Les cellules épidermiques consistent en cellules plates peu allongées, recloisonnées transversalement, à parois peu épaisses. La lame superficielle de la paroi externe de ces éléments est fortement colorée, presque humifiée. Ces cellules ne se prolongent pas en poils comme chez les *Psilotum*. Les cellules épidermiques sont très inégales, il s'est détaché dans la cellule épidermique, au moment de son recloisonnement transversal, une petite cellule qui a la forme et la dimension des cellules mères des stomates, et aussi des cellules mères des poils absorbants des rameaux souterrains des *Psilotum*, des poils du pédoncule du tubercule de *Phylloglossum*. La paroi externe de ces cellules est parfois légèrement bombée en papille, gélifiée et humifiée. Faut-il voir dans ces éléments l'indication de rudiments de poils absorbants qui existeraient sur la partie initiale de la griffe ? Sont-ce au contraire des cellules mères de stomates dont le développement s'arrête par suite de la position spéciale du rameau ? Je ne puis rien affirmer à cet égard.

Fig. 209

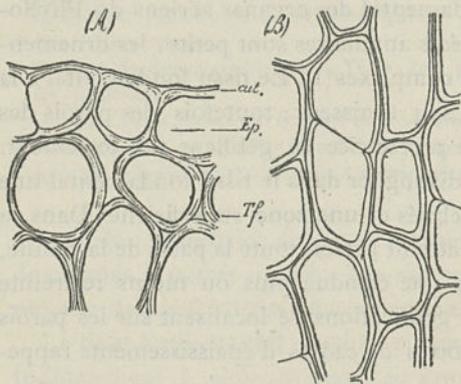


Fig. 209 (A). — Section transversale grossie de l'épiderme de la figure 207.

Cut. Cuticule.

Ep. Epiderme.

Tf. Région extérieure du tissu fondamental.

(B). — Epiderme du rameau rampant vu de face.

Si l'on pratique sur un même rameau rampant de *Tmesipteris* une

suite de sections transversales d'ensemble en se dirigeant de sa partie postérieure vers sa partie antérieure, on voit la même structure demeurer invariable sur une certaine longueur, après quoi seulement elle se modifie peu à peu.

De l'analyse de cette première région du rameau rampant des *Tmesipteris*, il ressort les conséquences suivantes :

1° L'unique massif libéro-ligneux du rameau rampant étant un faisceau déterminé, on en conclut que ce rameau peut être défini morphologiquement.

2° Le faisceau étant unique central et bipolaire, le rameau rampant des *Tmesipteris* présente *deux surfaces de symétrie*, savoir : *deux plans perpendiculaires entre eux et passant par l'axe de figure du rameau*. L'un des plans est vertical, l'autre, le plan principal, est horizontal (1). Ces deux surfaces de symétrie indiquent que cette région du rameau rampant est un *Axe*.

3° L'unique faisceau central bipolaire de cet axe nous conduit à chercher si nous avons affaire à un *Stipe* à un seul faisceau ou à une *Racine* à faisceau bipolaire. Les tiges sont éliminées puisqu'elles ne possèdent que des faisceaux monocentres. En l'absence du point de végétation, l'épiderme superficiel du rameau, son tissu fondamental primaire, permettent de dire que l'organe n'est pas d'origine endogène; et par suite, malgré l'absence d'appendices, que l'organe en question est un *Stipe* et *non pas une Racine*.

L'analyse directe de cette première région du rameau rampant de la griffe des *Tmesipteris*, conduit donc à cette conclusion : « *Cette région est un STIPE A UN SEUL FAISCEAU BIPOLAIRE dont le centre de figure coïncide avec le centre de figure du stipe*. Cette conclusion est précisément celle à laquelle conduit l'analogie, lorsqu'on compare cette région du rameau rampant des *Tmesipteris* aux branches simples souterraines des *Psilotum*, et surtout aux branches initiales des jeunes *Psilotum* que j'ai étudiés.

2. — Une section transversale d'ensemble pratiquée au milieu de la région antérieure du rameau rampant est encore régulièrement circulaire. Cette section montre :

(1) Quand le rameau rampant est ondulé, ce plan de symétrie devient une surface gauche.

- 1° Un massif libéro-ligneux central large.
- 2° Autour du massif libéro-ligneux, une gaine protectrice.
- 3° Entre la gaine protectrice et l'épiderme, une épaisse assise de tissu fondamental primaire.
- 4° Une assise superficielle de cellules épidermiques.

La gaine protectrice et le tissu fondamental ont, à ce niveau, à peu près la même structure que ci-dessus, mais leurs cellules sont plus petites. Les épaissements collenchymateux des parois sont moins localisés. La zone de cellules gélifiées est tantôt très épaisse tantôt réduite à un rang. Les cellules épidermiques sont plus étroites, leurs parois externes sont fortement épaissies et différenciées en une cuticule très nette colorée en jaune de cadmium et en couches cuticulaires blanches brillantes collenchymateuses, plus rarement humifiées. Les parois radiales et profondes de ces éléments sont un peu plus épaisses que précédemment. Elles ne laissent pas de méats entre elles et le tissu fondamental sous-jacent.

La masse libéro-ligneuse, très élargie, comprend : un noyau central de fibres primitives à parois minces, entourée par une couronne continue d'éléments ligneux épaissis. Cette couronne est elle-même revêtue d'une couche continue d'éléments libériens caractérisés. La couronne ligneuse est irrégulière, inégalement épaisse en ses différents points. En chacun des points où elle est plus épaisse, cette couronne présente de fines trachées qui indiquent ses centres de différenciation (1). Ces premières trachées sont très grêles, elles sont souvent détruites dans les échantillons secs, et ce n'est qu'après de longues recherches qu'on peut les reconnaître. Lorsque ces trachées initiales sont écrasées, leur place est indiquée par *une lacune, résultant de leur dissociation*. Contre ces trachées initiales, entre elles et le centre de figure du rameau, on voit quelques trachées plus larges que les précédentes. Ces trachées peuvent avoir deux spiricules parallèles très surbaissées. Tout autour de ces massifs, mais surtout à l'intérieur, on trouve de nombreux vaisseaux scalariformes semblables à ceux décrits dans la région postérieure du rameau. Les vaisseaux les plus intérieurs sont les plus gros. Les expansions laté-

(1) En déterminant la différenciation des tissus dans cette partie des rameaux rampants, on reconnaîtra que deux de ces centres de différenciation sont caractérisés avant tous les autres comme chez les *Psilotum*.

rales des masses contiguës se rejoignent sans interposition de fibres primitives et donnent la couronne ligneuse continue signalée ci-dessus. On dirait, en somme, que la couronne ligneuse est formée de bandes indéterminées, contiguës latéralement (1). Ce dispositif particulier des masses ligneuses montre surtout que la partie antérieure du rameau que nous étudions est un système à croissance très limitée.

Les éléments de l'assise libérienne extérieure consistent en cellules grillagées très nombreuses, inégales, les unes grêles, les autres beaucoup plus larges. Certaines de ces cellules grillagées, par suite de l'épaississement de leurs parois, se sont *fibrifiées* et forment des sortes de *fibres libériennes*. Les cellules grillagées sont mêlées à des cellules lisses allongées. Elles sont plus nombreuses près de la surface du faisceau. La structure des cellules grillagées et celle des fibres primitives de la couronne libérienne est la même que celle des éléments de mêmes noms que j'ai décrits dans la partie postérieure du rameau rampant.

Les fibres primitives qui occupent le centre de la couronne ligneuse, sont très allongées, à parois minces, rarement épaissies, lisses ou couvertes de punctuations simples isolées, nombreuses. Ces éléments sont rigoureusement homologues des fibres primitives, épaissies ou non, que j'ai signalées dans l'axe de figure de la masse libéro-ligneuse des cladodes ronds du *Psilotum triquetrum* (2).

Cette disposition de la masse libéro-ligneuse en couronnes concentriques n'est pas nouvelle pour nous. Les gros cladodes souterrains, et surtout les gros rameaux aériens des *Psilotum* en voie d'épuisement rapide, présentent cette même structure.

De là on peut conclure : que puisque la structure de la partie moyenne de la région antérieure du rameau rampant des *Tmesipteris* est identique à celle des gros rameaux des *Psilotum*, le rameau rampant des *Tmesipteris* a très vraisemblablement, à ce niveau, la même

(1) Dans d'autres échantillons cependant, pris au même niveau, on reconnaît que certains centres de différenciation sont encore nettement à l'extérieur de la masse ligneuse et figurent des pointements qui rappellent tout à fait les pointements de la couronne ligneuse des gros cladodes souterrains des *Psilotum*.

(2) La disposition de la masse ligneuse des rameaux rampants des *Tmesipteris* et des gros cladodes ronds des *Psilotum* en une couronne continue à pôles trachéens externes et dont le centre est occupé par un noyau de fibres primitives, est des plus importantes à connaître, car elle seule permet de comprendre et d'expliquer la structure singulière d'un grand nombre de *Cryptogames vasculaires fossiles*.

valeur morphologique c'est-à-dire qu'il est une fasciation de stipes à un seul faisceau dont les axes de figure ne sont pas dans le même plan ; soit par conséquent : un Cladode de stipes. Je vais montrer que l'étude des rapports des tissus vient justifier cette conclusion.

Fig. 210.

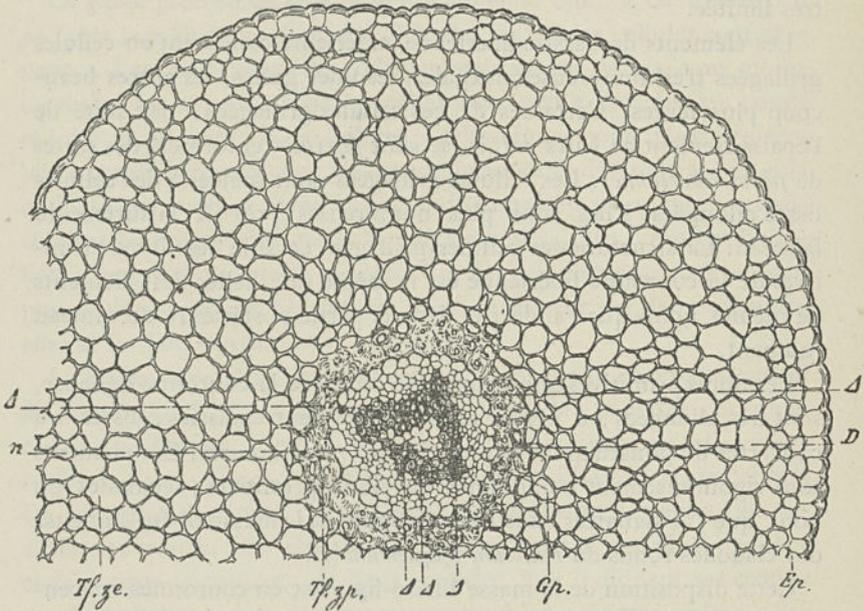


Fig. 210. — Section transversale d'ensemble d'un rameau rampant de *Tmesipteris tan-nensis* dans la région où ce rameau a la valeur morphologique d'un cladode de stipes, c'est-à-dire vers le milieu de sa région antérieure.

n. Noyau central de fibres primitives à parois minces.

D. Couronne ligneuse continue.

Δ. Centres ou pôles trachéens occupés par les trachées initiales. Ces trachées sont extrêmement grêles, intérieures à la masse ligneuse qui semble ainsi formée par la convergence d'îlots ligneux indéterminés. — Ces trachées initiales sont fréquemment dissociées, leur lace est alors indiquée par une lacune.

L. Couronne extérieure continue d'éléments libériens caractérisés.

Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

3. — Si l'on étudie une suite de sections transversales successives d'ensemble pratiquées de la région postérieure du rameau rampant jusqu'au point où nous sommes, on voit qu'on passe de la structure

Fig. 211.

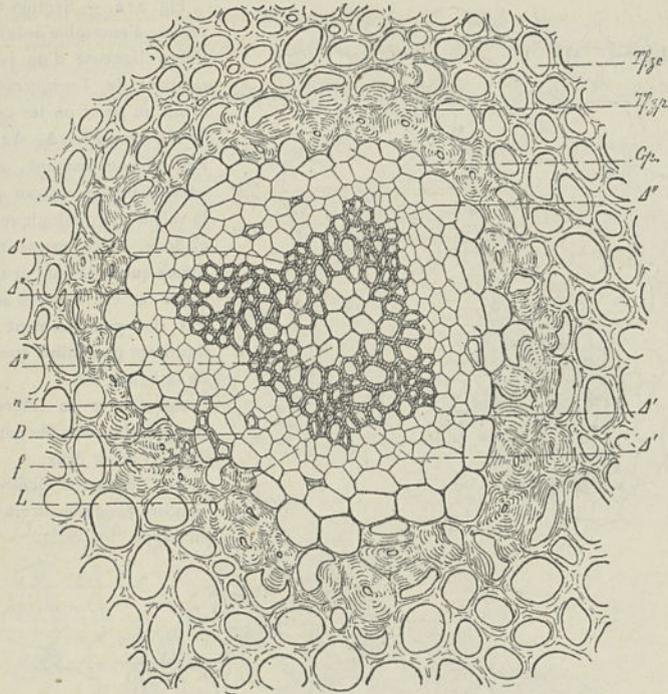


Fig. 211. — Section transversale d'ensemble de la masse libéro-ligneuse de la figure 210 grossie.

Δ' Centres trachéens dont les trachées initiales sont reconnaissables.

Δ'' Centres trachéens dont les trachées initiales sont dissociées, écrasées et remplacées par une lacune.

f. Fibres libériennes, résultant de la fibrification d'une cellule grillagée.

n. Fibres primitives centrales.

Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

du stipe simple à la structure décrite paragraphe 2 de la manière suivante.

A un premier niveau, le nombre des éléments de la masse libéro-ligneuse croît, tant comme éléments ligneux que comme éléments libériens; les trachées initiales du pôle gauche  $\Delta_g$  sont devenues très nombreuses et se sont étalées en une mince lame sur le bord de la masse vasculaire.

A un deuxième niveau, on constate que la nappe des trachées initiales du pôle  $\Delta_g$ , est remplacée par deux groupes distincts de tra-

Fig. 212.

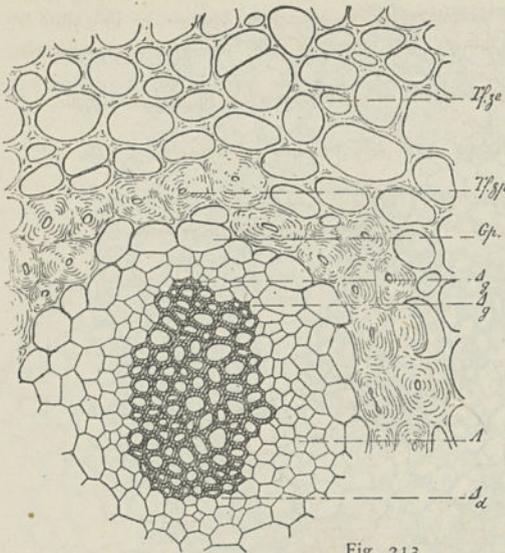


Fig. 212. — Section transversale d'ensemble de la masse libéro-ligneuse d'un rameau rampant de *Tmesipteris tannensis* au point où les centres de différenciation  $\Delta_g$ ,  $\Delta_d$  s'établissent puis se divisent, où par conséquent le rameau prend la valeur morphologique d'un cladode. Cette masse est la même que celle dont deux sections ont été figurées 208 et 211. Le grossissement de la figure est plus faible que celui de la figure 208.

$\Delta_g$ . Centre de différenciation gauche, ou pôle gauche, déjà divisé en deux.

$\Delta_d$ . Centre de différenciation droit, ou pôle droit, étalé en nappe.

Fig. 213.

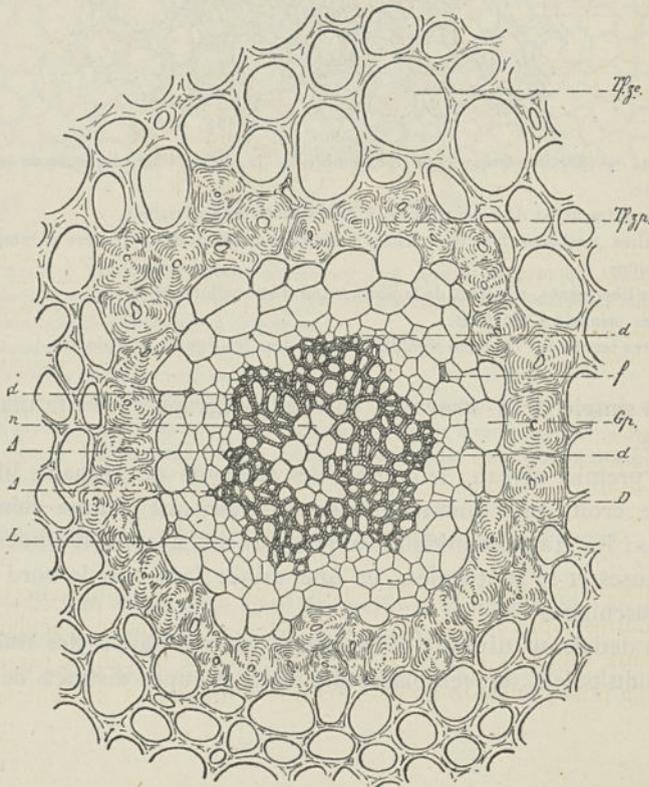


Fig. 213. — Section transversale d'ensemble de la même masse libéro-ligneuse à un niveau plus antérieur. Le centre de la masse libéro-ligneuse est occupé par un noyau de grandes fibres primitives à parois minces. Les centres de différenciation ou pôles ligneux sont encore extérieurs.

$\Delta$ . Centres de développement formant encore un pointement à la périphérie de la couronne ligneuse.

d. Centres de développement étalés qui se diviseront un peu plus en avant.

D. Couronne ligneuse continue.

L. Couronne continue extérieure d'éléments libériens caractérisés.

Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

Fig. 214.

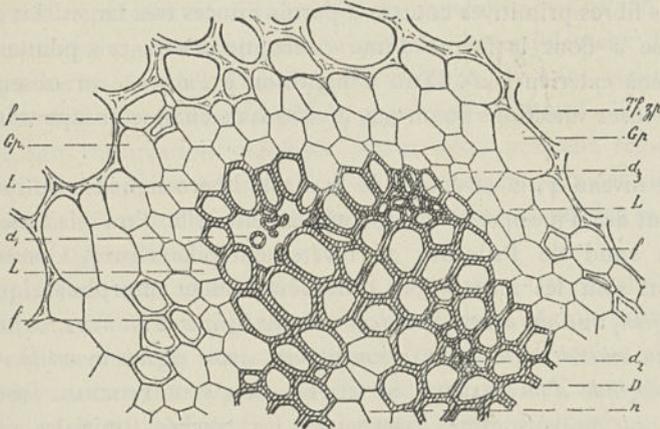


Fig. 214. — Portion d'une section transversale de la même masse libéro-ligneuse entre les niveaux figurés 211 et 213. Vers le point où les trachées initiales viennent de s'enfoncer dans la masse vasculaire, on remarquera que cette pénétration se fait, que les trachées soient agglomérées ou qu'elles soient étalées en nappe.

$d_1$ . Centre trachéen étalé en nappe dont les éléments sont dissociés et remplacés par une lacune.

$d_2$ . Centre trachéen étalé en nappe. On remarquera le petit calibre que présentent les trachées initiales.

$d_3$ . Centre trachéen aggloméré.

Le grossissement de cette figure est beaucoup plus grand que celui des figures précédentes.

chées initiales très petites. Les trachées du pôle  $\Delta_d$  commencent à s'étaler en une nappe mince sur le bord droit de la masse vasculaire. Les vaisseaux centraux sont gros et courts. Dès ce niveau, le rameau rampant n'a plus la valeur morphologique d'un stipe à un seul fais-

ceau, mais bien celle d'une fasciation de deux stipes à un seul faisceau très intimement coalescents (1).

A un troisième niveau, on constate que la nappe trachéenne  $\Delta_d$  est représentée par deux groupes trachéens distincts, et que les groupes trachéens issus de la masse  $\Delta_g$  tendent de nouveau à se diviser.

En continuant d'avancer dans le même sens, on constate que chaque groupe de trachées initiales, qu'il provienne du pôle ligneux droit ou du pôle ligneux gauche, s'étale en une sorte de lame mince sur la périphérie de la masse vasculaire, puis se partage en deux groupes, dont chacun peut présenter le même mode de division, un peu plus loin. Le centre de figure de la masse vasculaire est occupé par des fibres primitives courtes à parois minces très larges. La masse ligneuse a donc la forme d'une couronne vasculaire à pointements trachéens extérieurs (2). D'un échantillon à l'autre, on observe de nombreuses variations quant aux divisions de chaque groupe trachéen initial.

A ce niveau 4, la structure de la masse libéro-ligneuse du rameau rampant des *Tmesipteris* est identiquement celle d'un cladode souterrain rond de *Psilotum* au revêtement pileux près. Comme les rapports sont les mêmes, ils ont même valeur morphologique. *A une région initiale ayant la valeur morphologique d'un STIPE à un seul faisceau succède donc insensiblement une autre région ayant la valeur morphologique d'UN CLADODE DE STIPES A UN SEUL FAISCEAU.* Jusqu'au niveau où nous sommes parvenus, les trachées initiales étaient demeurées à la périphérie de la couronne vasculaire. Plus en avant, chacun des groupes de trachées initiales, tout en pouvant se diviser encore, s'enfonce dans la masse vasculaire, qui semble alors formée par l'agglutination d'un certain nombre d'amas ligneux indéterminés. La couche libérienne revêt toujours *la surface de la masse ligneuse.* Nous sommes arrivés dans la région du rameau rampant décrite paragraphe 2. Mais si le fait que chaque masse ligneuse prend une structure indéterminée, indique que nous approchons de la terminaison d'un système à croissance limitée, il n'implique pas nécessai-

(1) Et dont les lames ligneuses ne sont pas dans le même plan.

(2) Les centres trachéens de la couronne vasculaire sont inégalement distants et inégalement forts. On ne peut homologuer cette masse libéro-ligneuse à un faisceau polycentre, la distribution des centres de développement, leur valeur différente, la marche de la différenciation des tissus et leurs rapports s'y opposent absolument.

rement un changement dans la nature morphologique de l'organe. La partie antérieure du rameau rampant des *Tmesipteris* a donc la valeur d'un cladode de stipes à un seul faisceau dont chacun s'éteindra à une faible distance. Les *Psilotum* présentent des faits du même genre, et nous savons que dans ce cas la valeur morphologique du rameau est bien celle que nous venons d'indiquer. Nous pouvons donc conclure par analogie ; toutefois, la tendance à former des surfaces indéterminées est plus accusée chez les *Tmesipteris* que chez les *Psilotum*.

4. — En continuant de pratiquer d'arrière en avant des sections transversales successives d'ensemble du rameau rampant, on voit la même structure persister, puis on pénètre insensiblement dans le rameau aérien souche. Dans ces échantillons, le cône végétatif du rameau rampant est devenu peu à peu cône végétatif du rameau dressé sans bifurcation préalable. Dans cette nouvelle région, la masse libéro-ligneuse s'élargit, l'aspect collenchymateux des éléments du tissu fondamental s'atténue, la zone d'éléments gélifiés se réduit ou même disparaît (1).

L'épiderme a la structure décrite page 485. Ces modifications rappellent jusque dans les détails le passage de la région souterraine à la région aérienne des rameaux des *Psilotum* lorsqu'un de leurs cladodes souterrains se poursuit directement par un rameau aérien souche, fait qui se produit fréquemment dans les pieds grêles et dans les jeunes pieds.

Lorsque le rameau rampant des *Tmesipteris* se bifurque antérieurement, comme c'est parfois le cas du *Tmesipteris tannensis* des Montagnes bleues, on constate en progressant d'arrière en avant, que les tissus superficiels épiderme et tissu fondamental demeurant invariables, la masse libéro-ligneuse se partage en deux, comme se partage la masse libéro-ligneuse d'un cladode de *Psilotum* bifurqué antérieurement. La masse libéro-ligneuse s'élargit d'abord, puis s'étrangle. A ce niveau, les éléments ligneux et les éléments libériens forment deux couronnes incomplètes reliées par les fibres primitives qui occupent l'étranglement. Plus en avant, chaque masse libéro-

(1) Le niveau auquel disparaît la zone gélifiée du tissu fondamental varie beaucoup d'un échantillon à l'autre.

ligneuse est indépendante de sa voisine, elle reprend peu à peu la structure de la masse libéro-ligneuse initiale, c'est-à-dire un noyau central de fibres primitives à parois minces, une couronne ligneuse continue et une enveloppe libérienne externe continue. A partir de ce point, chaque branche de la bifurcation conserve cette même structure jusqu'à ce qu'on pénètre dans la base d'un rameau aérien souche, ou jusqu'à ce qu'on rencontre une nouvelle bifurcation pour laquelle j'aurais à répéter identiquement tout ce que je viens de dire. Au-delà de chaque bifurcation, les couronnes ligneuses reprennent leur complication première par la division de leurs centres de différenciation restants, tout comme chez les *Psilotum*.

Si, comme cela se produit parfois, certaines branches de bifurcation du cladode rampant s'atrophient alors que les autres se développent, la partie antérieure du rameau rampant a la valeur d'un *sympode de cladode*. En dehors de ses régions d'émergence, la structure de ce sympode est celle des rameaux rampants ordinaires. Dans les régions de bifurcation, les tissus extérieurs étant les mêmes, la masse libéro-ligneuse se partage en deux cordons inégaux ayant l'un et l'autre la structure de la masse libéro-ligneuse dans la région de dichotomie, puis le cordon grêle se réduit très rapidement et se poursuit par un cordon procambial qui vient se terminer dans l'axe d'un point de végétation atrophié.

En dehors donc de cette variante, due à une valeur morphologique spéciale, que paraissent provoquer des causes tout accidentelles, le rameau rampant se poursuit directement par un rameau souche.

5 — En étudiant le rameau souche des *Tmesipteris* comme on a étudié leur rameau rampant, c'est-à-dire en pratiquant une série de sections transversales successives d'ensemble de bas en haut, on constate la série des faits ci-après.

I. A quelque distance du rameau rampant, les cellules épidermiques s'allongent, leurs parois externes deviennent très épaisses (1), se couvrent d'un réseau de ponctuations parallèles rappelant les ornements des cellules épidermiques du pédicelle d'un tubercule

(1) Cette paroi se différencie en une cuticule mince colorée en jaune et en couches cuticulaires blanches brillantes collenchymateuses rappelant les épaisissements de la paroi profonde des cellules épidermiques des feuilles d'*Erica*.

de Phylloglossum ; les parois radiales (1) et profondes de ces cellules sont peu épaisses. Les cellules du tissu fondamental primaire ont la même structure que plus bas, leurs parois se dédoublent et laissent entre elles de grands méats irréguliers, qui présentent déjà la forme si caractéristique des méats du parenchyme herbacé des rameaux souches des *Psilotum* (2).

La zone profonde du tissu fondamental ou zone à parois gélifiées est très réduite. La masse libéro ligneuse très élargie, montre : *un noyau central de fibres primitives à parois minces*, autour de ce noyau *un certain nombre d'îlots ligneux distincts* (3), (4), et extérieurement *une couronne continue d'éléments libériens caractérisés*.

Chaque groupe ligneux est formé de trachées initiales grêles qui marquent son centre de différenciation. Ces trachées fines sont entourées d'autres trachées plus volumineuses à spiricule serrée, et tout autour de celles-ci, intimement appliqués contre elles, sont des vaisseaux scalariformes. La grande masse de ces vaisseaux est comprise entre le pôle de chaque groupe et le centre de figure du rameau (5). Les expansions latérales de chaque masse ligneuse sont constituées par de gros vaisseaux scalariformes. Lorsque les îlots ligneux sont distincts, ce sont des fibres primitives larges à parois minces qui les isolent. La couronne libérienne continue extérieure est composée de cellules grillagées, dont les plus externes sont fibrifiées, et de fibres primitives (6).

La gaine protectrice qui limite la masse ligneuse est peu reconnaissable.

En passant en revue toutes les coupes comprises entre la région médiane du rameau rampant et la base du rameau souche, on voit que les tissus superficiels du rameau se sont modifiés insensiblement et ont pris peu à peu l'aspect qu'ils ont à la base du rameau souche. La masse libéro-ligneuse s'est élargie, puis la couronne ligneuse

(1) Ces parois radiales sont très ondulées.

(2) Cette ressemblance des *Tmesipteris* et des *Psilotum* conservée jusque dans les moindres détails anatomiques montre combien est grande la parenté de ces plantes malgré leur différence de port.

(3) Plus rarement certains de ces îlots sont intérieurs par rapport à l'ensemble.

(4) Parfois certains îlots ligneux se relient entre eux par des expansions latérales.

(5) Très exceptionnellement les éléments ligneux sont disposés dans ces îlots comme dans les points saillants à trachées initiales externes des forts cladodes souches des *Psilotum*.

(6) Il ne saurait donc être question ici de péricycle ni de fibres péricycliques. Il n'y a pas de péricycle chez les *Tmesipteris*.

a cessé d'être continue, elle a été interrompue par l'intercalation des fibres primitives à parois minces. A mesure qu'on s'avance dans le rameau souche, le nombre de ces solutions de continuité de la couronne ligneuse augmente ; et les trachées initiales de chaque groupe d'éléments ligneux tendent à devenir centrales par rapport à ce groupe.

Fig. 213.

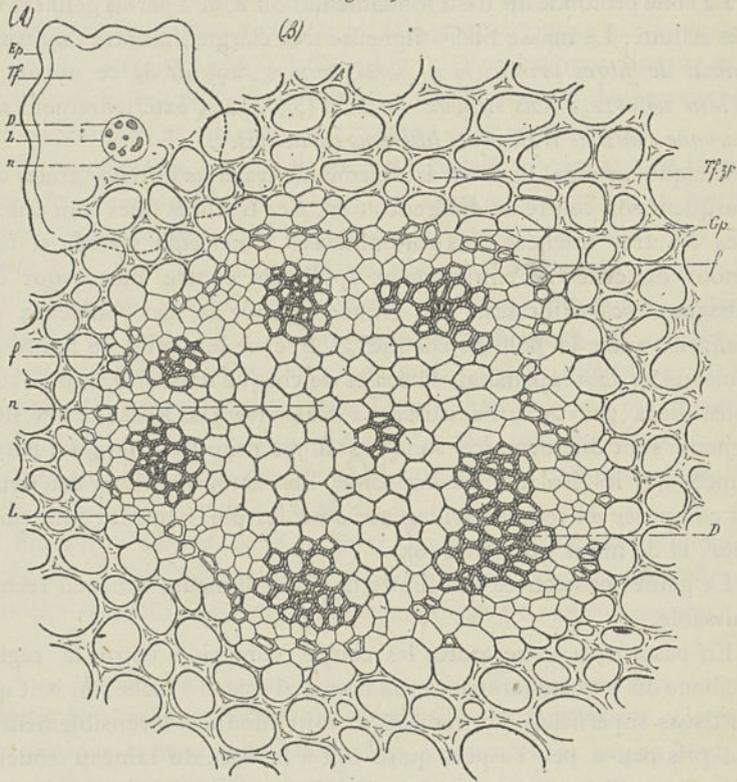


Fig. 215 (A). — Section transversale d'ensemble de la base du rameau souche qui fait suite au même pied de *Tmesipteris tannensis*.

D. Masse ligneuse formée d'îlots distincts indéterminés. L'un de ces îlots est encore intérieur à l'ensemble.

L. Couronne extérieure continue d'éléments libriformes caractérisés.

n. Noyau central de fibres primitives à parois minces.

Gp. Gaine protectrice.

Tf. Tissu fondamental. — Tf. zp. Zone profonde du tissu fondamental. — Tf. zg. Zone à parois gélifiées.

Ep. Épiderme.

Le contour de la section présente déjà quelques crêtes saillantes.

(B). — Section transversale d'ensemble de la masse libéro-ligneuse de la figure précédente grossie. — On remarquera qu'un groupe de vaisseaux scalariformes sans trachées se trouve isolé dans le noyau des fibres primitives. La suite des sections transversales montre que tant en avant qu'en arrière ce massif vasculaire se rattache aux ilots voisins.

Fig. 216.

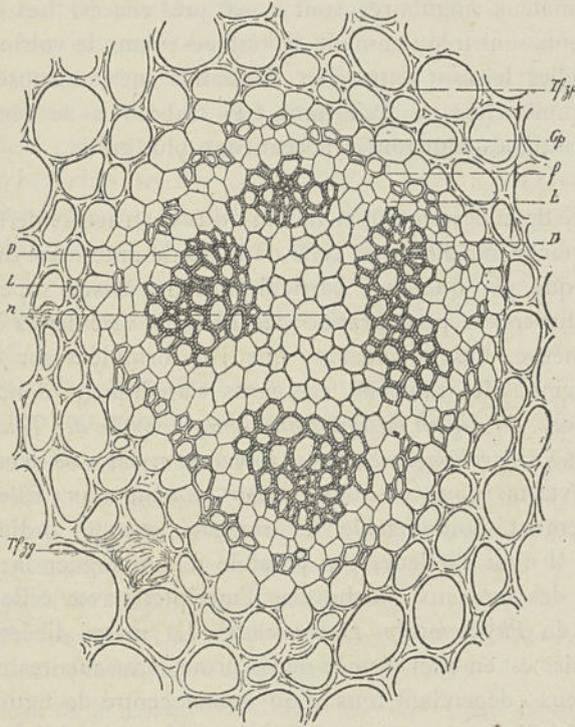


Fig. 216. — Section transversale d'ensemble de la masse libéro-ligneuse d'un autre pied de *Tmesipteris tannensis* prise dans la même région que la figure 215.

II. Plus en avant sur le rameau souche, la structure de la région centrale demeurant invariable, la surface présente des côtes qui vont s'accusant à mesure qu'on s'élève, et, de distance en distance, on voit s'en détacher de petites écailles constituées comme les frondes des *Psilotum*. Chacune de ces écailles ne comprend qu'une lame d'épiderme recouvrant une masse de tissu fondamental primaire. Elles ne contiennent pas trace de cordon libéro-ligneux. Chez le *Tmesipteris tannensis*, ces frondes écailleuses s'observent presque à la base du rameau aérien souche. Chez les *Tmesipteris Billardieri*

et *Forsteri* de la Nouvelle-Zélande, ces premières frondes ne commencent que beaucoup plus haut. La présence de ces petites frondes ne provoque aucune modification de la masse libéro-ligneuse ni comme structure, ni comme arrangement. A ce niveau, les éléments du tissu fondamental sont uniformément épaissis, leurs renflements collenchymateux angulaires sont à peu près effacés. Les parois de ces éléments sont fréquemment dédoublées; dans le voisinage de la surface, elles laissent entre elles de grands méats disposés en cha-pelets comme chez les *Psilotum*. Les trabécules de réunion des cellules contiguës sont toutefois beaucoup plus grêles.

Il résulte de la description ci-dessus : que la structure de la base du rameau souche ne diffère de celle de la partie antérieure du rameau rampant, que par quelques particularités des tissus superficiels et par une dispersion plus grande des groupes vasculaires de la couronne ligneuse. Les conclusions que j'ai formulées sur la nature morphologique des rameaux rampants s'appliquent donc ici sans modification. *La région basilaire du rameau souche des Tmesipteris a donc la valeur morphologique d'un CLADODE DE STIPES A UN SEUL FAISCEAU DONT LES AXES DE FIGURE NE SONT PAS DANS LE MÊME PLAN.* Elle est donc rigoureusement homologable au rameau souche ordinaire des *Psilotum*. Il n'est d'ailleurs pas possible d'homologuer la structure de la base des rameaux souches des *Tmesipteris* avec celle de l'axe fructifère du *Phylloglossum Drummondii*. La masse libéro-ligneuse de ce dernier est en effet formée de six groupes vasculaires conjugués deux à deux, dépendant tous d'un même centre de figure, ce qui m'a permis d'y reconnaître *un stipe à trois faisceaux bipolaires ayant même centre de figure.*

6. — En s'élevant encore le long du rameau souche, on pénètre dans une région où, d'une coupe à l'autre, le contour de la section, la structure et les rapports des diverses parties de sa masse libéro-ligneuse varient. Ces variations de forme et de structure sont provoquées par les émergences nombreuses et rapides qui se produisent dans cette nouvelle partie du rameau souche. Ces émergences sont de deux sortes, les unes reçoivent chacune un cordon ligneux toujours indéterminé, toujours indivis dans tout son parcours; ce sont les frondes du rameau; les autres reçoivent un cordon libéro-ligneux

plus gros, dans lequel on peut reconnaître parfois un faisceau bipolaire. Ces derniers cordons se distinguent très facilement des premiers, parce que, un peu avant leur terminaison, ils émettent extérieurement deux filets libéro-ligneux qui se rendent chacun à une fronde. Ces dernières émergences sont les terminaisons des branches simples constituantes du rameau souche. Le sommet de ces branches émergentes est formé soit par un point de végétation éteint, soit par un sporange fortement incliné vers le rameau souche. Au bas du rameau souche, il n'y a d'abord que des cordons émergents de frondes; plus haut, à ces cordons de frondes se mêlent des faisceaux de branches stériles ou fructifères; puis, vient une région où ceux-ci prédominent; au-delà nous retrouvons un mélange de cordons libéro-ligneux de frondes et de branches stériles. Dans cette dernière région, l'épuisement de tout le système devient de plus en plus manifeste. Je vais examiner en détail les divers niveaux de cette région.

A la base de la première région d'émergence frondacée, le contour de la section transversale est très irrégulier. Cette section présente :

1<sup>o</sup> Une masse libéro-ligneuse centrale à contour irrégulier composée de cinq à huit groupes vasculaires distincts, indéterminés, très inégaux, très inégalement espacés les uns des autres et du centre de figure du rameau. Le centre du massif libéro-ligneux est occupé par de grosses fibres primitives à parois minces. Les cellules grillagées, très nombreuses, sont localisées en une couronne externe continue. Celles qui sont contiguës à la gaine sont fibrifiées.

2<sup>o</sup> Autour de la masse libéro-ligneuse, une gaine protectrice mal définie.

3<sup>o</sup> Une couche de tissu fondamental primaire différenciée en deux zones. La zone superficielle est formée de cellules plus petites, dissociées, à section transversale arrondie, à section radiale présentant les méats en chapelets caractéristiques des *Psilotum*. Cette assise superficielle contient de la chlorophylle en gros grains. La zone profonde est formée de grandes cellules allongées à cloisons transversales très obliques, laissant entre elles de grands méats. On voit dans ces cellules de l'amidon en grains très petits (1). La zone

(1) Sauf exception la zone gélifiée du tissu fondamental n'est plus caractérisée à ce niveau.

superficielle du tissu fondamental prend seule part à la formation des petites crêtes ou côtes qui revêtent la surface du rameau souche.

4<sup>o</sup> Une couche épidermique superficielle. Cette assise est formée de cellules allongées, à parois externes très épaisses, différenciées en une cuticule colorée en jaune et en couches cuticulaires extrêmement épaisses, collenchymateuses, à parois radiales ondulées. Ces cellules, vues de face, présentent des ornements caractéristiques, formant une sorte de réseau à mailles parallèles rapprochées. De distance en distance, on trouve des stomates. Ces stomates sont semblables à ceux des frondes. Je les décrirai spécialement en étudiant les frondes.

Quelques sections transversales plus haut, on reconnaît que les tissus conservant la même structure et les mêmes rapports, une côte de la surface devient plus proéminente, en même temps le contour de la masse libéro-ligneuse forme une bosse vers cette côte. Si à cette bosse correspond un groupe ligneux très petit ne comprenant que quelques trachées, ce massif s'écarte du centre de figure du rameau et s'avance dans cette bosse au milieu des éléments libériens. Lorsque l'éminence superficielle de la masse libéro-ligneuse ne correspond pas à un cordon ligneux très grêle, on voit une des masses ligneuses voisines étaler son centre trachéen, il s'en détache quelques trachées et le petit filet ligneux ainsi isolé, qui correspond alors à l'éminence de la surface de la masse libéro-ligneuse, s'écarte du centre de figure, au sein des éléments grillagés. Quelques coupes plus haut, on reconnaît que le filet ligneux et les éléments libériens qui l'entourent forment un cordon libéro-ligneux indéterminé qui s'isole de plus en plus de la masse principale, et qui finalement devient libre dans le tissu fondamental. A ce moment ce cordon comprend un groupe de trois à huit trachées dont les plus grêles sont centrales, les plus grandes entourant les plus grêles. Les éléments ligneux sont tapissés par une assise d'éléments libériens également épaisse en ses différents points. Entre ce cordon grêle et le tissu fondamental, on trouve une rangée de cellules que l'on peut regarder comme une gaine protectrice ou, plus exactement, qui en joue le rôle. Ce cordon s'éloignant peu à peu du centre de figure du rameau, sort dans la fronde qui se détache enfin de la surface du rameau (1).

(1) Le cordon libéro-ligneux grêle que nous venons de voir s'isoler de la masse principale pour se rendre à une fronde a la même structure que le cordon libéro-ligneux unique et indivis des frondes des Sélaginelles et des Lycopodes actuels.

Fig. 217.

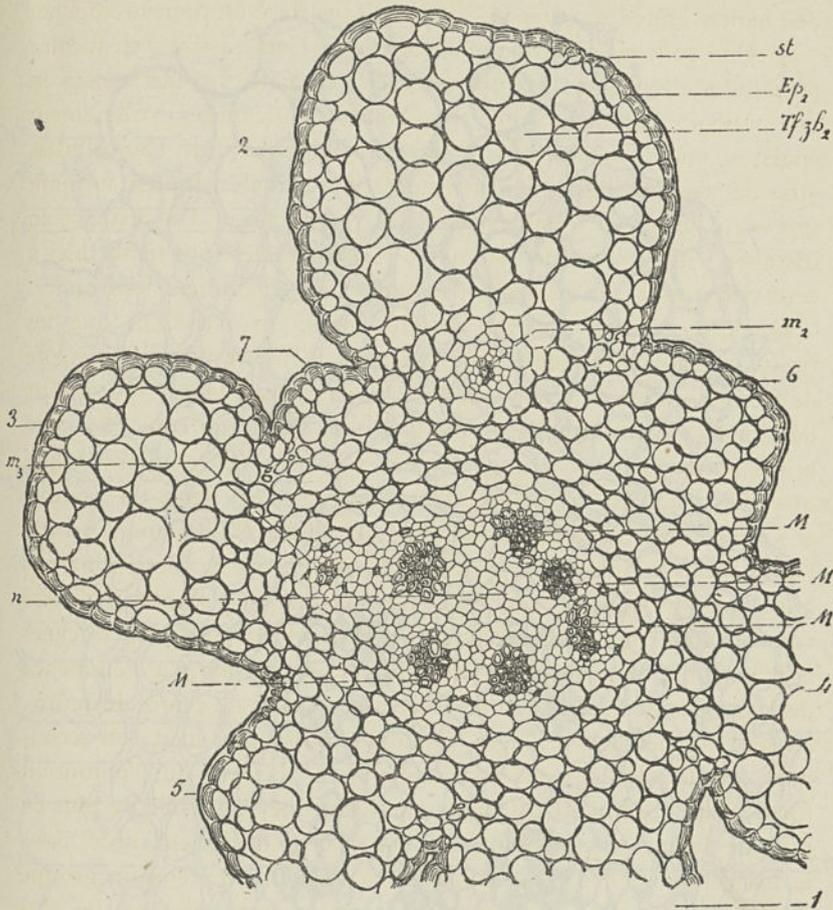


Fig. 217. — Section transversale d'ensemble du même rameau souche de *Tmesipteris tan-nensis* dans sa région d'émission des frondes à nervure.

1, 2, 3, 4, 5, 6, 7. Les frondes indiquées dans l'ordre de leur émergence. On remarquera l'absence d'ordre dans la succession de ces émergences. On ne peut en effet y reconnaître ni une verticillation, ni une hélice génératrice, ni un système d'hélices parallèles, ni une disposition conjuguée comme celle des Sélaginelles.

m<sub>2</sub>. Massif libéro-ligneux de la fronde 2. — D<sub>2</sub>. Bois de ce massif; L<sub>2</sub>, son liber.

Ep<sub>2</sub>. Epiderme de la base de la fronde 2. — Tf<sub>2</sub>. Tissu fondamental de la même fronde 2.

m<sub>3</sub>. Massif libéro-ligneux de la fronde 3, au moment où il émerge de la masse libéro-ligneuse centrale. — D<sub>3</sub>. Bois de ce massif; L<sub>3</sub>, son liber.

Tf. zh. Tissu fondamental, zone herbacée.

M. Les groupes vasculaires de la masse libéro-ligneuse du cladode souche.

Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

Fig. 218.

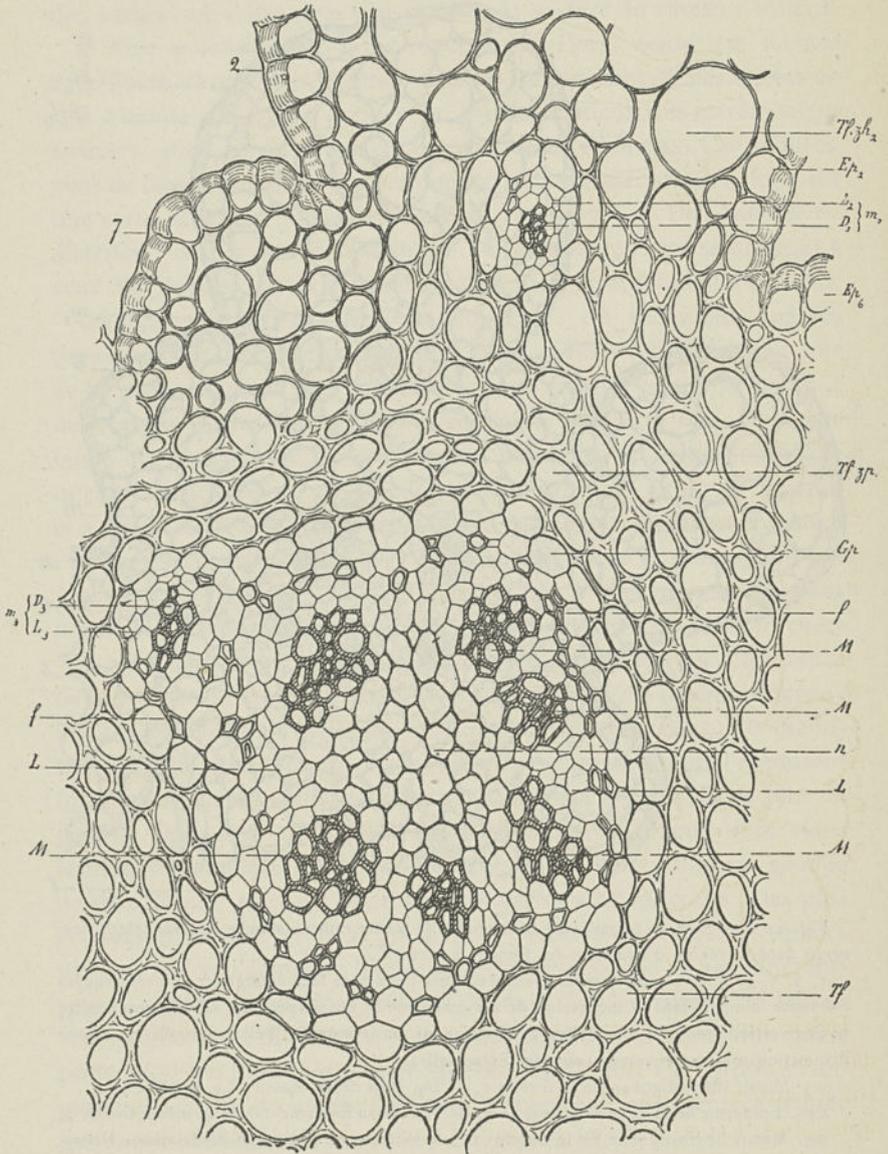


Fig. 218. — Section transversale d'ensemble de la masse libéro-ligneuse de la figure 217 grossie.

Les lettres ont la même signification que dans la figure précédente.

Fig. 219.

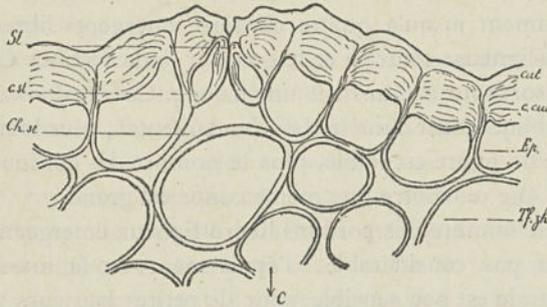


Fig. 219. — Portion grossie de la surface de la section transversale d'ensemble représentée figure 217.

St. Stomate. — an Antichambre du stomate. — c. st. Cellule stomatique. — ch. st. Chambre stomatique.

Cut. Cuticule.

C. cut. Couches d'épaississements de la paroi externe des cellules épidermiques.

Tf. zh. Zone herbacée du tissu fondamental.

Fig. 220.

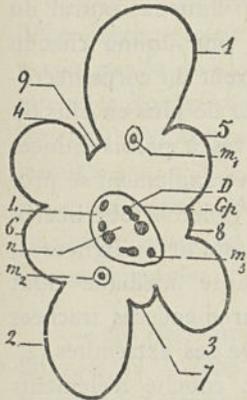


Fig. 220. — Section transversale d'ensemble d'un rameau souche de *Tmesipteris lannensis* dans la région d'émergence de ses frondes à nervure.

Les numéros 1, 2, 3, ... indiquent l'ordre d'émergence des frondes. Ces numéros ne désignent point cependant les mêmes frondes que celles de la figure 217. On remarquera que l'ordre d'émergence des frondes à ce niveau est peu différent de celui des frondes sur la figure 217.

Dès le niveau où commence l'émergence du premier cordon frondal, on reconnaît que des émergences de même nature se préparent sur les autres masses ligneuses, sinon sur toutes, du moins sur quelques-unes. Et, en effet, en s'élevant d'une ou de quelques coupes, on voit se produire, en différents points de la masse libéro-ligneuse centrale, des émergences tout à fait semblables à celles que je viens de décrire. Les cordons libéro-ligneux indéterminés émergents se déta-

chent successivement des gros îlots ligneux sans ordre (1). Plus on s'élève, plus le nombre de ces cordons émergents augmente, et on voit fréquemment jusqu'à quatre cordons émergents libres entre la masse libéro-ligneuse centrale et le contour de la section. Chacun de ces cordons sort tour à tour dans une fronde. Ces cordons émergents cheminent obliquement dans le tissu fondamental, plus leur inclinaison sur l'axe de figure est faible, plus le nombre des cordons indéterminés libres que rencontre une même coupe est grand.

Tant que le nombre des cordons libéro-ligneux émergeant dans les frondes n'est pas considérable, l'épuisement de la masse libéro-ligneuse centrale est peu sensible pour de petites hauteurs verticales. Cependant, à de plus grandes distances (1 centimètre) cet épuisement devient très sensible.

En s'élevant de la région d'émergence des cordons libéro-ligneux des premières frondes à nervure vers le sommet du rameau souche, on voit s'isoler des massifs libéro-ligneux plus importants que ceux qui forment les nervures des frondes. Ces massifs sont depuis longtemps reconnaissables dans le corps libéro-ligneux central du rameau souche, et avant leur émergence ils ont donné chacun plusieurs cordons de frondes. Lorsqu'ils se séparent du corps libéro-ligneux du rameau souche, on les voit s'éloigner de plus en plus du centre de figure du rameau; des fibres primitives à parois minces comblent la région abandonnée. Plus haut, un étranglement se produit dans la gaine protectrice qui a pour effet d'isoler le lobe libéro-ligneux, au sein du tissu fondamental. Les masses libéro-ligneuses, ainsi isolées, comprennent une bande ligneuse médiane dont les trachées initiales occupent le centre; plus rarement ces trachées initiales sont réparties en deux groupes voisins de ses extrémités (2). La bande ligneuse est recouverte d'une épaisse couche d'éléments libériens et revêtue d'une gaine protectrice. Lorsque la masse libéro-ligneuse principale du rameau souche est encore entourée d'une couche de tissu fondamental en gélification, les faisceaux bicentre

(1) Rien dans la disposition de ces cordons émergents ne rappelle la disposition conjuguée que j'ai reconnue dans les cordons émergents des écailles sporangifères de l'Épi des *Phylloglossum*.

(2) On reconnaît directement dans ce cas particulier que ces masses libéro-ligneuses plus grosses que les cordons des frondes représentent des faisceaux bicentres.

qui s'isolent possèdent également une ceinture propre de ces éléments gélifiés, ce qui n'arrive pas pour les cordons libéro-ligneux émergeant au même niveau dans les frondes

Ces faisceaux bicentre gagnent peu à peu une côte de la surface du rameau, comme le faisaient tout à l'heure les cordons libéro-ligneux des frondes à nervure; là ils pénètrent dans l'axe d'un pédicelle qui porte, soit deux frondes seulement, soit deux frondes et un sporange. En suivant le faisceau bicentre dans ce pédicelle, on le voit émettre extérieurement deux lobes qui ont la structure des cordons libéro-ligneux des nervures des frondes du rameau souche. La structure parfois nettement bicentre des cordons sortant dans les pédicelles, leur volume et l'émission des deux cordons des frondes externes, différencient et distinguent nettement ces faisceaux des branches simples des cordons libéro-ligneux des frondes du rameau souche.

Chez les *Tmesipteris* comme chez les *Psilotum*, il se détache donc de distance en distance du corps libéro-ligneux des rameaux souches, des faisceaux bicentres qui vont se terminer dans de courtes branches aériennes simples.

Lorsqu'un faisceau bicentre de branche simple quitte la masse libéro-ligneuse centrale du rameau souche, il est remplacé dans cette masse par la division de l'un des groupes vasculaires restants. Après quelques émergences de cet ordre, la masse libéro-ligneuse du rameau souche s'affaiblit, le nombre de ses masses vasculaires diminue, se réduit à 4 ou à 3. Le noyau central de fibres primitives se réduit. En continuant de s'élever cette structure simplifiée se conserve, tout en s'affaiblissant de plus en plus par des émergences de faisceaux de branches simples et de cordons libéro-ligneux de frondes.

7. — Au tiers supérieur du rameau souche, l'ensemble de la section du rameau souche est une figure très irrégulière dont le pourtour forme des bosses très saillantes. L'épiderme et le tissu fondamental, sont tels encore que je les ai décrits précédemment (1). Dans ce tissu fondamental, on voit un ou plusieurs cordons libéro-ligneux émergents de frondes, parfois un ou deux faisceaux bicentres émergeant dans des pédicelles sporangifères. La masse libéro-ligneuse centrale est formée de trois groupes vasculaires inégaux non convergents,

(1) La zone herbacée du tissu fondamental est plus épaisse à ce niveau, que sa zone profonde.

séparés par des fibres primitives à parois minces et revêtus d'une couche continue d'éléments libériens caractérisés. Les trachées initiales

Fig 221.

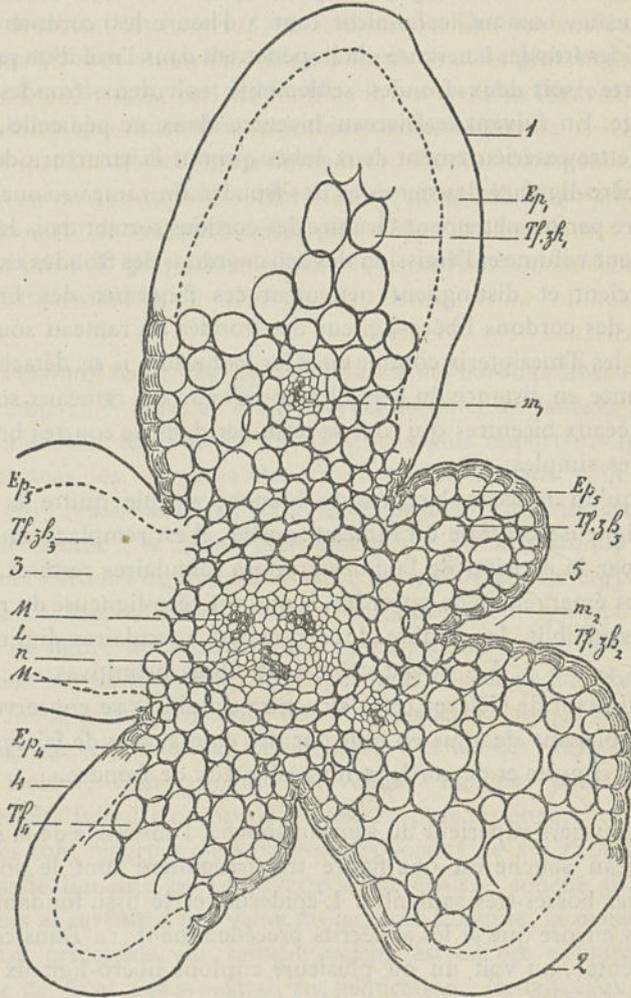


Fig. 221. — Section transversale d'ensemble du même rameau souche de *Tmesipteris tannensis* pratiquée vers le tiers supérieur de ce rameau.

Les lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

1, 2, 3, 4, 5. Frondes du rameau souche numérotées dans l'ordre où elles émergent sur ce rameau.

Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

de chaque masse vasculaire sont ou externes, ou centrales. Chacune de ces masses émet des cordons de frondes, et de distance en distance un faisceau bicentre de branche simple. Les dernières émissions épuisent complètement la masse centrale, qui se trouve réduite à quelques éléments ligneux entourés de quelques cellules grillagées. Le tout figurant une sorte de faisceau indéterminé. Près du sommet, elle se partage en deux cordons dont chacun se termine dans une fronde. C'est entre ces deux frondes que se trouve le sommet du rameau souche. Ce sommet forme une sorte de selle sur laquelle on ne reconnaît pas de cellule apicale nette, à moins qu'on ne veuille regarder comme telle la cellule marquée S, fig. 228 (A). Dans ce cas, le rameau souche se termine par un stipe simple. D'autres fois, la terminaison du rameau souche est un bouquet de branches simples portant chacune deux frondes.

Ce qui précède fait donc connaître la structure des rameaux souches dans toute leur étendue.

Fig. 222.

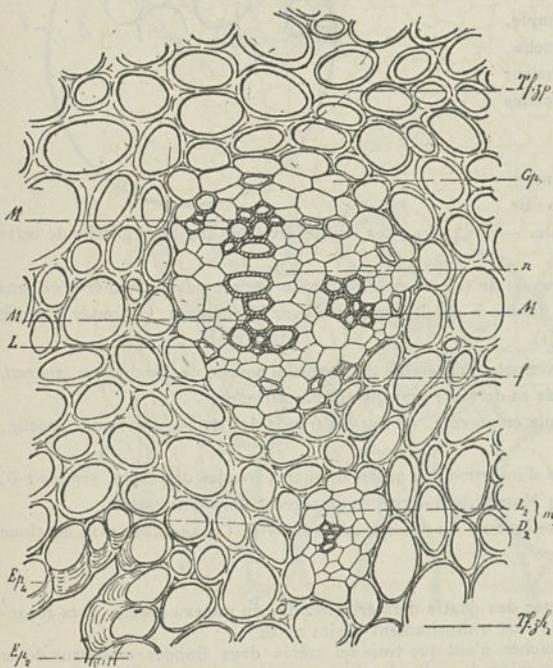


Fig. 222 — Section transversale d'ensemble grossie de la masse libéro-ligneuse principale de la figure 221. On remarquera que les trachées initiales de deux des groupes vasculaires sont marginales et externes par rapport à ces groupes.

Fig. 223.

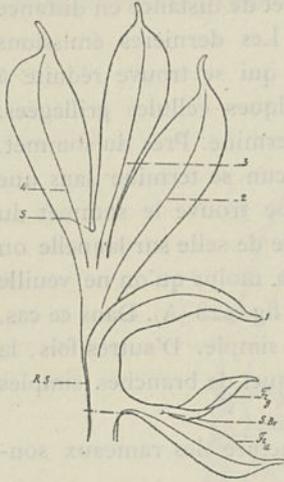


Fig. 223. — Terminaison d'un rameau souche du *Tmesipteris tannensis* montrant l'émergence de sa dernière branche aérienne simple.

Br. Au-delà de cette branche, le rameau souche avait la valeur d'un stipe simple à quatre frondes 1, 2, 3, 4.

R. S. Rameau souche.

S. Sommet du rameau souche.

Br. Branche simple. — S. Br.

Sommet de la branche simple. — Fr<sub>d</sub>, Fr<sub>g</sub>. Les frondes externes droite et gauche de cette branche simple.

1, 2, 3, 4. Les quatre frondes de la partie terminale du rameau souche numérotées dans leur ordre d'émergence. La fronde 1 paraît conjuguée avec la fronde 2. La fronde 3 paraît conjuguée avec la fronde 4 (1).

Fig. 224.

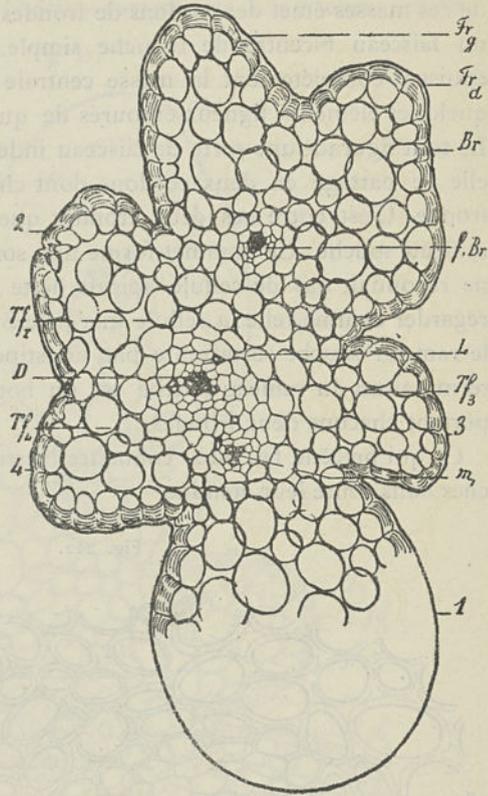


Fig. 224. — Section transversale d'ensemble d'un rameau souche de *Tmesipteris tannensis* au-dessous de l'émergence de sa dernière branche simple aérienne.

Br. Dernière branche simple émergente. — Fr<sub>d</sub>, sa fronde droite, Fr<sub>g</sub>, sa fronde gauche, f. Br., son faisceau.

1, 2, 3, 4. Bases ou côtes d'insertion des quatre dernières frondes disposées, semble-t-il, en système conjugué. — M<sub>1</sub> Masse libéro-ligneuse émergeant dans la fronde 1.

D. Bois de la masse libéro-ligneuse du rameau souche. — L. Couche libérienne continue qui entoure le bois.

(1) La disposition conjuguée des quatre dernières frondes du rameau souche, très reconnaissable dans cet échantillon, est ordinairement moins nette.

Beaucoup de rameaux souches n'ont que trois ou même deux frondes au-dessus de la région d'émergence de leur dernière branche simple.

Fig. 225.

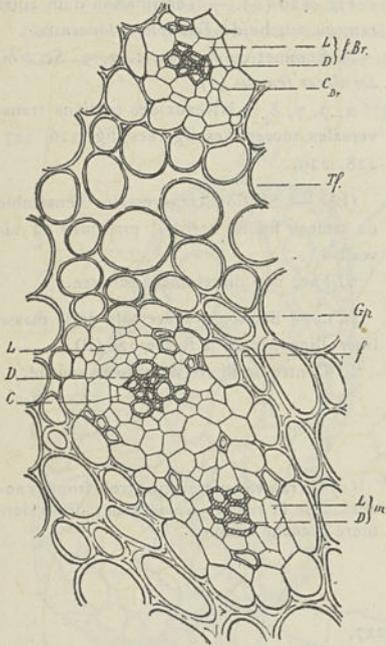
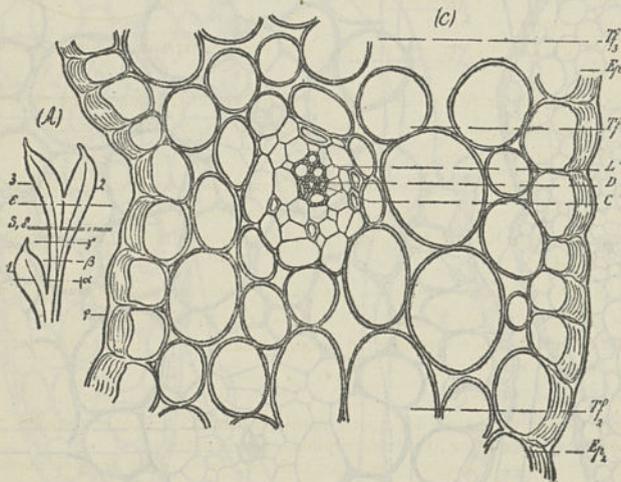


Fig. 225. — Section transversale grossie de la masse libéro-ligneuse de la figure 224.

On remarquera que tous les éléments vasculaires de la masse libéro-ligneuse principale sont réunis au centre de figure entourant les trachées initiales sauf du côté où vient de se faire l'émergence du cordon libéro-ligneux de la fronde 1.

Fig. 226.



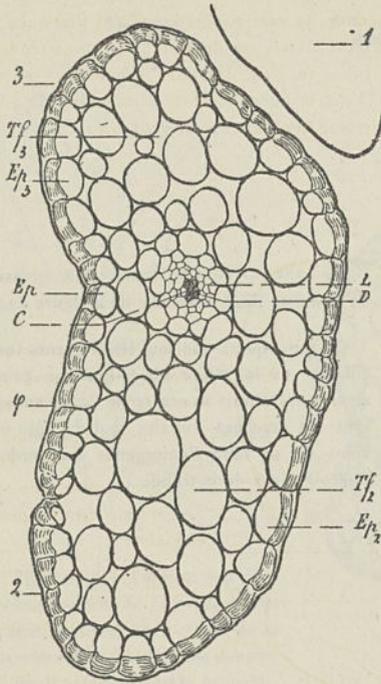


Fig. 226 (A). — Terminaison d'un autre rameau souche de *Tmesipteris tannensis*. S. Sommet du rameau. 1, 2, 3. Ses trois dernières frondes (1).

$\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $\epsilon$ . Niveaux des sections transversales successives figurées, fig. 226, 227, 228, 229.

(B). — Section transversale d'ensemble du rameau figuré 226 (A) pratiquée au niveau  $\alpha$ .

$\varphi$ . Face non directement éclairée.

(C). — Section transversale de la masse libéro-ligneuse de la figure 226 (B).

C. Centre de figure du rameau souche.

(1) Ce rameau n'avait que trois frondes au-dessus de la région d'émergence de sa dernière branche simple.

Fig. 227.

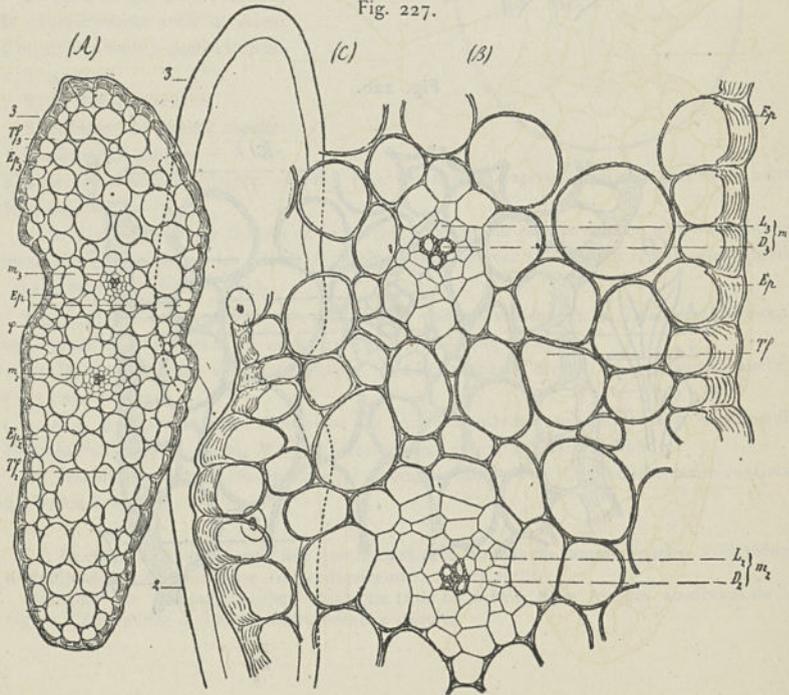


Fig. 227 (A). — Section transversale d'ensemble du rameau figuré 226 (A) pratiquée au niveau  $\beta$ . La masse libéro-ligneuse principale est divisée en deux cordons qui se rendent l'un à la fronde 2, l'autre à la fronde 3, c'est-à-dire aux deux dernières frondes du rameau.  
 (B). — Section transversale d'ensemble de la masse libéro-ligneuse de la figure 227 (A).  
 (C). — Section transversale d'ensemble du même rameau au niveau  $\gamma$  (1).

Fig. 228.

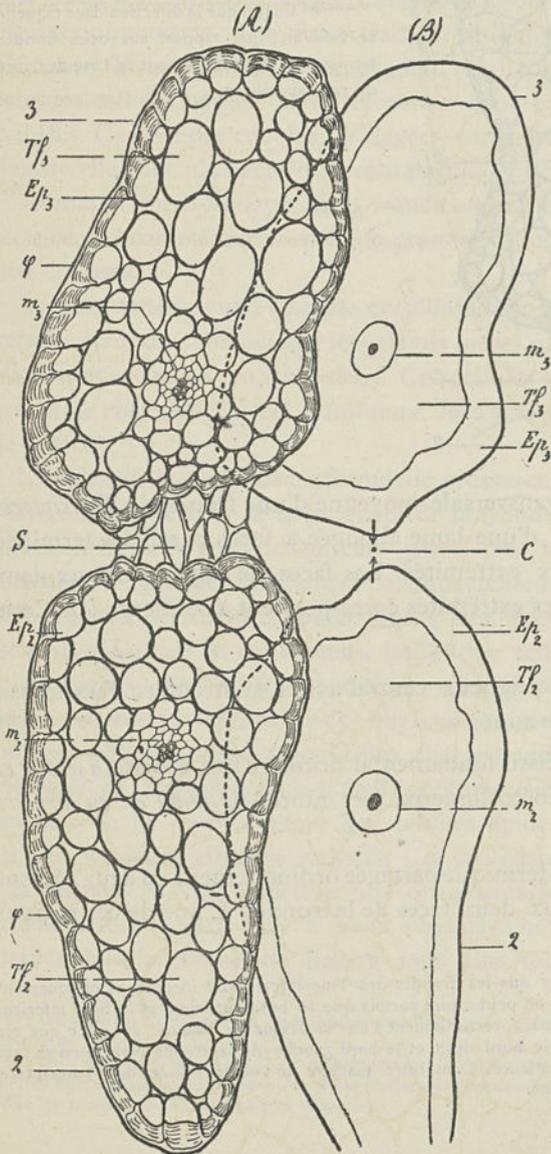


Fig. 228 (A). — Section transversale d'ensemble du même rameau passant par son sommet. — Niveau  $\delta$ .

S. Sommet du rameau. La cellule S doit-elle être regardée comme une cellule apicale hypertrophiée et éteinte ?

Dans la région comprise entre les deux frondes, les cellules épidermiques sont vues de face.

(B). — Section transversale d'ensemble des deux frondes terminales du même rameau, immédiatement au-dessus du sommet de ce rameau.

(1) Le grossissement des figures d'ensemble 227 (A), 227 (C), est plus faible que celui des figures 226 (B), 228 (A), 228 (B), 229.

Fig. 229

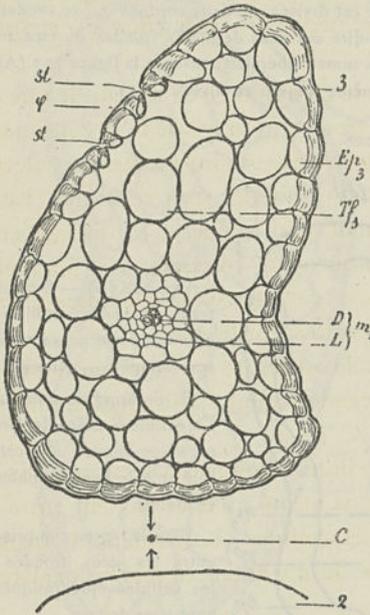


Fig. 229. — Section transversale d'ensemble de la dernière fronde au niveau z.

→ C. Indique la direction dans laquelle se trouvait, par rapport aux deux frondes terminales, le prolongement de l'axe de figure du rameau souche.

8. — La section transversale moyenne d'une fronde de *Tmesipteris tannensis* a la forme d'une lame allongée à faces parallèles terminée en cercle à ses deux extrémités. Les faces correspondent aux deux faces de la fronde, les extrémités correspondent à ses bords (1). Cette section montre :

1° Un massif libéro-ligneux central ayant la structure d'un massif libéro-ligneux indéterminé.

2° Une masse de tissu fondamental primaire fort épaisse à droite et à gauche du massif libéro-ligneux, fort mince en avant et en arrière de ce massif.

3° Une couche épidermique partagée ordinairement en deux régions qui correspondent aux deux faces de la fronde. L'une de ces régions

(1) Il ne faut pas oublier que les frondes des *Tmesipteris* sont insérées si obliquement sur le rameau souche que l'on peut croire parfois que le bord supérieur et le bord inférieur d'une même fronde sont placés verticalement l'un au-dessus de l'autre, de sorte que ces bords représenteraient non le bord droit et le bord gauche de la fronde mais bien sa face antérieure et sa face postérieure. Dans cette manière de voir la fronde des *Tmesipteris* rappellerait certains phyllodes.

porte des stomates alors que l'autre en est ordinairement dépourvue. Cette localisation est plus particulièrement constante chez le *Tmesipteris Billardieri*.

Le massif libéro-ligneux de la fronde comprend à ce niveau de une à cinq trachées, le plus ordinairement trois, entourées de tous côtés par une assise d'éléments libériens. Les trachées sont intimement accolées les unes aux autres. Les fines trachées initiales sont centrales. Les éléments libériens qui accompagnent ces trachées consistent en longues cellules grêles dont les parois sont couvertes de plaques criblées. Ce sont des cellules grillagées caractérisées, quelques-unes d'entre elles, les plus externes, sont parfois fibrifiées.

Le massif libéro-ligneux de la fronde est limité par une gaine protectrice mal caractérisée formée de grandes cellules allongées à parois peu épaisses.

Le tissu fondamental consiste en cellules allongées à section transversale arrondie, dissociées; les grands méats qu'elles laissent entre elles sont disposés en chapelets. Ces cellules contiennent de gros grains de chlorophylle très nombreux. Je n'y ai pas observé d'oxalate de chaux.

L'épiderme de la fronde est formée de grosses cellules aplaties un peu allongées dans le sens de la longueur de la fronde (1), à paroi externe épaisse subdivisée en une cuticule jaune très nette et en couches cuticulaires blanches brillantes collenchymateuses ondulées. Cette paroi externe des cellules épidermiques des frondes des *Tmesipteris* est caractéristique de ces frondes. Les parois radiales de ces cellules épidermiques sont minces ondulées, elles rappellent celles de l'épiderme des frondes inférieures des *Phylloglossum*. La longueur de l'ondulation de ces parois est beaucoup plus grande chez le *Tmesipteris tannensis* de Müller que chez le *Tmesipteris Forsteri*. Les épaississements de la paroi externe des cellules épidermiques descendent un peu sur leurs cloisons radiales. Ces épaississements déterminent à la surface de cet épiderme une ornementation réticulée (2). Ces ornementations sont dues à deux réseaux d'hélices parallèles. Les mailles laissées entre ces hélices sont plus minces et figurent des

(1) Ou plus exactement selon une oblique à la nervure de la fronde et s'étendant de cette nervure au bord de la fronde.

(2) On retrouve l'indication d'une ornementation du même genre sur la paroi externe des cellules épidermiques des frondes des Sélaginelles, des Lycopodes, des *Phylloglossum*, c'est-à-dire de toutes les *Centrodesmides* actuelles.

punctuations. Il résulte de cette disposition une dispersion des rayons lumineux dont l'importance physiologique ne saurait échapper à personne.

Chez le *Tmesipteris Forsteri* les ornements des cellules épidermiques figurent des ellipses aréolées très fines avec deux points plus clairs à chaque foyer. Chez *Tmesipteris Billardieri* les ornements de l'épiderme sont en quelque sorte intermédiaires entre celles du *Tmesipteris tannensis* de Müller et celles du *Tmesipteris Forsteri* de la Nouvelle-Zélande.

La face de la fronde directement soumise à l'action de la lumière est généralement dépourvue de stomates. Cette face est néanmoins partagée en deux régions qui s'étendent de chaque côté de la nervure médiane entre cette nervure et les bords de la fronde. Sur la nervure, les cellules épidermiques sont plus allongées, plus étroites et les ondulations de leurs parois radiales sont plus courtes. Les cellules épidermiques marginales sont également plus étroites.

Sur la face de la fronde non directement exposée à la radiation solaire, les cellules épidermiques des bords et de la nervure sont les mêmes que sur la face directement irradiée. Ces lignes délimitent deux plages, dont les cellules épidermiques très courtes ont la même organisation que les cellules épidermiques de l'autre face et qui comprennent entre elles de très nombreux stomates. Ces stomates sont formés de deux cellules stomatiques larges coupées carrément en haut et en bas ; leur ostiole est allongée dans le sens de la longueur de la fronde ; leur antichambre est très petit presque nul. Les stomates sont à très peu près, au niveau général de l'épiderme. Ils sont vaguement disposés en files divergentes de la nervure aux bords (1).

En s'élevant de la région moyenne de la fronde jusqu'à son sommet, on voit la même structure persister sans autre modification qu'un amoindrissement de plus en plus grand du cordon libéro-ligneux. Les trachées se réduisent à deux puis à une, puis on ne reconnaît plus de trachées dans le massif qui semble alors tout entier composé de cellules procambiales courtes. Un peu plus haut il n'est plus possible de délimiter le massif libéro-ligneux du tissu fondamental.

(1) Les ornements des cellules épidermiques qui entourent un stomate se disposent concentriquement autour de ce stomate.

On est alors à la base du mucron de la fronde. En s'élevant ainsi on a vu diminuer d'abord insensiblement puis très rapidement la largeur de la fronde.

La section transversale basilaire du mucron montre six ou sept cellules épidermiques courtes à parois ondulées ornementées comme les autres cellules épidermiques de la fronde entourant deux ou trois cellules du tissu fondamental. Vers l'extrémité supérieure du mucron, le tissu fondamental disparaît, le nombre des cellules épidermiques se réduit à trois ou quatre. Il n'y a pas de cellule apicale.

En pratiquant des sections transversales successives d'ensemble de la région moyenne de la fronde développée vers sa base, on voit d'abord la même structure persister, puis peu à peu la largeur de la fronde diminue. Un peu plus bas le bord supérieur de la fronde devient coalescent avec la surface du rameau souche (1). A ce niveau la section transversale du rameau souche montre la fronde comme une grande émergence lamelleuse. L'épiderme du cladode se continue directement avec celui de la fronde, toutefois, les cellules épidermiques de la fronde sont plus larges et plus courtes, et on y trouve de nombreux stomates dans les parties qui ne sont pas directement soumises à la radiation solaire. Le tissu fondamental de la fronde est directement en rapport avec la zone herbacée du tissu fondamental du cladode, toutefois ses éléments sont plus courts, plus globuleux et plus gros. Plus bas, la coalescence s'accuse davantage, le massif libéro-ligneux de la fronde pénètre dans la région profonde du tissu fondamental du cladode, et on reconnaît dans ce massif un des cordons grêles qui partent du corps libéro-ligneux du cladode pour aller former les nervures des frondes. La fronde que j'ai suivie n'est plus alors indiquée que par son bord inférieur, lequel se prolonge en une côte superficielle du rameau souche. Ce n'est que beaucoup plus bas que la fronde cesse d'être reconnaissable. Ce mode d'émergence des frondes des *Tmesipteris* permet de concevoir comment quelques auteurs ont été conduits à ne voir dans le rameau souche qu'une sorte de fasciation de bases de frondes. Il est bien certain, en effet, que dans le rameau souche des *Tmesipteris* il n'y a pas le même écart des régions nodales que chez les *Psilotum*.

(1) J'examinerai plus loin ce qui arrive lorsqu'on étudie les frondes des branches simples.

Fig. 230.

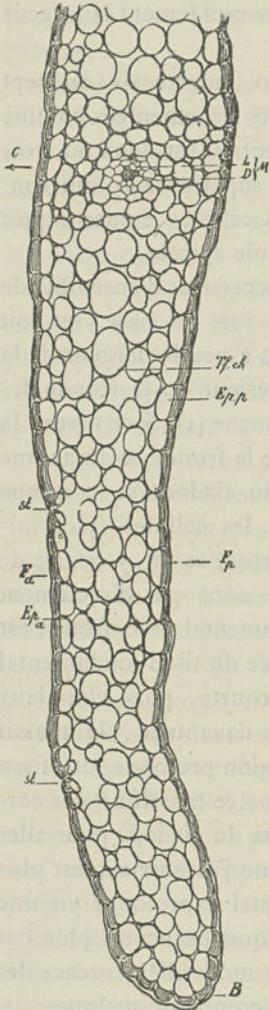


Fig. 231.

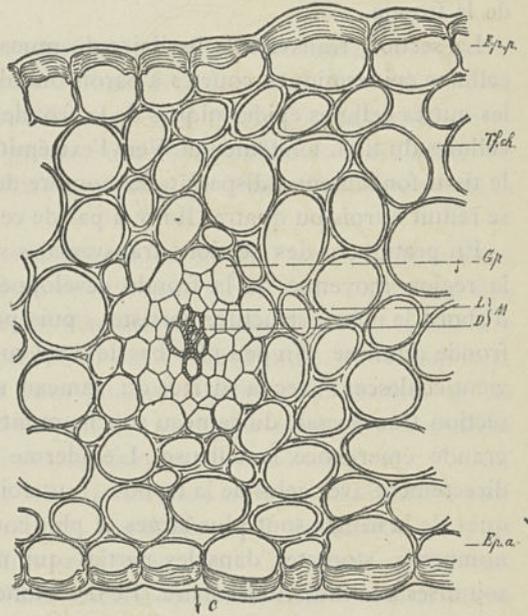


Fig. 231. — Section transversale de la nervure d'une fronde de *Tm. tannensis*. — Cette figure montre : la nature spéciale de l'épiderme dans la région des nervures. La structure indéterminée du massif libéro-ligneux, les rapports du parenchyme à chlorophylle avec le massif libéro-ligneux.

C → Direction dans laquelle se trouve le rameau souche.

Fig. 230. — Demi-section transversale d'ensemble d'une fronde de *Tmesipteris tannensis*. M. Massif libéro-ligneux de la nervure. D, son bois. L, son liber.

Tf. ch. Parenchyme fondamental à méats en chapelets dont les éléments sont gorgés de chlorophylle en gros grains.

St. Stomates.

B. Bord supérieur.

F. a. Face antérieure de la fronde non directement soumise à la radiation solaire. F. p. Face postérieure.

Ep. p. Epiderme de la face postérieure. Ep. a. Epiderme de la face antérieure.

Fig. 232.

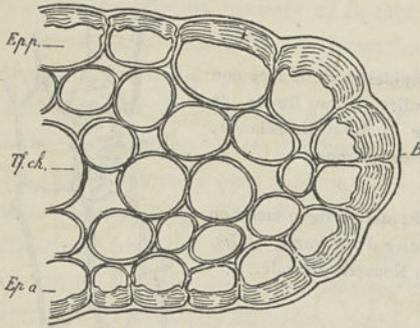


Fig. 232. — Section transversale du bord supérieur d'une fronde de *Tm. tannensis*

Les lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

Fig. 233.

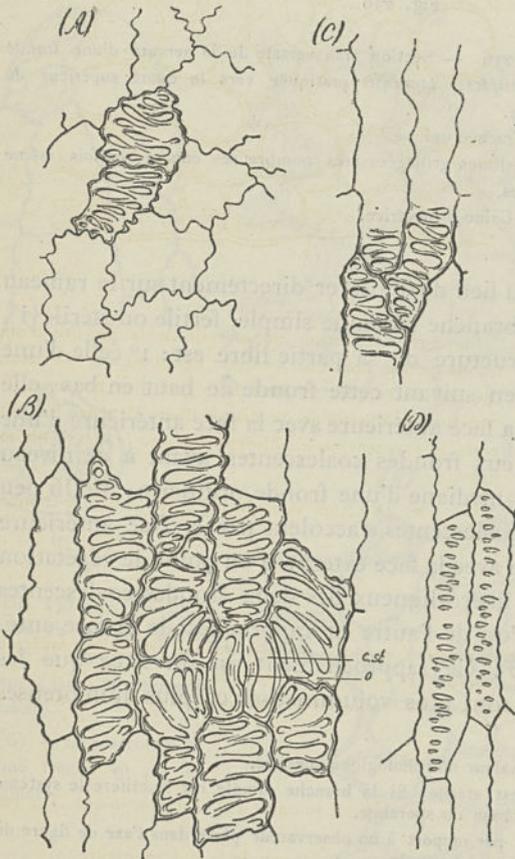


Fig. 233 (A). — Épiderme de la face directement irradiée d'une fronde de *Tm. tannensis*.

(B). — Épiderme de la face non directement irradiée de la même fronde, région des stomates.

(C). — Épiderme de la face non directement irradiée de la même fronde, région de la nervure.

(D). — Épiderme du rameau souche de la même plante.

Fig. 234.

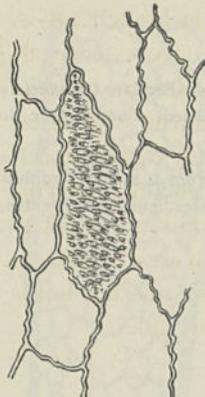


Fig. 234. — Épiderme de la face non directement irradiée d'une fronde de *Tm. Forsteri* de la Nouvelle-Zélande, pris à la base de cette fronde

Fig. 235.

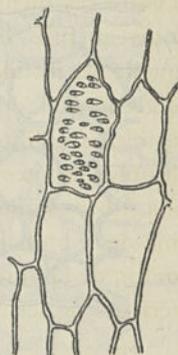


Fig. 235. — Épiderme de la face non directement irradiée d'une fronde de *Tm. Billardieri* de la Nouvelle-Zélande.

Fig. 236.

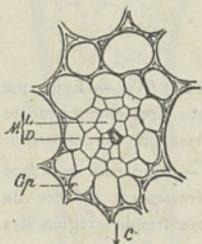


Fig. 236. — Section transversale de la nervure d'une fronde de *Tmesipteris tannensis* pratiquée vers le quart supérieur de l'organe.

D. Trachée unique.

L. Cellules grillagées très nombreuses encore, parfois même fibrifiées.

Gp. Gaine protectrice.

Si la fronde étudiée, au lieu de s'insérer directement sur le rameau souche, s'insère sur une branche aérienne simple, fertile ou stérile (1), on remarque que la structure de sa partie libre est : 1° celle d'une fronde ordinaire ; 2° qu'en suivant cette fronde de haut en bas, elle devient coalescente par sa face antérieure avec la face antérieure d'une fronde semblable ; les deux frondes coalescentes ayant à ce niveau la structure de la région médiane d'une fronde ordinaire ; 3° Un peu plus bas, les frondes coalescentes s'accolent par la face antérieure de leur région commune avec la face externe d'un point de végétation éteint (2). Les cordons libéro-ligneux des deux frondes coalescentes sont alors rapprochés l'un de l'autre et rapprochés de la face antérieure de la branche (3). Ce rapprochement est dû à ce que les cellules à chlorophylle sont plus volumineuses et plus nombreuses

(1) Ce qui ne change pas sa valeur morphologique spéciale.

(2) Si la branche simple est stérile. Si la branche simple est fructifère le système s'accrole à la face externe de la base du sporange.

(3) L'orientation est donnée par rapport à un observateur placé dans l'axe de figure du rameau souche et regardant la branche simple.

entre les cordons libéro-ligneux et les bords inférieurs des frondes, qu'entre ces mêmes massifs et la face antérieure de la branche. — A un niveau plus inférieur, la branche simple, à la face externe de laquelle les frondes sont devenues coalescentes, montre un faisceau indéterminé. L'épiderme de la région libre de la branche simple est sensiblement différent de l'épiderme des frondes, il est formé de cellules plus étroites et plus longues. Un peu plus bas encore, les cordons libéro-ligneux des frondes se réunissent au faisceau indéterminé de la branche simple sur sa face externe. Ce n'est qu'après la réunion de la branche simple avec le rameau souche, que les bords inférieurs de ses deux frondes cessent d'être reconnaissables.

Fig. 237.

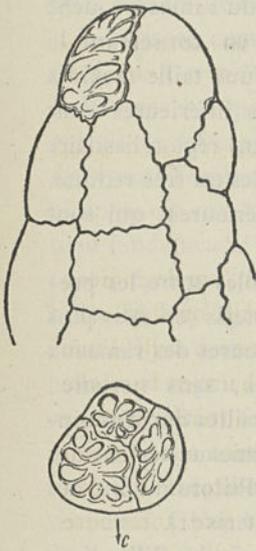


Fig 237 (A). — Épiderme du mucron d'une fronde de *Tmesipteris tannensis* (face directement irradiée).

(B). — Le mucron de la même fronde vu par le sommet.

Fig. 238.

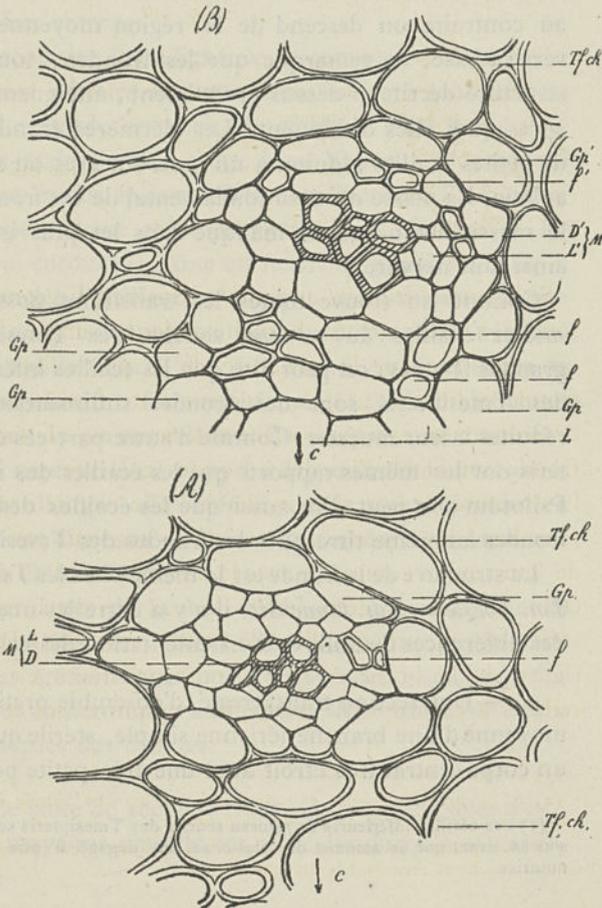


Fig. 238 (A). — Section transversale (très fortement grossie) du cordon libéro-ligneux d'une fronde de *Tmesipteris tannensis* pratiquée dans la région où il traverse le tissu fondamental du rameau souche.

Les lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

(B). — Section transversale du même cordon libéro-ligneux à sa sortie de la masse libéro-ligneuse du rameau souche.

f'. Cellules grillagées fibrifiées du cordon libéro-ligneux de la fronde.

L'. Liber propre de ce cordon. D', son bois. M', sa masse libéro-ligneuse.

C → Direction dans laquelle se trouve l'axe de figure du rameau souche.

Les frondes sporangiales ont la même structure et les mêmes rapports que les frondes des branches simples stériles.

Quand on s'élève le long du rameau souche, les frondes deviennent de plus en plus petites *tout en conservant la même structure*; les frondes terminales même ont encore une nervure. Fig. 229. — Si au contraire on descend de la région moyenne du rameau souche vers sa base, on remarque que les frondes, tout en conservant la structure décrite ci-dessus grandissent, atteignent une taille maximale après quoi elles diminuent. Les dernières frondes inférieures sont de petites écailles réduites à un mucron, avec ou sans région basilaire aplatie. La masse du tissu fondamental de ces frondes est très réduite, le massif libéro-ligneux manque dans les plus inférieures, qui sont ainsi sans nervure.

Comme on trouve toutes les transitions possibles entre les premières écailles du rameau souche des *Tmesipteris* et ses plus grandes frondes, on peut dire que les écailles inférieures des rameaux des *Tmesipteris* sont des frondes rudimentaires, sans nervure, réduites à leur mucron. Comme d'autre part ces écailles des *Tmesipteris* ont les mêmes rapports que les écailles des rameaux aériens des *Psilotum*, on peut dire aussi que les écailles des *Psilotum* sont des frondes au même titre que les frondes des *Tmesipteris* (1).

La structure de la fronde est la même chez les *Tmesipteris Billardieri*, *Tm. Forsteri*, *Tm. tannensis*, il n'y a entre les unes et les autres que des différences de taille et d'ornementation des cellules épidermiques.

9. — Une section transversale d'ensemble pratiquée dans la région moyenne d'une branche aérienne simple, stérile ou fructifère, montre un corps central très étroit dont une très petite portion seulement de

(1) Les écailles inférieures du rameau souche des *Tmesipteris* sont produites sur le rameau souche, avant que le sommet de celui-ci se soit dégagé d'entre les racines de la plante nourrice.

la face antérieure est libre. Postérieurement et latéralement, ce corps est flanqué de deux grosses expansions aliformes, coalescentes entre elles et avec la surface du corps central. On y reconnaît (Fig. 239) :

1° Une masse libéro-ligneuse beaucoup plus rapprochée de la face antérieure que de la face postérieure. Cette masse libéro-ligneuse représente un faisceau bicentre très voisin de sa terminaison.

2° Autour de cette masse, une gaine protectrice.

3° Une couche de tissu fondamental vaguement différenciée en une zone profonde contiguë au faisceau, et en une zone superficielle chargée de chlorophylle.

4° Une assise épidermique divisée en deux régions, l'une qui correspond à la face antérieure du rameau, l'autre qui correspond aux deux frondes de sa face externe.

Le faisceau comprend une lame ligneuse contenant de cinq à douze trachées. Les trachées initiales de cette lame sont ou centrales ou étalées en une petite bande entourée de trachées plus grandes et parfois de vaisseaux scalariformes. Cette lame ligneuse est entourée d'une couche plus ou moins épaisse d'éléments libériens. Le faisceau bicentre est enveloppé par une gaine protectrice mal caractérisée. Le tissu fondamental qui entoure la gaine est formé de grandes cellules à parois épaisses, blanches, brillantes, un peu gommeuses comme celles du *Phylloglossum*, laissant entre elles de petits méats triangulaires. Il y a deux rangs de ces cellules. En avant, ces deux rangs de cellules sont peu éloignés de la face antérieure, le tissu fondamental superficiel étant formé de petites cellules. En arrière, au contraire, le tissu fondamental superficiel est composé de grands éléments hypertrophiés, irréguliers, allongés, dissociés, à grands méats disposés en chapelets. Grâce à cette disposition, l'air peut circuler abondamment autour des cellules à chlorophylle.

Les cellules épidermiques de la face antérieure du rameau ont la même forme et les mêmes ornements que celles du rameau souche. Les cellules épidermiques postérieures sont beaucoup plus larges que les cellules épidermiques antérieures, elles ont la structure des cellules épidermiques des frondes.

En pratiquant une suite de sections transversales successives d'ensemble de la région moyenne d'un de ces pédicelles jusqu'à son sommet, on remarque :

1° Que les deux crêtes dorsales postérieures du pédicelle se dessinent de plus en plus.

2° Qu'un peu plus haut, le faisceau bicentre s'élargit postérieurement (Fig. 240) et qu'il se forme ainsi deux cordons ligneux postérieurs à trachées initiales centrales (Fig. 242). Ces deux cordons ligneux, entourés de quelques éléments libériens, s'isolent de plus en plus, restant toujours entre le faisceau bicentre et la face postérieure du rameau, de part et d'autre de son plan de symétrie antéro-postérieur. A ce niveau, la section d'ensemble du pédicelle, tout en ayant la même forme générale que ci-dessus, possède trois massifs libéro-ligneux, un principal, très rapproché de la face antérieure du rameau, dont la structure est celle d'un faisceau indéterminé à éléments ligneux globuleux courts (Fig. 244). Les deux autres sont grêlés, indéterminés, latéraux, symétriquement placés de chaque côté du plan antéro-postérieur; ils s'écartent de plus en plus de la première masse. Le faisceau antérieur se poursuit en un cordon procambial grêle, et l'on entre dans le méristème primitif d'un cône végétatif comprenant une lame superficielle de dermatogène sans cellule apicale nette et une masse de méristème primitif (Fig. 245 A). Ce cône végétatif éteint n'a qu'un centre de formation. L'axe du cône végétatif éteint fait toujours un angle sensible avec la direction générale du pédicelle. Chacun des cordons latéraux pénètre dans une fronde, celui de droite dans la fronde droite, celui de gauche dans la fronde gauche. Après la séparation du point de végétation de la branche simple, les deux frondes sont encore coalescentes entre elles par leurs faces antérieures (Fig. 245 B); un peu au-dessus, elles se séparent (Fig. 246).

En analysant cette moitié supérieure des pédicelles comme j'ai analysé la partie postérieure du rameau rampant, on reconnaît qu'elle représente un stipe simple à un seul faisceau bicentre, dont le sommet est éteint et qui porte à sa face externe deux frondes coalescentes entre elles et avec le stipe par leurs faces antérieures. Le pédicelle, en effet, présente un faisceau bicentre, deux surfaces de symétrie passant par l'axe de ce faisceau, deux frondes. Il est pourvu d'épiderme, de tissu fondamental primaire, il est d'origine exogène. Les deux frondes de ce stipe sont équivalentes l'une à l'autre à leurs rapports près; abstraction faite de leurs rapports, chacune d'elles a la valeur morphologique d'une fronde simple du rameau souche.

En pratiquant une suite de coupes transversales successives d'ensemble de la région moyenne d'un pédicelle vers sa base, et en descendant dans le rameau souche aussi loin qu'il est nécessaire on constate :

1° Que la face antérieure du pédicelle s'élargit

2° Que ses ailes postérieures s'atténuent quelque peu. Cette variation de forme régularise la section ; en même temps, le faisceau bipolaire se rapproche du centre de figure de l'ensemble et la portion du contour de la section occupé par l'épiderme antérieur du pédicelle grandit. La masse du parenchyme fondamental superficiel est plus uniformément réparti.

3° Que plus bas, l'épiderme du pédicelle se confond avec l'épiderme du rameau souche ; que le parenchyme herbacé du pédicelle se confond de même avec le parenchyme herbacé du rameau souche. Le faisceau bipolaire entouré de sa gaine de tissu fondamental à parois épaisses se rapproche de la masse libéro-ligneuse principale du rameau souche et après avoir traversé très obliquement tout le tissu fondamental, il se fond peu à peu dans la masse libéro-ligneuse de ce rameau. Cette région d'émergence a été décrite page 256.

Fig. 239.

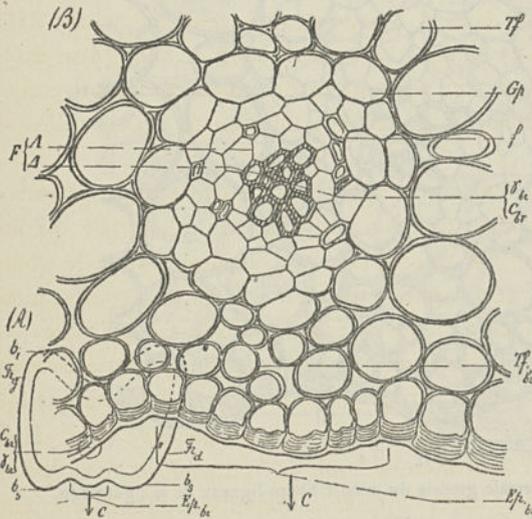


Fig. 239 (A).— Section transversale d'ensemble d'une branche simple aérienne de *Tmesipteris tannensis*, pratiquée vers la base de cette branche.

(B). — Section transversale du massif libéro-ligneux et de la face antérieure de la même branche au même niveau.

F. Faisceau bipolaire voisin de sa terminaison, A. Trachée initiale, A. Liber.

C<sub>Br</sub>. Centre de figure de la branche simple.

γ<sub>Br</sub>. Centre de figure du faisceau.

C<sub>Br</sub>. et γ<sub>Br</sub>. coïncident.

Tf. Tissu fondamental primaire.

Fr<sub>d</sub>, Fr<sub>g</sub>. Fronde droite et fronde gauche (1). Frondes externes de la branche simple coalescentes entre elles et avec la face externe de cette branche.

bs, bi. Bord supérieur et bord inférieur de chaque fronde.

Ep. Br. Epiderme de la branche simple. — R. Région libre de la face antérieure de la branche simple.

Ep. Fr. Epiderme des frondes.

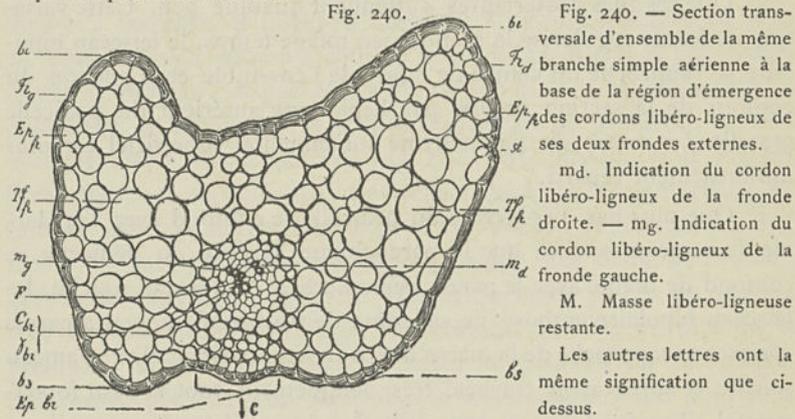


Fig. 241.

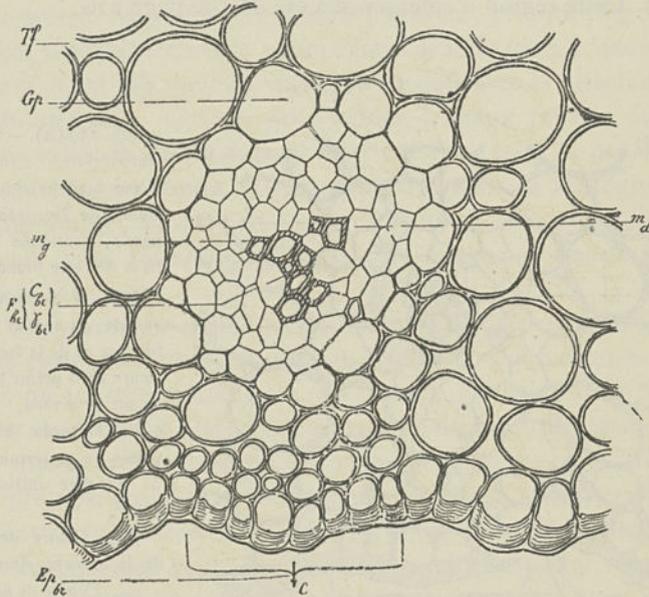


Fig. 241. — Section transversale grossie du massif libéro-ligneux de la figure 240.

(1) La droite et la gauche sont définies pour ces frondes, par rapport à un observateur placé dans l'axe du cladode souche.

Fig. 242.

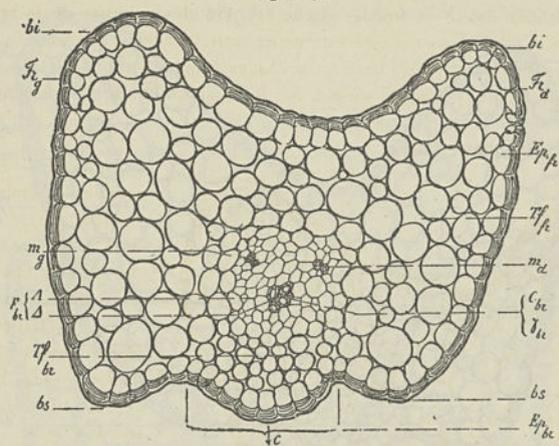


Fig. 242. — Section transversale d'ensemble de la même branche simple dans la région d'émergence des cordons libéro-ligneux de ses deux frondes externes.

Fig. 243.

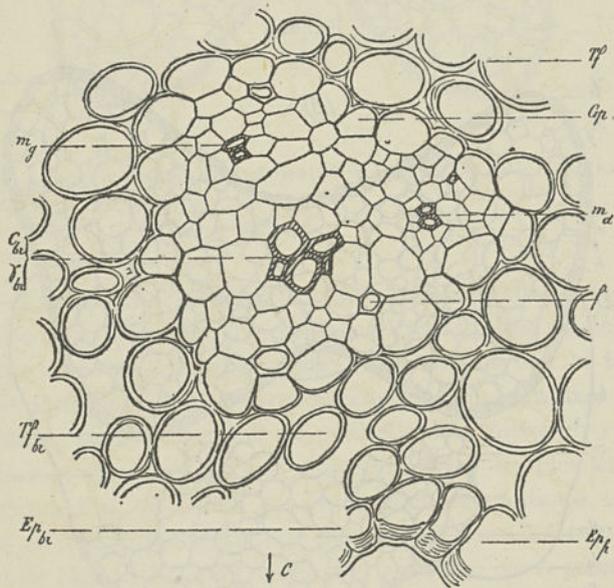


Fig. 243. — La section grossie du massif libéro-ligneux de la figure 242.

Fig. 244.

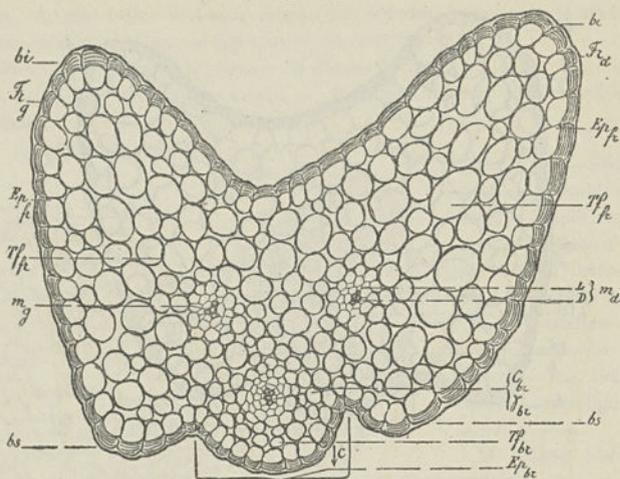


Fig. 244. — Section transversale d'ensemble de la même branche simple aérienne stérile après l'émergence des cordons libéro-ligneux de ses deux frondes externes.

Fig. 245.

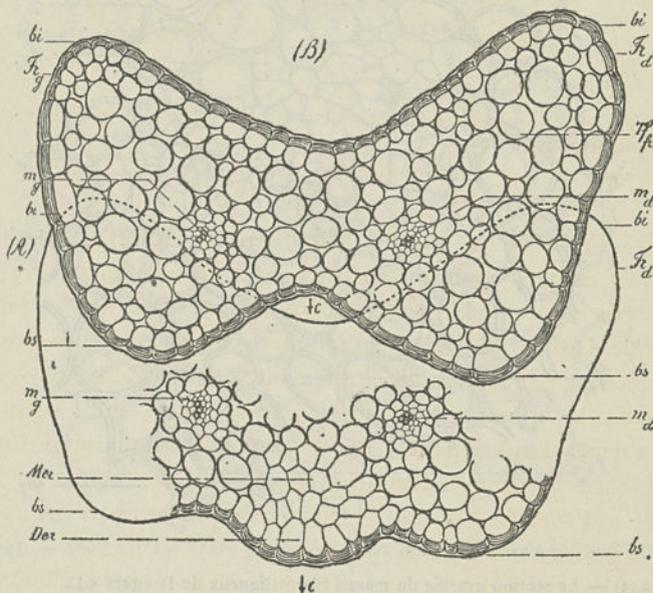


Fig. 245 (A). — Contour de la section transversale d'ensemble de la même branche simple passant par le sommet de la branche simple. Cette section est radiale par rapport au sommet de la branche.

Der. Dermatogène éteint.

Mér. Méristème primitif éteint.

(B). — Section transversale d'ensemble des frondes de la même branche simple dans la région où elles sont encore coalescentes entre elles par leurs faces antérieures.

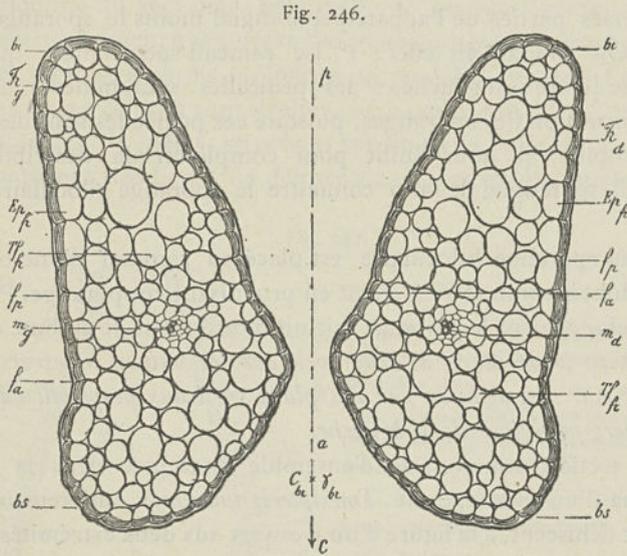


Fig. 246. — Section transversale d'ensemble des deux frondes de la même branche dans le milieu de leur région libre.

f<sub>a</sub>. Face antérieure. — f<sub>p</sub>. Face postérieure.

10. — Les branches simples fructifères ou pédicelles sporangifères ont exactement la même structure que les pédicelles stériles, ils ont les mêmes rapports. La seule différence entre les uns et les autres c'est que dans les pédicelles sporangifères au lieu de trouver un point de végétation éteint au sommet du pédicelle, on trouve un sporange. Les pédicelles sporangifères sont donc des stipes simples émergents sur les flancs d'un cladode à développement sympodique. Cette disposition est celle que j'ai reconnue chez les *Psilotum*. Chez les *Tmesipteris* comme chez les *Psilotum* le sporange est fourni par le point de végétation d'un stipe et non par les frondes.

Les premiers pédicelles du rameau souche sont stériles, ils sont

aussi plus grêles que les pédicelles sporangifères que l'on rencontre un peu plus haut. En continuant de s'élever on voit les branches simples atteindre une taille maxima puis au-delà les pédicelles stériles ou sporangifères deviennent de plus en plus grêle, tout en conservant la même structure.

11. — Les descriptions qui précèdent ont fait connaître la structure des diverses parties de l'appareil sporangial moins le sporange et les spores. On connaît en effet : 1° Le rameau sporangifère qui n'est autre que le rameau souche, 2° les pédicelles sporangifères jusqu'au point d'insertion des sporanges, puisque ces pédicelles sont des branches simples ; il nous suffit pour compléter la description de l'appareil sporangial de faire connaître le sporange biloculaire et les spores.

Chaque sporange biloculaire est placé au sommet d'une branche simple dont le sommet s'est éteint en produisant ce sporange. Pendant son développement le sporange fait un mouvement de culbute dans le plan antéro-postérieur, *de telle sorte que les sections transversales du sporange mûr sont données par des plans verticaux perpendiculaires au plan antéro-postérieur de la branche.*

Une section transversale d'ensemble pratiquée dans la région moyenne d'un sporange de *Tmesipteris tannensis* entièrement développé et déhiscent, à la figure d'un 8 ouvert aux deux extrémités. Cette section montre :

1° Deux lames de cellules épidermiques, une droite et une gauche séparées l'une de l'autre en avant et arrière, c'est-à-dire dans la région qui correspond aux lignes de déhiscence. Ces deux lames sont pincées en leur milieu et chacune de leurs moitiés est convexe vers l'extérieur.

2° Contre les lames épidermiques et les tapissant intérieurement : un tissu de revêtement. Ce tissu forme une cloison qui relie les milieux des deux lames épidermiques et détermine deux loges une postérieure, l'autre antérieure (1). Ces deux loges sont partagées en deux parties symétriques par le plan antéro-postérieur du pédicelle sporangifère. Dans le sporange mûr les loges sont ouvertes et

(1) On sait que par suite du renversement du sporange la loge antérieure devient la loge inférieure, et que la loge postérieure devient loge supérieure.

les lignes de déhiscence des deux loges se rejoignent au sommet de l'organe.

3° Chaque loge close est bourrée de spores. Lorsque la déhiscence s'est faite les spores sont dispersées et les loges sont entièrement vides.

Etudions en détail ces divers tissus :

L'épiderme du sporange est formée de grandes cellules allongées perpendiculairement à sa surface à parois externes très minces, à parois radiales minces, à parois profondes un peu plus épaisses. Les parois radiales de ces cellules sont droites, ou à peine ondulées. L'épiderme a sensiblement la même structure sur toute la surface du sponrage sauf au niveau des lignes de déhiscence. Là les cellules épidermiques

Fig. 247.

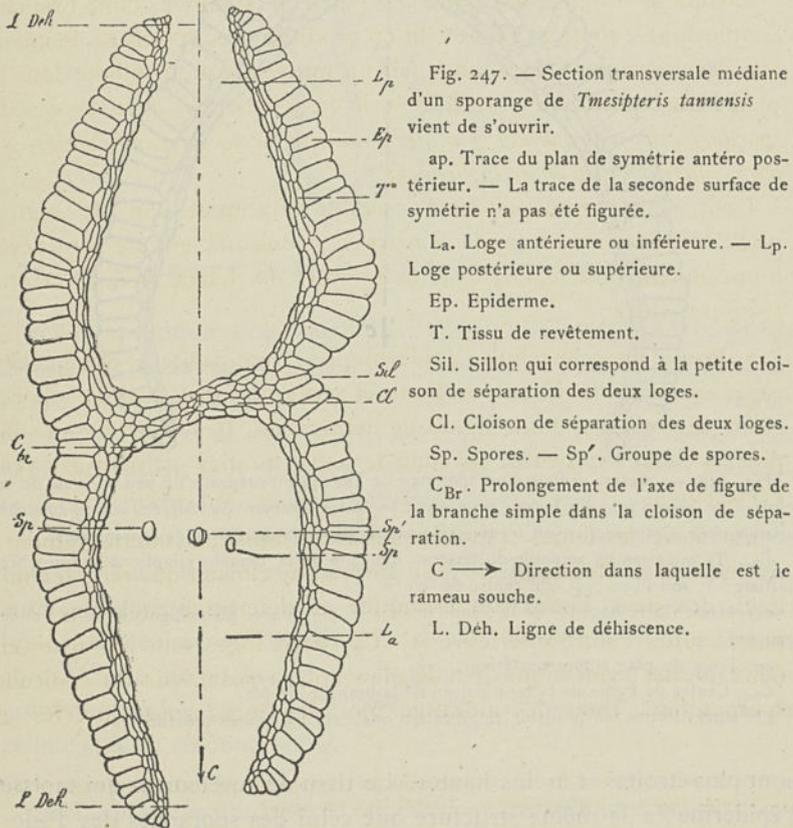


Fig. 247. — Section transversale médiane d'un sporange de *Tmesipteris tannensis* vient de s'ouvrir.

ap. Trace du plan de symétrie antéro postérieur. — La trace de la seconde surface de symétrie n'a pas été figurée.

La. Loge antérieure ou inférieure. — Lp. Loge postérieure ou supérieure.

Ep. Epiderme.

T. Tissu de revêtement.

Sil. Sillon qui correspond à la petite cloison de séparation des deux loges.

Cl. Cloison de séparation des deux loges.

Sp. Spores. — Sp'. Groupe de spores.

C.Br. Prolongement de l'axe de figure de la branche simple dans la cloison de séparation.

C. —> Direction dans laquelle est le rameau souche.

L. Doh. Ligne de déhiscence.

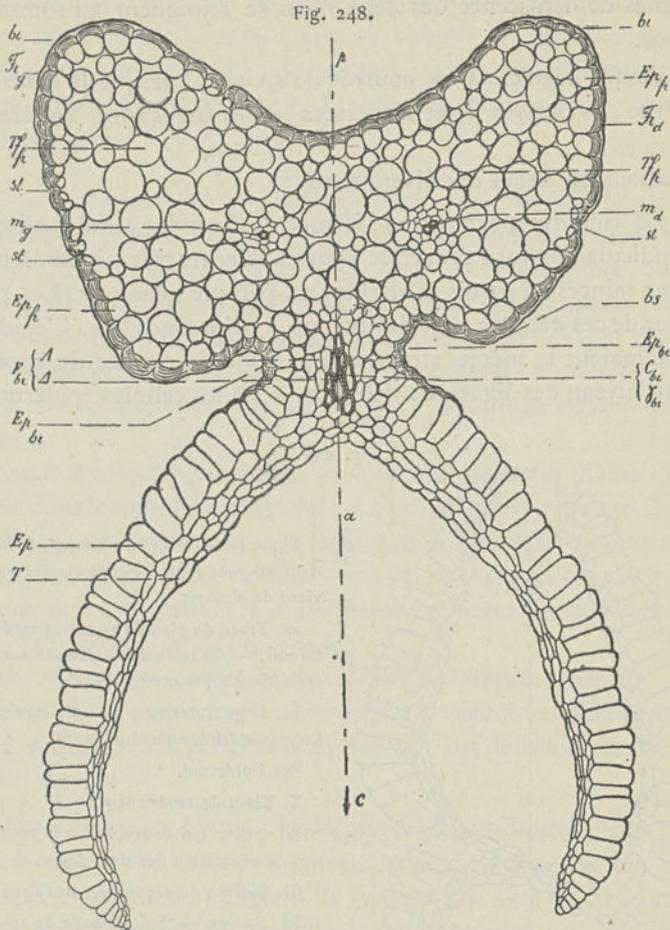


Fig. 248. — Section radiale d'un sporange de *Tmesipteris tannensis* un peu en avant de la cloison de séparation des loges, pour montrer la terminaison du faisceau de la branche sporangifère. Cette section est transversale par rapport aux deux frondes sporangiales.

$F_{bc}$ . Terminaison en ampoule du faisceau bipolaire de la branche simple.  $\Delta$ , sa trachée initiale,  $\Lambda$ , son liber,  $\gamma_{bc}$ , son centre de figure.

$md$ . Masse libéro-ligneuse de la fronde droite. —  $mg$ . Masse libéro-ligneuse de la fronde gauche.

$ap$ . Trace du plan antéro postérieur.

$C_{bc}$ . Centre de figure de la terminaison de la branche simple.

Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.

sont plus étroites et moins hautes. Le tissu de revêtement qui tapisse l'épiderme, a la même structure que celui des sporanges des Psilo-

tum. Il est formé de trois rangs de cellules isodiamétrales ou un peu allongées à parois minces. Ces cellules sont fripées aplaties. Dans la région de la cloison, le tissu de revêtement a également trois rangs de cellules entre les deux loges sans trace de massif libéro-ligneux dans la cloison même. Aux points d'attache de la cloison sur les parois du sporange on trouve un plus grand nombre de cellules.

Fig. 249

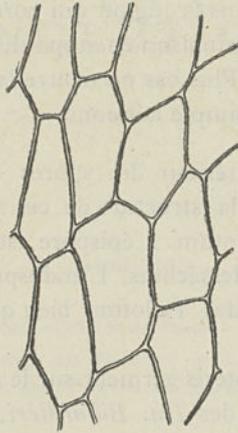


Fig. 249. — Epiderme du sporange de *Tmesipteris tannensis*, vu de face.

Si l'on pratique une suite de sections transversales successives d'ensemble de la région médiane d'un sporange vers sa partie supérieure, on voit d'abord la même structure persister, puis très rapidement le grand axe de chaque loge diminue; une ou deux coupes plus haut, on obtient si le sporange est encore fermé une coupe tangentielle qui montre le sommet du sporange vu de face.

Cette section tangentielle du sommet montre une plage épidermique bilobée en son milieu et symétrique par rapport à la trace du plan antéro-postérieur de l'observateur sur le plan de la section. Deux lignes de déhiscence formées de cellules étroites courent à la rencontre l'une de l'autre et se joignent au centre du sommet. Au point de jonction les cellules sont plus courtes mais il n'y a pas de cellule apicale reconnaissable.

Si l'on pratique une suite de sections transversales successives d'en-

semble du sporange de *Tmesipteris* de sa région moyenne vers sa base, on voit d'abord la même structure se conserver. Un peu plus bas, les lignes de déhiscence disparaissent en même temps que le grand axe de chaque loge diminue rapidement. Plus bas encore on trouve le fond de chaque loge. Un peu au-dessous on voit l'épiderme du sporange se poursuivre d'une part avec l'épiderme de la face antérieure du pédicelle sporangifère, d'autre part avec l'épiderme des frondes sporangiales. Le tissu de revêtement touche le parenchyme herbacé superficiel, et dans la région qui correspond au milieu de la cloison, on trouve la terminaison en ampoule du faisceau bipolaire de la branche sporangifère. Plus bas on trouve la structure d'une section transversale de branche simple aérienne.

12. — J'ai décrit l'extérieur des spores mûres des *Tmesipteris* page 231. La forme et la structure de ces spores sont identiques à celles des spores des *Psilotum*. L'épispore est particulièrement facile à enlever sur les spores desséchées. L'endospore est criblée de petits trous plus fins que ceux des *Psilotum* bien que présentant le même dispositif général.

Les spores des *Tmesipteris* germent sur le tronc des *Dicksonia*.

L'appareil sporangial des *Tm. Billardieri*, *Tm. Forsteri* ne diffère pas de l'appareil sporangial du *Tm. tannensis* des Montagnes bleues.

Fig. 250.

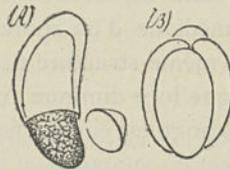


Fig. 250 (A). — Spore du *Tmesipteris tannensis* des Montagnes bleues, montrant l'épispore et l'endospore.

(B). — Tétrade de spores.

13. — Les seules différences anatomiques qu'on puisse donc signaler entre les diverses espèces de *Tmesipteris* se réduisent à de légères variantes sur la dimension des frondes, sur leur troncature, et sur les ornements des cellules épidermiques. Ces différences sont donc extrêmement faibles.

## QUATRIÈME CHAPITRE.

---

# CONCLUSIONS.

---

### SOMMAIRE.

§ I. Résumé. — Points rectifiés. — Points nouveaux.

1. Résumé des caractères des *Psilotum*. — 2. Points rectifiés. — 3. Points nouveaux. — 4. Résumé des caractères des *Tmesipteris*. — 5. Points rectifiés. — 6. Points nouveaux.

§ II. Comparaison des *Tmesipteris* et des *Psilotum*.

1. Caractères différentiels des *Tmesipteris* et des *Psilotum*. Conclusions. — 2. Caractères communs aux *Psilotum* et aux *Tmesipteris*. Conclusions. — 3. Le type *Tmésiptéride*.

§ III. Comparaison des *Tmésiptéridées* et des autres *Centradesmides*.

1. Comparaison des *Tmésiptérides* et des *Sélaginelles*. — 2. Comparaison des *Tmésiptérides* et des *Lycopodes*. — 3. Comparaison des *Tmésiptérides* et des *Phylloglosses*. — 4. Conclusions générales. Place des *Tmésiptéridées* parmi les *Centradesmides*.

§ IV. Importance du type *Tmésiptéride*.

1. Importance du type *Tmésiptéride* pour la Botanique générale. — 2. Importance du type *Tmésiptéride* pour la Classification.

V. Discussion physiologique du type *Tmésiptéride*.

### § I.

#### RÉSUMÉ. — POINTS RECTIFIÉS. — POINTS NOUVEAUX.

1. — Les analyses anatomiques et morphologiques des chapitres

1 et 2, que j'ai consacrés à l'étude des *Psilotum*, permettent de résumer comme il suit les caractères de ces végétaux.

Les rameaux de la griffe ou rameaux souterrains regardés jusqu'ici comme des branches simples de même valeur, ont en réalité des valeurs morphologiques très différentes, ainsi s'explique la variété de structure qu'on y a rencontrée. Ces rameaux souterrains, très semblables entre-eux au premier aspect, se laissent cependant distinguer les uns des autres par l'état de leur point de végétation et par les émergences de leur surface.

Les diverses catégories de rameaux souterrains sont (1) :

1<sup>o</sup> Des branches simples ayant la valeur morphologique de stipes à un seul faisceau (2), et caractérisées par un cône végétatif à un seul centre de formation. Ces branches simples *se ramifient dichotomiquement dans un même plan* (3). Elles ne peuvent servir à propager la plante dès que leur sommet est coupé.

2<sup>o</sup> Des sympodes de branches simples, qui ont même extrémité antérieure que les branches simples, mais qui s'en distinguent par les cônes végétatifs à un seul centre de formation qu'elles portent sur leurs flancs. Ces cônes végétatifs latéraux éteints ou dormants, très petits, ont été considérés à tort comme représentant des frondes rudimentaires. Les sympodes de branches simples souterraines permettent de multiplier facilement la plante par bouture. Leurs cônes végétatifs latéraux redeviennent en effet facilement actifs. Dès qu'ils rentrent en activité ces cônes se bifurquent.

3<sup>o</sup> Des cladodes de branches simples, qui ne se distinguent des branches simples ordinaires que par leur cône végétatif antérieur à plusieurs centres de formation (4). Il y a lieu de distinguer les cladodes plats des cladodes ronds. Dans les cladodes plats, les axes de figure des branches coalescentes sont dans un même plan, tandis que dans les cladodes ronds cette condition n'est pas remplie. Dans les cladodes plats le degré de fasciation exerce une grande influence sur

(1) Tous ces rameaux sont bruns couverts de poils sauf sur la surface de leurs cônes végétatifs.

(2) Ces branches ne sont un peu nombreuses que dans les jeunes pieds et dans les pieds affaiblis artificiellement.

(3) Par suite de déviations accidentelles, les branches successives peuvent se diriger dans tous les sens, mais sans figurer jamais des dichotomies répétées dans des plans perpendiculaires.

(4) Ce sont donc des cladodes de stipes à un seul faisceau sans appendices.

la structure du cladode, en déterminant une dispersion plus ou moins accusée des masses libéro-ligneuses. Ils ne peuvent servir à bouturer la plante dès qu'ils ont perdu leur sommet. La ramification de ces cladodes est une sorte de dichotomie à branches inégales (1).

4° Des cladodes à développement sympodique, qui diffèrent des précédents parce que certaines de leurs branches constituantes viennent émerger sur leurs flancs. Ils se distinguent donc très facilement des rameaux de la première et de la troisième catégories par les cônes végétatifs à un centre de formation dont ils sont couverts. Ils se distinguent des rameaux de la seconde catégorie par leur cône terminal. Ils peuvent comme les sympodes de branches simples servir à bouturer la plante.

5° Des sympodes de cladodes qui se distinguent des rameaux de la quatrième catégorie, les seuls avec lesquels on puisse les confondre, parce que certains de leurs cônes végétatifs latéraux présentent plusieurs centres de formation (2).

En poursuivant un même rameau d'arrière en avant, on peut voir sa nature morphologique changer et se compliquer (3) C'est ainsi qu'un même rameau peut présenter successivement d'arrière en avant les valeurs de :

*Branche simple. — Cladode de branches simples. — Cladode à développement sympodique. — Sympode de cladodes.*

Ou bien encore :

*Branche simple. — Sympode de branches simples. — Cladode de branches simples à développement sympodique. — Sympode de cladodes*

Les divers types de cônes végétatifs terminaux des rameaux souterrains de la griffe sont :

1° Les cônes végétatifs terminaux à un centre de formation. Ces

(1) Il résulte de ce fait qu'il y a au point de vue morphologique deux catégories bien différentes de cladodes, ceux qui résultent de la coalescence des branches de bifurcation d'une même branche initiale, et ceux qui résultent de la ramification à un degré quelconque de ces premiers cladodes. Les cladodes de cette seconde catégorie se distinguent des premiers par les rapports de leurs éléments ligneux.

(2) Parmi les rameaux de la griffe des *Psilotum*, il s'en trouve qui, tout en appartenant à la troisième, à la quatrième ou à la cinquième catégorie, diffèrent des rameaux ordinaires par leur surface lisse, blanche, et par leur cône terminal souvent entouré de petits appendices. Ce sont là de jeunes rameaux aériens souches non encore allongés.

(3) On ne voit que rarement le dispositif inverse. Je l'ai rencontré cependant.

cônes terminent les branches simples et les sympodes de branches simples. Ces cônes comprennent une lame dermatogène avec *une cellule apicale* et une masse de méristème primitif avec *une file de cellules axiales* (1). Ces éléments sont-ils les cellules initiales des tissus sous jacents, on ne peut ni l'affirmer ni le nier.

2° Les cônes terminaux à plusieurs centres de formation. Ces cônes caractérisent les cladodes ordinaires, les cladodes à développement sympodique et les sympodes de cladodes. Le degré de coalescence est indiqué par l'écart plus ou moins grand des centres de formation du cône. Ces cônes sont de deux sortes, selon que leurs centres de formation vus du sommet sont ou non en ligne droite. Les premiers appartiennent à des cladodes dont les branches constituantes sont dans le même plan. Les autres appartiennent à des cladodes ronds. Ces cônes végétatifs comprennent une lame dermatogène *avec plusieurs cellules apicales* et une masse de méristème primitif *avec autant de files axiales qu'il y a de cellules apicales au dermatogène*. On ne peut dire si ces cellules sont ou non initiales des tissus sous-jacents.

Lorsque les vallonements qui séparent les centres de formation d'un cône terminal sont très accentués, la période de croissance apicale rapide de ce cône est terminée.

Les cônes végétatifs latéraux des rameaux souterrains sont de deux sortes tout comme les cônes terminaux. Les premiers n'ont qu'un centre de formation ; on les trouve sur les flancs des sympodes de branches simples, les cladodes à développement sympodique, et sur la plupart des sympodes de cladodes. Les autres ont plusieurs centres de formation ; ils ne se trouvent que sur les sympodes de cladodes.

Il n'y a pas d'appendices sur les rameaux de la griffe.

Il n'y a pas de points de végétation adventifs sur les rameaux de la griffe.

Il n'y a pas de racines sur la griffe.

Les principaux types de structure des rameaux souterrains sont :

1° La structure des branches simples. — La section moyenne des branches simples est circulaire ; elle présente (Fig. 129, 130) (2) un fais-

(1) Ces cellules terminales sont surtout évidentes sur les cônes éteints ou dormants.

(2) En dehors de ses régions de dichotomie.

ceau bipolaire dont le centre de figure 7 coïncide avec le centre de figure C du rameau. Autour du faisceau est une gaine protectrice, puis viennent une épaisse assise de tissu fondamental primaire et un épiderme superficiel vilieux. — Tout ce qui n'est pas région de dichotomie et émergence de branches atrophiées, dans les sympodes de branches simples, a la structure ci-dessus.

2° La structure des cladodes plats à coalescence très accusée. — La section moyenne de ces cladodes rappelle beaucoup celle d'une branche simple de très fort calibre (Fig. 143, 144). Toutefois l'inégalité et l'irrégularité des deux pôles ligneux, qui restent ordinairement distincts, avertissent qu'on n'est pas dans une branche simple. Si l'on poursuit alors le rameau étudié d'arrière en avant, on constate des faits de dispersion, d'émergence, qui ne se trouvent pas dans une branche simple. De plus si le rameau étudié n'est pas encore ramifié son cône végétatif terminal a plusieurs cellules apicales.

3° La structure des cladodes plats à coalescence faiblement accusée. — Dans ces cladodes la section moyenne montre une masse libéro-ligneuse centrale très allongée, qui a plus de deux îlots ligneux distincts disposés en ligne droite (Fig. 170). Les îlots externes ont des trachées initiales. Les autres en sont dépourvus tant que la masse libéro-ligneuse n'est pas profondément lobée. La gaine, le tissu fondamental et l'épiderme, qui revêtent ce faisceau, sont les mêmes que sur les branches simples.

4° La structure des cladodes ronds. — La section moyenne des cladodes ronds montre une masse libéro-ligneuse centrale où la disposition du bois et des éléments grillagés rappelle un peu celle des mêmes éléments dans un faisceau multipolaire. Nägeli, Russow, Sachs, A. de Bary y ont cru voir en effet un faisceau rayonnant. L'ensemble du bois y forme une étoile dont les pointements sont occupés par les trachées initiales (1). Les lames ligneuses convergentes sont très inégales, inégalement distantes, et reliées entre elles latéralement. Le centre du massif libéro-ligneux est occupé par un noyau de fibres primitives à parois minces (2). Les cellules grillagées

(1) Parfois les trachées initiales sont entourées de vaisseaux au lieu d'être exactement marginales sur le bord externe des lames ligneuses. Ce fait se produit surtout sur les rameaux voisins de leur extinction.

(2) Lorsque la coalescence est très accusée, les lames ligneuses convergentes peuvent se rencontrer au centre.

forment une couronne extérieure continue autour du bois. La gaine protectrice, le tissu fondamental (1) et l'épiderme sont les mêmes que sur les branches simples.

Lorsque les cladodes sont à développement sympodique, on constate l'une des structures signalées en 2<sup>o</sup>, 3<sup>o</sup>, 4<sup>o</sup>, à cela près que dans les régions d'émergence de leurs branches simples, il y a, plus ou moins loin de la masse libéro-ligneuse centrale, une masse libéro-ligneuse très grêle (2), ayant la structure d'un faisceau bi-polaire au voisinage de sa terminaison. Ce faisceau bi-polaire s'éteint en effet près de là dans l'axe d'un cône végétatif à un seul centre de formation.

Les sympodes de cladodes ont la même structure moyenne que les cladodes à développement sympodique, à cela près, que, dans les régions d'émergence de leurs cladodes, on voit à côté de la masse libéro-ligneuse centrale, une autre masse libéro-ligneuse de même structure mais plus grêle. Cette masse plus grêle se termine à peu de distance dans un cône végétatif à plusieurs centres de formation.

5<sup>o</sup> La structure des régions de dichotomie des branches simples. — Dans ces régions on voit deux faisceaux bipolaires, plus ou moins écartés, plus ou moins coalescents selon le niveau.

6<sup>o</sup> La structure des régions de bifurcation des cladodes. — Dans ces régions, on voit deux massifs libéro-ligneux d'apparence multipolaire (3), plus ou moins écartés, plus ou moins coalescents selon le niveau.

Les rameaux aériens des *Psilotum* sont des cladodes de stipes à un seul faisceau. Ils diffèrent les uns des autres par leurs rapports. Plus l'ordre qu'ils occupent dans la ramification aérienne est élevée, plus leur tendance à prendre un développement sympodique est accentué. Ces rameaux sont lisses, luisants, relevés de côtes saillantes.

Les rameaux souches dans leur région moyenne ont généralement la valeur d'un cladode de stipes à un seul faisceau dont les axes de

(1) Dans les très forts cladodes souterrains d'où partent les pousses aériennes, la région profonde de tissu fondamental forme une assise spéciale à tissus gélinifiés et humifiés.

(2) Si plusieurs branches constituantes émergent presque au même niveau, on trouve plusieurs petites masses libéro-ligneuses, au lieu d'une seule, entre la masse centrale et la surface.

(3) S'il s'agissait de cladodes plats, on aurait deux bandes libéro-ligneuses allongées, dont chacune présenterait plusieurs flots ligneux distincts disposés en ligne droite.

figure ne sont pas dans le même plan et dont les appendices n'ont point de cordons libéro-ligneux. Plus rarement ils ont la valeur de cladode à développement sympodique; plus rarement encore, et surtout à leur base, celle d'un sympode de cladodes.

Le point de végétation des rameaux aériens en pleine croissance présente plusieurs centres de formation.

Les branches simples émergentes sur les flancs des rameaux aériens ne sont libres qu'à leur sommet. Ce sommet ne présente qu'un centre de formation. Il produit à sa périphérie deux frondes externes. Le sommet de ces branches simples ou bien s'éteint, ou bien se transforme en un sporange tri-loculaire dont une loge est externe et médiane. Les deux autres sont latérales, une à droite l'autre à gauche. Les sporanges des *Psilotum* ne sont donc pas épiphyllés. La pièce qui les porte n'est pas une fronde pétiolée à deux folioles ni une fronde pétiolée bifide.

Les rameaux aériens portent de petites frondes sans faisceau dont chacune a la valeur d'une fronde de *Selaginelle* ou de *Lycopode*. Ces frondes sont solitaires (1), inégalement espacées, localisées sur les côtes saillantes. Elles ne sont pas sur une hélice génératrice. Elles n'ont pas de *ligule*.

Il n'y a pas de frondes bifides.

La section moyenne des rameaux souches montre en dehors des régions de bifurcation une masse libéro-ligneuse centrale qui ressemble à une sorte de faisceau multipolaire irrégulier. Les éléments ligneux y forment une couronne à pointements trachéens extérieurs (2), autour d'un noyau axial de fibres primitives épaissies. Les éléments grillagées forment une ceinture continue autour de la couronne vasculaire. La masse libéro-ligneuse est revêtue par une gaine protectrice, une masse épaisse de tissu fondamental primaire différenciée en trois régions (3) et une couche superficielle d'épiderme à stomates.

La section moyenne des rameaux aériens supérieurs est triangulaire ou aplatie. La masse libéro-ligneuse n'y présente plus que trois

(1) Lorsque les frondes sont groupées en un point de la surface d'un rameau aérien, s'il y a plus de deux frondes, c'est qu'en ce point se trouve un cône végétatif de cladode éteint. S'il n'y a que deux frondes coalescentes entre elles et avec le rameau support c'est qu'on a affaire à un cône végétatif de branche simple.

(2) Dont deux sont différenciés avant tous les autres.

(3) Une zone superficielle herbacée à méats en chapelets, une zone moyenne à éléments sclérifiés, une zone profonde d'éléments à trois minces.

branches ligneuses inégales dont une peut devenir très faible ou même nulle dans les rameaux très plats. Il n'y a plus de noyau axial de fibres primitives. Les éléments de la région scléreuse du tissu fondamental conservent leurs parois minces.

Dans les régions d'émergence des branches constituantes des rameaux supérieurs, on trouve, entre la masse principale et l'une des côtes, un massif libéro-ligneux, qui a la structure d'un faisceau bipolaire voisin de sa terminaison.

La section moyenne de la fronde ne montre qu'une lame d'épiderme, et sous celle-ci une masse de tissu fondamental sans faisceau.

La déhiscence du sporange se fait par trois fentes convergentes au sommet, chacune d'elle répond à une loge. La section du sporange montre une couche d'épiderme à éléments allongés perpendiculairement à la surface, tapissée intérieurement d'une couche subéreuse.

Les spores toutes de même dimension sont petites, groupées par quatre. Les noyaux de chaque tétrade sont dans le même plan; chaque spore a la forme d'un ovoïde déprimé sur une face. Sa paroi est différenciée en une couche superficielle inextensible, lisse ou épispore, et en une couche profonde élastique réticulée ou endospore. Les spores sont jaunes.

Les régions intra-nodales des rameaux aériens ont un accroissement intercalaire qui peut être considérable.

Il ne se forme pas de points de végétation adventifs sur les rameaux aériens.

Les parties aériennes ne portent pas de racines.

Les *Psilotum* sont humicoles. Ils vivent dans du terreau de débris végétaux et parfois intimement appliqués à la surface des parties souterraines d'autres plantes.

Les spores des *Psilotum* germent dans la terre humide.

Le prothalle, les organes génitaux, les cellules sexuées et l'embryogénie des *Psilotum* sont encore inconnus.

2. — Si l'on compare ce résumé des caractères des *Psilotum* aux descriptions qui en ont été données jusqu'ici, on reconnaîtra que les points rectifiés par ces études sont les suivants.

Les rameaux souterrains des *Psilotum* n'ont pas tous la même valeur morphologique. Il n'en est qu'un petit nombre dans une griffe vigoureuse qui soient des stipes simples ou des sympodes de

stipes simples, homologables par conséquent aux rameaux rampants des Sélaginelles. La plupart des rameaux souterrains sont des fasciations de stipes à un seul faisceau sans appendices.

Sauf le cas des branches simples et des sympodes de branches simples, le cône végétatif antérieur des rameaux souterrains des *Psilotum* n'est pas homologable au cône végétatif des rameaux rampants des Sélaginelles. Ces cônes ont plusieurs centres de formation. Il n'y a aucune trace d'appendices à la surface de ces cônes tant qu'ils appartiennent à des rameaux souterrains.

La cellule apicale du cône végétatif des branches simples des *Psilotum* appartient au dermatogène de ce cône (1). Cette cellule terminale et les cellules axiales du méristème primitif sous-jacent ne sont pas nettement les cellules initiales des tissus sous-jacents.

Les groupes cellulaires des rameaux souterrains, que l'on a regardés comme des frondes cachées sous l'épiderme, sont des cônes éteints de branches émergentes.

Les divers types de structure des rameaux d'une même griffe ne sont pas simplement des variantes de la structure d'un même organe dépendant du niveau et de la vigueur de la plante, mais correspondent à des types morphologiques différents que j'ai définis (2).

La masse libéro-ligneuse des gros rameaux de la griffe n'est pas un faisceau multipolaire, on ne doit donc pas la prendre comme type des faisceaux rayonnants ou polyarches comme l'ont fait les auteurs allemands. Dans cette masse libéro-ligneuse qui est une fasciation ou une anastomose de faisceaux bipolaires, les trachées initiales ne se différencient pas simultanément. Deux d'entre elles se caractérisent avant toutes les autres.

Dans les branches simples seulement la masse libéro-ligneuse est un faisceau bipolaire central grêle. La structure de ces branches n'avait jamais été signalée.

On ne peut homologuer la masse libéro-ligneuse des rameaux des *Psilotum* à celle des rameaux des Lycopodes. Je reviendrai sur ce point (III. 2. chapitre IV).

Les rameaux aériens ne sont pas des branches simples mais bien

(1) On dirait les *cellules apicales* s'il s'agissait d'un cladode de branches simples.

(2) Dans chacun de ces types de structure on observe des variations moins importantes, qui dépendent du niveau et de la vigueur de la végétation.

des cladodes de stipes à un seul faisceau avec appendices très rudimentaires sans cordon libéro-ligneux. Ils ne sont donc pas homologables aux rameaux aériens des Selaginelles (1).

Les deux grands types de structure des rameaux aériens correspondent à deux valeurs morphologiques bien définies de ces rameaux savoir : des cladodes de 3 à 9 stipes à un seul faisceau pour les rameaux souches et des cladodes de trois stipes à développement sympodique pour les rameaux aériens supérieurs.

La simplicité constante des frondes qui ne se ramifient jamais.

La position terminale du sporange qui n'est pas épiphyllé.

La morphologie et l'organogénie des pièces de l'appareil sporangial, où j'ai montré 1<sup>o</sup> que le rameau est un cladode de trois stipes à développement sympodique; 2<sup>o</sup> que le pédicelle est la terminaison d'un stipe simple, dont la partie libre ne produit que deux frondes sur sa face externe, ces frondes étant d'ailleurs coalescentes entre elles et avec le stipe qui les porte par leur face antérieure.

La structure de la paroi des spores.

3. — Les points nouveaux que ces études ont fait connaître sont :

La définition des divers types morphologiques de rameaux souterrains et aériens.

La définition des types de structure correspondant à chaque type morphologique de rameau.

La détermination de la structure de tous ces rameaux dans toute leur étendue et à tous les âges; par suite, la détermination de la structure de leurs cônes végétatifs et de la différenciation de tous leurs tissus à tous les niveaux. J'ai montré que toutes ces structures se ramènent soit à un stipe à un seul faisceau nécessairement bipolaire et central; soit à l'un des cas particuliers de la fasciation de stipes à un seul faisceau, sans appendices s'il s'agit de rameaux souterrains, avec appendices rudimentaires sans cordons libéro-ligneux s'il s'agit de rameaux aériens.

La détermination des rapports des rameaux aériens et souterrains.

4 — Les analyses anatomiques et morphologiques que j'ai données

(1) La pièce fondamentale du corps, le stipe à un seul faisceau, est cependant la même chez les Psilotum et chez les Selaginelles.

dans le chapitre que j'ai consacré aux *Tmesipteris* permettent de résumer comme il suit les caractères de ce genre.

Le rameau rampant des *Tmesipteris* commence par un stipe à un seul faisceau. La partie antérieure de ce stipe se dichotomise à plusieurs reprises ; les dernières branches au moins demeurent fasciées. Le rameau rampant n'a donc pas la même valeur morphologique dans toute son étendue, postérieurement c'est un stipe simple, antérieurement c'est un cladode de stipes à un seul faisceau (1).

Le rameau aérien a de même une valeur morphologique différente en ses différents points ; inférieurement c'est un cladode de stipes, plus haut c'est un cladode à développement sympodique à la surface duquel ses branches simples constituantes viennent émerger longuement.

Les frondes du rameau souche sont solitaires, distribuées sans ordre apparent. Il n'y a pas d'hélice génératrice. Les frondes sont entières, sessiles, jamais elles ne sont pétiolées, ni bifides, ni bifoliolées. Les frondes sporangiales sont très développées. En général les frondes ont une nervure (2).

Chaque branche simple aérienne porte sur sa face externe deux frondes coalescentes entre elles par leurs faces antérieures et coalescentes avec la face externe de la branche. Le point de végétation de la branche est éteint ou s'est transformé en un sporange biloculaire. L'extrémité des branches simples est fortement inclinée vers la partie supérieure du rameau souche.

Les sporanges biloculaires ont une loge antérieure et une loge postérieure. Par suite du renversement de l'extrémité de la branche sur sa face interne l'une des loges du sporange est inférieure l'autre est supérieure. La déhiscence se fait par deux lignes convergentes au sommet qui déterminent une valve droite et une valve gauche.

Il n'y a pas de racines.

La structure de la partie initiale du rameau rampant est celle d'un stipe à un seul faisceau. La section moyenne de cette région montre en effet : un faisceau bipolaire central, et autour, une gaine protectrice, une épaisse assise de tissu fondamental primaire, et une couche superficielle d'épiderme. La région profonde du tissu fondamental

(1) Parfois sa partie antérieure est un sympode de cladodes.

(2) Les petites frondes inférieures du rameau souche seules n'ont pas de nervure.

est gélifiée. Les cellules épidermiques ne se prolongent pas en poils dans la portion que j'ai pu étudier. Il n'y a pas d'appendices dans cette région.

La section moyenne de la partie antérieure du rameau rampant, présente un massif libéro-ligneux dans lequel le bois forme une couronne d'îlots distincts à trachées centrales. L'axe de la masse est un noyau de fibres primitives à parois minces. Les éléments grillagés forment une couronne continue externe à la surface de la masse. La masse libéro-ligneuse est revêtue d'une sorte de gaine protectrice, d'une masse épaisse de tissu fondamental primaire et d'une couche d'épiderme.

La base du rameau souche a sensiblement la même structure que la région antérieure du rameau rampant. Le contour de la section est relevé de côtes saillantes. La zone superficielle du tissu fondamental présente des méats longitudinaux en chapelets. Les éléments de l'épiderme ont leurs épaisissements et leurs ornements caractéristiques. Plus haut sur le rameau souche, la zone superficielle du tissu fondamental se charge de chlorophylle. L'épiderme présente des stomates, et autour de la masse libéro-ligneuse centrale sont quelques cordons libéro-ligneux grêles indéterminés qui se rendent chacun dans une fronde. Plus haut encore, on voit, mêlés à ces cordons libéro-ligneux indéterminés, des faisceaux bipolaires qui se rendent à des branches simples. Avant de s'éteindre ces faisceaux émettent, sur leur partie externe, deux cordons libéro-ligneux indéterminés, qui se rendent chacun à une fronde. Vers le sommet du rameau souche, sa masse libéro-ligneuse centrale très épuisée ne comprend plus qu'un axe plein d'éléments ligneux enveloppé d'une couronne continue de cellules grillagées. Dès le tiers supérieur du rameau souche, les tissus superficiels, épiderme et zone herbacée du tissu fondamental, appartiennent autant aux frondes émergentes qu'au rameau lui-même.

Les frondes, à l'exception de celles qui sont tout à fait inférieures, sont plus développées que celles des *Psilotum*. Leur section moyenne montre : une masse libéro-ligneuse indéterminée dans laquelle le bois forme un axe plein à trachées initiales centrales ; une masse de tissu fondamental très lacuneuse à éléments dissociés chargés de chlorophylle ; un épiderme avec stomates ordinairement localisés sur la face non directement irradiée.

Les branches simples émergentes présentent dans leur partie libre un faisceau bipolaire voisin de sa terminaison, qui paraît très rapproché de la face interne de la branche par suite de la coalescence de la face externe de celle-ci avec ses deux frondes externes. Une gaine protectrice, une assise de tissu fondamental primaire et une rangée d'épiderme revêtent le faisceau. Les cellules épidermiques de la partie moyenne de la face antérieure de ces branches diffèrent des autres, elles sont plus étroites, plus allongées. Elles seules appartiennent en propre à la branche simple.

Les spores ont la même forme, la même coloration et la même structure que celles des *Psilotum*. Elles sont plus grandes.

Les *Tmesipteris* n'ont pas de pousses adventives.

L'accroissement intercalaire du rameau souche est moins localisé que chez les *Psilotum*.

Les spores des *Tmesipteris* ne germent que sur les Fougères arborescentes bien vivantes.

Le prothalle, les organes génitaux, les cellules sexuées, l'embryogénie des *Tmesipteris* sont encore inconnus.

5. — Si l'on compare ce résumé des caractères des *Tmesipteris* aux descriptions qui en ont été données jusqu'ici, on reconnaîtra que les points rectifiés par ces études sont les suivants :

Le rameau rampant des *Tmesipteris* n'a pas comme on l'a cru la même valeur morphologique dans toute son étendue. Dans sa partie postérieure c'est un stipe simple à un seul faisceau sans appendices. Dans sa partie antérieure c'est une fasciation de stipes à un seul faisceau, qui présentent non loin de là des traces d'appendices. Cette différence dans la valeur morphologique des diverses parties du rameau rampant explique les structures différentes que l'on y rencontre à des niveaux suffisamment espacés.

Le rameau aérien n'est pas un stipe simple, c'est une fasciation de stipes à un seul faisceau avec appendices. Dès sa région moyenne ce cladode prend la valeur de cladode à développement sympodique par suite de l'émergence successive de ses branches constituantes, et il s'épuise sans se bifurquer sauf dans quelques rares échantillons.

Les frondes sont toutes simples, entières, sessiles. Il n'y a pas de frondes pétiolées bifides ou bifoliolées. Les frondes soit disant pétiolées et bifoliolées ne sont autre chose que les branches constituantes du cladode souche qui viennent émerger longuement à sa surface. Ces

branches simples sont coalescentes avec leurs deux frondes externes, qui, elles-mêmes, sont coalescentes entre elles par leurs faces antérieures. Cette rectification entraîne cette autre, le sporange est terminal et non épiphyllé, biloculaire, à lignes de déhiscences convergentes au sommet et déterminant deux valves, une valve droite et une valve gauche. L'une des loges du sporange est primitivement antérieure, tandis que l'autre est postérieure, il y a déplacement de ces loges par suite d'un renversement qui se fait sur la face antérieure ou interne du pédicelle.

L'absence de racines.

L'absence de poils à la surface des rameaux de la griffe dans la portion que j'ai étudiée.

La structure de la partie initiale des rameaux rampants, qui est celle d'un stipe à un seul faisceau bipolaire central.

La structure de la partie antérieure des rameaux rampants ou les trachées initiales de chaque îlot ligneux sont centrales par rapport à cet îlot. La masse libéro-ligneuse dans cette région ne peut être homologuée, comme on l'a fait, à la masse libéro-ligneuse des rameaux des Lycopodes.

Les rapports de la partie initiale et de la partie antérieure des rameaux rampants, et ceux des rameaux rampants avec les rameaux souches.

La structure des rameaux souches et la nature des cordons libéro-ligneux qui émergent de sa masse libéro-ligneuse centrale aux divers niveaux.

Les diverses structures que l'on rencontre à des niveaux suffisamment espacés d'un même rameau de *Tmesipteris* dépendent de la nature des rameaux au niveau considéré. La vigueur de la plante n'apporte que des variations beaucoup plus minimes.

6. — Les points nouveaux que cette étude fait connaître sont :

La nature morphologique des rameaux rampants et des rameaux souches à leurs divers niveaux.

La structure de ces rameaux dans toute leur étendue.

La morphologie et la structure des branches simples aériennes émergentes du rameau souche. La morphologie de l'appareil sporangial.

La structure des frondes.

La structure des sporanges.

La structure des spores.

§ II.

COMPARAISON DES TMESIPTERIS ET DES PSILOTUM.

Si l'on compare l'un à l'autre les genres *Tmesipteris* et *Psilotum* définis comme je l'ai fait ci-dessus on constate : 1<sup>o</sup> des caractères différentiels propres à chaque genre. 2<sup>o</sup> des caractères communs qui peuvent servir à définir l'ensemble de ces deux genres et à le distinguer de toutes les autres familles végétales connues.

1. — Les principales différences des genres *Tmesipteris* et *Psilotum* sont les suivantes :

*Genre TMESIPTERIS.*

Sporange biloculaire.

Frondes développées recevant chacune un cordon libéro-ligneux (1).

Griffe hypogée peu rameuse, consistant en un rameau rampant peu ou point bifurqué antérieurement, ayant la valeur d'un stipe à un seul faisceau dans sa région initiale, et celle d'un cladode de stipes à un seul faisceau dans sa partie antérieure.

La masse libéro-ligneuse est un faisceau bipolaire dans la région initiale du rameau rampant. Dans sa région antérieure elle comprend une couronne d'îlots ligneux distincts, à trachées centrales, entourant un noyau de fibres primitives à parois minces, et revêtue d'une ceinture continue de cellules grillagées.

La ramification aérienne est réduite pour chaque pied à des rameaux souches (3) qui

*Genre PSILOTUM.*

Sporange triloculaire.

Frondes réduites à un mucron, sans nervure.

Griffe très rameuse, comprenant un grand nombre de rameaux souterrains, dont les premiers seulement (2) ont la valeur de stipes à un seul faisceau. Les autres plus nombreux ont la valeur de cladodes de stipes à un seul faisceau, plus fréquemment encore de cladodes à développement sympodique et de sympodes de cladodes.

La masse libéro-ligneuse des rameaux souterrains n'est que plus rarement un faisceau bipolaire central, les branches simples souterraines étant assez rares. Plus ordinairement cette masse comprend un noyau axial de fibres primitives à parois minces entouré de lames ligneuses rayonnantes à pointements trachéens externes, le tout étant entouré d'une ceinture continue d'éléments libériens.

La ramification aérienne comprend pour chaque pied un grand nombre de rameaux

(1) Les frondes inférieures du rameau souche n'ont pas de nervure.

(2) Et les rameaux produits dans les périodes de très grand affaiblissement.

(3) Peut-être même très fréquemment à un seul rameau souche.

sont inférieurement des stipes à un seul faisceau et supérieurement un cladode de stipes à développement sympodique. Très rarement les rameaux souches sont bifurqués et au plus une fois.

Autour de la masse libéro-ligneuse des rameaux souches, on voit des cordons libéro-ligneux grêles indéterminés dont chacun se rend à une fronde. A certains niveaux on observe en outre de nombreux faisceaux émergents de branches simples. — Les flots ligneux distincts de la masse libéro-ligneuse sont à trachées centrales. — Les fibres primitives du noyau axial de la masse libéro-ligneuse sont à parois minces. — Le rameau souche est complètement épuisé par l'émergence de ses frondes et de ses branches constituantes.

Ces rameaux aériens n'existent pas.

Les branches simples constituantes des cladodes souches émergent longuement à la surface de ces cladodes.

Les spores plus grosses ne germent que sur les Fougères arborescentes bien vivantes.

Plantes très probablement parasites.

souches bifurqués de deux à huit fois. Les rameaux souches sont ordinairement des cladodes de stipes à un seul faisceau, plus rarement un cladode à développement sympodique (1).

Il n'y a pas de cordons libéro-ligneux autour de la masse libéro-ligneuse centrale des rameaux souches. Le bois forme dans cette masse des lames rayonnantes ou coins à pointements trachéens externes (2). Les coins convergent souvent latéralement en une couronne continue. Les fibres primitives du noyau axial sont à parois épaissies. Le cladode souche a la même structure dans toute son étendue sauf dans sa région de dichotomie (3).

Les rameaux supérieurs de la ramification aérienne sont des cladodes à développement sympodique. Leur masse libéro-ligneuse figure une sorte de faisceau tricentre irrégulier (4), à deux pôles différenciés avant le troisième.

Les branches simples constituantes des rameaux aériens n'émergent que très peu à leur surface

Les spores plus petites germent sur la terre humide.

Plantes humicoles (5).

Il ressort de ce tableau comparatif que les principales différences entre les *Tmesipteris* et les *Psilotum* portent :

(1) Inférieurement le rameau souche des *Psilotum* peut être un sympode de cladodes.

(2) Parfois cependant les trachées au lieu d'être externes deviennent intérieures au coin ligneux.

(3) Lorsqu'un rameau souche a la valeur d'un cladode à développement sympodique ou d'un sympode de cladodes, on voit dans les régions d'émergence soit un faisceau bipolaire grêle, soit une sorte de faisceau multipolaire entre la masse libéro-ligneuse centrale et la surface.

(4) Dans les rameaux très plats ce peut être une sorte de faisceau bicentre irrégulier.

(5) Je n'ai pas inscrit dans ce tableau comparatif la différence d'orientation du plan antéro-postérieur des stipes simples rampants, qui est peut être accidentelle pour les *Tmesipteris* que j'ai étudiés.

Je n'ai pu non plus faire entrer dans ce tableau les différences que peuvent présenter les prothalles, les organes génitaux, les cellules sexuées et l'embryogénie de ces deux genres. Ces données ne sont pas connues.

1° Sur le nombre des loges du sporange, qui reste cependant toujours pluriloculaire (1).

2° Sur le degré de développement des frondes et de leur cordon libéro-ligneux.

3° Sur le degré de ramification plus ou moins grand des rameaux aériens et souterrains.

4° Sur la présence de cordons libéro-ligneux émergents dans les frondes autour de la masse libéro-ligneuse centrale des rameaux souches.

5° Sur l'émergence plus ou moins prononcée des branches simples aériennes.

Toutes ces différences sont relativement peu importantes, elle ne portent en effet sur aucun caractère fondamental. Je ne puis donc leur attribuer qu'une valeur générique bien que les deux premières séparent très nettement le genre *Tmesipteris* du genre *Psilotum*. On peut déjà prévoir que ces deux genres quoique bien distincts appartiennent à la même Famille.

2. — Les caractères communs aux deux genres *Psilotum* et *Tmesipteris* sont les suivants.

Une griffe formée de rameaux rampants. Ces rameaux débutent par un stipe simple à un seul faisceau, ils se ramifient dichotomiquement dans un plan (2). Leurs dernières branches de bifurcation, au moins, demeurent fasciées en un cladode. L'extrémité antérieure de ce cladode peut se ramifier mais finalement elle se redresse vers la surface du sol en un rameau aérien.

Les rameaux souterrains sont dépourvus d'appendices.

Le rameau souche est une fasciation de stipes à développement sympodique dans sa partie supérieure lorsqu'il n'est pas ramifié.

Les rameaux aériens portent des frondes entières sessiles, insérées très obliquement et distribuées sans ordre apparent. Elles ne sont pas sur une hélice génératrice.

Les branches constituantes des rameaux aériens émergent successivement à la surface de ces cladodes. Dans leur partie libre, elles produisent deux frondes externes avec lesquelles elles demeurent

(1) Sauf les cas d'atrophies accidentelles.

(2) Sauf les cas de déviations accidentelles.

coalescentes. Leur sommet s'éteint ou bien donne un sporange pluriloculaire.

La surface des rameaux aériens est colorée en vert, celle des rameaux souterrains est colorée en noir.

Les spores d'une seule sorte sont ovoïdes déprimées sur leur face interne, avec une arête sur cette face. La paroi de la spore est différenciée en une épispore lisse inextensible, et en une couche profonde élastique réticulée ou endospore. Ces spores sont groupées par quatre. Elles germent sur les matières végétales qui subissent la fermentation ulmique.

Il n'y a ni racines ni pousses adventives.

La partie initiale des premiers rameaux de la griffe a la structure de stipes à un seul faisceau sans appendices, c'est-à-dire qu'elle présente : un faisceau bipolaire central entouré d'une gaine protectrice, une épaisse assise de tissu fondamental primaire et une couche épidermique superficielle qui peut émettre des prolongements villosités. Les autres rameaux sont des cladodes qui présentent, en dehors de leurs régions d'émergence ou de dichotomie, une masse libéro-ligneuse centrale entourée des mêmes tissus : gaine protectrice, tissu fondamental, épiderme. La masse libéro-ligneuse comprend un noyau central de fibres primitives, une ceinture discontinue d'îlots ligneux dont les pointements externes sont occupés par les trachées initiales (1). Une ceinture continue de cellules grillagées forme la surface de la masse libéro-ligneuse (2). La région superficielle du tissu fondamental des rameaux aériens forme une zone herbacée à méats en chapelets. L'épiderme de ces rameaux est à cuticule très épaisse, il porte des stomates. Lorsque les frondes sont très développées, il y a autour de la masse libéro-ligneuse centrale des rameaux aériens de petits îlots libéro-ligneux indéterminés, qui vont dans les frondes. — Dans les régions d'émergence des branches constituantes, on voit près de la masse libéro-ligneuse principale des faisceaux bicentres grêles voisins de leur terminaison (3). — La masse libéro-ligneuse principale est

(1) Les trachées initiales deviennent centrales dans chaque îlot lorsqu'on approche de la terminaison du rameau.

(2) Cette structure est précisément celle qu'indiquait à priori la Règle des Anastomoses pour une fasciation de stipes à un seul faisceau.

(3) Lorsque le rameau a exceptionnellement la valeur d'un sympode de cladodes. Là où les cladodes atrophiés émergent à sa surface, on voit près de la masse libéro-ligneuse principale une masse semblable mais plus grêle et plus simple.

d'autant plus réduite que le rameau lui-même est plus grêle, le noyau axial de fibres primitives y disparaît et le nombre des pointements de la masse de bois s'y réduit à trois et même à deux.

La section moyenne de la fronde montre un épiderme à parois externes très épaissies, une masse de tissu fondamental lacuneux et un cordon libéro-ligneux grêle indéterminé. Cette structure est celle des frondes très développées. Les frondes très petites ne comprennent qu'une couche externe d'épiderme et une masse homogène de tissu fondamental. Ces frondes ne sont pas circonscrites, bien qu'elles soient légèrement concaves vers le sommet du rameau.

La section moyenne des branches simples aériennes dans leur partie libre montre un faisceau bipolaire voisin de sa terminaison, paraissant, par suite d'une disposition spéciale de la zone herbacée, rapproché de la face antérieure de la branche. Ce faisceau est entouré d'une masse de tissu fondamental primaire et d'une couche d'épiderme. Les tissus de la face externe de cette section moyenne appartiennent aux deux frondes avec lesquelles la branche simple est coalescente.

Le cône végétatif des rameaux présente une lame de dermatogène recouvrant une masse de méristème primitif. Selon qu'il s'agit d'une branche simple ou d'une fasciation, on voit une ou plusieurs cellules apicales au dermatogène et une ou plusieurs files de cellules axiales au méristème primitif.

Le prothalle, les organes reproducteurs, les cellules sexuées et l'embryogénie sont inconnus.

Les *Tmesipteris* et les *Psilotum* ont donc en commun :

La même valeur morphologique, le même mode de ramification et la même structure des parties initiales des griffes.

Le même mode de fasciation.

La même structure des parties fasciées aériennes et souterraines aux cordons émergents près, en particulier la même valeur et la même structure de la base des rameaux souches.

Le même mode d'émergence des branches constituantes des fasciations. Le même mode de ramification de ces branches émergentes savoir : deux frondes externes coalescentes par leur face antérieure entre elles et avec la branche qui les porte, après quoi leur sommet s'éteint ou donne un sporange.

Les sporanges multiloculaires à lignes de déhiscence convergentes ; et à valves autrement orientées que chez les Lycopodes et les Selaginelles.

La même forme de spores.

La même structure de la paroi des spores.

Soit par conséquent non seulement la même architecture, le même groupement des parties fondamentales, mais encore la même disposition des plus petites particularités organiques. Il y a donc, entre les deux genres *Psilotum* et *Tmesipteris* une affinité très étroite, et si nets que soient les caractères génériques qui définissent l'un et l'autre, leur proche parenté est certaine, ils appartiennent à la même Famille.

3. — Les caractères énumérés ci-dessus comme étant communs aux deux genres distinguent, comme on le verra plus loin (1), l'ensemble des deux genres *Psilotum* et *Tmesipteris* de tous les autres groupes végétaux. Ces caractères communs constituent donc la caractéristique familiale des *Tmésiptéridées* et doit être exprimée lorsqu'on donne la diagnose de cette famille. Parmi ces caractères les principaux sont tirés de l'anatomie et de la morphologie du corps de la plante, les organes générateurs, l'embryogénie n'interviennent que pour une part seulement (2). C'est de cette manière, je crois, que l'anatomie des organes végétatifs peut et doit entrer dans la caractéristique des groupes végétaux anciens. La caractéristique familiale des *Tmésiptéridées* considérée indépendamment de toute différence générique, peut être regardée comme la description d'une plante idéale dont les *Psilotum* et les *Tmesipteris* ne sont que des variantes. J'appelle cet être idéal le *type Tmésiptéride*, lui seul intéresse lorsqu'il s'agit de comparer les *Tmésiptéridées* aux autres groupes végétaux.

On peut d'ailleurs se demander quel est des deux genres *Tmesipteris* et *Psilotum* celui qui accuse le plus nettement le type *Tmésiptéride* et qui en est en même temps l'expression la plus élevée.

Le corps des *Psilotum* ne comporte guère, lorsque la plante est vigoureuse, que des fasciations souterraines et aériennes. Les frondes des cladodes aériens sont très réduites, elles n'ont pas de nervure.

(1) Je montrerai en même temps que cet ensemble a la valeur d'une famille au même degré que les *Sélaginelles* et les *Lycopodes*.

(2) Demeurée il est vrai encore inconnue.

C'est la surface des cladodes aériens qui joue le rôle de frondes. Les branches simples aériennes sont à peine visibles et parfois même leurs sporanges sont coalescents au rameau qui les porte. C'est là un être très simple, dont aucune partie n'est compliquée, et chez lequel la division du travail physiologique est très peu accusée.

Dans les *Tmesipteris* au contraire, les frondes sont plus grandes, pourvues d'une nervure. Ce sont ces frondes qui portent surtout les stomates. Les branches simples aériennes émergent longuement des cladodes et forment des pédicelles sporangifères plus long, de sorte que le sporange est toujours nettement séparé du cladode support. Donc malgré leur parasitisme très probable, les *Tmesipteris* présentent une séparation des organes plus nette que les *Psilotum*. La localisation du travail physiologique y est plus accentuée. Il sont donc la forme la plus élevée, la plus parfaite du groupe des *Tmésiptéridées*. Tous les caractères du type *Tmésiptéride* y sont d'ailleurs très fortement accentués. Pour moi, les *Tmésipteris* réalisent mieux le type familial des *Tmésiptéridées* que les *Psilotum* (1) et comme en outre ils sont plus localisés, plus océaniques que les *Psilotum*, ils caractérisent plus fortement le groupe que les *Psilotum*, c'est pourquoi malgré l'abondance des *Psilotum* dans les jardins botaniques j'ai donné au groupe formé par les deux genres *Psilotum* et *Tmesipteris* le nom de *Famille des Tmésiptéridées*.

### § III.

#### COMPARAISON DES TMÉSIPTÉRIDÉES ET DES AUTRES CENTRADESMIDES.

1. — Parmi les êtres près desquels les auteurs ont rangé les *Psilotum* et les *Tmesipteris*, il n'y a de stipes à un seul faisceau que chez les *Sélaginelles*. Il est donc naturel, quels que soient les rapprochements acceptés jusqu'ici, de comparer tout d'abord les *Tmésiptérides* aux *Sélaginelles* puisque le corps de la plante a les mêmes grands traits d'organisation chez les uns et chez les autres.

Les branches tant aériennes que souterraines des *Sélaginelles* ont

(1) Quelques *Lycopodes* rouges ressemblent de loin aux *Psilotum*. Il y a là un fait de mimétisme très singulier et encore inexpliqué.

la valeur morphologique de STIPES à un seul faisceau, ET DE SYMPODES DE STIPES à un seul faisceau. Ces rameaux ont un cône végétatif fortement saillant, à un seul centre de formation tant que dure leur période d'élongation apicale. Sauf les cas de déviations accidentelles, il se ramifie dichotomiquement dans un plan (1). Ces rameaux portent des paires d'appendices à une seule nervure disposés en quatre séries longitudinales conjuguées.

*Les Sélaginelles n'ont pas de racines* (2).

La section moyenne d'un rameau de Sélaginelle montre un faisceau bipolaire central (3) et autour une gaine, une masse de tissu fondamental primaire, et une couche superficielle d'épiderme. Dans le tissu fondamental on voit souvent des îlots libéro-ligneux indéterminés très grêles, émergeant par paires dans les frondes conjuguées (4).

Sauf donc le fait de la conjugaison des frondes (5), on voit que la pièce fondamentale du corps a la même valeur morphologique et la même organisation chez les Tmésiptérides et chez les Sélaginelles. Les uns et les autres sont sans racines.

Il y a cependant de grandes différences entre les Sélaginelles et les Tmésiptérides ainsi :

Tous les rameaux des Sélaginelles sont des stipes simples à un seul faisceau, ils ne se fascient pas (6). Le faisceau bipolaire dans les stipes de gros diamètre présente des faits de dispersion remarquables. Le cône végétatif de ces rameaux a ordinairement une grande cellule apicale qui est nettement cellule initiale des tissus sous-jacents. Les frondes existent sur tous les rameaux, elles ont toujours une nervure, une *ligule*. Elles sont toujours conjuguées par paires même dans les

(1) Ce mode de ramification est d'ailleurs le seul possible pour un stipe à un seul faisceau et plus généralement pour un axe à un seul faisceau bipolaire. Ce fait seul renverse la *Théorie des racines dichotomes*.

(2) J'ai montré en effet l'inexactitude de l'interprétation proposée par M. Ph. Van Tieghem pour expliquer la valeur de demi-racine qu'il attribue aux porte-racines des Sélaginelles et à ses ramifications.

(3) Il en est ainsi même pour les rameaux si compliqués en apparence de *Selaginella Lyallii* et de *Selaginella casia-arborea* qui présentent des faits de dispersion très particuliers.

(4) Je laisse de côté la lacune enveloppe du faisceau, les trabécules qui l'attachent, la sclérisation et la coloration des cellules superficielles du tissu fondamental et des cellules épidermiques, les dispersions du faisceau.

(5) Ce fait n'est qu'incomplètement constaté chez les Tmésiptérides. Voir en effet la branche simple exceptionnellement allongée de *Psilotum* et la figure de la terminaison d'un rameau souche de *Tmesipteris* représentée Fig. 223.

(6) Les fasciations de stipes sont en effet très rares chez les Sélaginelles.

cas ou des déplacements dus à l'accroissement intercalaire longitudinal se sont produits. Le contour des frondes des Sélaginelles présente de petites dents, leur tissu est perméable. A chaque bifurcation, des rameaux peuvent naître deux porte-racines, organes qui jouent le rôle de racines, mais qui ont une tout autre valeur morphologique. La majeure partie de la chlorophylle est localisée dans les frondes (1). Les sporanges des Sélaginelles sont beaucoup plus localisés que ceux des Tmésiptérides. Ils naissent sur les frondes, et les frondes sporangifères sont ordinairement groupées en épis terminaux. La différence sexuelle s'étend jusqu'aux sporanges. Chaque sporange ne produit qu'une seule espèce de spores mâles ou femelles. Les sporanges sont réniformes ou ovoïdes, *uniloculaires*, déhiscents sur leur bord supérieur à *deux valves*, *une antérieure, l'autre postérieure*. Les spores sont de deux sortes les unes grosses (macrospores ou spores femelles) donnent en germant les prothalles femelles; les autres très petites (microspores ou spores mâles) donnent les glandes mâles, sur un prothalle des plus rudimentaires. Ces microspores sont de la taille des spores de *Psilotum* et parfois de même forme. Ces spores mâles et femelles germent sur la terre humide.

D'après ce rapide résumé des caractères communs et différentiels des Tmésiptérides et des Sélaginelles on voit que : bien que la pièce fondamentale du corps soit la même de part et d'autre, bien que tous les deux soient dépourvus de racines, les Sélaginelles sont de beaucoup supérieures aux Tmésiptérides, leurs fonctions sont beaucoup plus localisées, la différenciation de leurs divers organes est beaucoup plus accusée (2). Les Tmésiptérides sont donc *un type inférieur, qui a EN COMMUN avec un type très élevé des caractères très importants*. Il y a donc entre ce groupe et les Sélaginelles une certaine parenté mais cette parenté est éloignée.

2. — Je comparerai en second lieu les Tmésiptérides aux Lycopodes, parce que c'est le rapprochement que font tous les auteurs.

Les rameaux des Lycopodes, tant les rameaux rampants que les

(1) Certaines Sélaginelles ont une enveloppe herbacée dans la partie de leurs rameaux qui entoure la lacune où le faisceau est suspendu.

(2) Frondes plus isolées, Porte-racines servant d'organes spéciaux pour l'absorption des liquides Sporangies épiphyllés en épis terminaux. La différenciation sexuelle y atteint les sporanges.

rameaux aériens sont des STIPES SIMPLES à deux faisceaux bipolaires dont les centres de figure coïncident avec le centre de figure de l'organe. Chacun de ces faisceaux fournit les cordons libéro-ligneux émergeant dans quatre séries longitudinales de frondes conjuguées. La pièce fondamentale du corps de la plante est donc toute différente chez les Lycopodes et chez les Tmésiptérides.

Les stipes des Lycopodes ne se fascient que rarement.

Les appendices des Lycopodes sont disposés en huit séries longitudinales conjuguées. Ces appendices à une seule nervure sont dépourvus de ligule. Ils adhèrent longuement à la surface du stipe. La chlorophylle est localisée dans les frondes. Le bord des frondes est souvent orné de petites dents.

*Les Lycopodes ont des racines.*

Les sporanges des Lycopodes sont épiphylls, d'une seule sorte, uniloculaires, réniformes, déhiscent sur leur bord supérieur, à deux valves, l'une antérieure, l'autre postérieure. Fréquemment les sporanges sont groupés en épis terminaux. Les spores d'une seule sorte indiquent une différenciation sexuelle peu accusée. Ces spores sont tétraédriques, à face externe bombée. Les spores de *Lycopodium inundatum* et de *Lyc. annotinum* germent sur la terre humide. Le prothalle est hermaphrodite, souterrain; les anthéridies y sont peu différenciées; elles sont plongées tout entières dans le tissu du prothalle. Les organes femelles sont inconnus, l'embryogénie est inconnue (1).

Sauf donc ces deux faits négatifs que la différenciation sexuelle est peu accusée, LES SPORES ÉTANT D'UNE SEULE SORTIE, et que les frondes n'ont pas de ligule, il n'y a rien de commun entre les Lycopodes et les Tmésiptérides. Le rapprochement des Tmésiptérides et des Lycopodes n'a été fait que parce qu'on ne connaissait ni l'organisation des Tmésiptérides ni celle du stipe des Lycopodes. Les Tmésiptérides sont fort éloignés des Lycopodes.

3. — Si l'on compare les Tmésiptérides aux Phylloglosses, il n'y a encore entre ces deux groupes que des différences, et elles sont plus grandes que celles que je viens de signaler entre les Tmésiptérides et les Lycopodes.

(1) Ces dernières indications sont dues comme on sait à de Bary et à Frankhauser.

L'axe d'un pied de *Phylloglossum* est son pédicelle spicifère, lequel est toujours vertical non rameux. Cet axe possède *trois faisceaux bipolaires dont les centres de figure coïncident avec le centre de figure de l'axe*. Chacun de ces faisceaux fournit les cordons libéro-ligneux émergeant dans quatre séries longitudinales de frondes conjuguées d'où il résulte que l'épi possède douze séries longitudinales de frondes conjuguées (1). Les frondes de cet axe toutes sporangifères, sans ligule, sont groupées en un épi terminal. Les sporanges sont épiphyllés, *uniloculaires*, réniformes. Leur ligne de déhiscence suit leur bord supérieur et détermine *deux valves une valve postérieure et une valve antérieure*. Les spores toutes de même nature petites, tétraédriques, indiquent une différenciation sexuelle peu accusée. Les *Phylloglossum* possèdent outre leurs frondes sporangifères des frondes plus grandes dans lesquelles la chlorophylle est localisée. Ces grandes frondes inférieures sont insérées au sommet de leur vieux tubercule, à la base de l'axe. Elles n'ont pas de ligule, de même que les frondes sporangifères elles n'ont qu'une nervure. Les cordons libéro-ligneux des frondes inférieures sont tous insérés sur un diaphragme aquifère, d'où partent aussi les faisceaux bipolaires des racines et la masse libéro-ligneuse de l'axe de l'épi. Les *Phylloglosses* possèdent des racines. Chaque pied de *Phylloglosse* est issu d'un tubercule initial, il porte un *Organe de Mettenius* et généralement au-dessous de cet organe un pédoncule terminé par un tubercule en voie de formation. Dans ce pédoncule s'étend le *canal de Braun* qui va du point de végétation du jeune tubercule à la base de l'organe de Mettenius. Les spores des *Phylloglosses* germent sur le sol humide en donnant un prothalle hermaphrodite. Leurs organes génitaux ne sont pas encore décrits (2). Leur embryogénie est inconnue.

Rien chez les *Phylloglosses*, (hormis les deux caractères négatifs que j'ai signalés déjà à propos des *Lycopodes*), ne ressemble à ce que

(1) La section moyenne de l'axe de l'épi du *Phylloglossum* présente une masse libéro-ligneuse centrale entourée d'une masse de tissu fondamental primaire et d'une assise épidermique. La masse libéro-ligneuse comprend un noyau central de fibres primitives à parois minces entouré de six filots ligneux à trachées initiales centrales. La surface de la masse est une couronne continue d'éléments grillagés. Il y a là une certaine ressemblance avec l'axe libéro-ligneux de certains gros rameaux aériens de *Psilotum*, mais cette ressemblance n'est qu'apparente comme le montre les émergences des cordons libéro-ligneux des frondes sporangifères du *Phylloglossum*.

(2) Les descriptions et les figures qu'on possède de ces organes génitaux sont si mauvaises qu'elles ne peuvent être employées dans les comparaisons.

l'on voit chez les Tmésiptérides. La place des Tmésiptérides dans la classification n'est donc certainement pas entre les Phylloglosses et les Lycopodes, ni même simplement près des Lycopodes comme on l'avait cru.— Mais dira-t-on, les Tmésiptérides, les Phylloglosses et les Lycopodes sont *isosporés*. Cela montre le peu de valeur qu'il convient d'attribuer à ce caractère. De même en effet qu'on ne doit pas, lorsqu'on veut faire une Classification naturelle, ranger dans un seul groupe tous les êtres hermaphrodites, *uniquement parce qu'ils sont hermaphrodites*, de même on ne doit pas mettre dans un même groupe toutes les Cryptogames vasculaires isosporées, ou même seulement les anciennes Lycopodiacées isosporées, *uniquement parce qu'elles sont isosporées*. Dans une Classification vraiment naturelle, les Tmésiptérides ne font pas partie du même ordre que les Lycopodes et les Phylloglosses.

Je ne crois pas utile de développer la comparaison des Tmésiptérides et des Isoètes, ce sont deux types trop éloignés l'un de l'autre, trop profondément différents dans toute leurs parties pour que le lecteur en puisse tirer parti.

4. — Il ressort de ces comparaisons :

1° Que les Tmésiptérides s'éloignent par tous leurs caractères des Lycopodes et des Phylloglosses.

2° Que les Tmésiptérides ont en commun avec les Sélaginelles des caractères très importants, les Sélaginelles étant cependant de beaucoup supérieures aux Tmésiptérides par leur différenciation plus complète. C'est donc dans les Sélaginelles que je vois, parmi les végétaux actuels, la parenté la plus proche (1) des Tmésiptérides. Les rapprochements que l'on a faits entre les Sélaginelles et les Gymnospermes se trouvent certainement très compromis par ce voisinage d'êtres si simples, mais qu'importe !

Les comparaisons ci-dessus montrent encore que les Tmésiptérides forment un groupe de même valeur que les Sélaginelles, les Lycopodes et les Phylloglosses, c'est-à-dire une famille. Ces familles sont liées entre elles comme le montre le tableau ci-joint.

(1) Mais cependant fort éloignée encore.

CRYPTOGAMES VASCULAIRES.

CLASSE 1. CENTRADESMIDES (1). Les Cryptogames vasculaires de cette Classe sont caractérisées par ce fait que dans leurs stipes simples, les centres de figure de tous leurs faisceaux coïncident avec le centre de figure du stipe.

Cette classe se divise comme il suit, en me bornant aux Familles dont il a été question dans cette étude :

Ordre 1. MIADESMIDÉES (2).

Caractérisé par des stipes élémentaires à un seul faisceau (3). Cet Ordre comprend les Familles suivantes :

Famille 1. TMÉSIPÉRIDÉES.

Rameaux initiaux représentant des stipes simples sans appendices. Rameaux ordinaires représentant des fasciations de stipes à un seul faisceau, sans appendices sur les parties souterraines, avec appendices sur les parties aériennes. Pas de racines. Frondes sans ligule. Branches simples aériennes avec deux frondes externes coalescentes entre elles et avec la branche qui les porte. Sporangies terminaux, non épiphyllés, multiloculaires non groupés en épis. Spores toutes de même forme, petites, ovoïdes avec une face déprimée. Les spores germent sur les débris végétaux. (Prothalle, Organes reproducteurs, Cellules sexuées et Embryogénie inconnus).

Ordre 2. LYCOPODIACÉES.

Caractérisé par des stipes élémentaires à plusieurs faisceaux (4). Cet Ordre comprend les Familles suivantes :

Famille k. LYCOPODIÉES.

Rameaux représentant des stipes simples à deux faisceaux. Des racines. Frondes sans ligule, distribuées en huit files longitudinales conjuguées. Frondes sporangifères souvent groupées en épis terminaux. Sporangies uniloculaires épiphyllés, réniformes, déhiscents sur leur bord supérieur en une valve antérieure et une valve postérieure. Spores toutes de même forme, tétraédriques, petites. Les spores germent difficilement et sur la terre humide. Prothalle hermaphrodite. Anthéridies mal différenciées du reste du prothalle. Organes femelles et Embryogénie inconnus. Parfois des bulbilles.

(1) Ce mot vient de κεντρον, centre, et de δεσμις, faisceau.

(2) Ce mot vient de μιζ, une, et de δεσμις.

(3) Ce caractère ne se retrouve dans les autres groupes que par dégradation. On est averti qu'il en est ainsi parce que la plante, tout en ne présentant qu'un faisceau, ce qui est un caractère de très grande simplicité, présente simultanément des organes très complexes comme des nervures à plusieurs faisceaux, et surtout des sporangies très localisés et à structure compliquée, il ne faut pas confondre dans l'appréciation de caractères de cet ordre ce qui est absence par suite de dégradation et ce qui est manquement primitif, comme l'absence de racines dans l'Ordre des Miadesmidées.

(4) Cette caractéristique qui n'est qu'une opposition à la caractéristique des Miadesmidées sera complétée lorsque j'exposerai la Classification des Cryptogames vasculaires.

Famille ( $k + 1$ ). PHYLLOGLOSSÉES.

Famille n. SÉLAGINELLÉES.

Rameaux représentant tous des stipes simples. Pas de racines. Des porte-racines. Frondes très localisées, à bords dentés ; un de ces bords forme presque toujours à sa base une expansion latérale. Frondes ligulées distribuées sur les stipes en quatre séries longitudinales conjuguées. Sporangies épiphylls, uniloculaires, réniformes, déhiscent sur leur bord supérieur ce qui détermine une valve antérieure et une valve postérieure. Frondes sporangifères groupées en épis terminaux. Sporangies de deux sortes. Spores de deux sortes, les unes très petites, mâles ou microspores, les autres très grosses femelles ou macrospores. Les microspores en germent donnent chacune une glande mâle et un prothalle incolore très rudimentaire. Anthérozoïdes très compliqués, fortement ciliés en ruban hélicoïde formant de nombreux tours. Les macrospores donnent en germent un prothalle femelle rudimentaire, localisé au sommet de la macrospore, dont la partie inférieure est transformée en réserve nutritive. Le prothalle porte de une à trois glandes femelles (archéogones) peu distinctes du prothalle. — Embryon avec suspenseur ??? (1). — La jeune plante a comme premier axe un stipe à un seul faisceau bipolaire. Les deux premières frondes assez grandes sont comparées parfois à des cotylédons. Elles sont déjà disposées en conjugaison. Le premier axe de la plante est redressé verticalement par une version due au développement du pied. — Exceptionnellement des bulbilles.

Rameaux ou épis fructifères représentant des stipes simples à trois faisceaux. Des racines. Frondes sans ligule. Deux sortes de frondes, les inférieures étant insérées sur un diaphragme aquifère, les supérieures formant douze séries longitudinales conjuguées. Les supérieures sont toutes sporangifères ; groupées en épi terminal. Sporangies uniloculaires épiphylls réniformes, déhiscent sur leur bord supérieur, ce qui détermine une valve antérieure et une valve postérieure. Spores toutes de même forme, tétraédriques, petites. Les spores germent sur la terre humide. Prothalle hermaphrodite incolore. Organes génitaux à peu près inconnus. Embryogénie inconnue. Un tubercule initial. Un *organe de Mettenius* et au-dessous un pédoncule canaliculé portant à son extrémité un nouveau tubercule dont le point de végétation est au fond du *canal de Braun*.

Ce tableau montre très nettement que les Tmésiptéridées sont de beaucoup les plus simples de toutes les Centradesmides, leurs stipes à un faisceau, fasciés la plupart du temps, fréquemment souterrains, n'ayant de frondes que dans les parties aériennes, portant directement les glandes disséminatrices pluriloculaires. Rien dans cette organisa-

(1) Si toutefois cette homologation ne signifie qu'*extrémité inférieure de l'embryon filiforme*.

tion n'indiquant une complexité quelconque, je suis conduit à regarder les Tmésiptéridées comme des Centradesmides très simples, fort anciennes peut être même primitives. Leur mode de vie humicole ou parasite ne suffit pas en effet pour expliquer la simplicité que nous leur voyons par le résultat d'une dégradation. Leur parasitisme et leur humicolisme sont faibles puisque ces plantes ont encore des parties vertes, leurs sporanges en particulier n'auraient pas été modifiés à ce point par ces conditions spéciales d'existence. Ce tableau montre en même temps les affinités très nettes mais éloignées des Sélaginellées et des Tmésiptéridées, et le genre de rapport qu'une Classification artificielle basée sur l'Homosporisme a pu établir entre elles et les Lycopodiées accrues ou non des Phylloglossées.

Aux paléobotanistes ce tableau indique qu'il y a de grands hiatus entre les Familles de la Classe des Centradesmides et plus particulièrement entre le type si simple et si primitif des Tmésiptéridées, et le type si élevé à bien des égards des Sélaginellées. Les recherches qu'ils dirigeront dans ce sens seront plus fructueuses que celles qu'ils pourraient faire à la poursuite des types compris entre les Sélaginelles et les Conifères, car pour qui sait lire une classification naturelle l'ordre des Miadesmidées est aveugle dans la direction des Sélaginelles. Ces êtres sont trop perfectionnés dans un sens trop spécial pour avoir progressé longtemps encore. Ils sont trop parfaits pour être encore plastiques.

#### § IV.

##### IMPORTANCE DU TYPE TMÉSIPTEUDE.

Le type Tmésiptéride n'intéresse pas seulement les botanistes qui ont à étudier d'une manière spéciale les anciennes Lycopodiées de Brongniart. La simplicité d'organisation que ces recherches vient d'y révéler en fait un des types les plus importants de l'Anatomie Comparée des Cryptogames vasculaires, en même temps qu'il intéresse à la fois la Botanique générale et la Classification générale.

1. — A l'Anatomie et à la Morphologie générales ces recherches sur les Tmésiptérides apportent les résultats suivants.

*1° La connaissance de l'axe le plus simple qu'on puisse prévoir théoriquement. Il ne peut en effet y avoir d'axe primaire à faisceaux déter-*

*minés plus simples que le stipe à un seul faisceau* (1). Chez les Tmésiptérides, ce stipe se montre dépourvu d'appendices sur de grandes longueurs et sans racines. On a pu suivre les dégradations de ce stipe dans les branches simples souterraines des Psilotum, où l'on a vu le faisceau bipolaire prendre une structure indéterminée, le bois s'y réduisant à un massif axial de trachées initiales ou plus ordinairement à une seule trachée centrale. Le stipe des Tmésiptérides réalise donc complètement dans sa partie initiale souterraine un type d'axes primaires *théoriquement prévu dans mes Définitions des Membres des Plantes vasculaires*.

2° Une contribution importante à la connaissance des cladodes de stipes à un seul faisceau, avec et sans appendices. On ne soupçonnait même pas l'existence de ces cladodes qu'on regardait comme des axes simples à structure très anormale.

3° Ce fait, très important pour la connaissance générale des faisceaux, que *la masse libéro-ligneuse des cladodes ronds des Tmésiptérides n'est pas un faisceau multipolaire* et par conséquent ne peut être prise comme exemple de ces faisceaux (2).

4° Cette remarque d'une grande portée physiologique, à savoir : qu'il y a une certaine ressemblance entre la disposition des tissus d'un stipe à un seul faisceau sans appendices et celles des tissus d'une racine à faisceau bipolaire. La section moyenne de ces deux membres montre en effet : un faisceau bipolaire central, une gaine, un tissu de réserve (3), une assise superficielle ordinairement villeuse (4). Il n'y a pas homologie entre ces tissus, mais seulement une communauté de fonctions qui rend très faciles leurs substitutions. C'est ainsi que la racine qui n'est que quelque chose de

(1) Il ne peut en effet y avoir de tiges à un seul faisceau, car le faisceau y étant alors nécessairement central, cesserait par cela même d'être faisceau déterminé. Le minimum du nombre des faisceaux d'une tige *directement déterminable* est deux. Si cette tige a comme cycle  $\Omega = \frac{1}{2}$ ; elle pourra ne présenter, sur sa section moyenne intranodale, qu'un seul faisceau unipolaire, mais ce faisceau sera excentrique.

(2) J'avais signalé ce fait dès 1880 comme une application de ma Règle des Anastomoses, à une fasciation de faisceaux bipolaires, montrant ainsi comment la Théorie du Faisceau rendait compte de faits demeurés incompris et comme tels déclarés anormaux.

(3) Ce tissu de réserve est du tissu fondamental primaire lorsqu'il s'agit de stipes. Lorsqu'il s'agit de racines, il y a du liège intérieur et souvent du tissu fondamental secondaire.

(4) Cette assise villeuse est l'épiderme dans le cas du stipe et une assise pilifère d'origine subéreuse dans le cas de la racine.

secondaire, de surajouté au corps de la plante, *comme un suçoir par lequel celle-ci met son appareil vasculaire en communication avec le sol*, peut être suppléée physiologiquement par le stipe qui est une partie fondamentale du corps de la plante.

5° *La preuve de l'absence PRIMITIVE des racines dans une Famille que l'on range incontestablement parmi les Cryptogames vasculaires.* Il faudrait placer cette famille parmi les Muscinées si l'on prenait à l'exemple de M. Van Tieghem le caractère de la présence ou de l'absence primitive de racines comme définissant les deux Sous-règnes qu'il distingue dans le Règne végétal, les Végétaux à racines et les Végétaux sans racines.

6° Ce fait très intéressant pour la Morphologie générale des Cryptogames vasculaires et qui a passé inaperçu de *stipes se terminant en un sporange à plusieurs loges*. De là à rencontrer la faculté de sécrétion des cellules disséminatrices, ou les loges des sporanges, disséminées sur toute la surface de la plante, il n'y a qu'un pas, et cette tendance s'accorde bien avec une différenciation sexuelle peu accusée. On est loin de la localisation de la fonction sporangiale sur des frondes, ou des lobes déterminés de frondes. La généralité de la théorie qui fait des sporanges une production toujours épiphyllé reçoit là un coup dont elle ne se relèvera pas, son point de départ avait été mal choisi.

2. — A la Classification générale, ces recherches sur le type Tmésiptéride apportent les résultats suivants :

1° La connaissance du type *le plus simple des Cryptogames vasculaires actuelles*, presque *la réalisation complète de la Cryptogame vasculaire initiale théorique*; et voilà qu'en même temps la connaissance de ce type si simple, presque théorique montre sa parenté la plus proche dans le type Sélaginelle, que les botanistes de notre époque regardent volontiers comme l'expression la plus élevée des Cryptogames vasculaires, comme la Cryptogame vasculaire la plus voisine des Phanérogames.

2° *La preuve du peu de valeur relative qu'il convient d'attribuer à l'homosporisisme dans la Classification des Cryptogames vasculaires.* L'Homosporisisme n'est qu'un caractère négatif, il signifie seulement que *la Différenciation sexuelle est limitée au prothalle*. Ce caractère n'a pas la valeur d'un caractère familial.

3° *La preuve que l'absence primitive de racines ne peut être donnée*

comme caractérisant uniquement le Sous-règne des Cryptogames cellulaires.

4<sup>o</sup> Un exemple de l'usage qu'il convient de faire des caractères tirés de la structure de l'axe de la plante dans l'établissement des Classes et des Ordres des Cryptogames vasculaires (1), (2).

Enfin cette Etude montre une fois de plus que les êtres actuels regardés comme anormaux, comme exceptionnels, sont ceux qui montrent le plus nettement l'organisation primitive du groupe auxquels ils appartiennent; justifiant cette parole d'un savant zoologiste: «L'étude des êtres dits anormaux m'a toujours donné les véritables caractéristiques de l'organisation des êtres dits normaux.».

## § V.

### DISCUSSION PHYSIOLOGIQUE DU TYPE TMÉSIPITÉRIDE.

Pour terminer cette étude, je me propose de montrer la concordance des particularités anatomiques des Tmésiptérides avec leurs particularités physiologiques.

Le très petit calibre des vaisseaux des Tmésiptérides, le petit nombre de ces vaisseaux et l'absence de racines permettent de conclure: 1<sup>o</sup> que la réserve aqueuse de ces plantes y est fortement retenue, 2<sup>o</sup> que cette réserve est très limitée quant à sa partie disponible, 3<sup>o</sup> que ces plantes ne peuvent puiser en un temps donné qu'une petite quantité d'eau. Les Tmésiptérides sont donc des plantes xérophiles parce que leur ration d'eau en un temps donné est très limitée.

Le développement considérable de la masse parenchymateuse de ces plantes eu égard à la masse de leurs tissus conducteurs indique qu'il convient de considérer ces êtres comme des types charnus, gras, bien plutôt que comme des types éricacéens. La fasciation des rameaux, l'épaisseur des parois externes des cellules épidermiques dans les régions aériennes, confirment cette conclusion surtout pour

(1) Les divisions représentées par les mots Classes et Ordres ayant ici la même valeur qu'en Zoologie.

(2) On peut même voir dans cet exemple une application des limites entre lesquelles il convient de faire usage des caractères anatomiques.

les *Psilotum* dont les appendices sont presque nuls, et dont l'activité transpiratoire se montre par conséquent aussi réduite que possible.

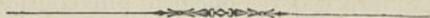
Par suite de la réduction de la surface transpiratoire du *Psilotum*, la fonction chlorophyllienne y est remplie par la surface des cladodes aériens. Malgré la ramification de ces cladodes, la masse chlorophyllienne est relativement peu développée, elle implique une alimentation restreinte, qui ne saurait suffire aux besoins de leur griffe si rameuse, et dont la végétation est continue. La réserve amylicée de la griffe est en effet toujours très limitée, et il y a de fortes présomptions pour admettre que l'alimentation de la plante en carbone ne se fait pas uniquement par les parties aériennes. En effet, si l'on maintient sous terre, sans rapports avec les parties vertes, des rameaux souterrains en pleine végétation, et cela pendant un temps plus que suffisant à la consommation des réserves nutritives qu'ils peuvent contenir, ces rameaux continuent de vivre, émettent de nouvelles branches et parfois, au bout d'un temps très long seulement, produisent de nouveaux rameaux aériens. Ce fait indique nettement la possibilité pour les *Psilotum* de se procurer une partie de leur carbone directement dans le sol, de vivre aux dépens de matières puisées directement dans le sol et non modifiées par les parties vertes, c'est le caractère des plantes humicoles (1). Les cônes végétatifs nus très allongés des rameaux souterrains indiquent d'ailleurs que la plante vit dans un sol meuble. Les *Psilotum* réalisent donc chez les Cryptogames vasculaires un type gras humicole.

Chez les *Tmesipteris* le développement plus considérable des appendices indique une activité transpiratoire plus grande, malgré leur fasciation plus accusée, malgré une ramification moins abondante, malgré la présence de couches cuticulaires plus épaisses dans les cellules épidermiques aériennes. Mais tandis que la surface transpiratoire croît plus vite que les moyens protecteurs destinés à réduire la consommation de la réserve aqueuse, les organes d'absorption de l'eau sont singulièrement réduits, la griffe en effet ne comprend que quelques rameaux grêles, de telle sorte que même en admettant à leur surface un tomentum absorbant, *que je n'y ai pas vu*, ils ne sauraient suffire à alimenter d'eau la partie aérienne, dans laquelle la

(1) Ce fait explique aussi presque toutes les apparitions spontanées du *Psilotum triquetrum* dans les serres chaudes.

fonction chlorophyllienne est plus active que chez les Psilotum. Force est donc d'admettre, que dans la partie initiale de chaque pied de Tmesipteris, partie inconnue jusqu'ici, est un organe absorbant comme celui qui se trouve à la base du Gui. Cet organe puise dans la Fougère nourrice les aliments ou tout au moins l'eau dont la plante a besoin. Je suis donc très porté à croire que les Tmesipteris sont parasites à la manière du Gui.

Cette brève étude physiologique montre une nouvelle importance du type Tmésiptéride puisqu'il nous fait connaître parmi les Cryptogames vasculaires un *type humicole gras*, et un *type* très probablement *parasite à la manière du Gui*.



## CRITIQUE BIBLIOGRAPHIQUE.<sup>(1)</sup>

La famille des Tmésiptéridées n'a fait jusqu'à ce jour l'objet d'aucun mémoire spécial. Recueillies incidemment et par des auteurs différents, les données que l'on possède sur l'Anatomie et la Morphologie des *Psilotum* et des *Tmesipteris* sont dispersées dans de nombreux mémoires, encore n'y sont-elles indiquées que par comparaison. Aucun auteur n'a cru devoir rassembler ces indications dont beaucoup sont contradictoires. La Bibliographie des Tmésiptéridées est donc restée des plus complexes et des plus difficiles. De là ces divergences dans l'exposé des caractères des Tmésiptéridées donnés par les Traités généraux ; les auteurs de ces livres n'ayant admis comme établis, que les faits en harmonie avec les idées générales qu'ils s'efforçaient de faire prévaloir. Cette complexité et ces difficultés spéciales de la bibliographie des Tmésiptéridées justifieront, je pense, la critique bibliographique par laquelle je me propose de terminer ce travail. Dans cette critique, je me suis surtout appliqué à n'omettre aucun des mémoires qui ont contribué à mieux faire connaître les Tmésiptéridées.

### I. — SPÉCIFICATION.

Les Botanistes descripteurs ont tout d'abord regardé les *Psilotum* et les *Tmesipteris* comme de simples formes spécifiques du genre *Lycopodium*. Ils désignaient les premiers sous le nom de *Lycopodium*

(1) Cette critique bibliographique était donnée à l'impression lorsque m'a été remis le Mémoire de M. le Comte de Solms-Laubach « der Aufbau des Stockes von *Psilotum triquetrum* und dessen Entwicklung aus der Brutknospe », que viennent de publier les *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*. T. IV. 2<sup>e</sup> partie ; 1884, distribuée en janvier 1885.

*nudum* que leur avait donné LINNÉ, et les seconds sous le nom de *Lycopodium truncatum* que venait de leur donner SPRENGEL (1). En 1800, BERNHARDI fit le genre *Tmesipteris* pour le *Lycopodium truncatum* (2); et SWARTZ créa le genre *Psilotum* pour le *Lycopodium nudum* (3). Le *Lycopodium truncatum* donna ainsi le *Tmesipteris truncata* qui devait devenir plus tard le *Tmesipteris Billardieri*. Le *Lycopodium nudum* donna le *Psilotum triquetrum* et le *Psilotum complanatum*.

EN 1801, WILDENOW proposa le nom de *Bernhardia* pour le *Lycopodium nudum* (4), ce nom n'a pas été accepté bien qu'il ait été employé par KAULFUSS (5) et par BISCHOFF (6), bien qu'il rappelle la mémoire d'un botaniste éminent, qui s'est occupé avec un grand succès de la Classification des Cryptogames vasculaires.

BERNHARDI (7) et WILDENOW (8) distinguèrent toujours très soigneusement les *Tmesipteris* des *Psilotum*. ROBERT BROWN (9) et KAULFUSS au contraire ne virent dans ces deux types que deux formes spécifiques d'un même genre que le premier appelait *Psilotum* et le second *Bernhardia*. DESVAUX (10), HOOKER et GREVILLE (11), BRONGNIART (12) puis enfin H. v. MOHL (13) acceptèrent et établirent définitivement les deux genres de BERNHARDI et de SWARTZ.

De 1806, date du *Synopsis* de SWARTZ à 1849, date de la fin de la publication de la *Monographie des Lycopodiacées* de SPRING parurent successivement les diagnoses spécifiques :

- (1) Sprengel. in *Schrader's Journal für die Botanik*, 1799. T. I paru en 1800. Göttingen.
- (2) J. J. Bernhardi. *Tentamen alterum Filices in Genera redigendi*. Même journal, 1800. T. II paru en 1801. Göttingen.
- (3) O. Swartz. *Genera et Species Filicum ordine systematico redactarum*. Même journal, T. II paru en 1801.
- (4) C. L. Willdenow. *Bemerkungen über einige seltene Farrenkrauter*. Erfurt, 1801, paru en 1802.
- (5) G. F. Kaulfuss. *Das Wesen den Farrenkrautern*. Leipzig, 1827, 1 vol. in-4°.
- (6) G. W. Bischoff. *Die kryptogamischen Gewächse*. Nurnberg, 1828. 2 parties in-4°.
- (7) J. J. Bernhardi. *Dritter Versuch einer Anordnung der Farrnkrauter in Schrader's Neues Journal für die Botanik*. Bd. I. Erfurt, 1806.
- (8) C. L. Willdenow. *Species Plantarum*. T. V. Berolini 1810.
- (9) R. Brown. *Prodromus Floræ Novæ Hollandiæ*. Londini, 1810.
- (10) Desvaux. *Prodrome de la Famille des Fougères*. Paris, 1827, dans *Annales de la Société linnéenne de Paris*. Vol. VI des Mémoires.
- (11) Hooker et Greville. *Synopsis Filicum*. Londres, 1829, 1831. 240 planches.
- (12) Ad. Brongniart. *Histoire des Végétaux fossiles*. Paris, T. II, 1837.
- (13) H. v. Mohl. *Morphologische Betrachtungen über das Sporangium der mit Gefässen versehenen Cryptogamen*, paru en 1837 à Thubingue sous le nom de H. Landerer et republié en 1846 dans les *Vermischte Schriften botanischen Inhalts*.

1° Du *Psilotum triquetrum* et du *Psilotum complanatum* données par SWARTZ en 1806 (1);

2° Du *Psilotum flaccidum* donnée par WALLICH vers 1827 (2);

3° Du *Tmesipteris Forsteri* et du *Tmesipteris Billardieri* données par ENDLICHER en 1833 (3);

4° Du *Psilotum capillare* donnée par BLUME (4);

Toutes ces diagnoses, qu'elles soient ou non accompagnées de figures, se bornent à une description sommaire de l'Extérieur des plantes étudiées. Les rameaux aériens étant regardés comme des axes simples à ramification dichotome, homologues des tiges des Phanérogames, homologues surtout des rameaux dichotomes des Selaginelles et de Lycopodes.

## II. — MORPHOLOGIE DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF.

Les premières recherches sur la Morphologie de l'appareil végétatif des Tmesiptéridées ne remontent qu'à 1858, époque à laquelle M. le professeur C. NÄGELI, de Munich, publia un résumé très succinct de ses observations sur les rameaux aériens du *Psilotum triquetrum* dans son mémoire intitulé : « *Das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefässpflanzen und die Anordnung der Gefässstränge im Stengel* (5) », Laissant de côté pour le moment les données anatomiques nouvelles que ce travail contient, et sur lesquelles je reviendrai plus loin; on voit dans cet ouvrage : 1° que les rameaux aériens du *Psilotum* sont considérés comme des axes simples tous de même valeur à leur numéro d'ordre près; 2° que la ramification des rameaux aériens supérieurs est dichotomique; 3° que les frondes sont distri-

(1) O. Swartz. *Synopsis Filicum*. Kilice, 1806.

(2) Cité d'après l'*Icones Filicum*, de Hooker et Greville.

(3) Endlicher. *Prodromus Floræ Norfolkicæ*. Vindobonæ, 1833.

(4) Cité d'après Spring. *Monographie des Lycopodiacées*. 2 parties. Bruxelles, 1842 et 1849.

(5) In *Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik*, Nägeli's. Heft 1. Leipzig, 1858.

(6) Antérieurement au travail de M. Nageli, HOFMEISTER avait signalé que les rameaux aériens des *Psilotum* croissent par une cellule apicale semblable à celle des Sélaginelles, que leurs frondes croissent comme celles des Lycopodes. Cette indication est donnée incidemment sans autre explication, sans aucune figure (Hofmeister. *On the germination, development and fructification of the Higher Cryptogamæ*, traduction Carrey, Londres 1862, 1 vol. in-8°, 65 planches).

buées à la surface des gros rameaux suivant une hélice génératrice de cycle  $\Omega = \frac{2}{5}$  et de sens senestre  $\leftarrow$  si l'on en juge par la figure 3 de la Planche 1. Cette figure montre en effet la fronde VI sur l'orthostique de la fronde I et la fronde II à gauche de la fronde I. Il ressort d'ailleurs, de la fig. 1 qu'il y a homodromie dans la distribution des appendices quand on passe d'un rameau à ses branches de bifurcation.

En étudiant un très grand nombre de rameaux aériens de *Psilotum* à tous les degrés de développement, j'ai remarqué que la distribution hélicoïde assignée aux frondes par M. C. Nägeli n'était le plus souvent qu'apparente. Ainsi, je rencontrais sur une hélice des variations brusques, irrégulières de l'angle de divergence. Je voyais ailleurs des rebroussements ou des retours en arrière de l'hélice génératrice. J'observais parfois des frondes ou des groupes de frondes isolées qu'on ne pouvait rattacher à l'hélice générale. A un même cycle correspondait des génératrices de sens différents. Je trouvais donc dans l'allure de l'hélice signalée par M. Nägeli, des perturbations semblables à celles que l'on constate dans la distribution des appendices à la surface de toutes les Fascies ou Cladodes dont on examine un grand nombre d'échantillons. L'opinion formulée par M. Nägeli au sujet de la distribution des appendices sur la surface des gros rameaux des *Psilotum*, s'explique par ce fait bien connu que sur un grand nombre de cladodes il y a parfois une distribution hélicoïde des appendices quasi-régulière (1).

Quant à l'homologation des rameaux aériens avec des axes simples, M. C. Nägeli a reçu cette notion de ses devanciers et n'ayant pas été conduit à l'étudier spécialement dans son mémoire, il l'a conservé.

En 1868 M. C. NÄGELI et M. H. LEITGEB, donnèrent une étude des Points de végétation des rameaux de la griffe du *Psilotum triquetrum* dans leur mémoire intitulé « *Entstehung und Wachsthum der Wurzeln.* » (2). Il ressort de ce travail :

1° Que les rameaux de la griffe du *Psilotum triquetrum* sont de

(1) On sait depuis le mémoire de M. Casimir de Candolle (*Considérations sur la Phyllostaxie*. Genève, 1 vol. in-8, 1881) qu'il suffit d'avoir des appendices distribués régulièrement sur des orthostiques sensiblement équidistantes pour trouver une hélice génératrice qui contienne tous ces appendices.

(2) 1<sup>o</sup> *Beiträge z. wis. Botanik* Nägeli's H. 4, Leipzig 1868.

deux sortes. Certains d'entre eux sont lisses, dressés vers la surface du sol et montrent à leur sommet de très petites frondes. Ces pousses sont destinées à produire les rameaux aériens. Les autres rameaux sont velus, ils restent dans le sol et s'y ramifient. Dans certaines conditions les sommets de ces rameaux souterrains se redressent vers le sol et peuvent devenir des pousses aériennes.

2° Que le sommet des rameaux souterrains est nu, sans pilorhize, différant ainsi très notablement d'une racine.

3° Qu'à la surface du sommet des rameaux souterrains, on voit encore des traces de frondes indiquées seulement par des groupements cellulaires spéciaux.

4° Que le sommet des rameaux souterrains présente une cellule apicale tétraédrique qu'on peut regarder comme cellule-mère des tissus sous-jacents.

5° Que la ramification des rameaux souterrains se fait par une fausse dichotomie ; les nouvelles cellules initiales, ou au moins l'une d'elles apparaissant latéralement dans un des derniers segments de la cellule-mère du rameau étudié.

6° Qu'il y a lieu de voir dans les rameaux souterrains des *Psilotum* une formation morphologique intermédiaire entre les tiges et les racines, formation qu'ils proposent de désigner sous le nom de *rhizoïdes* et qu'ils rapprochent des porte-racines des Selaginelles. C'est par cette conclusion que MM. Nägeli et Leitgeb terminent leur travail.

Les observations de MM. Nägeli et Leitgeb sont accompagnées des figures 8 à 12 de leur planche 21. Les figures 8 et 9 sont empruntées aux sommets de branches souterraines grêles, ayant la valeur morphologique de stipes simples ou de sympodes de stipes simples. La figure 8 est un sommet de branche simple vu d'en haut. La figure 8 B est le schéma de la figure 8. La figure 9 est la coupe radiale d'une branche de même nature, très grêle, et j'ajoute : *dont la croissance terminale avait cessé* comme le montre l'hypertrophie évidente de sa cellule apicale qui est hors de proportion avec celle de la figure 8.

Les figures 8 et 9 montrent une cellule apicale tétraédrique qui est au moins sur la figure 9, nettement cellule initiale de tous les tissus du rameau. D'après MM. Nägeli et Leitgeb les segments de cette cellule terminale se détachent successivement parallèlement aux trois

faces latérales de la cellule, mais avec un léger empiètement de chaque nouveau segment dans le sens de l'hélice.

J'ai le regret de constater que je n'ai pas retrouvé ce dispositif si simple du sommet des rameaux souterrains des *Psilotum*. J'ai vu que le dermatogène du rameau formait une nappe continue avec une cellule centrale qu'on peut, si l'on veut, regarder comme apicale, mais qui ne diffère de ses voisines sur les rameaux en pleine croissance que par ses dimensions plus petites; qui au contraire sur les rameaux récemment éteints est plus grande que celles qui l'entourent. Je n'ose pas affirmer que cette cellule centrale du dermatogène soit même cellule initiale de ce tissu, à plus forte raison qu'elle soit cellule initiale du méristème primitif tout entier. Elle n'est bien nette, *je le répète*, que sur les sommets récemment éteints. La forme de cette cellule centrale m'a paru plus souvent pentagonale que triangulaire. Je sais bien *qu'en forçant et en redressant un peu certains traits des figures que j'ai données*, on pourra y trouver une cellule apicale et des segments aussi nets que beaucoup d'autres, mais je ne crois pas que dans le cas actuel ces traits renforcés et redressés répondent à une réalité, et qu'ils représentent des cloisons primitives ayant défini des segments au dépens d'une cellule-mère commune (1). Je me permets d'ajouter que je n'ai observé la disposition des éléments superficiels de la section radiale dessinée figure 9 que dans des sections radiales obliques, là ou par suite de l'obliquité de la section la cellule apicale du dermatogène semblait pénétrer dans le méristème primitif.

Ces premières divergences entre mes observations et celles des savants professeurs de Munich et de Grätz expliquent comment, malgré le respect que je professe pour leur haute autorité, les groupements cellulaires qu'ils regardent comme représentant les traces des frondes à la surface des cônes végétatifs des rameaux souterrains des *Psilotum* ne m'ont point paru évidents. Les segments primordiaux n'étant pas établis incontestablement pour moi, à plus forte raison les groupements secondaires qui doivent y représenter les traces (le sommet) des frondes ne m'ont-ils pas semblé suffisamment nets pour affirmer leur présence. Je ne puis donc dire que j'ai cons-

(1) Je ne crois pas que l'accroissement apical des branches simples souterraines des *Psilotum* soit aussi localisé que le comporte le cas d'une cellule initiale, ni qu'une loi simple comme celle qui gouverne les rapports des segments d'une hélice de cycle  $1/3$  rattache les cellules de ce sommet végétatif à sa cellule centrale.

taté des frondes sur les branches souterraines simples, à plus forte raison n'ai-je pu constater leur disposition en hélice. Il importe dans cette première partie du débat de ne pas oublier qu'il ne s'agit jus- qu'ici que de branches simples souterraines ayant la valeur mor- phologique d'un stipe à un seul faisceau.

Fig. 251.

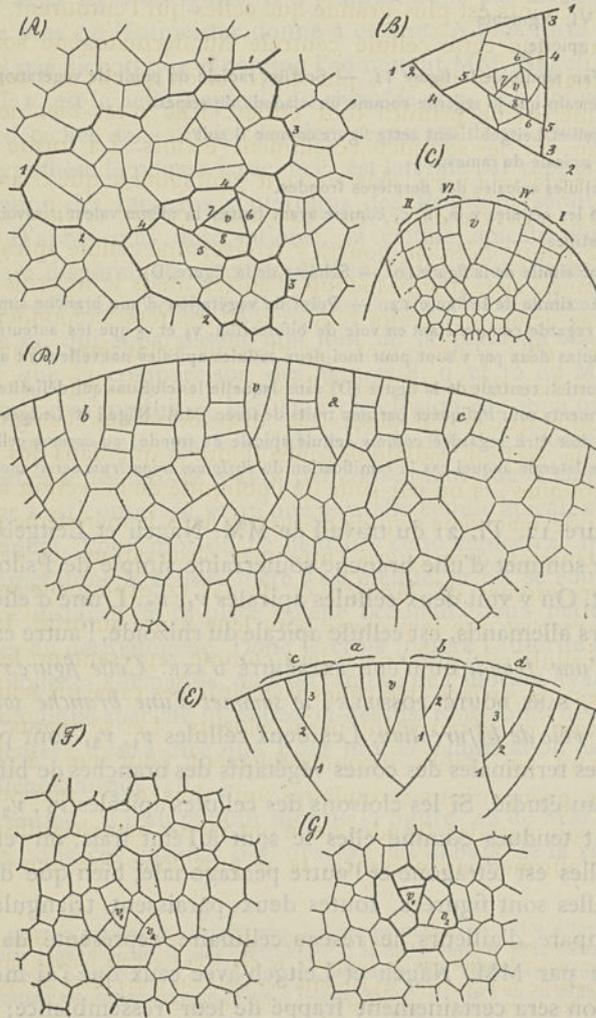


Fig. 251. — Croquis réduits des figures du Mémoire de MM. Nägeli et Leitgeb qui se rapportent au *Psilotum triquetrum*.

(A) Fac simile de la figure 8. Point de végétation d'une branche simple souterraine vue de face.

v. Cellule apicale.

1-1, 2-2, 3-3, 4-4, . . . . . Cloisons qui délimitent les segments successifs détachés dans la cellule apicale.

(B). — Fac simile de la figure 8 B. — Schéma de la figure A.

(C) Fac simile de la figure 9. — Section radiale du point de végétation d'une branche souterraine simple.

I, II, IV, VI, segments

v. Cellule apicale.

(D). — Fac simile de la figure 11. — Section radiale du point de végétation d'un gros rameau souterrain que je regarde comme un cladode de stipes.

MM. Nageli et Leitgeb lisent cette figure comme il suit :

v. cellule apicale du rameau.

a. b. c. cellules apicales des dernières frondes.

Je regarde les cellules v, a, b, c, comme ayant toutes la même valeur; savoir : Cellules apicales de stipes.

(E). — Fac simile de la figure 10. — Schéma de la figure (D).

(F). — Fac simile de la figure 12. — Point de végétation d'une branche simple souterraine que je regarde comme étant en voie de bifurcation.  $v_1$  et  $v_2$  que les auteurs allemands désignent toutes deux par v sont pour moi deux cellules apicales nouvellement apparues.

(G). — Portion centrale de la figure (D) dans laquelle les cloisons qui délimitent les trois derniers segments sont indiquées par des traits de force. MM. Nägeli et Leitgeb se demandent si  $v_2$  doit être regardée comme cellule apicale de fronde, ou comme cellule apicale d'une pousse latérale auquel cas la ramification du *Psilotum triquetrum* serait monopodique.

La figure 12. Pl. 21 du travail de MM. Nägeli et Leitgeb montre encore le sommet d'une branche souterraine simple de *Psilotum* vue d'en haut. On y voit deux cellules apicales  $v_1$ ,  $v_2$ . L'une d'elles disent les auteurs allemands, est cellule apicale du rhizoïde, l'autre est cellule apicale d'une fronde OU D'UNE EXTRÉMITÉ D'AXE. Cette figure représente pour moi, SANS DOUTE POSSIBLE, le sommet d'une branche souterraine simple en voie de bifurcation. Les deux cellules  $v_1$ ,  $v_2$ , sont pour moi les cellules terminales des cônes végétatifs des branches de bifurcation du rameau étudié. Si les cloisons des cellules apicales  $v_1$ ,  $v_2$ , étaient fortement tendues comme elles le sont à l'état frais, on verrait que l'une d'elles est tétragone et l'autre pentagonale, bien que dans l'allure où elles sont figurées, toutes deux paraissent triangulaires. Si l'on compare d'ailleurs le réseau cellulaire représenté dans cette figure 12 par MM. Nägeli et Leitgeb avec ceux que j'ai moi-même figurés, on sera certainement frappé de leur ressemblance; aussi je

tiens cette figure pour très exacte. On y voit d'ailleurs qu'il est à peu près impossible, même en recourant à l'artifice des traits de force, d'y reconnaître les segments détachés d'une cellule apicale au-delà du troisième. Sans traits de force on ne peut répondre du second segment. Affirmer une cellule apicale dans de telles conditions me semble plus affaire d'interprétation que d'observation. Il est facile de voir dans cette figure 12 que les cellules  $\nu_1$   $\nu_2$  malgré leur rapprochement ne proviennent pas du partage d'une même cellule-mère en deux segments égaux. Il n'y aurait donc pas dichotomie véritable au sens qu'Hofmeister donne à ce mot. A plus forte raison n'y aurait-il pas dichotomie si comme l'admettent MM. Nägeli et Leitgeb la cellule  $\nu_1$  est la cellule apicale du rhizoïde et  $\nu_2$  une nouvelle cellule apicale détachée dans un des derniers segments de  $\nu_1$ . Dans cette dernière hypothèse la pousse issue de  $\nu_2$  est latérale par rapport à  $\nu_1$  et la ramification des rameaux souterrains des Psilotum serait monopodique. D'après mes observations, la cellule apicale d'un rameau souterrain disparaît au moment où il se bifurque, et elle est remplacée par deux cellules apicales équivalentes semblables à celles figurées en  $\nu_1$  et en  $\nu_2$ , qui apparaissent non loin de la place qu'elle occupait. J'avoue que la comparaison des figures 8, 9 et 12 de MM. Nägeli et Leitgeb me conduit à la même conclusion car je n'oserais dire, n'étant pas prévenu, que la cellule  $\nu_1$  de la figure 12 soit équivalente aux cellules  $\nu$  des figures 8 et 9, par conséquent que la cellule apicale ancienne s'est conservée, et qu'une nouvelle cellule apicale s'est formée latéralement. Pour moi on ne peut lire cette figure 12, que comme un sommet dont la cellule-mère s'est éteinte, et où se sont formées, à peu de distance de la place qu'elle occupait, deux petites cellules centrales du dermatogène. Donc je crois malgré l'autorité des grands morphologistes allemands, qu'à un rameau de Psilotum ayant la valeur morphologique spéciale indiquée ci-dessus font suite deux pousses équivalentes, c'est-à-dire que pour moi la ramification est franchement dichotomique (1).

En résumé, il résulte pour moi de la figure 12 de MM. Nägeli et Leitgeb, que ces savants ont observé les débuts de la ramification

(1) Je ne crois pas devoir insister plus longtemps sur ce sujet. Il y a longtemps qu'on sait qu'entre la monopodie la plus caractérisée et la dichotomie la plus nette, il y a toutes les transitions possibles, de sorte qu'il est nombre de cas où la caractéristique du mode de ramification est seulement une affaire d'interprétation, de tact, ou de définition *à priori*.

dichotomique d'une branche souterraine simple de *Psilotum* et la formation de deux cellules centrales dans le voisinage de l'ancienne cellule centrale du rameau, et j'interprète leur figure comme une dichotomie commençante, d'accord avec mes observations.

La figure 11 du mémoire de MM. Nägeli et Leitgeb est particulièrement intéressante à étudier. Pour les auteurs allemands, cette figure représente une section radiale d'une grosse branche simple souterraine montrant une cellule apicale  $\nu$  et les cellules terminales de trois frondes  $a$ ,  $b$ ,  $c$ . Pour moi, cette section est oblique et la représentation du dermatogène donne lieu aux mêmes critiques que sur la figure 9. Pour moi encore, les cellules  $a$ ,  $b$ ,  $c$  ont la même valeur que la cellule  $\nu$ , et il me semble que si on lit  $\nu$ , cellule apicale d'axe, il faut lire  $a$ ,  $b$ ,  $c$ , cellules apicales d'axes. A mon sens, cette figure de MM. Nägeli et Leitgeb montre que ces auteurs ont trouvé parmi les rameaux souterrains qu'ils ont étudiés des cônes végétatifs à plusieurs cellules apicales disposées en ligne droite, par conséquent des cônes végétatifs de cladodes (1). MM. Nägeli et Leitgeb ayant regardé dans cette figure 11 les cellules  $a$ ,  $b$ ,  $c$ , comme cellules apicales de frondes, alors qu'il y aurait lieu de les lire cellules apicales d'axe au même degré que  $\nu$ ; et ayant admis, en outre, l'identité morphologique de tous les rameaux souterrains; je crois que l'explication des traces de frondes signalées par les savants professeurs de Munich et de Grätz est dans ce fait, qu'ils ont pris pour de jeunes frondes les sommets en extinction des branches émergentes des cladodes souterrains. En somme, pour moi, leurs figures 9 et 11 sont empruntées à des rameaux souterrains qui n'avaient pas la même valeur morphologique, les premiers étant des axes simples, les seconds étant des cladodes. Qui ne sera frappé de ce fait que la fig. 9 ne montre aucune trace de fronde alors que 11 en présente trois en ligne droite.

J'ajoute, en terminant, que je ne me suis permis la critique qui précède du travail des savants morphologistes allemands qu'en y apportant tous les égards et tout le respect dus à leur grand talent.

(1) Peut-être même s'agissait-il de cladodes plats, si l'on en juge par la disposition rectiligne des quatre cellules  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $\nu$ , qui ne s'accorde pas, soit dit en passant, avec la disposition des cellules apicales d'appendices distribués sur une hélice de cycle  $1/3$ , non plus que sur une hélice de cycle  $2/5$ .

En 1871, dans son mémoire sur la Racine (1). M. PH. VAN TIEGHEM résume et critique les résultats des Recherches de MM. Nägeli et Leitgeb, sur les rameaux souterrains des Psilotum. S'appuyant sur la présence des traces d'appendices que les savants allemands avaient signalées à la surface des cônes végétatifs des rameaux souterrains des Psilotum, M. Van Tieghem conclut :

1° Que les rameaux souterrains ou rhizoïdes des Psilotum ne sont pas des racines ;

2° Que ces rameaux souterrains sont des tiges ou rhizomes ;

3° Que ces rameaux souterrains n'ont aucun rapport avec les organes que MM. Nägeli et Leitgeb désignent sous le nom de rhizoïdes (2) chez les Selaginelles.

Le travail de M. Van Tieghem n'apporte pas de nouvelles données pour la Morphologie des Psilotum, il donne une autre interprétation des résultats de MM. Nägeli et Leitgeb.

Qu'advient-il des conclusions formulées par M. Van Tieghem, l'absence des traces d'appendices sur les rameaux étant établie. Si l'on persiste à regarder ces organes comme des organes simples, tous de même valeur au numéro d'ordre près, l'alternance du bois et du liber de leur masse libéro-ligneuse conduit à penser à une racine, si l'on s'en tient aux définitions des membres proposées par M. Van Tieghem. L'absence de pilorhize au sommet de l'organe, son origine exogène et sa ramification dichotomique ne sont pas d'ailleurs de nature à modifier les conclusions ci-dessus ; M. Van Tieghem ayant enlevé à ces caractères leur généralité en interprétant les porte-racines des Salaginelles comme des demi-racines. Mais d'autre part certains de ces rameaux souterrains ont la même structure que les rameaux aériens au noyau central de fibres primitives durcies près et à leurs appendices sans faisceau. On voit dans quelle indécision nous laissent les Définitions des Membres données par le savant professeur du Museum, lorsqu'on y a recours, pour apprécier la nature morphologique des rameaux des Psilotum.

(1) Ph. Van Tieghem. *Recherches sur la Symétrie de structure des plantes vasculaires.* 1. *La Racine.* Paris, 1871.

(2) Les rhizoïdes des Selaginelles sont leurs Porte-racines.

En 1872, M. ED. RUSROW (1) s'appuyant sur des caractères anatomiques signale la présence d'une racine à un seul faisceau bi-arche, à la région inférieure d'un rameau de *Tmesipteris truncata*. C'est le stipe initial du *Tmesipteris* que le savant anatomiste de Dorpat a regardé comme une racine. Je discuterai cette interprétation dans l'anatomie des organes végétatifs.

MM. A. DE BARY (2), J. SACHS (3) dans leurs Traités généraux se sont bornés à résumer les travaux de leurs devanciers.

En 1880, M. N. J. C. MÜLLER (5) attribua aux rameaux souterrains du *Psilotum* une ramification nettement dichotomique. Sa figure 13. I représente une petite partie de la ramification souterraine du *Psilotum triquetrum*. Les rameaux souterrains très grêles figurés semblent, en effet, se ramifier dichotomiquement. Ce sont, pour la plupart, des stipes simples (4). La figure 13, II, représente une section radiale du sommet d'un rameau avec deux cellules apicales. C'est une dichotomie de branche simple ou peut-être le début d'un cladode de deux branches.

En 1881, M. SADEBECK dans ses *Cryptogames vasculaires* (6) attribue aux *Psilotum* (7) une ramification aérienne monopodique. Des frondes aériennes distribuées sur une hélice génératrice de cycle  $\Omega = 1/3$  avec prosothèse. M. Sadebeck spécifie qu'il y a homodromie quand on passe d'un rameau aux rameaux latéraux. Cette description de M. Sadebeck se rapporte aux rameaux aériens supérieurs du *Psilotum triquetrum*, qu'elle regarde comme des axes simples au lieu d'y voir ce qu'ils sont réellement des cladodes à développement sympodique. Dans le même ouvrage, page 295 et page 245, M. Sadebeck résume en les confirmant les caractères morphologiques assignés par MM. Nägeli et Leitgeb aux rameaux souterrains des *Psilotum*.

En 1884, M. VAN TIEGHEM, dans son *Traité de Botanique* a donné

- (1) Ed. Russow. *Vergleichende Untersuchungen*. Saint-Petersbourg, 1872, p. 132.
- (2) A. de Bary. *Vergleichende Anatomie*. Leipzig, 1877.
- (3) J. Sachs. *Lehrbuch der Botanik*. 4<sup>e</sup> édition.
- (4) Autant qu'on peut en juger par la figure.
- (5) N. J. C. Müller. *Handbuch der Botanik*. Bd II. Heidelberg, 1880.
- (6) Sadebeck. *Die Gefässkryptogamen in Handbuch der Botanik*. Schenk's. Breslau, 1881.
- (7) D'après M. Prantl.

un résumé des caractères morphologiques des *Psilotum*. On y voit que les rameaux aériens sont des axes simples à ramification monopodique avec frondes disposées en hélice. Les frondes stériles étant simples, les frondes fertiles étant bifides ou bifoliolées. Je reviendrai plus loin sur ces frondes fertiles bifides. Les caractères précédents sont ceux du résumé de M. Sadebeck. Les caractères assignés aux rameaux souterrains sont ceux qui ont été assignés par MM. Nageli et Leitgeb, moins l'homologation avec les porte-racines des *Sélaginelles*. Il convient peut-être d'y remarquer que tandis que la ramification des rameaux des *Psilotum* est indiquée page 1290 comme monopodique et latérale ; pages 37 et 50 du même ouvrage la ramification du *Psilotum* est citée comme type de la ramification dichotomique. Ces contradictions si formelles émanant d'une si haute autorité demandent quelques explications.

Lorsqu'on observe la ramification des rameaux souterrains grêles, ou bien celle de beaux échantillons de rameaux aériens bien vigoureux et entièrement développés, en considérant tous ces rameaux comme des axes simples, la notion de ramification dichotomique est celle qui se présente le plus volontiers à l'esprit. C'est celle qui a le plus vivement frappé les botanistes descripteurs. Ne suffit-il pas, en effet, pour qu'elle soit une réalité, que le sommet des gros cladodes se partage en deux cônes à peu près équivalents. N'est-ce pas le mode de ramification régulier que j'ai constaté au sommet des rameaux grêles ayant la valeur d'axes simples ? C'est évidemment cet ordre d'idées qui a inspiré les passages des pages 37 et 50 du livre de M. Van Tieghem.

Au contraire, lorsqu'on étudie, comme l'a fait M. PRANTL, (1) le sommet des rameaux aériens supérieurs qui sont des cladodes à développement sympodiques. La branche latérale émergente qui s'éteint fait l'effet d'une pousse latérale. Il en est de même lors du partage inégal du sommet d'un gros cladode aérien ou souterrain en deux cônes inégaux. Dans ces cas, la ramification monopodique semble la Règle. Si sous cette influence on se reporte aux recherches des spécialistes, on voit que cette opinion est celle qui est le plus fréquemment exprimée. C'est sous cette influence, je pense, que les

(1) Tel est aussi le cas de tous les auteurs qui ont étudié dans ces derniers temps la morphologie de l'appareil sporangial des *Tmésiptéridées*.

passages de la page 1290 du livre de M. Van Tieghem a été écrit. De là la contradiction ci-dessus.

M. Sadebeck et M. Van Tieghem se sont bornés à résumer la Morphologie de l'appareil végétatif des Tmesipteris d'après les quelques indications du Mémoire de M. Ed. Russow.

En 1883, dans deux *Notes* publiées aux *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences de Paris* et dans un travail intitulé *Le Type Tmesiptéridée*, j'ai fait connaître les divers ordres de rameaux de la griffe et de la ramification aérienne des *Psilotum* et des *Tmesipteris*. La valeur de cladodes que je suis conduit à y assigner à tous les rameaux aériens et au plus grand nombre des rameaux souterrains avait été déjà mentionnée en 1880 dans ma *Théorie du Faisceau* à propos des *Anastomoses de Faisceaux bicentres*.

### III. — ANATOMIE DES ORGANES VÉGÉTATIFS.

Les premiers anatomistes reçurent des botanistes descripteurs la notion qui consiste à regarder les rameaux aériens des Tmesiptéridées comme des axes simples morphologiquement équivalents aux rameaux dichotomes des Sélaginelles et des Lycopodes. Tous les anatomistes acceptèrent cette homologation, qui était cependant défectueuse pour la plupart des rameaux qu'ils ont étudiés, puisque ces rameaux étaient des cladodes et non des axes simples. Aux descriptions des premiers anatomistes s'applique donc une même critique, à savoir : qu'elles décrivent des sections moyennes de cladodes de nature très diverses comme des sections moyennes de rameaux de même valeur et comme des axes simples. Sous la réserve de cette critique, et sans insister davantage, je passe à l'énoncé des résultats dûs à chaque anatomiste.

HUGO v. MOHL est le premier anatomiste qui parle de la structure des rameaux des Tmesiptéridées. Dans son travail intitulé : *De structura caudicis filicum arborearum* (1), il constate que chez le *Psilotum triquetrum*, de même que chez les autres Lycopodiacées, les vais-

(1) H. v. Mohl. *De structura caudicis filicum arborearum*. 1833, in-4<sup>o</sup>, 6 pl. Ce Mémoire a été traduit en allemand et republié en 1846, mais sans figures, dans les *Vermischte Schriften*.

seaux ligneux sont réunis en un seul faisceau dont le centre est occupé par une sorte de moëlle. La description de H. v. Mohl se rapporte à la partie inférieure d'un rameau aérien souche.

En 1837, AD. BRONGNIART (1) constate que la section transversale moyenne d'un rameau aérien de *Psilotum* montre :

1° Une masse centrale d'éléments à parois épaisses qu'il nomme moëlle comme H. v. Mohl ;

2° Autour de cette moëlle une couronne vasculaire continue à gros éléments et à pointements externes ;

3° Autour du bois une couronne externe continue de cellules délicates que H. v. Mohl regarde comme libériennes.

Cette section est représentée fig. 1, Pl. 11, T. II. Dans cette figure, la position des trachées initiales externes si grêles n'est pas indiquée, les éléments de la couronne ligneuse sont trop gros et tous de même calibre, la zone herbacée comprise entre la couche mécanique et la surface a été omise. La fig. 2 de la même planche indique en section longitudinale la position des grillages latéraux sur les cellules grillagées, mais le texte est muet sur cette particularité.

Les sections du *Psilotum triquetrum* figurées par Ad. Brongniart, proviennent de la région basilaire d'un rameau aérien souche.

Brongniart (p. 44, l. c.) voyait dans cette structure des *Psilotum* une image réduite de celle des rameaux des *Lépidodendrons*, en particulier, des rameaux du *Lep. Hartcourtii*.

Dans le même ouvrage, Brongniart donne quelques indications sur la structure des *Tmesipteris*, Après avoir constaté, p. 26, les ornements particuliers des vaisseaux des *Tmesipteris* dont les raies sont remplacées par des ellipses aréolées ou même par des cercles aréolés, Brongniart dit, p. 45, que le *Tmesipteris truncata* (*Tm. Biltardieri*) présente la même organisation que le *Psilotum triquetrum*, mais moins clairement. Bien que le texte soit muet à cet égard, la fig. 4, Pl. 11, représente, sans doute possible, la section transversale d'ensemble d'un rameau souche de *Tmesipteris*. Cette section a été faite à la base du rameau aérien au niveau de la région d'émergence des premières frondes à nervure comme l'indiquent, et les deux cordons libéro-ligneux sortants marqués *e* et la gaine humifiée. D'après les lettres, la masse libéro-ligneuse de cette figure comprend :

(1) Ad. Brongniart, *Histoire des Végétaux fossiles*. T. II, 1837.

1° Un noyau central de cellules à parois minces désignée moëlle comme chez le *Psilotum* ;

2° Une couronne continue de un à deux rangs de gros vaisseaux ligneux ;

Cette couronne ne montre pas de pointements externes ;

3° Une couronne continue extérieure de cellules grillagées.

La position des trachées initiales de la couronne ligneuse et le groupement de ses éléments en îlots distincts indéterminés n'ont pas été reconnus.

Sur la figure 5, pl. 11, qui est une section radiale d'un rameau de *Tmesipteris*, la position des grillages latéraux (1) est nettement indiquée sur les cellules grillagées comprises entre les vaisseaux ligneux et la périphérie de la masse libéro-ligneuse.

En 1839, AD. BRONGNIART, insiste de nouveau sur la ressemblance des *Lépidodendrons* du type *Hartcourtii* et des *Tmésipteridées* (2).

En 1842, LINK, dans ses *Icones* (3), donne une nouvelle figure de la section transversale de la région moyenne d'un rameau aérien souche de *Psilotum triquetrum* (4). Les pointements externes de la couronne ligneuse sont bien indiqués, mais les fibres primitives sclérifiées qui forment la moëlle centrale signalée par H. v. Mohl et Ad. Brongniart ne sont pas distinctes des éléments ligneux. La masse du tissu fondamental est représentée comme dans les figures de Brongniart ; elle forme une gaine mécanique superficielle contiguë à l'épiderme, bien qu'il s'agisse manifestement d'un rameau souche dans sa région aérienne (5).

Les épaisissements si particuliers de la paroi externe des cellules épidermiques ne sont pas indiqués.

(1) Ces grillages sont figurés recouverts de leurs épicièthres.

(2) Ad. Brongniart. *Observations sur la structure intérieure du Sigillaria elegans comparée à celle des Lépidodendrons et des Stigmaria, et avec celle des végétaux actuels.* Archives du Museum, 1839, p. 422.

(3) Link. *Icones selectæ anatomico-botanicæ.* 1 vol. in-4<sup>o</sup> maj., fasc. 4, Tab. V Berlin, 1842.

(4) Il est possible de préciser la position de la section représentée comme je le fais ici en remarquant le nombre des pointements de l'étoile libéro-ligneuse, l'absence de gaine humifiée et la disposition des côtes saillantes de la surface.

(5) Comme le disent l'épiderme et l'absence de gaine humifiée.

De 1842 à 1858 ne parut aucune observation nouvelle sur la structure des rameaux des Tmésiptéridées. Les Traités généraux parus dans cette période, même celui de UNGER (1) acceptèrent comme suffisantes les observations anatomiques qui précèdent et se bornèrent à les résumer.

En 1858, M. C. NÄGELI, p. 52 de son mémoire déjà cité, remarque que la masse ligneuse des rameaux aériens des *Psilotum triquetrum*, présente selon la force de ces rameaux et leur ordre, de deux à huit pointements saillants dont les vaisseaux extérieurs les plus grêles sont les trachées. La région centrale de la masse ligneuse des gros rameaux aériens est considérée par M. Nägeli comme formée de cellules ligneuses sclérifiées. Ce sont des fibres primitives recloisonnées transversalement et sclérifiées. M. Nägeli admet que les pointements de la masse ligneuse correspondent sensiblement aux files de frondes, bien que celles-ci ne reçoivent aucune trace vasculaire.

La fig. 3. Pl. 1 de ce travail de M. Nägeli montre une section transversale d'ensemble d'un rameau souche pratiquée vers sa région moyenne. L'étoile ligneuse y figure *grosso modo* la disposition du bois dans un faisceau, penta-polaire. Les chiffres romains placés à la périphérie de la section indiquent des émergences virtuelles dans des frondes distribuées sur une hélice de cycle  $\frac{2}{3}$  sénestre ←. J'ai présenté plus haut les critiques qu'il y a lieu de faire des indications morphologiques tirées de cette figure. Je n'y reviens pas.

La fig. 2. Pl. 1. montre la section transversale d'ensemble d'un gros rameau aérien souche pratiquée un peu en dessous de sa bifurcation.

La fig. 1. Pl. 1. représente la dichotomie d'un rameau aérien grêle (de cinquième ordre au moins). La masse libéro-ligneuse y est réduite à une sorte de faisceau tripolaire. A la bifurcation, deux de ses lames ligneuses entrent directement dans les branches de la dichotomie, *alors que la troisième se bifurque*. Plus haut, le système libéro-ligneux de chaque branche se complète par la formation d'un troisième pôle ligneux et reprend la structure de la masse libéro-ligneuse de la branche support. *Cette figure est parfaitement exacte.*

(1) Unger. *Anatomie und Physiologie der Pflanzen*. Wien. 1855.

Dans leur mémoire de 1868, MM. Nägeli et Leitgeb assignent aux rameaux souterrains des *Psilotum* à peu près la même structure qu'aux rameaux aériens.

En 1872, M. Ed. Russow (1) décrit de nouveau la structure des rameaux aériens des *Psilotum* (en particulier celle du *Ps. triquetrum*), d'après des sections pratiquées en différents points de ces rameaux. M. Russow, regarde ces rameaux comme des axes simples pourvus d'une seule masse libéro-ligneuse qui est pour lui un faisceau polyarche, pentarche ou octarche quand il s'agit de rameaux souches. M. Russow a signalé la nature spéciale des éléments des cellules centrales de la masse libéro-ligneuse. Il a remarqué que la gaine protectrice peu visible sur les gros rameaux aériens, est plus facilement reconnaissable dans les rameaux aériens grêles. M. Russow, signale encore la gaine mécanique humifiée, les épaisissements particuliers des parois externes des cellules épidermiques des rameaux aériens. M. Russow a résumé ses observations sur le *Psilotum* dans le schéma figuré Pl. 11, fig. 30. Cette figure est très exacte mais la masse libéro-ligneuse considérée comme un faisceau unique pentapolaire est pour moi une anastomose de faisceaux bipolaires.

Page 132. Le savant professeur de Dorpat, décrit une section transversale de la base d'un rameau souche de *Tmesipteris truncata* (*Tm. Billardieri*), M. Russow dit que cette structure rappelle beaucoup celle du *Psilotum* mais qu'elle est moins nettement accusée. Un peu plus loin, M. Russow décrit la partie initiale du rameau des *Tmesipteris* comme une racine à faisceau bipolaire avec une gaine épaissie brune rappelant celle des Fougères. M. Russow n'a pas figuré la structure du *Tmesipteris*. Je regrette de ne pouvoir partager l'opinion de M. Russow en ce qui concerne la valeur morphologique de la partie inférieure des rameaux de *Tmesipteris*. Dans ceux de mes échantillons où j'ai pu trouver cette partie de la plante, cette région s'est montrée comme un stipe à un seul faisceau bipolaire. L'absence de liège superficiel, l'existence d'une couche épidermique et ses rapports le disent assez à défaut du sommet et d'appendices (2).

Dans un second mémoire paru en 1874 (3), M. Russow confirma

(1) Ed. Russow. l. c.

(2) Ed. Russow *Betrachtungen über das Leitbündel und Grundgewebe*. Dorpat, 1875. In-4°.

(3) Il importe de remarquer que ces observations de M. Russow et celles de Brongniart sont les seules que l'on possède sur la structure des *Tmesipteris*. L'appareil sporangial de ces végétaux n'a été étudié que par M. Juranyi et par M. Goebel.

p. 21, 22, 28 et 72, les indications données dans son travail de 1872 au sujet de Tmésiptéridées. Il y décrit en particulier les éléments ligneux des Tmesipteris. Dans sa classification des masses libéro-ligneuses, il signale, en caractérisant celle des rameaux des Tmésiptéridées, ses éléments libériens extérieurs épaissis, la multiplicité de ses masses ligneuses intérieures à une couronne libérienne continue et la différenciation centripète de ses masses ligneuses.

M. A. DE BARY a résumé dans sa *Vergleichende Anatomie* parue en 1877 les résultats des recherches anatomiques et morphologiques de MM. Nägeli, Leitgeb, Russow. Pour M. de Bary, et ceci a, je crois, la valeur d'une opinion personnelle, les rameaux des Tmésiptéridées sont des axes simples pourvus d'un seul faisceau polyarche (multipolaire) homologue du faisceau polyarche des stipes des Lycopodes et du faisceau polyarche des racines. Je ne puis accepter cette interprétation du savant professeur de Strasbourg, car, tandis que pour moi *la masse libéro-ligneuse des racines est un faisceau multipolaire unique, celle des rameaux des Lycopodes est un assemblage de deux faisceaux bipolaires ayant même centre de figure, et celle des rameaux des Tmésiptéridées est ou un faisceau bipolaire unique (stipes simples) ou une anastomose latérale de faisceaux bipolaire (Cladodes)*. Tout en regardant comme des faisceaux polyarches simples, ces trois masses libéro-ligneuses si différentes des racines, des stipes des Lycopodes et des rameaux des Tmésiptéridées, on ne peut s'empêcher de remarquer que, guidé par un instinct anatomique très remarquable, M. de Bary les ait décrit toutes trois comme trois types différents des faisceaux polyarches.

M. J. SACHS dans son *Lehrbuch*, M. J. REINKE dans son *Lehrbuch*. M. SADEBECK dans ses *Gefässkryptogamen* p. 299 et 300 se sont bornés à résumer les descriptions anatomiques de MM. Nägeli, Leitgeb et Russow

Dans son *Traité de Botanique*, M. VAN TIEGHEM se borne également à résumer les descriptions anatomiques des auteurs précédents, en spécifiant que tous le bois des masses libéro-ligneuses des rameaux des Tmésiptéridées est primaire *ce que personne n'a jamais contesté, MAIS CE QUI NE VEUT PAS DIRE NON PLUS QU'IL EST FORMÉ DE MASSES IDENTIQUEMENT ÉQUIVALENTES ET DIFFÉRENCIÉES SIMULTANÉMENT.*

Toutes ces descriptions anatomiques (1) sont à mes yeux défectueuses pour une même raison, elles homologuent une anastomose de faisceaux bipolaires à un faisceau multipolaire unique, malgré l'inégale répartition des pôles trachéens, malgré l'inégale puissance de ces pôles, malgré la différenciation tardive de certains d'entre eux, malgré la position parfois intérieure des trachées initiales dans les masses ligneuses. Toutes ces descriptions conduisent d'ailleurs à cette conclusion que les Tmésiptéridées sont des plantes aberrantes.

Toutes ces difficultés cessent dès qu'on a eu occasion d'étudier les branches simples et les cladodes plats des Psilotum, ainsi que la région supérieure des Tmesipteris.

Dès 1880 p. 53 de mon mémoire sur la *Théorie du Faisceau*, j'ai publié ce résultat que les rameaux aériens des Psilotum sont des cladodes et que leur masse libéro-ligneuse est une anastomose de faisceaux bipolaires. En 1881, dans mon mémoire sur les *Définitions des Membres des plantes vasculaires* j'ai donné et figuré p. 44 la structure d'un rameau de Tmesipteris, *là où ce rameau a la valeur morphologique d'un stipe à un seul faisceau*, montrant ainsi que ces régions n'étaient pas des racines. En 1883, dans deux *Notes* communiquées à l'Académie des Sciences de Paris, j'ai fait connaître la structure des branches souterraines simples des Psilotum et celle de quelques-uns de leurs cladodes souterrains. La même année dans ma note sur *Le Type Tmésiptéridée* j'ai donné un résumé de mes recherches anatomiques sur les organes végétatifs des Psilotum et des Tmesipteris.

#### IV. — APPAREIL SPORANGIAL.

La nature morphologique des diverses parties de l'appareil sporangial des Tmésiptéridées a fait l'objet des plus vives controverses. Les opinions les plus opposées ont été tour à tour acceptées, rejetées, puis reprises de nouveau. Dans ces dernières années, quelques auteurs du plus grand mérite ont cru pouvoir résoudre ces questions non par des recherches directes, mais par des considérations à priori

(1) A l'exception de la description de la partie initiale de la griffe des Tmesipteris, donnée par M. Ed. Russow, encore faut-il y lire un stipe au lieu d'une racine.

basées sur des filiations plus ou moins problématiques des Cryptogames vasculaires. Ils sont arrivés dans cette voie à des solutions si singulières que les belles recherches de M. Goebel n'ont pas suffi à rétablir l'interprétation exacte des diverses parties de l'appareil sporangial.

Je rappelle brièvement la solution générale que j'ai formulée et qui ne diffère de celle de M. Goebel que par l'appréciation de la valeur morphologique du rameau support et par l'interprétation de la glande disséminatrice.

Chez les Tmésiptéridées, l'appareil sporangial comprend :

1° Un rameau sporangifère ayant la valeur morphologique d'un cladode de stipes à développement sympodique (1).

2° Des pédicelles sporangifères qui émergent de distance en distance sur les côtes saillantes du rameau sporangifère (2). Chaque pédicelle représente une branche simple constituante de cladode, elle a la valeur morphologique d'un stipe à un seul faisceau bipolaire.

Le sommet de chaque pédicelle sporangifère est transformé en un sporange pluriloculaire. (3).

3° De frondes sporangiales groupées deux à deux. Chaque pédicelle sporangifère porte ainsi sur sa face externe deux frondes sporangiales coalescentes entre elles par leur face antérieure, et coalescentes avec la face externe du pédicelle sporangifère.

Pour les premiers botanistes descripteurs, la fructification des *Psilotum* est une capsule multiloculaire, axillaire par rapport à la feuille double près de laquelle on voit la fructification. Cette opinion en particulier est celle exprimée par KAULFUSS en 1827 (4).

BISCHOFF (1828) voit encore dans le sporange des Tmésiptéridées (aussi bien chez *Psilotum* que chez *Tmesipteris*) la terminaison d'une branche née dans l'aisselle de deux feuilles connées. Pour Bischoff le sporange est pluriloculaire, terminal, il équivaut au bourgeon axil

(1) Chacun des stipes constituant ce cladode n'a qu'un seul faisceau bi-polaire.

(2) Il y a ainsi de 2 à 3 files de pédicelles sporangifères sur les rameaux des *Psilotum* selon qu'ils sont aplatis ou triquètres. Il y a des pédicelles sporangifères tout autour du rameau souche chez les *Tmesipteris*.

(3) Les valves des loges de ce sporange ne sont pas l'une antérieure, l'autre postérieure. Cette différence très importante n'a pas été suffisamment remarquée.

(4) L. c., p. 26-27.

laire d'une Phanérogame. Bischoff voyait une vérification de son interprétation dans le nombre des valves du sporange. (1).

HOOKE ET GREVILLE 1831 (2), puis AD. BRONGNIART 1837 (3) attribuent aux Tmesiptéridées un sporange pluriloculaire épiphyllé sur une feuille composée bifoliolée. Le sporange serait inséré sur la face antérieure du pédoncule de la feuille au point d'attache des deux folioles. Cette opinion s'est formée en voyant les longs pédicelles sporangifères des Tmesipteris de la Nouvelle-Zélande, et les longs pédicelles sporangifères de quelques échantillons de *Psilotum flaccidum*. Rien n'est plus naturel en effet, quand on étudie ces échantillons entièrement développés que de voir dans leur fructification une pièce unique comprenant un pédicelle, deux lamelles postérieures d'apparence frondacée, et la glande disséminatrice. Brongniart Pl. 13, Fig. 1 f, a représenté les spores des *Psilotum*. Cette figure est beaucoup moins bonne que celle de Bischoff.

H. v. MOHL, (1837.) (4) partage l'avis de Hooker et de Brongniart. Cette opinion est aussi celle de SCHLEIDEN et de ROEPER. Après avoir réfuté l'opinion de Bischoff en disant que le nombre des valves du sporange n'est pas constant comme il serait si les valves représentaient des frondes, H. V. Mohl fait remarquer que les lignes de déhiscence ne descendent pas jusqu'à la base du sporange comme dans les cas où il s'agit de pièces pérulaires.

Dans le fascicule IV de ses *Icones*, LINK a donné pl. v. fig. 3 de très belles figures de spores de *Psilotum triquetrum* qui peuvent rivaliser avec celles de Bischoff. Ces belles figures semblent avoir été oubliées.

TREVIRANUS (1843) croit que l'opinion de Brongniart et de Hooker n'est basée que sur une apparence trompeuse. Il regarde la feuille fructifère bifide comme représentant deux frondes coalescentes.

(1) L. c. p. 97-99. Tab. 13, fig. 13 a, 13 b, 29, 30 a, 30 b, 30 c, 30 d. Toutes ces figures ont été rééditées dans l'atlas du *Lehrbuch der Allgemeinen Botanik*, de Bischoff, le 2<sup>e</sup> volume date de 1842. Le sporange de *Psilotum* au début de sa déhiscence, fig. 2264 et les spores de *Psilotum*, fig. 2265, sont remarquablement exactes. La fig. 2268 représenterait, dit le texte, un sporange trilobé de Tmesipteris, c'est évidemment une erreur d'impression. Cette même figure, sous le N<sup>o</sup> 391 c du petit Atlas de Bischoff représente un sporange de *Psilotum*.

(2) L. c.

(3) L. c., p. 26.

(4) H. v. Mohl. *Morphologische Betrachtungen über das Sporangium der mit Gefäßen versehenen Cryptogamen*, 1837, réédité dans les *Vermischte Schriften*, en 1846.

AL. BRAUN, et SPRING se rangèrent à l'opinion de Brongniart.

M. NÆGELI et M. LEITGEB, ne se sont pas occupés de l'appareil sporangial des Tmésiptéridées.

Il faut arriver jusqu'en 1870 pour trouver de nouvelles recherches sur l'appareil sporangial des Tmésiptéridées. Dans cette année 1870, l'appareil sporangial des *Psilotum* a été étudié simultanément par M. J. J. KICKX de Gand et par M. LUDWIG JURANYI de Budapest.

M. J. J. KICKX n'a pu assister aux premiers débuts du sporange (1), (2). Il n'a pu reconnaître le sporange que quand la fronde bifide qui l'accompagne est déjà indiquée. Il lui semble que le sporange qui est alors une bosse arrondie comprise entre la fronde et le rameau est une production de la jeune fronde. Pour M. Kickx l'opinion de Brongniart est ainsi pleinement justifiée et établie par une étude organogénique directe. A ces données morphologiques M. Kickx a joint la genèse des spores. Le savant professeur de Gand a entrevue les arches-pores de M. Goebel, il a suivi la segmentation des produits immédiats de ces cellules, la formation des cellules mères des spores, la double bipartition de ces cellules dont les quatre segments se revêtent de cellulose après la seconde segmentation seulement. M. Ed. Strasburger (3) n'a eu pour compléter sur ces derniers points les observations de M. Kickx; qu'à donner le détail des figures caryoscopiques aux divers stades de cette division (4). M. Kickx a encore étudié la forme et l'ornementation des spores. Cet auteur rapporte à l'exospore les ornements que je signale sur l'endospore, Devant cette diver-

(1) J. J. Kickx. *Note sur l'organe reproducteur du Psilotum triquetrum*, Bruxelles, 1870. Cette note a paru dans le N° 1 du tome 29 de la 2<sup>e</sup> série des *Bulletins de l'Académie royale de Belgique*. 20 p., 1 pl. Cette note a été analysée par M. Magnus dans le N° 19 du *Botanische Zeitung*, 13 mai 1870.

(2) Les observations de M. J. J. Kickx ont été faites sur le bel exemplaire de *Psilotum triquetrum* du Jardin botanique de Gand. Cet exemplaire est remarquable entre tous par la torsion de tous ses rameaux aériens. Une branche en a été représentée fig. 126, p. 283. Une moitié de ce pied m'a été donnée en août 1876 par mon savant collègue de Gand. Je cultive ce pied depuis cette époque. Il vient très bien; je l'éclate tous les ans ou tous les deux ans; il fructifie abondamment chaque année. Ses spores sont très bien conformées.

(3) Ed. Strasburger, *Zellbildung und Zelltheilung*, Iena 1875, p. 135, fig. 75 à 91. La plupart de ces figures ont été reproduites dans les *Traité classiques de botanique*. — voir encore du même auteur *Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zelltheilung*, *Botanische Zeitung* 1879, n° 19, 279, fig. 29 à 36 de la planche IV, et *Über den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung*. Bonn, 1882.

(4) Les gros noyaux aplatis très solides des *Psilotum* se prêtent très bien à ce genre d'étude. Ce sont avec les noyaux des racines des Orchidées ceux qui m'ont fourni les matériaux les plus favorables à ce genre d'observations.

gence si formelle de nos résultats j'ai étudié plus particulièrement les spores de l'exemplaire que je tenais de M. Kickx. En provoquant comme je l'ai indiqué le dédoublement de la paroi des spores par l'alcool et la potasse, je ne puis que confirmer les résultats que j'ai indiqués.

En somme, il ressort surtout des recherches organogéniques du savant professeur de l'Université de Gand, que les premiers débuts du sporange sont extrêmement difficiles à saisir et que la plupart des pièces *sont caractérisées morphologiquement depuis longtemps* et très avancées dans leur développement au moment où elles commencent à devenir reconnaissables avec certitude.

A peu près à la même époque que M. Kickx (1) et indépendamment du travail de ce dernier, M. LUD. JURANYI publiait ou faisait connaître les résultats de ses recherches sur l'appareil sporangial du *Psilotum*. Pour M. Juranyi, la papille du point de végétation qui doit donner un sporange, possède tout d'abord les caractères d'une terminaison de branche, cellule apicale triangulaire et cordon procambial. Plus tard ce cordon procambial se transforme en un faisceau qui ne pénètre pas dans le sporange. Pour M. Juranyi, la fronde sporangifère bifide ne peut être considérée comme une pièce simple bilobée. Chaque segment apparaît, en effet, isolément comme une feuille simple, l'un d'eux est manifestement antérieur à l'autre. C'est pendant la croissance ultérieure que les deux frondes deviennent coalescentes entre elles. Il résulte de là que pour le savant professeur de Budapest, le sporange des *Psilotum* provient non pas du développement des cellules superficielles d'une feuille double, bifide ou bifoliolée, mais de la transformation du point de végétation d'une branche qui porte deux frondes sporangiales sur sa face externe. Sauf cette restriction que la branche simple qui devient pedicelle sporangifère est un stipe à un seul faisceau, alors que le rameau dont elle se détache ou émerge est un cladode de stipes (2) il n'y avait rien à ajouter, ni rien à retrancher aux observations de M. Juranyi. La note de M. Juranyi parue dans la *Botanische Zeitung* est sans figures.

(1) Ludwig Juranyi. *Über den Bau und Entwicklung des Sporangiums von Psilotum triquetrum*. *Botanische Zeitung* 1871, p. 177 n° 12 (21 mars 1871). Ce travail, destiné à paraître dans les *Jahrbücher* de M. Pringsheim avait été communiqué à l'Académie de Hongrie, le 11 avril 1870.

(2) De deux stipes ordinairement dans les régions spécialement étudiées par M. Juranyi.

En 1875, M. JURANYI publia les résultats de ses observations sur l'appareil sporangial des Tmesipteris (1). Pour le Tmesipteris, M. Juranyi arrive aux mêmes conclusions que pour le Psilotum, mais ici chacune des deux frondes sporangiales reçoit du pédicelle sporangifère un faisceau qui forme sa nervure médiane. Ces frondes portent des stomates. Le prolongement du faisceau du pédicelle pénètre dans la cloison du sporange.

En 1873, M. ED. STRASBURGER dans son travail intitulé *Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen* (2) confirme d'abord les observations de M. Juranyi, quant à l'Organogénie des parties de l'appareil sporangial des Psilotum. Il s'en écarte quant à l'interprétation, voici pour quelles raisons: « La nature axile du nucelle des Conifères que j'avais reconnue, et la nature axile du sporange des Psilotum que Juranyi a établie, me conduisaient à admettre, dit le savant professeur de Bonn, que le sporange des Lycopodiacees est une production axile. Mais si cette interprétation du sporange des Lycopodes et des Sélaginelles s'accorde avec celle du nucelle des Conifères, elle ne s'accorde nullement avec la nature du sporange des autres Cryptogames vasculaires. J'hésitai longtemps, croyant à un organe axile lorsque j'étudiai les bulbilles des Lycopodes, acceptant l'opinion contraire lorsque j'eus étudié l'Azolla ». M. Strasburger tranche la question en appelant *Sporocyste* une loge sporangiale d'Ophioglosse et en regardant ce sporocyste comme un sore entier équivalent à une loge du fruit des Marsilea dont les sporanges seraient fusionnés avec les parois. M. Strasburger regarde les sacs sporangiaux des Equisetum comme des sporocystes, et la glande tricéphale du Psilotum comme formé de trois sporocystes enchassés dans l'extrémité d'un axe. L'appareil sporangial des Psilotum devient alors une sorte d'épi de Lycopode dont les deux premières frondes seraient indiquées et dont le reste extrêmement raccourci serait réduit à trois sacs déjà très enchassés dans le tissu de l'axe. Les Psilotum seraient, par conséquent, dans la nature actuelle, le terme qui précède immédiatement les Conifères. On aurait donc la série organique ci-après :

1<sup>o</sup> Le sporange des Fougères ordinaires.

(1) Cette deuxième note de M. Juranyi publiée en hongrois est analysée par M. Borbas dans les *Botanischer Jahresbericht* Just's année 1875, p. 1009.

(2) *Botanische Zeitung* 1873. n<sup>o</sup> 6, 7, 8.

2° Le sore des Marattiées dont tous les sporanges sont intimement unis;

3° L'organe de fructification des Ophioglossées, ou grappe de sporocystes. Chaque sporocyste étant équivalent à un sore de Fougère dont tous les sporanges sont condensés en un seul;

4° L'épi des Selaginelles et des Lycopodes où pour chaque pièce, de l'épi, il y a contraction en un seul sporocyste de la pièce homologue de l'organe de fructification des Ophioglossées.

5° Le dispositif du Psilotum (des Tmésiptéridées en général) où il y a contraction de la pièce nommée épi chez les Selaginelles et réduction de cette pièce à deux frondes et à trois sporocystes déjà profondément enchassés dans l'extrémité d'un axe;

6° Enfin, le nucelle des Conifères qui est enchassé tout entier dans une extrémité d'axe.

Dans cette série organique, on passe ainsi insensiblement des sporanges des Fougères ordinaires au nucelle des Conifères par une transition très ménagée. Malheureusement pour cette série, la notion de sporocyste sur laquelle elle repose, ne me paraît pas établie, et d'autre part, je me crois en droit de conclure de l'étude directe des Tmésiptéridées, que cette étude conduit à leur assigner une tout autre place que celle que leur donne le savant professeur de Bonn. A mes yeux, les Tmésiptéridées sont des êtres très simples, très peu différenciés, très primitifs, de beaucoup inférieurs aux Selaginelles et aux Lycopodes, de beaucoup inférieurs même aux Fougères et aux Ophioglossées, de sorte que dans leur étude *je n'ai que faire du terme de comparaison fourni par les sporanges de celles-ci*. Je me propose, d'ailleurs, de revenir prochainement sur ce sujet en donnant mon *Essai sur la Classification des Cryptogames vasculaires*.

EN 1875, M. PRANTL dans son article sur la *Descendance des Cryptogames vasculaires et sur l'origine des Phanérogames* (1), regarde comme inexactes les observations de M. Juranyi, et il revient à peu près à l'opinion de M. J. J. Kickx. Pour M. Prantl, les frondes fertiles des Tmésiptéridées sont trilobées, le lobe médian se rabattant sur la face antérieure de la fronde. La partie fertile de la fronde tri-

(1) K. Prantl. *Bemerkungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gefäßcryptogamen und den Ursprung der Phanerogamen* in Verhandl. d. Phys. Med. Ges. Würzburg, 1875.

lobée des Tmésiptéridées représenterait la partie fertile de la fronde des Ophioglossées (1). La pièce fertile des Tmésiptéridées devient ainsi un sore bi ou tri sporange, selon qu'il s'agit d'un Tmesipteris ou d'un Psilotum. M. Prantl s'efforce de montrer ensuite qu'on peut passer de l'appareil fructifère des Psilotum à celui des Equisetum, la portion stérile de la fronde fructifère ayant disparu, le sore étant toujours multisporange; puis le savant professeur d'Aschaffenburg passe aux Phanérogames. Je ne puis voir dans cet article de M. Prantl qu'une exposition très ingénieuse, qui a le tort de s'appuyer sur des faits inexacts pour ce qui touche aux Tmésiptéridées, et qui a le tort pour ce qui touche à la Descendance des Cryptogames de prendre comme point de départ des êtres beaucoup trop différenciés (2).

M. CH. LUERSSSEN dans son *Handbuch* (3), considère le sporange comme un produit de la base de la fronde sporangifère, c'est l'opinion de M. J. J. Kickx.

En 1881 M. K. GOEBEL (4), a refait une étude directe de l'appareil sporangial des Psilotum et des Tmesipteris. Après avoir remarqué que toutes les hypothèses énoncées ci-dessus semblent avoir épuisé les interprétations possibles; il confirme les observations de M. Juranyi (5) à la fois par l'examen de l'état adulte et par l'étude organogénique. M. Goebel remarque très justement que la papille qui deviendra le sporange débute par un mamelon *unique* qui apparaît plus près du sommet du rameau qu'une fronde ordinaire, et qui y occupe beaucoup plus de place. M. Goebel a bien vu que les deux frondes sporangiales sont *postérieures* et *latérales* au mamelon sporangique. M. Goebel a bien vu encore que le mamelon se courbe ultérieurement

(1) Les rapports des faisceaux dans les deux cas sont cependant singulièrement différents.

(2) Je sais bien que M. Prantl a été conduit par ses études sur les Hymenophyllées à y voir des êtres très simples. Mais tandis que pour lui cette simplicité est primitive, elle me paraît, au contraire, le résultat d'une dégradation et j'en vois la preuve dans la localisation de leurs glandes disséminatrices.

(3) Ch. Luerssen. *Handbuch d. med. pharm. Botanik* I, p. 629. Voir aussi du même auteur, *Filices Graffæanæ* et *Les Fougères de l'île de Samoa* in Mittheil. de Schenk et Luerssen.

(4) K. Goebel. *Beitrage zur vergleichenden Entwick lungsgeschichte der Sporangien* in *Bot. Zeit.* n° 42, 43, 44. Taf. VI. Voir aussi Botanique spéciale.

(5) M. Goebel n'a pas reconnu la cellule apicale signalée par M. Juranyi au sommet du mamelon sporangique à son début. On voit cependant ordinairement au sommet du mamelon comme au sommet d'une branche simple émergente une sorte de cellule centrale qu'on peut à la rigueur regarder comme cellule apicale.

vers le rameau support à la manière d'un ovule anatrope (1). En somme M. Goebel établit nettement :

1° Que la pièce qui produira la glande disséminatrice des *Psilotum* ne naît pas d'une fronde bifide.

2° Que cette pièce est une extrémité d'axe et non une fronde.

3° Que les deux écailles qui accompagnent la glande sont des formations latérales du pédicelle sporangifère, ce qui est tout l'inverse de l'opinion de M. Prantl.

4° Que ces deux écailles sont indépendantes l'une de l'autre au moment de leur formation.

5° Que les deux frondes sporangiales ne deviennent connées que par un accroissement intercalaire ultérieur de leur base commune.

L'épithélium glandulaire de chaque loge du sporange dérive pour M. Goebel comme pour M. Kickx d'une cellule initiale unique (2), que M. Goebel n'a pas directement observée mais dont il n'hésite pas à admettre la présence. Ces trois archéspores sont isolées les unes des autres par des cellules neutres.

Fig. 252.

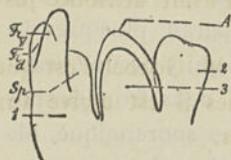


Fig. 252. — Croquis réduit de la figure 12 du Mémoire de M. Goebel. — Sommet d'un rameau aérien de *Tmesipteris truncata* (Tm. Billardieri).

A. Cône végétatif du rameau aérien (rameau souche).

1. 2. 3. — Pousses latérales qui fourniront les appareils sporangiques. — Je regarde ces pousses latérales comme des branches simples ayant la valeur d'un stipe à un seul faisceau

dont le sommet se transforme en glande disséminatrice et qui produit sur sa face externe deux frondes coalescentes.

Sp. Glande disséminatrice ou sporange de la branche 1.

Frg. Fronde gauche.

Frd. — Fronde droite.

L'examen des pousses 2 et 3 montre, sans doute possible, que les appendices Fr. apparaissent au-dessous du sommet de ces pousses et latéralement.

(1) Pour M. Goebel, le mamelon latéral du sommet qui doit donner le mamelon sporangique se forme comme une bosse de monopodie, ce en quoi il a raison *puisque'il s'agit de l'émergence latérale d'une branche constituante d'un cladode*. M. Goebel ajoute, d'ailleurs, la branche sporangique n'a peut-être pas la même dignité morphologique que les branches latérales ordinaires. M. Goebel fait encore remarquer que le point de départ de la théorie de l'appareil sporangial du *Psilotum* donnée par M. Prantl est peut-être dans ce fait que dans les mamelons sporangiques stériles, le mamelon initial forme une petite pointe recourbée vers le rameau support.

(2) M. Goebel appelle archéspores ces cellules initiales de l'épithélium glandulaire.

M. Goebel doit à la bienveillance de M. Eichler d'avoir eu la bonne fortune de pouvoir observer le cône végétatif des rameaux aériens de *Tmesipteris* en pleine croissance. Après avoir donné une très bonne description de l'appareil sporangial développé des *Tmesipteris truncata* (*Tm. Billardieri*) et *Tm. Billardieri*, (1) le savant professeur de Rostock décrit ce qu'il a pu tirer des cônes végétatifs des rameaux aériens en pleine croissance. Ses résultats sont les mêmes que pour le *Psilotum*.

Il n'y a donc de divergence entre les résultats des recherches de M. Goebel et les miens que dans l'interprétation de la glande disséminatrice que M. Goebel regarde comme formée de trois glandes simples alors que je la regarde comme triloculaire (2) et dans l'interprétation du rameau support que M. Goebel regarde comme un axe simple alors que j'y vois une fasciation.

M. Goebel termine le passage de son travail qui se rapporte aux Tmésiptéridées en faisant remarquer que les Tmésiptéridées s'écartent notablement des Lycopodiées, les sporanges n'étant pas portés par des feuilles mais par des axes (latéraux) plus ou moins courts dans lesquels ils sont immergés. Pour M. Goebel les Tmésiptéridées se rapprochent des Selaginelles. Les Tmésiptéridées sont loin d'avoir avec les Lycopodes la parenté étroite qu'on leur avait attribuée jusqu'à présent (3).

Ce qui me frappe beaucoup dans le travail de M. Goebel c'est que par des méthodes toutes différentes des miennes il est arrivé aux mêmes résultats à de très légères divergences près.

(1) M. Goebel fait remarquer avec beaucoup de raison que des deux loges du sporange des *Tmesipteris* la supérieure doit être regardée comme la loge postérieure, l'autre comme la loge antérieure par rapport au rameau support, leur culbute commune les amenant l'une et l'autre sur la face interne du pédoncule sporangifère.

(2) Cette divergence dans l'interprétation de la glande disséminatrice qui me sépare de M. Goebel vient surtout de ce que le savant professeur de Rostock caractérise chaque sporange par la présence d'une archéspore initiale. Mais comme cette notion lui vient de ses études sur le sporange des Fougères qui me semblent bien supérieures aux Tmésiptéridées et dont celles-ci sont tout à fait indépendants, l'archéspore n'indique pour moi que ce fait : l'épithélium glandulaire provient d'une seule cellule initiale.

(3) M. Goebel ajoute : la série des Tmesiptéridées (*Psilotacées*) s'est développée indépendamment, si donc on ne veut pas, comme pour les *Equisetum*, en faire un type spécial, c'est des Lycopodes dont elle diffère le moins ; elles forment avec les Lycopodes les Selaginelles et les Isoetes (BIEN QUE CES DERNIÈRES N'AIENT, POUR AINSI DIRE, RIEN DE COMMUN AVEC LES AUTRES), un groupe, celui des Lycopodiniées.

(4) Je n'ai pas cru devoir rappeler ici la comparaison que M. Goebel indique entre les Tmésiptéridées et les *Psilophyton*, ces fossiles sont trop mal connus pour en rien tirer. Je n'ai pas cru devoir rappeler non plus les rapports qu'il indique entre l'appareil sporangial des Tmésiptéridées et l'organe femelle des *Ginko*

Je joins à ce résumé de la partie du travail de M. Goebel qui concerne les Tmesipteridées la très remarquable figure que ce savant a donnée du sommet d'un rameau aérien de *Tmesipteris truncata* (*Tm. Billardieri*) en pleine croissance. Cette figure est typique pour l'organogénie des Tmesipteridées à branches latérales longuement émergentes sur les cladodes aériens (1). Mais étant donné que les pièces marquées 1, 2, 3, sur la figure donnée par M. Goebel sont trois systèmes sporangiaux ayant la valeur d'axes et que les axes des Tmesipteridées sont longuement coalescents au système dont ils se détachent, je demande si cette figure ne dit pas clairement que le rameau principal est un cladode, ne suffit-il pas de comparer le sommet de ce rameau aux sommets des systèmes sporangiques 1, 2, 3, pour arriver à cette même conclusion. Si singulière que cette conclusion paraisse à quelques botanistes, elle a des précurseurs parmi les plus habiles.

(1) Cette organogénie est celle des branches fructifères des *Tmesipteris* et je me permets d'ajouter, malgré l'avis tout opposé de M. Solms-Laubach, cette organogénie est à la localisation près celle des branches fructifères de *Psilotum flaccidum*.



## NOTE.

M. le Comte de Solms Laubach vient de publier dans les *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* (1) un travail spécial sur le *Psilotum triquetrum*. Je me propose de donner prochainement une étude étendue de ce mémoire, bien que je ne puisse en accepter les idées, bien que plusieurs de ses principales observations me paraissent défectueuses. En attendant cette étude et pour ne pas laisser plus longtemps inachevée la publication de ces recherches sur les Tmésiptéridées, je résume brièvement les principaux résultats du savant professeur de Gottingue.

M. Solms Laubach a trouvé sur certains rameaux souterrains de *Psilotum triquetrum* des propagules développés aux dépens des poils superficiels. A cet effet, l'extrémité d'un poil s'hypertrophie se cloisonne et donne un petit corps ovoïde ou ellipsoïde, parfois très aplati. Le savant professeur de Gottingue nomme ces propagules « Brutknospe (Bourgeons incubateurs). » Ces propagules peuvent donner soit d'autres propagules soit une branche simple sans faisceau qui se ramifie en dichotomie. Les pieds issus de ces propagules ont une griffe formée de rameaux extrêmement grêles. — Je me permettrai de faire remarquer que d'après les figures données par M. Solms Laubach, les sujets qu'il a étudiés sont, *je ne dis pas malades, mais habités par un champignon parasite, et pour moi les propagules qu'il signale sur le Psilotum triquetrum me semblent dus à la présence de ce parasite. Les figures des tubercles 1, 5, 7, 8 de la planche XVIII de son mémoire indiquent nettement aux observateurs qui ont étudié le protoplasma des Psilotum qu'il y a un parasite dans ces propagules* (2). Je donnerai prochainement la description de ce champignon qui attaque fréquemment les *Psilotum* (3). Ce champignon est une forme voisine à la fois des Saprologniées, des Péronosporées et des Chytridiacées (4).

(1) l. c.

(2) La figure 10 de la même planche montre un autre champignon.

(3) Sans leur être d'ailleurs autrement nuisibles.

(4) C'est à ce champignon que je fais allusion dans les passages de ce mémoire où j'indique parmi les procédés à employer pour faire produire à un *Psilotum* des branches très grêles qu'il suffit d'inoculer à la plante certains parasites. — *Les pieds de Psilotum ainsi infestés croissent avec une extrême lenteur, rarement le parasite s'y étend jusqu'aux rameaux aériens. C'est surtout sur les griffes infestées qu'on voit les nombreux points végétatifs latéraux (?) que signale M. Solms Laubach.*

M. Solms Laubach qui a eu occasion d'étudier des branches simples souterraines et des sympodes de branches simples souterraines, attribue à ces branches *une ramification terminale dichotomique et une ramification latérale monopodique*.

M. Solms Laubach n'accepte pas la notion de fasciation appliquée à la plupart des rameaux des *Psilotum*, bien que lui-même apporte de très excellents arguments à l'appui de cette manière de voir.

M. Solms Laubach attribue aux rameaux aériens supérieurs des frondes dont les unes sont simples et les autres bifides. Ces dernières sont pourvues d'une trace libéro-ligneuse et peuvent porter un sporange épiphyllé. Je conteste, dès maintenant, les résultats des observations organogéniques de M. Solms Laubach, car je vois dans quelques-unes de ces figures le contraire de ses conclusions. Le choix du *Psilotum flaccidum* pour trancher cette question organogénique, me paraît mauvais. Ce type ne fournira que la solution admise à priori.

Terminé d'imprimer en Mars 1885.