

SUR LES PROBLÈMES POSÉS PAR L'ANATOMIE COMPARÉE DE CERTAINES PLANTES VASCULAIRES PALÉOZOÏQUES ET ACTUELLES

EDOUARD BOUREAU

Sous-Directeur au Laboratoire d'Anatomie Comparée des Végétaux
vivants et fossiles du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris

DES structures très particulières, que l'on croyait propres à la flore paléozoïque, viennent d'être récemment découvertes dans les plantules des végétaux actuels. Ce sont, par exemple, celles des *Clepsydropsis*, *Zygopteris*... etc. L'interprétation de leur massif ligneux, envisagé seulement au point de vue de leur forme d'ensemble dans la stèle, aboutirait à des confusions considérables si on persistait à n'envisager qu'une seule coupe. Mais ces structures peuvent être définies, non seulement statiquement, mais encore par la série d'un plus grand nombre d'aspects anatomiques que l'on trouve en suivant leur édification, vaisseau par vaisseau. Et ce n'est qu'après avoir mis en parallèle, non pas deux structures ressemblantes, mais leurs deux développements vasculaires que l'on peut tirer des conclusions pour la Phylogénie, conclusions qui peuvent éventuellement s'accorder avec la loi de Récapitulation.

Que des structures observées dans des végétaux différents aient la même apparence n'est pas un fait qui puisse tellement nous surprendre, car les divers arrangements possibles du système libérien et du système ligneux, à l'intérieur de la stèle, sont relativement peu nombreux, de sorte qu'il semble naturel, *a priori*, de trouver dans des végétaux, même très différents, des structures ressemblantes.

Ceci présente une réelle importance dans les recherches paléobotaniques où on ne dispose souvent que de quelques fragments fossiles très réduits, de sorte que les cas où on peut suivre la série des structures sur des échantillons assez longs ou sur des spécimens arrêtés à divers âges sont extrêmement rares. Le problème est d'autant plus important que l'on doit souvent tirer des conclusions d'ordre systématique ou phylogénique après l'examen d'une structure quelquefois unique en raison de l'impossibilité fréquente de réaliser la série complète. Or, une structure

n'est bien définie que si on connaît avec précision la série des phases successives qui aboutissent à son édification dans l'espace et dans le temps et, éventuellement, à sa destruction. Cette méthode, qui consiste à examiner des échantillons à tous les niveaux et arrêtés à tous les âges, est précieuse pour les végétaux vivants, surtout pour l'étude des jeunes plantules, quand on veut suivre l'évolution, particulièrement rapide, du système ligneux primaire.

Dans le présent travail, nous allons passer en revue rapidement quelques structures typiques trouvées dans des végétaux très différents, en montrant qu'on ne peut les séparer que par la comparaison de leur développement vasculaire et qui, lui-même, ne peut être décrit qu'en suivant les principes fondamentaux de l'Anatomie ontogénique.

SUR LES DIVERSES PHASES DU DEVELOPPEMENT DE LA JEUNE PLANTULE DU *LIBOCEDRUS DECURRENS* TORR.

Au cours de l'étude des plantules dicotylées d'une Conifère actuelle, le *Libocedrus decurrens* Torr., nous avons été frappé par la grande quantité de structures nouvelles que l'on trouve, en suivant pas à pas l'évolution de l'appareil conducteur et notamment le développement des structures primaires dans la racine et l'hypocotyle.

Dans un mémoire paru en 1938 (BOUREAU, 1938-39, pp. 62-77, FIGS. 35-49), nous raccordions son évolution vasculaire à celle qu'on observe dans d'autres plantules de Pinacées, en montrant que ce qu'on observe dans le *Libocedrus* n'est qu'un état plus avancé, plus évolué, que ce que l'on trouve au même âge dans les *Cedrus* et les *Pinus* (BOUREAU, 1938-39, p. 105, FIG. 56). Au cours de cette évolution vasculaire particulière, on aboutit à un certain moment, à l'édification de structures annulaires d'aspect très comparable à celui des struc-

tures que l'on pensait ne rencontrer que dans certains végétaux paléozoïques (BOUREAU, 1938-39, p. 69, FIG. 40 et p. 82, FIG. 52).

On peut observer, vers le milieu de l'hypocotyle d'une jeune plantule de *Libocedrus decurrens* Torr. (FIG. 1), un niveau dans lequel le massif ligneux est constitué par deux anneaux vasculaires placés aux deux extrémités d'un cylindre central allongé. La partie centrale de chaque anneau vasculaire est occupée par un parenchyme et l'anneau lui-même est constitué par une différenciation progressive des vaisseaux du bois. Certains vaisseaux, placés au voisinage de la moelle, continuent directement les vaisseaux centripètes de la racine qui ont, à ce niveau, subi un commencement de résorption, alors que les autres vaisseaux, qui contribuent à donner la forme annulaire au faisceau, sont apparus en direction centrifuge, et plus récemment au cours de l'ontogénie vasculaire. Ces deux faisceaux mésarches sont entourés d'un anneau continu de liber secondaire. Dans certains cas inhabituels, les deux anneaux vasculaires sont entourés par deux assises génératrices distinctes qui les isolent ainsi plus nettement (FIG. 2). Un isolement identique des faisceaux a été signalé dans une plantule à structure voisine, au sommet de l'hypocotyle, chez le *Sequoia sempervirens* (HILL et DE FRAINE, 1908, p. 707, FIG. 8 et PL. XXX, FIG. 13). Cet isolement anormal et une apparition précoce de la forme annulaire peut se réaliser expérimentalement à la pointe de la racine de cette plantule, à l'aide d'un traumatisme qui accélère l'évolution habituelle des tissus (BOUREAU, 1938-39, p. 22, FIG. 7).

Ce faisceau annulaire ressemble de façon étroite aux traces foliaires des *Clepsydroopsis*. Mais la ressemblance est plus grande encore si on examine une plantule normale plus âgée dans laquelle la moelle est entièrement lignifiée. Dans ce cas les deux anneaux subterminaux du cylindre central sont unis par un tissu vascularisé et on aboutit alors à la forme en clepsydre typique des phyllophores de *Clepsydroopsis* (FIG. 1).

De plus, en suivant la série des structures qui, depuis le faisceau centripète dans la racine, aboutit au faisceau entièrement annulaire dans l'hypocotyle, le pointement centripète prend des formes particulières que l'on retrouve chez les *Sphenophyllum* (BOUREAU, 1941, pp. 450-452, FIGS. A-E).

Le massif primaire, observé d'abord dans le *Sphenophyllum plurifoliatum* Will. du Westphalien d'Angleterre, puis dans les *Sphenophyllum* du Permien d'Autun, et enfin dans le *Sph. insigne* du Carbonifère inférieur de Saalfeld montre les diverses étapes de sa différenciation que l'on retrouve identiques et groupées dans un même hypocotyle du *Libocedrus decurrens*. Une comparaison de l'appareil conducteur des *Sphenophyllum* et de la plantule des Pinacées actuelles n'est d'ailleurs pas nouvelle. G. Chauveaud avait montré l'étroite ressemblance qui existe avec le *Cryptomeria japonica* qui montre dans une plantule âgée un massif primaire triangulaire entouré de formations secondaires tout à fait comparable à ce qu'on observe dans les *Sphenophyllum*.

En outre, on peut mettre en évidence, dans certaines plantules favorables de *Libocedrus decurrens*, un autre type de clepsydre, à la base des cotylédons (FIG. 3).

La plantule âgée du *Libocedrus decurrens* Torr., après l'apparition des premières formations secondaires montre à un certain niveau une moelle entièrement lignifiée, avec à la périphérie, ses deux faisceaux mésarches annulaires entourés d'un anneau de formations secondaires. Dans ce cas (BOUREAU, 1938-39, p. 82, FIG. 52), chaque faisceau mésarche annulaire, avec le tissu vasculaire voisin, rappelle nettement le faisceau annulaire de certaines Ptéridospermes (*Heterangium grievii*, *Lyginopteris oldhamia*) qu'il permet d'expliquer de façon plus satisfaisante qu'on ne peut le faire avec les faisceaux mésarches foliaires des Cycadées.

Comme on le voit, l'examen d'une seule espèce de Pinacée actuelle s'est révélé comme étant très fécond et, en suivant l'évolution de ses faisceaux mésarches, a permis de retrouver de nombreux aspects anatomiques déjà connus chez les végétaux fossiles. Mais, dans quelle mesure ces comparaisons sont-elles valables? Y a-t-il équivalence totale des structures ou seulement convergences des développements?

Pour résoudre ces problèmes, il est nécessaire, chaque fois, de faire appel à une étude minutieuse des divers développements vasculaires et de les comparer.

Il semble bien qu'on puisse assimiler la structure des *Sphenophyllum* avec ce qu'on observe dans le *Libocedrus decurrens* ou le *Cryptomeria japonica*. L'évolution vasculaire est la même, dans les deux cas. L'édi-

fication de l'appareil conducteur s'effectue, vaisseau par vaisseau, de la même façon. On peut même penser qu'on est en présence d'un phénomène de Récapitulation puisque ces structures primaires qu'on n'observe au cours du développement que de façon rapide dans l'hypocotyle des Pinacées actuelles, se retrouve très haut dans la tige des *Sphenophyllum* où s'effectue le cours des mêmes phases, mais beaucoup plus lentement.

Il en est de même, semble-t-il, pour les Ptéridospermes où l'évolution vasculaire est la même. Le développement vasculaire des faisceaux de l'*Heterangium Grievii*, celui du *Lyginopteris oldhamia* tel qu'on a pu l'établir en décrivant à tous les niveaux, dans l'espace, ces plantes paléozoïques particulièrement bien connues, montrent, tout au moins jusqu'à la formation des faisceaux annulaires mésarches, les mêmes aspects.

Malgré une étonnante ressemblance, le cas est tout autre pour les *Clepsydropsis*. Nous devons à l'éminent Professeur Birbal Sahni, une découverte du plus haut intérêt, celle de la structure de l'*Asterochlaenopsis (Clepsydropsis) kirgistica* (Stenzel) qu'il a expliquée et située de façon parfaite par rapport aux diverses formes paléozoïques déjà connues.

Le regretté Maître a montré de façon nette que les *Clepsydropsis* tirent leur origine d'une épaisse couronne de trachéides scalariformes, à différenciation centrifuge. Cette couronne est lobée à la périphérie, en raison du départ des traces raméales sortantes, comme chez *Asterochlaena laxa* et le *Clepsydropsis australis* (SAHNI, 1930, pp. 447-470, PLS. 49-51).

Il est ainsi établi que, malgré leur extrême ressemblance, les faisceaux du *Clepsydropsis* et, à certains niveaux ceux du *Libocedrus* sont très différents. Mais ce n'est qu'en faisant appel aux développements vasculaires qu'il a été possible de les séparer.

SUR LES DIFFÉRENTES PHASES DU DÉVELOPPEMENT VASCULAIRE DE LA PLANTULE DU *CALYCANTHUS FLORIDUS* L.

La plantule du *Calycanthus floridus* L. (FIG. 4) se montre également d'un certain intérêt en ce sens qu'à un certain moment du développement de son tissu vasculaire primaire, on obtient un massif ligneux rappelant trait pour trait celui du *Zygopteris lacalteei*.

Là encore, l'examen d'une seule coupe dans la racine de cette Calycanthacée serait à l'origine d'erreurs considérables car on ne saurait à aucun titre relier des végétaux aussi différents les uns aux autres. La ressemblance est cependant frappante et une conclusion basée sur ces seules coupes transversales serait gravement erronée.

Par contre en ayant recours au développement vasculaire du *Calycanthus*, on peut parfaitement expliquer ces structures.

La racine est tétrapolaire; les quatre faisceaux se développent normalement en direction centripète et en alternance avec quatre massifs libériens inégalement différenciés. Sur ces quatre massifs libériens, il n'en reste que deux à un niveau supérieur, les deux autres s'éteignant l'un après l'autre. Au cours du vieillissement, la moelle se lignifie et, en alternance, non plus avec quatre faisceaux libériens, mais dans l'axe de symétrie des deux faisceaux libériens qui subsistent. C'est à ce niveau que le massif ligneux prend la forme de celui du *Zygopteris lacalteei* (FIG. 4).

Comme pour la forme en *Clepsydrus* trouvée dans le *Libocedrus*, on ne saurait rattacher cette forme de la stèle du *Calycanthus* (BOUREAU, 1946, p. 443, FIG. 3) à la structure véritable des Fougères paléozoïques telles que les Zygoptéridées. La filiation des formes anatomiques qui, partant du *Clepsydropsis* aboutit au *Zygopteris* par dilatation tangentielle de la boutonnière subterminale est bien connue. On peut dire que la structure du *Clepsydropsis* est à celle du *Zygopteris*, ce que la structure du *Libocedrus* est à celle du *Calycanthus*. Les développements s'effectuent parallèlement sans rien avoir de commun. Mais, on voit, là encore, tout l'intérêt que présente l'étude comparée des développements vasculaires.

SUR LA STRUCTURE DE CERTAINES RACINES D'OMBELLIFÈRES

Certaines structures observées dans d'autres végétaux supérieurs rappellent de façon curieuse certaines autres structures paléozoïques. L'aspect particulier du massif ligneux dans les Cladoxylées et dans la famille des Pentoxylées, récemment décrite par B. Sahni, dans lequel, l'assise génératrice, au lieu de contourner l'ensemble du massif ligneux de façon continue, entoure chaque faisceau primaire en constituant autant

d'assises génératrices indépendantes, se retrouve dans la racine des Umbellifères, *Ænanthe globulosa*, *Æ. fistulosa*, *Æ. crocata* (GERARD, 1883). Cette tendance à l'isolement des faisceaux primaires par des assises génératrices distinctes, semble d'ailleurs fréquente chez les Umbellifères. Mais on ne saurait assimiler ces formes ligneuses malgré leur grande ressemblance.

On a vu plus haut que cette tendance à l'isolement du faisceau primaire se manifeste encore, dans certains cas autour des faisceaux annulaires du *Libocedrus*, dans l'hypocotyle (FIG. 2). On conçoit alors que le fonctionnement de l'assise génératrice compléterait cette structure qui devient alors comparable, de façon plus étroite, à celles que l'on a décrites chez les plantes fossiles.

CONCLUSION

Les comparaisons qui précèdent mettent en relief l'importance que revêt, dans l'étude des structures végétales la connaissance des développements vasculaires. Pour bien connaître une structure et pour la définir avec précision, il est nécessaire de savoir comment elle s'est constituée et comment elle se détruit, vaisseau par vaisseau, dans l'espace et dans le temps. Pour mettre en évidence un tel processus, il est nécessaire d'avoir recours aux lois que G. Chauveaud a énoncées après l'étude des formations primaires des plantes actuelles et en particulier de ce qu'on appelle, de façon impropre d'ailleurs, le passage de la tige à la racine.

Ces lois, devenues classiques en France sont souvent méconnues par de nombreux auteurs qui persistent à attribuer à la stèle une signification d'ensemble pour la phylogénie et, dans beaucoup de cas, à décrire de façon statique des structures qui, dans l'espace et dans le temps, sont en renouvellement constant. G. Chauveaud a montré l'existence d'un phénomène capital, c'est que les tissus conducteurs, bois ou liber, au cours du vieillissement peuvent être peu à peu résorbés dans leur ordre d'apparition et même disparaître complètement. Cette constatation lui a permis de préciser les phases de l'évolution vasculaire et de définir l'importante notion d'accélération basifuge. C'est précisément cette notion d'accélération basifuge qui explique la présence du bois centripète très haut dans la tige des végétaux paléozoïques alors qu'on ne le trouve que dans la jeune plantule plus évoluée des

Phénérogames actuelles, du fait de la tachygénèse dans le développement. C'est ainsi que se pose, lorsqu'on est en présence de ces deux structures, l'une observée très haut dans la tige l'autre dans la jeune plantule, un problème important : ces deux structures construites suivant le même processus ontogénique, illustrent-elles la loi de Récapitulation ?

De plus, l'existence de développements vasculaires différents qui aboutissent à des formes comparables pose le problème de la valeur systématique des structures. Deux structures ne peuvent avoir la même valeur évolutive, que lorsqu'elles sont l'aboutissant d'une évolution vasculaire semblable. Mais rien ne s'oppose à ce que des développements puissent suivre des voies identiques dans des végétaux différents. Comme une structure n'est définie de façon satisfaisante que par son développement, on peut affirmer qu'il est toujours nécessaire d'avoir recours aux schémas structuraux établis par G. Chauveaud, pour en donner une idée exacte.

G. Chauveaud rassemble les dispositions vasculaires en deux cycles. Le premier cycle est celui des Filicales ; il groupe les dispositions centrique (*Rhynia*), excentrique (*Asteroxylon*, *Clepsydropsis*) et alterne (Fougères actuelles).

Les dispositions vasculaires que G. Chauveaud a groupées dans le second cycle qui est seul caractérisé par une accélération basifuge, sont basées sur le caractère primitif du bois centripète et sur le caractère évolué du bois centrifuge. Partant de ce fait, on considère une espèce comme étant d'autant plus primitive qu'elle possède du bois centripète sur une plus grande longueur et qu'elle voit une apparition plus tardive de son bois centrifuge. Or, l'observation de telles phases dans l'évolution du système vasculaire n'est possible qu'en examinant à tous les niveaux la structure des végétaux arrêtés à tous les âges afin de voir, dans l'espace et dans le temps, l'apparition et la résorption, vaisseaux par vaisseau, de l'appareil conducteur. Le second cycle groupe les dispositions vasculaires alterne (= bois centripète de racine), intermédiaire (tangentielle), superposé aux liber (= bois centrifuge de "tige") et périphérique (Monocotylédones).

Ces phases ainsi définies constituent, de façon schématique, les différents aspects de l'évolution de l'appareil conducteur. Mais on ne saurait penser qu'il renferme de façon

définitive toutes les modalités de détail de l'évolution vasculaire dans les végétaux. Ce n'est qu'en étudiant cette évolution, vaisseau par vaisseau, qu'on peut avoir une idée des modalités particulières à chaque groupe, c'est-à-dire en faisant, non plus de l'anatomie statique, mais de l'anatomie dynamique.

SUMMARY

The author indicates in some modern plants, structures only known in palaeozoic

ones. In spite of certain striking likeness of structures, it is necessary, in all cases, to examine vascular development. General form of stele is inadequate to furnish valuable arguments. Development must be studied, tracheid by tracheid, in time and space, to know how stele has been arranged and destroyed. Knowledge of the important notion of "acceleration basifuge" and of Gustave Chauveaud's laws about living vascular plants gave precious help for such investigations.

REFERENCES

- BERTRAND, P. (1940). L'organisation anatomique des plantules des Conifères et ses conséquences les plus immédiates pour la phylogénie des végétaux vasculaires. *Bull. Soc. Bot. Fr. Paris.* **87** : 1-11.
- Idem (1941). Remarques sur l'organisation générale des *Clepsydropsis*. *C.R. Acad. Sc. Paris.* **213** : 294-296.
- BOUREAU, ED. (1938-39). Recherches anatomiques et expérimentales sur l'ontogénie des plantules de Pinacées et ses rapports avec la phylogénie, Thèse. *Ann. Sc. nat. Bot. Paris.* **11** : 1-219.
- Idem (1941). Les résorptions vasculaires dans la plantule du *Libocedrus decurrens* Torr. et l'explication de l'appareil conducteur des Sphénophyllées. *C.R. Acad. Sc. Paris.* **212** : 450-452.
- Idem (1941). L'accélération basifuge et l'évolution vasculaire des Conifères vivantes comparées à celles de certaines plantes paléozoïques. *Bull. Soc. Bot. Fr. Paris.* **88** : 834-845.
- Idem (1944). Etude comparée des structures dites 'en clepsydre' de l'appareil conducteur du *Libocedrus decurrens* Torr. et des *Clepsydropsis* carbonifères. *Bull. Soc. Bot. Fr. Paris.* **91** : 217-224.
- Idem (1946). L'évolution vasculaire du *Calycanthus floridus* L. (actuel; Calycanthacées) et l'explication du système vasculaire du *Zygopteris Lacaltee* B.R. (Filicale paléozoïque; Zygopteridées). *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris.* **18** : 440-447.
- CHAUVEAUD, G. (1911). L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. *Ann. Sc. nat. Bot. Paris.* **13** : 113-436.
- GERARD, R. (1883). Structure des *Ænanthes*. *Bull. Soc. Bot. Fr. Paris.* **30** : 299-303.
- HILL, T. G. & DE FRAINE, E. (1908). The seedling structure of Gymnosperms. I. *Ann. Bot.* **88**.
- SAHNI, B. (1930). On *Asterochlaenopsis*, a new genus of Zygopterid Tree-Ferns from Western Siberia. *Phil. Trans. Roy. Soc. London.* **218** : 447-471.
- Idem (1948). The Pentoxyleae: a new group of Jurassic Gymnosperms from the Rajmahal Hills of India. *Bot. Gaz.* **110** : 47-80.

EXPLICATION DE LA PLANCHE 1

1. *Libocedrus decurrens* Torr. Portion de coupe transversale de la base de l'hypocotyle. Clepsydre en voie de formation dans une plantule jeune sans épicotyle.

2. *Libocedrus decurrens* Torr. Portion de coupe transversale du milieu de l'hypocotyle d'une plantule âgée possédant 2 étages de feuilles épicotylées — Structure inhabituelle.

3. *Libocedrus decurrens* Torr. Portion de coupe transversale du noeud cotyledonaire. Même

plantule que pour la figure 2. a., vaisseaux cotyledonaires; b., vaisseaux des premières feuilles épicotylées; c., vaisseaux des secondes feuilles épicotylées.

4. *Calycanthus floridus* L. Portion de coupe transversale de la partie supérieure de la racine principale d'une plantule assez âgée. Xa., faisceau de xylème alterne; Xi., faisceau de xylème intermédiaire, m., moëlle partiellement lignifiée., phl. p. phloème primaire; ass., assise génératrice.

