Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Band: 63 (1938)

Artikel: Considérations sur la phyllorhize
Autor: Favarger, Claude
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-88743

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

CONSIDÉRATIONS SUR LA PHYLLORHIZE

par

CLAUDE FAVARGER

Introduction.

A l'heure où elle commence à s'introduire dans les manuels d'enseignement, il ne nous paraît pas inutile de développer pour nos lecteurs la théorie de la phyllorhize, en nous efforçant de la soumettre à un examen critique impartial. Nous sommes d'autant plus tenté de le faire que ni les études remarquables de G. Chauveaud, ni les conclusions qui s'imposèrent à son esprit ne nous semblent avoir suscité en Suisse l'intérêt qu'elles méritent. Dans l'œuvre de ce savant français, qui fut directeur de laboratoire à l'Ecole des Hautes Etudes de Paris et mourut en 1933, au soir d'une vie entièrement consacrée à la recherche désintéressée, il importe de faire deux parts: l'une consiste en observations anatomiques et embryologiques d'une grande finesse, portant pour la plupart sur le système conducteur. C'est la partie la plus solide de l'œuvre de Chauveaud, elle paraît presque inattaquable, sa démonstration est devenue classique. La seconde comprend une série de réflexions théoriques qui s'efforçent de rester en contact étroit avec les faits, dont elles ne se séparent pas matériellement dans les différents ouvrages que nous avons eus sous les yeux. Même dans un exposé synthétique comme « La constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie »[1], la théorie de la phyllorhize, présentée avec beaucoup de clarté, s'appuie sans cesse sur des observations. Elle répond au besoin qu'a notre esprit de grouper les faits nouveaux, d'en tirer des conséquences générales et plus abstraites et elle modifie profondément les idées admises sur la constitution des végétaux à racine. Ce terrain-là est moins sûr: à mesure qu'elle s'éloigne du concret, l'imagination créatrice d'un auteur peut passer le but, surtout lorsqu'il faut remonter un courant d'idées fausses. De plus, les contemporains, les après-venants, n'adaptent pas toujours leur zèle laudatif ou leurs bouillantes contradictions à la forme exacte d'une théorie qui leur plaît ou leur déplaît. Ils s'en font le plus

[1] Payot, 1921.

souvent une image légèrement fausse que les discussions rendent encore plus floue et au travers de laquelle la pensée exacte de l'auteur devient difficile à saisir. C'est cette discussion que nous voudrions reprendre dans notre troisième partie, en tenant compte de certaines découvertes récentes sur les plantes fossiles. Nous ne nous contenterons pas, ce faisant, de dégager ce qui nous paraît être l'opinion réelle de Chauveaud de tout ce qui peut contribuer à l'altérer, car la simple lecture des mémoires de l'auteur mènerait au but plus sûrement et plus élégamment, mais nous voudrions en déduire toutes les conséquences logiques, là même où la sage prudence de Chauveaud lui a commandé quelque réserve. Nous sommes persuadé en effet que la théorie de la phyllorhize, du moins pour les Phanérogames, est un tout qu'on accepte ou qu'on repousse. Il n'est pas exclu d'autre part qu'on puisse l'appliquer à l'ensemble des plantes vasculaires, comme le prétendait Chauveaud, et que les Cryptogames vasculaires soient toutes aussi formées de phyllorhizes associées. Toutefois, une telle généralisation exigerait à notre avis une étude plus approfondie de ces végétaux et surtout des formes fossiles, et des découvertes récentes semblent plutôt infirmer cette manière de voir. Mais, comme nous essayerons de le montrer, cela n'implique pas qu'il faille abandonner la théorie de Chauveaud. Il est permis d'imaginer pour les plantes vasculaires les plus primitives, telles que les ont observées les paléontologistes, des types de structure en accord avec la théorie de la phyllorhize, quoique différant du type général décrit par Chauveaud. Bref, nous nous efforcerons de montrer dans quelle mesure la théorie de la phyllorhize peut s'étendre et s'élargir pour embrasser des faits nouveaux sans se renier elle-même. Si nous nous aventurons sur un terrain dont, par prudence et respect des faits, Chauveaud n'a guère franchi les bornes, c'est que beaucoup de ses contradicteurs y ont porté la discussion. Nous aurions peut-être refusé de les suivre, si nous n'avions pas la conviction qu'il est difficile d'accepter la phyllorhize sans envisager le retentissement de cette théorie sur la phylogénie. Nous reviendrons donc sur certaines objections qui nous furent proposées et nous tenterons de montrer qu'elles n'emportent pas la conviction, et que, loin de porter à la théorie de la phyllorhize un coup fatal, elles semblent plutôt en confirmer certaines hypothèses, notamment la très utile distinction entre le type monocotylé et le type polycotylé[1]. Pour conclure, et en rappelant combien est séduisante la théorie de Chauveaud, nous indiquerons les réserves avec lesquelles il nous semble qu'on peut l'accepter, même si on ne lui donne pas avec son créateur un caractère de généralité propre à embrasser toutes les plantes vasculaires.

[1] *Revue générale de botanique,* 1923, t. XXXV, p. 440.

PREMIÈRE PARTIE

Résumé des découvertes de Chauveaud sur le système conducteur.

Les botanistes de la seconde moitié du XIXme siècle, frappés par la différence de structure entre la racine et la tige, définissaient la racine au point de vue anatomique par la disposition alterne et centripète de ses faisceaux, la tige par la disposition superposée des siens et par son bois centrifuge. Il leur restait à expliquer comment on passe d'un type de structure à l'autre. La plupart admettaient avec Van Tieghem qu'au niveau du collet les faisceaux ligneux de la racine se dédoublaient et que leurs moitiés, subissant une torsion de 180°, venaient s'accoler deux à deux du côté interne des faisceaux libériens. Cela avait pour résultat de leur donner une orientation centrifuge. Dans un grand nombre de cas, les faisceaux libériens se dédoublaient aussi, en sorte que la tige renfermait deux fois plus de faisceaux à sa base que la racine. Quelques auteurs partageaient l'opinion de Bonnier, qui lisait le phénomène en sens inverse et prétendait que les faisceaux de la tige devenaient ceux de la racine en subissant une rotation lente qui débutait dans le pétiole foliaire pour s'achever dans la racine. Mais personne ne mettait en doute qu'il y avait continuité parfaite entre les faisceaux de la racine et ceux de la tige. Seulement il faut ajouter que la fameuse torsion de 180° admise par la plupart des botanistes n'avait jamais été réellement observée. C'était une exigence de l'esprit en rapport avec la théorie stélaire de Van Tieghem plutôt que le résultat d'observations. On admettait aussi que la structure superposée était antérieure à la structure alterne ou contemporaine de celle-ci. L'anatomiste belge Gravis semble avoir été le premier à mettre en doute la torsion des faisceaux, mais il ne parvint pas à se débarrasser de l'idée que la structure superposée était primitive. En 1911, Gustave Chauveaud, observant des plantules à des stades de développement très précoces, fut extrêmement surpris d'y constater des structures tout à fait en désaccord avec les théories régnantes. Il répéta ces observations sur un grand nombre de plantules et parvint aux conclusions suivantes :

Dans une plantule très jeune, il n'y a aucun vaisseau superposé ; la structure alterne existe non seulement dans la racine, mais dans l'axe hypocotylé et parfois même jusqu'au milieu du cotylédon. A ce stade donc, les vaisseaux de la radicule se prolongent dans les cotylédons, et, remarque importante, le système conducteur de ceux-ci n'est pas une simple ramification de celui

de la tige, puisque ce dernier n'est pas encore différencié, mais continue directement le système conducteur de la racine. Dans une plantule un peu plus âgée, la disposition alterne persiste dans la racine et l'axe hypocotylé, mais dans le cotylédon on voit se différencier de part et d'autre des vaisseaux primitifs alternes et centripètes, et à partir des derniers formés, c'est-à-dire au pôle interne, de nouveaux vaisseaux allant à la rencontre du liber et dont le sens de différenciation est par conséquent oblique ou tangentiel. Ces vaisseaux sont appelés « vaisseaux intermédiaires » ou « vaisseaux de la phase intermédiaire ». Les derniers d'entre eux sont maintenant face au liber, et, à partir de ce moment, le sens de la différenciation change encore une fois et devient centrifuge : la disposition superposée se trouve réalisée.

Bientôt après, d'ailleurs, apparaît chez les Dicotylédones et les Gymnospermes, entre le bois et le liber, une assise génératrice ou cambium qui se cloisonne activement. Chez les Monocotylédones il n'y a pas de cambium, mais la différenciation des éléments vasculaires à l'intérieur d'un même faisceau ne s'arrête pas à la phase superposée. De nouveaux vaisseaux se forment de part et d'autre du liber, formant les deux branches d'un V. Ces deux branches peuvent même se rejoindre, enfermant complètement le liber. De cette manière se trouvent réalisés deux types de structure propres aux Monocotylédones, les dispositions « périphérique » et « concentrique ». Dans une plantule un peu plus âgée, une coupe du cotylédon montre la disposition superposée, mais on peut voir encore les vaisseaux intermédiaires et même les vaisseaux alternes du début qui entrent alors en voie de régression. Cette régression frappe d'abord les premiers vaisseaux formés, c'est-à-dire les vaisseaux alternes, puis les vaisseaux intermédiaires. Sur des coupes, on voit qu'ils se laissent écraser par les tissus voisins, entrent en voie de désorganisation et finalement sont digérés, peut-être par des diastases venant des cellules voisines. Pendant ce temps, que se passe-t-il dans l'axe hypocotylé ? Les mêmes phénomènes s'y produisent, mais avec un certain retard : aux vaisseaux alternes primitifs s'ajoutent des vaisseaux intermédiaires, puis superposés. Les premiers entrent en régression, et au bout d'un certain temps il ne reste plus que les vaisseaux superposés, auxquels succèdent sans retard les premières formations secondaires. Plus bas — nous sommes maintenant dans le haut de la radicule — les mêmes phénomènes se manifestent plus lentement encore, avec un plus grand retard. Enfin, dans la racine, la disposition alterne que les auteurs regardaient comme caractéristique de ce membre n'est pas éternelle ; elle est suivie là aussi des phases intermédiaire et superposée ; seulement ces dernières y apparaissent avec un très grand retard et juste avant la formation des tissus secondaires libéro-ligneux ; c'est pourquoi elles ont été longtemps méconnues. La succession de ces phases se fait d'une manière

absolument continue, du cotylédon jusque dans la racine. En schématisant quelque peu nous pourrons dire : pendant que la disposition est secondaire déjà dans le cotylédon, elle est encore superposée dans l'axe hypocotylé, intermédiaire dans le haut de la radicule, alterne enfin dans le reste de la racine. Cela ne représente que la structure à un moment donné; celle-ci dépend en effet du temps, jusqu'au moment où tout s'égalise et où, avec les formations secondaires, la racine et la tige sont devenues presque identiques. Tout se passe comme si une onde d'évolution partait du cotylédon et des régions sus-jacentes pour se continuer jusque dans la racine, mais avec un retard d'autant plus grand qu'on s'éloigne davantage du haut de la plante. Il en résulte en particulier que le cotylédon et l'axe hypocotylé ont la structure superposée peu après leur apparition, tandis que la racine garde pendant longtemps sa structure alterne, ce qui avait fait croire que la structure alterne était propre à la racine, la disposition superposée caractérisant la tige et les feuilles.

A ce phénomène d'évolution vasculaire, dont le point de départ doit être recherché dans la feuille, se superpose le plus souvent un phénomène « d'accélération ». Celui-ci se manifeste tout d'abord par une succession plus rapide des phases dont chacune n'est plus représentée que par un petit nombre d'éléments. Par exemple en un point donné on verra se différencier au début quelques vaisseaux alternes ; à peine ceux-ci formés, les vaisseaux intermédiaires se développent tangentiellement, suivis presque immédiatement des éléments superposés et des formations secondaires. Le nombre des vaisseaux alternes primitifs peut se réduire à deux ou trois ; enfin, à la limite, la phase alterne sera complètement supprimée, et de même la phase intermédiaire, le développement vasculaire débutant par la phase superposée. C'est ce qui se passe généralement dans l'axe épicotylé et dans les feuilles. Ce phénomène d'accélération, d'autant plus manifeste qu'on s'éloigne davantage du bas de la plante, a reçu le nom d'*accélération basifuge*. Tout se passe comme si, par suite d'un développement accéléré, les premières étapes de l'évolution vasculaire étaient tout simplement brûlées. Cela n'est pas une vue de l'esprit. En étudiant le développement des plantules au point de vue morphologique, Chauveaud a montré que dans la plupart des cas, les premiers éléments d'une plante, qu'il devait appeler par la suite phyllorhizes, apparaissent d'abord lentement et successivement, puis de plus en plus vite, donnant l'impression d'un développement condensé à la fois dans l'espace et dans le temps, dont la manifestation extérieure n'est autre que le bourgeon terminal.

Mais, en fait d'accélération, il y a mieux encore : Chauveaud a montré que dans de nombreuses plantes les formations vasculaires primaires ne sont jamais représentées dans l'axe épicotylé. Le développement des vaisseaux y commence directement par

la phase secondaire. On avait remarqué autrefois dans la tige ces éléments en file radiale dénotant l'activité précoce d'un cambium, mais on s'obstinait à les considérer comme des formations primaires parce qu'on ne voulait pas se mettre en contradiction avec l'opinion régnante, à savoir que la « structure tige » est antérieure à la « structure racine ». Et on n'aurait pu reconnaître ces formations secondaires précoces sans en tirer la conclusion que la structure secondaire était antérieure à la structure primaire, ce qui était absurde.

L'accélération basifuge existe à des degrés très variables chez les différentes plantes. Nous avons donné au début l'exemple d'un végétal très peu accéléré *(Cnicus benedictus)*. Mais, dans d'autres cas, les étapes alterne et intermédiaire sont brûlées déjà dans le cotylédon, dont les premiers vaisseaux sont superposés *(Phaseolus)*. Ailleurs l'accélération est plus grande encore : les étapes alterne et intermédiaire sont brûlées sur toute la longueur de l'axe hypocotylé, et le haut de la radicule n'a, même au début, que des vaisseaux superposés *(Lupinus)*. Ces plantes ont-elles possédé une fois ou l'autre des vaisseaux alternes dans leurs cotylédons et ceux-ci ont-ils disparu parce qu'ils étaient comprimés par un développement très rapide, leur donnant à peine le temps d'apparaître puis de disparaître par résorption, ou ont-elles innové un stade de l'évolution vasculaire comportant la disparition définitive des vaisseaux alternes au-dessus de la radicule ? Il n'est point facile de trancher cette question. D'ailleurs les plantes à développement accéléré sont à l'étude et font l'objet de recherches récemment entreprises sous la direction de M. A. Dauphiné, élève de Chauveaud. Mais s'il y a des plantes accélérées, il en est d'autres dont l'accélération basifuge est quasi nulle. Ce sont les Sphénophyllées de la flore houillère. Ces plantes montrent dans leur tige la succession des phases alterne, intermédiaire, superposée et même secondaire, sans la moindre accélération, c'est-à-dire sans aucune suppression d'éléments antérieurs. Elles permettent de lire l'évolution vasculaire à livre ouvert, sans que les phénomènes soient brouillés, comme à l'ordinaire, par la rapidité du développement. L'existence de ces plantes est un bon argument en faveur de l'évolution vasculaire qui, depuis les travaux de Chauveaud, remplace les théories « statiques », c'est-à-dire celles tendant à caractériser chaque membre de la plante par une structure propre.

Examinons maintenant les conséquences immédiates de ces découvertes :

I. Dans la racine, on ne passe pas brusquement des formations primaires aux formations secondaires ; la transition se fait par le moyen de vaisseaux intermédiaires, puis superposés, précédant l'activité du cambium.

II. La mise en rapport des faisceaux de la tige et de ceux de la racine ne se fait point par une torsion ou par une rotation. Il n'y a pas entre les vaisseaux de continuité, mais une contiguïté avec raccord par juxtaposition. Autrement dit, l'ascension de la sève ne se fait pas d'un bout à l'autre de la plante de bas en haut, mais par endroits s'opère latéralement, ainsi quand on passe des derniers vaisseaux alternes aux premiers vaisseaux intermédiaires, etc. Par le fait que l'évolution vasculaire se poursuit d'un bout de la plante à l'autre, le problème du raccord n'est pas spécial à la surface de séparation tige-racine. Il se pose un grand nombre de fois le long de l'axe vertical de la plante, en sorte que le système vasculaire peut être considéré comme formé de nombreux tronçons successifs communiquant latéralement.

III. Un membre, racine, tige ou feuille, ne peut être défini par tel type de structure, alterne ou superposé par exemple, puisque, en théorie tout au moins, chaque membre peut passer à un moment de sa vie par un des stades reconnus par Chauveaud et par suite présente successivement les dispositions alterne et superposée. La seule différence est que la structure alterne, qui apparaît toujours en premier, et par conséquent mérite d'être appelée primitive, dure très longtemps dans la racine, un temps plus court dans l'axe hypocotylé et le cotylédon, enfin qu'elle ne se rencontre plus chez les Phanérogames au-dessus des cotylédons.

IV. La structure alterne est, chez les Phanérogames tout au moins, la structure la plus primitive. L'hypothèse est confirmée par le fait que cette disposition est très développée chez les Cryptogames vasculaires qui la présentent souvent dans la tige (Lycopodes, Sélaginelles, nombreuses Fougères actuelles).

V. L'évolution vasculaire ne se limite pas aux phases alterne, intermédiaire et superposée. Elle comprend chez les Cryptogames vasculaires toute une série de phases précédant la phase alterne et considérées par Chauveaud comme très primitives, par exemple la phase « centrique » *(Trichomanes)*, la phase « excentrique », qui chez les *Psilotes* relie cette dernière à la phase alterne. D'autre part, il y faut rattacher les phases très évoluées des Monocotylédones (phases périphérique et concentrique), qui chez ces plantes compenseraient en quelque sorte l'absence de cambium.

VI. Les faisceaux des cotylédons ne sont pas des ramifications de ceux de la tige. Ils prolongent ceux de la radicule, constituant avec ceux-ci un système vasculaire complet et cohérent avant qu'aucun élément vasculaire ne se différencie dans la tige. Il en résulte que le nombre des faisceaux dans une jeune racine est sous la dépendance du nombre des cotylédons et de l'importance de ceux-ci. Le cotylédon renferme souvent un faisceau ligneux placé entre deux faisceaux libériens. Ce système, appelé par

Chauveaud « le convergent », serait l'unité fondamentale du système conducteur. Quand il y a deux cotylédons, plus ou moins haut dans l'axe hypocotylé, les convergents appartenant aux cotylédons différents se soudent par leurs parties libériennes, de sorte que la radicule présente sur une coupe transversale deux faisceaux ligneux alternant avec deux faisceaux libériens. Chez les Cryptogames vasculaires et les Monocotylédones, le nombre des faisceaux n'augmente pas quand la racine grandit ; c'est que la racine principale est de courte durée, bientôt remplacée par des racines adventives accaparant ses fonctions. Par contre, chez les Dicotylédones et les Gymnospermes, le nombre de faisceaux dans la racine augmente à mesure que de nouvelles feuilles s'épanouissent sur la tige. Ces plantes ont d'ailleurs des formations secondaires permettant à la racine principale, aussi durable ici que la plante elle-même, de former sans cesse de nouveaux vaisseaux et de nouveaux tubes criblés pour répondre à un développement toujours plus grand des parties aériennes.

VII. Le système conducteur des feuilles n'est pas non plus une simple dépendance des faisceaux de la tige. Il se différencie avant ces derniers et se prolonge normalement dans les racines adventives, quand il y en a. De toute façon, il communique avec le système vasculaire des feuilles antérieures par le moyen de faisceaux de raccord, appelés par Chauveaud « intercaulaires ». Ce sont ces derniers que Van Tieghem prenait pour des faisceaux fondamentaux, propres à la tige, dont les faisceaux des feuilles n'étaient que des ramifications. Il en résulte que le système conducteur de la plante se compose d'un certain nombre d'unités ou tronçons superposés et reliés entre eux par des « plexus » et des faisceaux intercaulaires. Chaque unité comprend les faisceaux de la feuille et leur prolongement dans la racine adventive, c'est-à-dire une partie foliaire et une partie radiculaire.

DEUXIÈME PARTIE

Hypothèses de Chauveaud sur l'architecture des plantes vasculaires : la phyllorhize.

Les découvertes que nous venons de mentionner, puis de nombreuses observations morphologiques et embryologiques, entraînèrent Chauveaud à émettre sur l'architecture des plantes vasculaires une hypothèse aussi intéressante qu'originale, dont l'épanouissement date de 1921, mais qui devait encore s'affirmer et se développer pendant les quinze années suivantes à la lumière des discussions et sous le feu des controverses. Nous ne pouvons,

dans le cadre de cette étude, rappeler toutes les théories interprétant le corps de la plante et s'efforçant de ramener ses membres à des unités fondamentales. Nous ne mentionnerons que les théories caulinaires, non seulement parce qu'elles ont eu en France, sous l'impulsion de Van Tieghem, un très grand succès, auquel les autres pays firent écho, mais parce qu'elles existent encore, sinon dans leur forme primitive, du moins dans leur esprit, et qu'elles adoptent, en face de la plupart des problèmes, une position diamétralement opposée à celle de Chauveaud. Pour Van Tieghem, la plante supérieure se compose de deux membres fondamentaux : la racine et la tige. La feuille n'est qu'un « appendice » dont la structure — notamment en ce qui concerne les vaisseaux — est sous la dépendance complète de la structure caulinaire. Ce qui donnait une certaine force à cette manière de voir, c'était l'hypothèse corrélative de la « stèle », dont nous dirons sans jeu de mot qu'elle était la colonne de tout le système de Van Tieghem. L'unité de la tige, son indépendance, tenaient en grande partie à la possession d'une stèle une et indivisible (bien qu'elle envoyât des méristèles dans les feuilles), tandis que la nature appendiculaire et sujette des feuilles transparaissait dans le fait qu'elles n'avaient pas de stèles, mais seulement des méristèles. Or de nombreux végétaux s'écartent du type fondamental et la structure de la tige, pour tout observateur impartial, présente une complication telle qu'on peut douter de son unité. Déjà Van Tieghem avait dû distinguer des types *mésostélique*, *schizostélique*, *polystélique*, etc., sans que cette division fût le moins du monde naturelle, puisque des plantes très voisines par leur position systématique appartenaient à des types de structure différents. D'autre part, l'idée même de la stèle tenait à une généralisation abusive de la notion d'endoderme. La reconnaissance de cette assise dans la tige et dans les feuilles est, dans la plupart des cas, comme l'a démontré Chauveaud, purement illusoire. Dès lors la stèle s'évanouit, et la tige prend une autre signification. Elle apparaît bien plutôt comme un organe complexe, formé par la fusion à divers degrés des bases de feuilles, comme l'avaient entrevu les partisans des théories foliaires. Mais ces derniers retombaient dans l'erreur en attribuant à la racine une origine postérieure et en voulant voir dans la disposition alterne une modification de la structure superposée. Le mérite de Chauveaud fut d'établir que la plantule issue des tissus embryonnaires se compose à l'origine de deux membres : une feuille, qu'il nomme phylle, et une racine : la rhize. L'ensemble est doté d'un bourgeon latéral de méristème — placé à la limite de la phylle et de la rhize — et prend de nom de phyllorhize. Comment se fait ensuite le développement ? La base de la phylle nommée caule reçoit un fort allongement intercalaire et en s'allongeant soulève le bourgeon méristématique latéral à une certaine hauteur. Celui-ci donne naissance à une nouvelle phyllo-

rhize composée des mêmes parties, dont la caule s'allonge de nouveau en soulevant le méristème latéral et se place plus ou moins dans le prolongement de la caule précédente avec laquelle elle se fusionne.

Ce développement, qu'on peut suivre chez certaines plantes comme le *Ceratopteris thalictroides* et le *Polypodium vulgare*, est le prototype du développement des Cryptogames vasculaires et des Monocotylédones. Mais il est rare qu'on puisse l'observer dans sa simplicité. En effet, l'accélération basifuge dont nous avons déjà parlé se traduit bientôt par la loi suivante : « la distance qui sépare dans le temps et dans l'espace deux phyllorhizes successives décroît, tandis que leur taille et leur différenciation vont au contraire en croissant, d'où résulte la fusion progressive des caules et la formation d'un ensemble représentant la tige qui paraît acquérir une individualité de plus en plus complète. » Chez les Fougères de nos pays, les rhizes successives se conservent et de même chez de nombreuses Monocotylédones qui ne paraissent pas avoir de véritable tige. Chez d'autres espèces appartenant à ces deux groupes et possédant une tige élevée, les rhizes ne sont pas autre chose que les racines adventives si fréquentes chez les Monocotylédones, par exemple, et dont on peut toujours admettre, même si elles n'apparaissent pas, qu'elles existent à l'état latent.

La loi de formation des phyllorhizes, posée par Chauveaud, explique comment le bourgeon méristématique latéral à l'origine et dépendant d'une seule phyllorhize devient peu à peu terminal, paraissant alors appartenir à la fois à plusieurs phyllorhizes dont les caules fusionnées s'accroissent en même temps et le soulèvent progressivement. Chez les Dicotylédones et les Gymnospermes, le développement n'est pas exactement le même, en ce sens que, tout au début, deux phyllorhizes dans le premier groupe, un nombre variable et supérieur à deux dans le deuxième groupe, se soudent par la partie correspondant à la caule et la rhize. Seules sont libres les feuilles [1], c'est-à-dire les cotylédons. Plus tard il se produit souvent un décalage entre les phyllorhizes voisines, sinon ces végétaux n'auraient que des feuilles opposées ou verticillées. Donc, dans les groupes possédant un cambium, les premières phyllorhizes seraient simultanées. Le développement embryonnaire a été suivi par Chauveaud dans diverses espèces appartenant à tous les grands groupes de plantes vasculaires et cet auteur y a toujours reconnu les phyllorhizes ; il a vérifié leur loi de formation, bien que les phénomènes soient souvent brouillés par une accélération basifuge très grande. Ajoutons que ces observations ont été confirmées par une étude attentive du système conducteur dont Chauveaud a minutieusement décrit le développement. L'importance attribuée par Chau-

[1] Chauveaud conserve au mot feuille son sens habituel ; la phylle se compose donc d'une feuille et d'une caule.

veaud à la feuille peut paraître excessive, si l'on songe que de nombreux végétaux ont des feuilles peu développées, réduites à des écailles ou insérées à de grandes distances les unes des autres sur une tige souvent très robuste. Nous verrons plus loin comment on peut comprendre la chose. Gustave Chauveaud interprète ces cas-limites comme « le terme extrême du fusionnement des caules », et il admet que le développement relatif de la feuille et de sa caule peut varier beaucoup d'une plante à l'autre. Par exemple, chez les Cryptogames vasculaires, les botanistes ont distingué deux types de structure, le type microphylle auquel appartiennent par exemple les Lycopodes, et le type macrophylle commun parmi les Fougères. Dans le dernier type, la feuille est très développée, très différenciée, tandis que sa caule ne s'accroît presque pas. Dans le premier, par contre, d'après Chauveaud, les caules s'allongent et se fusionnent, les phylles très nombreuses restant petites. Pour l'auteur français, il n'y a pas de différence fondamentale entre ces deux types, puisqu'ils traduisent simplement la prédominance d'une partie de la phylle sur l'autre. Par contre, Chauveaud insiste avec raison sur la répartition des plantes vasculaires en deux types, au point de vue du développement: le type monocotylé, embrassant la plupart des Cryptogames vasculaires actuelles et les Monocotylédones, et le type polycotylé, qui groupe Gymnospermes et Dicotylédones. Les monocotylées sont caractérisées par la caducité de leur racine principale, la fréquence des racines adventives et aussi par le fait que chez ces plantes l'épaisseur et la complication de la tige, formée de caules fusionnées, vont en croissant à mesure que l'on s'élève au-dessus du sol, là du moins où l'accélération basifuge se manifeste. Ces propriétés s'enchaînent d'ailleurs: la rhize n'ayant qu'une croissance limitée, elle est remplacée constamment par d'autres rhizes qui alimentent directement les phylles. Par suite, il n'est pas nécessaire que des faisceaux de raccord se différencient à la base de la tige pour relier les phylles supérieures au sol nourricier, puisque ces phylles seront la plupart du temps en contact direct avec la terre grâce à leurs propres rhizes. La rhize reste donc toujours opposable à la phylle.

Elle perd peu à peu ce caractère chez les polycotylées, où elle devient racine principale, c'est-à-dire un organe unique alimentant toute la colonie des phyllorhizes. Ces dernières, en effet, ont perdu la faculté de développer régulièrement leurs rhizes. Par suite, dès la formation des deuxième et troisième phyllorhizes, celles-ci doivent se raccorder à la rhize primitive dont la croissance ici est illimitée ; ce raccord se fait le long de la tige par des faisceaux de raccord ou faisceaux intercaulaires ; corrélativement, le système vasculaire de la rhize se développe. En principe, toutes les fois qu'il se forme de nouvelles phylles, de nouveaux éléments libéroligneux se différencient dans la

racine, et dans la tige de nouveaux faisceaux de raccord. Il s'ensuit : 1° que toutes les phylles sont représentées à la base de la tige qui offre là son maximum d'épaisseur ; 2° que la rhize n'est plus opposable à une phylle, mais à l'ensemble des phylles de la plante. Les nouveaux éléments qui se différencient dans la caule et dans la rhize principale, en correspondance avec les phylles nouvelles, appartiennent aux formations superposée et surtout secondaire. Car, précisément, ces plantes possèdent un cambium qui produit constamment de nouveaux vaisseaux et de nouveaux tubes criblés. Rappelons enfin que, dans les plantes polycotylées, les premières phyllorhizes sont toujours simultanées.

Nous renvoyons la critique de ces hypothèses à notre troisième partie, mais d'ores et déjà nous pouvons dire que la théorie de Chauveaud, née sur les ruines de la théorie stélaire, rend très bien compte de certains faits d'observation courante. En examinant de nombreuses plantes, on ne peut se défendre de l'idée que la tige est une formation complexe. Cette présomption s'affirme lorsqu'on étudie le système libéro-ligneux. D'autre part, il est bien rare qu'on ne puisse mettre en évidence les phyllorhizes dans une plantule en germination, avant tout au moins que l'accélération basifuge n'intervienne pour masquer et compliquer le développement. Il semble normal, en effet, si les végétaux supérieurs peuvent être décomposés en unités fondamentales, de rechercher celles-ci dans les premiers stades du développement dont la simplicité a probablement un sens historique et phylogénétique.

TROISIÈME PARTIE

Considérations théoriques.

Un certain nombre d'objections [1] peuvent être faites à la théorie de Chauveaud. Nous allons tenter d'y répondre, en montrant qu'elles ne comportent aucun argument décisif contre la phyllorhize, bien qu'elles soient de nature à modifier certains points de détail. D'autre part nous serons contraint, pour les repousser, de recourir parfois à des interprétations qui nous sont personnelles et contre lesquelles nous ne pouvons pas affirmer que Chauveaud n'aurait pas protesté.

Certains auteurs ne peuvent admettre que, dans le développement, la feuille précède la tige. Ils invoquent le bourgeon

[1] Plusieurs de ces objections nous ont été proposées, à la suite d'une causerie que nous fîmes sur la phyllorhize, le 22 avril 1938, par M. H. Spinner, professeur de botanique à l'Université de Neuchâtel ; nous saisissons cette occasion pour le remercier vivement de l'intérêt bienveillant qu'il a témoigné à ce travail.

terminal dans lequel une partie axiale paraît vraiment précéder les ébauches foliaires. Remarquons tout d'abord qu'en choisissant pour point de départ le bourgeon terminal, les adversaires de Chauveaud commencent bien tard l'étude du développement. C'est méconnaître le rôle de l'accélération basifuge et s'exposer dès lors à commettre — sur le plan morphologique — les mêmes erreurs que les anciens botanistes, lorsqu'ils prenaient des plantules trop âgées pour en décrire les vaisseaux. Chauveaud a parfaitement démontré que le bourgeon terminal résulte de la transformation d'un bourgeon primitivement latéral sous l'influence de l'accélération basifuge [1]. Si l'on examine une plantule très jeune [2], on voit qu'elle se compose d'une petite racine : la rhize, d'une feuille : la phylle, située *dans le prolongement de cette dernière*, et d'un bourgeon latéral de méristème. A ce stade donc il n'y a pas de tige. Celle-ci se forme par la suite et progressivement, par l'élongation et la fusion des bases de phylles ou caules.

Or il importe de ne pas confondre, même dans le bourgeon terminal, la tige avec le tissu indifférencié qui en constitue le sommet. Ce tissu méristématique est naturellement antérieur aux phylles, mais Chauveaud n'a jamais prétendu le contraire.

Il importe de serrer le problème de plus près, car, dans ces questions subtiles d'antériorité, on s'aperçoit souvent qu'un défaut de précision dans la terminologie crée les pires malentendus. Il est bien évident qu'un méristème est toujours antérieur aux tissus différenciés qui procèdent de lui. Mais, pendant que se passe cette différenciation, le méristème se divise et se rajeunit, en sorte que les cellules qui le composent à un moment donné ne sont pas les mêmes qui ont servi de point de départ aux tissus définitifs. Elles ont pris naissance après celles-ci et leur sont postérieures. C'est qu'un méristème, tout comme une dérivée en mathématique, est une « fluxion », c'est-à-dire quelque chose qui varie sans cesse. Il y a confusion parce que les uns parlent du méristème en général et les autres du méristème à un moment donné. Jamais Chauveaud n'a soutenu que le bourgeon méristématique était postérieur à la phyllorhize qui en dérivait. Il s'est contenté de dire fort justement que ce bourgeon représente « ce qui reste de méristème après la formation de la phylle et de la rhize ». L'objection relative à ce bourgeon étant écartée, il n'en reste pas moins que la tige elle-même est *postérieure* aux phylles, puisqu'elle résulte de la croissance intercalaire de leurs bases. Or cette croissance ne peut avoir lieu avant la formation des phylles elles-mêmes.

[1] G. Chauveaud, 1911, p. 56 et sq.

[2] Il est préférable de s'adresser à une monocotylée. En effet, chez les polycotylées, les premières phyllorhizes étant simultanées, le bourgeon présente dès le début une apparence terminale. Mais il n'y a aucune raison d'admettre que, dans ce groupe, le schéma général du développement soit bouleversé.

Malgré l'obscurité qui règne encore sur l'origine des Monocotylédones, il semble bien, depuis les travaux de Miss Sargant et de Hill, remarquablement analysés par Lotsy, que ce groupe est issu de Dicotylédones comme les Ranales ou les Piperales, partant qu'il est d'origine récente.

Or d'aucuns prétendent que la théorie de Chauveaud contredit l'hypothèse de Miss Sargant, et que la phyllorhize se trouverait en mauvaise posture le jour où cette dernière recevrait des faits une éclatante confirmation. Cette critique ne nous paraît pas justifiée. Chauveaud ne s'est guère aventuré dans les questions de phylogénie, toutefois il importe de rappeler ici que l'évolution vasculaire découverte par lui, bien loin de détruire la thèse de l'origine récente des Monocotylédones, en vérifie remarquablement les vues générales. Nous savons en effet que l'évolution du faisceau, débutant chez les Cryptogames par la phase centrique, ne s'arrête pas à la phase superposée mais se poursuit dans les deux phases périphérique et concentrique qui, de toute évidence, marquent son terme actuel et son apogée. Or seules entre toutes les plantes, les Monocotylédones montrent dans leur tige les structures périphérique et concentrique. Si les Monocotylédones, suivant l'opinion de Hill, sont des Dicotylédones qui ont perdu leur cambium, les phases périphérique et concentrique résulteraient, comme le remarque Chauveaud, de l'activité compensatoire d'un méristème intrafasciculaire à vie prolongée. Tout cela prouve bien que les Monocotylédones se sont écartées du type général des Dicotylédones et des Gymnospermes et ont « innové » des structures qui par ailleurs semblent le prolongement logique de l'évolution vasculaire.

Mais il y a bien quelque chose dans la théorie de Chauveaud qui, à première vue, semble exclure du domaine des hypothèses légitimes l'origine récente des Monocotylédones : une plantule de Dicotylédone est formée de phyllorhizes associées dès le début et simultanées ; il n'est donc pas logique d'admettre qu'elle ait précédé dans le temps la plantule de Monocotylédone, réduite à une phyllorhize unique. Ce point de vue est évidemment trop sommaire et ne résiste pas à un examen sérieux des faits. Tout d'abord, les Gymnospermes qui sont antérieures aux Monocotylédones (la paléontologie ne laisse pas de doute à cet égard) sont formées, dès le début, de phyllorhizes associées. Elles en comprennent même un plus grand nombre que les Dicotylédones. La plantule d'une Fougère, il est vrai, ne comporte qu'une phyllorhize. Ceux qui croient que l'évolution suit une marche ascendante uniforme et à sens unique ne manqueront pas de crier que la théorie de Chauveaud mène à une impasse. En effet, que la phyllorhize à l'état isolé ait existé ou non, il semble logique d'admettre que les végétaux à phyllorhizes successives ont précédé ceux dans lesquels les premières phyllorhizes sont simultanées. Or voici que parmi les végétaux les plus jeunes

(Monocotylédones) on retrouve le type ancestral. Cette circonstance ne nous étonne pas, car nous croyons que l'idée d'un progrès continuel doit être remplacée par celle d'un équilibre ou balancement au cours des âges entre des tendances opposées ou simplement différentes. Les deux tendances qui s'opposent ici sont la tendance à l'isolement des phyllorhizes et celle qui les associe de plus en plus étroitement. La première conduit au type monocotylé, la seconde au type polycotylé. L'idée qu'il convient d'opposer ces deux types végétatifs était apparue à Chauveaud. Il l'a exposée dans un article qui n'a pas été assez remarqué [1]. Nous croyons nécessaire de reprendre cette notion et de lui donner un sens à la fois plus étendu et plus profond. Chauveaud avait compris que les types monocotylé et polycotylé représentaient deux formes de sociétés phyllorhiziennes douées chacune d'un dynamisme particulier et capables de se faire concurrence. Selon lui, le type monocotylé serait en voie d'acquérir la prépondérance dans le monde des plantes vasculaires, le type polycotylé appartenant surtout au passé. Chez les Cryptogames vasculaires, en effet, le type polycotylé très abondant au Primaire avec les Calamites, les Sphénophylles, etc., n'est plus guère représenté aujourd'hui. La plupart des Gymnospermes appartiennent aux temps révolus, par contre les Monocotylédones sont en train d'acquérir une très grande extension avec des familles comme les Graminées ou les Cypéracées. La « polycotylie » tend à créer des végétaux puissants par leur taille et leur durée ; le plus souvent ligneux, ceux-ci conquièrent l'espace « en hauteur », et sont presque dépourvus de reproduction végétative [2]. Les monocotylées au contraire, plus modestes dans leurs dimensions, sont extrêmement prolifiques — si l'on peut employer cette expression lorsqu'il s'agit de rejetons asexués — et, grâce à leurs innombrables racines adventives, envahissent de grands espaces où leurs stolons et rhizomes prolongent à l'infini la vie de l'individu. Il y a donc une différence dans la façon dont les plantes vasculaires ont résolu le problème de la lutte pour l'existence : les polycotylées le résolvent par la durée de l'individu, les monocotylées par son rajeunissement perpétuel. Ce comportement différent en face des mêmes nécessités se traduit, pensons-nous, par la tendance à l'union ou au contraire à l'isolement des phyllorhizes dont l'ensemble constitue la plante. De là dérivent toutes les propriétés morphologiques et anatomiques des polycotylées et des monocotylées. Chez les premières, les phyllorhizes sont étroitement associées. Il en résulte d'abord la simultanéité des phyllorhizes initiales (polycotylie), la durée de la racine principale, la rareté des racines adventives. Au point de vue anatomique, les faisceaux des phylles successives auront tendance à

[1] *Bull. Soc. bot. de France*, t. LXXI, 1924, p. 580-589.
[2] Nous n'envisageons pas ici la reproduction sexuelle.

se grouper régulièrement *(monostélie)*, puis à se réunir par une assise génératrice commune (cambium), enfin à perdre toute individualité au milieu d'une couche uniforme de tissus secondaires. Il est intéressant de noter que les Gymnospermes, dont les plantules sont formées d'un grand nombre de phyllorhizes soudées, sont presque toutes ligneuses. Rien ne montre mieux, à notre avis, le lien profond qui existe entre le nombre des cotylédons et l'apparition de formations secondaires importantes [1]. Chez les monocotylées, les phyllorhizes tendent nettement à se séparer et à reprendre leur autonomie. Les premières d'entre elles ne sont pas simultanées, les suivantes conservent presque toujours leurs rhizes (racines adventives). En outre, les faisceaux des différentes phylles restent isolés et ne s'unissent pas aux voisins par un cambium (*polystélie* des Fougères ou *monostélie* avec faisceaux dispersés des Monocotylédones).

La présence d'un endoderme particulier autour d'un faisceau ou d'un groupe de faisceaux (stèle) ne traduit — à notre sens — qu'un degré de plus dans l'isolement des phyllorhizes.

Nous comprenons maintenant comment l'on peut concilier la théorie de Chauveaud avec les hypothèses de Miss Sargant et de Hill. Les Dicotylédones représentent par rapport aux Gymnospermes un affaiblissement de la polycotylie. Quant aux Monocotylédones, c'est un rameau latéral des Dicotylédones, revenu à la monocotylie. La tendance à l'isolement des phyllorhizes se marquerait d'abord par la perte du cambium et la disposition désordonnée des faisceaux qu'on observe chez certaines Ranales, les faisceaux parfois s'entourant d'un endoderme particulier (*schizostélie* des Nymphéacées). Cette tendance apparaîtrait aussi dans le défaut de simultanéité des premières phyllorhizes.

On ne sait pas encore bien ce que représente le cotylédon unique des Monocotylédones. Tout en réservant l'avenir, il semble qu'on peut faire à ce sujet, avec Lotsy, les suppositions suivantes : 1° l'un des cotylédons d'une Dicotylédone se transforme en suçoir, l'autre en feuille assimilatrice (opinion de Hill, basée sur l'étude des Pipéracées géophiles); 2° l'un des cotylédons est très réduit, l'autre se transforme en suçoir (cas voisin du précédent, Graminées) ; 3° l'un des cotylédons se développe tellement en un organisme d'assimilation qu'on ne peut plus le reconnaître (Lotsy); 4° les deux cotylédons se soudent en un seul (Miss Sargant). Dans les trois premiers cas, l'origine des Monocotylédones par hétérocotylie fait apparaître l'indépendance des deux premières phyllorhizes, laquelle peut se traduire par un simple décalage dans le temps et l'espace, ou par une véritable différenciation morphologique.

Par contre, la théorie de la phyllorhize nous paraît difficile

[1] La relation entre la polycotylie et le développement des formations secondaires a été niée par P. Bugnon (*Bull. Soc. bot. de France*, 1923, p. 837), à notre avis sans fondement.

à concilier avec l'hypothèse de la syncotylie. Mais à supposer même que celle-ci se vérifiât dans quelques cas, son extension à tout le groupe des Monocotylédones n'en constitue pas moins une supposition absolument gratuite et même peu probable (Lotsy).

Enfin on a objecté à Chauveaud les découvertes récentes de la paléontologie et plus particulièrement les travaux sur la flore dévonienne. En Angleterre, M. Bower en a tiré des conséquences favorables aux théories caulinaires qui rendent à la tige une importance primordiale dans l'architecture de la plante vasculaire.

Au cours de ces dernières années, on a découvert en effet une série de genres tels que les Rhynia et les Hornea, offrant l'aspect de plantes vasculaires très primitives. Ces cryptogames fossiles se composent d'axes dichotomisés, dépourvus de feuilles [1] et portant des sporanges terminaux. Ils ont un rhizome garni de rhizoïdes, et une couche de liber entourant un bois central. L'absence de feuilles, la présence d'axes ressemblant tout à fait à des tiges semblent prouver que, dans le développement phylogénique tout au moins, la tige précède la feuille. Nous voici assez loin de la phyllorhize !

On pourrait interpréter les axes des Psilophytes comme des formations encore mal différenciées, d'où procéderaient à la fois les tiges et les feuilles. Mais cette hypothèse impliquant l'origine simultanée de la tige et de la feuille est contraire à la théorie de Chauveaud. En effet, il n'y a aucune raison pour accorder à la tige une origine indépendante chez les Psilophytes, alors qu'on la lui refuse chez toutes les autres plantes vasculaires. Cette objection sans doute assez importante va-t-elle nous obliger à rejeter la théorie de la phyllorhize ? Nous ne le pensons pas. Avant d'indiquer comment il est possible de concilier les découvertes de la paléontologie avec les observations anatomiques et embryologiques de Chauveaud, nous voudrions faire quelques remarques sur la portée de l'objection. Il ne faut pas oublier que les résultats de la paléobotanique doivent être accueillis avec une très grande prudence. On sait qu'ils sont lacunaires et que des flores entières d'espèces intéressantes ont pu disparaître sans laisser de traces. Il semble bien que les Rhyniales sont des plantes primitives et non des formes dégradées par le saprophytisme comme l'avait avancé Chauveaud [2]. C'est du moins l'opinion de M. R. Kräusel qui les a étudiées dans le Dévonien inférieur et moyen de la province rhénane, où elles sont associées à d'autres formes beaucoup plus évoluées dont plusieurs possèdent des feuilles développées. Mais il n'est pas du tout certain qu'elles soient les ancêtres communs de toutes les plantes vasculaires.

Certains auteurs pensent que la théorie de Chauveaud, si

[1] Des genres d'apparence voisine ont cependant de petites feuilles, d'autres encore de simples émergences.

[2] Chauveaud a tenté aussi d'interpréter les Rhyniales en admettant que dans ces végétaux la phylle est réduite à sa caule.

remarquable lorsqu'il s'agit d'interpréter les structures des plantes actuelles, pourrait bien ne pas s'appliquer à tous les végétaux fossiles et qu'il ne faut pas lui conférer un caractère trop général[1]. Cette voie nous paraît dangereuse, car admettre avec Kräusel que la feuille dérive de l'émergence des Psilophytes, née elle-même sur un axe primitivement lisse, c'est embrasser l'une quelconque des théories caulinaires et il ne serait pas logique de renoncer ensuite à cette attitude pour aborder les autres groupes de plantes vasculaires. Or nous avons vu les difficultés que rencontrent les théories caulinaires dans l'interprétation des plantes vasculaires actuelles. D'ailleurs Chauveaud est explicite lorsqu'il affirme « qu'il est plus simple et en même temps plus conforme aux faits d'attribuer à toutes les plantes à racine un mode de formation unique. »

Nous plaçant sur un terrain purement logique, nous croyons que l'on peut concilier les données actuelles de la paléontologie avec les observations de Chauveaud en supposant que les Rhynia et Hornea ne sont pas des plantes vasculaires comme les autres, mais des phyllorhizes isolées et différenciées. La plante vasculaire la plus primitive, dont nous n'avons pas conservé de traces, serait formée d'une partie aérienne verte capable de porter des sporanges et d'un organe d'absorption rudimentaire. Ce serait en somme une phyllorhize ressemblant à un sporogone de Muscinée. Il ne faut pas trop s'étonner si nous assimilons à une phylle, donc à une feuille « sensu lato » l'axe cylindrique du sporogone. Nous croyons en effet qu'entre tige et feuille, la véritable différence n'est pas une question de forme, mais que la feuille est un organe simple, qui peut d'ailleurs être cylindrique et prendre l'aspect d'un axe, tandis que la tige est complexe, toujours formée de bases de feuilles concrescentes. Si le pédicelle du sporogone est allongé, c'est qu'il sert avant tout à porter des sporanges et qu'il a peu de fonctions assimilatrices, ce rôle étant rempli par le gamétophyte Mousse. Quand les plantes vasculaires primitives ont commencé à se perfectionner, la phylle ayant d'abord l'apparence d'un axe s'est différenciée en une partie élargie assimilatrice ou feuille et en une partie basilaire servant avant tout à la croissance : la caule. Mais chez les Rhynia et Hornea elle aurait gardé sa nature axiale tout en se ramifiant. Notons qu'elle continue à porter des sporanges terminaux, ce qui rappelle évidemment les Mousses (Kräusel). Quant aux émergences que les axes peuvent porter et « où ne pénètre pas le faisceau » et même aux « feuilles » des espèces voisines, nous ne les considérons pas comme des feuilles véritables, pas plus que sont des feuilles les ramifications d'un thalle de Phéophycée ou d'Hépatique. Nous croyons qu'il faut définir les feuilles comme les organes qui par fusion et concrescence

[1] Cf. la notice de M. H. Chermezon.

de leurs bases constituent la tige. Donc la partie aérienne d'une Psilophyte représente pour nous une feuille ramifiée — si bizarre que cette opinion puisse paraître — et la plante entière une phyllorhize différenciée. Un argument en faveur de cette supposition nous est fourni par la petitesse de ces végétaux, car il ne faut pas oublier que les Rhynia n'ont pas plus de quelques centimètres de haut.

Cela implique d'autre part une définition des plantes vasculaires basée avant tout sur le mode de croissance. D'après Chauveaud, l'architecture d'un végétal vasculaire est caractérisée avant tout par la formation répétée, aux dépens d'un méristème, d'un nombre indéfini d'éléments ou plantules. Tandis que le méristème d'une Algue brune, par exemple, édifie en quelque sorte d'un seul jet et dans une seule direction une plante qui peut d'ailleurs se dichotomiser, la croissance d'une Fougère aux dépens de son méristème rappelle le mode sympodique. Le méristème initial produit une première phyllorhize dont la croissance est définie, il est rejeté latéralement et dans cette position produit la deuxième phyllorhize, qui cesse bientôt de croître, tandis que le bourgeon méristématique latéral édifie la troisième phyllorhize et ainsi de suite. La cause de cette nouvelle orientation du développement, que présentent les plantes vasculaires, pourrait bien être recherchée dans le haut degré de différenciation de la plantule issue du premier méristème et particulièrement dans la présence de vaisseaux. La phylle prenant le caractère d'une feuille, les éléments destinés à la croissance et à l'édification du végétal se réfugient dans un bourgeon latéral et n'ont pas d'autre ressource pour accroître le corps de la plante que de construire une seconde plantule identique à la première. Celles-ci se fusionnent ensuite plus ou moins comme nous l'avons vu plus haut. Mais les premières plantes terrestres formées d'une phyllorhize unique et rudimentaire ont pu laisser des descendants différenciés et évolués qui seraient les Rhyniales du Dévonien. Ces dernières ne seraient donc pas les ancêtres directs des plantes vasculaires actuelles.

Il est bien évident que ces suggestions ont un caractère absolument hypothétique, mais elles nous paraissent, dans l'état actuel de nos connaissances, le seul moyen pour un partisan des théories de Chauveaud de sortir de l'impasse où peuvent le mener certaines découvertes de la paléontologie.

Mais n'oublions pas qu'en répondant à ces dernières objections, nous nous sommes éloigné quelque peu des faits d'observation sur lesquels repose la théorie de la phyllorhize. Ceux-ci ont d'ailleurs été l'objet de certaines critiques que nous nous faisons un devoir de signaler brièvement. Plusieurs auteurs ont mis en doute l'accélération basifuge [1], et font intervenir la crois-

[1] P. Bugnon. Cf. la liste des ouvrages consultés.

sance intercalaire comme cause unique des dislocations et suppressions de vaisseaux dans l'axe hypocotylé et dans le cotylédon. Chauveaud nous paraît avoir répondu à ces allégations d'une façon satisfaisante[1]. D'autre part, Dauphiné a réussi à obtenir expérimentalement le phénomène d'accélération dans une radicule sectionnée près de sa pointe[2]. Il ne peut être question dans cette expérience de croissance intercalaire. D'ailleurs l'accélération basifuge a reçu encore une autre confirmation. Il s'agit de l'important travail de Maurice Lenoir sur l'évolution du tissu vasculaire chez quelques plantules de Dicotylédones. Cet auteur, qui n'est pas entièrement d'accord avec Chauveaud, reconnaît l'existence des phénomènes d'accélération, dont il donne une démonstration très précise. Contrairement à l'opinion de Chauveaud, Lenoir croit que la cause de la disparition des vaisseaux alternes primitifs, dans le développement d'une plantule, est due avant tout à l'apparition d'un massif parenchymateux procambial, d'origine péricyclique, en face des pôles ligneux[3]. Nous n'avons pas le droit de trancher la question, mais nous ne croyons pas que la preuve de Lenoir soit absolue. Lenoir n'a étudié que des plantules de Dicotylédones, donc possédant un cambium, et, comme il le reconnaît lui-même, le massif parenchymateux péricyclique est en relation étroite avec la zone cambiale « dont il est impossible de le distinguer »[4]. Ce massif ne serait-il pas dû tout simplement à ce fait d'accélération si souvent décrit par Chauveaud : l'apparition hâtive et précoce des tissus secondaires ? Dans ce cas, ils ne seraient pas la cause de la disparition des vaisseaux centripètes, mais un phénomène accompagnant cette dernière et du même ordre. Un moyen de trancher la question serait, nous semble-t-il, d'étudier ce qui se passe chez les Monocotylédones. Ces plantes présentent-elles aussi le massif parenchymateux que Lenoir a décrit chez quelques Dicotylédones ?

Le principal mérite du remarquable travail de Lenoir est d'avoir montré que la théorie de Chauveaud sur les relations qui existent entre les systèmes vasculaires du cotylédon et de la radicule n'est pas absolument générale. Dans le *Cucumis*, les résultats de Lenoir confirment tout à fait les observations de Chauveaud. Mais dans certaines plantes, d'ailleurs accélérées, comme les *Veronica*, il y aurait identité presque complète entre le faisceau de la radicule et celui du cotylédon, le changement d'orientation s'effectuant par un phénomène de rotation et sous l'influence du massif parenchymateux procambial. Ces derniers faits confirment donc la théorie de la rotation de G. Bonnier, ils paraissent indiscutables. Mais en regard des très nombreuses

[1] G. Chauveaud. *C. R. Acad. des Sciences,* 1922, t. 174, p. 1487-1489.
[2] Cf. aussi l'intéressant travail de Mlle Fourcroy.
[3] Il serait intéressant d'étudier la cytologie des vaisseaux au moment de leur disparition, pour voir s'ils sont vraiment résorbés et digérés ou simplement détruits par écrasement.
[4] P. 98.

plantes décrites par Chauveaud et vérifiant sa théorie, il resterait à voir s'il existe beaucoup d'exemples comparables à ceux des Veronica, Lamium, Urtica, etc. Enfin ceux-ci pourraient être des cas-limites, dans lesquels l'accélération se manifestant par l'apparition très précoce des formations secondaires, et repoussant les vaisseaux alternes vers le centre, rendrait ceux-ci utilisables dans leur nouvelle position, et inutile par conséquent la formation des vaisseaux intermédiaires et superposés habituels. Ce serait un perfectionnement, non sans rapport avec la position systématique élevée de la plupart de ces plantes.

P. Bertrand a mis en doute l'évolution vasculaire. Les faits que cette notion coordonnait dépendent pour lui de causes physiologiques et géométriques. Inspirée des découvertes de Bower, de Leclerc du Sablon et aussi du travail de Lenoir, interprété d'une façon, à notre avis, un peu unilatérale, sa conception se résume bien dans cette phrase de l'auteur: « la structure est partout et constamment en harmonie avec les besoins immédiats de la plante». L'étude de Bertrand est fort intéressante et l'auteur a bien raison d'insister sur le côté physiologique de la question. Toutefois ses conclusions nous paraissent quelque peu optimistes. Admettre avec Bonnier et Lenoir que le bois est alterne dans la racine pour être plus près des poils absorbants, superposé dans la feuille pour être plus près du tissu palissadique, nous semble une supposition vraisemblable quoique fort teintée de finalisme. Bertrand nous paraît attribuer trop d'importance à la plasticité des végétaux, pas assez à l'hérédité. Or l'existence des végétaux peu accélérés *(Cnicus)*, la présence incontestable de vaisseaux alternes primitifs [1] dans le cotylédon, montrent nettement la conservation dans le développement ontogénique de phases ancestrales, sans utilité apparente pour le végétal.

Pour terminer, n'oublions pas que la théorie de Chauveaud ne doit pas prendre un caractère dogmatique. Comme toute théorie scientifique, elle sert avant tout à coordonner les faits et à leur donner une enveloppe logique qui doit garder son élasticité. Elle s'est d'ailleurs révélée très féconde, et il semble bien que dans l'état actuel de nos connaissances, et comme l'affirmait dernièrement l'éminent professeur à la Sorbonne, M. A. Guilliermond, « elle est la plus claire pour expliquer l'architecture des plantes vasculaires ».

[1] Cf. le travail de G. Bouvrain. Voir : ouvrages consultés.

Ouvrages consultés.

BERTRAND, P. Anatomie et ontogénie comparées des végétaux vasculaires. *Bull. Soc. bot. de France*, 1937, p. 515-529.

BERTRAND, P. Isolement précoce de tous les grands groupes de végétaux vasculaires. *Bull. Soc. bot. de France*, 1937, p. 713-720.

BERTRAND, P. Quatre observations fondamentales pour la compréhension de l'organisation des végétaux vasculaires. *C. R. Acad. des Sciences*, 1936, p. 106.

BERTRAND, P. Sur les plantules des Angiospermes, Fougères, Lycopodes. *C. R. Acad. des Sciences*, 1936, p. 204.

BERTRAND, P. & CORSIN, P. Sur l'indépendance relative des grands groupes de végétaux vasculaires. *C. R. Acad. des Sciences*, 1936, p. 465.

BONNIER, G. Cours de Botanique. 1930.

BOUVRAIN, G. Sur l'accélération basifuge du développement vasculaire dans l'Helianthus annuus var. uniflorus. *Bull. Soc. bot. de France*, 1924, p. 293.

BOWER. L'origine des végétaux vasculaires peuplant la surface des continents. Conférence de 1929 traduite par P. Bertrand. *Revue générale de botanique*, 1931, t. 43.

BUGNON, P. Sur la ramification dichotome dans les cotylédons. *C. R. Acad. des Sciences*, t. 174, 1922, p. 1194.

CHODAT. Principes de Botanique. Genève, 1920.

CHAUVEAUD, G. L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. *Ann. des Sciences nat.*, 9me série, 1911.

CHAUVEAUD, G. Le type cycadéen et la phylogénie des Phanérogames. *Bull. Soc. bot. de France*, t. LIX, 1912.

CHAUVEAUD, G. La constitution et l'évolution morphologique du corps chez les plantes vasculaires. *C. R. Acad. des Sciences*, t. 158, 1914, p. 343.

CHAUVEAUD, G. Les Monocotylédones et les Dicotylédones possèdent le même type vasculaire. *Bull. Soc. bot. de France*, t. LXVI, 1919.

CHAUVEAUD, G. La constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie. Payot, 1921.

CHAUVEAUD, G. Une question préalable à M. Gravis. *Bull. Soc. bot. de France*, 1922, p. 771-776.

CHAUVEAUD, G. Dans le monde des plantes vasculaires, le type unicotylé serait en voie d'acquérir la prépondérance. *Revue générale de botanique*, 1923, t. XXXV, p. 440-454.

CHAUVEAUD, G. Sur les tentatives répétées d'altération de la phyllorhize. *Bull. Soc. bot. de France*, 1924, p. 289-292.

CHAUVEAUD, G. La tige est une formation complexe qui résulte de la coalescence des caules. *Bull. Soc. bot. de France*, p. 580.

CHAUVEAUD, G. Sur les conséquences fâcheuses des séparations arbitraires en embryogénie. *Bull. Soc. bot. de France*, 1925, t. LXXII, p. 118.

CHAUVEAUD, G. Les objections formulées contre la phyllorhize ne sont pas justifiées. *Rev. gén. de bot.*, 1930, p. 185.

CHAUVEAUD, G. Remarques sur une conception nouvelle de la morphologie végétale. *Rev. gén. de bot.*, 1930, p. 313.

CHAUVEAUD, G. Une présentation fantaisiste de la phyllorhize et de l'évolution vasculaire. *Rev. gén. de bot.*, 1931, p. 87.

CHAUVEAUD, G. Le bois centripète des Cycadées est une formation spéciale... *Rev. gén. de bot.*, 1931, p. 191.

CHAUVEAUD, G. Il faut chercher dans la racine le point de départ de l'évolution vasculaire et non de la plante vasculaire. *Bull. Soc. bot. de France*, 1931, p. 196.

CHERMEZON, H. Notice sur G. Chauveaud. *Rev. gén. de bot.*, t. 46, 1934.

DAUPHINÉ, A. Sur la valeur des formations libéro-ligneuses supplémentaires chez certaines Monocotylédones. *Ann. des Sciences nat.*, 1916, série IX, t. XX.

DAUPHINÉ, A. Sur l'existence de l'accélération provoquée expérimentalement. *Bull. Soc. bot. de France*, 1922, p. 781.

DAUPHINÉ, A. Notions d'anatomie des plantes vasculaires. Paris, chez Tournier & Constans.

FOURCROY, Mlle M. Influence de divers traumatismes sur la structure des organes végétaux à évolution vasculaire complète. Thèse de la Fac. des Sciences de Paris, 1937.

KRÄUSEL, R. Neue Untersuchungen zur paläozoischen Flora: Rheinische Devonfloren. *Ber. der Deutsch. Bot. Gesell.*, 1936, S. 307.

LENOIR, M. Evolution du tissu vasculaire chez quelques plantules de Dicotylédones. *Ann. des Sciences nat.*, série X, 2, 1920, p. 1 à 123.

LOTSY, J.-P. Vorträge über botanische Stammesgeschichte IIIer Band, I. Teil. Jena, 1911.

VAN TIEGHEM, PH. Traité de Botanique. Paris, 1891.

VAN TIEGHEM, PH. Eléments de Botanique. Paris, 1898.

Manuscrit reçu le 17 janvier 1939.