

Zeitschrift:	Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber:	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band:	26 (1971)
Heft:	1
Artikel:	Contribution à l'étude phyllotaxique de Phyllitis scolopendrium (L.) Newman
Autor:	Vindt-Balguerie, Emmeline
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-880306

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: 11.01.2026

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

Contribution à l'étude phyllotaxique de *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman

EMMELINE VINDT-BALGUERIE

RÉSUMÉ

L'auteur s'est occupée de la phyllotaxie du genre *Phyllitis*. Elle met en évidence le fait que les jeunes sporophytes ne possèdent que deux centres génératrices et deux hélices foliaires. Un troisième centre, engendrant une helice supplémentaire, apparaît ultérieurement lorsque les conditions de nutrition de la plante sont optimales; si, au contraire, ces conditions sont déficientes, les spécimens conservent deux hélices.

SUMMARY

The author has studied the phyllotaxis of the fern genus *Phyllitis*. She shows that the young sporophytes have but two leaf-generating centres and two leaf-helices. A third centre and helix appear subsequently under optimal nutrition conditions; else, the number of helices remains two.

ZUSAMMENFASSUNG

Verfasserin hat die Phyllotaxis der Farngattung *Phyllitis* untersucht. Sie zeigt, dass junge Sporophyten nur zwei Blattbildungszentren und zwei Blattwendeln besitzen. Unter optimalen Ernährungsbedingungen tritt später eine zusätzliche, dritte Wendel auf; sind die Bedingungen weniger günstig, so bleibt es bei zwei Blattwendeln.

L'étude de la disposition des feuilles sur la tige — ou phyllotaxie — a fait l'objet de nombreux travaux et suscité de nombreuses controverses. Plusieurs théories ont été avancées, en particulier celle de la spirale génératrice, demeurée classique jusqu'au moment où L. Plantefol (1946-1947) émit sa "théorie des hélices foliaires multiples", que nous nous bornerons, ici, à rapporter brièvement.

Plantefol démontre que les feuilles des Angiospermes sont disposées sur la tige suivant plusieurs hélices et naissent en contiguïté sur chaque hélice. Il y a autant de "centres génératrices" de feuilles que d'hélices; ils sont localisés dans une zone latérale, subterminale, à quelque distance du sommet: "l'anneau initial".

De nombreux travaux ont été effectués par la suite pour confirmer cette théorie, mais la plupart d'entre eux ont trait aux Phanérogames. Pour les Ptéridophytes, peu de recherches ont été faites dans ce domaine. Plantefol (1946-1947) ne fait qu'une seule allusion à ce groupe, avec les *Psaronius* (Marattiacées fossiles) qui posaient à la phyllotaxie classique un problème (il y avait des formes verticillées et des formes spiralées) que Plantefol explique ainsi: "Nous sommes là en présence de fougères à nombre d'hélices variable"; lorsque les hélices sont nombreuses, il y a tendance à la verticillation; la disposition est spiralée s'il y a trois hélices. Plantefol conclut: "Il est d'ailleurs probable que, durant sa croissance, la jeune tige s'enrichissait peu à peu d'hélices foliaires nouvelles...".

Mais la théorie de Plantefol a été mal accueillie par la plupart des auteurs étrangers, en particulier par Wardlaw et par Cutter (cités d'après Clowes 1961). Ces auteurs d'expression anglaise restent fidèles aux conceptions classiques: Voeller & Cutter (1959), puis Cutter (1964), trouvent par exemple chez *Dryopteris dilatata* (*Dryopteris aristata*) des échantillons à phyllotaxie bijuguée, d'autres à phyllotaxie spiralée (de la série 1, 3, 4, 7, 11...): certains spécimens bijugués deviennent spiralés au bout de plusieurs mois.

C'est en 1951 que G. Penon, pour la première fois, essaya d'étendre la théorie des hélices foliaires multiples aux Ptéridophytes vivantes en utilisant comme matériel d'étude deux Filicinées: *Polystichum filix-mas* et *Athyrium filix-femina*. Il ressort de son étude les constatations suivantes:

- On peut tracer 3.5 (8) parastiques; il existe "un nombre relativement petit d'hélices foliaires".
- Au cours du développement de la tige, le nombre des hélices peut diminuer ou augmenter.
- Il peut y avoir inversion du sens d'enroulement des hélices.

Poursuivant ses recherches, Penon (1959) étudie les bourgeons adventifs d'*Asplenium dimorphum* et constate qu'à leur base ces bourgeons possèdent une structure solénostélique qui se résout en une "dictyostèle distélique"¹ lors de l'apparition des feuilles. Penon conclut alors à la présence de deux hélices (dextres): "il ne peut pas y avoir plus de deux hélices foliaires, puisque la dictyostèle est demeurée distélique".

Chez les *Isoëtes*, Loiseau & Battut (1963) observent la présence de 2 ou 3 hélices foliaires pour *I. lacustris* et 3 ou 5 pour *I. echinospora* (le sens varie selon les individus).

Enfin, chez les Lycopodinées, Nougarède & Loiseau (1963), étudiant le *Lycopodium selago*, trouvent que les feuilles, disposées en des sortes de verticilles, sont insérées à des niveaux un peu différents (verticille imparfait). Si le verticille est hexamère, les auteurs trouvent 6 parastiques sénestres et 6 parastiques dextres (les feuilles sont contiguës par chevauchement): "le nombre des hélices est généralement le même que celui des feuilles dans le verticille et il n'est pas possible d'en préciser le sens."

¹ Il s'agit évidemment, en fait, d'une dictyostèle à deux méristèles.

Ces premiers résultats étant en accord avec la théorie de Plantefol, il nous a semblé intéressant de poursuivre une telle étude. Nous pensons avoir ainsi apporté une contribution en faveur de l'existence d'hélices foliaires chez les Filicinées.

Nous tenons à adresser l'expression de notre vive gratitude à M. le professeur J.-E. Loiseau pour l'accueil qu'il nous a réservé dans son laboratoire et les conseils qu'il nous a prodigués. Nous exprimons également nos remerciements bien sincères à M. le professeur Séchet, qui a mis une partie de la serre de son laboratoire à notre disposition.

Matériel d'étude

Les échantillons de fougère mâle et de fougère femelle utilisés par Penon (1951) ne présentaient pas tous le même nombre d'hélices ni le même sens d'enroulement. Bien que provenant de mêmes stations, ils peuvent être considérés comme des individus n'ayant pas forcément entre eux des liens de parenté. Aussi avons-nous jugé utile d'étudier des spécimens provenant d'un même pied-mère; ceux qui ont servi à notre étude sont des sporophytes assez jeunes de scolopendre, obtenus par culture à partir de la spore.

Les spores récoltées sur des frondes prélevées sur un même pied de scolopendre ont été stérilisées selon la technique de M^{me} Hurel-Py (1949) avant d'être semées, en décembre 1963, sur une solution nutritive de Moore gélosée à 1%. Au bout d'un mois environ, ces spores ont donné naissance à des prothalles qui ont subi des repiquages successifs (toujours sur milieu gélosé). Les jeunes sporophytes qui se sont développés après fécondation ont été repiqués en mars 1965, dans des bacs contenant de la perlite¹; ils possédaient alors environ sept feuilles. Ces bacs ont été placés dans une serre (sous tablette afin de soustraire ces jeunes plantes à un éclairage trop vif) où la température et l'humidité étaient sensiblement constantes: les jeunes fougères ont été arrosées périodiquement avec une solution de Knop. Toutefois, deux des échantillons étudiés ont été prélevés dans une population cultivée sans repiquage, sur une solution de Knop gélosée et maintenus au laboratoire, à la température ambiante.

Les plus petits échantillons ont été prélevés en juin 1965; nous avons attendu les mois de janvier et de février de l'année suivante pour avoir des sporophytes possédant beaucoup plus de feuilles. Il faut souligner que la croissance des fougères est lente: deux ans sont nécessaires pour obtenir une plante possédant une trentaine de feuilles. Cette lenteur est une des difficultés majeures que présente l'étude phyllotaxique de ce groupe.

¹La perlite donne un substrat à très faible teneur en éléments nutritifs, mais il est facile à manipuler et sa couleur blanche permet une meilleure observation des plantes. Formée à partir d'une roche volcanique acide, elle est très légère et a un bon pouvoir de rétention d'eau et d'aération; cf. Morrison & al. (1960).

échantillons	cultivés sur	nombre de feuilles (f)	hauteur de la tige en mm (h)	h/f	spirale onto-génique	élargissement de la tige	parastiques observées
1	gélose	9	3.5	0.38	sénestre	nul	2 D; 3 S
2	perlite	15	3.5	0.23	sénestre	f. 8 env.	2 D; 3 S; (5 D)
3	perlite	28	8	0.28	sénestre	f. 9 env.	2 D; 3 S; (5 D)
4	perlite	29	6	0.20	sénestre	f. 9 env.	2 D; 3 S; (5 D)
(5)	gélose	14	4.5	0.32	sénestre	nul	2 D; 3 S
(6)	perlite	18	5	0.27	sénestre	—	2 D; 3 S; (5 D)
(7)	gélose	12	4	0.33	sénestre	nul	2 D; 3 S

Tableau 1. — Caractéristiques générales des sporophytes étudiés.

Les échantillons qui n'ont pas été décrits en détail ont été mis entre parenthèses. Le système à 5 parastiques dextres (5 D), observé dans une partie seulement de la tige, a été mis entre parenthèses.

La morphologie des jeunes sporophytes est simple. Les tiges sont dressées, courtes et les feuilles qu'elles portent sont densément groupées; de tous les échantillons, ce sont ceux qui ont été cultivés sur gélose qui possèdent les feuilles les moins serrées (tableau 1, où l'on note que le rapport h/f est plus élevé chez ces échantillons). Les tiges, très étroites et cylindriques à la base, s'élargissent assez brusquement en un cône comme le montrent les fig. 2, 4, 6; aussi, notre premier travail a consisté, avant toute étude phyllotaxique, à repérer le niveau à partir duquel la tige s'élargit: il correspond environ à l'insertion de la huitième ou de la neuvième feuille (tableau 1).

Méthodes

Le bourgeon a été dénudé: les poils écailleux qui recouvrent les ébauches foliaires ont été enlevés à l'aide d'une pince et d'une aiguille très fines, avec beaucoup de précautions, sous la loupe binoculaire, souvent à très fort grossissement, en prenant soin de ne pas abîmer l'apex. Le sommet des bourgeons a ensuite été dessiné à fort grossissement à l'aide d'un tube à dessin; seuls les contours des ébauches foliaires et des feuilles les plus jeunes ont été représentés ainsi que la position des primordiums: pour ces derniers, nous conviendrons de les nommer *n* et *n-1* (*n* étant le plus jeune).

La tige de ces jeunes sporophytes étant très fragile, il n'est pas possible d'arracher les frondes; aussi, pour étudier la contiguïté des éléments foliaires, nous avons sectionné chaque fronde à sa base avec un fragment de lame de rasoir en allant de la face supérieure du pétiole (à ras de la tige) à sa face inférieure, c'est-à-dire au niveau de l'insertion de la racine située à la base de la feuille. La section ainsi obtenue correspondrait à une "cicatrice foliaire". Les frondes,

ou plutôt leur section¹, ont été numérotées à partir de la base de la tige (la feuille la plus âgée portera donc le n° 1). Nous avons observé avec une grande attention les frondes les plus âgées, souvent très difficiles à repérer, car elles pourrissent facilement. Nous avons ensuite établi la développée des tiges en dessinant le contour des "cicatrices foliaires": celles-ci sont étroites à la base de la tige, surtout pour les quatre premières feuilles, puis elles deviennent plus importantes au fur et à mesure que la tige s'accroît, exception faite pour les ébauches foliaires qui n'ont naturellement pas encore atteint leur complet développement.

Pour compléter cette étude morphologique, des coupes transversales ont été faites à main levée à deux niveaux successifs (environ 0.5 et 1 mm) sous l'apex des bourgeons une fois dénudés. Ces coupes, en général, ne nous ont pas apporté l'aide que nous espérions, car les ébauches foliaires sont très peu nombreuses sur ces jeunes plantes. C'est pourquoi, sur d'autres échantillons, de même provenance, nous avons fait des coupes transversales en séries (de 5μ d'épaisseur) dans l'apex, que nous avons colorées, les unes à l'hématoxyline, les autres au mélange pyronine-vert de méthyle, afin de localiser la position et le nombre de centres organogènes.

Etude morphologique

Les échantillons de scolopendre étudiés, âgés de six mois à deux ans, sont des sujets très jeunes loin de leur maturité, si l'on convient qu'il y a maturité lorsque les sporanges apparaissent. Pour chacun de ces échantillons nous avons utilisé le même plan d'étude, qui, s'il n'est pas original, permet, nous semble-t-il, une meilleure compréhension, du fait des répétitions que nous devrons faire. Auparavant, il nous semble utile de préciser le sens des termes que nous avons utilisés, selon l'acception de Plantefol (1947):

- primordium: petit mamelon méristématique indifférencié visible à la loupe binoculaire après avoir dénudé l'apex;
- ébauche de feuille: stade plus évolué; organe en forme de toute petite crosse ou de petite lame coudée vers le centre de l'apex, encore cachée par les poils écaillieux protecteurs.

Echantillon n° 1

Ce très jeune sporophyte qui ne possède que neuf feuilles épanouies, insérées suivant une spirale ontogénique sénestre, a été cultivé entièrement sur milieu nutritif gélosé. Il diffère des autres sujets cultivés sur perlite par une tige plus grêle, de forme à peu près cylindrique, à peine plus large au sommet (tableaux 1 et 2, fig. 1c).

¹En fait, la section intéresse, non seulement la base de la fronde, mais aussi, inévitablement, la base de la racine qui lui est intimement liée.

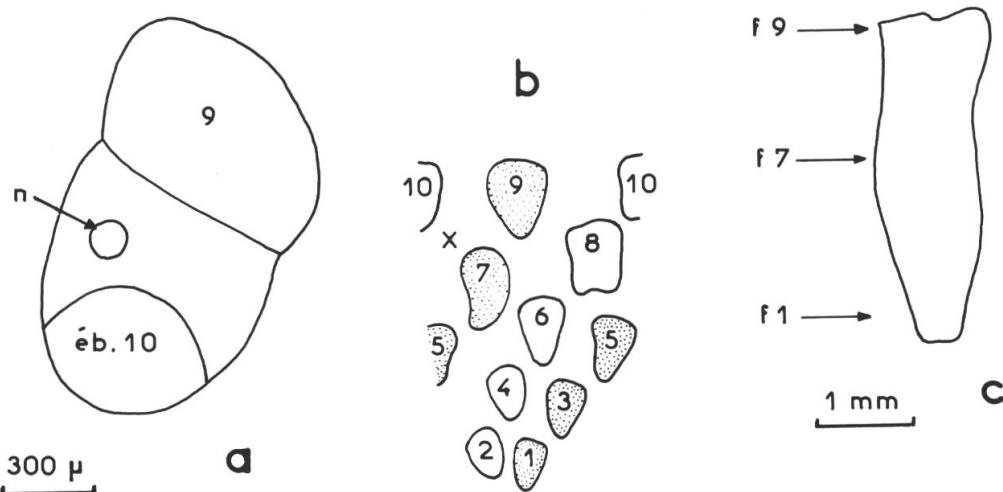


Fig. 1. — Jeune sporophyte (n° 1):
a, vue apicale du bourgeon; b, développée de la tige c avec tracé des deux hélices dextres en blanc et en pointillés; x marque une rupture de contiguïté sur l'une des trois parastichies sénestres (explications complémentaires dans le texte).

L'observation de la partie apicale de cette tige (représentée sur la figure 1a) nous montre la dernière feuille épanouie (9), l'ébauche de la feuille suivante (éb. 10) et un primordium (n). Le nombre de feuilles est trop réduit pour rechercher des tracés d'hélices.

La développée de la tige (fig. 1b) nous permet de tracer, de la base de la tige (c'est-à-dire des feuilles les plus âgées) au sommet, deux parastichies dextres, le long desquelles les feuilles sont contigües par juxtaposition: 1, 3, 5, 7, 9 / 2, 4, 6, 8, 10.

Il est aussi possible de tracer trois parastichies sénestres, (1, 4, 7, 10 / (2) 5, 8 / 3, 6, 9) mais il n'y a pas contiguïté entre les feuilles 7 et 10, ce qui exclut par conséquent la présence de trois hélices. Ainsi donc, ce très jeune sporophyte, à tige à peu près cylindrique, ne possèderait que deux hélices foliaires dextres.

Echantillon n° 2

Ce sporophyte, un peu plus âgé que le précédent, possède quinze feuilles disposées selon une spirale ontogénique sénestre.

Etude du bourgeon

Sur la figure 2a, nous avons représenté la très jeune feuille 15, l'ébauche de la feuille 16, les deux primordiums n et n-1 qui donneront respectivement les feuilles 18 et 17, ainsi que le contour des rachis¹ des feuilles 13 et 14.

Nous pouvons tracer soit deux parastichies dextres (D 1 et D 2) soit trois parastichies sénestres (S 1, S 2, S 3). C'est dans ce dernier système que la contiguïté par

¹ La base foliaire au niveau de son insertion sur la tige n'est pas, ici, plus large que le rachis.

juxtaposition est la mieux réalisée; en effet, pour le système à deux parastiques dextres, les feuilles 13 et 15 ne sont pas contigües. D'autre part il est intéressant de remarquer que les tangentes aux bords externes de deux feuilles contigües d'une même parastique sénestre, 15-18 pour S 3, 13-16 pour S 1 et 14-17 pour S 2, se coupent sensiblement au même point, dans une zone proche de l'apex; pour le système dextre il n'en est pas de même, leur point de rencontre est éloigné de l'apex.

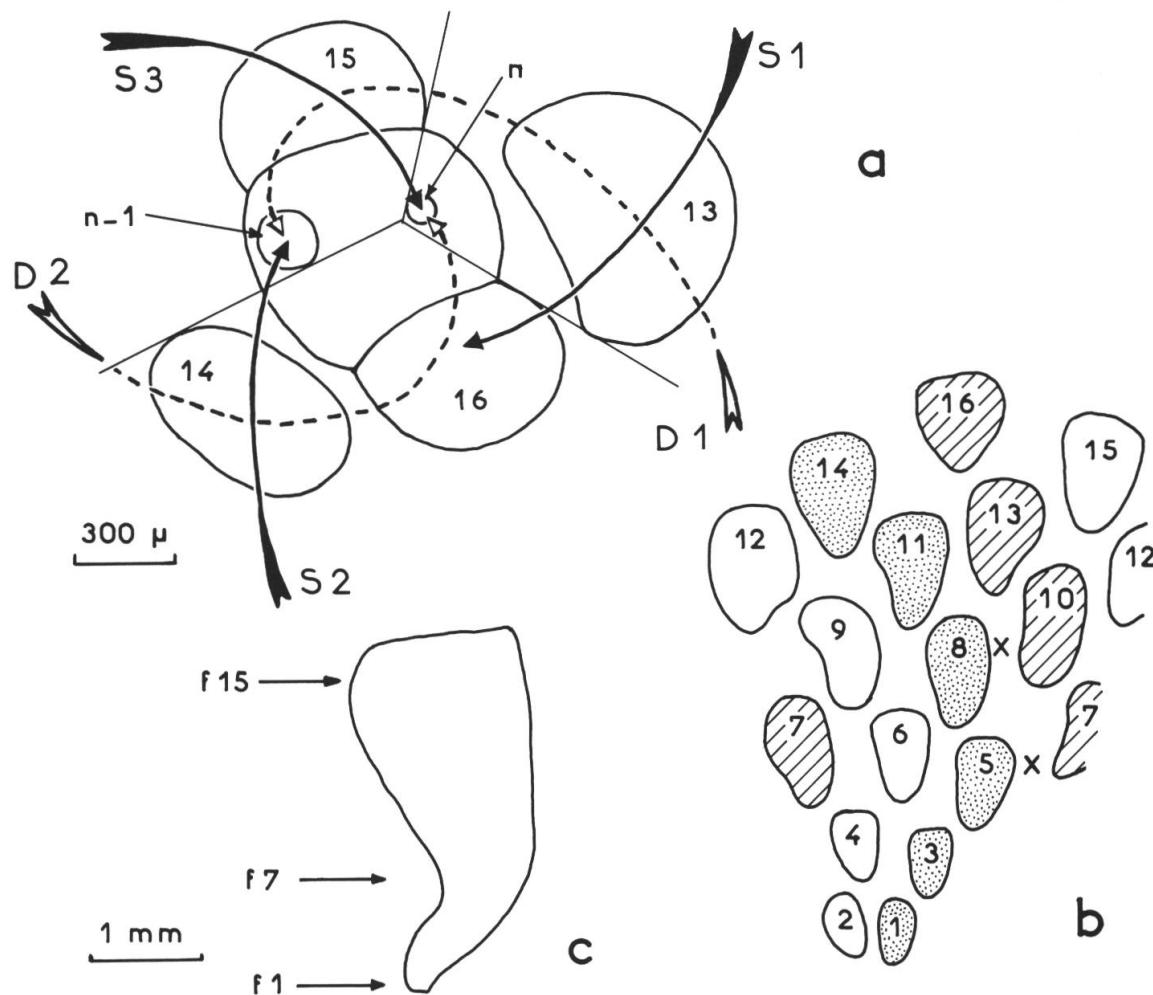


Fig. 2. — Echantillon n° 2:
a, coupe transversale faite à 0,5 mm du sommet avec report de la position des primordiums n et $n-1$, tracé de deux parastiques dextres (D 1 et D 2) et trois parastiques sénestres (S 1, S 2, S 3); b, développée de la tige avec tracé du passage de deux à trois hélices (\times correspond à une rupture de contiguïté); c, tige "décapitée" montrant l'accroissement brusque du diamètre au niveau de la feuille 7.

Développée de la tige

a) *Tracé des parastiques*

On peut tracer les trois systèmes suivants (fig. 2b):

- 2 parastiques dextres: 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15 / 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16; nous remarquons qu'à partir des feuilles 6 et 7 il apparaît un changement d'inclinaison de ces parastiques;
- 3 parastiques sénestres: 3, 6, 9, 12, 15 / 4, 7, 10, 13, 16 / 5, 8, 11, 14; il est difficile de placer les deux premières feuilles sur ces parastiques;
- 5 parastiques redressées: 5, 10, 15 / 6, 11, 16 / 7, 12 / 8, 13 / 9, 14; elles ne peuvent être tracées au niveau des premières feuilles.

Ainsi, il n'est pas possible de prolonger, de façon régulière, ces systèmes à 2, 3, 5 parastiques, sur toute la longueur de la tige, et, en outre, nous venons de mettre en évidence une complication de la phyllotaxie avec le niveau.

b) *Recherche des hélices*

A la base de la tige, il y a deux hélices foliaires: 1, 3, 5 et 2, 4, 6, car le tracé est régulier et il y a contiguïté. Puis, au niveau des feuilles 5 et 7 (de même entre 8 et 10) il y a rupture de contiguïté: on ne peut poursuivre le tracé des deux hélices dextres au-delà. Au-dessus, le tracé de trois hélices sénestres est possible: il est régulier et la contiguïté des feuilles est respectée; c'est le tracé le plus satisfaisant (nous n'avons pas recherché la présence de cinq hélices car le bourgeon possède trop peu de feuilles).

Cette tige possède donc deux, puis trois hélices avec changement de sens. En effet, il y a un argument en faveur de ce passage à trois hélices: l'augmentation du diamètre de la tige, que l'on observe aisément sur la figure 2b et c; le diamètre passe de 0.4 mm à la base à 1.1 mm au niveau de la feuille 9 comme on peut le voir dans le tableau 2, ce qui correspondrait au changement de pente signalé plus haut pour les deux parastiques dextres.

Pour savoir à quel moment est apparue la troisième hélice, nous ne pouvons que faire des hypothèses.

- Première hypothèse: deux centres génératrices fonctionneraient d'abord pour donner des feuilles disposées suivant deux hélices dextres, centre I (1, 3, 5) et centre II (2, 4, 6). Puis l'apparition d'un nouveau centre (III) serait à l'origine de la feuille 7 et il y aurait alors trois hélices de sens opposé.
- Seconde hypothèse: le centre III pourrait provenir du dédoublement du centre II après la formation de la feuille 4. La position des feuilles 5, 6 et 7, qui sont insérées à des niveaux très voisins, donc formées à des moments très proches, semble un argument en faveur de cette interprétation.

Echantillon n° 3

La tige de ce sporophyte est plus grande que celle des échantillons précédents et possède 28 frondes bien épanouies (tableau 1; fig. 3 et 4).

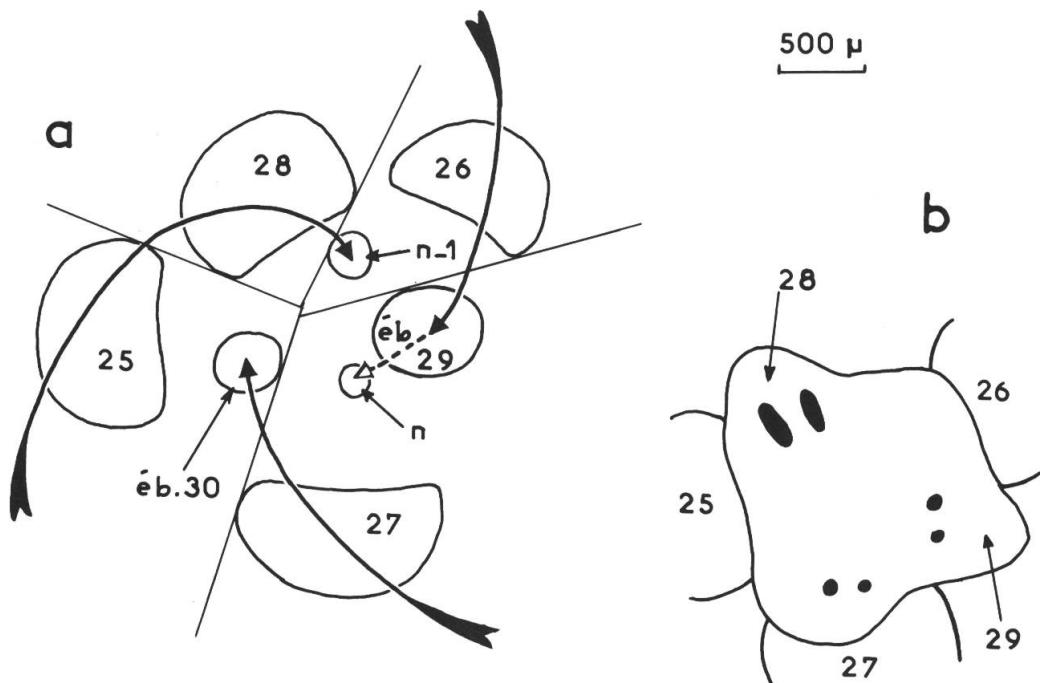


Fig. 3. — Echantillon n° 3:

a, vue apicale du bourgeon avec le tracé de trois hélices sénestres (n et $n-1$: primordiums);
b, coupe transversale à 0.5 mm environ sous l'apex, montrant les traces foliaires (noircies) de
trois feuilles consécutives et la non-contiguïté des feuilles 28, 25 et 27.

Disposition des feuilles dans le bourgeon

Une vue apicale (fig. 3a) nous montre la présence des deux ébauches des feuilles 29 et 30, de deux primordiums, ainsi que la section des quatre plus jeunes feuilles: tous ces éléments sont insérés selon une spirale ontogénique sénestre.

On ne peut concevoir deux hélices, car il y a un défaut de contiguïté d'une part entre les feuilles 25-27, 26-28, ce qui est confirmé par la coupe faite au niveau du rattachement de ces quatre feuilles (fig. 3b), d'autre part entre les feuilles 28-30 (fig. 3a).

Par contre, trois hélices sénestres sont possibles. En effet, les tangentes aux bords de deux feuilles consécutives d'une même hélice (fig. 3a) se coupent presque au même point, dans la région du centre de la tige. Mais un problème se pose alors, celui de la contiguïté de la feuille 29 et du primordium n qui n'est pas réalisée. Nous avons pensé qu'il pourrait s'agir, à ce niveau, du passage d'une phyllotaxie de 3 à 5 hélices, n étant la première feuille d'une nouvelle hélice, car, comme le montre la fig. 4, on peut tracer, dans une partie de la tige, 5 parastiques dextres redressées.

Il se pourrait aussi qu'il n'y ait pas contiguïté apparente au niveau du bourgeon mais qu'un massif sous-jacent à n , d'un diamètre plus grand, réalisera après accroissement ultérieur, la contiguïté avec la feuille 29. Nous avons fait alors des coupes longitudinales en séries dans la partie du bourgeon comprenant les deux ébauches et les deux primordiums. Nous n'avons pas observé de massif sous-jacent

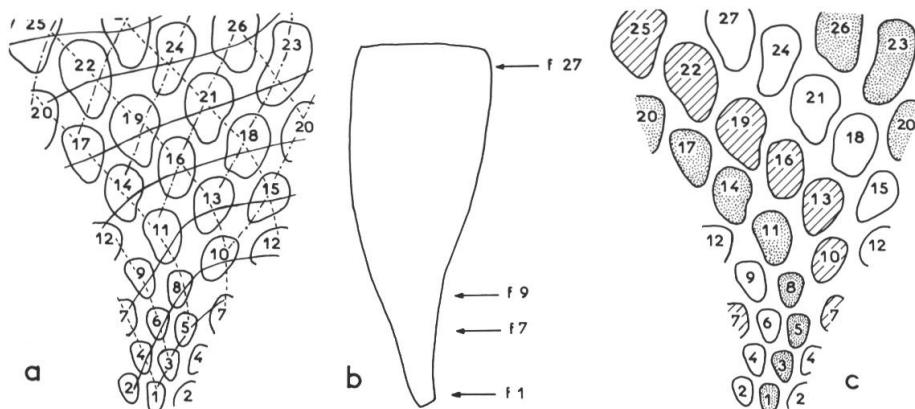


Fig. 4. — Echantillon n° 3:
a, développée de la tige avec tracé des parastiques: deux parastiques dextres (traits pleins), trois parastiques sénestres (pointillés), cinq parastiques dextres redressées (tirets et points);
b, aspect de l'ensemble de la tige "décapitée"; c, tracé des hélices avec passage 2 à 3.

au primordium n , mais la croissance des fougères étant lente, il n'était peut-être pas encore individualisé lors du prélèvement. Par contre il est intéressant de signaler la présence d'un îlot méristématique, autre que l'apex et les primordiums n et $n-1$, contigu à l'ébauche de la feuille 30 et que nous pensons être l'initium de la feuille 33. Cette observation nous permet donc d'affirmer que cet échantillon possède trois foyers organogènes (2 primordiums et 1 initium). D'autre part une coupe faite à 0.5 mm environ du sommet (fig. 3b) nous montre les traces foliaires de trois feuilles successives (27, 28, 29).

Ainsi, ces différents arguments tirés de l'étude du bourgeon nous permettent de choisir la solution de trois hélices.

Tracé des parastiques

Sur la développée de la tige (fig. 4a) nous avons tracé les trois systèmes suivants: un système de deux parastiques dextres, dont la pente change brusquement au niveau des feuilles 10 et 11; un de trois parastiques sénestres (mais la feuille 2 ne se trouve sur aucune d'elles); un de cinq parastiques dextres redressées, à partir des feuilles 10, 11, 13, 14 et 17 seulement. Les deux derniers systèmes, comme précédemment, ne s'étendent pas à toute la longueur de la tige.

Quel est donc le système qui correspond aux hélices? A la base de la tige il y a deux hélices foliaires qui ne se prolongent pas au-delà des feuilles 11 et 14 (car il y a rupture de contiguïté). A partir des feuilles 3, 4, 5, trois hélices parcourrent la tige jusqu'au sommet. Enfin la contiguïté entre les feuilles des cinq parastiques ne se fait pas de façon homogène (les chevauchements sont inégaux), et comme au niveau de l'apex nous n'avons trouvé que trois foyers organogènes, nous écartons la présence de cinq hélices.

Nous avons représenté sur la figure 4c le tracé des hélices foliaires qui nous paraît être le plus vraisemblable. Deux centres fonctionneraient d'abord pour donner des feuilles disposées selon deux hélices dextres; puis apparaîtrait, en même temps que l'inversion du sens d'enroulement, un troisième centre, qui serait à l'origine d'une nouvelle hélice. Deux hypothèses sont possibles:

- apparition de novo du centre III qui donnerait la feuille 7;
- dédoublement du centre II après la feuille 4, selon le schéma suivant:

$$\begin{aligned} \text{I} &\longrightarrow 1, 3, 5, 8, 11\ldots \\ \text{II} &\longrightarrow 2, 4 \leftarrow^{6, 9\ldots} \\ &\quad 7, 10\ldots \end{aligned}$$

L'apparition de cette troisième hélice provoque une augmentation du diamètre de la tige qui est nettement sensible à partir de la feuille 7. Si au-delà de la feuille 9 le diamètre de la tige s'accroît encore, cela est dû à l'augmentation de la taille des insertions foliaires, comme on peut le voir en comparant la figure 4b et le tableau 2.

Echantillons	Diamètre de la tige (en mm)				Largeur des insertions foliaires (en mm)			
	à la base	niveau f. 7	niveau f. 9	près du sommet	à la base	niveau f. 7	niveau f. 9	Près du sommet
1	0.5	0.9	1	1	0.3	0.4	0.4	
2	0.4	0.8	1.1	1.4	0.3	0.4	0.4	0.7
3	0.4	0.8	1.1	2.8	0.3	0.4	0.5	1.6
4	0.3	0.8	1.1	2.4	0.2	0.3	0.3	1.3

Tableau 2. — Rapport du diamètre de la tige et de la largeur des insertions foliaires dans les échantillons 1-4.

Il est intéressant de signaler aussi les niveaux d'insertion très proches des feuilles 6, 7 et 7, 8, traduisant leur formation presque simultanée (cela est difficile à marquer sur le dessin à cause de la torsion de la tige), peut-être par dédoublement d'un centre.

Echantillon n° 4

Ce sporophyte, du même âge que le précédent, a été choisi parce qu'il possède une feuille de plus. Nous avons pensé pouvoir éclaircir alors le problème de la contiguïté au niveau du méristème (problème que nous avons soulevé précédemment au sujet du primordium de la feuille 32).

Etude de l'apex

Sur la figure 5a, nous avons tracé trois hélices sénestres (les éléments foliaires sont contigus); les tangentes aux bords externes des feuilles situées sur chaque

hélice se coupent au niveau de l'apex. Il n'est pas possible de concevoir deux hélices dextres et on ne peut tracer cinq hélices car les feuilles sont trop peu nombreuses.

Ainsi, il y a trois hélices foliaires sénestres, car d'une part au niveau du mérisme la contiguïté est réalisée et, d'autre part, une coupe transversale faite à 1 mm environ sous l'apex (fig. 5b) montre l'insertion de trois feuilles successives n'ayant aucune contiguïté entre elles, donc situées sur trois hélices distinctes.

Etude de la développée de la tige

Nous ne décrirons pas en détail les systèmes de parastiques (2, 3, 5) qui peuvent être tracés (fig. 6b) car ils sont semblables à ceux qui ont été représentés pour l'échantillon n° 3.

Comme précédemment, on ne peut concevoir que deux hélices à la base de la tige, puis trois hélices (à partir des feuilles 3, 4 et 5) et enfin, plus tard, cinq hélices (à partir des feuilles 11, 12, 13, 14 et 15 seulement). Deux possibilités peuvent être retenues:

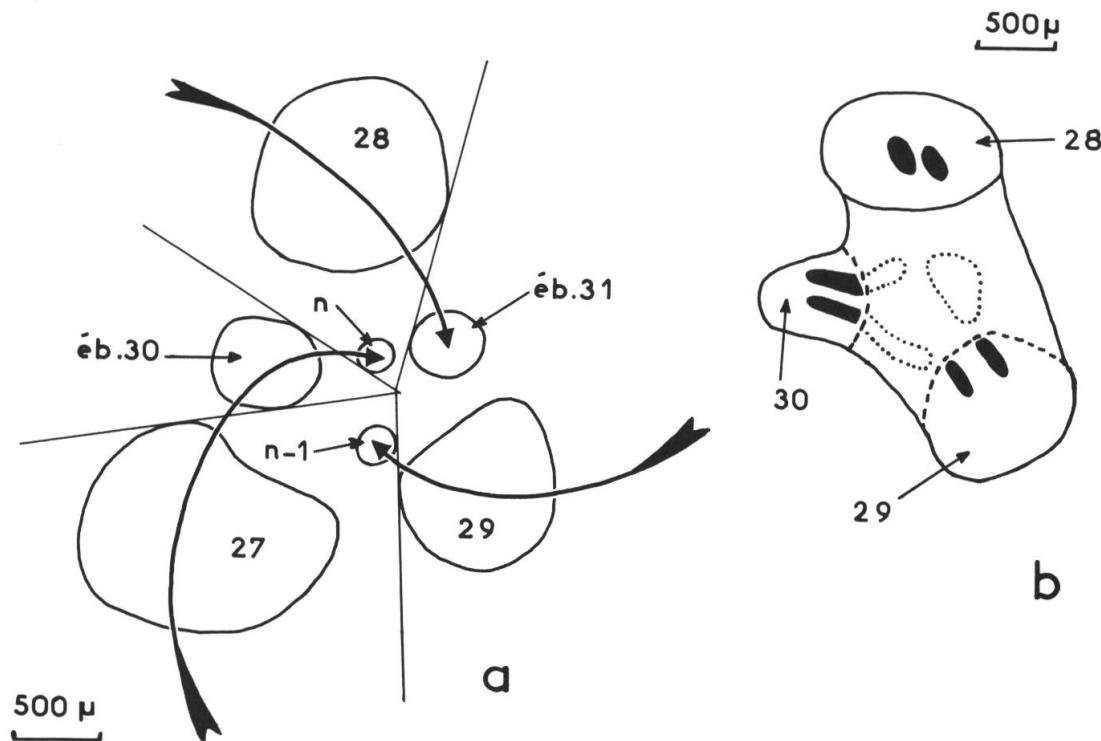


Fig. 5. — Echantillon n° 4:
a, vue apicale du point végétatif avec tracé des trois hélices sénestres (n et $n-1$: primordiums);
b, coupe transversale faite au-dessous du point végétatif, montrant le rattachement de trois feuilles consécutives non contiguës entre elles (en noir: traces foliaires; en pointillés: stèle de la tige).

- Il y aurait d'abord deux hélices dextres (1, 3, 5 et 2, 4), puis trois hélices sénestres dues soit à l'apparition d'un troisième centre génératrice qui donnerait naissance à la feuille 7, soit au dédoublement du deuxième centre génératrice. Cette dernière hypothèse semble confirmée par une observation minutieuse de la tige: la feuille 4 est contiguë aux feuilles 6 et 7 et ces deux dernières sont insérées à des niveaux très proches, donc ont été formées à des moments très voisins, d'où l'hypothèse du dédoublement du centre II après création de la feuille 4 et la formation des trois hélices (visibles jusque dans le bourgeon) de sens inversé. Le diamètre de la tige (tableau 2 et fig. 6a), très réduit à la base, s'élargit au niveau de la feuille 7, alors que les insertions foliaires sont à peine plus larges que celles des premières feuilles, ce qui correspond à la formation de la troisième hélice.
- Il serait aussi possible qu'au cours de l'édition de la tige il y ait deux, trois puis cinq hélices: il faudrait alors que deux nouveaux centres apparaissent, inversant de nouveau le sens d'enroulement. Nous n'avons pas retenu cette hypothèse; en effet, si le diamètre de la tige continue à s'accroître après la formation de la feuille 9, cela est dû, cette fois, à l'augmentation de la taille des insertions foliaires (tableau 2 et fig. 6) et, comme nous allons le voir dans la suite de cette étude, nous n'avons jamais trouvé plus de trois centres génératrices; (nous n'excluons pas, pour autant, la possibilité d'un passage à cinq hélices plus tardivement, étant donné les résultats de Penon sur la fougère mâle).

En résumé, la comparaison des résultats fournis par l'étude morphologique nous montre que si la tige de l'échantillon n° 1, plus jeune, et cultivé dans des conditions peu favorables à sa croissance, ne possède que deux hélices, celle des échantillons 2, 3 et 4 évoluent dans le sens d'une complication de la phyllotaxie: les feuilles seraient disposées suivant deux hélices dextres à la base, puis trois hélices sénestres; ce changement se ferait au niveau des feuilles 6 et 7.

Etude du nombre des foyers organogènes

L'étude morphologique nous a permis de voir dans le bourgeon un ou deux primordiums foliaires corrélativement à la présence de deux ou trois hélices. D'une part il peut y avoir un rapport entre la taille du sommet végétatif, le nombre de primordiums et le nombre d'hélices (Loiseau & Battut 1963; Loiseau & Grangeon 1963 (1964); d'autre part, ces primordiums doivent être les avant-derniers éléments visibles des deux ou trois hélices, le dernier élément étant probablement à son stade initium (donc invisible morphologiquement).

Taille du sommet végétatif

Pour les quatre échantillons étudiés en détail, nous avons calculé, à partir de mesures effectuées sur les dessins des sommets, le diamètre moyen de ceux-ci au niveau de la dernière ébauche: les valeurs obtenues sont approximatives car elles

<i>Echantillons</i>	<i>nombre de feuilles + ébauches</i>	<i>nombre d'hélices</i>	<i>nombre de primordiums</i>	<i>diamètre du sommet (μ)</i>
1	9+1	2	1	435
(5)	14+1	2	1	—
—	2+1	—	1	—
—	3+1	—	1	—
—	3+1	—	1	—
—	4+1	—	1	—
2	15+1	2 puis 3	2	545
3	28+2	2 puis 3	2	648
4	29+2	2 puis 3	2	607
(6)	18+1	2 puis 3	2	—
—	8	2 puis 3	2	—
—	?	2 ou 3	2	—

Tableau 3. — Caractéristiques générales concernant l'étude morphologique dans les différents échantillons.

Les chiffres entre parenthèses correspondent à des échantillons de même provenance que ceux qui ont été décrits en détail; les autres échantillons proviennent d'autres cultures ou ont été récoltés dans la nature. Pour les très jeunes sporophytes, nous n'avons pas signalé le nombre d'hélices car les feuilles sont trop peu nombreuses.

<i>Echantillons</i>	<i>nombre de foyers organogènes</i>	<i>diamètre du méristème apical (μ)</i>	<i>contiguïté du primordium n</i>	<i>contiguïté de l'initium n+1</i>
1	2	119	$n-2$	$n-1$
(5)	2	123	$n-2; n-3$	$n-1$
—	2	81	$n-2$	$n-1$
—	2	85	$n-2$	$n-1$
—	2	91	$n-2$	$n-1$
—	2	109	$n-2$	$n-1$
2	3	200	—*	—*
3	3	218	—*	—*
4	3	209	$n-2; n-3$	$n-2; n-1$
(6)	3	204	$n-2; n-3$	$n-2$
—	3	200	$n-2; n-3$	$n-2; n-1$
—	3	209	$n-2; n-3$	$n-2; n-1$

Tableau 4. — Caractéristiques générales concernant l'étude des coupes dans les différents échantillons.

Les chiffres entre parenthèses correspondent à des échantillons de même provenance que ceux qui ont été décrits en détail; les autres échantillons proviennent d'autres cultures ou ont été récoltés dans la nature.

*Nous n'avons pu déterminer la contiguïté des foyers méristématiques car nous avons pratiqué des coupes longitudinales.

font intervenir le parenchyme entourant la zone méristématique de l'apex; elles nous ont permis cependant de remarquer que le sommet de l'échantillon n° 1 où deux hélices seulement ont pu être tracées, est plus petit que les autres (tableaux 3 et 4). Voulant des données plus précises, nous avons inclus dans la paraffine la partie apicale du bourgeon de ces échantillons et fait des coupes en séries (transversales pour 1 et 4; longitudinales pour 2 et 3) que nous avons colorées au mélange pyronine-vert de méthyle. Enfin, nous avons complété cette étude d'une part sur des échantillons de même provenance que les précédents, d'autre part sur des échantillons frais cultivés au laboratoire (mais d'origine différente) et sur des jeunes plantes récoltées dans la nature.

Sur les coupes transversales, pour mesurer le diamètre du méristème apical, nous avons considéré le cercle inscrit dans le méristème au niveau du rattachement de la dernière ébauche. Les résultats sont donnés dans les tableaux 3 et 4. Nous pouvons remarquer que les sporophytes où trois hélices peuvent être tracées ont un méristème apical plus important que ceux qui n'ont que deux hélices. D'autre part, il est intéressant de noter que le diamètre du méristème apical du sporophyte n° 5, entièrement cultivé sur milieu nutritif gélosé non renouvelé, de vigueur réduite, est nettement inférieur à celui du méristème apical de l'échantillon n° 2, possédant le même nombre de feuilles, mais cultivé sur perlite et arrosé régulièrement avec une solution nutritive.

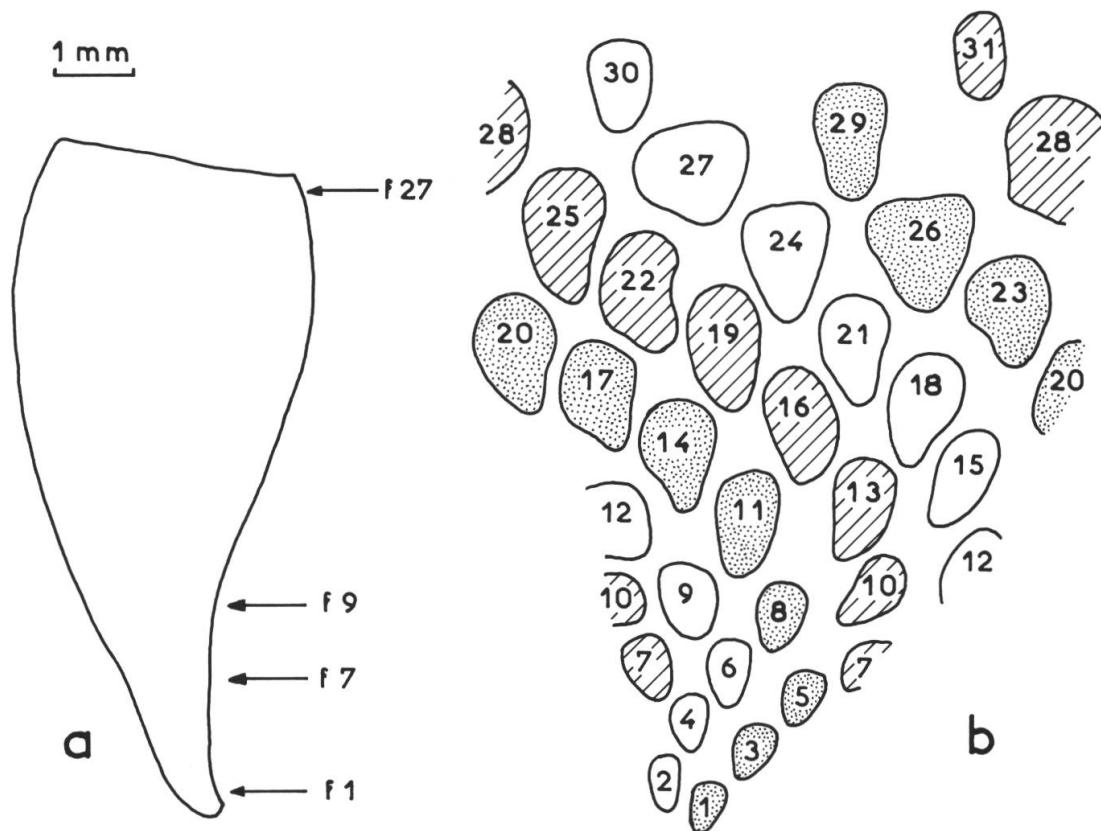


Fig. 6. — Echantillon n° 4:
a, aspect de la tige "décapitée"; b, développée de la tige avec tracé des hélices.

Nombre de centres générateurs

Bien que nous n'ayons pu faire une étude cytologique détaillée de l'apex, nous avons observé des différences entre les fougères à deux hélices et celles à trois hélices.

Les coupes transversales dans les bourgeons où un seul primordium est visible morphologiquement, ont révélé la présence d'une zone correspondant à un futur primordium: c'est un initium nettement distinct de la zone apicale (planche XIa, qu'il est intéressant de rapprocher de celle publiée par Penon (1959) pour l'*Asplenium dimorphum* var. *bulbiferum* Forster). Ces bourgeons ont donc deux foyers organogènes: un des centres générateurs de feuilles est localisé au niveau de l'initium, le second l'est au niveau du primordium et il le reste vraisemblablement longtemps car la croissance des fougères est lente (il s'écoule en effet quinze jours à un mois avant que n'apparaisse une nouvelle feuille).

L'étude de la zone apicale des sporophytes, où trois hélices peuvent être tracées, nous montre (tableaux 3-4 et planche XIb) qu'en plus des deux primordiums visibles morphologiquement, un initium est distinct en coupe transversale (ou longitudinale): il y a donc trois centres générateurs de feuilles.

Enfin, l'étude des coupes transversales successives et celle du rattachement des bases foliaires montrent que dans le cas des apex à un primordium visible, le primordium n (tableaux 3 et 4) est toujours contigu à la feuille $n-2$, l'initium $n+1$ l'est à l'ébauche $n-1$ (jamais avec $n-2$), traduisant ainsi la présence de deux hélices foliaires. Par contre, dans les échantillons à trois foyers organogènes, des deux primordiums visibles, le dernier (n) est contigu aux feuilles $n-2$ et $n-3$, l'initium est contigu à $n-1$ et $n-2$: il y aurait donc deux ou trois hélices; mais d'une part le léger chevauchement est plus régulier dans le cas de trois hélices, et d'autre part, pour l'échantillon 6, l'initium n'est pas contigu à $n-1$, ce qui exclut la possibilité de deux hélices.

Discussion et conclusions

Les échantillons de *Phyllitis scolopendrium*, dont la croissance est lente, ont été cultivés dans des conditions bien déterminées et proviennent du semis de spores issues d'un même pied-mère; tous ont leurs feuilles disposées selon une spirale ontogénique sénestre et les sens d'enroulement des hélices observées sont les mêmes chez tous les sporophytes. Deux d'entre eux, cultivés au laboratoire sur milieu nutritif gélosé, sont moins vigoureux et ne présentent pas la complication phyllotaxique observée chez les sujets cultivés en serre dans des conditions de nutrition meilleures.

Nous avons pu observer:

- au cours de la croissance des sporophytes, une complication de la phyllotaxie;
- les systèmes à deux, trois et cinq parastiques: ce dernier système n'a été trouvé que chez les fougères qui possédaient au moins quinze feuilles;
- un nombre d'hélices foliaires limité à deux ou trois.

Il est intéressant de noter que nos résultats s'accordent avec ceux de Penon sur d'autres espèces.

Nous pensons pouvoir conclure que durant sa croissance, la jeune tige de scolopendre s'enrichit d'une hélice foliaire nouvelle; cela rejoint l'idée de Plantefol au sujet des *Psaronius*. Ainsi, au début de la vie du sporophyte, deux centres générateurs seraient à l'origine de deux hélices dextres (observées à la base de la tige), puis le fonctionnement d'un troisième centre ferait apparaître une nouvelle hélice foliaire avec changement du sens d'enroulement, ce qui correspond aux trois hélices sénistres visibles jusqu'au sommet des tiges étudiées. Cette troisième hélice apparaîtrait au niveau de la septième feuille et serait liée à l'accroissement en diamètre de la tige; les fougères cultivées dans des conditions peu favorables à leur croissance ne possèdent que deux hélices. Par la suite, au cours de la croissance, il pourrait y avoir cinq hélices, c'est pourquoi il serait intéressant, dans des recherches ultérieures, d'étudier la phyllotaxie sur des échantillons de scolopendre adultes, à feuilles plus nombreuses et dont le bourgeon porterait plus d'ébauches que celui des sporophytes auxquels nous nous sommes adressée.

L'interprétation que nous venons de donner est confirmée par les coupes faites au niveau de l'apex. Nous avons localisé:

- deux foyers organogènes (1 primodium et 1 initium) chez les sporophytes les moins vigoureux et chez les tout jeunes sujets qui ont peu de feuilles et un sommet végétatif de petite taille;
- trois foyers organogènes (2 primordiums et 1 initium) chez les fougères cultivées en serre, à feuilles plus nombreuses et à sommet plus large.

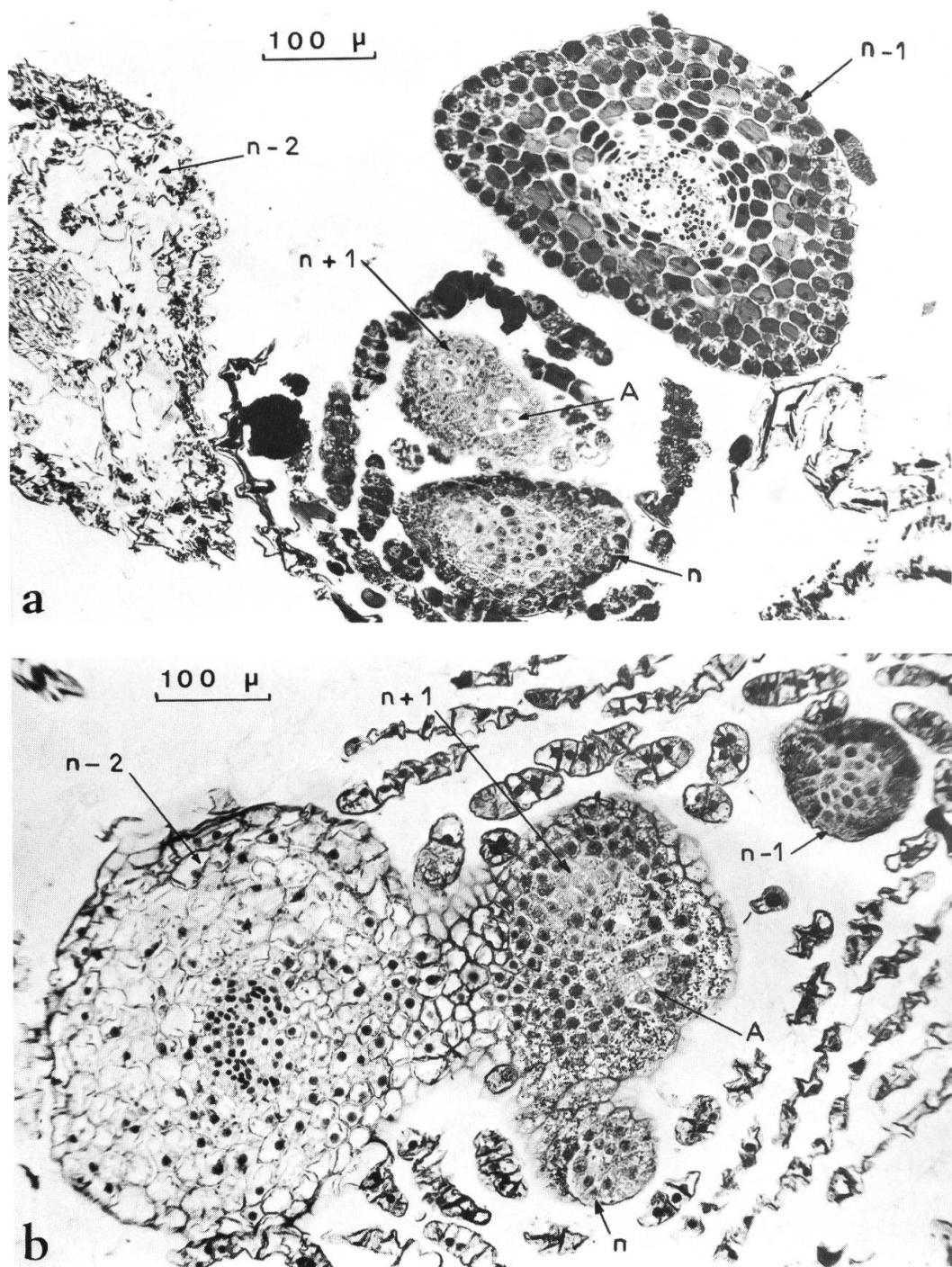
Ainsi, l'augmentation de taille du point végétatif se traduit par une complication de la phyllotaxie; nous trouvons donc chez les Filicinées le même mécanisme que chez les Gymnospermes et les Angiospermes.

Cette première étude phyllotaxique de la scolopendre, faite sur des échantillons jeunes, issus de la même souche, nous suggère des recherches ultérieures. Il serait intéressant, connaissant la phyllotaxie du pied-mère, d'étudier la phyllotaxie de ses descendants. En effet, Penon note que "les sens respectifs d'enroulement ne sont pas spécifiques" et, au cours d'autres travaux, nous avons trouvé des exemplaires de scolopendre dont les feuilles étaient insérées suivant une spirale ontogénique dextre; ces sujets provenaient d'un autre semis, d'origine différente. Une question se pose alors: y aurait-il des lignées de scolopendre "dextres" et des lignées "sénistres"? Enfin, il reste à étendre cette étude à d'autres espèces de Filicales.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Clowes, F. A. L. (1961) *Apical meristems*. Blackwell, Oxford.
 Cutter, E. G. (1964) Phyllotaxis and apical growth. *New Phytol.* 63: 39-46.
 Hurel-Py, G. (1949) Technique permettant la culture des prothalles de fougères à partir de la spore. *Compt.-Rend. Hebd. Séances Mém. Soc. Biol.* 143: 1500-1501.

- Loiseau, J.-E. & D. Battut (1963) Sur la phyllotaxie et le sommet végétatif des Isoëtes. *Compt. Rend. Congr. Soc. Savantes, Sect. Sci.* 88: 539-544.
- & D. Grangeon (1963 (1964)) Variations phyllotaxiques chez *Ceratophyllum demersum* L. et *Hippuris vulgaris* L. *Bull. Soc. Bot. France, Mém.*: 76-91.
- Morrison, T. M., D. C. McDonald & J. A. Sutton (1960) Plant growth in expanded perlite. *New Zealand J. Agric. Res.* 3: 592-597.
- Nougarède, A. & J.-E. Loiseau (1963) Etude morphologique des rameaux du *Lycopodium selago* L.; structure et fonctionnement de l'apex. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 257: 2698-2701.
- Penon, G. (1951) Parastiques et hélices foliaires chez deux Filicinées: *Polystichum Filix-mas* Roth. et *Athyrium Filix-femina* Roth. *Rev. Gén. Bot.* 58: 617-656.
- (1959) La structure solénostélique des bourgeons adventifs d'*Asplenium dimorphum* var. *bulbiferum* Forst. et sa signification morphogénétique. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 249: 153-155.
- Plantefol, L. (1946-1947) Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. La théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 7: 153-229; 8: 1-71 et un volume Masson & Cie, Paris 1948.
- (1947) Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones. *Rev. Gén. Bot.* 54: 49-80.
- Voeller, B. R. & E. G. Cutter (1959) Experimental and analytical studies of Pteridophytes. XXXVIII. Some observations on spiral and bijugate phyllotaxis in *Dryopteris aristata* Druce. *Ann. Bot. ser. 2*, 23: 391-396.



Microphotographies de sections transversales de 5μ d'épaisseur dans le méristème apical de jeunes tiges de *Phyllitis scolopendrium*:

a, point végétatif d'un spécimen à 2 hélices foliaires. A, cellule apicale; $n+1$, initium foliaire; n , primordium; $n-1$, ébauche de feuille (Navachine, hématoxyline).

b, point végétatif d'un spécimen à 3 hélices foliaires. A, zone apicale; $n+1$, initium foliaire; n et $n-1$, primordiums; $n-2$, ébauche foliaire (technique de Brachet).