

**Zeitschrift:** Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Herausgeber:** Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Band:** 5 (1934-1937)  
**Heft:** 4

**Artikel:** Contribution à l'étude anatomique du système vasculaire du cône d'EQUISETUM  
**Autor:** Santschi, A.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-287565>

### **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:** 09.04.2026

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

Contribution à l'étude anatomique du système vasculaire du cône d'*EQUISETUM*

PAR

A. SANTSCHI

(Présenté à la séance du 4 avril 1935.)

---

I. — INTRODUCTION

Le système vasculaire du cône d'*Equisetum* a été étudié en détail par un auteur américain, EAMES<sup>1</sup>, et deux auteurs anglais, BROWNE<sup>2</sup> et BARRATT<sup>3</sup>. Leurs études ont porté sur diverses espèces.

Nous avons étudié le système vasculaire du cône, d'une manière beaucoup plus détaillée que ces auteurs, chez *Equisetum ramosissimum*, espèce ne se trouvant ni en Angleterre, ni en Amérique. En particulier, les auteurs précités ont négligé, ou traité de façon très sommaire, l'anatomie du système vasculaire du sporangiophore. Nous avons fait cette étude chez différentes espèces: *E. ramosissimum*, *arvense*, *maximum* et *palustre*.

*Récolte du matériel.* — Nous avons récolté les cônes d'*Equisetum ramosissimum* en mai et juin 1930, sur la grève du lac Léman, à Préverenges, et sur la rive gauche de la Venoge, ainsi que sur le ballast, non loin de la gare de Bussigny. La récolte a été fixée à l'alcool absolu. Pour les autres espèces, nous avons eu recours à la collection de notre maître, M. le professeur Dr A. Maillefer.

*Technique.* — Après avoir essayé, sans succès, l'inclusion dans la paraffine et la coupe au microtome, nous avons obtenu

<sup>1</sup> Ann. Bot. 1909.

<sup>2</sup> Ann. Bot. 1912, 1915, 1920, 1921, 1933.

<sup>3</sup> Ann. Bot. 1920.

les coupes utiles à notre étude en procédant à des inclusions dans une solution de collodion.

Les coupes ont été faites à main levée (microtome à main), traitées à l'eau de Javelle, lavées, et colorées.

*Coloration.* — La seule coloration qui nous a donné des résultats utiles a été celle à l'hématoxyline et au vert de méthyle acétique, après mordantage à l'alun de fer.

*Dessin.* — Les dessins de notre étude ont été faits à la chambre claire et par projection.

## II. — ETUDE DU SYSTEME VASCULAIRE DU CONE D'EQUISETUM

### *Aperçu sur l'anatomie de l'axe du cône.*

Pour BROWNE, l'anatomie de l'axe du cône est d'un type plus primitif que celle de la tige qui doit en dériver<sup>1</sup>.

Pour BROWNE, l'axe du cône d'*Equisetum arvense*, par exemple, est imparfaitement siphonostélique (le bois forme un cylindre creux, ajouré longitudinalement). Chez *Eq. limosum*, dans les entre-nœuds, le xylème est réduit à un réseau irrégulier. La réduction du xylème est accompagnée d'un accroissement de la taille des mailles parenchymateuses qui séparent les faisceaux. Chez *E. palustre*, ces mailles s'étendent souvent à travers les nœuds; on a ainsi des bandes vasculaires qui courent longitudinalement avec quelques anastomoses, et qui sont séparées par des mailles relativement étendues et formées de parenchyme.

Miss BROWNE considère les sporangiophores comme des appendices entiers de nature foliaire; elle distingue dans le cône des nœuds et des entre-nœuds, comme dans la tige, et assimile les mailles parenchymateuses du cône aux trouées foliaires de la tige. BROWNE pense que la stèle la plus primitive est celle qui a le plus de xylème relativement à ses di-

<sup>1</sup> BROWNE arrange les espèces en une série, montrant une réduction progressive du xylème :

«In the vegetative internodes the lateral groups of xylem represent the free ends of a more deeply band of xylem, and in that case, the position of the tracheides of the lateral groups of metaxylem in a radial series is due to the more or less marked curvature of a band of which only the carinal tracheides and the free ends are lignified. The primitive form of the internodal bundle would then be that of the cone, an interpretation in accordance with modern ideas as to the conservation of reproductive axes». (BROWNE, 1<sup>st</sup> contribution, p. 684).

mensions. La réduction en grandeur de la stèle ne marche pas de pair avec la réduction du xylème dans le voisinage des nœuds; ainsi s'expliquerait la persistance des mailles parenchymateuses à travers les nœuds.

POUR BROWNE, la structure régulière des trouées foliaires, celle des mailles parenchymateuses et l'alternance des faisceaux internodaux sont ancestrales. L'anatomie du cône perd cette forme ancestrale chez *Equisetum*; elle va en diminuant de régularité par suite de la réduction du xylème. Notons que BROWNE n'a pas fait de distinction entre le protoxylème et le métaxylème; elle a considéré le bois comme un tout.

POUR BARRATT, le développement du cône n'est pas comparable à celui de la tige. Dans la tige, les nombreux faisceaux de protoxylème de chaque entre-nœud se développent simultanément; leur développement est indépendant de ceux des entre-nœuds supérieurs et inférieurs, avec lesquels ils seront par la suite en relation par les trachéides nodales métaxylémiques. Dans le cône, au contraire, les faisceaux de protoxylème se développent d'une façon ininterrompue de la base à l'extrémité. Il n'y a aucune discontinuité aux « nœuds » quoique quelques-uns des faisceaux de protoxylème puissent se terminer près du point d'insertion d'un sporangiophore ou à ce point même. En outre, les traces de sporangiophores ont un départ différent de celui des feuilles. La formation du xylème chez la feuille commence dans la partie distale; la différenciation des trachéides s'y fait dans la direction du faisceau internodal et s'arrête dans le voisinage du nœud.

Dans le sporangiophore, la première trachéide se différencie en contact avec le protoxylème de l'axe du cône; la différenciation ultérieure se fait par pénétration dans le sporangiophore. Les traces foliaires ont une influence dominante sur la structure vasculaire de la tige; tandis que le sporangiophore, quoique pourvu d'un système vasculaire mieux développé que la feuille, n'a pas du tout cet effet sur l'anatomie du cône.

BARRATT montre ainsi qu'il y a une différence marquée entre la structure vasculaire du cône et celle de la tige et entre l'arrangement et le mode de développement du protoxylème. Le protoxylème du cône ne peut être que légèrement troublé par une réduction du métaxylème. Reprenant les exposés de BROWNE, BARRATT montre que l'étude d'*E. arvense* et *maximum*, avec des verticilles de sporangiophores plus ou moins réguliers et avec un métaxylème bien développé masquant le protoxylème, peut suggérer une organisation en nœuds et entre-nœuds. Mais l'étude plus poussée du système vasculaire ne peut que conduire à la conclusion que la structure

vasculaire de la tige, si caractéristique, ne se retrouve pas chez le cône.

Le métaxylème du cône consiste en trachéides spiralées de longueur très variable (on constate l'avantage de ce type de vaisseaux lors du rapide allongement du cône au moment de la déhiscence des sporanges).

Le développement du métaxylème est si considérable qu'il tend ainsi à obscurcir la structure réelle, celle indiquée par les bandes de protoxylème. Ainsi, le métaxylème peut être irrégulièrement développé sur un des côtés du protoxylème et former des connexions latérales avec d'autres faisceaux. Ceci est fréquent aux « nœuds ». L'anastomose et la division des faisceaux n'a souvent aucune relation avec la disposition du protoxylème.

Quel est le facteur qui a déterminé le tracé et la quantité de xylème si divers chez les espèces qu'on peut à la rigueur ordonner en série comme l'a fait BROWNE?

BARRATT, sans se prononcer d'une façon catégorique, y voit une cause mécanique. Les espèces à cônes forts et robustes ont un xylème plus abondant et plus régulier.

En 1933, BROWNE, tenant compte du travail de BARRATT, modifie sa théorie et étudie le protoxylème et ses relations avec le métaxylème.

Elle dit, en manière de conclusion :

« To conclude, the evidence does not all point in one direction: the frequent absence of correlation between meta- and protoxylem, the rarity of anastomosis, and especially of fusion, in the latter system, and the evidence from the fossil forms, suggest the possibility that the central cylinder originally consisted of a circle of separate unbranched strands; and that where anastomosis occurs, it is one of several methods of adaption to the task of supplying traces to whorls of alternating sporangiophores. On the other hand, the occasional wide bands of metaxylem, extending from the level of insertion of one whorl to that of the next, suggest a primitively siphonostelic vascular system; while the numerous indications of reduction of vascular tissue - particularly of the protoxylem - suggest that the more highly anastomotic steles are the more primitive and that the protoxylem which is so much less freely anastomotic than the metaxylem, is also more modified by reduction than the latter. The question remains open and we can only say that the probability is that in certain forms, such as *E. maximum* and *E. variegatum*, there seems to have been some loss of anastomosis, especially of the protoxylem, even if a regularly anastomotic vascular system was not found in any ancestor of the existing species. » (Miss ISABEL BROWNE, *Annals of Botany*, 1933, p. 459-475.)

Pour Miss BROWNE c'est donc le métaxylème qui jouerait le rôle primordial, tandis que pour Miss BARRATT c'est le protoxylème qui joue ce rôle, et le métaxylème qui vient se greffer sur lui, son développement étant influencé par des facteurs mécaniques.

**Anatomie de l'axe du cône d'*Equisetum ramosissimum*.**

(Fig. n° 1.)

La figure n° 1 montre le parcours des faisceaux de l'axe du cône d'*Equisetum ramosissimum*. Le protoxylème est figuré par des cordons noirs; le métaxylème par des bandes grises; les dépôts de traces sporangiophoriques par des cercles noirs; les mailles parenchymateuses sont en blanc. Les faisceaux sont représentés par leur projection sur un cylindre de même axe que le cône et supposé déroulé.

Le cône a été débité en 88 coupes sériées faites au microtome à main.

*Les coupes utilisées pour étudier le trajet des faisceaux de l'axe du cône sont les coupes 51-58 60-70, 72-88.*

*Technique.* — Les coupes ont été dessinées *schématiquement*, mais *exactement* à la chambre claire: contour de la coupe, faisceaux et leur lacune de protoxylème, départ des traces à destination des sporangiophores. Un rapporteur dessiné sur un papier transparent, portant un cercle divisé en 36 divisions, a servi à déterminer la position angulaire occupée par le protoxylème, et le départ des traces.

*Exemple :*

*Coupe n° 53.* Divisions angulaires en 1/36 de circonférence:

<i>Départ de traces.</i>	8-9,5	13-14,5	19-20	30,5-31,5
<i>Protoxylème.</i>	7-10	12-15	18,5-25	29,5-2,5
<i>Métaxylème.</i>	7,5	13,5	19,5	30,5-2,5

Ce tableau indique, pour chaque coupe, les valeurs angulaires des bords du métaxylème et de la lacune vasculaire de chaque faisceau; ces valeurs ont été portées en abscisse sur une bande de carton; l'espace entre les deux bords du métaxylème de chaque faisceau a été hachuré; le protoxylème a été représenté par un trait noir et les traces par un cercle.

Dans la plupart des cas, l'examen du dessin à la chambre claire montre nettement comment il faut orienter les coupes successives les unes par rapport aux autres et comment il faut superposer les bandes pour obtenir un schéma du parcours des

faisceaux en projection sur un cylindre concentrique à l'axe du cône.

D'autres fois, il a fallu placer les bandes parallèlement les unes au-dessus des autres et en les déplaçant latéralement les unes par rapport aux autres, il a été possible de trouver leur bonne position. Nous avons espacé les bandes de 5 cm., ce qui nous a permis, dans un dessin de 2 m. 17, d'obtenir une représentation, réduite dans la fig. 1, plus facilement interprétable du trajet des faisceaux.

Vu extérieurement, un cône fertile d'*E. ramosissimum* présente des verticilles alternants de sporangiophores en écusson. Dans les travaux de BROWNE et de BARRATT, on voit les départs de traces de sporangiophores disposés presque toujours en verticilles; cet ordre est plus ou moins troublé dans l'extrémité du cône, mais il est indéniable dans le reste du cône. Notre dessin du cône d'*E. ramosissimum* (fig. 1), fait au moyen d'une série continue de 37 coupes (méthode de projection angulaire), ne montre pas une telle organisation. Le nombre des traces de protoxylème varie suivant le niveau entre 6 et 8; pour ce nombre de faisceaux, nous avons les nombres suivants de sporangiophores au même niveau: 3, 1, 1, 2, 2, 1, 4, 1+1 (sporangiophore double provenant de deux faisceaux), 2, 1, 2, 1, 1, 6. Les distances entre ces différents niveaux sont diverses et irrégulières. De même, le nombre de sporangiophores dans une région est très variable. Il ne semble pas, d'après notre dessin, qu'il y ait eu un ordre troublé dans la disposition des sporangiophores. Il n'y a que deux régions en A et en D où (à une question de niveau près, en D) chaque faisceau porte son sporangiophore. En B, trois faisceaux n'en portent pas et les sporangiophores des autres faisceaux sont beaucoup plus séparés. Dans la région E-F, on constate sur le même faisceau, à peu de distance, trois sporangiophores et sur le faisceau voisin deux. Si nous considérons la distribution des sporangiophores sur un même faisceau, nous constatons qu'elle est très irrégulière quant aux distances entre les sporangiophores et quant à leur nombre. L'examen du cône d'*E. ramosissimum* ne permet pas d'observer la présence de verticilles de sporangiophores et s'oppose même à ce qu'on discerne des régions à sporangiophores, quoique les scutellum, par pression mutuelle, se placent les uns à côté des autres, de façon à être apparemment en verticille. Sur la fig. 1, les bandes de protoxylème sont légèrement onduleuses; on constate des coudes très adoucis sensiblement aux mêmes niveaux, mais ces ondulations ne sont dues qu'aux déformations légères

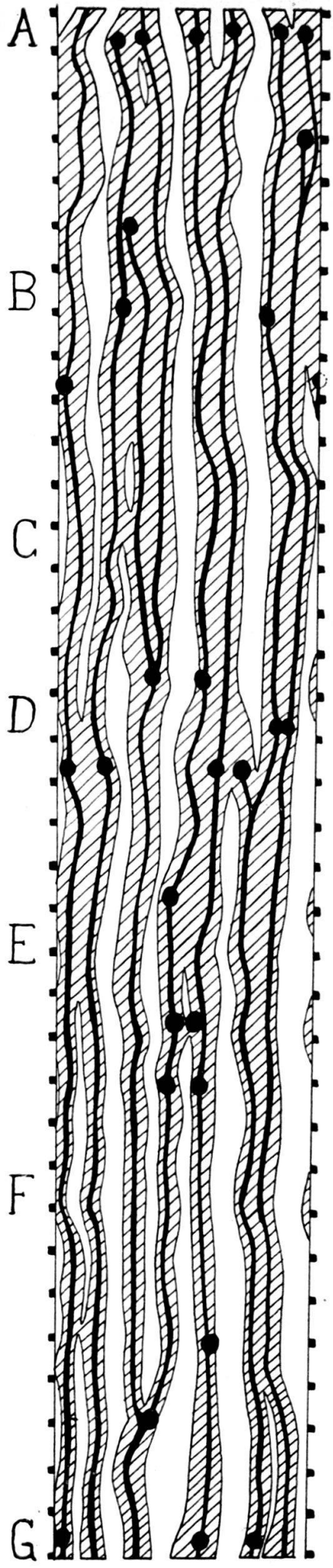


FIG. 1.  
Parcours des faisceaux  
de l'axe du cône  
d'*Equisetum ramosissimum*.

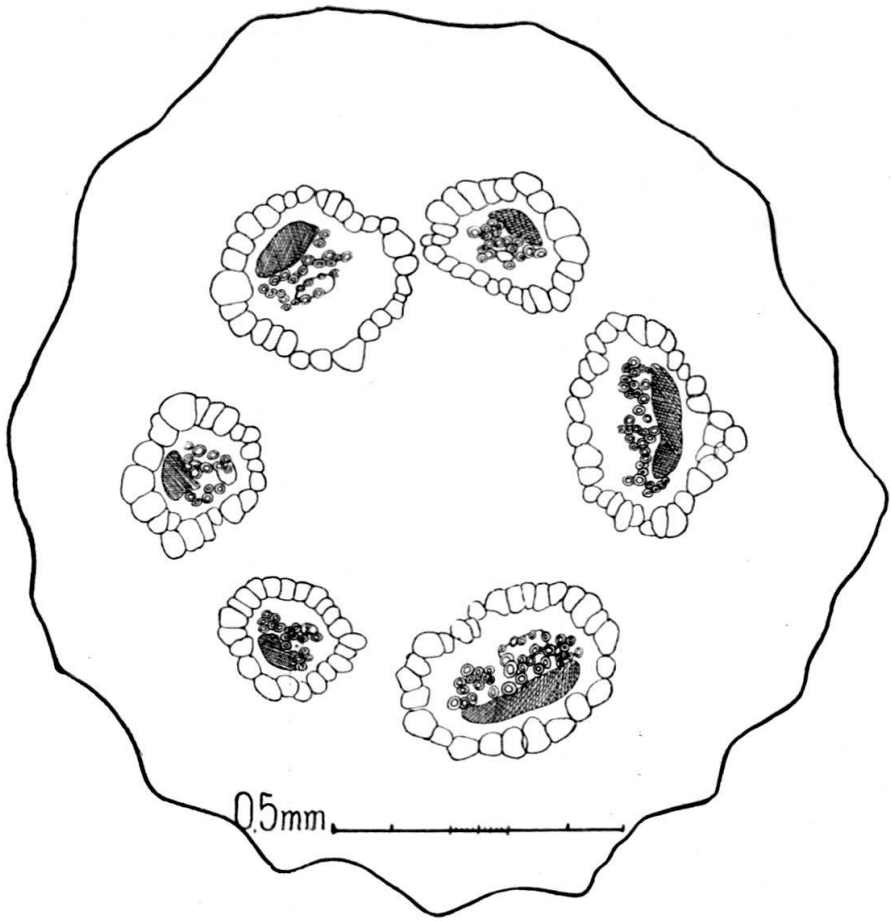


FIG. 2. — Coupe transversale de l'axe du cône  
d'*Equisetum ramosissimum*.  
(Grossissement 60 fois.)

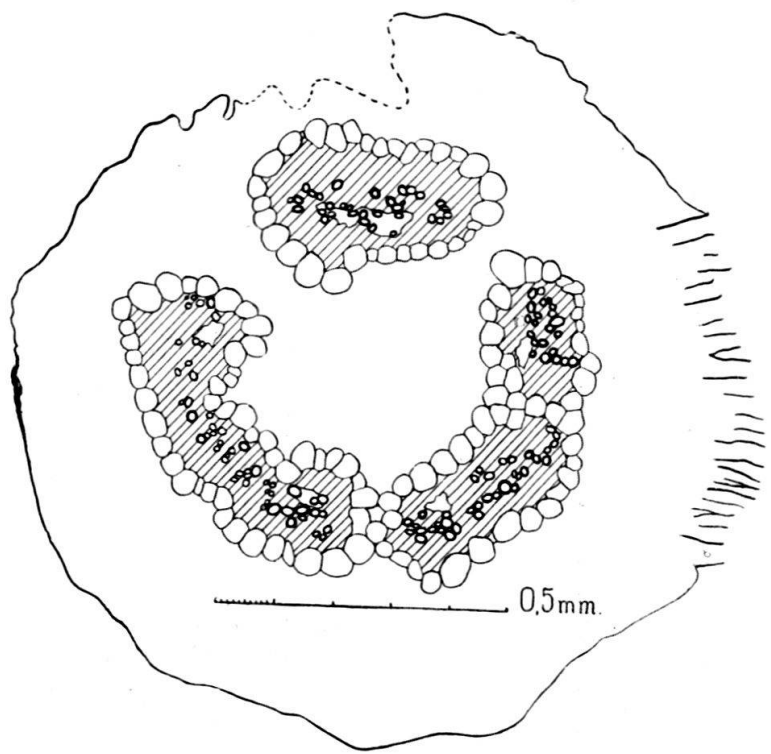


FIG. 3. — Coupe transversale de l'axe du cône  
d'*Equisetum ramosissimum*.  
(Grossissement 60 fois.)

des coupes et aussi au fait que pour la projection angulaire on est obligé de déterminer au juger la position du centre de la coupe. Les bandes de protoxylème courent parallèlement et ne s'anastomosent pas entre elles; deux seulement ne donnent sur tout leur parcours naissance à aucune ramification latérale; trois possèdent une très courte ramification qui se termine en sporangiophore. Un des faisceaux de protoxylème se divise par une vraie dichotomie en deux branches dont l'une reste indivise et l'autre se ramifie à nouveau; cette branche assez longue se termine également par un sporangiophore. On voit que sur les six faisceaux présents, à la base du cône, il y en a cinq qui traversent en droite ligne toute la région représentée sans donner d'autres ramifications que les traces sporangiophoriques; le sixième faisceau se divise deux fois dichotomiquement.

Le cône d'*E. ramosissimum* est un cône relativement grêle; le nombre des faisceaux est très restreint; les mailles parenchymateuses sont longues et étroites. Dans la région F. G. les faisceaux sont généralement équidistants: les deux de droite sont très rapprochés et sont unis par du métaxylème; les faisceaux sont en général séparés, sauf les deux de gauche, qui sont unis sur un très court parcours. L'émission des sporangiophores est une cause d'accroissement du métaxylème. témoin les deux faisceaux centraux en E-F qui ont cinq sporangiophores très rapprochés; cela donne lieu à un faisceau double fort épais qui est augmenté encore par la présence des sporangiophores de la région D. Indépendamment des sporangiophores, la quantité de métaxylème paraît augmenter de bas en haut; il est vrai qu'il y a eu aussi augmentation du nombre des faisceaux et qu'il s'agit d'une projection sur un cylindre et non des dimensions réelles des faisceaux.

Le cône d'*E. ramosissimum* présente donc un système vasculaire formé :

1. de bandes de protoxylème courant plus ou moins parallèlement, peu ramifiées en dichotomie ou portant des rameaux latéraux terminés par des sporangiophores;

2. par du métaxylème bordant de chaque côté le protoxylème.

Les métaxylèmes des faisceaux voisins s'unissent partiellement et sur un plus ou moins long espace par suite:

- a) de leur développement irrégulier sur un des côtés;
- b) du rapprochement de deux faisceaux;
- c) de l'accroissement du métaxylème au point de départ des sporangiophores.

Il n'y a ni nœuds, ni verticilles; la distribution des sporangiophores ne se fait cependant pas tout à fait au hasard, car on remarque des régions à sporangiophores à peu près équidistantes; cependant d'autres sporangiophores ont pris naissance entre deux.

L'examen de coupes transversales illustrera tous ces différents aspects du faisceau. Chaque faisceau est entouré par son endoderme, se distinguant facilement à ses cadres de Caspary; dans le faisceau, le liber est à l'extérieur, la lacune de protoxylème à l'intérieur et des deux côtés se trouve le métaxylème plus ou moins développé. Le diamètre de chaque faisceau est nettement conditionné par le développement du métaxylème que suit celui du liber.

La figure 2 montre une coupe transversale de l'axe du cône d'*E. ramosissimum*, montrant six faisceaux libéro-ligneux séparés, entourés, chacun par leur endoderme. Le liber a été hachuré, le métaxylème se présente sous forme d'une bande continue de trachéïdes; le protoxylème est représenté par une lacune vasculaire.

La figure 3 montre une coupe transversale de l'axe du cône d'*E. ramosissimum*. On voit quatre faisceaux ou groupes de faisceaux entourés chacun par un endoderme; des deux faisceaux accolés à droite et en bas de la figure, l'inférieur s'est développé sur son côté droit; le supérieur, nous le dirons normal, à savoir qu'il est semblable au faisceau type, de notre figure 2. Le groupe de gauche est formé par l'union de deux faisceaux; entre les deux protoxylèmes représentés chacun par une lacune, la bande de métaxylème est très longue et correspond à l'intervalle normal qui existe lorsque deux faisceaux sont séparés; les côtés libres sont semblables à ceux de faisceaux libres séparés. Dans le groupe du haut de la figure, un endoderme commun enveloppe les deux faisceaux; la lacune de protoxylème est très allongée et pincée en son milieu; nous avons à cet endroit, un cas de division, donc de bifurcation du faisceau; les deux faisceaux de protoxylème vont se séparer tandis que, ainsi que cela existait dans le faisceau à gauche dans la figure, le métaxylème continuera à former un fascicule unique. Notons que des faisceaux peuvent s'unir latéralement; ils sont alors entourés par un endoderme commun. Cette réunion se fait par suite du développement latéral du métaxylème.

La figure 4 montre un faisceau libéro-ligneux de l'axe du cône d'*E. ramosissimum*. On voit très nettement que le faisceau est entouré d'un endoderme particulier, à cellules de taille inégale, pourvues sur leurs parois latérales du cadre de Cas-

par. Ces cellules de l'endoderme sont de plus grande taille que celles du péricycle, composé d'une seule assise de cellules, par place de deux.

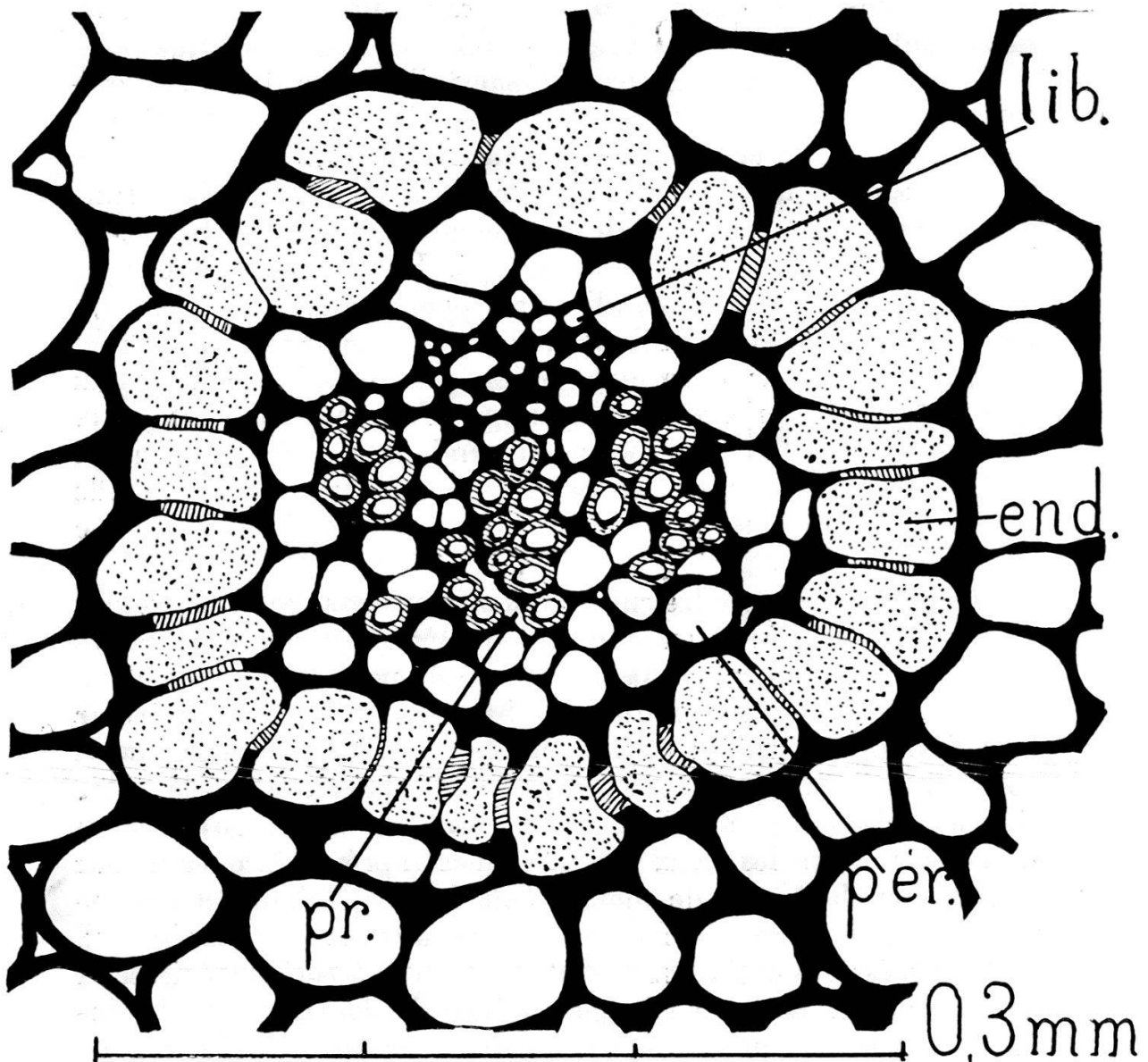


FIG. 4. — Un faisceau libéro-ligneux de l'axe du cône d'*Equisetum ramosissimum*. (Grossissement 300 fois.)

Le métaxylème semble formé de trois groupes assez compacts. Cependant, les cellules qui sont entre ces trois groupes pourraient être des trachéides; on ne saurait en effet prétendre discerner dans une coupe transversale, alors que l'on observe des cellules sans épaississement, s'il s'agit de cellules parenchymateuses ou de trachéides rencontrées entre deux anneaux. Le protoxylème, représenté par une lacune, apparaît comme une fente étroite. Le liber bien développé est compact.

Dans la figure 5, la lacune de protoxylème est très développée et contient de nombreux anneaux; on note un fort développement du métaxylème et du liber.

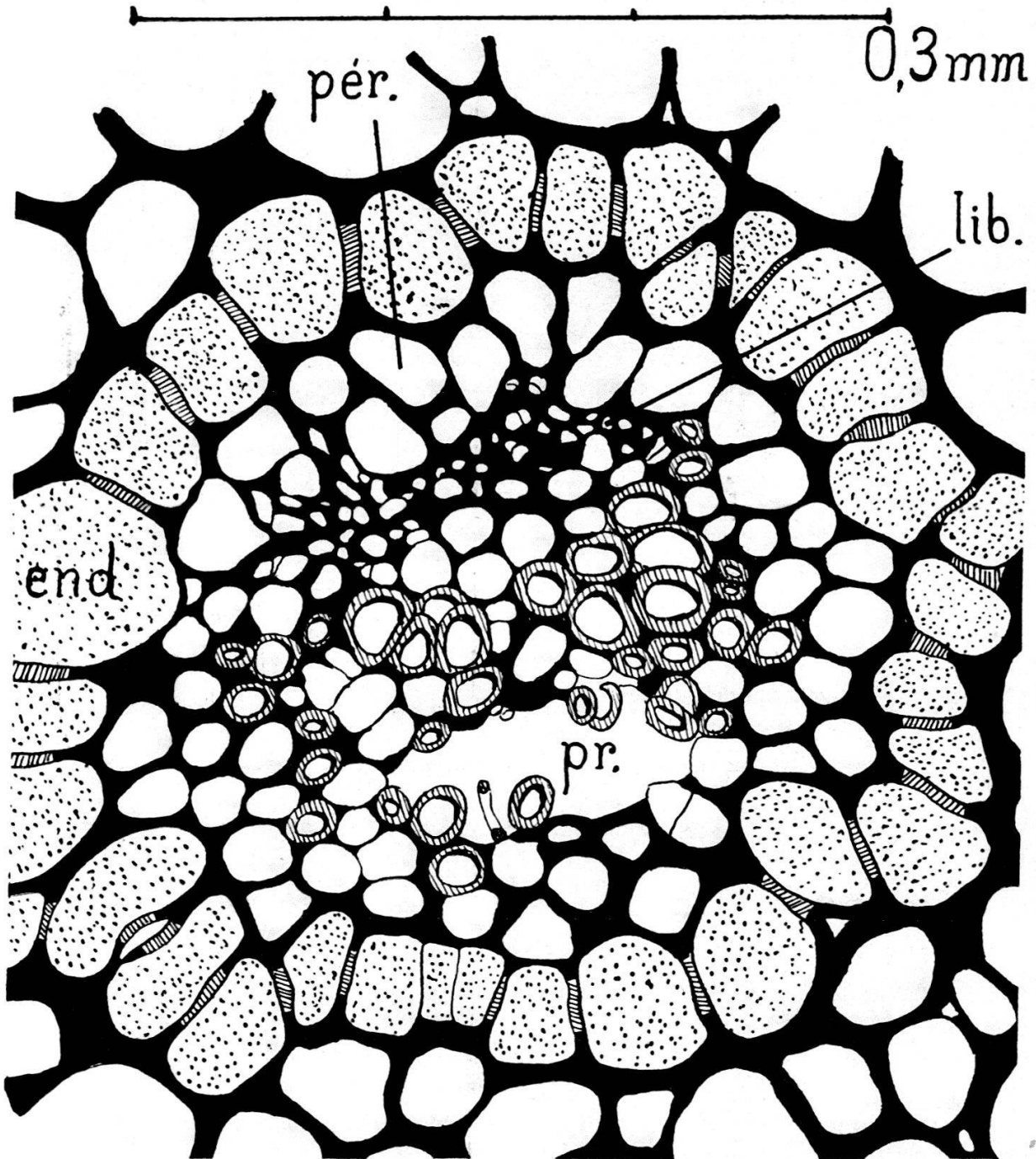


FIG. 5. — Un faisceau de l'axe du cône d'*Equisetum ramosissimum*.  
(Gr. 300 fois.)

La figure 6 montre une coupe transversale de l'axe du cône d'*E. ramosissimum* au niveau du départ de six traces destinées aux sporangiophores. Ces faisceaux sont très rappro-

chés, et se touchent parfois par leur endoderme, ou ne sont séparés que par 1-2 assises de cellules. L'endoderme est ouvert à l'extérieur et laisse ainsi sortir les faisceaux. Les traces restent indivises, ou se divisent déjà dans le faisceau même.

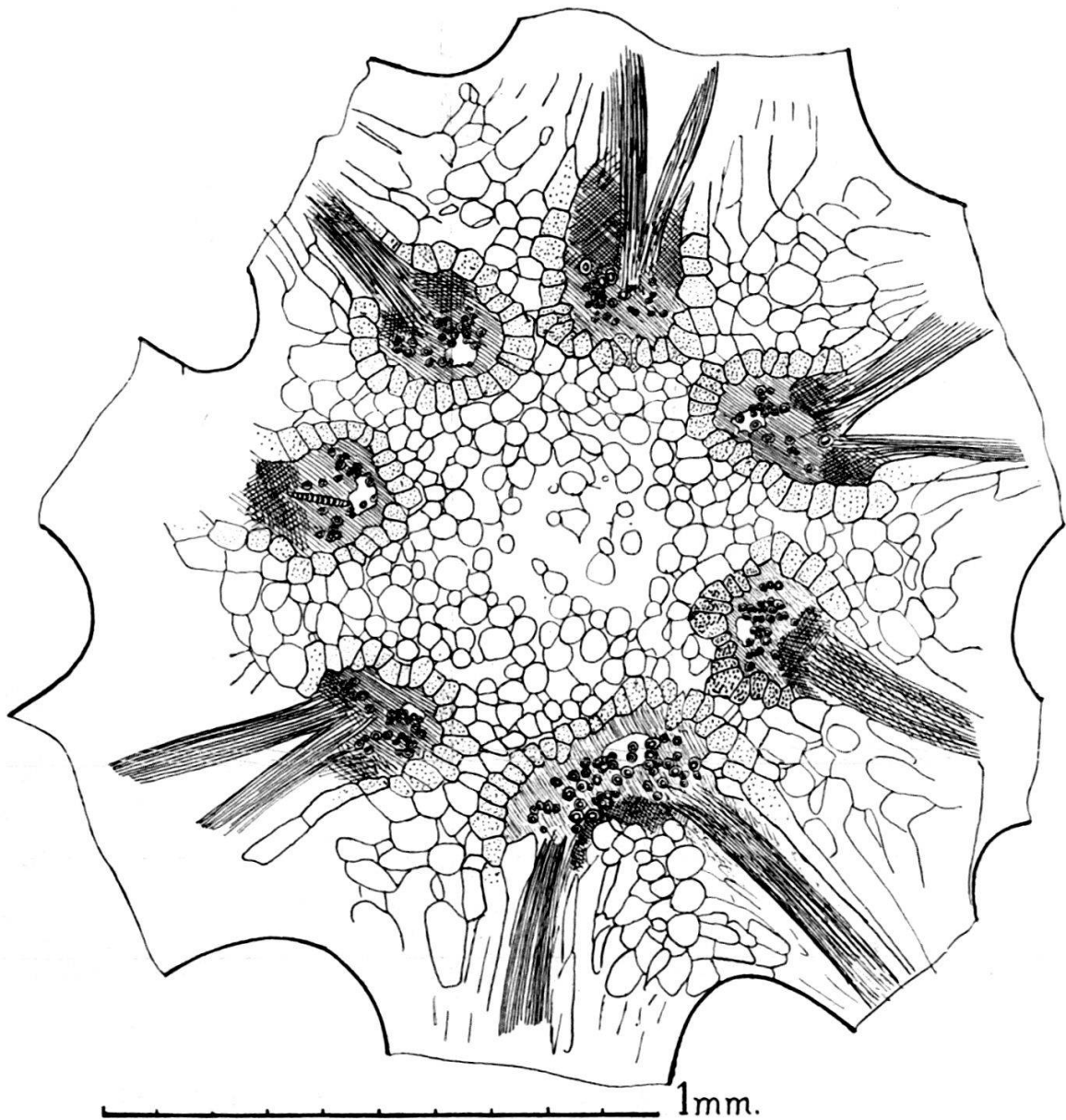


FIG. 6.

Coupe transversale de l'axe du cône d'*Equisetum ramosissimum*.  
(Grossissement 60 fois.)

La lacune des faisceaux du cône est presque toujours visible, sauf dans deux cas où elle a été probablement étranglée par l'accroissement du métaxylème.

La figure 7 représente une coupe épaisse de l'axe du cône d'*E. ramosissimum* montrant le départ de traces destinées aux

sporangiophores. Dans le sporangiophore, représenté en entier en coupe longitudinale, on voit le faisceau divisé en forme d'entonnoir dès la base.

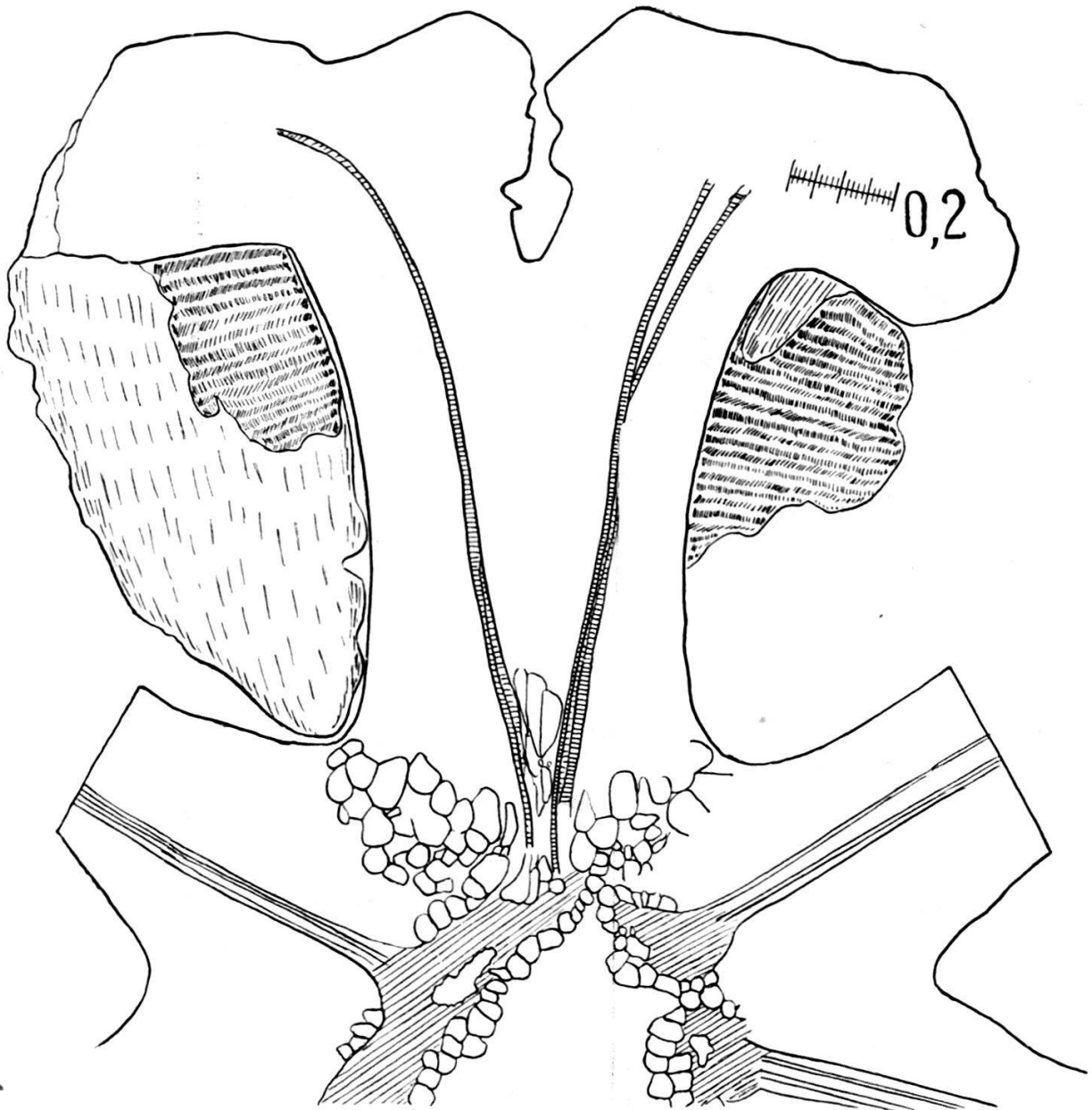


FIG. 7. — Coupe épaisse de l'axe du cône d'*Equisetum ramosissimum*.  
(Grossissement 60 fois.)

La figure 8 présente un faisceau de l'axe du cône d'*E. ramosissimum* montrant le départ de la trace du sporangiophore; la lacune de protoxylème contient des éléments annelés et isolés; le protoxylème du sporangiophore atteint celui de l'axe du cône (lacune vasculaire) sans solution de continuité. Le métaxylème a été séparé en deux par la trace sporangiophorique, de même que le liber.

La figure 9 montre une coupe transversale d'un faisceau de l'axe du cône d'*E. ramosissimum*; on note l'endoderme caractéristique, et une grande lacune avec de nombreux anneaux de protoxylème. Au centre du métaxylème, une grande cellule parenchymateuse allongée vient s'accoler à la lacune; de chaque côté de celle-ci on voit des anneaux de trachéides.

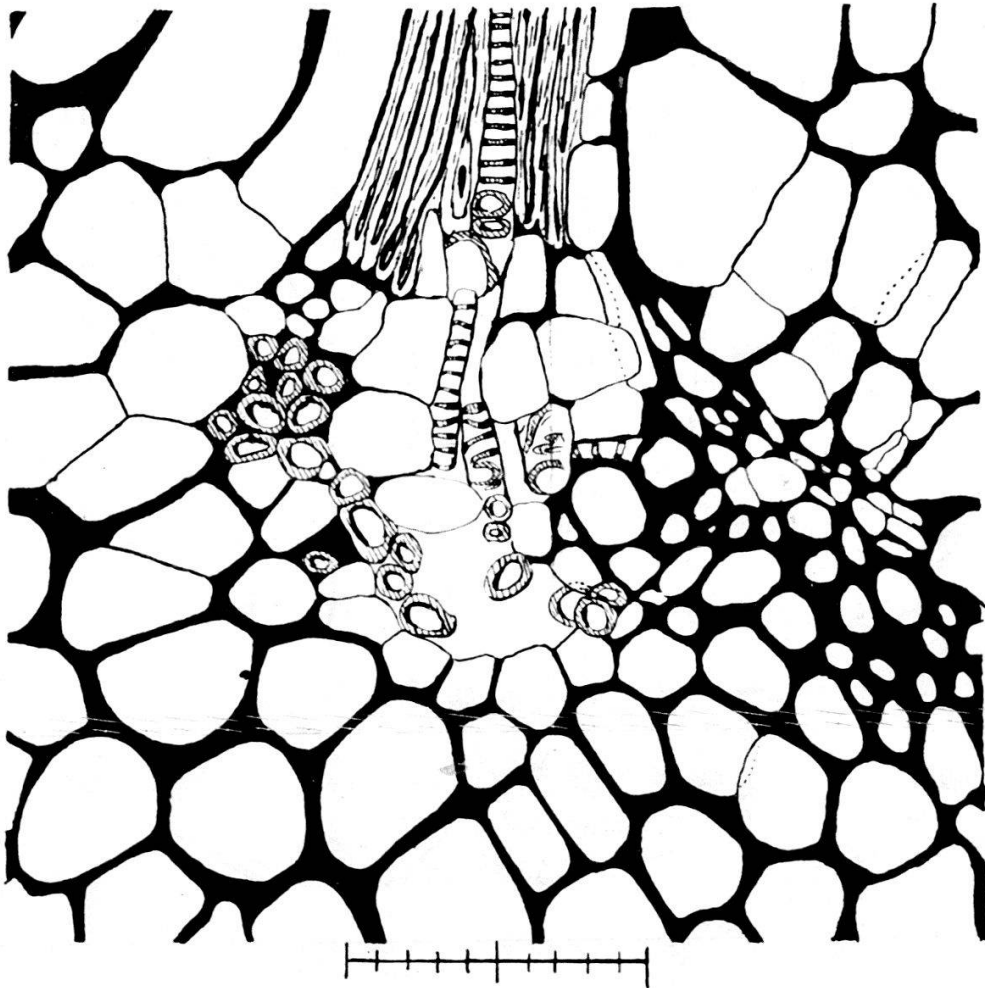


FIG. 8. — Faisceau de l'axe du cône d'*Equisetum ramosissimum*.  
(Grossissement 300 fois.)

obliques et de profil; c'est probablement le métaxylème du faisceau du sporangiophore. Dans le liber, des éléments tendent à sortir du faisceau et ne sont pas autre chose que le commencement de la trace destinée au sporangiophore; l'endoderme s'ouvre dans la même direction.

La figure 10 montre un faisceau d'une coupe transversale de l'axe du cône d'*E. ramosissimum* montrant l'endroit où part la trace destinée au sporangiophore. L'endoderme est ouvert et se continue le long du faisceau du sporangiophore: on voit la lacune du protoxylème, le métaxylème et deux

groupes très inégaux de liber. Les coupes des figures 8, 9 et 10 représentent des niveaux de plus en plus élevés; dans la figure 8 on voit le raccordement du protoxylème de la trace du sporangiophore avec celui du faisceau de l'axe du

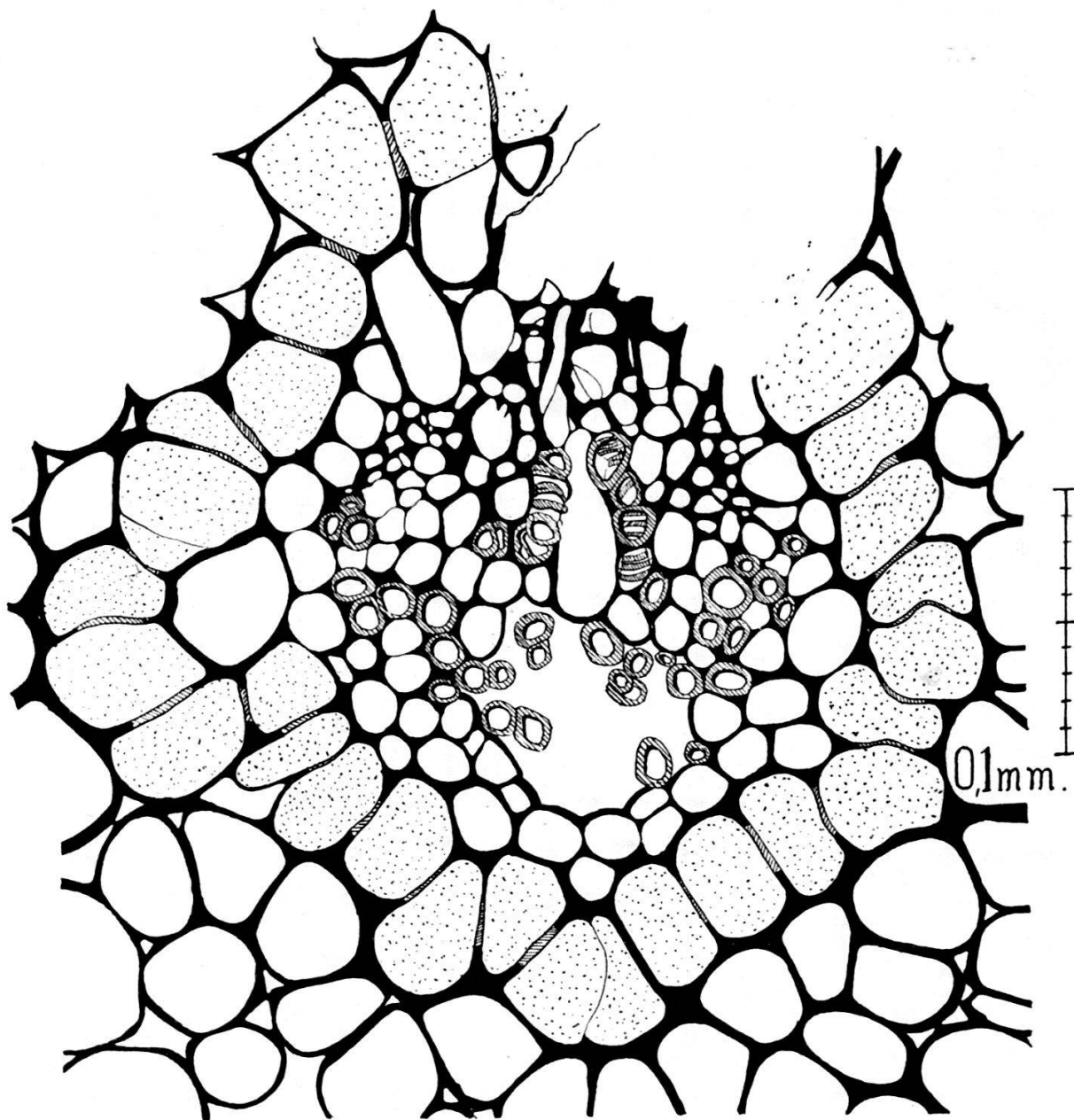


FIG. 9. — Coupe transversale d'un faisceau de l'axe du cône d'*Equisetum ramosissimum*.  
(Grossissement 300 fois.)

cône; dans la figure 9, on passe au-dessus de ce raccordement, et dans la figure 10 on est encore plus haut.

La figure 11 montre une coupe perpendiculaire à l'axe du cône d'*E. ramosissimum*. Le faisceau du sporangiophore

part du bord du faisceau de l'axe du cône. Considérant que l'endoderme interne tend à se rapprocher de l'endoderme externe davantage à droite qu'à gauche du départ de la trace, on peut prétendre que la trace vient du faisceau de gauche. Le faisceau du sporangiophore est divisé dès le début en deux branches qui divergent un peu plus haut.

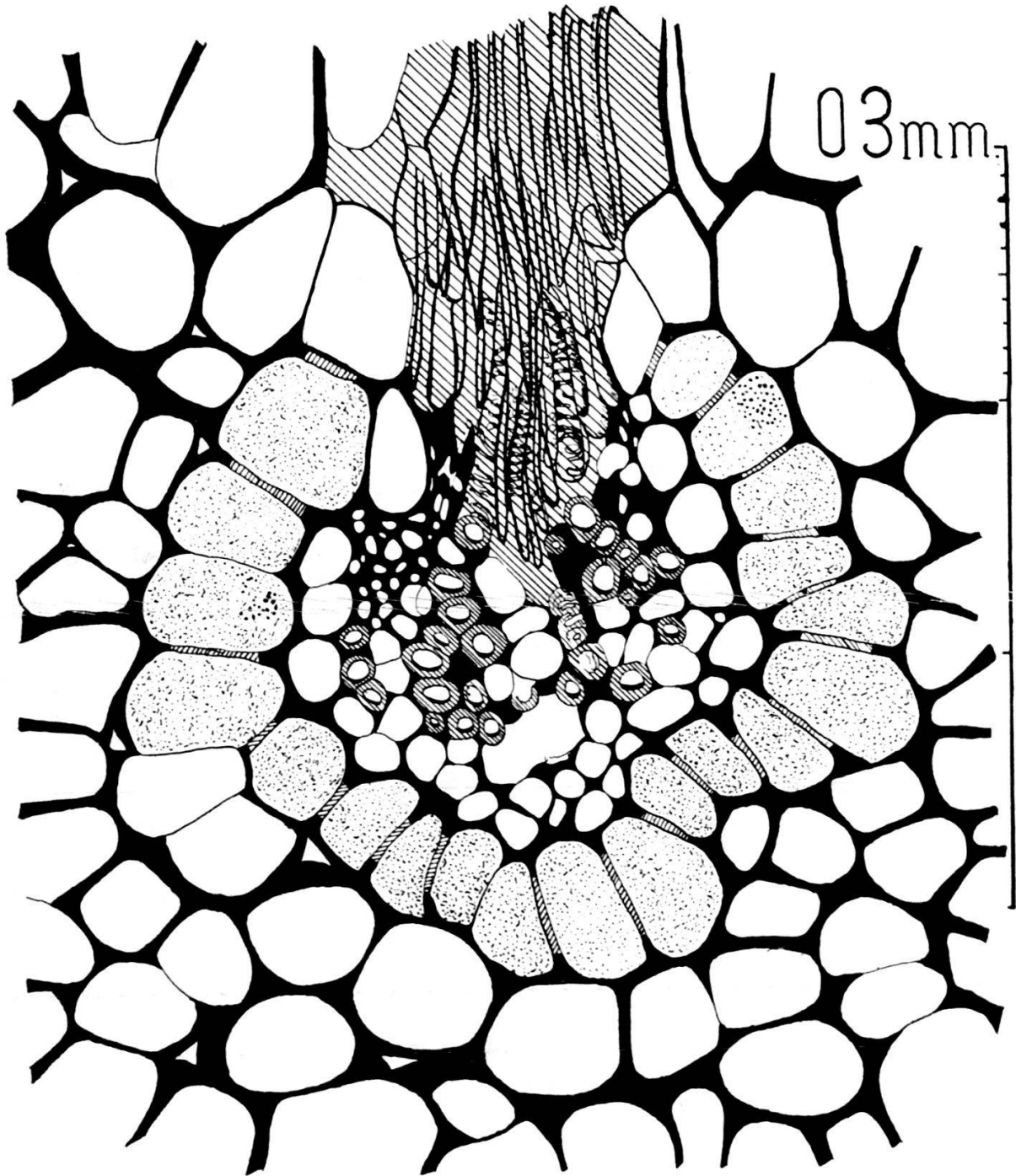


FIG. 10. — Un faisceau d'une coupe transversale de l'axe du cône d'*Equisetum ramosissimum*. (Grossissement 300 fois.)

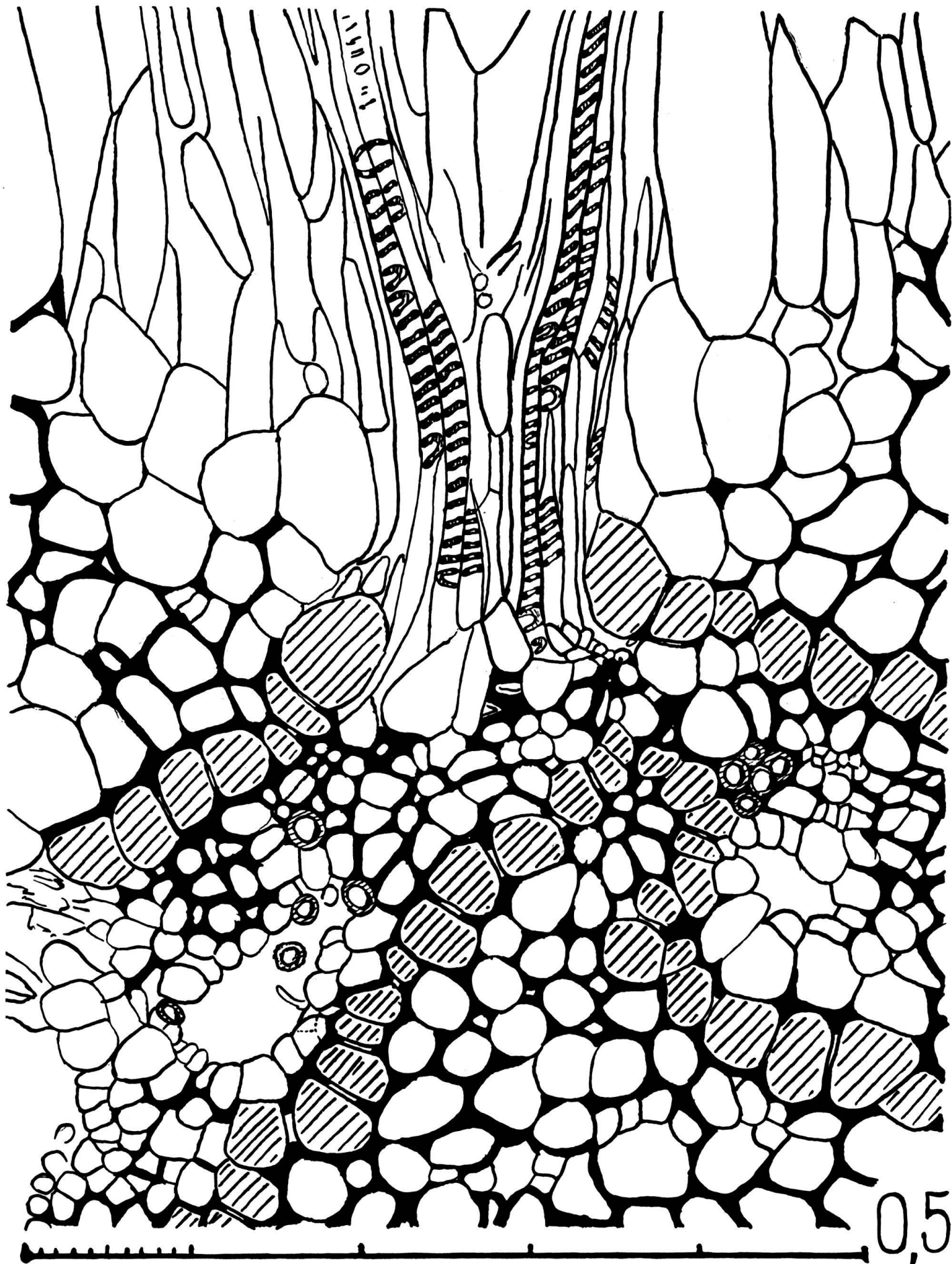


FIG. 11.  
Coupe perpendiculaire à l'axe du cône d'*Equisetum ramosissimum*.

### III. — APERÇU SUR L'ANATOMIE DU SPORANGIOPHORE

C'est en 1909 que EAMES apporte les premières données sur le parcours des faisceaux dans le sporangiophore; il donne deux coupes transversales du pédoncule d'*Equisetum maximum* (EAMES, fig. 7) et d'*Equisetum fluviatile* (EAMES, fig. 8)<sup>1</sup>, puis des coupes longitudinales dans le plan dorsi-ventral du sporangiophore<sup>2</sup> montrant des trachéides dorsales et ventrales; (EAMES, fig. 9, 10, 11, 12) chez *Eq. maximum*<sup>3</sup> il y a division (forking) en un nombre de faisceaux correspondant au nombre de sporanges. De son étude, EAMES conclut (pages 596 et suivantes) :

« The sporophyll fibro-vascular bundles appear not only to be mesarch but concentric, a condition which may also be regarded as a relic of ancestral structure. The axial bundles of the strobilus are weakly mesarch; those of the sporophylls, strongly so. This condition in the sporophyll-trace is not due to the concentric arrangement of the sporangia upon the scutes, for the subdivisions of the trace, one of which passes to each sporangium, are themselves equally mesarch throughout their course. The traces of these fertile leaves are likewise concentric. The traces of the vegetative leaves show well-developed contripetal wood in some species throughout their course. In no case does the passage of a foliar trace from the stele leave a gap. »

Chez presque toutes les espèces, EAMES constate des cas de fusion de bases de sporangiophores.

En 1912, BROWNE donne des photographies de coupes de « nœuds fertiles » montrant les départs de traces de sporangiophores. Ces photographies ne permettent de discerner ni l'arrangement des faisceaux, ni leur origine. En outre, elle donne une coupe d'un sporophylle qui ne permet pas de voir correctement le système vasculaire.

<sup>1</sup> « Both show well-defined lacunae in the centre of the bundle. Above and below and to same extent also upon the sides, are tracheides. »

<sup>2</sup> « The origine of the lacuna is the same as that of the carinal canal of the stem. The elements outside the desarranged spiral and annular tracheides of the lacuna are closely ringed or scalariform. This is then, a mesarch bundle. The dorsal elements are of course centrifugal, the ventral centripetal. »

<sup>3</sup> « There is a central mass of distorted protoxylem bounded by imbroken tracheides. As the bundle passes outward, division is made into several parts, only two of which, of course, lie in the plane of section. The separation is made from the very centre, a portion of the protoxylem, passing to each branch-strand. The latter immediately forms metaxylem upon its inner face. »

BROWNE, dans ses études suivantes sur le cône, s'occupe de la position des sporangiophores et de leur taille. Elle a trouvé des sporangiophores soudés entre eux à la base. Elle note aussi la différence de dimensions de la trace. Chez *Eq. giganteum*, les traces partent soit du milieu, soit du bord

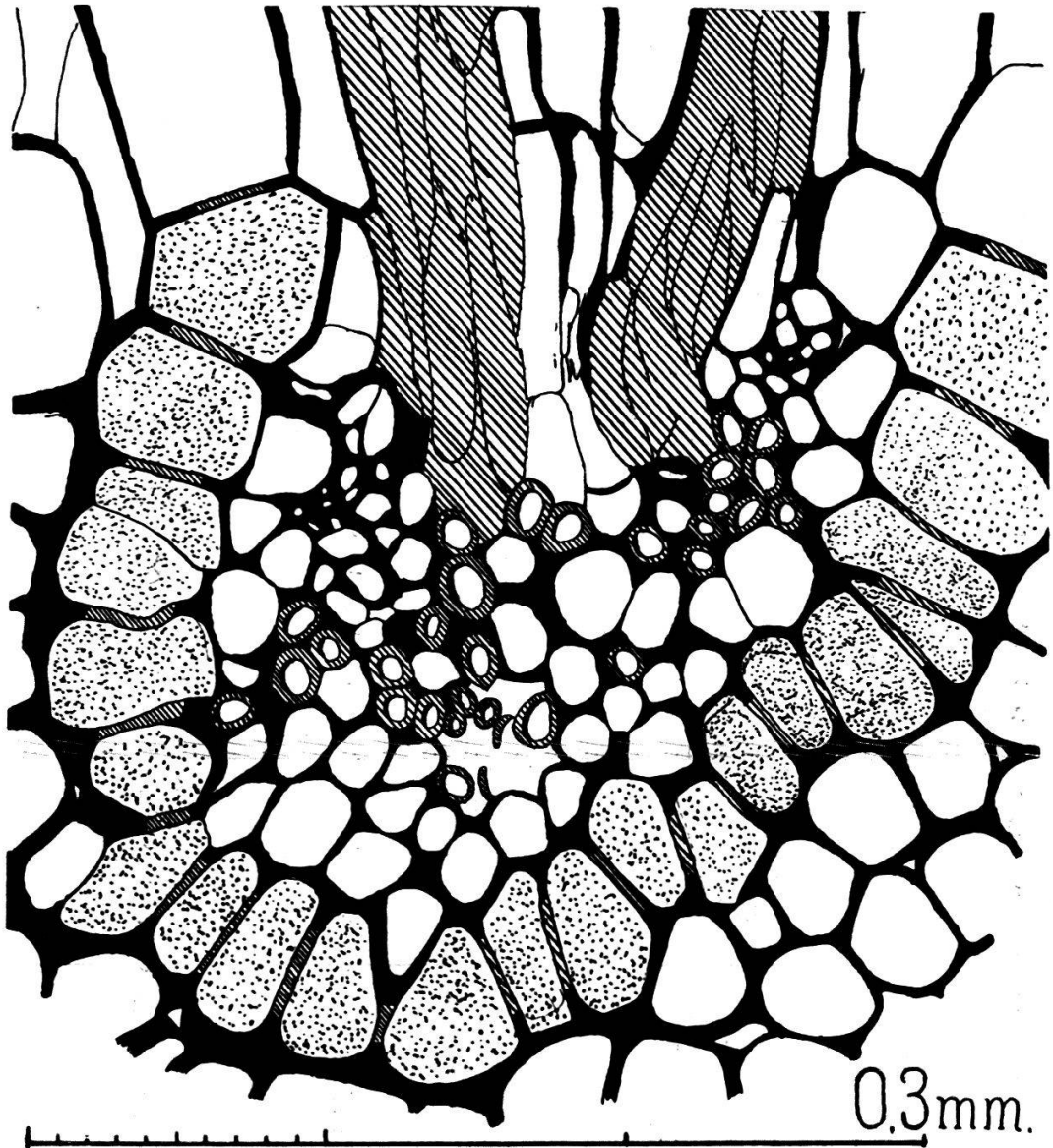


FIG. 12. — Coupe perpendiculaire à l'axe du cône d'*Equisetum ramosissimum*. (Faisceau isolé.) (Grossissement 300 fois.)

du faisceau de l'axe du cône, ou bien la trace peut être attachée sur toute la largeur du faisceau du cône. Le liber du sporangiophore, chez *Eq. silvaticum*, est continu avec celui de l'axe du cône. Dans le sporangiophore, le bois reste grêle jusque près de la tête peltée.

BARRATT donne les éléments théoriques essentiels sur le

protoxylème dans le sporangiophore et ses relations avec celui du cône (voir chap. I). Un dessin schématique montrant le faisceau du cône et une trachéide du sporangiophore illustre sa théorie.

L'anatomie du système vasculaire dans le sporangiophore n'est donc connue que d'une façon très incomplète. Notre intention est de donner :

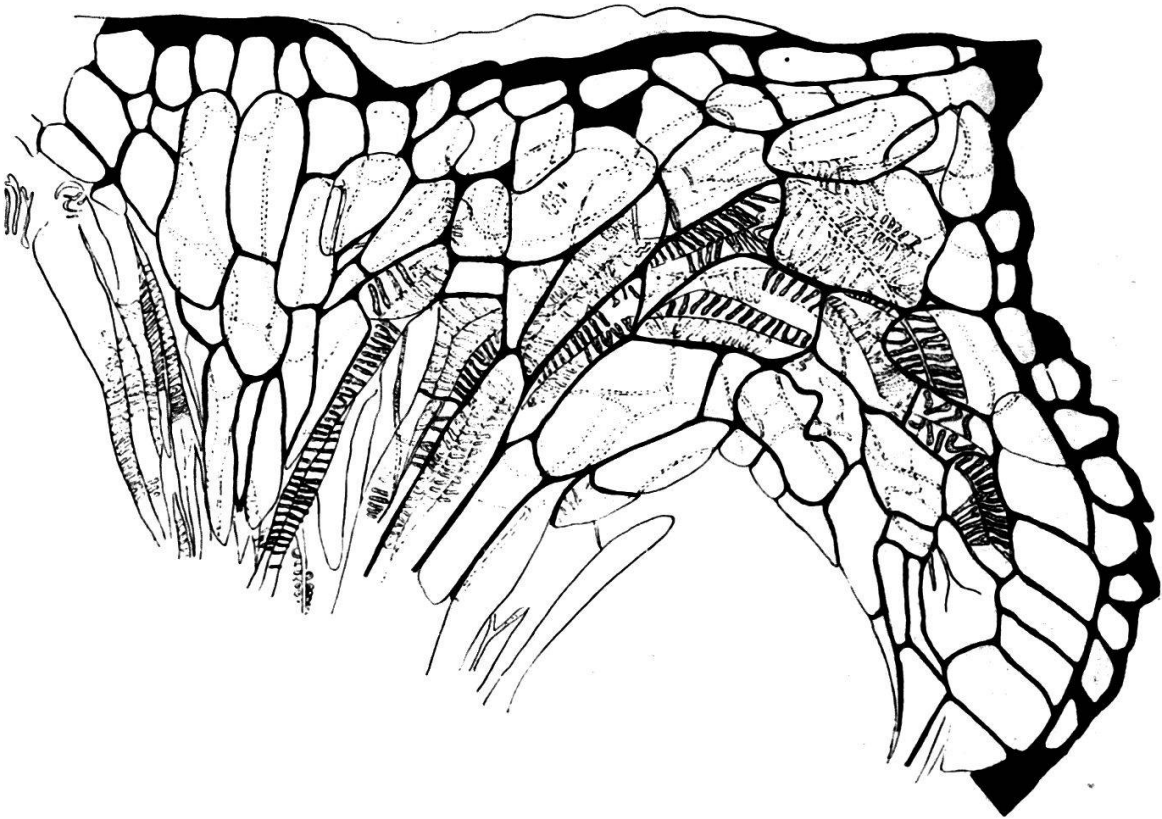


FIG. 13. — Coupe longitudinale radiale d'un sporangiophore d'*Equisetum ramosissimum* dans le chapeau. (Grossissement 180 fois.)

1. l'anatomie du système vasculaire du sporangiophore à son insertion et
2. l'anatomie du système vasculaire de l'axe du sporangiophore et de son chapeau.

Nous examinerons le système vasculaire du sporangiophore dans des coupes longitudinales épaisses et dans des coupes transversales, chez *Equisetum ramosissimum*, *arvense*, *maximum* et *palustre*.

La figure 12 montre un faisceau isolé, dans une coupe perpendiculaire à l'axe du cône d'*E. ramosissimum* on voit le départ du faisceau du pédoncule du sporangiophore, dans un des faisceaux de l'axe du cône; l'endoderme est ouvert et se prolonge autour du faisceau du sporangiophore; la lacune

du faisceau de l'axe du cône n'est séparée que par une couche de cellules de l'endoderme; cette couche de cellules est le prolongement du péricycle; par conséquent dans le faisceau de l'axe du cône le bois est entièrement centrifuge (endarche) et non mésarche comme EAMES l'a constaté dans le cône qu'il

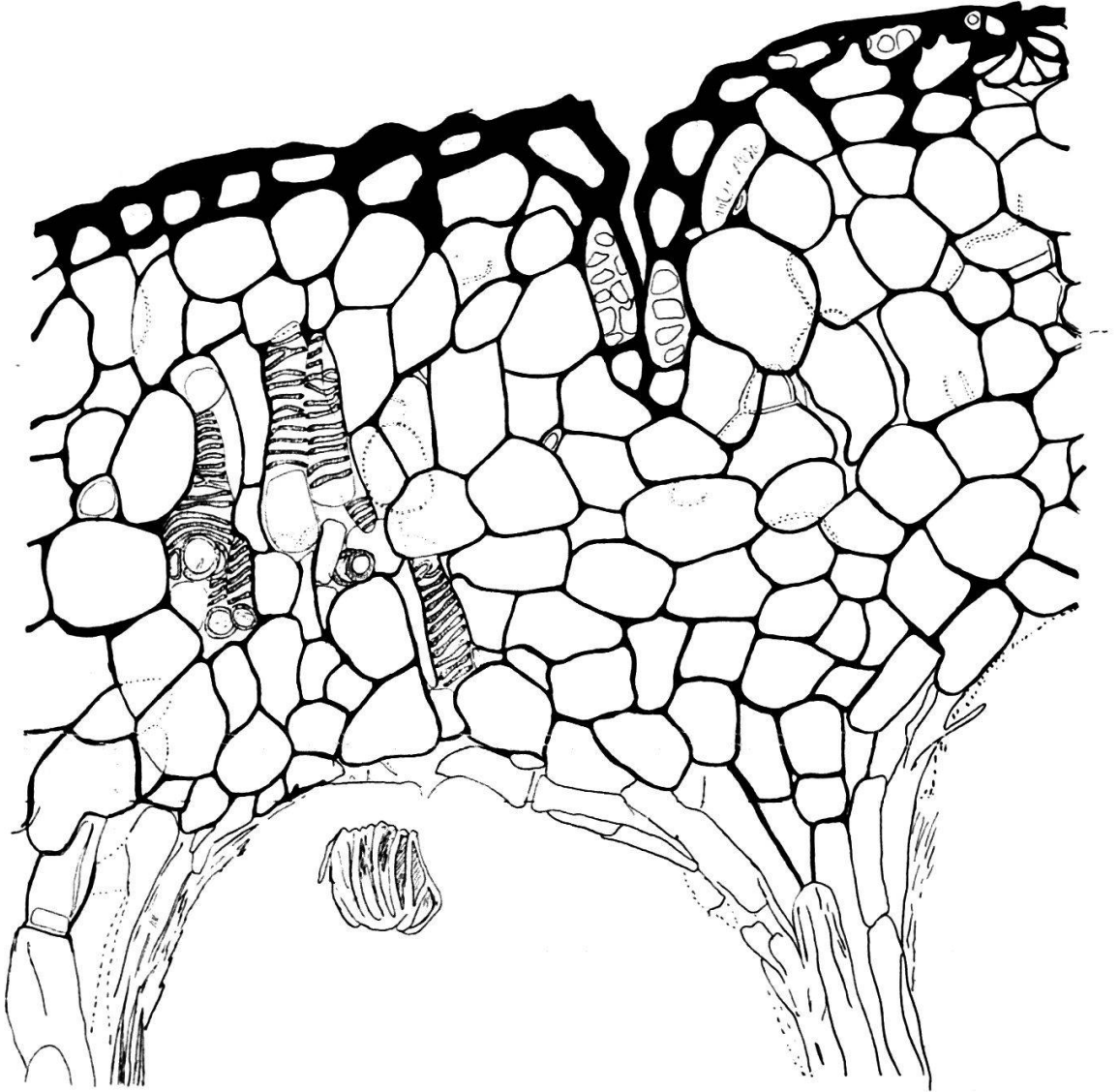


FIG. 14. — Coupe longitudinale tangentielle du chapeau du sporangiophore d'*Equisetum ramosissimum*.

a étudié. La partie ligneuse du sporangiophore est nettement séparée en deux dès son insertion sur le bois du faisceau de l'axe.

La figure 13 montre une coupe longitudinale, radiale, d'un sporangiophore d'*E. ramosissimum* dans le chapeau. On note ici la différence entre les trachéides du pédoncule qui sont allongées et minces, tandis que celles du chapeau sont larges,

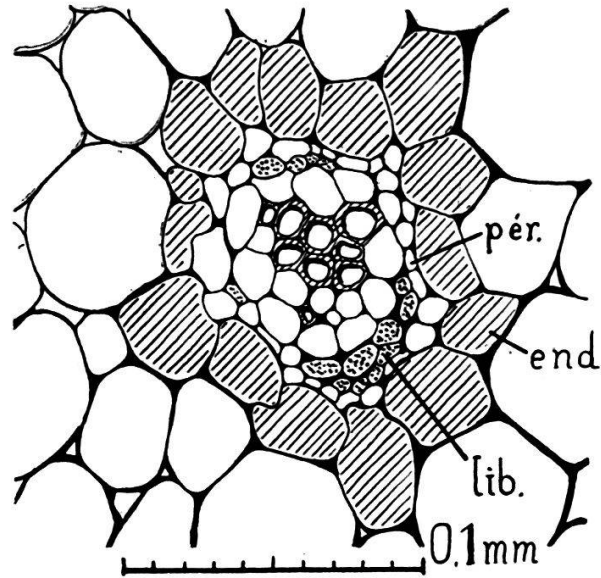


FIG. 15. — Coupe tangentielle dans l'axe du cône d'*Equisetum ramosissimum* v. *pannonicum*. (Trace d'un sporangiophore.)

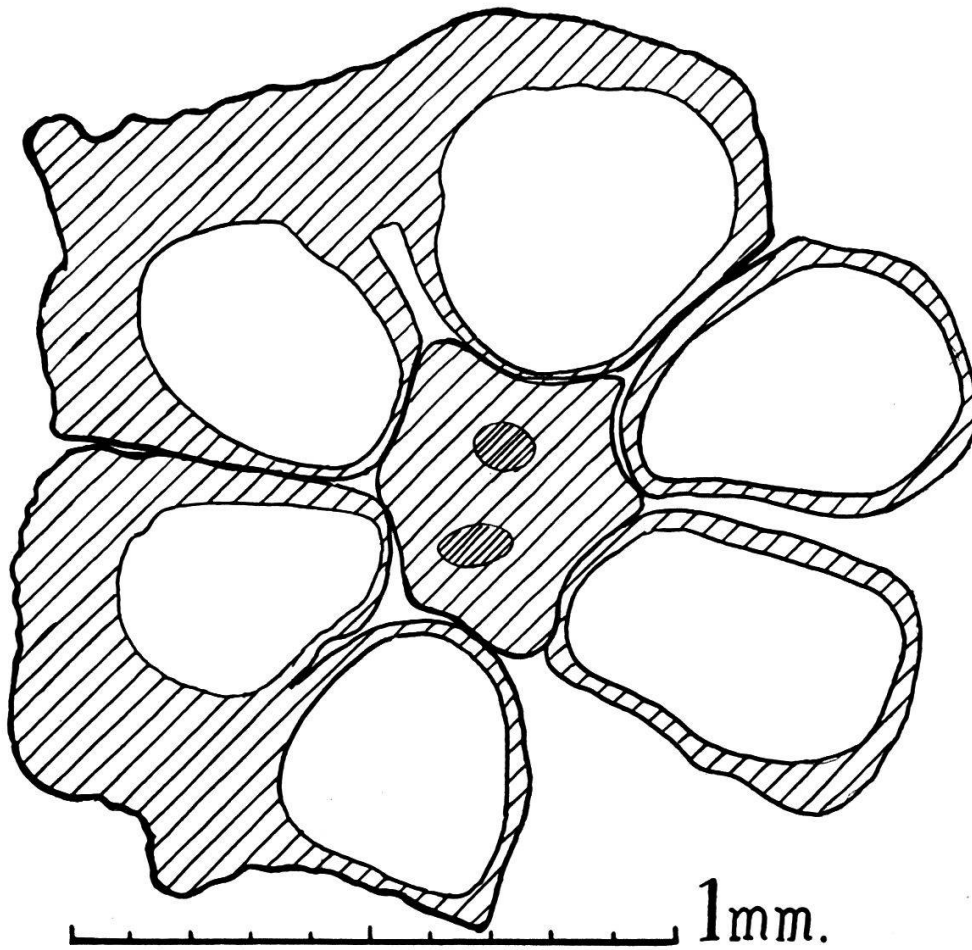


FIG. 16. — *Equisetum ramosissimum* v. *pannonicum* : coupe d'un sporangiophore à la base du chapeau.

courtes, à anneaux moins nombreux et beaucoup plus épais.

La figure 14 montre le détail d'un faisceau dans une coupe longitudinale tangentielle du chapeau du sporangiophore d'*E. ramosissimum*. On peut observer des trachéides courtes, épaisses, de diamètres très variables, aux anneaux souvent anastomosés. On a dans cette figure la partie du bois du chapeau qui va en descendant vers le sporange.

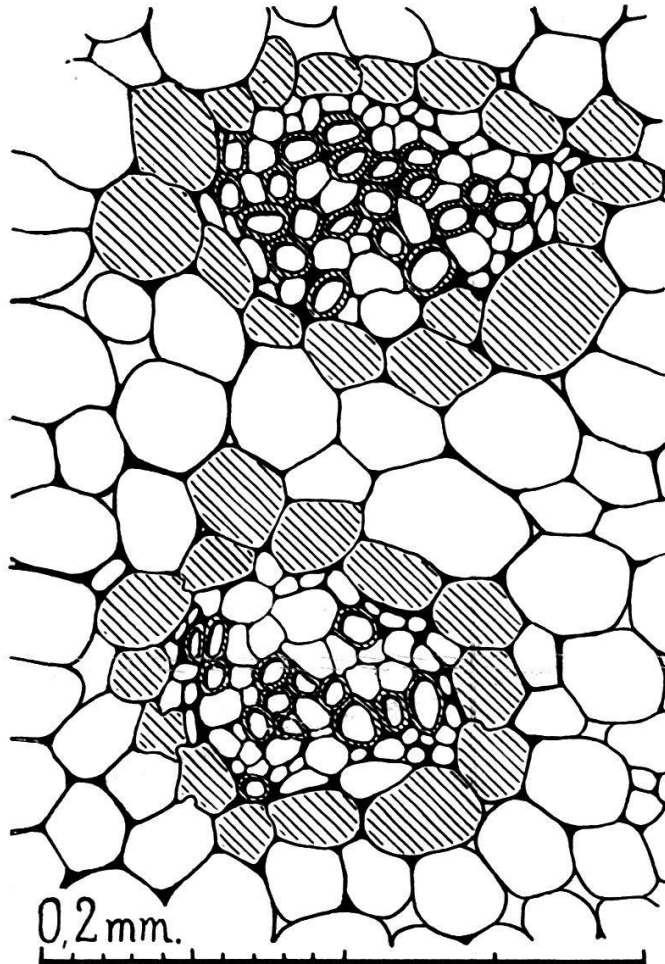


FIG. 17. — *Equisetum ramosissimum* v. *pannonicum*  
(détail des faisceaux de la fig. 16).

La figure 15. Ici, les cellules qui ont été hachurées sur le dessin sont apparemment celles de l'endoderme, quoiqu'elles ne montrent pas les cadres de Caspary.

Si notre interprétation est juste et si c'est bien l'endoderme, la couche de petites cellules placée à l'intérieur serait le péricycle; en dedans du péricycle, nous interprétons les cellules un peu plus grandes, que nous avons ponctuées, comme étant des tubes criblés; tout le reste, formé sur le dessin de grandes cellules à parois minces et de trachéides de même grandeur, doit être interprété comme le bois; les grandes cel-

lules à parois minces pouvant être soit du parenchyme ligneux, soit des trachéides sectionnées entre les anneaux.

On voit à ce niveau que le bois (en tous cas une trachéide) est en contact avec le péricycle.

La figure 16 montre une coupe transversale d'un sporangiophore d'*E. ramosissimum* à la base du chapeau vu au faible grossissement.

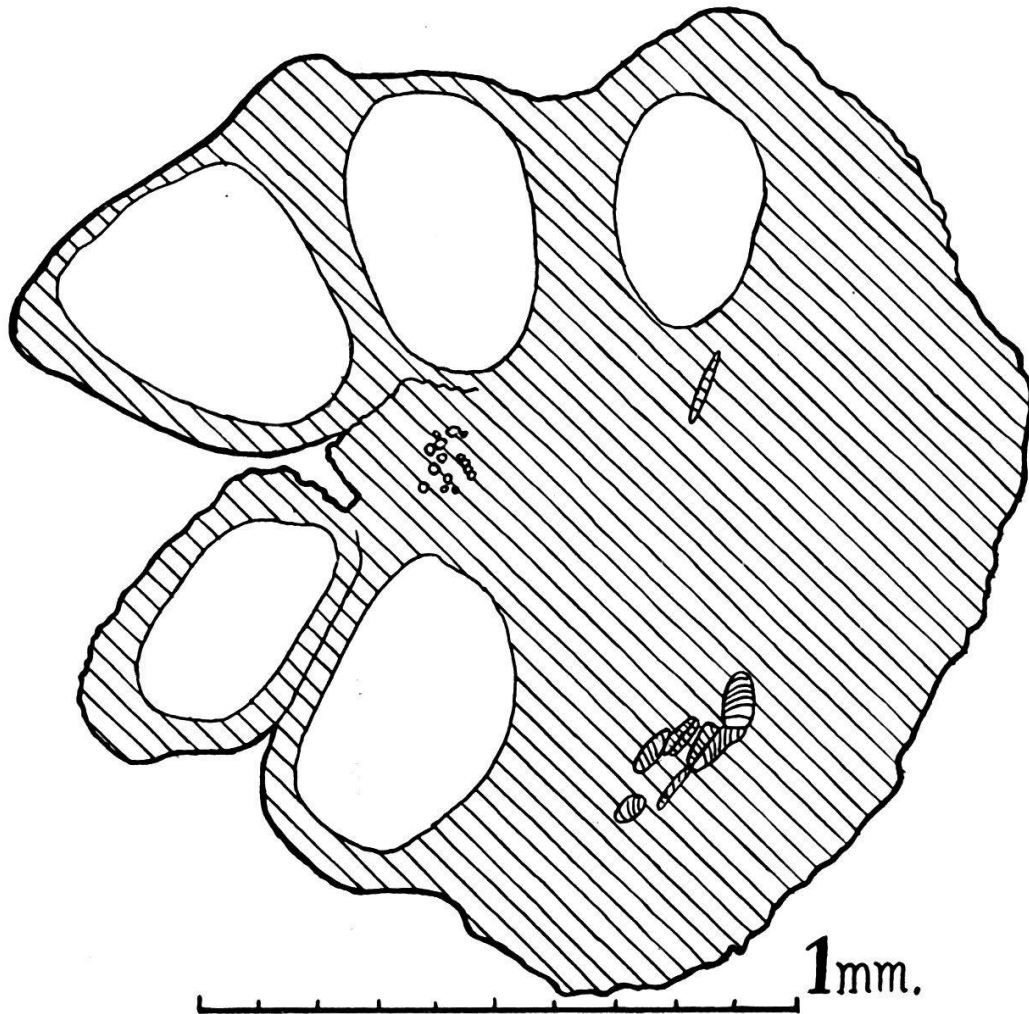


FIG. 18. — *Equisetum ramosissimum* v. *pannonicum*. — Coupe transversale d'un sporangiophore à la hauteur de la base du chapeau.

Dans la figure 17, on voit le détail des faisceaux de la fig. 16. On a hachuré des cellules qui doivent apparemment constituer l'endoderme quoiqu'elles n'aient pas à ce niveau de cadres de Caspary.

On remarquera que des trachéides sont par places en contact avec l'endoderme; il n'y aurait donc plus à ce niveau de péricycle ou seulement un péricycle incomplet, on retrouve le bois formé de grandes cellules à parois minces et de trachéides de même diamètre; il est impossible de dire si les

petites cellules de la périphérie du faisceau sont des tubes criblés ou des cellules du péricycle.

*La figure 18* représente une coupe transversale d'un sporangiophore à la base du chapeau, mais un peu plus haut que la coupe de la figure 16. Cette coupe est oblique; elle passe à gauche à travers les sporanges et à droite en dessus des sporanges; dans l'axe de ce sporangiophore on rencontre un des deux faisceaux de la figure 15, tandis que l'autre, déjà bifurqué, se trouve sectionné à la droite de la figure, dans sa partie redescendant vers le sporange.

*La figure 19* donne le détail du faisceau de gauche de la fig. 18; les cellules hachurées peuvent être interprétées comme celles de l'endoderme, à droite en bas de la figure, il n'a pas été possible de déterminer quelles sont les cellules de l'endoderme; il n'y a rien d'étonnant à cela puisque un peu plus haut dans le chapeau l'endoderme n'existe plus; on retrouve le bois central avec ses grandes cellules à parois minces et ses trachéides.





En comparant les figures 15 (base du pédoncule), 17 (haut du pédoncule) et 19 (encore plus haut), on constate que les trachéides du bois qui occupaient en un massif compact le centre du faisceau à la base du pédoncule tendent à se placer à la périphérie.

Dans aucune de ces coupes nous ne trouvons, contrairement à EAMES, de lacune centrale.

Dans cette série de trois coupes on voit qu'en montant l'endoderme, le péricycle et le liber deviennent de plus en plus difficiles à reconnaître.

*La figure 20* montre une coupe longitudinale épaisse d'*E. ramosissimum*; la dite confirme ce que nous ont montré les coupes 19, etc.; elle a été obtenue en dessinant successivement les trachéides visibles à quatre niveaux de mise au point. Ces quatre sections optiques permettent de dessiner toutes les trachéides du faisceau; ces sections correspondent au fond à des plans cotés de la géométrie descriptive; par un rabattement il est possible d'obtenir une représentation au moins approximative de la section transversale du faisceau; c'est ce qui a été fait en haut du dessin. Il n'y a qu'une trachéide de protoxylème; elle a été représentée dans la coupe transversale par un double contour et on voit nettement qu'elle occupe le centre du faisceau: celui-ci est donc nettement endarche; ce qui confirme le point de vue d'EAMES, quoiqu'il ne se forme pas de lacune vasculaire.

*La figure 21* montre une coupe épaisse en long du spo-

- 1 
- 2 
- 3 
- 4 

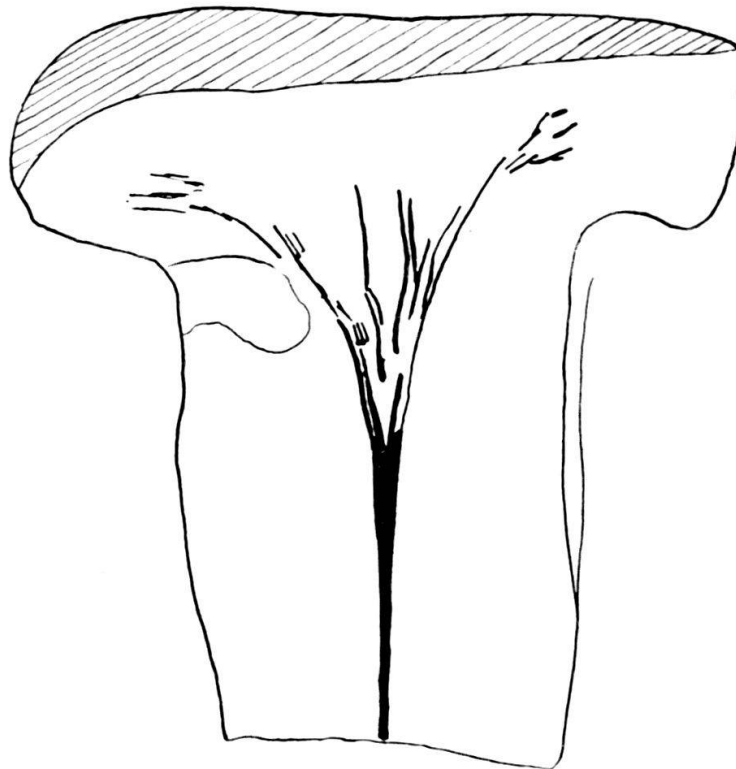


FIG. 21. — *Equisetum arvense* (coupe épaisse en long du sporangiophore, gross. 100 fois).

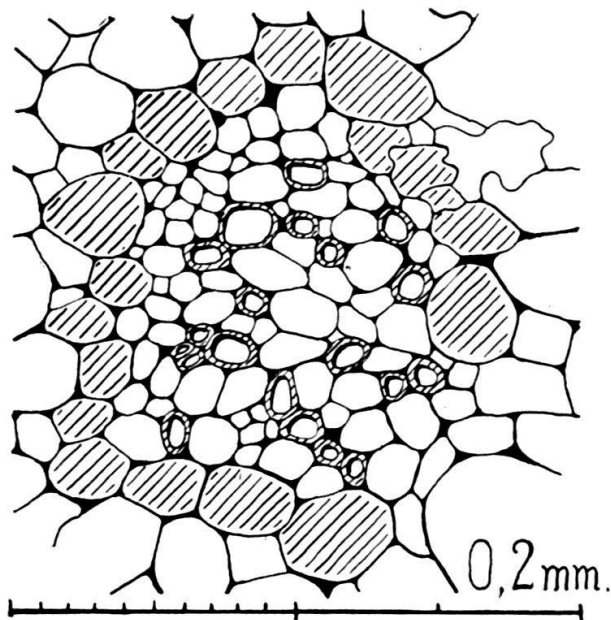


FIG. 19. — *Equisetum ramosissimum* v. *pannonicum*. — Coupe transversale (un peu oblique) dans le sporangiophore à la hauteur de la base du chapeau.

FIG. 20.  
*Equisetum ramosissimum*  
(coupe longitudinale épaisse).

rangiophore d'*E. arvense*. La trace destinée au sporangiophore est indivise à la base. La bifurcation en de nombreuses branches ne se fait que plus haut, après un élargissement que l'on peut noter vers le milieu du trajet du faisceau.

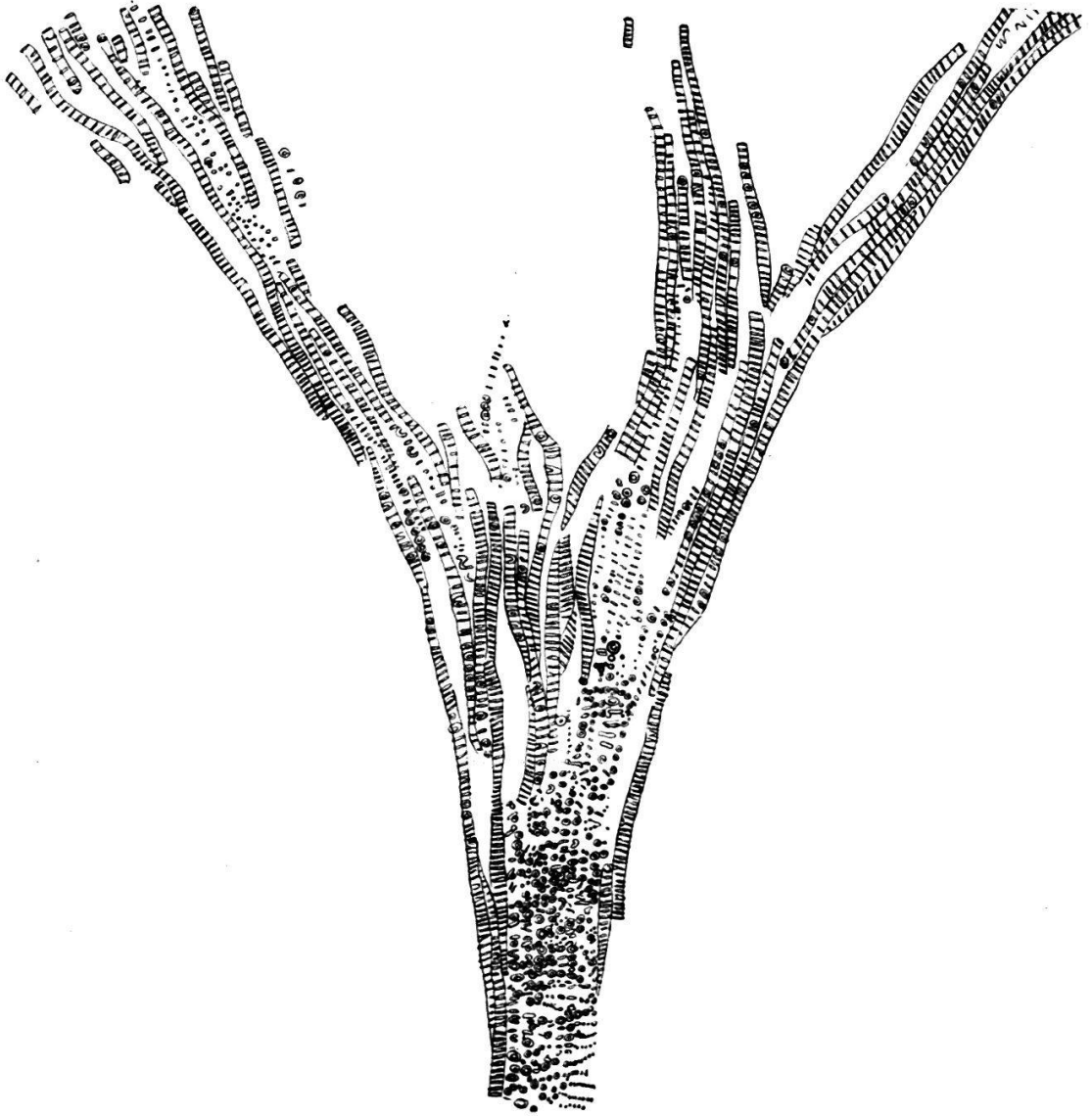


FIG. 22. — *Equisetum arvense*. — Un faisceau du sporangiophore vu dans une coupe longitudinale épaisse.

La figure 22 montre un faisceau de sporangiophore d'*E. arvense* vu dans une coupe longitudinale épaisse. On peut noter que le faisceau est indivis à la base du pédoncule; on voit nettement que cette partie inférieure est mésarche. Il constitue à la base un cylindre entouré de une à deux couches de trachéides de métaxylème dont les anneaux sont serrés; au centre du faisceau, on voit de très nombreuses lignées d'anneaux séparés du protoxylème. Plus haut le faisceau s'élargit,

devient conique, puis prend la forme d'un entonnoir; les trachéides augmentent de nombre et sensiblement d'épaisseur. Certaines trachéides dont les anneaux étaient séparés devien-

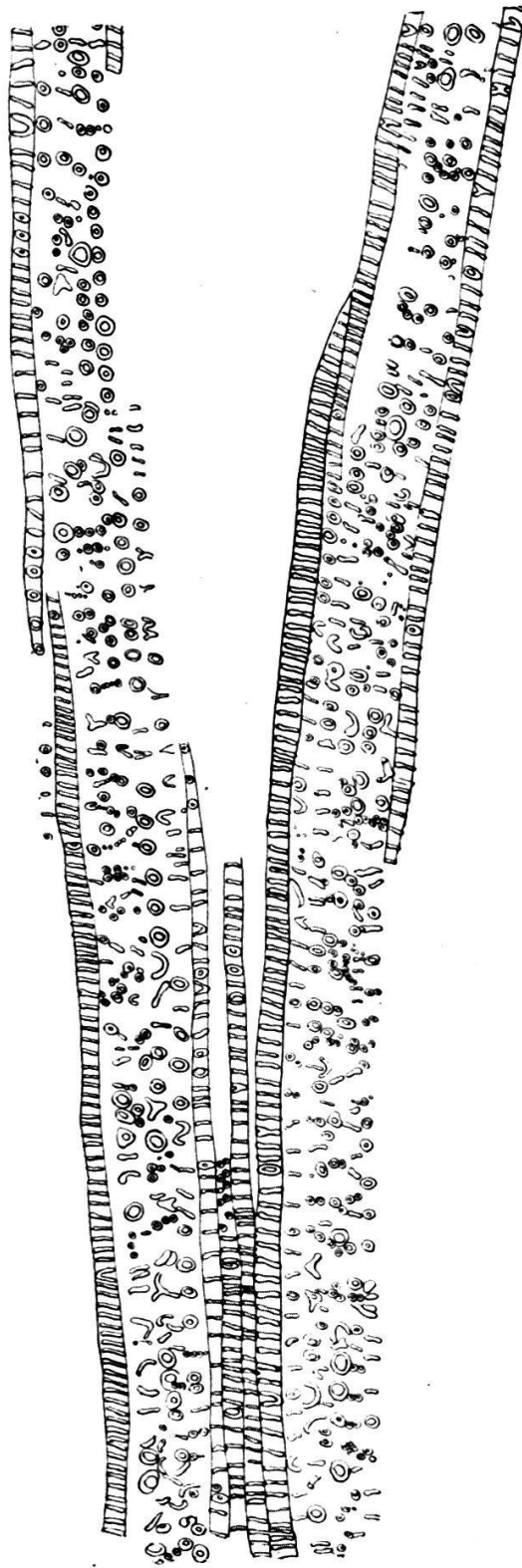


FIG. 23. — *Equisetum arvense*.  
Coupe longitudinale épaisse près de la base du pédoncule.

nent des trachéides à anneaux serrés et ne se différencient quasi plus de celles du métaxylème. Le protoxylème se partage dans les différentes branches dont nous ne voyons que quatre. On voit à différents endroits que les ramifications sont aussi mésarches.

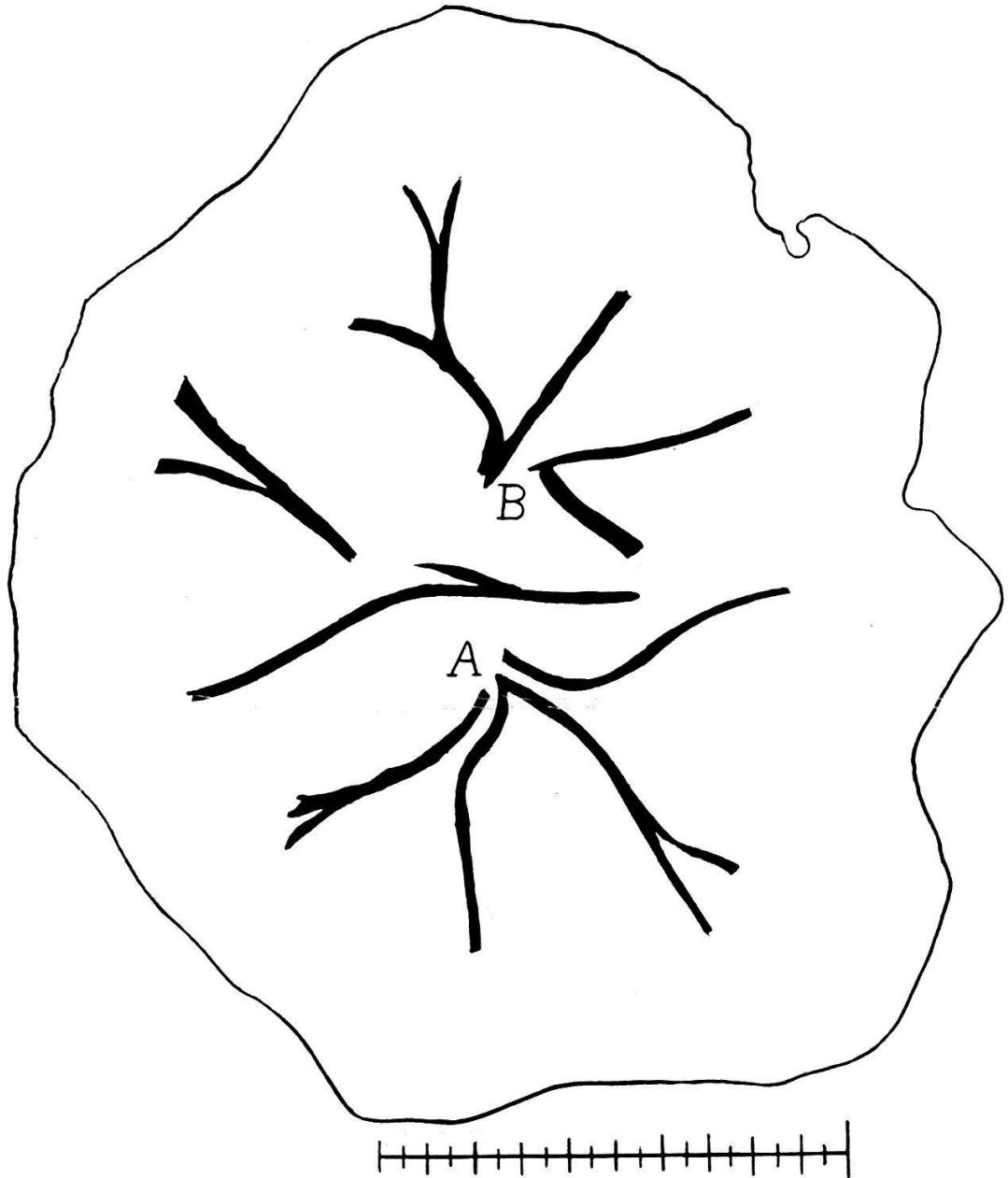


FIG. 24. — *Equisetum maximum*.

Coupe transversale épaisse du sporangiophore. (Grossissement 50 fois.)

La figure 23 montre une coupe longitudinale épaisse du sporangiophore d'*E. arvense* faite près de la base du pédoncule. A la base on voit deux faisceaux accolés. Chaque faisceau est un cylindre entouré de une à deux couches de trachéides du métaxylème; au centre, une épaisseur de 4-5 trachéides de

protoxylème dont on ne voit que les anneaux alignés séparés, pas toujours entiers. Ces deux faisceaux se séparent insensiblement et restent entiers sur un assez long parcours. Cette figure montre assez nettement que le bois des deux faisceaux est mésarche.

La figure 24 montre une coupe transversale épaisse du

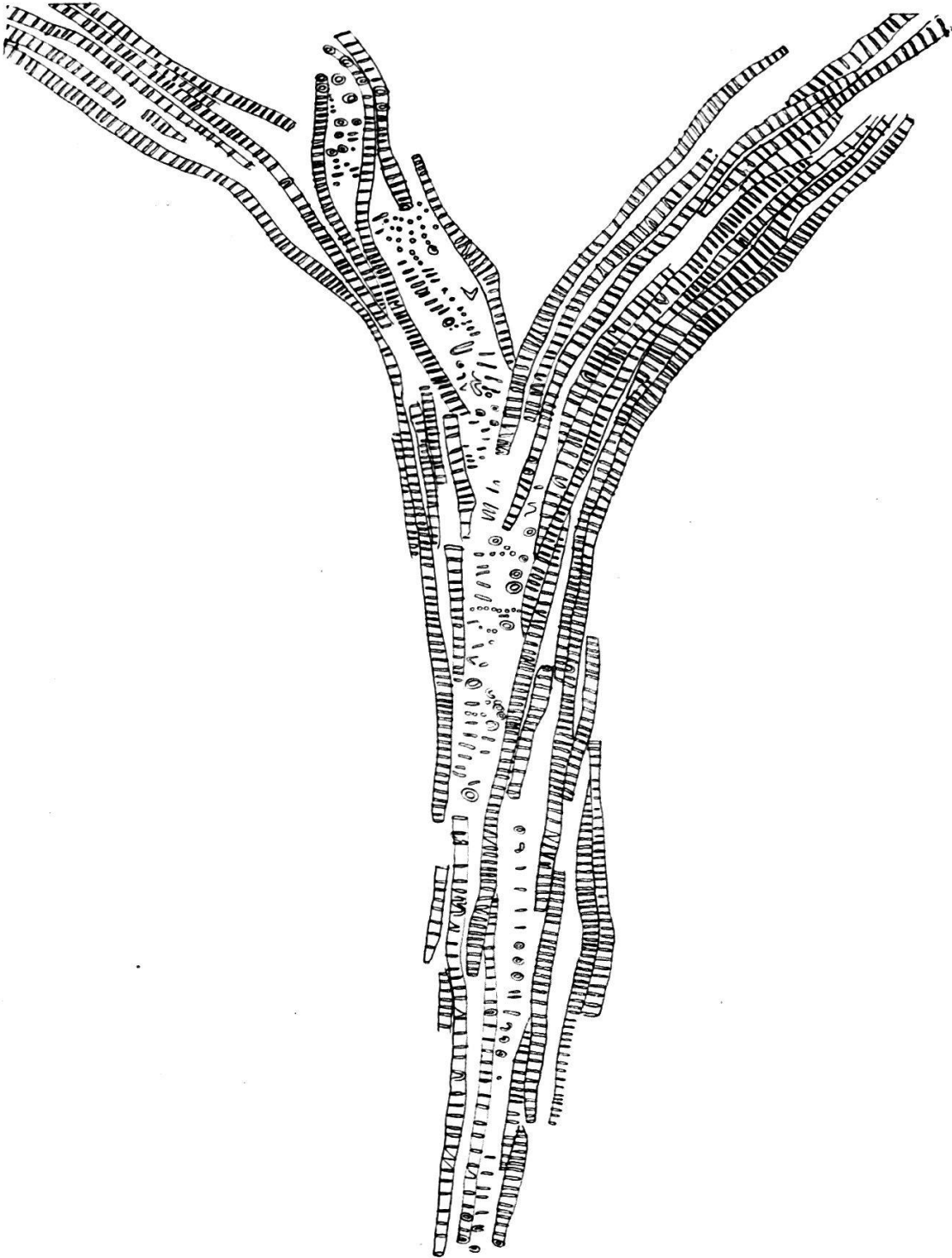


FIG. 25. — *Equisetum palustre*.  
Coupe longitudinale; bifurcation de faisceau dans le sporangiophore.



FIG. 26. — *Equisetum palustre*.  
Coupe longitudinale épaisse d'un sporangiophore.

sporangiophore d'*E. maximum*. La coupe passe dans le chapeau au-dessus des premières divisions du faisceau. On voit nettement en A qu'une branche de faisceau s'est divisée quatre fois et il y a eu également plusieurs divisions successives en B. Il n'y a pas à proprement parler de distances régulières entre les branches. Toutefois on constate que les faisceaux paraissent à peu près équidistants sur les bords du chapeau près des points d'insertion des sporanges. Les faisceaux peuvent ou non rester indivis. Certaines branches se divisent davantage que d'autres. La ramification est dichotomique, mais sans grand ordre. On peut noter un sensible accroissement du système vasculaire peu avant la division.

La figure 25 représente le détail d'une bifurcation de faisceau dans le sporangiophore d'*E. palustre* vu dans une coupe longitudinale épaisse. On note, au centre, le protoxylème entouré des trachéides du métaxylème. A l'endroit où le faisceau se divise il y a une augmentation du nombre des trachéides. On peut constater qu'un nombre restreint de trachéides du faisceau passe dans les branches, et que ces branches sont mésarches comme le faisceau unique du pédoncule.

La figure 26 représente, vu dans une coupe longitudinale épaisse un sporangiophore d'*E. palustre*, une branche du faisceau avant sa division. On note 2-3 épaisseurs de trachéides de protoxylème avec des anneaux très perturbés dans leur ordre. A l'extérieur, on constate 1-2 épaisseurs de trachéides de métaxylème, donc ce faisceau est mésarche. La division du faisceau se fait en deux branches: dans chaque branche, on voit des trachéides prendre leur origine dans le protoxylème du faisceau. Les deux branches sont mésarches; à la partie supérieure de la figure, on voit les terminaisons des branches formées de grosses trachéides courtes.

#### IV. — CONCLUSIONS

De l'interprétation de nos dessins anatomiques du sporangiophore, il ressort que :

a) *A la sortie du faisceau du cône:*

Le faisceau de l'axe du sporangiophore peut être encore indivis au moment où il traverse le derme de l'axe du cône ou être déjà divisé en plusieurs branches. A la bifurcation, on voit souvent qu'une trachéide de protoxylème du faisceau principal à anneaux nettement séparés passe dans la ramification en ayant là les anneaux moins écartés les uns des autres.

b) *Jusqu'à la base du chapeau*, les faisceaux sont encore très peu ou pas divergents. On distingue nettement le protoxylème et le métaxylème. Ensuite les faisceaux se divisent en un grand nombre de branches plus ou moins dichotomiques, ce qui donne à l'ensemble du système l'aspect d'un entonnoir. Tous les faisceaux, aussi bien celui qui se détache de l'axe du cône que ses ramifications, sont nettement mésarches, comme EAMES l'avait déjà constaté.

c) *Dans le chapeau*, on ne constate plus de différence entre protoxylème et métaxylème. Les trachéides y sont plus courtes, plus épaisses; chaque sporange reçoit un faisceau qui aboutit dans la région où le sporange est soudé au chapeau.

L'anatomie du sporangiophore montre une organisation vasculaire qui n'est pas celle de la feuille, mais bien celle d'un organisme spécial ayant un axe de symétrie, et ayant pour fonction la nutrition et le support des organes reproducteurs. Le faisceau du pédoncule mésarche est à la base une protostèle; plus haut on se rapproche du type vasculaire de la siphonostèle.

Si donc, dans ses tiges végétatives, le genre *Equisetum* a une anatomie différente de celle des autres Ptéridophytes, on voit que dans l'axe de ses cônes et dans le pédoncule de ses sporangiophores, l'anatomie est nettement une anatomie de *Ptéridophyte*, même de *Ptéridophyte* assez primitive.

---