ANNALES DE LA SOCIÉTÉ GÉOLOGIQUE DE BELGIQUE Mémoires in-4° — Tome X. Années 1966-1967

L'ASTEROXYLON ELBERFELDENSE KRAUSEL ET WEYLAND PORTE-T-IL DES AXES TERMINAUX DU TYPE HOSTIMELLA HOSTIMENSIS POTONIÉ ET BERNARD?

PAR

M. FAIRON

LIÈGE IMPRIMERIE GEORGE MICHIELS S. A. RUE DE LA PAIX 6 1967



ANNALES DE LA SOCIÉTÉ GÉOLOGIQUE DE BELGIQUE Mémoires in-4° — Tome X. Années 1966-1967

L'ASTEROXYLON ELBERFELDENSE KRAUSEL ET WEYLAND PORTE-T-IL DES AXES TERMINAUX DU TYPE HOSTIMELLA HOSTIMENSIS POTONIÉ ET BERNARD?

 \mathbf{PAR}

M. FAIRON

LIÈGE IMPRIMERIE GEORGE MICHIELS S. A. RUE DE LA PAIX 6 1967

Avant toute chose, nous tenons à remercier le Professeur S. LECLERCQ qui nous a confié ce travail et qui l'a suivi tout au long de sa réalisation, nous apportant ses conseils éclairés et ses critiques constructives. Nos remerciements s'adressent également à M. STREEL, chef de travaux, pour les encouragements et l'intérêt qu'il n'a cessé de manifester à l'égard de notre travail. Notre gratitude va aussi à MM. DISCRY, maître-préparateurtechnicien et LHODE, préparateur-technicien, qui ont mis à notre disposition leur habileté et leur savoir-faire pour la réalisation technique et photographique de ce travail.

Nous remercions également la Fondation Universitaire pour les subsides qu'elle nous a accordés ainsi que la Société Géologique de Belgique et, plus spécialement son Secrétaire Général, Monsieur le Professeur UBAGHS, pour l'aide apportée lors de la publication du travail.



Abstract

The petrified axe studied in this paper has been collected at Stolberg near Aachen. While the anatomy has revealed a structure identical with the naked axes of the terminal portions (*Hostimella hostimensis*) of *Asteroxylon elberfeldense* KR. and W., the external morphology is different in bearing lateral organs spirally disposed.

According to this, a new form genus has been created : *Stolbergia spiralis* of which the affinities are discussed.

Résumé

L'axe pétrifié étudié dans ce travail provient d'Aix-la-Chapelle (Stolberg). Son anatomie a révélé une identité de structure avec celle des axes terminaux représentant les portions terminales (*Hostimella hostimensis*) de l'*Asteroxylon elberfeldense* KR. et W. Par contre, le spécimen de Stolberg porte des organes latéraux disposés d'une manière spiralée qui différencient sa morphologie externe de celle du matériel des auteurs allemands.

Pour ces raisons, nous avons été amenée à créer un nouveau genre de forme, *Stolbergia spiralis*, dont les affinités sont discutées.

.

I. INTRODUCTION

L'axe pétrifié, étudié dans ce travail, provient des environs d'Aix-la-Chapelle, plus précisément du talus du chemin de fer vicinal de Stolberg. Monsieur Müller du Geologisches Institut d'Aix-la-Chapelle nous a aimablement transmis les coordonnées de l'endroit daté dans l'Eifelien. (Affleurement nº 28 ; thèse de Monsieur NEUMANN-MAHLKAÜ). Coordonnées Lambert : $x = \frac{25}{14,595}$

$y = {}^{56}/{}_{18,560}$

L'étude anatomique de l'axe a révélé une parfaite identité de structure avec les axes nus considérés par KRÄUSEL et WEYLAND (1926) comme portion terminale de l'Asteroxylon elberfeldense. Toutefois, la morphologie externe de l'axe de Stolberg est totalement différente des empreintes décrites par KRÄUSEL et WEYLAND.

L'ensemble des caractères étudiés ont amené la création d'un nouveau genre de forme, Stolbergia spiralis gen. et sp. nov. De plus, l'examen critique de la reconstitution de l'Asteroxylon elberfeldense par KRÄUSEL et WEYLAND, effectuée à la lumière du genre nouveau, a permis de mettre en doute les affinités avancées par ces auteurs et d'en proposer d'autres.

II. MATÉRIAUX ET TECHNIQUE D'ÉTUDE

A. Dissection de l'axe et inclusions

L'axe est conservé sur 7,5 cm. de long. Lors du clivage de la roche, des portions du fossile sont restées fixées, d'une part, à l'empreinte A et, d'autre part, à la contre-empreinte B. Afin d'effectuer l'étude anatomique détaillée de l'échantillon, empreinte et contre-empreinte ont été débitées en dix tronçons, à la scie diamantée (5.000 tours-minute ; perte en matière évaluée à 1,2 mm. environ, en moyenne) suivant le schéma ci-dessous (fig. 1 du texte).

Les fragments de l'axe ont été inclus dans du plastique suivant la méthode mise au point par LECLERCQ et NOËL en 1953 et adaptée à notre matériel. Certains fragments, entourés par du sédiment ont été inclus tels quels sans dégagements, afin de pouvoir étudier les enveloppes corticales de la plante qui restent attachées à la roche sous forme d'une mince pellicule charbonneuse. D'autres ont été dégagées au préalable, suivant la technique publiée par LECLERCQ en 1960.

En tout, il a été réalisé 11 inclusions. Les inclusions B1, B2, B5, numérotées de bas en haut, ont été effectuées sur la contre-empreinte ; elles n'ont pas nécessité de dégagement.



Fig. 1

L'inclusion B5 a été faite obliquement par rapport à l'axe de l'échantillon, dans le but de recouper transversalement l'émission n° 3 (fig. 1 du texte).

Le matériel des inclusions A3, A4, A5, A6, A7, A8, A9 et A10 a été prélevé sur l'empreinte. De A3 à A7, l'axe a été dégagé du sédiment enrobant (fig. 1 du texte).

B. Usure du plastique

Lorsque le plastique est polymérisé, on amène l'affleurement de la surface à étudier par usure du bloc sur la polisseuse à disque de fonte, en présence de carborandum 320. Dès que la surface apparaît par transparence, sous une mince pellicule de plastique, on achève l'usure sur plaque de verre, avec carborandum 800 et sous glycérine.

Le poli-miroir s'obtient en passant sur le disque de feutre qui tourne à grande vitesse et qui est constamment arrosé par une suspension aqueuse d'alumine n° 3.

Les surfaces polies s'observent au microscope, sous forte lumière réfléchie (on utilise deux sources ponctuelles situées de part et d'autre de l'objet), ou bien au banc métallographique (REICHERT Me. F).

La méthode d'usures successives permet de réaliser des sections transversales ou longitudinales sériées. Toutefois, il est indispensable d'effectuer de bonnes photographies-témoins de chaque stade observé, afin de s'assurer des documents de comparaison puisque le matériel est successivement détruit à mesure que progresse l'usure.

III. DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE

Le matériel consiste en un axe nu à section circulaire, légèrement aplatie dorso-ventralement. Il porte, de place en place, de petits organes latéraux qui paraissent répartis irrégulièrement sur toute la longueur. Ces organes sont cylindriques, très courts -2,5 mm. environ - et étroitement appliqués contre l'axe.

Le diamètre de l'axe (2 mm.) reste à peu près constant sur toute la longueur de l'échantillon ; les faibles accroissements momentanés de ce diamètre sont dus à un épaississement annonçant une émission d'organe latéral.

Lors du clivage de la roche, des portions de l'axe sont restées fixées, d'une part, à l'empreinte A et, d'autre part, à la contre-empreinte B.

A. Empreinte A (fig. 1)

La roche a enrobé le végétal sur 74,5 mm. En progressant de bas en haut, on remarque tout d'abord l'empreinte de l'axe, en creux, sur une longueur de 15 mm. Ensuite, sur 37,75 mm., la tige cylindrique en relief est bien visible ; elle s'enfonce ensuite sous le sédiment, sur une longueur de 9,25 mm., puis émerge de nouveau, sur 11,25 mm. (fig. 3).

L'axe porte de petits organes cylindriques qui, à première vue, semblent disposés, tantôt en spirale, tantôt d'une manière alterne (fig. 1, 2, 3). Ils sont brisés tout près de leur

base et mesurent 2,5 mm. environ. Ils sont émis suivant un angle très étroit (de 10° à 20°). Ils sont vraiment appliqués contre l'axe.

Sur l'empreinte A, on observe cinq émissions ; mais le nombre total s'élève à 7 émissions avec celles de la contre-empreinte.

Sur l'empreinte A, à 3,7 mm. de la base, on voit l'emplacement en creux de l'émission $n^{o} 2$ (fig. 1, $n^{o} 2$), située à gauche, tout à fait latéralement sur l'axe. Plus haut, à 25 mm. de la base, toujours du côté gauche de l'axe, se trouve la trace de l'émission $n^{o} 3$ (fig. 4, $n^{o} 3$), latérale elle aussi.

A droite, 20,5 mm. plus haut, l'émission n° 4 est bien visible ; elle est appliquée contre la tige et se présente comme un petit organe de forme générale cylindrique, dont le diamètre diminue insensiblement et régulièrement depuis la base jusqu'au sommet (fig. 1, n° 4). A ce niveau, avant de pénétrer sous le sédiment, l'axe paraît légèrement tordu. Cette torsion est due à la pression exercée par un fragment d'un autre végétal, ainsi que l'a révélé un dégagement prudent effectué à cet endroit.

L'émission n° 5 se présente différemment. Située à 69,2 mm. de la base, elle semble presque émise de face (fig. 3, n° 5). Régulièrement amincie de la base jusqu'au sommet, elle est légèrement incurvée tout en restant collée contre l'axe. Un peu plus haut, à gauche sur l'échantillon, on remarque l'amorce de l'émission n° 6. Celle-ci apparaît en relief sur l'axe et a été mise en évidence par un éclairage rasant (fig. 3, n° 6).

La surface de l'échantillon est finement ridée longitudinalement ; elle apparaît clairement sur les fig. 2, 3 et 4. De plus, on note la présence de nombreuses fentes transversales de retrait (f. a.) comblées tardivement par de la calcite. Ces fentes de retrait s'étendent même aux organes latéraux. Il s'agit des « Querbrücke » signalés par KRÄUSEL et WEYLAND, sur Asteroxylon elberfeldense, 1923 (Taf. 7, fig. 2).

B. Contre-empreinte B (fig. 1)

Les 15 premiers mm. d'axe visible portent deux émergences. L'organe n° 1, situé à 2 mm. de la base, est réduit à un moignon de 0,5 mm. de long environ. Sa position est tout à fait frontale. L'émission n° 2 se situe à 3,7 mm. de la base de l'axe principal. A son sommet elle est légèrement courbée vers l'extérieur ; elle est étroitement appliquée sur la droite de l'axe et présente une malencontreuse solution de continuité en son milieu (fig. 2, n° 2). L'émission n° 3 se présente en creux sur l'empreinte A, mais elle est bien visible et en relief sur le côté droit de la contre-empreinte B, à 25 mm. de la base (fig. 2, n° 3).

Sur la contre-empreinte B, on peut encore voir la trace en creux de l'émission n° 5. Immédiatement au-dessus, on peut distinguer la contre-empreinte en creux de l'émission n° 6, signalée précédemment sur l'empreinte A. Cet organe paraît occuper une position frontale qui, en fait, est accidentelle ainsi que le démontrera l'étude anatomique (fig. 1, n° 5).

Ensuite, la contre-empreinte disparaît (portion correspondant d'ailleurs à l'enfouissement de l'axe sous le sédiment visible sur l'empreinte A). On la retrouve plus haut, sur une longueur de 20,5 mm. environ. Sa trajectoire est déviée en raison de la présence d'autres fragments d'axes (fig. 1, B). En résumé, on se trouve en présence d'un axe nu, finement ridé longitudinalement. Il porte 7 petits organes brisés, répartis, apparemment, assez irrégulièrement sur toute sa hauteur. Sur la seule observation des empreinte et contre-empreinte, il est impossible de définir avec précision le nombre et la position de ces organes latéraux, mais l'étude anatomique permettra d'établir la phyllotaxie.

IV. DESCRIPTION ANATOMIQUE

A. L'axe

En coupe transversale, l'axe apparaît de forme elliptique, en raison de la pression exercée par les sédiments (fig. 9, 15 et 21). Le grand axe de l'ellipse mesure 1.600 μ environ ; le petit axe fait de 1.000 à 1.200 μ . Le sédiment qui l'entoure, un schiste gris-vert micacé, devient légèrement plus foncé et acquiert, près du fossile, une nuance orangée, en raison de la minéralisation d'hydroxyde ferrique qui a imprégné l'axe.

La stèle, en section transversale, est de couleur foncée, brun-noirâtre. Parfois, en son centre, elle présente des cristallisations orangées dues à l'hydroxyde ferrique ; sur d'autres sections, on note la présence de plages translucides de calcite (fig. 13) ; ces deux types de cristallisation proviennent d'un remplissage post-mortem des tissus nécrosés. Un anneau d'écorce entoure une stèle de forme ovalaire (fig. 9, 13).

1. La stèle.

Il s'agit d'une protostèle cylindrique, constituée de nombreuses trachéides, sans trace de parenchyme vasculaire ou de moëlle centrale. La stèle au repos, c'est-à-dire lorsqu'aucune émission vasculaire n'est en voie de formation, mesure en moyenne $620\mu/590\mu$.

Elle est constituée uniquement de bois primaire ; il n'y a pas trace de formations secondaires. On distingue une quarantaine d'éléments centraux à large lumière qui constituent le métaxylème. Ces grandes trachéides ont un diamètre de 100μ à 149μ et leur paroi est épaisse de 10μ à 15μ .

Parfois, sur la section transversale, on observe un décollement des parois cellulaires qui fait penser à la présence de larges ponctuations faisant communiquer deux trachéides voisines (fig. 19). Toutefois, la présence de ponctuations n'a pas été observée avec certitude sur les sections longitudinales.

Autour du métaxylème, on distingue de petites trachéides réparties irrégulièrement autour de la stèle. Nous en avons compté jusqu'à quarante sur une section transversale. Généralement, on les distingue mal, même au grossissement 370 fois. Elles ont un diamètre allant de 8 μ à 32 μ . Ces petites trachéides forment le protoxylème exarche (fig. 9, 15 et 19). En section longitudinale, le métaxylème apparaît formé de longues trachéides à épaississements scalariformes dont les barres font de 5 μ à 10 μ d'épaisseur. A certains endroits, on note que l'épaissement des barres est disjoint sur presque toute la largeur ou en plusieurs points ; ces trachéides n'apparaissent pas être ponctuées (fig. 10 et 11).

Le protoxylème est constitué de trachéides étroites qui ont de 10 μ à 15 μ de diamètre ; elles possèdent également des épaississements scalariformes dont les barres ont 2 à 2,5 μ d'épaisseur (fig. 11). Nous n'avons pas observé de trachéides spiralées, ni annelées.

2. Le liber.

Le liber est généralement détruit. Il est cependant discernable dans certains petits organes latéraux dont le faisceau est bien conservé à la base ; il ne présente jamais plus de deux rangs de cellules plus ou moins rectangulaires accolées à la stèle (fig. 24).

3. L'écorce.

Elle se compose essentiellement de trois parties : - l'écorce externe, généralement détruite ; - l'écorce moyenne, toujours bien conservée ; - l'écorce interne, le plus souvent détruite ou représentée par quelques assises de cellules fort écrasées.

a. L'écorce externe.

L'écorce externe a vraisemblablement été arrachée lors du transport de l'axe : il n'en subsiste que des lambeaux là où une portion de l'axe est restée enfouie sous le sédiment enrobant, ainsi que nous l'avons observé, à 62 mm. environ de la base de l'empreinte (fig. 9 e. ex.).

L'inclusion n° A8 a révélé un lambeau d'écorce externe conservée sur plus de 8 mm. On le retrouve dans l'inclusion A9 et sur l'empreinte fig. 3, sur la face dorsale de l'axe. Les cellules y sont rarement bien préservées ; elles apparaissent plus ou moins circulaires, en section transversale ; elles ont un diamètre de 38 μ environ et des parois épaisses (fig. 5 et 6).

Un épiderme à cellules régulières et des résidus d'une cuticule charbonneuse bordent l'écorce externe. Nous avons observé ce qui paraît bien être un stomate. Il serait constitué de deux petites cellules contractées, les cellules stomatiques, situées dans une dépression de l'épiderme. Immédiatement en-dessous d'elles, se voit une plage sans cellule qui pourrait représenter la chambre stomatique (fig. 5 et 6).

Sur les portions d'épiderme, on n'a observé aucune émergence : poils ou épines. La surface épidermique semble lisse. Toutefois, les surfaces conservées ne sont pas suffisamment étendues pour pouvoir conclure de façon formelle.

b. L'écorce moyenne.

L'écorce moyenne, toujours bien conservée, est constituée de cellules à parois épaisses et à angles tronqués entre lesquels on observe des méats bien individualisés (fig. 7, 24 et 25). Le diamètre des cellules décroît de l'extérieur vers l'intérieur (fig. 13), il passe de 60 à 15 μ . L'anneau cortical mesure de 400 à 500 μ d'épaisseur là où, à la suite du tassement des sédiments, il n'a pas été comprimé contre la stèle. En regard de celle-ci, il a laminé l'écorce interne et le liber, alors que, suivant le grand diamètre de l'axe, il s'est décollé de la stèle, laissant, de part et d'autre de celle-ci, deux espaces dépourvus de structure (fig. 9, 15 et 16).

En coupe longitudinale, la portion la plus externe de l'écorce moyenne est constituée de cellules nettement rectangulaires ayant une centaine de μ de longueur. La zone la plus interne comprend des cellules plus étroites atteignant toutefois 200 à 250 μ de long et se terminant en pointe. Les méats sont nettement visibles aux angles des cellules (fig. 8).

c. L'écorce interne.

L'écorce interne apparaît sous la forme d'un mince liseré noirâtre appliqué contre le bord interne de l'écorce moyenne (fig. 13, 15, 16, 22 et 23). Exceptionnellement, quelques cellules aplaties, remplies par une cristallisation foncée, sont reconnaissables sur certaines sections. Elles sont plus ou moins rectangulaires, allongées tangentiellement et mesurent généralement 5 $\mu/20 \mu$. Leurs parois sont minces (fig. 24 et 25).

En résumé, on se trouve en présence d'une plante qui présente le type primitif de protostèle cylindrique avec métaxylème et protoxylème exarche peu abondant, irrégulièrement réparti. Le liber est mal conservé. L'écorce se divise en trois parties distinctes : l'écorce interne, généralement mal conservée parce qu'écrasée au cours de la fossilisation, l'écorce moyenne bien développée et intacte et l'écorce externe, le plus souvent arrachée.

B. Mode d'émission des organes latéraux

Le mode d'émission est assez lent, en raison de la distance verticale qui sépare les nœuds (21 mm.). En période de repos, la stèle présente une section transversale circulaireovalaire (fig. 13).

Au tout premier premier stade d'une émission, les éléments du protoxylème se multiplient et forment un petit massif en saillie constitué de trois à huit éléments disposés sur deux rangs (fig. 9, 21 et 17, fs2). En raison de la multiplication des éléments du protoxylème, la stèle acquiert momentanément une forme carrée (fig: 9, 21 et fig.-texte 3).

Le faisceau croît en éléments (fig. 4, 5 et 6 du texte). Lorsqu'il est complètement constitué, le faisceau se compose, au centre, de 6 à 8 larges trachéides de métaxylème, de 100 à 140 μ de diamètre, de trois ou quatre trachéides plus étroites, de 80 à 90 μ et d'une rangée externe discontinue de plusieurs éléments de protoxylème d'un diamètre de 8 à 30 μ (fig. 25 et fig.-texte 8). Au total, 15 à 20 éléments trachéens. Le pincement qui isole le faisceau de la stèle s'effectue progressivement par réduction du nombre de trachéides qui restent en connexion avec la stèle (fig. 6 et 7 du texte).

Pendant un certain temps, après une émission, la stèle retient une proéminence en face du faisceau émis (fig. 15, 25 et fig. 7 et 8 du texte) qui régresse lentement. La stèle reprend alors une section cylindrique.

Le faisceau sortant maintient le même nombre total de trachéides qui s'ordonnent de telle manière que la symétrie devient rayonnante dès que le faisceau est détaché de la stèle (fig.25 et fig. 8 du texte).

Au cours de sa trajectoire à travers l'écorce moyenne et externe, le faisceau sortant subit une diminution progressive de diamètre par réduction du nombre des éléments trachéens, métaxylème et protoxylème qui le constituent (fig. 25, 24, 14). Cette réduction atteint un maximum dans la portion basale des organes latéraux individualisés. Les figs. 23 fs 1, 26 et 27 montrent les sections transversales de trois de ces petits organes. Si, dans deux d'entre eux, l'emplacement du faiseau reste indiqué par une étroite plage centrale minéralisée, celle-ci est dépourvue de structure, cependant que les zones de l'écorce moyenne et interne sont bien conservées. Il n'est donc pas possible de conclure d'une manière positive à l'existence ou à la non-existence d'un faisceau dans l'organe latéral, au-delà du niveau de son individualisation complète.

Généralement, on n'observe qu'une seule émission dans une section transversale du spécimen (fig. 13, 15, 16, 22 et 14, 18). Toutefois, on peut parfois remarquer le début d'une seconde émission alors que la précédente traverse l'une des zones de l'écorce. Parfois aussi, on observe simultanément deux organes latéraux dont l'un fait saillie sur le bord de l'axe, alors que la seconde émission est déjà en train de traverser l'écorce moyenne (fig. 23). Ces observations indiquent que la spire, suivant laquelle les organes latéraux sont émis, ne suit pas un pas régulier. C'est précisément ce qui a été signalé lors de la description morphologique.

En conclusion, on peut dire que l'émission d'un organe latéral s'effectue d'une manière lente et simple, depuis les premiers stades de prolifération jusqu'à son individualisation de l'axe-mère. De plus, il est possible, mais non certain, que le faisceau avorte dans l'organe latéral après l'avoir parcouru sur une longueur de 1,5 à 2 mm. Nous avons vérifié ce fait sur cinq émissions.

En réunissant les informations anatomiques obtenues sur les inclusions successives et les observations faites sur l'empreinte, nous avons reproduit schématiquement la disposition des rameaux sur l'axe. (fig. 2 du texte).

C. Phyllotaxie

Les organes latéraux sont distribués tout autour de l'axe suivant une spirale longue, pas toujours régulière ; la distance verticale qui sépare deux rameaux successifs est de 21 mm. environ.

A première vue, la phyllotaxie de l'axe paraît aberrante ; en effet, si l'on dessine la projection de l'axe dans le plan du dessin, on obtient la figure ci-dessous (fig. 2 du texte). Il apparaît immédiatement que les rameaux 4, 5 et 6 occupent une position anormale. Ceci provient du fait d'une torsion de 90° subie par l'axe au cours de la fossilisation, en raison de la pression qu'exerça un fragment d'une autre plante rigide sur le spécimen qu'il recouvrait partiellement.

De ce fait, l'émission n° 4, qui paraît être latérale, occupe en réalité une position frontale. C'est à la suite de cette torsion que le rameau n° 5 est ramené accidentellement en position latérale antérieure, alors qu'il est émis en position latérale postérieure (fig. 3).



Fig. 2

Fort heureusement, le fragment d'axe conservé permet d'étudier une spire complète. Le premier rameau, situé à la base de l'échantillon, occupe une position dorsale ; 3,7 mm. plus haut sur l'empreinte, se trouve la seconde émission ; elle est décalée d'un angle de 60° vers la gauche, par rapport à la première. Les émissions n° 3, 4 et 5 se font de 21 mm. en 21 mm. environ sur une génératrice de l'axe qui effectue chaque fois un déplacement angulaire de 60°. Cependant, deux émissions sont plus rapprochées de celle qui les précède, ce sont la seconde et la sixième qui sont situées à 3,5 mm. seulement du rameau antérieurement émis.

Sur la section transversale effectuée au sommet de l'inclusion n° A9, c'est-à-dire au sommet de l'empreinte, on peut discerner le début de l'émission n° 7 dont les éléments







Tout premier stade d'émission. Le px.

forme un petit massif en saillie sur

le bord de la stèle.

Fig. 5

Le protoxylème (px.) est nettement visible.



Le faisceau émis s'isole de la stèle par pincement progressif des trachéides.



Fig. 6

La croissance de l'émission a atteint un maximum.





Fig. 3 à 8 : dessin à la chambre claire des différents stades d'émission du faisceau (Grossissement 90 \times)

trachéens font saillie sur le bord de la stèle, exactement au-dessus de l'émission nº 1, située 74 mm. plus bas sur l'axe.

En résumé, l'empreinte étudiée est un axe nu, porteur de sept petits rameaux latéraux, émis suivant une spirale de 1/7.

V. DISCUSSION GÉNÉRALE

Trois points sont envisagés dans la discussion générale :

A. Historique du genre Asteroxylon.

B. Discussion de la reconstitution de l'Asteroxylon elberfeldense Kr. et W.

C. Discussion des caractères anatomiques.

A. Historique du genre Asteroxylon

Le genre Asteroxylon est connu dès le Couvinien. Il fait partie de l'important groupe des Psilophytales qui a été mentionné pour la première fois en 1859, lorsque Dawson publia sa description de *Psilophyton princeps* qui constitue la plante type de la classe, telle que l'ont définie KIDSTON et LANG, dans leurs travaux de 1917 : « A class of Pteridophyta characterised by the sporangia being borne at the end of certain branches of the stem without any relations to leaves-like organs.

Rhynia gwynne-vaughani, KIDSTON et LANG n. g. and n. sp.

Psilophyton princeps, DAWSON (pars). »

En 1958, PICHI SERMOLLI, dans un essai de classification des Ptéridophytes, a élevé l'ordre des Psilophytales au rang de classe, les Psilophytopsides, dans lesquelles il considère cinq subdivisions, les *Rhyniales*, *Zosterophyllales*, *Asteroxylales* et *Pseudosporochnales*.

Toutefois, l'ordre des *Pseudosporochnales* en a été retiré en 1962, par LECLERCQ et **BANKS**, à la suite de leur étude sur le *Pseudosporochnus nodosus* qui a révélé, grâce à la structure anatomique de ces plantes, que l'ordre appartenait aux *Cladoxylopsides*, voisines des fougères.

Il faut aussi retirer des Psilophytopsides les Zosterophyllales en raison de leur fructification en épi. (LANG, 1930). Les trois ordres restants, les Rhyniales, Psilophytales et Asteroxylales semblaient bien, jusqu'il y a peu, s'intégrer dans la classe des Psilophytopsides.

Au cours de cette étude, on verra que l'attribution des Asteroxylales à cette classe devient douteuse.

L'Asteroxylon mackiei K. et L., la mieux connue des deux espèces que comportent les Asteroxylales, a été étudiée par KIDSTON, R. et LANG, W. H. (1920), sur un matériel autochtone, fragmentaire mais bien conservé, dont l'étude, menée avec rigueur, a permis la connaissance très poussée d'une plante du Paléozoïque inférieur. Les auteurs anglais en ont reconstitué les parties essentielles morphologiques et anatomiques. L'Asteroxylon mackiei se compose d'un rhizome rampant qui se divise par dichotomie et émet des tiges aériennes dressées. La connexion entre ces deux types d'organes a été observée et est donc certaine. Les tiges sont couvertes de petites feuilles insérées suivant une spirale serrée ; il ne s'agit pas de feuilles vraies, mais de préfeuilles : en effet, des faisceaux sont émis, mais ils s'arrêtent à la base du limbe qui n'est pas innervé.

La stèle d'Asteroxylon mackiei est une protostèle cylindrique dans le rhizome. Elle devient progressivement une actinostèle étoilée avec protoxylème endarche, dans les tiges aériennes feuillées. Curieusement, le système vasculaire relativement important de ces axes est entièrement constitué de trachéides à épaississements annelés et spiralés ; ceci est probablement indicatif du maintien d'une anatomie à caractère primitif.

La seule attribution douteuse est celle de la portion fertile qui consiste en un système d'axes nus, dichotomes, porteurs de sporanges terminaux trouvés en association seulement.

Récemment, les cherts de Rhynie ont livré un autre type de fructification dont l'organisation suggère des affinités étroites avec les axes feuillés de l'Asteroxylon mackiei. En effet, le Dr. A. G. LVON, en 1964, a décrit des portions d'axes fertiles porteurs de feuilles et de sporanges réniformes, disposés en spirale. Les sporanges, qui mesurent 7 mm. de large, sont dressés sur un court pédicelle vascularisé et sont insérés entre les feuilles dont le *limbe est sans nervure*. Le pédicelle est élargi à son extrémité distale en un bourrelet sur lequel repose le sporange. Dans la portion inférieure de l'axe fertile, les sporanges sont, pour la plupart, vides ; mais, sous l'apex, ils sont bourrés de spores de 60 μ de diamètre. La région basale de l'axe fructifère a son système ligneux conservé. Il est peu développé et consiste en une actinostèle composée de trachéides étroites et fusiformes avec épaississements annelés fort semblables à ceux des trachéides de l'Asteroxylon mackiei. Bien que la connexion entre ce type de fructification et les axes de l'Asteroxylon mackiei n'ait pas été trouvée, Lyon souligne les caractères communs entre les deux plantes. Il suggère une possibilité d'affinité du genre et de la nouvelle fructification avec les Lycopsides.

L'Asteroxylon elberfeldense, seconde espèce de l'ordre des Asteroxylales, a été étudié par KRÄUSEL et WEYLAND (1923, 1926, 1929). Leur travail est basé sur des spécimens recueillis dans des gisements allochtones. Ils présentent peu ou pas de connexions entre eux et les spécimens minéralisés avec structure conservée sont rares.

Des observations faites par KRÄUSEL et WEYLAND, au sujet de Asteroxylon elberfeldense, il se dégage plusieurs points morphologiques importants :

a. la reconstitution du port de la plante, tel que l'ont compris ces auteurs, indique qu'il s'agit d'une plante robuste, pouvant atteindre plus d'un mètre de haut, suivant leur estimation ;

b. d'après cette reconstitution, la connexion organique entre axes feuillés (du type *Thursophyton milleri* Nathorst) et les axes épineux (du type *Psilophyton princeps* DAWSON var. *ornatum*) semble établie ainsi que celle de ces derniers avec les axes nus terminaux du type *Hostimella* et le rhizome.

B. Discussion de l'interprétation de l'Asteroxylon elberfeldense de Kräusel et Weyland

La discussion qui va suivre porte sur deux points essentiels : l'appartenance à cette plante de certaines portions végétatives et la position systématique de l'Asteroxylon elberfeldense.

1. Appartenance à l'Asteroxylon elberfeldense de certaines portions végétatives.

a. Les rhizomes.

Les rhizomes attribués à l'Asteroxylon elberfeldense ne semblent pas avoir été trouvés en connexion avec les axes feuillés. L'appartenance de ces organes à cette plante a été basée sur une association fréquente et sur le fait que les rhizomes traversent les couches argileuses des roches de Kirberg et arrivent de cette manière au voisinage des axes nus, Hostimella.

Par ailleurs, la fig. nº 5, Taf. 6 (1926), publiée par KRAUSEL et WEYLAND, qui représente un rhizome porteur de fines ramifications latérales, est considérée par le Professeur S. LECLERCQ comme représentant plutôt une feuille détachée d'Aneurophyton germanicum

A la suite de ces observations, et faute de pouvoir réexaminer le matériel original détruit pendant la guerre de 1940-45, un certain doute plane sur la réelle attribution à l'Asteroxylon elberfeldense du type de racines décrit par KRÄUSEL et WEYLAND.

b. Les extrémités circinées des jeunes rameaux.

La reconstitution de l'Asteroxylon elberfeldense donnée par KRÄUSEL et WEYLAND en 1926 porte de jeunes rameaux épineux dont les extrémités sont enroulées dans un même plan. Dans leur texte, (1926, p. 120), les auteurs allemands les décrivent de la manière suivante : « Die Reste selbst, die ursprünglich als *Psilophyton princeps f. ornatum* bestimmt wurden, sind zwar dem Habitus nach gut erhalten, Dörnchen, dichotome Verzweigung und eingerollte junge Sprosse sind vorhanden. »

Les axes épineux et feuillés avec extrémités circinées, reproduits en 1926, pl. 3, fig. 3 et en 1929, pl. 4, fig. 6, manquent complètement de netteté. De plus, nulle part apparaît leur connexion organique avec des axes appartenant indubitablement à l'Asteroxylon elberfeldense. Il semble que la reconstitution de KRÄUSEL et WEYLAND ait été influencée par celle du Psilophyton princeps de DAWSON (1882).

Pour les raisons exposées ci-dessus, il ne nous paraît pas démontré que l'Asteroxylon elberfeldense ait porté des axes terminés d'une manière circinée. D'ailleurs, ce caractère n'est pas repris dans la diagnose.

c. Les axes nus du type Hostimella hostimensis POTONIÉ et BERNARD.

La première mention de fossile de ce type a été faite par Hugh MILLER en 1847, puis

par BARRANDE en 1852, sous le nom de *Fucoides hostinensis* (1) BARRANDE. DAWSON, en 1871, à la suite de l'étude des couches calcaires situées sous les grès de Gaspé, publiait une série de dessins d'*Hostimella* possédant un faisceau vasculaire central plein ou protostèle.

Ce sont POTONIÉ et BERNARD qui, dans leur travail sur la flore dévonienne de l'étage $H-h^1$ de Barrande (1904), ont donné la diagnose d'*Hostimella hostimensis*, en se basant sur les échantillons de Bohème (p. 14 et suivantes) :

« Il s'agit d'axes (tiges? rachis?) quelquefois assez larges (jusque 10 mm. et plus), se ramifiant d'une façon régulièrement dichotomique; souvent, une des deux ramifications prend l'avantage sur l'autre, s'allonge, se place dans la direction de la branche-mère et rejette la branche-sœur de côté; les dichotomies suivantes seront soumises au même phénomène mais, généralement du côté opposé, et l'on aura un axe plus ou moins droit avec des ramifications en apparence latérales, alterni-pennées...».

NATHORST, en 1915, à l'Ouest de la Norvège (Nordfjord), signale des spécimens semblables qu'il classe sous le nom général d'*Aphyllopteris*, déjà utilisé auparavant par Solms-LAUBACH (1895), dans son travail sur les restes végétaux dévoniens provenant des « Lenneschiefern » du Bas-Rhin.

HALLE, en 1916, dans « Lower Devonian Plants from Röragen in Norway », propose d'établir une distinction entre *Hostimella et Aphyllopteris*. Il écrit, p. 24 : « The provisional generic name *Aphyllopteris* proposed by Professor Nathorst may be used as a designation for sterile rachis like branch-system, without leaves or pinnules, which do not have the characteristic dichotomic branching of *Hostimella*. »

Mais, comme le signale KRÄUSEL, en 1930, dans « Die Flora des deutschen Unterdevons », des spécimens peuvent présenter à la fois une ramification strictement dichotomique et appartenir aux *Hostimella* de POTONIÉ et BERNARD, et une ramification latérale sur des tiges de deuxième ordre et rentrer dans le genre *Aphyllopteris* sensu Halle. A ce propos, KRÄUSEL et WEYLAND écrivent : « Das dieser Versuch einer Aufteilung in manchen Fällen, und zwar nicht nur bei Vorleigen eines grösseren Materials versagt, lehrt schon das Stück von Gemünden, dessen einzelne Teilstücke danach teils zu *Hostimella*, teils zu *Aphyllopteris* zu stellen wären. »

Il est certain qu'en se basant uniquement sur des restes fragmentaires stériles, il est impossible de distinguer plusieurs espèces du genre *Hostimella*. Des empreintes régulièrement ramifiées par dichotomie et dépourvues de toute émergence peuvent représenter les ramifications ultimes et détachées de plantes aussi diverses que *Taeniocrada*, *Psilophyton*, *Zosterophyllum*, etc... Toutefois, des spécimens fertiles, d'après la disposition des sporanges leur mode d'insertion et leur forme, ont permis de distinguer plusieurs espèces : *H. pinnata* (LANG, 1925), *H. globosa* (LANG, 1925), *H. racemosa* (LANG, 1925), *H. wahnbachensis* (KRÄUSEL et WEYLAND, 1930).

En 1942, HøEG, dans sa très belle étude, « The Downtonian and Devonian Flora of Spitsbergen », a décrit une nouvelle espèce qui, à notre avis, ne peut être attribuée à ce genre. Il s'agit de *Hostimella strictissima*, dont HøEG donne la diagnose suivante : (p. 192) « Pseudo

^{(&}lt;sup>1</sup>) Comme le signalent POTONIÉ et BERNARD, p. 11 (Flore Dévonienne de l'étage H de Barande), la station de Hostin s'appelle en réalité Hostim.

monopodial axial systems, the branches arranged *spirally*, with wide branch angles, no axillary tubercules, all axes slender, terete, mostly long straight, without thorns, possessing a central strand of long cells. Axes (often) *articulate, constricted at the nodes*, which have a mutual distance about equal to the diameter. »

La disposition spiralée des ramifications latérales de *Hostimella strictissima* HøEG et l'articulation des axes sont en opposition absolue avec la diagnose du genre *Hostimella* telle qu'elle a été donnée par POTONIÉ et BERNARD en 1904 et appliquée, dans la suite, à d'autres espèces d'*Hostimella*. Ce faisant, HøEG élargit exagérément, en la déformant, la diagnose de POTONIÉ et BERNARD. C'est pourquoi *Hostimella strictissima* HøEG ne nous paraît pas pouvoir être retenu dans ce genre.

Ces empreintes du type Hostimella dont nous venons brièvement de faire l'historique, représentent-elles bien les parties terminales de l'Asteroxylon elberfeldense?

La connexion organique de ces axes nus avec les axes feuillés-épineux n'a pas été prouvée. Ils ont été trouvés en association avec ces derniers, soit dans les mêmes couches, soit dans de fines couches superposées.

HøEG, dans « The Downtonian and Devonian Flora of Spitsbergen » (1942), met en doute l'existence de telles connexions. Il écrit, p. 175 :

« The cases of transitions between the spineless psilophytes and the spinous one are few and uncertain ».

En 1945, et par un autre biais, il réaffirme ses doutes. Dans « Contribution to the Devonian Flora of Western Norway III », il signale l'existence d'un *Psilophyton sp.* présentant des axes épineux en connexion avec des axes nus (pl. 4 et 5, fig. 1), tout à fait semblables à ceux décrits pour *Asteroxylon elberfeldense*. Par contre, il souligne *l'absence de connexion entre axes épineux et tiges feuillées*. Il conclut, p. 189 : « The entire lack of typical *Thursophyton* stems form an argument against referring the plant to the genus *Asteroxylon*, and, in view of the considerable number of specimens examined, some weight must be attributed to this negative evidence ».

En 1965, ZIMMERMANN soulève lui aussi la question. Il écrit dans « Die Telomtheorie », p. 89 : « Dagegen sind schon erhebliche Bedenken gegen die weit verbreitete Rekonstruktion KRÄUSELS erhoben worden, nach der allgemein die beblätterten Asteroxylon Sprosse in blattlose Urtelomstände auslaufen. »

En conséquence, on peut admettre que les *empreintes* du type *Hostimella* trouvées en association, et en association seulement, avec les axes feuillés et épineux ne constituent vraisemblablement pas la portion terminale d'*Asteroxylon elberfeldense*. Nous allons voir que l'examen anatomique confirme cette opinion.

d. Les sporanges.

A propos de la fructification, la diagnose de l'Asteroxylon elberfeldense publiée en 1926, p. 125, mentionne : « Sporangien endständig ». Cette information repose sur un seul dessin, non la photographie d'une empreinte, qui a été publié en 1923, pl. 6, fig. 9 (fig. 9 du texte). Il représente un court fragment d'axe ramifié. La branche latérale porte un sporange unique de forme plus ou moins ovoïde, dressé et sessile. Ce dessin n'a pas été reproduit dans les



travaux ultérieurs de KRÄUSEL et WEYLAND (1926 et 1929) relatifs à l'Asteroxylon elberfeldense. Ce témoignage faible est accompagné d'une description peu convaincante parce que subjective (1923, p. 163). En 1926, ils signalent la découverte, à Kirberg, d'un second sporange et ajoutent (p. 118) que : « An der Endständigkeit der Sporangien ist somit nicht zu zweifeln. Sie sind in der Regel abgefallen, ihre Form im Reifezustand ist daher noch unbekannt. »

Aussi nous permettons-nous de mettre en doute la validité de l'interprétation et le bien-fondé d'inclure dans la diagnose de l'espèce de Rhénanie la mention d'un type de fructification aussi peu démontré.

C. Discussion des caractères anatomiques

KRÄUSEL et WEYLAND n'ont pas seulement étudié les parties terminales de l'Asteroxylon elberfeldense en empreinte ; ils en ont également publié l'étude anatomique. L'examen critique de celle-ci nous a également amenée à formuler une question, à savoir : la description anatomique donnée par KRÄUSEL et WEYLAND, pour Hostimella hostimensis, correspondelle bien à ce type d'axes?

On sait que *Hostimella hostimensis* se ramifie d'une façon dichotomique, bien que, parfois, on note la présence d'une ramification latérale de type sympodique. Dans ce dernier cas, la branche latérale est à peine plus étroite que la branche principale. En conséquence, une section transversale au niveau de la ramification devrait montrer une division égale ou presque égale de la stèle.

Nous devons à l'obligeance de Miss Patricia BONAMO, Ph. D. de l'Université de Cornell, un témoignage intéressant au sujet d'un *Hostimella hostimensis*, dont elle a observé une division égale de la stèle, en relation avec la ramification dichotomique de l'axe. De plus, au mois d'août 1966, dans une communication au symposium de l'Université de Maryland, le Professeur H. BANKS signale que, en section transversale, la stèle d'un *Hostimella* apparaît circulaire, avec une plage de protoxylème central ; elle est comparable au type de stèle d'un *Rhynia*.

Tel n'est pas le cas de la structure décrite et figurée par KRÄUSEL et WEYLAND pour les axes nus attribués par ces auteurs à l'Asteroxylon elberfeldense. La figuration qu'ils en donnent (1926 : Taf. 4, fig. 3 et 1929 : Taf. 1, fig. 4 et reproduites dans ce travail fig. 14, 17, 18 et 20) montre une protostèle avec protoxylème exarche émettant un petit rameau latéral et parfois même deux rameaux dans une même section (1926 : textfig. 1, 2, 3). De plus, on remarque, sur la figure du texte des auteurs allemands, une nette diminution du diamètre du faisceau lors de sa trajectoire à travers l'écorce (comparer avec les fig. 14 et 18 tirées du travail de KRÄUSEL et WEYLAND 1926).

Une telle anatomie ne cadre pas avec la position centrale du protoxylème et le mode de ramification dichotomique de l'*Hostimella hostimensis*. Par contre, elle s'identifie parfaitement aux observations faites sur le spécimen de Stolberg (voir nos fig. texte 3 à 8).

D'autre part, les auteurs allemands ont utilisé les caractères anatomiques des différentes parties de la plante pour établir entre elles des relations de continuité. En effet, dans

-22 -

leurs travaux de 1926 et 1929, KRÄUSEL et WEYLAND reproduisent une même structure qu'ils attribuent cependant à des membres différents de la plante. La fig. 1, Taf. 6 (1926) reproduit une section transversale dans le rhizome ; elle montre une siphonostèle irrégulièrement lobée.

La fig. 14, Taf. 4 (1926) proviendrait de la zone de transition entre portion feuillée et épineuse. Elle reproduit une structure similaire à celle du rhizome, bien que plus aplatie.

La fig. 13, Taf. 4 (1926) donne une section transversale faite dans un des organes latéraux du rhizome. Le système ligneux consiste en une protostèle pleine et cylindrique à métaxylème bien développé.

La fig. 4, Taf. 1 (1929), qui est assez semblable à celle de la fig. 13, Taf. 4 (1926), représente par contre une section transversale à travers un axe nu terminal supposé porteur de sporanges.

Il ressort donc des descriptions de KRÄUSEL et WEYLAND que le rhizome et la zone de transition entre axe feuillé et axe épineux possèderaient une structure similaire et que, par ailleurs, les organes latéraux fonctionnant comme racine et les axes terminaux porteurs présumés des sporanges présenteraient la même anatomie, à savoir une protostèle circulaire. Ces constatations laissent supposer que des confusions probables d'organes et d'attributions anatomiques ont pu se produire, en raison sans doute de l'emmêlement, dans le sédiment, des empreintes très nombreuses et du non-dégagement de celles-ci.

L'axe qui fait l'objet de notre travail possède une anatomie tout à fait semblable à celle des axes nus décrits et attribués à *Hostimella hostimensis* par KRÄUSEL et WEYLAND : même protostèle pleine, même position exarche du protoxylème, mêmes dimensions des éléments ligneux, même ornementation des trachéides, même mode d'émission latérale, bien que celle-ci n'ait été suivie que dans un cas seulement et sur une courte distance de quelques millimètres par les auteurs allemands.

En outre, la conservation satisfaisante de notre matériel, étudié suivant les techniques modernes, a permis, sur la base de cinq émissions complètes et des recoupements des stades observés, de démontrer la *nature raméale* des organes latéraux, leur mode d'émission, leur disposition spiralée et la phyllotaxie 1/7.

Il ne peut donc être question d'attribuer cette plante au genre *Hostimella* sensu POTONIÉ et BERNARD, dont la ramification est dichotomique. C'est pourquoi nous avons été amenée à créer un nouveau genre de forme (forme genus) pour désigner le spécimen qui répond à la description que nous en avons donnée ; nous le dénommons *Stolbergia spiralis* gen. et sp. nov. Le nom de genre évoque le lieu de gisement, Stolberg, et celui de l'espèce rappelle la disposition spiralée des organes latéraux. Nous en donnons ci-après la diagnose :

Diagnose :

Stolbergia n. gen.

Axe nu de longueur totale inconnue, cylindrique, droit, mince, à diamètre régulier de 2 mm. environ. Striation due aux tissus corticaux. Ramification latérale disposée en spirale.

Anatomie : protostèle cylindrique avec large métaxylème et protoxylème exarche peu développé et irrégulièrement réparti, à trachéides scalariformes — Large écorce formée de trois zones — Stomates?

Stolbergia spiralis n. sp.

Fragment de 74,5 mm. d'une plante dont le port est inconnu. Axe droit, mince, de 2 mm. de diamètre, cylindrique, sans épines ni émergences. Fausses articulations dues à des fentes de retrait minéralisées. Striation due aux longues cellules corticales mises à nu par destruction des assises superficielles. Ramification latérale spiralée formant un angle aigu avec la tige ; phyllotaxie de 1/7.

Anatomie : Protostèle cylindrique de 620-590 μ de diamètre, constituée de larges trachéides scalariformes de 100 à 150 μ de diamètre et des éléments de protoxylème dispersés sur le pourtour de la stèle, constitués de trachéides scalariformes de 10 à 15 μ de diamètre — Liber mal conservé — Émission du faisceau vasculaire se faisant aux dépens du protoxylème. — Pas de brèche foliaire — Faisceau à symétrie radiale constitué au maximum de 15 à 20 éléments. Réduction progressive du nombre des éléments trachéens du faisceau amorcée lors du passage à travers l'écorce moyenne jusqu'à disparition apparemment complète, dans l'organe libre, à une hauteur de 2,5 mm. Écorce comprenant trois zones. Écorce externe peu développée, constituée de cellules à parois épaisses, limitée par un épiderme à stomates (?) comprenant deux cellules stomatiques situées dans une dépression de l'épiderme et d'une chambre stomatique située immédiatement en-dessous d'elles. Écorce moyenne bien développée, constituée de cellules parenchymateuses avec grands méats. Écorce interne à cellules petites et à parois minces souvent détruites.

 $Holotype: N^{o} 744/5.064$ et inclusions B10 et A8, déposés au musée de Paléontologie végétale — Université de Liège — Belgique.

Localité : Stolberg, près d'Aix-la-Chapelle — Rhénanie.

Age: Couvinien.

Cependant, à notre avis, KRÄUSEL et WEYLAND sont passés très près de la vérité. En effet, d'après leur description (1926, p. 122), il semblerait que les auteurs allemands aient remarqué, chez certains axes, l'existence d'organes latéraux disposés à distance régulière. Ils les décrivent comme des protubérances noduleuses — knotenförmige Anschwellungen — du fait que, extérieurement, on n'observe rien de plus. Toutefois, sur la section transversale, on remarque, disent ces auteurs, que la stèle présente un épaississement orienté vers la protubérance, celle-ci paraissant parenchymateuse, entièrement. De ce fait, les auteurs émettent l'hypothèse que ces « protubérances » pourraient être équivalentes aux projections hémisphériques observées par KIDSTON et LANG sur *Rhynia Gwynne-Vaughani*. Nous assimilons les « protubérances » aux petits rameaux conservés sur une plus grande longueur sur le spécimen de Stolberg. En effet. sur celui-ci, le faisceau vasculaire que reçoit le petit rameau semble s'éteindre rapidement dans un tissu parenchymateux.

En conclusion, on peut résumer comme suit les points jusqu'ici acquis :

1. Contrairement à l'opinion émise par KRÄUSEL et WEYLAND, l'empreinte Hostimella hostimensis Pot. et Bern. ne représente pas les portions terminales nues de l'Asteroxylon elberfeldense.

2. KRÄUSEL et WEYLAND ont décrit, en la rapportant à *Hostimella hostimensis*, une structure anatomique qui, en réalité, ne correspond pas à ce taxon.



Fig. 10

3. La structure anatomique attribuée par KRÄUSEL et WEYLAND à Hostimella hostimensis ne correspond, jusqu'ici, à aucune empreinte connue.

4. Cette empreinte est le spécimen minéralisé (empreinte et structure) que nous décrivons et dénommons *Stolbergia spiralis* gen. et sp. nov.

Port de l'Asteroxylon elberfeldense.

De ce qui précède, il ressort que le port de la plante pourrait être modifié par la suppression des axes terminaux qui ne lui appartiennent pas ; nous proposons, pour Asteroxylon elberfeldense, la reconstitution suivante, sur laquelle, non seulement les axes nus ont disparu, mais également l'habitat aquatique (fig. 10 du texte).

En effet, KRÄUSEL et WEYLAND représentent l'Asteroxylon elberfeldense avec le rhizome horizontal, baignant dans l'eau et émettant des axes dressés aériens dont la portion inférieure est immergée et la portion supérieure aérienne. D'après leur reconstitution, l'Asteroxylon elberfeldense est une plante robuste dont ils estiment la hauteur à plus d'un mètre. Or, en raison du bois peu développé, de telles tiges ne peuvent, à leur avis, se tenir dressées que dans l'eau.

En 1915 déjà, NATHORST avait émis une opinion semblable à propos d'axes nus de l'Aphyllopteris (p. 19) : « Man könnte daher an eine im Wasser wachsende Pflanzen denken ».

Toutefois, en 1965, ZIMMERMANN remet en cause l'habitat aquatique de Asteroxylon elberfeldense; il écrit, p. 89 : « Aber sollte ausgerechnet der beblätterte und mit einem mächtigen Holzkörper versehene Unterbau im Wasser und mit einer dünnen Protostele versehene Urtelomstand in der Luft gelebt haben? »

On pourrait admettre que l'Asteroxylon elberfeldense se développait sur un sol tourbeux, suivant l'hypothèse émise par KIDSTON et LANG pour Asteroxylon machiei.

Ainsi modifié, le port de l'Asteroxylon elberfeldense s'est rapproché considérablement de celui de l'Asteroxylon mackiei. Il s'en distingue cependant par l'existence d'axes épineux et par l'extrémité circinée des jeunes rameaux.

Les différences entre les deux espèces sont surtout d'ordre anatomique.

La tige et le rhizome d'Asteroxylon elberfeldense possèdent une siphonostèle irrégulièrement lobée avec ornementation scalariforme des trachéides, alors que l'axe principal d'Asteroxylon mackiei présente une protostèle étoilée constituée de trachéides annelées et spiralées. Elle émet des faisceaux foliaires. Or, chez Asteroxylon elberfeldense, on n'a pas observé jusqu'ici d'émission foliaire ; de plus, sa fructification est mal connue.

A la lumière des faits exposés plus haut, l'attribution de Asteroxylon elberfeldense à la classe des Psilophytopsides devient sujette à discussions.

2. Position systématique de l'Asteroxylon elberfeldense Kr. et W.

En 1920, lors de la création du genre Asteroxylon, KIDSTON et LANG ont publié la diagnose suivante :

« Plant consisting of leafless rhizomes continuing into branched aerial stems bearing numerous small leaves. Stele of the rhizome with a cylindrical strand of xylem, while the xylem of the stele is stellate and give off leaf-traces. The fertile region *probably* consisted of slender, branched leafless axes bearing pear-shaped sporangia of moderate size, with definite dehiscence at the wider free end ».

En 1923 déjà, trois ans après les travaux des auteurs anglais, Scott, page 393, tome II, estimait que Asteroxylon mackiei pourrait être considéré comme un précoce représentant ou, du moins, un précurseur des Lycopsides. « If it were not for the peculiar fertile shoots associated with Asteroxylon mackiei, it may be regarded as an early representative, or, at least, precursor of the Lycopsid. »

En fait, l'attribution de Asteroxylon mackiei aux Psilophytopsides repose sur les arguments suivants :

1. Le port de la plante est peu différencié ; le mode de ramification est dichotome ou sympodique. La plupart des espèces possèdent un rhizome porteur de rhizoïdes, et des rameaux aériens dressés ; les vraies racines manquent.

2. Le système vasculaire consiste en une protostèle circulaire ou lobée, constituée de trachéides annelées ou spiralées.

3. Les sporanges sont apparemment fixés isolément ou par petits groupes à l'extrémité d'axes nus terminaux. Les affinités possibles de Asteroxylon mackiei avec les Lycopsides reposent sur les caractères suivants :

1. Une protostèle étoilée émettant des faisceaux foliaires aux dépens d'un protoxylème.

2. Un liber cylindrique qui épouse les contours de la stèle étoilée et remplit complètement les baies entre les bras, même lorsque ceux-ci sont isolés partiellement l'un de l'autre.

3. Des traces foliaires émises suivant une spirale ; le limbe des feuilles possède la même structure dans le genre Asteroxylon et Lycopodium.

4. La position mésarche du protoxylème qui n'est pas sans analogie avec celle de certains Lycopodium, tels que Lycopodium obscurum et Lycopodium clavatum (Sinott, 1909).

5. La nouvelle fructification décrite par LYON, en 1964 et qui consiste en un axe feuillé portant des sporanges réniformes, pédicellés et dressés, disposés en spirale, organisation qui renforce considérablement l'opinion émise par Scott dès 1923.

Asteroxylon elberfeldense se rapproche-t-il également des Lycopsides?

Morphologiquement, rien ne paraît s'y opposer. Sur la portion inférieure des axes, les feuilles sont insérées suivant une spirale. Il faut cependant noter l'enroulement en crosse des jeunes rameaux, si ceux-ci ont été trouvés en connexion organique.

Au point de vue de l'anatomie, la siphonostèle, les épaississements scalariformes et ponctuations des trachéides le rapprochent considérablement des *Lycopodium*.

HøEG, en 1966, serait disposé, sur la base des empreintes, à identifier Asteroxylon elberfeldense avec le genre Thursophyton, et à débaptiser le genre en en faisant : Thursophyton elberfeldense (KRÄUSEL et WEYLAND) HøEG.

Dès 1926, KRÄUSEL et WEYLAND avaient rapproché Asteroxylon elberfeldense du Thursophyton milleri Nathorst. Ils écrivent, p. 124 : « Die schon mehrfach ausgesprochene Vermutung, das Thursophyton und Asteroxylon identisch sind, bestätigt sich also ». Mais, ils établissent la restriction suivante : « Allerdings darf man nicht ohne weiteres die beiden bisher allein beschriebenen Arten gleich setzen. »

En effet, sans compléments d'information, spécialement sur l'anatomie du *Thursophyton milleri*, il est peut-être prématuré d'effectuer l'identification de cette espèce avec *Asteroxylon elberfeldense*.

En résumé, le genre Asteroxylon paraît présenter des affinités avec les Lycopsides.

L'espèce Asteroxylon mackiei récoltée dans des gisements autochtones est solidement établie. Par contre, l'espèce Asteroxylon elberfeldense qui provient de gisements allochtones est très fragmentaire et prête à discussion. Elle paraît composite puisqu'elle est reconstituée sur la base de plusieurs types de fragments non trouvés en connexion les uns avec les autres.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Notre travail est centré sur l'étude anatomique d'un spécimen minéralisé du Dévonien moyen de Rhénanie, dont la structure interne est exactement la même que celle que KRÄUSEL et WEYLAND ont attribuée (1926 et 1929) aux axes terminaux de Asteroxylon elberfeldense Kr. et W. et dont les empreintes sont considérées par eux comme identiques aux empreintes de Hostimella hostimensis POTONIÉ et BERNARD (1909).

A la suite de notre étude, il apparaît :

- 1. que les auteurs allemands n'ont pas démontré l'appartenance de l'empreinte Hostimella hostimensis à Asteroxylon elberfeldense, faute de connexion organique;
- 2. que KRÄUSEL et WEYLAND ont attribué à une empreinte une structure anatomique qui n'était pas la sienne ;
- 3. qu'ils ont décrit une structure anatomique dont ils n'ont pas connu ou reconnu l'empreinte ;
- 4. que la morphologie externe de cette structure anatomique est représentée par le nouveau genre de forme *Stolbergia spiralis* gen. et sp. nov. ;
- 5. que la reconstitution de Asteroxylon elberfeldense, due à KRÄUSEL et WEYLAND, est erronée, en ce sens que les axes nus terminaux doivent être supprimés ;
- 6. que la ramification latérale de type spiralé du *Stolbergia spiralis* différencie ce genre du *Hostimella hostimensis* Pot. et Bern., chez qui la ramification est dichotomique ou sympodique ;
- 7. que la symétrie radiale du faisceau que reçoivent les organes latéraux du *Stolbergia spiralis* font que ceux-ci ne sont pas l'équivalent de faisceaux foliaires ;
- 8. que la phyllotaxie du *Stolbergia spiralis* est de 1/7 et que le tour de la spire s'étire sur toute la hauteur connue du spécimen, soit 74,5 mm.;
- 9. que la protostèle de *Stolbergia spiralis* présente des caractères primitifs, en raison de sa forme cylindrique, du faible développement du protoxylème, de la position exarche de celui-ci, de sa non-concentration en pointements distincts ;
- 10. les neuf points qui précèdent ne plaident pas en faveur de l'attribution du *Stolbergia* spiralis aux Psilophytales, telle que cette classe a été définie par KIDSTON et LANG en 1917;
- 11. Par contre, la protostèle cylindrique, le protoxylème exarche, les trachéides scalariformes, la disposition spiralée des rameaux semblent orienter les affinités du *Stolbergia spiralis* vers les Lycopsides.

BIBLIOGRAPHIE

ARNOLD, C. A., 1947. — An Introduction to Paleobotany. New-York and London.

BANKS, H. P., 1966. — Anatomy of a Hostimella. American Journ. of Bot., Vol. 53, Nº 6, pp. 628 et 629.

BIERHORST, D. W., 1963. — Observations on tracheary elements. *Phytomorphology*, Vol. 10, Nº 3, pp. 249 à 305.

BOUREAU, E., 1954. — Anatomie végétale : l'appareil végétatif des Phanérogames. Presses Universitaires de France.

GOTHAN, W., 1927. — Strukturzeigende Pflanzen aus dem Oberdevon von Wildenfels. Abh. Sächs. Geol. Landesants, H. 3, pp. 1 à 12. Leipzig.

GOTHAN, W. et WEYLAND, H., 1954. — Lehrbuch der Paläeobotanik. Akad. Verlag., Berlin.

HALLE, T. G., 1916. — Lower Devonian plants from Röragen in Norway. Kgl. Norsk. Vet. Akad. Handl., B. 57, Nº 1, pp. 1 à 46. Stockholm.

HIRMER, M., 1927. — Handbuch der Paläeobotanik. Band 1, München und Berlin.

- HøEG, O.A., 1931. Notes on the Devonian Flora of Western Norway. Kgl. Norsk. vid. Selsk. Skrifter Nº 6, pp. 1 à 18. Trondheim.
- HøEG, O. A., 1935. Further contributions to the Middle Devonian flora of Western Norway. Norsk. Geol. Tidsskr. B 15, pp. 1 à 18. Oslo.
- HøEG, O. A., 1942. The Downtonian and Devonian flora of Spitsbergen. Norges Sval. O. G. Ish. Unders. Skrifter No 33, pp. 1 à 128, Pl. I à LXII. Oslo.
- HøEG, O. A., 1967. Traité de Paléobotanique (publié sous la direction de E. BOUREAU). Tome II ; section des Psilophyta. Masson et C^{ie}. Paris.
- KIDSTON, R. et LANG, W. H., 1920-1921. On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part III. Asteroxylon mackiei Kidston and Lang. Part IV. Restoration of the vascular cryptogams and discussion of their bearing on the general morphology of the pteridophyta and the origin of the organisation of the land plants. Trans. roy. Soc. Edinb. Vol. 52, pp. 643 à 680 et Vol. 53, pp. 831 à 854.
- KRÄUSEL, R. und WEYLAND, H., 1923. Beiträge zur Kenntnis der Devonflora I Senckenbergiana, Bd. V, Heft 5/6, pp. 154 à 184; Frankfurt am Main.
- KRÄUSEL, R. und WEYLAND, H., 1926. Beiträge zur Kenntnis der Devonflora II Abh. Senckenberg. Natur. Gesell., Bd. 40, H2, pp. 315 à 359. Frankfurt am Main.
- KRÄUSEL, R. und WEYLAND, H., 1929. Beiträge zur Kenntnis der Devonflora III Abh. Senckenberg Natur. Gesell., Bd. 41, H. 2, pp. 315 à 359., Frankfurt am Main.
- KRÄUSEL, R. und WEYLAND, H., 1930. Die Flora des Deutschen Unterdevons. Abh. Preuss. Geol. Landesanst., N. F. H. 131, pp. 1 à 92., Berlin.
- KRÄUSEL, R. und WEYLAND, H., 1933. Die Flora des Böhmischen Mitteldevons. (Stufe H-h₁ Barrande = H. Kettner-Kodym) Palaeontographica, Vol. 78 B., Stuttgart.
- KRÄUSEL, R. und WEYLAND, H., 1935. Neue Pflanzenfunde im Rheinische Unterdevon. Palaeontographica, Vol. 80 B., Stuttgart.
- LANG, W. H., 1925. Contributions to the study of the Old Red Sandstone flora of Scotland. I et II. Trans. roy. Soc. Edinb., Vol. 54, pII, Nº 2, pp. 253 à 279., Edinburgh.
- LANG, W. H., 1926. Idem III et IV. Trans .roy. Soc. Edinb., Vol. 54, pp. 785 à 799., Edinburgh.
- LECLERCQ, S., 1940. Contribution à l'étude de la flore du Dévonien de la Belgique. Acad. Roy. Belge (Classe des Sciences), Mémoire in-4°, Ser. 2, Vol. 12, Fasc. 3, pp. 1 à 65. Bruxelles.
- LECLERCQ, S., 1960. Refendage d'une roche fossilifère et dégagement de ses fossiles sous binoculaire. Senck. leth., Band 41, Nº 1/6, pp. 483 à 487. Frankfurt am Main.
- LECLERCQ, S. et BANKS, H. P., 1962. Pseudosporochnus nodosus sp. nov. A Middle Devonian Plant with Cladoxylalean affinities. Palaeontographica, Band 110, Abt. B, pp. 1 à 34. Stuttgart.
- LECLERCQ, S. et DISCRY, M., 1950. De l'utilisation du plastique en paléontologie végétale. Ann. Soc. Géol. de Belgique, Nº 73. pp. 151 à 155 ; Liège.
- LECLERCQ, S. et NOËL, R., 1953. Plastic, a suitable embedding substance for petrographic study of coal and fossil plants. *Phytomorphology*, Vol. 3, Nº 3, pp. 222 à 223.
- LYON, A. G., 1964. Probable fertile region of Asteroxylon mackiei Kidston and Lang. Nature, Spt. Nº 5, Vol. 203, pp. 1082 à 1083 ; London.
- NATHORST, A. G., 1914. Zur Fossilen Flora der Polarländer. Vol. 1, pp. 1 à 110; Stockholm.
- NATHORST, A. G., 1915. Zur Devonflora des Westlichen Norwegens. Bergens Mus. Aarb. 1915-15, pp. 1 à 34, pl. I à VIII ; Bergen.
- NEUMANN-MAHLKAU, P., 1965. Neue Pflanzenfunde und ihre Bedeutung für die Grenze Unterdevon/Mitteldevon am Nordwestabfall des Hohen Venn. Fortschr. Geol. Rheinld. u. West. 9, pp. 877 à 882; Krefeld.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G., 1958. Systematics of today The Higher taxa of the Pteridophyta and their classification. Uppsala Universitets Ärsskr., Nº 6, pp. 70 à 90. Uppsala.
- POTONIE, H. et BERNARD, Ch., 1904. Flore dévonienne de l'étage H de Barrande. Leipzig.

SCHOUTE, J. C., 1938. — On whorled phyllotaxis; IV Early binding whorls. Extr. du recueil des trav. bot. néerl., Vol. 35, pp. 416 à 458. Amsterdam.

SCOTT, D. H., 1923. — Studies in fossilbotany. 3º Éd., Vol. I et II. London.

SINNOTT, E. W. 1909. — On mesarch structure in Lycopodium. The Bot. Gazette. Vol. 48, pp. 138 à 145; Chicago.
SOLMS-LAUBACH, H., 1895. — Uberdevonische Pflanzenresten aus den Lenneschiefern der Gegend von Gräfrath am Niederrhein. Jb. Kgl. Preuss. Geol. Landesants., Vol. 15 pp. 67 à 99. Berlin.

STUR, D., 1881. — Die Silurflora der Etage H-h₁ in Böhmen. Sitz. Ber. K. Akad. Wiss. Wien., Math. Nat. Kl., Vol. 84, pp. 1 à 62. Wien.

ZIMMERMANN, W., 1965. — Die Telomtheorie. Stuttgart.

PLANCHE I

Stolbergia spiralis gen. et sp. nov.

Morphologie externe de l'échantillon

- Fig. 1 Vue générale de l'empreinte A et de la contre-empreinte B. De 1 à 7, organes latéraux. $G = \times 1.5$.
- Fig. 1a Empreinte A : détail montrant les organes latéraux 3 et 4 ainsi que la torsion subie par l'axe au cours de la fossilisation.
- Fig. 2 Contre-empreinte B : base de l'axe avec organes latéraux 1, 2 et 3. f. a. = fausse articulation.

 $G = \times 5.$

Fig. 3 — Empreinte A — sommet de l'axe — rameau 5 avec légère torsion accidentelle et rameau 6. e. ex. = écorce externe.

e. m. = écorce moyenne.

f. a. = fausse articulation.

 $G = \times 5.$

Fig. 4 — Empreinte A — rameau 3.

f. a. = fausse articulation.

 $G = \times 5.$



Planche II

Stolbergia spiralis gen. et sp. nov.

Détails histologiques

- Fig. 5 Coupe à travers un stomate présumé.
 - c. s. = cellules stomatiques contractées avec, en dessous, une plage dépourvue de structure, chambre stomatique probable.
 - e. ex. = larges cellules de l'écorce externe.
 - $G = \times 370$. (Inclusion 9A plaque 119).
- Fig. 6 Dessin à la chambre claire du stomate représenté fig. 5.

Fig. 7 — Section transversale de l'axe.

- e. m. = écorce moyenne à cellules parenchymateuses, présentant une section polygonale.
- m. = méats de l'écorce moyenne.
- e. i. = écorce interne réduite à quelques rangées de cellules rectangulaires à parois minces.
- mx. = métaxylème.
- $G = \times 190$. (Inclusion 1B plaque 10).
- Fig. 8 Section longitudinale effectuée au niveau de l'écorce moyenne : les cellules de la périphérie sont rectangulaires ; les cellules immédiatement sous-jacentes sont allongées avec des terminaisons transversales ou en pointe.
 - m. = méat.
 - $G = \times 190$ (Inclusion 7A plaque 124).

Fig. 9 — Aspect général d'une section transversale de l'axe avec un début d'émission.

- px. = protoxylème étalé sur deux rangs.
 - e. ex. = écorce externe.
 - e. i. = écorce interne.
 - $G = \times 60$ (Inclusion 8A plaque 88).
- Fig. 10 Section longitudinale : trachéides scalariformes du métaxylème ; il est à noter l'absence de ponctuations.

mx. = métaxylème.

- $G = \times 370$ (Inclusion 6A plaque 106).
- Fig. 11 Section longitudinale montrant les larges trachéides du métaxylème et les trachéides scalariformes étroites du protoxylème.
 - mx. = métaxylème.
 - px. = protoxylème.
 - $G = \times 370$ (Inclusion 6A plaque 110).
- Fig. 12 Section longitudinale montrant les cellules allongées de l'écorce moyenne traversées par une fente de retrait remplie d'hydroxyde ferrique et simulant une articulation.
 - f. a. = fente de retrait = fausse articulation.

 $G = \times 135$ (Inclusion 7A — plaque 123).



5 e.ex.







8

x190



9



x 135

PLANCHE III

Stolbergia spiralis gen. et sp. nov. et

Asteroxylon elberfeldense KRÄUSEL et WEYLAND.

- Fig. 13 Stolbergia spiralis : section transversale de l'axe, montrant une protostèle circulaire au repos dont le centre a été envahi par une cristallisation d'hydroxyde ferrique.
 - f. s. = faisceau sortant destiné à un rameau.
 - e. i. = écorce interne.
 - e.m. = écorce moyenne
 - $G = \times 67.5$ (Inclusion 9 A plaque 90).
- Fig. 14 Asteroxylon elberfeldense KRÄUSEL et WEYLAND, (1926- textfig. nº 3, p. 119) : section transversale d'un axe nu (type Hostimella hostimensis). La protostèle a émis un faisceau destiné à l'organe latéral. Noter la nette diminution de diamètre du faisceau émis par rapport à celui de la fig. 18. Cette fig. 14 est à comparer avec les fig. 13, 15, 25 et 24 du Stolbergia spiralis.
 - f. s. = faisceau sortant.
 - $G = \times 40.$

Fig. 15 — Stolbergia spiralis : section transversale de la protostèle circulaire au repos.

- Comparer avec la fig. 14.
- px. = protoxylème.
- e. m. = écorce moyenne.
- e. i. = écorce interne.
- f. s. = faisceau sortant.
- Pt. = pointe de la stèle qui va se résorber.
- $G = \times 67.5$ (Inclusion 10 A plaque 2).

Fig. 16 — Stolbergia spiralis : le faisceau sortant fait nettement saillie sur la stèle. Comparer avec les fig. 17 (fs 1) et 18 tirées des ouvrages de KRÄUSEL et WEYLAND (1926).

- f. s. = faisceau sortant.
- e. i. = écorce interne.
- e.m. = écorce moyenne.
- $G = \times 67.5$ (Inclusion 9A plaque 87).
- Fig. 17 Asteroxylon elberfeldense KRAUSEL et WEYLAND (1926 Taf. 4, fig. 4) : section transversale de la stèle d'un axe nu (type Hostimella hostimensis) indiquant, suivant KRÄUSEL et WEYLAND, le passage de la siphonostèle lobée à la protostèle circulaire. A notre avis, le contour irrégulier de la stèle est dû à l'émission de deux faisceaux recoupés à des stades différents.
 - f. $s_1 = faisceau$ sortant bien développé.
 - f. s₂ = faisceau sortant au premier stade de la multiplication des éléments du protoxylème.
 - Ces deux mêmes stades sont reconnaissables sur les fig. 9 et 16 de l'axe de STOLBERG.
 - $G = \times 40.$
- Fig. 18 Asteroxylon elberfeldense KRÄUSEL et WEYLAND 1926 (Textfig. nº 2, p. 119) : section transversale d'un axe nu (type Hostimella hostimensis). La protostèle est en train d'émettre un faisceau destiné à l'organe latéral. Comparer avec les fig. 16, 22 et 23 du Stolbergia spiralis.
 - fs. = faisceau sortant.
 - $G = \times 40.$
- Fig. 19 Stolbergia spiralis : section transversale ; stèle avec protoxylème exarche. Détail de la fig. 15.

px. = protoxylème. e. i. = écorce interne.

 $G = \times 190$ (Inclusion 10A — plaque 2).

- Fig. 20 Asteroxylon elberfeldense (KRÄUSEL et WEYLAND 1929 Taf. 1 fig. 4) : section transversale d'un axe nu (type Hostimella hostimensis); protostèle circulaire avec un début d'émission. Comparer avec la fig. 21.
 - px. = protoxylème.
 - $G = \times 80.$
- Fig. 21 Stolbergia spiralis : section transversale de la stèle. Sa forme un peu rectangulaire est due à la multiplication des premiers éléments du protoxylème destinés au faisceau latéral. Comparer avec la fig. 20.
 - px. = protoxylème.

 $G = \times 80$ (Inclusion 8A — plaque 32).















15











Planche IV

Stolbergia spiralis gen. et sp. nov.

Sections transversales de l'axe à divers stades de l'émission.

- Fig. 22 Stade comparable à celui des figs. 17, $(f. s_1)$ et 18 de l'axe nu représenté par KRÄUSEL et WEYLAND On compte 5 rangs de cellules.
 - px. = protoxylème.

mx. = métaxylème.

e. i. = écorce interne.

e. m. = écorce moyenne.

 $G = \times 67.5$ (Inclusion 8A' - plaque 119).

Fig. 23 — Vue générale montrant deux faisceaux sortant. Le faisceau 2 (fs_2) pénètre dans l'écorce moyenne, tandis qu'un rameau latéral complètement séparé de l'axe-mère (fs_1) semble privé de faisceau. Toutefois, l'emplacement de celui-ci est indiqué par une étroite plage minéralisée entourée de parenchyme.

e. i. = écorce interne.

- $G = \times 67.5$ (Inclusion 1B plaque 17).
- Fig. 24 Détail du faisceau en pleine écorce moyenne ; le nombre constitutif des éléments trachéens est en régression. Comparer avec la fig. 25.
 - e.m. = écorce moyenne
 - e. i. = écorce interne
 - $m. = m \acute{e}ats$
 - l. = liber
 - px. = protoxylème.
 - mx. = métaxylème.
 - $G = \times 135$. (Inclusion 2B plaque 70)
- Fig. 25 Détail d'un stade antérieur à celui de la fig. 24. Le faisceau bien conservé est constitué d'une vingtaine d'éléments trachéens. Il montre le protoxylème qui enveloppe partiellement la stèle. Il possède une symétrie rayonnante.
 - px. = protoxylème.
 - mx. = métaxylème.
 - Pt. = pointe de la stèle qui va se résorber.
 - e. i. = écorce interne.
 - $m. = m \acute{e}ats.$
 - $G = \times 135$ (Inclusion 10B plaque 51).
- Fig. 26 Détail d'un rameau presque isolé de l'axe-mère. Pas de faisceau constitutif conservé. A comparer avec le faisceau 1 de la fig. 23.
 - e. m. = écorce moyenne.
 - e. i. = écorce interne.
 - $G = \times 135$ (Inclusion 3B plaque 23).
- Fig. 27 Petit rameau isolé ; on distingue nettement l'anneau cortical. Le centre est occupé par une minéralisation, sans structure apparente.
 - e. m. = écorce moyenne.
 - e. i. = écorce interne.
 - $G = \times 40$ (Inclusion 3B plaque 75).





f.s 2 x 67.5



24 x**135** e.m / e.i $\stackrel{\vee}{m}$





e.i pť _X 135 тх



Pl. 4

IMPRIMERIE GEORGE MICHIELS, S. A., 6, RUE DE LA PAIX, LIÈGE IMPRIMÉ EN BELGIQUE D/1967/0697/1



