

ANNALES DE LA SOCIÉTÉ GÉOLOGIQUE DE BELGIQUE

Mémoires in-4° — Tome IX. Années 1950-1951

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE
ET ANATOMIQUE D'UNE
FOUGÈRE
DU DÉVONIEN SUPÉRIEUR

Le Rhacophyton zygoteroides nov. sp.

PAR

Suzanne LECLERCQ



LIÈGE

H. VAILLANT-CARMANNE, S. A., IMP. DE L'ACADÉMIE

4, PLACE SAINT-MICHEL, 4

1951

21621

ANNALES DE LA SOCIÉTÉ GÉOLOGIQUE DE BELGIQUE

Mémoires in-4° — Tome IX. Années 1950-1951

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE
ET ANATOMIQUE D'UNE
FOUGÈRE
DU DÉVONIEN SUPÉRIEUR

Le Rhacophyton zygoteroides nov. sp.

PAR

Suzanne LECLERCQ



LIÈGE

H. VAILLANT-CARMANNE, S. A., IMP. DE L'ACADÉMIE

4, PLACE SAINT-MICHEL, 4

1951

21621

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET ANATOMIQUE
D'UNE
FOUGÈRE DU DÉVONIEN SUPÉRIEUR

Le Rhacophyton zygoteroides nov. sp.

PAR

SUZANNE LECLERCQ

CONTENU

	Pages
INTRODUCTION	5
DESCRIPTION DU GISEMENT	7
PREMIÈRE PARTIE	
I. — HISTORIQUE	8
II. — ÉTUDE MORPHOLOGIQUE	9
A. — Tige	9
B. — Frondes végétatives	10
C. — Pinnules	11
D. — Frondes fertiles	12
Portion fructifère	12
Portion stérile	14
E. — Sporangies	15
F. — Racines	16
III. — RECONSTITUTION ET PORT DE LA PLANTE	16
IV. — COMPARAISON	17
V. — DIAGNOSE DU GENRE	24
DEUXIÈME PARTIE	
I. — ÉTUDE ANATOMIQUE	25
A. — Tige	25
B. — Frondes végétatives	26
C. — Pennes et Pinnules	28
D. — Fronde fertile	29
Penne fertile	30
E. — Racines	31
F. — Résumé de l'examen anatomique	32

II. — DIAGNOSE DE L'ESPÈCE	33
III. — COMPARAISON	34

TROISIÈME PARTIE

I. — CONSIDÉRATION GÉNÉRALE	39
II. — FACIES ET EXTENSION GÉOGRAPHIQUE	42
III. — SOMMAIRE	44
BIBLIOGRAPHIE	46
EXPLICATION DES PLANCHES	50

ERRATA

Pages 5, 7, 25, 42 :

lire hydroxyde au lieu de hydroxide ;

Page 35, 5^e alinéa, première ligne :

lire foliaire au lieu de foliare ;

Page 44, paragraphe 4) :

lire Cephalopteris mirabilis au lieu de Cephalopteris mirabills.

INTRODUCTION

En 1937, j'ai eu la bonne fortune de découvrir un gisement fossilifère dans le Dévonien supérieur qui a livré de belles empreintes de fougère se rapportant au genre *Rhacophyton* Crepin. Fort heureusement, l'ensevelissement *in situ* de plusieurs portions de cette plante avait conservé des connexions organiques qui ont permis la reconstitution partielle de son port. En même temps, une imprégnation d'hydroxide de fer fixait l'anatomie du système vasculaire, le révélant dans la plupart des organes.

Ce double fait, exceptionnel chez les végétaux d'âge dévonien, a fourni les éléments d'une étude assez complète dont l'exposé ci-après est nécessairement scindé en deux parties complémentaires puisque jusqu'ici, la plupart des empreintes avec lesquelles celles du *Rhacophyton zygopteroides* peuvent être comparées, n'ont pas encore révélé leurs caractères anatomiques, tandis que les végétaux à structure conservée, qui montrent des affinités avec cette fougère, ne sont pas connus à l'état d'empreinte.

Par conséquent, la première partie est consacrée à la description morphologique des différents membres de la plante : tige, frondes végétatives, frondes fertiles, racines, suivie de leur reconstitution et de leur comparaison avec les formes apparentées. Parallèlement, la deuxième partie traite de la structure interne des mêmes organes, puis de la reconstitution de l'ensemble du système vasculaire qui est alors confronté avec celui des types anatomiques voisins.

Une troisième partie s'attache à des considérations générales et à des questions d'ordre divers tels que : le facies du gisement et l'extension géographique du genre *Rhacophyton*.

In fine, les principaux résultats acquis au cours de cette étude monographique sont sommairement récapitulés.

Le présent travail est basé en ordre principal sur les fouilles que j'ai effectuées et dont les spécimens sont déposés dans les collections du Service de la Paléontologie Végétale de l'Université de Liège.

Toutefois, l'étude comparative du matériel « en empreintes » et « en structure conservée » a nécessité le recours aux ressources de musées belges et étrangers où j'ai trouvé le concours le plus bienveillant. Je désire exprimer ici ma profonde gratitude à tous ceux qui m'ont aidée et que je cite ci-après.

M. V. Van Straelen, Directeur du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique à Bruxelles, ainsi que M. F. Stockmans, Conservateur de la section de Palaeobotanique, m'ont autorisée à examiner les nombreux spécimens de *Rhacophyton condrusorum* que possèdent ces collections, et de plus m'ont permis d'emprunter certains d'entr'eux.

M. le Professeur T. G. Halle, Directeur de la section de Palaeobotanique au Naturhistoriska Riksmuseum de Stockholm, a non seulement mis à ma disposition les *Cephalopteris mirabilis* décrits par Nathorst, mais a poussé la bienveillance jusqu'à envoyer à mon laboratoire des spécimens figurés.

M. le Professeur O. Høeg de l'Université d'Oslo, auquel la revision des spécimens de *Cephalopteris mirabilis* Nathorst avait été offerte, s'est désisté en ma faveur, ce qui m'a vivement touchée.

Je dois à M. R. Crookall, Conservateur de la section de Palaeobotanique au Geological Survey de Londres, le prêt d'un échantillon de *Cephalopteris mirabilis* Nathorst qui s'est révélé d'une importance capitale lorsqu'il s'est agi de fusionner le genre créé par Nathorst avec le *Rhacophyton* Crepin. De plus, l'examen des échantillons d'*Alcicornopteris* décrits par R. Kidston (1924) et déposés au Geological Survey d'Edinburgh, m'a été facilité grâce à l'obligeance de M. Crookall, qui à mon intention, les fit venir à Londres.

M. E. Edwards, Directeur du département de la Géologie au British Museum Natural History de Londres a bien voulu me confier les spécimens de *Rhacophyton condrusorum* que possède ce service, tandis que M. W. Croft m'assistait aimablement au cours de l'examen des lames se trouvant dans les collections Williamson et Scott.

M. le Professeur J. Walton de Victoria University à Glasgow, après m'avoir facilité l'étude des lames minces de la collection Kidston, m'a consenti un prêt des préparations de *Protoclepsydropsis Kidstoni*.

M. A. Loubière, Directeur de la section de Botanique au musée d'Histoire Naturelle de Paris, a mis à ma disposition des préparations de la collection Renault, et M. E. Boureau, Sous-Directeur, a eu la grande obligeance d'exécuter à mon intention des photographies de sporanges d'*Etapteris (Zygopteris) Lacattei* de cette même collection.

Le Professeur P. Corsin de l'Université de Lille, m'a assistée avec complaisance lors de l'examen de préparation des collections Paul Bertrand, et m'a permis d'emporter, en vue d'une étude plus poussée, certaines lames minces de *Metaclepsydropsis duplex*.

A l'obligeance de la direction du Geologische Landesanstalt de Berlin, ainsi que de son Président M. Lang, et du Professeur Gothan, je dois le prêt de cinq lames minces de *Clepsydropsis antiqua* var. *exigua*.

Les déplacements nombreux et les séjours plus ou moins prolongés dans les instituts étrangers que cette étude a nécessités, m'ont été facilités grâce à un « Crédit au chercheur » reçu en 1948 du Fonds National de la Recherche Scientifique de Belgique. Pour cette aide sans laquelle le sujet traité n'aurait pu être développé avec la même ampleur, je tiens à témoigner ma gratitude à cette institution.

Je sais gré aussi à l'Académie Royale de Belgique de m'avoir accordé un subside qui m'a permis d'effectuer un séjour à Stockholm afin d'examiner les pièces intransportables du *Cephalopteris mirabilis* Nathorst.

Il m'est particulièrement agréable de remercier M. L. Hauman, Professeur de Botanique

à l'Université libre de Bruxelles, d'avoir présenté à l'Académie Royale de Belgique, la note préliminaire de ce travail.

Je n'oublie pas non plus l'aide attentive que m'apporta mon collègue le Professeur G. Ubaghs lors de la récolte du matériel, et plus tard, au laboratoire lors du réajustement de certaines plaques fossilifères dans le puzzle initial des blocs relevés sur le terrain.

Il m'est un agréable devoir de remercier M. B. Marsden qui a réalisé la reconstitution, semi-schématique représentée planche XII. Il apporta à ce travail les qualités de compréhension et d'habileté que nécessite ce genre de réalisation.

Enfin, je tiens également à exprimer mes remerciements à M. Maurice Discry, préparateur-technicien au service de la Paleontologie Végétale dont l'intelligente collaboration m'a été assurée au cours des différentes phases de ce travail.

A la compréhension et à la courtoisie du Directeur des Carrières du Hoyoux, M. Denise je dois d'avoir récolté sans difficulté le matériel ; je lui en sais gré, et le remercie très sincèrement.

DESCRIPTION DU GISEMENT

En Belgique, le Dévonien supérieur a révélé l'existence de nombreux gisements à plantes, ainsi qu'en témoigne le récent travail de M. F. Stockmans (1948) sur les « Végétaux du Dévonien Supérieur de la Belgique », et dans lequel il étudie vingt-cinq affleurements. La plupart d'entr'eux se situent dans l'Assise d'Evieux (Fa 2c) qui représente une subdivision du Famennien supérieur. Le matériel que j'ai récolté appartient au même niveau stratigraphique et provient des « Carrières du Hoyoux » qui bordent à 1,5 kilomètre au sud du Pont de Bonne, la route qui mène à Huy. Ces carrières longent les deux rives d'une petite rivière dénommée « Le Hoyoux » ; c'est sur un dressant presque vertical de l'exploitation de la rive gauche que fut découvert le gisement accroché à 5 mètres du sol. Il consistait en une écaille de schiste tendre à grain fin, de teinte gris clair, riche en empreintes végétales, qui s'étalait sur 1,50 mètre de large et 1,30 mètre de haut, et reposait sur un psammite à grain grossier, riche en mica, mais sans végétaux.

L'écaille fossilifère épaisse par endroits de cinq à dix centimètres, comprenait une partie centrale assez cohérente entourée de blocs déplacés. L'ensemble était parcouru sur sa largeur par trois fractures principales, sensiblement parallèles entre elles, que recoupaient perpendiculairement un système de diaclases fractionnant le schiste en plaques de dimensions variables. Exceptionnellement nettoyés de toute couverture sédimentaire, les blocs du gisement furent aisément prélevés, chiffrés et leur position relative notée, ce qui facilita ultérieurement la reconstitution de l'écaille.

A l'exception de deux épis d'Articulée, toutes les empreintes relevées appartiennent à la même plante : le *Rhacophyton zygopteroides*. Le plus souvent, elles apparaissent en brun foncé sur le fond clair du schiste. Cette teinte est le résultat d'une imprégnation d'hydroxide de fer, qui, dans beaucoup de cas, a permis la conservation du système ligneux.

PREMIÈRE PARTIE

I. — HISTORIQUE

Le genre *Rhacophyton* fut créé par F. Crépin en 1875 (p. 224) pour des fragments de frondes végétatives trouvés dans les Psammites du Condroz (Fa 2) ⁽¹⁾, raison pour laquelle il leur donna l'appellation de *Rhacophyton condrusorum*. A. Gilkinet (1875, p. 8 et 1922, p. 6) changea le nom du genre de Crépin en *Sphenopteris condrusorum* désirant par là souligner les caractères des pinnules qui lui paraissaient se « rattacher indubitablement » aux Sphenopteridées.

En 1904 (p. 4) H. Potonié et H. Bernard, comparant des végétaux de Bohême avec le *Rhacophyton condrusorum* modifient le nom du genre en *Rhodea*. Toutefois, le nom du genre créé par Crépin prévalut parce qu'il jouit de la priorité.

La diagnose la plus récente du genre *Rhacophyton* est due à M. F. Stockmans (1948, p. 41) qui le décrit de la manière suivante : « Le genre *Rhacophyton* peut être caractérisé » par le mode de ramification des penes sporangifères. Grâce à ce détail d'organisation, » il est possible d'en distinguer le genre *Aneurophyton*, la plus ou moins grande abondance » des sporanges ne pouvant guère constituer qu'une différence d'ordre spécifique. Chez » *Rhacophyton* les rameaux sporangifères sont ordinairement opposés sur des axes raides » dont ils s'écartent en formant un angle très ouvert, souvent de 90° ; nus et simples sur » une courte distance, ils se divisent plusieurs fois de suite en de nombreux ramuscules » courts et serrés, terminés par des sporanges allongés. Les rameaux végétatifs sont alternes » sur des axes raides de grandes dimensions et portent des feuilles laciniées pareilles à celles » du genre *Rhodea*. Le système vasculaire, généralement bien marqué dans les axes, est » inexistant dans les feuilles ».

Actuellement, le genre *Rhacophyton* comprend trois espèces : je les mentionne dès maintenant bien que leur étude comparative avec la forme nouvelle soit développée plus loin, ce sont : *Rhacophyton condrusorum* Crepin, *Rhacophyton incertum* (Dawson) R. Kräusel et Weyland, et *Rhacophyton gracilis* (Schmalhausen) R. Kräusel et H. Weyland.

Si on considère l'ensemble des connaissances qui résulte des descriptions se rapportant aux espèces *R. condrusorum* et *R. incertum*, on constate qu'au point de vue morphologique,

(1) « Psammites du Condroz » représente une ancienne dénomination, devenue dans la suite : Famennien supérieur.

la fronde végétative est de loin la mieux connue, et cela, bien que le type de la pinnule, qui a été rapprochée tantôt de celui des *Sphenopteridées* (Gilkinet, 1922, p. 6) tantôt de celui des *Rhodea* (H. Potonié et H. Bertrand, 1904, p. 14 et F. Stockmans, 1948, p. 42), n'ait pu être établi aussi bien dans sa forme normale que dans ses variations. D'autre part, la diagnose du genre qui est basée en ordre principal sur l'appareil fructifère repose sur des spécimens trop fragmentés ou insuffisamment dégagés, ce qui a nui à sa compréhension. Par ailleurs, faute de connexion entre les organes le port de ces plantes reste ignoré. Quant à l'anatomie, elle est inconnue chez le *R. condrusorum* et pauvrement conservée chez le *R. incertum*.

L'apport de la nouvelle espèce *R. zygopteroides* est plus homogène ; ses données morphologiques et anatomiques se fusionnent de manière satisfaisante. De plus, dépassant le cadre de la reconstitution d'une plante, il permet de progresser dans la connaissance du genre et de ses espèces. Il fournit aussi des éléments complémentaires à l'identification de formes restées en marge d'une classification systématique rigoureuse, ainsi qu'en témoigne le cas du *Cephalopteris mirabilis* Nathorst. Enfin il aide à prendre conscience de la diversité du port que pouvaient présenter des plantes qui, jusqu'ici, ne nous ont laissé que le témoignage de leur charpente vasculaire, telles que les *Zygopteroidae*.

II. — ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Bien que contenant de très nombreux restes de *Rhacophyton zygopteroides* les blocs de l'échelle fossilifère ne présentent pas tous un égal intérêt. La plupart d'entre eux contiennent des fragments de rachis avec ou sans pinnules, des portions fertiles détachées et des systèmes fructifères emmelés. Quelques-uns seulement ont livré des pièces de vraie valeur, c'est-à-dire : des tronçons de tige entourée de leurs frondes, des sections de frondes fertiles suffisamment longues pour permettre de comprendre leur organisation, des frondes parfaitement étalées qui, par l'apport juxtaposé des empreintes et des contre-empreintes, ont permis d'établir le type foliaire qui les caractérise. De cet ensemble de données est sortie la reconstitution, planche XII.

A. — Tige

L'exemplaire représenté planche I montre un des plans de dissection d'une dalle sur laquelle une courte section de tige traverse obliquement l'épaisseur du sédiment et est entourée de 14 frondes étalées en éventail dont cinq d'entr'elles sont en connexion. Le tronçon de tige mesure 3 centimètres de long et 10 mm de large. La dissection de cette plaque en feuillets successifs a révélé sur son épaisseur l'existence de 32 frondes convergeant vers la tige et disposées en spirale. Le plan de dissection représenté a été choisi parce qu'il donne la meilleure vue d'ensemble ; il est figuré grandeur nature. Les frondes sont toutes

végétatives et plusieurs d'entre'elles portent leurs pinnules, mais celles-ci sont dans un état de conservation moins heureux que sur d'autres spécimens, d'après lesquels elles seront étudiées ultérieurement.

Sur le plan inférieur, on aperçoit à la faveur d'une « fenêtré » dans le schiste, trois pinnules appartenant à la vingt-septième fronde, ainsi qu'un organe rubané qui n'est autre qu'une portion de racine adventive qui vient de la tige. Sa trajectoire est clairement suivie sous le feuillet de schiste portant l'indication 14 c. Toutefois, sa connexion avec la tige, qui pour être prouvée, eut nécessité la destruction partielle de la fronde n° 27 fort bien conservée, n'a pas été entreprise. D'ailleurs un exemple démonstratif de l'existence d'une racine de même type est visible sur le spécimen figuré planche II.

L'échantillon figuré planche II présente, étalée suivant le plan de stratification, une portion de tige de 9 cm entourée de 21 frondes végétatives disposées en spirale dont dix sont attachées. Dans sa partie supérieure la tige décrit une courbe vers la gauche et supporte un axe robuste. On retrouve la partie inférieure de la tige sur la contre-empreinte où elle se prolonge sur 6 cm planche III, figure 3, puis s'enfonce dans le sédiment pour réapparaître sur l'autre face où on la suit encore sur 12 centimètres, planche III, figure 4.

En vue de faciliter la compréhension du spécimen, les sections de la tige conservée sur les deux faces de la contre-empreinte, ont été reproduits au lavi sur la figure 2, planche II.

En fait, la tige est conservée sur une longueur d'environ 27 centimètres et présente une largeur qui varie de 10 à 7 mm avec un maximum qui se situe en regard des frondes végétatives. Entre les bases de celles-ci se détache une forte racine adventive fixée sur la tige mère, et qui descend sans se ramifier sur 13 centimètres de longueur en gardant une largeur constante de 6,5 mm (fig. 2 et 3).

Cet échantillon instructif met en évidence l'allure flexueuse de la tige dont la portion inférieure dégarnie de frondes semble bifurquée et porte latéralement un organe de nature indéterminée. Par contre, la portion moyenne est couverte de frondes végétatives, et la partie supérieure supporte un rachis dont le diamètre est sensiblement égal au sien. Ce rachis puissant, conservé sur une longueur de 62 mm seulement, présente une largeur de 6 mm. Originellement recouvert de sédiment sur les 4/5 de sa longueur, il a souffert du dégagement. Sur les quatre paires de pennes qu'il supportait fixées alternativement, une seule est conservée sur la contre-empreinte et expose encore la base coalescente de deux pennes qui s'enfoncent dans le schiste (fig. 2, 3 et 5). Fait digne d'être souligné, ce dispositif en paire de pennes alternes reproduit le plan d'organisation des frondes fertiles (voir p. 12).

B. — Frondes Végétatives

Bien que les spécimens déjà décrits aient conservé des pinnules en connexion, une plaque de schiste sur laquelle s'étalent deux belles frondes constitue une meilleure source d'information. La plus longue des deux atteint 22 cm, quoique incomplète (pl. IV, fig. 6).

Toutes deux convergent visiblement vers une même base, ainsi d'ailleurs que trois autres fragments dont deux se situent dans un plan inférieur (côté gauche de la figure). Cette disposition suggère un proche voisinage de la tige qui les portait. D'autre part, à la lisière du bloc, en haut à droite, s'aperçoit une racine adventive. Les frondes se composent d'un rachis glabre et droit, d'une largeur de 2 à 3 mm qui atteint 6 mm au niveau d'attache de la tige. Elles sont fixées sur la tige suivant un angle difficile à déterminer étant donné le déplacement que presque toutes ont subi au cours de l'ensevelissement ; suivant les cas, l'angle d'insertion varie de 45 à 180° (pl. I et II).

Chaque fronde supporte des pennes disposées alternativement suivant un angle ouvert. Lorsque bien dégagée et suffisamment garnie de pennes entières, la fronde présente un contour linéaire régulier qui se rétrécit au sommet (fig. 6 et fig. 9). Le plus grand nombre de pennes observées sur une fronde se chiffre à 27. Elles sont éloignées l'une de l'autre de 6 mm et les plus longues d'entre elles mesurent 52 à 56 mm. Le rachis des pennes est glabre et ne dépasse pas un millimètre de large ; il porte des pinnules en position, alterne, dont le nombre varie de 17 à 23 suivant sa longueur.

C. — Pinnules

La segmentation profonde du limbe a nui à la compréhension du type de la pinnule. Fréquemment, plusieurs segments restent enfouis dans le sédiment ou, restent fixés sur la contre-empreinte. Il faut alors opérer des dégagements et des repérages afin de reconstituer la pinnule entière.

Les pinnules sont petites, elles ne dépassent pas 8 à 10 mm de haut. Elles se composent de quatre sections alternantes subissant généralement chacune deux dichotomies, ce qui donne une pinnule profondément découpée en seize segments linéaires, dont les extrémités sont légèrement recourbées et élargies ou simplement arrondies (fig. 1 du texte), et planche IV, figure 6.

Sur la portion distale de la penna, les pinnules diminuent de taille et réduisent le nombre des segments à sept, quatre pour tomber à deux chez la dernière (fig. 2 du texte) (pl. I et pl. V, fig. 9).

A l'aisselle de chaque penna se trouve en position catadrome une pinnule spéciale différant des pinnules normales par une division dichotomique régulière du limbe qui, de ce fait, présente une symétrie bilatérale. Cette pinnule subit cinq dichotomies successives, ce qui porte à 32 le nombre de segments linéaires (fig. 1 du texte). De par sa position, cette pinnule pend sous la penna, ce qui explique son ensevelissement à un niveau légèrement différent, ainsi que la nécessité de la dégager pour la mettre en évidence sur une des deux empreintes seulement. La figure 7, planche IV, représente la contre-empreinte de la portion supérieure de la figure 6 ; à la base de chaque penna s'observe une pinnule catadrome plus ou moins complète ; l'une d'elles, mieux conservée, est figurée grossie deux fois (pl. IV, fig. 8). On peut se demander quelle est la signification morphologique de cet organe qui

se retrouve transformé en système sporangifère sur la fronde fertile. Ce fait pourrait-il lui conférer une valeur de penne modifiée? Je ne le pense pas (voir pp. 19-20).

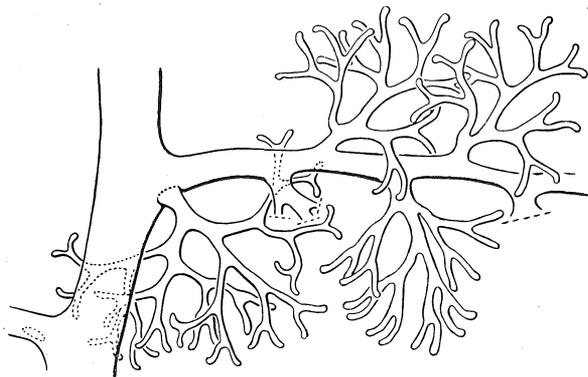


FIG. 1. — Reconstitution de trois pinnules végétatives et d'une pinnule catadrome d'après les empreintes et contre-empreintes des spécimens n° R. 3926, R. 3927, N. 3992, $\times 3$.

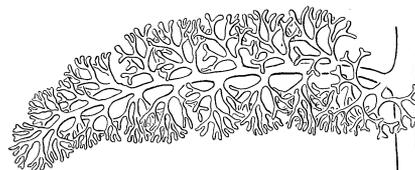


FIG. 2.
Reconstitution semi-schématique d'une penne végétative et de ses pinnules, $\times 1$.

D. — Frondes Fertiles

Le matériel sur lequel repose la reconstitution des frondes fertiles est plus fragmentaire. Les spécimens sont le plus souvent détachés de leurs supports ; toutefois les recoupements que permet la répétition fréquente de structures qui se complètent l'une l'autre, ainsi que des connexions partielles, ont conduit à une connaissance très approchée de l'architecture de la fronde fertile.

PORTION FRUCTIFÈRE. — Le spécimen représenté planche VI, figure 16, reproduit un fragment de fronde fertile dont la contre-empreinte plus complète est figurée planche VI, figure 15.

Au nœud inférieur de la figure 16 sont attachées deux penne largement soudées entre elles, dont celle de gauche porte à la base un petit organe nu de 12 mm de long, dont la portion distale amorce une dichotomie qui disparaît sous une masse de sporanges enchevêtrés. Bien que resté enfoui, parce que trop fragile à dégager, un second organe sporangifère se devine, et la masse de ses sporanges déportée sur la gauche, est visible sous la seconde penne.

Le dispositif qui consiste en une paire de penne fortement coalescente à la base supportant deux systèmes fructifères qui pendent symétriquement sous elle, représente la structure « clef » des frondes fertiles du genre *Rhacophyton*. On observe de nombreux ensembles de ce genre épars sur des plaques de schiste ainsi qu'en témoigne la figure 19 sur laquelle quatre dispositifs identiques gisent, tombés de leur rachis. Ils consistent en deux penne solidement soudées l'une à l'autre s'écartant sous un angle très ouvert qui, d'ailleurs, s'accroît après la chute. Sur la plupart d'entre elles, les deux pédicelles sporangifères sont encore en connexion, et partiellement recouverts par les nombreux sporanges qu'ils supportent. L'organisation du système fructifère est révélée par le dégagement ; il consiste en un court pédicelle de 10 à 12 mm de long, qui se ramifie par dichotomie trois

ou quatre fois. Ces dichotomies donnent naissance à des axes grêles flexueux ne dépassant pas 20 mm de long, et qui pour la plupart, présentent une courbure marquée dont la concavité est garnie de sporanges orientés parallèlement (fig. 3 du texte et pl. V, fig. 11). Le degré précis de la ramification du système ne peut être déterminé du fait que pour le suivre, il faut détruire des portions recouvrantes. D'autre part, la gracilité et la flexibilité de ces organes jointes au nombre considérable de sporanges qui y sont fixés, expliquent les enchevêtrements inextricables qui peuvent être observés sur les figures 15, 16, 17, 19.

La contre-empreinte de la figure 16 représentée figure 15 montre un plus long fragment (15,6 cm) dont le rachis d'un diamètre de 3 mm porte huit nœuds, qui sont distants de 2 à 2,5 cm. Chacun d'eux porte une paire de pennes bien qu'une seule des deux soit apparente. Ce fait est une conséquence de l'ensevelissement des pennes à des niveaux



FIG. 3. — Vue en plan d'une portion de paire de pennes fertiles, $\times 1$. Reconstitution effectuée au moyen des empreintes et contre-empreintes des spécimens n^{os} : F. 3932, F. 3936, GII. 3950, X. 3944, X. 3946, Z. 3942, Z. 3943 et GII' 3957.

différents en raison de leur écartement respectif et de leur rigidité : démonstration en est donnée par le nœud inférieur de la figure 16 qui représente le quatrième nœud de la figure 15, et dont l'existence de la penne antérieure n'a pu être révélée que grâce au dégagement. La figure 15 est intéressante à d'autres égards ; elle nous instruit des déplacements d'orientation occasionnels que subissent, au cours de l'ensevelissement, les pédicelles du système sporangifère. Les déplacements peuvent être latéraux, mais atteindre aussi la rétroversion complète. Dans ce cas, les pédicelles rejetés par dessus leur penne, reportent la masse des sporanges dans une position qui prête à confusion (fig. 15, nœud 1) et qui d'ailleurs a conduit à une méprise dans le cas du *Rhacophyton condrusorum*, ainsi qu'on le verra plus loin page 19. Ces déplacements sont le résultat du séjour des frondes dans l'eau, dont un faible courant ou simplement le clapotis, est responsable.

Aucune paire de pennes n'a été retrouvée entière. Les plus longs fragments observés mesurent 12 cm et montrent l'insertion alternative de huit à dix organes qui devaient être frères si on en juge par les 2 à 4 mm qui en restent. Quelle était leur nature : pennes de 2^e ordre ou pinnules réduites ? La structure anatomique parle en faveur de pennes (p. 31). Du moins sait-on que les pennes de premier ordre portaient un petit nombre de pinnules, deux seulement sur leur portion inférieure. Elles sont disposées alternativement et possèdent un limbe découpé symétriquement en 16 segments linéaires (fig. 17). En réunissant les vestiges retrouvés sur quelques spécimens, il a été possible de reconstituer leur limbe (fig. 3 du texte).

Elles reproduisent le type de la pinnule insérée en position catadrome à l'aisselle des frondes végétatives, avec toutefois une réduction dans le nombre de segments qui de 32 est tombé à 16 (fig. 1 et 3 du texte).

PORTIONS STÉRILES. — Tout aussi fréquemment que les paires de pennes qui viennent d'être décrites, et souvent associées à elles, se rencontrent des paires de pennes stériles détachées de leur support qui reproduisent un type d'organisation identique. Pour s'en convaincre il suffit de regarder les figures 20 et 21 : empreinte et contre-empreinte du même spécimen. On retrouve le dispositif spécial des deux pennes soudées l'une à l'autre par une complète coalescence de leur base, et s'écartant sous un angle très ouvert, voisin ici de 90°. La penne la plus longue atteint 14,5 cm bien qu'incomplète. Elle supporte 19 pennes de deuxième ordre, disposées alternativement et distantes de 6 à 8 mm. La plupart des pennes de second ordre sont brisées non loin de leur insertion, certaines d'entre elles toutefois, mesurent 29 mm. Elles portent des organes latéraux disposés alternativement

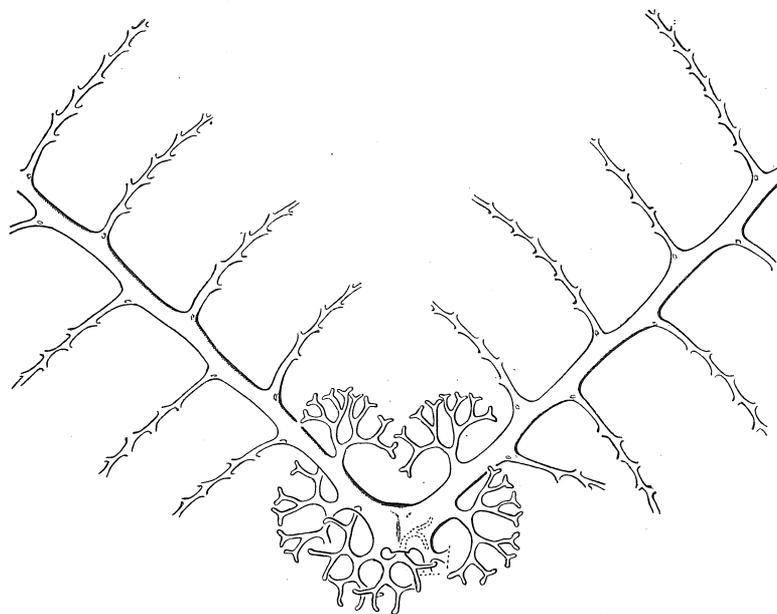


FIG. 4. — Vue en plan d'une portion de paire de pennes stériles, $\times 1$. Pour la clarté du dessin, la pinnule catadrome droite a été sectionnée à la base. Reconstitution effectuée d'après les empreintes et contre-empreintes des spécimens n^{os} X. 3945 et X. 3946.

dont la nature reste inconnue, mais il est permis de supposer qu'il s'agirait de pinnules réduites dans leur dimension et leur segmentation (fig. 4 du texte).

Sur la portion inférieure des pennes de premier ordre sont attachées trois pinnules alternantes dont la plus basale est fixée en position catadrome, exactement à l'emplacement occupé par le système sporangifère sur une paire de pennes fertiles (fig. 21 et 22).

La reconstitution réalisée d'après plusieurs échantillons, révèle pour chaque pinnule une symétrie bilatérale et un limbe divisé en 16 segments (fig. 4 du texte). Une des pinnules partiellement conservée sur le spécimen représenté figure 21 a été complétée.

Il n'est pas rare de rencontrer des fragments de rachis de 3 à 8 cm de long et de 5 à 6 mm de large qui portent une ou plusieurs paires de pennes en connexion ; celles-ci sont fixées latéralement, alternativement, et sont distantes de 15 à 18 mm (fig. 23 et 24).

Si la longueur des rachis portant ces paires de pennes reste ignorée, du moins savons-nous que des axes de ce type s'attachent directement sur la tige, ainsi qu'en témoigne le spécimen reproduit planche II, figure 2, qui montre l'insertion d'un vigoureux rachis sur lequel sont encore visibles quatre bases de paires de pennes.

Si on compare les reconstitutions des deux paires de pennes stériles et fertiles données figures 3 et 4 du texte et les spécimens des planches VI, figures 16 et 17, planche VII, figures 19, 20 et 21, on se rend compte de l'identité des structures en présence. L'organisation générale est la même. La distinction essentielle réside dans l'existence sur l'une d'elles d'un système fructifère en lieu et place d'une pinnule spéciale. On peut encore signaler comme différence de moindre importance, d'abord la présence certaine de pennes de second ordre sur les paires de pennes stériles, tandis qu'elle est douteuse sur les paires de pennes fertiles, ensuite une réduction du diamètre des rachis portant les paires de pennes fertiles.

Mais l'ensemble des caractères ne s'oppose nullement à interpréter les frondes fragmentaires de l'un et l'autre type comme faisant partie d'une même fronde. Dans ce cas, on peut admettre que la fronde fertile était constituée d'une portion inférieure uniquement végétative que prolongeait une portion à caractère mixte fructifère et végétatif. D'autre part, si on additionne les plus grandes longueurs relevées sur les spécimens appartenant aux deux types, on peut attribuer à la fronde fertile une hauteur approximative de 25 cm. Il resterait à savoir si cette portion terminale est simple ou divisée.

E. — Sporangies

L'examen des sporangies est décevant puisqu'il n'apporte aucune information nouvelle. Les sporangies, en effet, ne se distinguent pas apparemment de ceux des *R. condrusorum* et *R. incertum*. Ils sont fusiformes, ne dépassent pas 2 mm de long, et se terminent par un bec sinusoidal. La paroi sporangiale ne présente pas d'épaississement. Ils sont fixés isolément ou par groupe à l'extrémité de pédicelles bifurquées qui, eux-mêmes, proviennent de la division plus ou moins fréquente de courtes ramules disposées le long du bord

interne des organes grêles et courbés qui les portent (fig. 11 planche V, et fig. 3 du texte). Certains sporanges plus petits et plus plats semblent avortés et plus spécialement ceux qui sont en position terminale. Les sporanges sont très abondants, il est impossible d'en fixer le nombre. Des essais de transfert et d'oxydation ont été exécutés à maintes reprises sans parvenir à libérer les spores.

F. — Racines

Très fréquemment sur les plaques de schiste, on rencontre des sections plus ou moins longues et flexueuses de racines adventives. Elles ne se ramifient pas et gardent un diamètre constant de 6 à 7 mm. Il est intéressant de constater que chaque fois que quelques frondes végétatives constituent un ensemble cohérent, on observe la présence de ces racines adventives vigoureuses. Parmi les spécimens figurés, elles sont visibles sur les planche I, planche II, figure 2 et planche V, figure 9. Ces racines s'attachent directement sur la tige entre les bases des frondes (pl. II, fig. 2). Leur extrémité apicale n'a pas été rencontrée. Une petite racine bifurquée (*r*) fixée sur la base légèrement récurrente d'une fronde végétative de premier ordre a été observée sur le spécimen de la figure 2 (*r*).

III. — RECONSTITUTION ET PORT DE LA PLANTE

Si on relie les unes aux autres les données fournies par les différentes empreintes décrites : tiges, frondes végétatives et frondes fructifères, racines, on peut réaliser le port d'une portion de cette plante, dont restent cependant inconnues, les deux extrémités basales et apicales. Le *Rhacophyton zygopteroides* semble avoir joui d'un port de plante dressée, ainsi que le démontre la disposition spirale des frondes végétatives sur la tige. Le grand nombre de celles-ci ainsi que les pesantes frondes fertiles, expliquent l'existence de puissantes racines adventives qui aidaient au maintien de la plante. Il est possible, par ailleurs, que celle-ci s'appuyait également sur les plantes environnantes.

Le tiers inférieur de la tige se différencie nettement des deux tiers supérieurs par l'absence de frondes ainsi que par un dispositif qui, bien qu'incomplètement conservé, fait supposer l'existence d'une portion basale subdivisée fixant solidement la plante au sol (fig. 4, pl. 3).

Les frondes fertiles participent à donner à cette fougère un aspect particulier en raison de leur robustesse et de leur organisation. L'ignorance du nombre de frondes fertiles que portait la plante, laisse subsister une regrettable lacune quant à la représentation de son port. En effet, si on envisage le cas où la tige supportait plusieurs frondes fertiles, on peut se demander comment ces dernières étaient disposées : étaient-elles localisées sur la portion terminale de la tige seulement où elles s'étageaient, et dans ce cas de quelle manière et avec quelle fréquence? ou encore, la tige continuait-elle sa croissance ascendante

en répétant le dispositif observé sur le spécimen reproduit planche II, c'est-à-dire portait-elle successivement une fronde fertile intercalée entre des portions de tiges garnies de frondes végétatives?

De plus, comment se terminait une fronde fertile? Était-elle simple ou ramifiée? Les diamètres relevés sur les portions inférieures et supérieures des rachis sont de 7 et de 3 mm. Ces dimensions peuvent aussi bien s'expliquer par la réduction progressive du rachis vers l'extrémité distale, que par une bifurcation de la fronde. Jusqu'ici, il est vrai, aucun échantillon fructifié n'a révélé de subdivision, mais, par ailleurs, aucun d'eux n'est complet.

Le trait le plus saillant de la morphologie qui vient d'être décrite est sans contredit, le port de quatre files de rachis, émis par paire, alternativement à droite et à gauche, avec coalescence de la base des deux rachis d'une même paire. Ce caractère permet de considérer la plante comme appartenant aux *Zygopteroideae* chez lesquelles cette disposition des pennes de premier ordre est générale. Par ailleurs, les caractères anatomiques du *Rhacophyton zygopteroides* qui seront exposés au cours de la seconde partie de cette étude confirment cette attribution. C'est ce qui motive l'appellation spécifique donnée à cette plante.

Une reconstitution semi-schématique de *R. zygopteroides* a été exécutée et est reproduite planche XII. Elle représente l'état actuel de nos connaissances et de nos incertitudes. Afin d'éviter une surcharge nuisible à la compréhension du plan général d'organisation de la plante, les pennes végétatives ont été sectionnées à leur base et les ramifications du dispositif fructifère quelque peu réduites. C'est pourquoi il est apparu souhaitable de joindre une reconstitution à même échelle d'une penne végétative garnie de ses pinnules, ainsi qu'un détail du système sporangifère.

IV. — COMPARAISONS

I. *Rhacophyton condrusorum* Crepin. — Jusqu'ici le genre *Rhacophyton* réunit trois espèces, dont la mieux connue est le *Rhacophyton condrusorum* Crepin. Elle est basée sur des empreintes nombreuses de frondes stériles et fertiles du Dévonien supérieur de Belgique. Toutefois aucune connexion n'existant entre les différents organes, le port de la plante reste imprécis. Chez cette espèce, les frondes végétatives sont de grandes dimensions, certaines d'entre elles atteignent 35,5 cm de haut (spécimen n° 7703 du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique) bien que privées de base et de sommet. Les frondes dont la largeur est proche de 60 cm (F. Stockmans, 1948, p. 44) portent des pennes alternativement disposées. Les pinnules apparaissent profondément découpées en segments linéaires à la manière des pinnules normales du *R. zygopteroides*; toutefois, leur type n'est pas établi. Bien que non mentionnée jusqu'ici, la pinnule catadrome à symétrie bilatérale existe à l'aisselle de chaque penne. Elle est parfaitement reconnaissable,

bien qu'incomplète, sur le spécimen figuré par Gilkinet (1922, pl. I, fig. 1). Par contre, la présence de racines adventives en connexion ou en association avec les restes du *R. condrusorum*, n'a pas été signalée. L'observation des frondes fertiles démontre l'existence de pennes primaires insérées par paires coalescentes et distiques, mais n'a pas, à ma connaissance, été remarquée jusqu'ici. F. Stockmans (1948) n'en fait pas mention dans la diagnose du genre page 41, ni dans celle de l'espèce page 44. Il porte toute son attention sur le système sporangifère.

Si, par contre, on retourne à l'étude de Gilkinet (1922), on lit dans différents paragraphes de la page 7, paragraphe 3^o : « Je dois encore ajouter que les rachis fructifères » peuvent en même temps donner naissance à des pennes stériles ; seulement, celles-ci » paraissent moins développées que sur les frondes stériles. Plusieurs de ces pennes sont » visibles sur les figures 11, 14, 16, 17, 18 ; toutes ne s'attachent pas directement au » rachis : mais leur disposition ne laisse aucun doute sur leur origine ».

Paragraphe 4. — « On peut comparer (fig. 20, à la partie supérieure) l'empreinte d'un » pétiole fructifère avec celle que laissent les *deux branches stériles situées immédiatement* » *au-dessus* ⁽¹⁾. La branche supérieure malgré sa direction apparente est une *branche* » *stérile et non pas le pédicelle de la fructification qui semble lui faire suite*. Le rachis » principal semble avoir été brisé au niveau de la bifurcation ». Voir notre planche VI, figure 18 où le spécimen est reproduit.

Paragraphe 5. — A propos d'un grand spécimen fertile représenté figure 17 et 17bis planche IV de son mémoire, l'auteur écrit : « On verra notamment à la base de l'échantillon » une branche fructifère désarticulée et rejetée de l'autre côté, en travers du rachis. *De* » *l'endroit d'insertion part également une branche stérile que l'on voit sur quelques centimètres* » *de longueur* ».

Il ressort du texte de Gilkinet que l'auteur avait reconnu sur la fronde fertile la présence de pennes bifurquées en connexion avec ce qu'il appelle « pétiole fructifère » ; mais là s'arrêtent ses observations dont il ne tire pas de déduction.

Si nous reprenons l'examen de l'empreinte reproduite figure 18 à la lumière des enseignements fournis par les spécimens du *R. zygopteroides*, sa lecture se révèle des plus instructives. Cet échantillon est conservé au Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique sous le n^o 7957. Il représente un court fragment de fronde fertile portant deux nœuds. Le nœud supérieur reproduit une organisation identique à celle que donnent nos figures 16, 17 et 19, et figure 3 du texte. On est en présence de deux pennes dressées s'écartant sous un angle ouvert, largement coalescentes à leur base, et portant sous elles, symétriquement disposé par rapport à l'axe de la fronde, un « pétiole fructifère ». Le « pétiole » qui se situe à gauche de l'axe, apparaît nettement sur une courte distance puis s'enfonce sous le sédiment. Il suffirait de le dégager de la pellicule de sédiment qui le

(1) « Au-dessous » dans le texte, mais il s'agit d'une faute du typographe, ainsi que le démontre la figure à laquelle renvoie Gilkinet, et la suite de son propre texte.

recouvre sur moins d'un centimètre de longueur, pour mettre en évidence sa continuité organique avec les premières dichotomies visibles qui apparaissent dans son prolongement direct et qui supportent un amas enchevêtré de sporanges. Le « pétiole » situé à droite est déplacé latéralement ; là aussi, un dégagement exécuté sur une faible longueur établirait la connexion avec la masse de sporanges situés en regard.

Le spécimen n° 12.544 des collections du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique est intéressant à plusieurs égards ; il est reproduit figure 10. Il consiste en un fragment de fronde fertile de 15 centimètres de long portant six nœuds. Aux nœuds 1, 3 et 5, l'axe passe par-dessous les pennes tandis qu'il recouvre les nœuds 2, 4 et 6.

Les paires de pennes recouvrantes sont brisées net au niveau des bases coalescentes et forment une petite écaille sous laquelle passe l'axe de la fronde. Cette petite plaque, reliquat des bases unies, témoigne de son individualité vis-à-vis du rachis sous-jacent, du fait du dépôt d'une mince pellicule de sédiment entre eux. Des dégagements opérés sur cet échantillon ont mis à jour, au niveau du quatrième nœud, la base des deux pennes passant sous le rachis ; tandis que sur le nœud 5, ils permettaient de différencier la penne (P.I.) de son pédicelle fructifère (pe.), engagé sous elle et rejeté en arrière.

Des constatations du même genre peuvent être faites sur le spécimen représenté par M. F. Stockmans (1948, pl. II, fig. 5). L'échantillon montre deux nœuds sur lesquels l'axe de la fronde se situe différemment : il passe au-dessus du nœud inférieur, tandis qu'il est recouvert au nœud suivant par une étroite lame représentant le reliquat de la paire de pennes brisées.

Cet état de conservation fréquemment observé sur les spécimens du *R. condrusorum* s'explique, je crois, de la manière suivante. Lors de leur dépôt dans la vase, les frondes fertiles étaient orientées de telle manière que toutes les paires de pennes fixées d'un même côté étaient en voie d'enlèvement, alors que celles qui se situaient sur le côté diamétralement opposé, demeuraient encore dégagées. Il s'en suivit, au cours de l'ensevelissement, un décalage de niveau suffisant pour déterminer après la fossilisation et le métamorphisme du schiste, une propension de celui-ci à se refendre lors du débitage, le long de l'axe du rachis, et à déterminer la brisure de toutes les pennes situées d'un même côté. Celles-ci, conservées sur l'empreinte ou la contre-empreinte, auraient été infailliblement retrouvées si les deux plaques de schiste avaient été récoltées. Il faut ici regretter que les paléobotanistes qui opérèrent les récoltes il y a quelques 75 et 28 ans, aient négligé, souvent, d'emporter les empreintes complémentaires.

Le spécimen représenté figure 10 explique clairement l'erreur d'interprétation à laquelle le déplacement accidentel des systèmes sporangifères a donné lieu chez le *R. condrusorum*. Sur cet échantillon ainsi que sur beaucoup d'autres, ils apparaissent orientés obliquement en avant, donc dressés, et fixés directement sur le rachis. Cette disposition est le résultat du séjour de la fronde dans une eau à faible courant, qui a imposé sa direction à ces organes flexibles et légers. La position normale du système sporangifère est abaxiale et catadrome. La figure 20, planche IV de Gilkinet (1922) reproduite

planche VI, figure 18 de ce travail, en témoigne ainsi que de nombreux spécimens de *Rhacophyton zygoteroides* (fig. 16, 17 et 19). Chaque fois que les systèmes fructifères n'ont pas été déplacés lors de l'ensevelissement, ils pendent symétriquement sous chaque paire (fig. 3 du texte). D'autre part, le fait qu'ils sont rencontrés en connexion avec les paires de pennes détachées du rachis, démontre qu'ils ne sont pas fixés sur celui-ci (fig. 17 et 19). De plus, leur insertion à la base des pennes, ainsi que leur mode de division les apparente aux pinnules catadromes, et leur confère une nature de pinnules transformées plutôt que de pennes modifiées.

De cet exposé on peut déduire que les deux espèces *R. condrusorum* et *R. zygoteroides* présentent des frondes végétatives et des frondes fertiles bâties sur les mêmes plans. Dans ce cas, on peut se demander s'il y a lieu de les distinguer spécifiquement. Les caractères différentiels des deux espèces dressés en un tableau feront apparaître les arguments en faveur de leur séparation.

	<i>R. zygoteroides</i>	<i>R. condrusorum</i>
Hauteur des frondes	22 cm au moins	35,5 cm
Longueur des pennes de 1 ^{er} ordre	5,6 cm	30 cm (Stockmans, 1948, p. 43)
Largeur des frondes	12 cm	60 cm (Stockmans, 1948, p. 44)
Fronde végétative	bipennée	tripennée (Stockmans, 1948, p. 44)
Disposition des frondes	spirales	?
Pinnules de deux types	1) à 16 segments linéaires 2) à symétrie bilatérale et position catadrome	1) à segments linéaires 2) à symétrie bilatérale et position catadrome
Fronde fertile	Composée de sections stérile et fertile	?
Hauteur approximative de la section fertile	15 cm	28,5 cm
Nœuds distants de	1,8 à 2 cm	3,5 cm
Pennes à base coalescente insérées par paires alternes et portant deux systèmes sporangifères qui pendent symétriquement	idem	idem

Comme on le voit ci-dessus, les différences essentielles résident dans des dimensions nettement plus grandes des divers membres chez le *R. condrusorum* ainsi que dans le degré de division de la fronde « au moins tripennée » (F. Stockmans, 1948, p. 44). Bien que le port de cette fougère reste inconnu, il semble que la plante était vigoureuse, et de plus grande taille que celle du *R. zygoteroides*. Sans doute aussi était-elle dressée et se maintenait-elle sans l'aide de racines adventives.

De l'étude comparative des deux espèces, il ressort que le port des pennes insérées par paires alternes distiques sur la fronde fertile, est un caractère générique. Or ce type d'organisation, on le retrouve chez une espèce d'un autre genre, le *Cephalopteris mirabilis* Nathorst.

2. *Cephalopteris mirabilis* Nathorst. — Cette plante provient du Dévonien supérieur de l'Ile aux Ours ; elle a été maintes fois comparée au *R. condrusorum* Crépin. Pour Gilkinet (1922, pp. 7 et 8), l'analogie des deux plantes est telle qu'il les identifierait volontiers. Toutefois, les arguments qu'il fait valoir en faveur de sa thèse sont faibles ou erronés. Il écrit page 8 : « On trouvera dans mes figures toutes les transitions entre la forme pelotonnée du *Cephalotheca* ⁽¹⁾ et les fructifications à pédicelle apparent ». Nathorst (1902, p. 16) est d'une opinion différente ; il reconnaît des analogies de structure entre les frondes stériles des deux plantes, mais aussi des différences importantes entre leurs frondes fertiles. Il dit, page 16 : « Die sterilen Blätter des belgischen Pflanzen sind der unsrigen recht ähnlich, die Spindel ist gekielt, die Fiedern erster Ordnung alternieren und die Fiedern letzter Ordnung haben eine minimale Blattspreite. Bei dem fertilen Exemplare, oder wenigstens bei dem einzigen davon abgebildeten, sind ausserdem die Fiedern gegenständig. Damit endet aber die Uebereinstimmung, die Fiedern sind nicht mit einander verwachsen, und die Sporangien werden nicht an der Basis derselben, sondern an den Verzweigungen ihrer Spitzen getragen. Dessenungeachtet dürfte eine Verwandtschaft mit *Cephalotheca* nicht unwahrscheinlich sein ».

Les raisons qui amenèrent Nathorst en 1902 à distinguer le *Cephalopteris* du *Rhacophyton* n'existent plus aujourd'hui. Un regard donné aux figures 25, 26, 27, 28, 30, planche I de Nathorst (1902) fait apparaître l'identité des structures entre le *Cephalopteris mirabilis*, le *R. condrusorum* (fig. 18) et le *R. zygopteroides*, figures 16, 17 et 19.

Il restait à comprendre l'organisation du système sporangifère : c'est ce que permit le dégagement de spécimens se trouvant à Stockholm et au Geological Survey de Londres.

En réalité, le paquet de sporanges fixés sous chaque penne n'est pas aussi compact qu'il paraît l'être, il consiste en un petit axe nu de 5 mm de long qui se divise en une dichotomie très ouverte qui a pour effet de séparer en deux portions distinctes la masse des sporanges (fig. 12 et 13, pl. V). Chacun des bras issus de cette première bifurcation donne coup sur coup deux ou trois courtes ramifications irrégulièrement dichotome ne dépassant pas 1 à 2 mm de longueur, qui, elles-mêmes, se terminent par de fins ramuscules plusieurs fois divisés qui portent les sporanges (fig. 14). Le système dichotomique ramassé sur lui-même maintient la cohésion des sporanges entassés les uns sur les autres et est recouvert par eux. Toutefois, à la suite d'une décomposition organique naturelle, il peut être partiellement mis en évidence (Nathorst, 1902, pl. I, fig. 34 et 35).

Le spécimen figuré par Nathorst, planche I, figure 35 est reproduit grossi deux fois sur la figure 14 de ce travail. Le dégagement auquel il a été soumis a permis de préciser le détail de la ramification. Détaché de son support et flotté le système sporangifère a subi quelque dommage, et plusieurs ramifications sont brisées, tandis que les deux masses sporangifères sont partiellement rétroversées. Afin de faciliter la comparaison entre la

(1) Nathorst en 1910, p. 278, transforma en *Cephalopteris* le nom générique de *Cephalotheca* qui antérieurement avait été attribué à un genre de champignon.

représentation de Nathorst et celle de ce travail, le spécimen est maintenu dans la même orientation, bien que logiquement il devrait subir une rotation de 180°.

Il n'est pas douteux que le système sporangifère du *Cephalopteris mirabilis* reproduit le même type d'organisation que celui des *R. zygopteroides*. A cet effet, le spécimen du Geological Survey de Londres (n° 6527, fig. 12-13) est démonstratif. La portion droite de l'échantillon, initialement recouverte de schiste, a été dégagée, faisant apparaître la seconde penne, le pédicelle du système fructifère et ses deux premières dichotomies ainsi que les deux masses sporangifères distinctes. Cette subdivision en deux amas jointifs de sporanges est présumé d'ailleurs sur la figure 26 de Nathorst (1902, pl. I), et plus apparente encore sur le spécimen lui-même. Elle est également indiquée sur deux systèmes fructifères détachés, mais non figurés par Nathorst, qui se trouvent auprès de l'échantillon que l'auteur représente figure 28, planche I.

Par ailleurs Nathorst (1902) relate page 15 une observation fort intéressante : « Es » sei aber zuerst die aufmerksamkeit darauch gerichete, dass das Exemplar fig. 24 zu » beweisen scheint, dass der Wedel im unteren Teil steril im oberen dagegen fertil sein » kaun ». Il s'en suivrait que la fronde fertile du *Cephalopteris mirabilis* comprendrait une portion inférieure stérile prolongée par une portion fertile, ainsi que cela existe chez *R. zygopteroides*. L'échantillon auquel Nathorst se réfère est le prolongement du spécimen représenté figure 23, planche I qui, d'ailleurs, se trouve sur l'autre face de la grande dalle de schiste dont il traverse l'épaisseur. L'échantillon complet atteint une longueur de 22,5 cm.

De cet exposé il ressort que les genres *Cephalopteris* et *Rhacophyton* possèdent des frondes fertiles baties sur le même plan de structure, et de plus semblent être composées d'une portion inférieure stérile suivie d'une portion supérieure fertile.

Au sujet des pinnules, Nathorst décrit et représente quelques spécimens. Bien qu'il déclare dans son texte page 15 qu'il ne les a point trouvées fixées sur les penne, il les attribue au *Cephalopteris mirabilis*. « Es ist jedoch ausdrücklich zu bemerken dass ich diese » mutmasslichen Segmente letzter Ordnung nicht in Verbindung mit den Fiedern » beobachtet habe, sie kommen aber in solcher Weise vor, dass ich an der Zusammen- » gehörigkeit beider kaum zweifeln kann ».

L'examen des pinnules toutes incomplètes d'ailleurs montre une certaine ressemblance avec celles du *R. zygopteroides* (Nathorst, 1902, pl. I, fig. 20). La pinnule est constituée de segments linéaires, se divisant par dichotomies et recourbés à l'extrémité, mais la longueur des segments est réduite, la disposition alterne plus accentuée, ce qui donne à l'ensemble du limbe un aspect plus linéaire. D'autre part, s'il existe sur les penne fertiles des traces d'insertion alternativement disposées d'organes délicats dont certains parfois se prolongent jusqu'à une amorce de bifurcation, aucune certitude n'existe quant à leur nature de pinnule. Il est admissible qu'il en soit ainsi, mais la preuve reste à faire, comme d'ailleurs chez le *R. zygopteroides*.

Les caractères distinctifs du *Cephalopteris mirabilis* sont les suivants : 1) système dichotomique sporangifère à très courtes divisions, déterminant un faux aspect de masse

compacte ; 2) sporanges plus courts, pointus, mais dépourvus de bec sinusoidal ; 3) disposition plus embrassante des paires de pennes (Nathorst, 1902, pl. I, fig. 32, 33, 27).

Il apparaît que ces caractères différentiels ne dépassent pas une valeur spécifique, c'est pourquoi je crois pouvoir inclure le *Cephalopteris mirabilis* dans le genre *Rhacophyton*. Celui-ci créé en 1875 par Crépin jouit de la priorité, ce qui motive la nouvelle appellation : *Rhacophyton mirabilis* (Nathorst) S. Leclercq.

3. *Rhacophyton incertum* (Dawson) R. Kräusel et H. Weyland. — Cette espèce a été établie par MM. R. Kräusel et H. Weyland (1941, pp. 31 à 38) pour des spécimens provenant d'Elkins dans la Virginie Occidentale, et antérieurement décrit par J. W. Dawson (1862) sous le nom de *Cyclopteris incerta*. Les échantillons se présentent dans un état de fragmentation extrême, qui, s'ils permettent de reconnaître le genre, ne peuvent prétendre à caractériser une espèce d'une valeur rigoureuse. C'est pourquoi je la maintiens distincte, m'écartant en cela du point de vue de mes collègues allemands qui l'identifient au *R. condrusorum* et proposent la dénomination spécifique donnée par Dawson en 1862. Ce faisant je rejoins la thèse de mon collègue F. Stockmans (1948, p. 44) qui s'explique dans les termes suivants : « En 1941, R. Kräusel et H. Weyland relatant leur étude de spécimens » américains ont cru devoir rapporter la plante parfaitement décrite par F. Crepin, et » connue de tous, sous le nom de *R. condrusorum* à quelques sporanges isolés du Dévonien » supérieur américain que J. W. Dawson (1862, pl. CCCXX, pl. XVI, fig. 44) avait » appelé *Cyclopteris incertum* ⁽¹⁾. Je ne crois pas devoir accepter cette façon de voir, me » ralliant en cela à ce qui a été décidé pour les plantes du Houiller, le type de Dawson » étant resté absolument méconnaissable jusqu'ici ».

A mon sens, d'autres considérations parlent en faveur de la distinction des deux formes. Si le *R. condrusorum* a été créé d'après un matériel d'une qualité incomparablement supérieur à celui du *R. incertum* et permet seul des comparaisons étendues quant à sa morphologie, on ignore tout encore de son anatomie et de son port. Par ailleurs, si le *R. incertum* n'apprend rien sur l'architecture générale des frondes végétatives et des frondes fertiles, il a cependant montré de la structure interne dans trois fragments d'axe. Mais, d'autre part, cette structure est différente de celle du *R. zygopteroides* ainsi que nous le verrons bientôt. Dans ces conditions, il apparaît raisonnable de maintenir distinctes les espèces.

4. *Rhacophyton gracilis* (Schmalhausen) R. Kräusel et H. Weyland. — MM. R. Kräusel et H. Weyland (1941, pp. 34, 35, 38) mentionnent encore une espèce : le *R. gracilis* qui réunirait, selon eux, le *Dimeripteris gracilis* et le *Sphenopteris lebedewi*, créés par Schmalhausen (1894, pp. 30 à 33) pour des spécimens du Dévonien supérieur du Donetz. N'ayant pas examiné les échantillons, je ne puis que me référer aux figures publiées par Schmalhausen (1894, pl. II, fig. 23-25).

(1) « *Cyclopteris incertum* » dans le texte de l'auteur.

Les spécimens du *Dimeripteris gracilis* consistent en de très courts fragments d'axes grêles et nus à division sympodique dont les rameaux latéraux se dichotomisent une ou deux fois et portent à chacune des extrémités un ou deux sporanges (1894, pl. II, fig. 24 et 25). Ce type d'organisation s'éloigne très fort de celui des systèmes sporangifères du genre *Rhacophyton*, et ne témoigne nullement d'une parenté avec lui. D'autre part, les représentations du *Sphenopteris lebedewi* (pl. I, fig. 12 a, b, c, d, e, et pl. II, fig. 26), reproduisent des pinnules isolées, partiellement conservées dont l'attribution à la même plante ne paraît pas évidente, sur la foi des seuls dessins publiés. Elles ne peuvent en outre être utilement comparées aux pinnules du genre *Rhacophyton* dont le type normal n'est bien défini que sur le *R. zygoteroides*. En conséquence il m'apparaît raisonnable de ne pas s'attarder à l'espèce *R. gracilis* jusqu'à plus ample enrichissement de nos connaissances en ce qui la concerne.

L'examen comparatif qui précède démontre que l'étude morphologique du *Rhacophyton zygoteroides* a permis de préciser l'architecture de la fronde fertile du *Rhacophyton condrusorum* ainsi que le type des pinnules normales et catadromes. Elle a en outre ramené au sein du genre le *Rhacophyton mirabile*, dont les affinités étaient discutées, puisque certains auteurs étaient enclins à le relier aux *Pteridospermées* (A. C. Seward, 1910, p. 537, et R. Zeiller, 1909, p. 20) tandis que d'autres (Hirmer, 1927, p. 516) lui ayant reconnu une ramification de *Zygoteroideae* l'avait placé parmi les *Etapteridaceae*.

A l'heure actuelle, le genre *Rhacophyton* comprend quatre espèces dont trois sont basées sur un matériel parfaitement démonstratif; ce sont : *R. condrusorum* F. Crépin, *R. mirabile* (Nathorst) S. Leclercq, *R. zygoteroides* S. Leclercq. La quatrième espèce le *R. incertum* R. Kräusel et H. Weyland, intéressante par sa situation géographique (U. S. A.) n'est établie malheureusement que sur des spécimens très fragmentés. Peut-être déterminera-t-elle dans l'avenir un changement de dénomination spécifique du *R. condrusorum* en vertu de la loi de priorité. Mais il faudrait alors que des récoltes ultérieures et de bonne qualité prouvent leur identité d'abord avec les spécimens décrits en 1862 par Dawson puis avec ceux de Crépin (1895).

V. — DIAGNOSE DU GENRE

— Fronde végétative supportant des pennes alternantes garnies de petites pinnules également alternes divisées plus ou moins profondément en segments linéaires et légèrement recourbés à leur extrémité.

— Fronde fertile constituée de paires de pennes alternes et distiques, à base coalescente. Chaque paire de pennes fertiles porte fixés en position catadrome, deux organes sporangifères symétriquement disposés, constitués d'un pédicelle ramifié plusieurs fois par dichotomie et dont les dernières subdivisions portent les sporanges.

Ces sporanges sont très nombreux, fusiformes et ne dépassent pas 2 mm de longueur. Ils ne présentent pas d'épaississement en anneau.

DEUXIÈME PARTIE

I. — ÉTUDE ANATOMIQUE

Une imprégnation d'hydroxide de fer a fixé de façon fort inégale la structure du système ligneux sur de nombreux spécimens. Par contre, les tissus corticaux sont détruits. Leur destruction a occasionné des déformations et des déplacements des faisceaux dont il faut tenir compte au cours des observations. En conséquence, la lecture des structures anatomiques est parfois difficile.

L'hydroxide de fer est transparent à l'état pur, mais, dans le cas qui nous occupe, il est rendu opaque par la présence de résidus organiques. De ce fait, l'étude des spécimens en section polie et par réflexion s'imposait. Dès lors, un durcissement préalable des échantillons fut opéré suivi d'une inclusion dans une matière support, en vue des opérations de polissage. Le choix du plastique transparent comme matière enrobante a été guidé par les considérations suivantes : facilité de l'évaluation du moindre déplacement du spécimen au cours de l'inclusion et repérage précis de l'orientation des surfaces à polir. Le détail des deux techniques utilisées a été publié (Leclercq et Discry, 1950) dans une note antérieure, je ne la reprendrai donc pas ici.

Les données exposées ci-après sont le fruit d'observations faites sur une centaine de sections opérées à travers la tige, les rachis primaires des frondes végétatives et des frondes fertiles ainsi que les pennes respectives.

A. — Tige

Quatre prélèvements ont été faits sur des portions de tiges. Deux d'entre eux proviennent d'un spécimen représenté planche III, figure 4 aux niveaux indiqués par les chiffres : 42 et 69. La tige est traversée par une stèle de 3,5 mm de diamètre constituée de deux tissus : une zone centrale entourée de bois. Le tissu interne (fig. 25, 26 et 27) souvent mal conservé est constitué d'éléments parenchymateux à parois minces dont il n'est pas possible de décider s'il comprenait ou non des trachéïdes. Ce tissu ne présente pas un contour circulaire, il épouse les renflements de la zone externe sans s'y introduire profondément.

La zone extérieure, mieux conservée, comprend cinq rangées de trachéïdes scalariformes, dont les plus larges sont intérieures et mesurent 75μ de diamètre. Le contour

est irrégulier, et présente des projections inégalement développées qui sont en rapport avec le mode d'émission des traces foliaires.

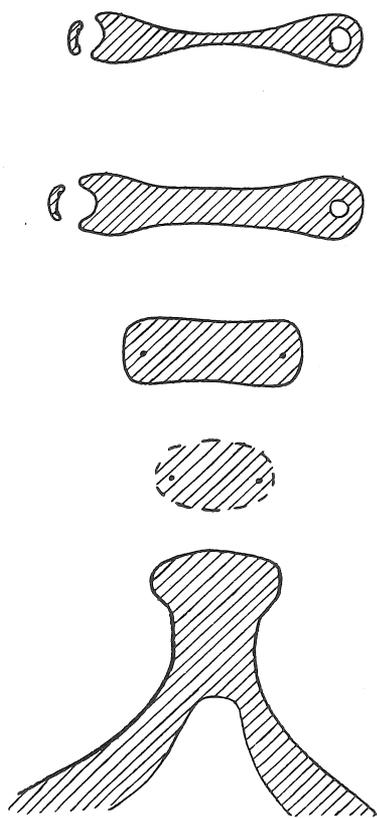


FIG. 5.

Diagramme représentant le mode d'émission d'une trace foliaire de la fronde végétative depuis un « bras » de la stèle jusqu'à un niveau élevé de la fronde. Le stade exécuté en traits interrompus est quelque peu hypothétique.

Si on examine les sections représentées figures 25, 26 et 27, on remarque, sur la figure 25, la présence de trois protubérances. La médiane qui est la moins développée est en contact direct avec le tissu interne, tandis que les deux latérales font davantage saillie. Celle de droite est sur le point de se libérer de la stèle ; elle est sectionnée obliquement.

La figure 26 montre une section transversale assez complète de la stèle. Une trace foliaire la quitte et de ce fait est recoupée également obliquement (fig. 28).

La figure 27 reproduit une phase plus avancée encore de l'émission du faisceau foliaire qui est complètement libéré de la stèle mais partiellement écornée. On remarque que la zone interne de la stèle est à nu en regard de cette pièce sortante. Est-ce là le résultat d'un état de conservation défectueux ou l'indication que la zone externe a participé à l'émission, sur toute son épaisseur ? La même figure montre encore deux traces foliaires en formation.

A la lumière des données fournies par les stipes mieux conservés des *Zygopteroideae* du Carbonifère, on reconnaît dans cette structure altérée par la compression et la minéralisation une stèle à tendance étoilée. Le nombre exact des « bras » qu'elle comporte n'est pas connu, mais il semble voisin de cinq, ainsi que le laissent supposer les sections

figures 25 et 27 qui, chacune, représente plus d'une moitié de la stèle et possède trois stades d'émission bien visibles. Les « bras » sont inégalement développés et il apparaît que les plus longs sont en rapport avec l'émission imminente d'une trace foliaire à un niveau supérieur. Ce type de stèle correspond à ce que faisait prévoir la tige conservée à l'état d'empreinte et qui, rappelons-le, porte des frondes disposées en spirale serrée (pl. I et pl. II).

B. — Frondes Végétatives

Les différentes phases d'émission d'une pièce sortante destinée au rachis primaire, aux pennes et aux pinnules ont pu être reconstituées en dépit de certains stades manquants.

RACHIS PRIMAIRE. — Les traces foliaires formées au dépens des « bras » de la stèle sont épaisses ainsi qu'on vient de le voir, mais leur forme reste imprécise en raison de l'obliquité des sections qui les recourent (fig. 28).

Le stade ultérieur se situe à un niveau assez proche de la tige, c'est-à-dire à cinq millimètres au-dessus du point d'attache de la fronde (pl. II, fig. 2, trait 62). La trace foliaire est massive, rectangulaire et tronquée aux deux extrémités. Elle mesure 1,5 mm de longueur et conserve une largeur voisine de 0,58 mm. L'extrémité gauche révèle l'existence d'un pointement de protoxylème vers lequel convergent les éléments voisins. Il est permis de supposer que sur l'autre extrémité endommagée se trouvait symétriquement un second protoxylème (fig. 30). La trace foliaire présente deux plans de symétrie.

Approximativement à 45 mm plus haut, la trace foliaire présente des modifications appréciables, elle acquiert une forme clepsydroïde avec renflements latéraux et amincissement de la portion médiane. Le faisceau mesure 2,4 mm de longueur et 0,43 mm d'épaisseur dans la région médiane. Il présente une disposition des trachéïdes en files radiales plus apparente sur la face antérieure qui est la moins écrasée. Les trachéïdes sont scalariformes et le diamètre moyen des plus grosses est de 40 μ . Les deux renflements sont inégalement développés et à des stades différents. Celui de gauche montre une boucle périphérique circulaire se refermant du côté extérieur par une rangée de petites trachéïdes (fig. 31). Celui de droite montre mal la boucle périphérique. En regard se trouve une pièce sortante qui représente le faisceau de la penne. Ce faisceau consiste en une étroite lame ligneuse décrivant un arc ouvert à concavité tournée vers la pièce mère (fig. 31). Il est légèrement déplacé.

À 95 mm du point d'attache de la fronde (pl. IX, fig. 32, trait 19a, fig. 1, pl. I), la forme clepsydroïde est plus apparente. Amincie dans sa portion centrale qui mesure 0,26 mm seulement, les renflements sont devenus plus nets mais la longueur du faisceau est tombée à 1,8 mm. Une faible courbure adaxiale se dessine dont il est difficile de déterminer si elle est le résultat d'un processus de fossilisation ou l'expression d'une structure propre au faisceau.

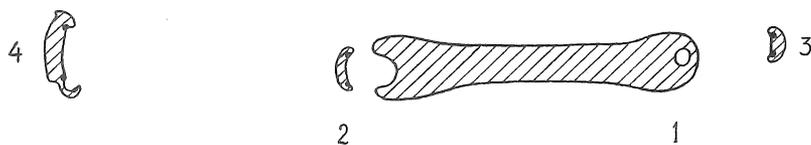


FIG. 6. — Section transversale du rachis primaire d'une fronde végétative.
Schéma du mode de formation des traces foliaires. 1, 2, 3, 4. Emissions successives destinées aux penne primaires.
4. Emissions destinées aux pinnules.

Si on récapitule les modifications successives par lesquelles passe un faisceau de fronde végétative depuis la base jusqu'aux environs de 10 cm de hauteur de fronde, il apparaît que la forme première massive et plus ou moins rectangulaire avec deux protoxylèmes, évolue, progressivement. Cette évolution s'effectue vers le type clepsydre avec boucles périphériques circulaires, s'ouvrant au moment de l'émission du faisceau destiné à une penne. C'est ce que résume le dessin schématique de la figure 5 du texte.

Il n'a pas été possible de prélever à des niveaux supérieurs sur les frondes les plus grandes, du matériel favorable à des inclusions. On sait que les plus longues frondes végétatives atteignent 22 cm. Cependant, certains fragments isolés qui, en raison de leurs proportions, paraissent appartenir à des portions terminales, ont montré des faisceaux foliaires en forme de clepsydre fortement amincie, dont la région centrale ne compte plus que deux ou trois rangées de trachéïdes en épaisseur (fig. 33).

C. — Pennes et Pinnules

Il est possible de reconstituer le mode de formation de la trace foliaire de la penne à l'aide des stades déjà observés dans les rachis primaires (fig. 31, 32, 33), et de ceux qui proviennent de la penne elle-même. Dans les premiers stades, la boucle périphérique est fermée extérieurement par un petit nombre de trachéïdes. Elle a une forme circulaire qui graduellement s'élargit en même temps que s'accroît le nombre des éléments qui la bordent extérieurement et qui constituent la trace foliaire de la penne (fig. 33). Bientôt, elle se libère, laissant la boucle périphérique ouverte pour un temps (fig. 32, 33). A ce stade, la pièce sortante est représentée par un mince arc ligneux à concavité orientée vers la pièce mère. Elle est formée de deux ou trois rangées de petites trachéïdes (fig. 33) et possède un protoxylème à chacune de ses extrémités sur la face adaxiale.

En s'éloignant du faisceau mère, la pièce sortante accentue sa courbure et momentanément condense ses éléments en une petite masse bombée postérieurement (fig. 33).

Une série de cinq sections successives, prélevées sur le rachis d'une penne, a permis d'établir la forme de la trace foliaire et de saisir son activité ininterrompue en raison des émissions destinées aux pinnules (fig. 36, 37).

A l'intérieur de la penne, le faisceau est constitué d'une petite lame ligneuse presque linéaire de 0,3 mm de longueur, composée de deux à trois rangées de trachéïdes dont les plus grandes ont un diamètre de 40 μ . Sur la face antérieure se trouvent deux protoxylèmes. La structure représentée fig. 37 montre deux états différents de l'émission d'une trace foliaire destinée à une pinnule. L'une d'elles est en préparation. L'extrémité du faisceau de la penne est en voie d'épaississement par la prolifération des éléments qui lui sont destinés. L'autre a la forme d'un petit arc à concavité tournée vers la pièce mère à laquelle elle reste attachée par deux trachéïdes : son émission est imminente. Elle possède un pointement de protoxylème nettement visible dont la position n'est ni latérale ni médiane, ce qui laisse subsister un doute quant à l'existence d'un second pointement.

Lorsque le faisceau de la pinnule est libéré, il se condense en une masse dont la forme est imprécise vu sa petitesse et l'obliquité des sections qui la recourent. La fig. 6 du texte schématise le processus qui vient d'être décrit.

D. — Fronde Fertile

Le mode d'émission du faisceau de la fronde fertile à partir de la tige est inconnu. Toutefois, l'analogie de structure qui existe entre le faisceau de la fronde végétative, qui vient d'être décrit, et celui de la fronde fertile, porte à croire que la trace de l'une et de l'autre s'édifie au dépens de la stèle suivant un processus similaire.

Les traces foliaires des deux portions stérile et fertile se ressemblent plus qu'elles ne se différencient ; c'est pourquoi, en vue d'éviter des répétitions fastidieuses, leur description fera l'objet d'un même exposé.

Des prélèvements ont été faits sur l'empreinte reproduite figure 15. Leur examen a confirmé celui d'autres inclusions qui proviennent de spécimens plus fragmentés mais dont l'imprégnation minérale a mieux respecté l'anatomie. C'est pourquoi j'ai jugé plus significatif de les reproduire plutôt que d'autres.

Le faisceau d'une fronde fertile présente lui aussi une forme en clepsydre (fig. 38, 45, 47). Il est plus grand et plus ligneux que celui des frondes végétatives. Il mesure 3,7 mm dans son grand axe et présente des files radiales régulières de trachéïdes comprenant 24 éléments au moins. Fait curieux, on observe une solution de continuité qui va d'une boucle à l'autre (fig. 38). Il est impossible de décider si elle est le résultat d'un accident ou au contraire, la preuve de l'existence d'une bande étroite de tissu qui forme un pont entre les deux boucles. Sa présence limitée au faisceau des portions stériles semble apporter un appui à cette manière de voir. Dans ce cas, il ne serait pas exclu d'envisager que, lors de l'émission de ces faisceaux au dépens de la stèle des éléments de la zone interne de celle-ci, aient participé à leur formation. En cela, les faisceaux se différencieraient de ceux de la fronde végétative où ces éléments n'existent pas (fig. 31, 32, 33).

Si on compare les faisceaux des portions stériles et fertiles, les différences observées sont les suivantes. Dans la partie fertile, le faisceau en clepsydre ne possède pas un « pont » de tissu entre les boucles périphériques (fig. 45, 46, 47) et il est plus petit : 1,89 mm. Ceci est à mettre en parallèle avec les observations faites sur les empreintes qui donnent 6 mm de diamètre de rachis sur les portions stériles et 3 mm sur les portions fertiles. En outre, des prélèvements faits à des niveaux plus élevés sur des portions fertiles montrent un amincissement de la partie médiane de la clepsydre qui, dans certains cas, est réduite à quelques éléments trachéens (fig. 49, 50). Il n'est pas rare, alors, de rencontrer des structures montrant un chevauchement partiel des deux masses de la clepsydre, déterminé par une compression accidentelle.

A ces niveaux élevés, les boucles périphériques sont parfaitement circulaires et les pièces sortantes plus petites (fig. 48), ce qui est en conformité avec la réduction observée dans le système sporangifère sur les empreintes.

La fronde fertile, on s'en souvient, porte deux séries alternantes de paires de pennes. En cela réside le caractère distinctif essentiel avec les frondes végétatives et il se retrouve

fixé dans le système vasculaire. Cependant, dans les deux cas, les premiers stades de l'émission de la pièce sortante suivent un processus similaire.

PENNES FERTILES. — Les éléments destinés à une paire de pennes sont formés sur le bord externe de la boucle périphérique. Progressivement, ils augmentent en nombre et se disposent en files radiales serrées comprenant 8 à 9 éléments en épaisseur et dont le diamètre croît vers l'extérieur. Simultanément, la boucle s'élargit (fig. 40, 50). Bientôt la trace foliaire constitue un arc ligneux qui s'isole laissant la boucle ouverte. A ce niveau, la pièce sortante est massive et mesure 0,626 mm (fig. 38, 39). Elle possède deux pointements de protoxylème situés symétriquement à chaque extrémité ; ils ne sont pas en position adaxiale.

Ultérieurement, la pièce sortante s'allonge et amorce une division dichotomique figures 41, 42, 48 qui se réalise à un niveau plus élevé. Dès lors les deux demi-pièces sortantes vont s'écarter l'une de l'autre symétriquement pour se rendre dans leur penne respective.

En raison de la destruction des tissus corticaux, ce stade fut laborieux à découvrir, mais des inclusions répétées ont fourni, une fois au moins, la phase recherchée qui est reproduite (fig. 43, 44). Sa lecture réclame un peu d'attention. Dans le prolongement du faisceau se situe une bande d'écorce en forme d'U. Elle a été déplacée accidentellement. Elle contient deux demi-pièces sortantes disposées symétriquement et divergentes. Celles-ci sont assez endommagées, toutefois l'une d'elles montre une forme à tendance ovale constituée d'au moins six rangées de trachéïdes. Elle mesure 0,389 mm. A une des extrémités se trouve un protoxylème en position latérale et exarqué, ce qui laisse supposer l'existence d'un second protoxylème à l'autre extrémité moins bien conservée (fig. 44).

L'emplacement de la seconde demi-pièce sortante est indiquée par deux rangées de trachéïdes qui donnent au moins sa longueur approximative.

Les stades ultérieurs qui se situeraient aux divers niveaux des bases coalescentes des deux pennes n'ont pas été trouvés. Il est certain que la destruction des tissus corticaux est responsable de ces lacunes.

Il paraît indiqué de signaler ici qu'en dépit de leur destruction, il faut faire appel à un développement important des tissus corticaux pour comprendre comment, mécaniquement, les paires de pennes pouvaient être maintenues sur des rachis réduits à l'état d'empreinte à des diamètres de 3 à 6 mm. Sans doute l'écorce présentait-elle une structure similaire à celle des *Zygopteroideae* et, plus particulièrement, des *Etapteridaceae*, c'est-à-dire qu'elle comprenait une zone interne parenchymateuse renforcée par une zone externe constituée de plusieurs assises de cellules étroites à paroi épaisse.

La trace foliaire d'une paire de pennes ne ressemble pas à celle d'une penne végétative. Sur les premières, elle reproduit une clepsydre réduite, tandis que sur l'autre, elle a la forme d'un arc. Pour s'en convaincre, il suffit de comparer les figures qui les représentent l'un et l'autre au même grossissement (fig. 36 et 52).

La section reproduite figure 52 a été prélevée sur une penna de la figure 16, planche VI, trait 21, soit à 25 mm du niveau de réunion des deux pennes. Le faisceau est une clepsydre rapetissée et fortement amincie dans la région médiane, mais dont les deux renflements possèdent chacun une boucle périphérique. Celle de droite est largement ouverte (fig. 52). En regard se trouve la pièce sortante constituée d'un petit arc à faible courbure, épais seulement de deux rangées de trachéides. Elle présente deux pointements de protoxylème situés latéralement et du côté adaxial (fig. 53).

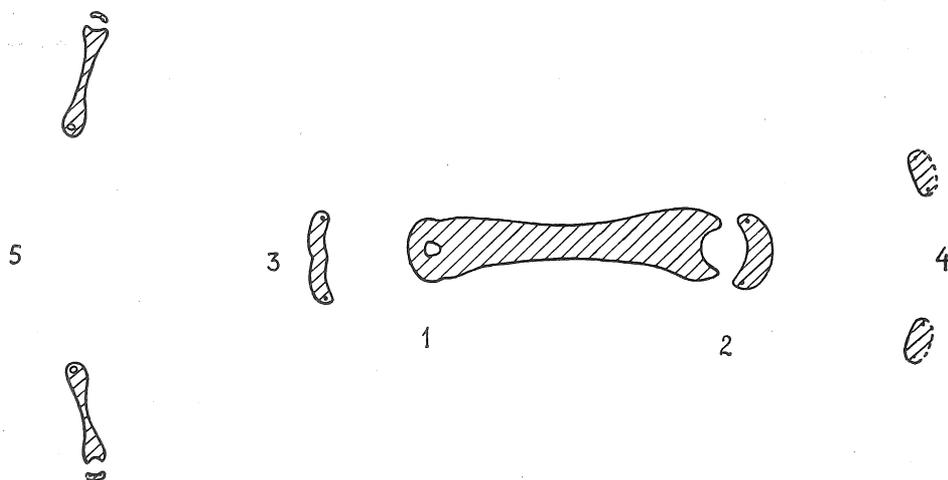


FIG. 7.

Section transversale du rachis primaire d'une fronde fertile. Schéma du mode de formation des traces foliaires.

1, 2, 3, 4, 5. Emissions successives destinées à une paire de pennes.

5. Emissions destinées aux pennes de deuxième ordre.

Cette structure reproduit identiquement la trace foliaire d'une penna de premier ordre fixée sur une fronde végétative (comparer les fig. 53 et 37). Dès lors, il paraît logique d'attribuer à cette pièce sortante (fig. 53) un comportement identique à celui du faisceau de la penna végétative (fig. 37) et par voie de conséquence, de lui supposer la fonction d'innervier des pinnules.

La figure 7 du texte reproduit les phases essentielles du mode d'émission qui vient d'être décrit.

E. — Racines

L'examen des racines est moins satisfaisant. Il révèle une structure en rapport avec la robustesse de leurs empreintes (p. 11). Le spécimen le mieux conservé montre en section transversale une forme elliptique massive et bipolaire constituée de nombreuses trachéides scalariformes à très petit diamètre. La section reproduite (fig. 29) mesure 3 mm suivant son grand axe et possède une épaisseur de 1,3 mm. Les tissus corticaux ne sont pas conservés.

Le mode de formation à partir de la tige n'est pas connu.

F. — Résumé de l'examen anatomique

L'étude anatomique du *Racophyton zygoteroides* a permis d'établir les faits suivants :

- 1) l'existence d'une stèle à tendance étoilée constituée de deux zones ;
- 2) un mode d'émission des rachis primaires au dépens de protubérances ou « bras » de la stèle ;
- 3) une forme clepsydroïde dans les faisceaux des rachis primaires ;
- 4) la présence de boucles périphériques circulaires et temporaires ;
- 5) un processus similaire de formation de pièces sortantes dans les ramifications de deuxième et troisième ordre, qui consiste en l'émission, sur le bord externe des boucles périphériques, d'un arc à faible courbure à concavité orientée vers la pièce mère ;

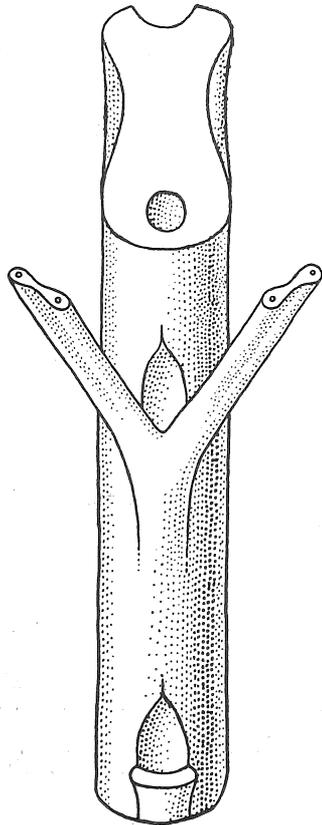


FIG. 8. — Modèle du système vasculaire du rachis primaire de la fronde fertile avec émission d'une paire de pennes.

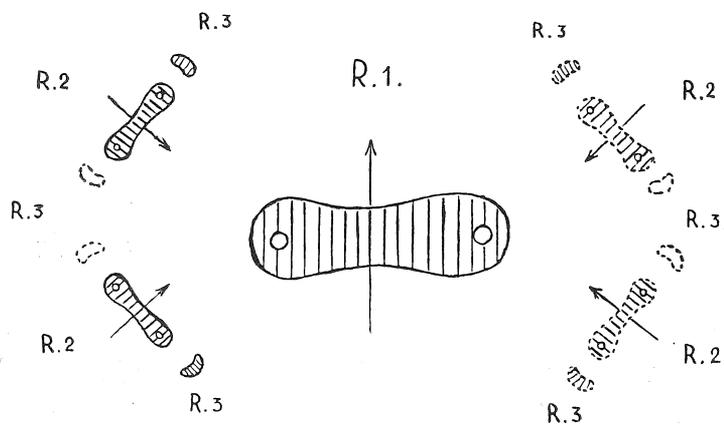


FIG. 9.

Schéma du système vasculaire de la fronde fertile montrant ses affinités avec l'*Eoclepsidropsis* de P. Bertrand.

- R.1 — Ramification de premier ordre avec faisceau foliaire en forme de clepsydre.
 R.2 — Ramification de deuxième ordre avec persistance du faisceau en forme de clepsydre.
 R.3 — Ramification de troisième ordre avec faisceau en forme d'arc.

6) la permanence d'un arc unique dans la fronde végétative, mais sa division en deux demi-pièces sortantes dans la paire de pennes de la fronde fertile ;

7) la persistance de faisceaux clepsydroïdes dans les paires de pennes (fig. 8 du texte) ;

8) un mode d'émission des traces foliaires, destinée aux pinnules, sous forme de très petits arcs à concavité tournée vers le faisceau de la penne.

9) une orientation à angle droit des traces foliaires des divers ordres par rapport au faisceau qui leur a donné naissance (fig. 9 du texte).

Les examens morphologique et anatomique des différents membres du *Rhacophyton zygoteroides* permettent dès lors d'établir la diagnose suivante :

II. — DIAGNOSE DU « RACOPHYTON ZYGOTEROIDES » nov. sp.

Plante de taille moyenne, dressée. Tige flexueuse portant de nombreuses frondes végétatives bipennées, disposées en spirale, et une ou plusieurs frondes fertiles rigides et dressées (voir la reconstitution pl. XII).

Frondes végétatives bipennées d'une longueur minimum de 22 cm supportant des pennes de premier ordre de 5 à 6 cm de long, disposées alternativement.

Pinnules de 8 à 10 mm de haut divisées en quatre sections alternantes qui se subdivisent et donnent 16 segments linéaires à extrémité légèrement recourbée. Existence d'une pinnule, à symétrie bilatérale, fixée en position catadrome à l'aisselle des pennes et divisée en 32 segments linéaires recourbés légèrement dans leur portion distale.

Frondes fertiles tripennées mesurant au moins 30 cm : Rachis primaire portant des paires de pennes alternes et distiques, à base coalescente, stériles dans la portion inférieure, fertiles dans la portion supérieure.

Paires de pennes supportant des pennes d'un ordre supérieur simples et alternativement disposées, sur lesquelles sont attachés des organes latéraux qui, probablement, représentaient des pinnules réduites.

Paires de pennes stériles présentant, sur leur portion basale, trois pinnules alternes, à symétrie bilatérale, divisée en 16 segments linéaires. Une d'entre elles est fixée en position catadrome.

Paires de pennes fertiles possédant, en position identique, deux pinnules de même type et un système sporangifère remplaçant la pinnule catadrome.

Système sporangifère constitué d'un pédicelle nu, ramifié plusieurs fois par dichotomie, donnant naissance à des organes grêles et courbes dans la concavité desquels sont disposés les sporanges fixés isolément ou par groupe.

Sporanges fusiformes, à section transversale triangulaire, longs de 2 mm environ, terminés par un bec sinusoïdal. Sporanges sans anneau.

Stèle à tendance étoilée constituée d'une zone de bois entourant une large zone de tissu délicat.

Trace foliaire destinée au rachis primaire d'abord rectangulaire, puis ovale avec deux protoxylèmes, devenant aux niveaux supérieurs clepsydroïde avec boucles périphériques circulaires et temporaires.

Pièces sortantes destinées aux ramifications de 2^e ordre émises sous forme d'arc unique dans les frondes végétatives et se divisant en deux demi-pièces sortantes dans les frondes fertiles.

Persistance d'un faisceau clepsydroïde dans les paires de pennes.

Pièce sortante en forme d'arc à faible courbure, sur les pennes portant les pinnules. Faisceau foliaire destiné aux pinnules, émis sous forme d'un très petit arc.

Puissantes racines adventives fixées sur la tige entre les bases des frondes végétatives. Structure diarque.

CARACTÈRES ACCESSOIRES. — Le système ligneux est composé de trachéïdes scalariformes.

HORIZON GÉOLOGIQUE. — Dévonien supérieur, Assise d'Evieux (Fa 2c), subdivision du Famennien supérieur.

LOCALITÉ. — Province de Liège, « Carrières du Hoyoux », situées à 1,5 km au sud du Pont de Bonne, sur la route qui mène à Huy.

III. — COMPARAISONS

Parmi les plantes qui possèdent une trace foliaire clepsydroïde, il en est dont le rachis primaire présente cette forme en permanence, d'autres dont le faisceau passe temporairement par ce stade au cours de leur émission (*Asteropteris*, *Asterochloena*, *Cladoxylon*). Dans le cadre de ce travail, nous nous limiterons aux premières.

1) Le *Clepsydropsis antiqua*, de Unger et la variété *exigua* ont été découverts dans la Grauwacke du Thüringer Wald (Saalfeld) dans un horizon géologique autrefois rangé dans le Dévonien supérieur, mais actuellement attribué au Carbonifère. La trace foliaire des rachis primaires est épaisse, rectangulaire, parfois légèrement amincie au milieu. Elle possède des boucles périphériques *elliptiques* allongées tangentiellement qui restent *toujours fermées*. La formation de la trace foliaire se produit à la suite d'un *étirement latéral de la boucle qui s'étrangle* et donne un *anneau ligneux circulaire*. La trace foliaire du rachis secondaire est connue chez le *C. antiqua* var. *exigua* ; elle a la forme d'un anneau bombé et épaissi extérieurement, et ses ramifications sont encore des *anneaux fermés* (P. Bertrand, 1911).

Si le faisceau des rachis primaires rappelle par sa forme celui du *R. zygopteroides* pris à certains niveaux de la fronde, le *C. antiqua* et sa variété *exigua* s'en distingue par des caractères fondamentaux, qui se retrouvent sur l'*Austrocleipsis australis*, et l'*Asterochlaenopsis kirgisica*. C'est pourquoi les considérations communes aux trois genres seront traitées simultanément.

2) L'*Austrocleipsis australis* (E. M. Osborn) S. Sahni (1928) provient de gisements du Mont Tangorin en Nouvelle Galle du Sud, situés dans la Kuttung Serie appartenant au Carbonifère inférieur.

D'après les estimations et la reconstitution de B. Sahni (1928, pp. 21 et 30), la plante atteint 2,74 à 3,66 mètres de hauteur, un diamètre de 30 cm et supporte une lourde couronne de feuilles dont on ignore la forme. Le tronc de cette fougère arborescente est

un « faux tronc », c'est-à-dire qu'il est composé de nombreuses tiges dressées, abondamment bifurquées qui, ainsi que les pétioles qu'elles portent, sont réunis par un fuselage compact de racines adventives et d'aphlebies qui maintient le tout en un ensemble de près d'un pied de diamètre (1928, p. 19).

Les tiges possèdent une stèle étoilée du type *Ankyropteris Grayi*, mais simplifiée. La trace foliaire, lors des premiers stades, est émise sous forme d'un anneau fermé qui, ensuite, s'étire tangentiellement pour devenir clepsydroïde. Elle présente alors des extrémités effilées et des boucles périphériques fusiformes permanentes.

La pièce sortante destinée aux rachis secondaires est émise à de longs intervalles sous forme de petits anneaux fermés.

3) L'étude la plus récente et la plus détaillée de l'*Asterochlaenopsis kirgistica* (1) Stenzel est due à B. Sahni (1930). Le spécimen consiste en une portion de tige silicifiée de 67 mm de haut environ. Il a été trouvé aux environs de Pawlodar, dans le nord du Semipalatinsk, dans les Steppes de Kirgis, en Sibérie Occidentale, Oural. L'âge géologique est attribué avec doute au Permien.

L'échantillon appartient à un tronc de fougère arborescente qui aurait atteint 15 cm de diamètre (B. Sahni, 1930, p. 455). La tige supporte de nombreux pétioles dressés verticalement et persistants. La stèle est composée de deux zones : une large zone centrale fermée d'une « moelle mixte », et d'un anneau de bois peu développé qui l'entoure. On note également la présence de nombreux « rayons médullaires » (une douzaine). La trace foliaire est émise suivant un processus lent et complexe qui la fait passer par des stades qui rappellent les faisceaux bipolaires des *Thamnopteris*, *Zalesskya* et *Asterochlaena*. Finalement, le faisceau du rachis primaire prend une forme de clepsydre à boucles périphériques elliptiques ; ces boucles sont permanentes ; elles émettent, en direction légèrement abaxiale, de petits anneaux fermés destinés aux rachis secondaires.

Il apparaît que la trace foliaire en clepsydre a été observée sur des plantes de ports très différents, récoltés à des niveaux géologiques divers et provenant de régions géographiques distantes. C'est ce qui faisait écrire à Birbal Sahni, en 1932 (p. 271) : « ... as I have recently shown, the clepsydroid foliar bundle is by itself no proof of generic identity ». Cette opinion, Sahni l'émettait à la suite d'une comparaison entre les trois genres : *Clepsydropsis*, *Austrocleipsis*, *Asterochlaenopsis* dont le port, le mode de croissance et la stèle (du moins chez les deux derniers où elle est connue) présentent des différences fondamentales. Cependant, tous trois présentent en commun des caractères importants tels que la permanence des boucles périphériques et l'émission de traces foliaires en anneau fermé. Ces caractères semblent à présent resserrer l'affinité des trois genres, d'autant plus qu'ils les distinguent d'un type nouveau de plante dont les faisceaux clepsydroides possèdent des boucles périphériques temporaires qui émettent des traces foliaires en arcs.

(1) P. BERTRAND (1947, p. 139) conserve à cette forme le nom de *Clepsydropsis kirgistica* Stenzel parce que, dit-il, « les phyllophores de cette espèce offrent la même organisation anatomique que ceux du *Cl. excelsa* de Saalfeld, de sorte que l'on ne peut douter que ces plantes, bien que provenant de gisements très éloignés, appartiennent au même genre ».

4) Le mode de ramification chez le *Rhacophyton zygopteroides* rappelle davantage celui des genres *Dineuron* et *Metaclepsydropsis*. Ces deux formes du Culm possèdent des boucles périphériques qui s'ouvrent au moment où se libère la pièce sortante et celle-ci se divise en deux demi-pièces qui ont la forme d'un arc. Par ailleurs, sur les trois plantes, les boucles périphériques se referment rapidement pour s'agrandir ensuite jusqu'à un maximum déterminé par la grandeur de leur trace foliaire respective. Chez le *Dineuron* et le *R. zygopteroides* la boucle n'atteint pas les larges proportions du *Metaclepsydropsis*, cependant, sur la plante dévonienne, ce caractère est intermédiaire entre les deux types du Culm (fig. 8 du texte).

On sait d'autre part que Gordon a signalé (1911, p. 176) que certains stades de la trace foliaire du *Metaclepsydropsis duplex* rappellent celle du *Dineuron*. Une constatation similaire peut être faite avec le *R. zygopteroides* dont la trace foliaire, située dans la fronde à 5 mm de son point d'attache sur la tige, présente une forme massive non cintrée au milieu et sensiblement rectangulaire qui s'apparente assez bien aux figures 26, planche II et 36, planche III de Gordon. Toutefois ces états comparables se trouvent chez *Metaclepsydropsis*, soit dans les niveaux de base de la fronde (fig. 26, pl. II) avant que ne soit atteinte la forme parfaite de la trace foliaire, soit à des niveaux beaucoup plus élevés, là où, devenant plus petite et condensée, elle est en voie de réduction.

De ce qui précède il ressort que le *R. zygopteroides* offre, par certains de ses caractères, une structure intermédiaire entre le *Dineuron* et le *Metaclepsydropsis* et qu'il pourrait représenter une forme ancestrale des *Etapteridaceae*, famille à laquelle appartiennent ces deux formes du Culm ; l'âge géologique : plus ancien, le Dévonien supérieur, est favorable à ce point de vue (Leclercq, 1931, p. 59).

5) Parmi les plantes d'âge dévonien, il en est dont la comparaison avec le *R. zygopteroides* s'impose. En premier lieu, celle du *R. incertum* (Dawson) R. Kräusel et H. Weyland (1941) dont trois empreintes de rachis primaire ont révélé la structure interne.

La figure 3, planche IX reproduite par les auteurs allemands montre en section transversale une masse ligneuse allongée latéralement, légèrement elliptique, qui possède deux protoxylèmes disposés symétriquement à chaque extrémité. Elle est constituée de deux zones. La zone interne est ligneuse et comporte parfois des éléments parenchymateux (fig. 1, pl. IX). La zone externe est un bois secondaire constituée de files radiales de trachéides ponctuées et scalariformes, entre lesquelles s'observent des rayons médullaires. Un des spécimens montre (fig. 5, pl. VIII et fig. 1 et 2, pl. IX) deux traces foliaires disposées au même niveau et à une des extrémités. Elles sont massives, ovalaires et bipolaires.

Ce bref exposé fait apparaître des différences notables avec l'anatomie du *R. zygopteroides* : faisceau elliptique et non clepsydroïde, pas de boucles périphériques, développement de bois secondaire et forme ovalaire des traces foliaires destinées aux ramifications de second ordre.

Il est difficile, quant à présent, de décider si ces dissimilitudes sont plus apparentes qu'essentielles. En effet, ces structures ne sont pas repérées de façon précise sur les

empreintes du *R. incertum* qui sont très fragmentées. On ignore donc leurs niveaux respectifs, et on sait d'autre part les modifications profondes que subit une trace foliaire de la base de la fronde au sommet.

Il est un fait que le faisceau du rachis primaire chez le *R. incertum* présente deux plans de symétrie. De plus, un des spécimens (fig. 3 et 4, pl. IX) montre une petite lacune ovalaire à l'emplacement des éléments du protoxylème. Est-elle le résultat d'une simple destruction ou celui de la rupture du tissu délicat qui prélude à la formation d'une boucle périphérique? On se souvient que le rachis primaire chez le *R. zygopteroides* présente à 5 mm de sa base, un faisceau dépourvu de boucles périphériques et que celles-ci apparaissent à des niveaux plus élevés seulement.

D'autre part, avec un peu d'imagination, on pourrait proposer, à partir des deux traces foliaires bipolaires représentées (pl. VIII, fig. 5 et pl. IX, fig. 1 et 2), des stades successifs qui rentreraient dans la ligne de ceux qui s'observent sur plusieurs *Zygopteroidae*.

Il convient ici de rappeler que les auteurs allemands avaient formulé l'hypothèse de l'existence de quatre fils de rachis émis par paires alternantes chez le *R. incertum* à la suite de l'examen du spécimen dont la structure anatomique présente sur une moitié d'axe, deux faisceaux sortant en position latérale. Cette ordonnance les avait amené à envisager l'éventualité d'une disposition symétrique de deux autres faisceaux sur la moitié manquante du rachis, ce qui, dans ce cas, aurait reproduit un mode de ramification rappelant celui des *Zygopteroidae*. La démonstration de cette judicieuse hypothèse n'avait pu être donnée, ni par les empreintes trop fragmentaires, ni par les structures conservées, limitées à trois sections seulement. Toutefois, les suggestions intéressantes de MM. Kräusel et Weyland ont trouvé leur justification dans la morphologie et l'anatomie du *Rhacophyton zygopteroides*.

Cependant, en ce qui concerne le *R. incertum*, on reste dans l'ignorance complète du processus de formation des traces foliaires ainsi que de la structure de la stèle. C'est pourquoi, plutôt que de s'engager sur le chemin des hypothèses stériles parce que insuffisamment fondées, il est préférable d'attendre l'apport constructif d'observations nouvelles.

6) Aux Etats-Unis, dans les New Albany Shales, C. B. Read et G. Campbell (1939, p. 446) ont découvert deux espèces nouvelles de *Clepsydropsis* : *C. bertrandi* et *C. chaneyi*.

La courte note publiée par les auteurs se limite aux deux diagnoses et à la reproduction d'une section transversale de chacune des espèces.

Le *C. bertrandi* possède un diamètre de 6 mm et un faisceau vasculaire de 1 cm de long qui présente la forme d'une clepsydre légèrement cintrée dans la portion médiane. Les boucles périphériques sont petites. Un des renflements récepteurs montre une trace foliaire en préparation sous forme d'une étroite saillie latérale.

D'après les auteurs, les traces foliaires sont petites et concentriques tout en montrant cependant une tendance à la forme en C.

La seconde espèce *C. chaneyi* se distingue de la première par un faisceau vasculaire

de forme ovale, élargi dans la portion médiane et présentant deux larges boucles périphériques. Jusqu'ici, le mode d'émission des traces foliaires est inconnu.

De ces deux espèces, le *C. bertrandi* est le plus conforme aux *Clepsydropsis* décrits par Paul Bertrand. Toutefois, il faut attendre l'étude détaillée de ces formes intéressantes avant de pouvoir entreprendre des comparaisons judicieuses.

7) Dans le Hamilton group des niveaux supérieurs du Dévonien moyen de l'Etat de New-York, des structures fort intéressantes ont été trouvées. Elles ont été rangées par les auteurs américains C. B. Read (1938) et Ch. A. Arnold (1940) dans une position intermédiaire entre les *Psilophytales* et les *Zygopteroideae*. Elles appartiennent à trois genres différents : *Arachnoxylon* Read, *Reimannia* Arnold et *Iridopteris* Arnold pour lesquels Ch. A. Arnold (1940, p. 58) a créé parmi les *Coenopteridales*, un nouveau sous-ordre, celui des *Iridopteridinae*. L'auteur le définit comme suit : « Stems protostelic with » symmetrical, deeply fluted xylem strands ; protoxylem mesarch, and one or more » parenchymateous areas submerged within the protoxylem region near the tips of the » arms ; leaftraces, if present, simple and spirally arranged ; combining psilophytic and » fern like characteristics. The foliage and fructifications are unknown ».

Plus loin, l'auteur propose (p. 60) de subdiviser les *Iridopteridinae* en deux familles : « (a) *Arachnoxylaceae*, based upon the monotypic genus *Arachnoxylon* (Read, 1938). This » contains the simpler and more psilophytic type. (b) *Iridopteridaceae* including *Iridopteris*, » with one species and *Reimannia* with two. This family is the more advanced and fern- » like ».

Les caractères dominants que présentent les *Iridopteridaceae* consistent dans la présence d'une stèle étoilée avec bras différenciés et boucles périphériques situées à l'extrémité de ceux-ci. Il existe cinq bras dans la stèle du genre *Iridopteris* et trois, moins différenciés, dans celle du *Reimannia*. A vrai dire, les plages considérées comme des boucles périphériques chez l'*Iridopteris eriensis* Arnold ne sont pas très démonstratives et il se pourrait qu'elles soient le résultat d'une destruction partielle des éléments voisins des poles trachéens. Mais en ce qui concerne le *Reimannia aldenense* Arnold (1935), la plage qui se situe dans le bras le plus long paraît bien être une boucle périphérique par sa forme elliptique nettement délimitée. Il est regrettable toutefois qu'une émission de trace foliaire dans laquelle elle jouerait un rôle actif n'ait pas été conservé.

Les *Iridopteridinae* sont basées sur de très courts fragments de tiges pyritisées dont les structures ne peuvent jusqu'ici apporter d'informations suffisantes pour établir des relations précises. Mais la révélation de leur existence présente un intérêt exceptionnel. Elle annonce un monde insoupçonné de structures nouvelles dans le Dévonien moyen. D'autre part, il est intéressant de constater que les premières plantes qui semblent avoir franchi le pas décisif vers le type fougère l'ait fait dans le sens des *Zygopteroideae* dont le groupe si bien développé au Carbonifère plonge ses racines dans le Dévonien moyen, avec un jalon intermédiaire dans le Dévonien supérieur où plusieurs espèces du genre *Rhacophyton* le représentent.

TROISIÈME PARTIE

I. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

a) L'étude morphologique et l'examen anatomique des restes du *Rhacophyton zygopteroides* ont permis de reconstituer partiellement le port de la plante ainsi que la charpente de son système vasculaire. L'un et l'autre conduisent à cette constatation qu'il existe au Dévonien supérieur une *Zygopteroideae* sur laquelle se rencontrent combinés deux modes de ramification tenus jusqu'ici pour fondamentalement distinctifs de ce sous-ordre en deux familles : les *Clepsydraceae* et les *Etapteridaceae*.

En effet, si la fronde végétative du *R. zygopteroides* porte des pennes bisériées à la manière des *Clepsydraceae*, par contre, la fronde fertile présente, de même que les *Etapteridaceae*, des pennes quadrisériées.

Par ailleurs, il existe chez les deux familles des cas d'exception. Stenzel (1889) reproduit planche IV, fig. 38 de son ouvrage, une fronde de *Clepsydropsis kirgisica* dont la pièce sortante se divise en deux demi-pièces, émettant ainsi quatre files radiales de rachis. P. Bertrand (1909, p. 203) dit : « n'avoir jamais observé avec certitude, sur » l'échantillon du musée de Breslau, cette particularité et que, d'autre part, elle ne se » retrouve sur aucune autre fronde de la figure, d'ailleurs très exactement dessinée par » Stenzel ». Et P. Bertrand conclut à un cas de conservation défectueuse. La chose n'est pas absolument certaine. Dans son texte, Stenzel, à propos de l'émission des pièces sortantes destinées aux pennes de premier ordre, écrit page 21 (4^e alinéa) et page 22 : « Schon auf den mittleren Stufen ist dies kleine Gefässbündel etwas plattgedrückt, nach » aussen gabelt es sich öfter, wie bei *Tubicaulis Solenites* und *Zygopteris primaria* in 2 dicht » neben einander hinlaufende, noch von gemeinsamer Parenchym Scheide zusammen gehaltene » Bündel, welche also wohl gemeinschaftlich in einen Fiederstiel austraten. Diese wurden » danach hier, wie bei den vorhergehenden *Asterochlaena* an jeder Seite der Spindel » nur in einer Reihe gesessen haben ». Stenzel souligne nettement la différence de comportement.

Il est permis de suggérer que la trace foliaire « aberrante » dessinée par Stenzel pourrait appartenir à une fronde fertile qui, au cours de l'émission de ses traces foliaires, présenterait une division des anneaux, restés fermés sur les frondes stériles. En cela, le

comportement du *Clepsydraxis kirgisica* rappellerait celui du système vasculaire des frondes fertile et stérile du *R. zygopteroides*.

Par contre, parmi les *Etapteridaceae*, l'espèce *Metaclepsydraxis paradoxa* associée à des boucles temporaires, une émission de trace foliaire unique et fortement recourbée en crochet vers l'avant, qui ne se divise pas (P. Bertrand, 1909, p. 205) et qui semble même atteindre la forme d'anneaux (Emberger, 1944, p. 216) ce qui doterait cette espèce de deux séries seulement de pennes primaires.

On voit par ces exemples et celui du *R. zygopteroides* que la subdivision des *Zygopteroideae*, basée sur le mode de ramification des rachis primaires, ne possède pas une valeur absolue. Il apparaît par contre, que la distinction qui repose sur le caractère des boucles périphériques temporaires ou permanentes avec émission d'arc ouvert ou d'anneaux, reste plus significative puisque, à une exception près, dans chacune des deux familles, le caractère est constant.

Aux modes de ramifications combinés des *Clepsydraceae* et des *Etapteridaceae*, le *R. zygopteroides* unit encore d'autres caractères distinctifs de ces deux familles, puisqu'il joint à une trace foliaire clepsydroïde des boucles périphériques temporaires avec émissions en arcs sortant. Ces caractères collectifs permettent de regarder la plante du Dévonien supérieur comme une forme ancestrale des *Zygopteroideae* se rattachant toutefois davantage aux *Etapteridaceae*. Elle ne peut cependant être considérée comme une espèce primitive puisqu'elle possède une stèle à tendance étoilée constituée de deux tissus, un mode d'émission des traces foliaires aux dépens de la stèle qui s'apparente à celui des genres les plus évolués de l'ordre (*Ankyropteris*), un faisceau foliaire dont la forme en clepsydre est nettement acquise, de nombreuses frondes végétatives avec pinnules bien développées, une fronde fertile spécialisée, et enfin, une organisation différenciée du système sporangifère.

b) Pour expliquer les affinités de l'ordre essentiellement polyphylétique des *Zygopteroideae* on a établi divers tableaux de descendance, dont l'anatomie des rachis primaires fournit la documentation à peu près exclusive. On a également fait appel à divers types primitifs hypothétiques. Par exemple, l'*Eoclepsydraxis* de P. Bertrand (1909, pp. 256-262), qui est constitué d'une stèle étoilée avec moelle émettant des traces foliaires en anneau aplati tangentiellement et dont les rachis primaires et tous les rachis latéraux, à quelque ordre qu'ils appartiennent, conserveraient un faisceau en forme de clepsydre et seraient tournés de 90° par rapport au rachis qui les porte (P. Bertrand, 1909, fig. 36, p. 258 et fig. 37, p. 261).

Un autre exemple est le *Protoclepsydraxis* de W. T. Gordon (1911, p. 731) dont la stèle solide, formée des mêmes éléments, serait étoilée dans le cas d'entre nœuds courts avec frondes nombreuses, et circulaire dans le cas d'émissions distantes.

Confronté avec ces types hypothétiques, le *R. zygopteroides* présente plus d'affinités avec l'*Eoclepsydraxis*, parce qu'il possède : une stèle étoilée avec moelle, des rachis primaire et secondaire, conservant un faisceau en forme de clepsydre dans la fronde fertile

et une orientation à angle droit des traces foliaires des divers ordres par rapport au faisceau qui leur a donné naissance (fig. 9 du texte).

Par contre, les *Iridopteridinae* du Dévonien moyen se rapprochent davantage du *Protoclepsydraxis* avec leur stèle homogène constituée des mêmes éléments. Parmi les trois genres que ce sous-ordre réunit, c'est le plus primitif : l'*Aranoxylon* Read qui montre la relation la plus directe. Il présente une protostèle formée d'un corps solide profondément cannelé dont chaque bras porte à son extrémité une petite plage parenchymateuse qui serait l'homologue des boucles périphériques.

c) Si on dresse le bilan de nos connaissances sur les *Zygopteroideae*, on doit admettre qu'en dépit d'une documentation croissante, son manque d'homogénéité est gênant lorsqu'on aspire à faire œuvre de synthèse. L'anatomie des rachis primaires, cependant la mieux connue, ne l'est que fragmentairement et pour certains genres seulement. Plus rares, déjà, sont les informations relatives à la structure interne des ramifications d'ordre supérieur. La même constatation vaut pour l'anatomie de la stèle.

Si on aborde la question de la morphologie externe, on doit avouer une ignorance presque totale. Le nombre des empreintes rapportées avec certitude aux *Zygopteroideae* est à ma connaissance limité à trois formes : *Schizopteris pinnata* = *Etapteris Lacattei*, *Corynepteris corallioïdes* = *Etapteris sp.* et *Rhacophyton* avec ses quatre espèces dont deux d'entre elles ont révélé des caractères anatomiques. Or, la carence de documentation relative à l'appareil végétatif laisse dans l'ignorance des points essentiels, tels que : le développement de la ramification, l'existence de pinnules et, à ce sujet, le type auquel elles appartiennent ⁽¹⁾, la présence d'une fronde fertile spécialisée et son organisation, ainsi que le caractère des sporanges. Au sujet de ceux-ci, les quelques exemples connus sont d'une valeur inégale.

En effet, parmi les *Clepsydraceae*, des sporanges piriformes à large anneau ont été trouvés en association avec deux espèces d'*Ankyropteris* : *A. westphaliensis* et *A. corrugata* (Scott, 1920, I, p. 327).

Les *Etapteridaceae* fournissent un peu plus de renseignements : le *Corynepteris corallioïdes* possède des sporanges annelés, réunis par 5 à 7 en un synange inséré à la base des pinnules réduites et sur la nervure médiane. L'*Etapteris lacattei* présente des sporanges piriformes également annelés fixés par groupe de 3 à 8 au sommet de fines ramuscules parfois concretescentes insérées le long des pennes supérieures de la fronde fertile. Il faut ici reconnaître que la comparaison de la préparation, reproduite par Renault (1893, pl. XXXI, fig. 8), dans lesquelles les sporanges emmêlés sont recoupés dans toutes les directions, sans qu'aucune section identifiable à celle d'une penna puisse être observée, cadre mal avec l'empreinte de la fronde fertile figurée par Zeiller et Renault (1888, pp. 51-56).

⁽¹⁾ A ce propos, il est intéressant de constater que les quelques empreintes reconnues de *Zygopteroideae* portent des pinnules sphénoptéroïdes petites et à limbe très découpé.

Associés au *Diplolabis romeri*, on a trouvé des sporanges sans anneau réunis par 3 et 6 en synange autour d'une minuscule colonne centrale. Enfin, le *Rhacophyton* et ses quatre espèces possèdent des sporanges sans anneau fixé à l'extrémité de fines ramuscules parfois concrescentes qui font partie d'un système dichotomique assez spécialisé.

Ajoutons que la nature des spores est inconnue chez la plupart des espèces mais que là où elles sont connues elles font supposer l'isosporie.

En présence d'une documentation aussi hétérogène qu'inégale, il apparaît prématuré de discuter des lignes de descendance parmi les *Zygopteroideae*. Tout au plus peut-on, comme on l'a fait, souligner des affinités entre des genres et tenter de relier entre elles leurs espèces. La création de formes hypothétiques a été fructueuse à certaines étapes de l'évolution de nos connaissances mais, à présent, nous avons mieux. Le Dévonien supérieur, moyen et inférieur nous livrent à un rythme plus accéléré qu'autrefois, du matériel nouveau qui jalonne heureusement le passé stratigraphique des fougères paléozoïques, et l'important actuellement est d'intensifier ces récoltes et d'interpréter les structures qu'elles révèlent.

II. — FACIES ET EXTENSION GÉOGRAPHIQUE

FACIES. — Au début de ce travail, j'ai signalé page 7, les caractéristiques du gisement. Il est un point sur lequel je désire revenir et qui ne pouvait être utilement développé qu'après achèvement des descriptions. Il s'agit de l'autochtonie remarquable du gisement.

Dans son étude sur les « Végétaux du Dévonien supérieur de la Belgique » (1948) M. F. Stockmans qui a examiné les récoltes de 25 gisements répartis dans le même horizon stratigraphique que celui qui a livré le matériel de ce travail, relate page 73 : « Les conditions de gisement varient en Belgique et si nous connaissons une majorité de » points où les plantes se trouvent à l'état flotté, souvent même en très petits fragments, » il en est d'autres où les sols de végétation sont *indiscutables* ». Ces sols de végétation apportent une documentation précieuse quant au facies de la formation sédimentaire qui les contient mais, étant composés pour la plupart de rhizomes ou de racines privées de leurs organes aériens, ils sont sans grand intérêt au point de vue botanique. Aux Carrières du Hoyoux, le matériel récolté a livré des ensembles de tiges, frondes, racines adventives en connexion organique. De plus, les fragments d'organes qui parsèment les blocs témoignent d'un enfouissement rapide et sur place car eux aussi, après leur chute, ont gardé en connexion des membres grêles tels que : pinnules et système sporangifère dont un transport, même léger, aurait rompu les attaches. D'autre part, l'imprégnation du système vasculaire par de l'hydroxide de fer a révélé des structures délicates dont les altérations sont davantage imputables à la destruction des tissus corticaux qu'à des conditions brutales d'enfouissement.

Enfin, une autre caractéristique du gisement est l'*exclusivité* de l'espèce rencontrée. A l'exception de deux épis d'*Eviostachya Høegi*, F. Stockmans (1948, pl. X, fig. 1-5a),

toutes les empreintes appartiennent au *Rhacophyton zygoteroides*. C'est pourquoi ce gisement peut être considéré comme représentant « une station botanique pure » de *R. zygoteroides*. Le fait en paléobotanique est assez rare pour qu'il vaille d'être souligné.

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE. — Le genre *Rhacophyton* est très répandu dans le Famennien inférieur de la Belgique. M. F. Stockmans (1948) l'a rencontré dans dix gisements. En Belgique, il est représenté par deux espèces : le *R. condrusorum* Crépin et le *R. zygoteroides* Leclercq. Il conviendrait de reprendre l'examen des récoltes faites dans chaque gisement afin d'établir si les deux espèces cohabitent ou non, et ainsi d'obtenir des renseignements complémentaires sur leur mode de vie respectif.

Le genre *Rhacophyton* a été signalé dans plusieurs pays d'Europe : dans la région d'Aix-la-Chapelle où il est commun (MM. R. Kräusel et H. Weyland, 1941), en France dans le bassin de la Loire (E. Bureau, 1914, pp. 23-26), en Union des Républiques Socialistes Soviétiques dans le bassin de la rivière Sossva du Nord (Zalessky, M., 1937). Dans l'Île aux Ours (A. G. Nathorst, 1902), aux Etats-Unis, dans le New Albany (C. B. Read and G. Campbell, 1939) et à Elkins dans l'Etat de Virginie Occidentale (R. Kräusel et H. Weyland, 1941) ; dans celui de New-York où, sur de mauvais fragments, il a été déterminé *Hostimella crispa* Arnold (1939) et *Aphylopteris delawarensis* Arnold (1939, p. 292).

Le genre *Rhacophyton* et ses quatre espèces jouissent d'une aire de colonisation particulièrement vaste et semble jusqu'ici se limiter à un niveau supérieur du Dévonien supérieur.

III. — SOMMAIRE

Les principaux résultats des observations présentées dans ce travail peuvent être condensés de la manière suivante :

1) La nouvelle espèce *Rhacophyton zygopteroides* est basée sur des empreintes dont les tiges, les frondes végétatives et fertiles ainsi que des racines adventives ont été trouvés en connexion.

La plupart des organes ont retenu leur structure anatomique.

2) La plante était constituée d'une tige dressée et flexueuse supportant de nombreuses frondes végétatives bipennées, disposées en spirale et garnies de pinnules profondément découpées. Elle portait de robustes frondes fertiles dressées et insérées isolément. De puissantes racines adventives aidaient au maintien de la plante.

3) La fronde fertile est composée de deux portions : une partie inférieure stérile et une portion supérieure fertile. La fronde est tripennée et porte quatre files de rachis unis par paires alternantes, coalescentes à la base.

Ce trait saillant de l'appareil végétatif a établi les affinités des empreintes avec les *Zygopteroideae*.

4) L'examen comparatif de la morphologie externe du *Rhacophyton zygopteroides* a permis de préciser le mode d'organisation de la fronde fertile du *Rhacophyton condrusorum* et d'identifier, comme une nouvelle espèce du genre, le *Cephalopteris mirabilis* Nathorst, qui devient le *Rhacophyton mirabile* (Nathorst) Leclercq.

5) L'étude anatomique a révélé une structure de *Zygopteroideae* à caractères collectifs de *Clepsydraceae* et d'*Etapteridaceae*, par l'association d'un faisceau clepsydroïde avec boucles périphériques temporaires émettant des traces foliaires en arcs ouverts.

6) La coexistence d'une ramification bisériée et quadrisériée sur le *Rhacophyton zygopteroides* a affaibli la valeur de ce caractère utilisé jusqu'ici pour distinguer les *Clepsydraceae* des *Etapteridaceae*.

Par contre, le caractère des boucles périphériques permanentes avec émission de trace foliaire en anneau, et celui des boucles temporaires avec formation de trace foliaire en arc ouvert paraît exprimer une différence fondamentale existant entre les deux familles.

7) La nouvelle espèce pourrait représenter une forme ancestrale des *Etapteridaceae*.

8) De plus, le système ligneux n'est pas sans présenter des affinités avec des fougères beaucoup plus primitives récemment découvertes dans le Dévonien moyen. Si bien que le *Rhacophyton zygopteroides* devient un chaînon de liaison entre les formes les plus évoluées du groupe réparties dans le Carbonifère et le Permien et les formes originelles.

9) Jusqu'ici nos connaissances des *Zygopteroideae* sont pour la plupart dérivées de spécimens à structure conservée; ce qui implique que les notions existantes sur l'appareil végétatif des représentants de cet ordre, sont pauvres. A cet égard, les restes du *Rhacophyton zygopteroides*, qui ont fourni l'occasion d'une étude dans laquelle se fusionnent des données relatives à la morphologie externe et à l'anatomie, apportent une contribution qui tend à combler une lacune.

BIBLIOGRAPHIE

- ARBER, E. A. N., 1921. — *Devonian Floras*. Cambridge.
- ARNOLD, C. A., 1935. — *Some new forms and new occurrences of fossil plants from the Middle and Upper Devonian of New-York State*. (Bull. Buffalo Soc. Nat. Hist. Soc., vol. XVII, n° 1).
- 1939. — *Observations on Fossil Plants from the Devonian of Eastern North America. IV Plant remains from the Catskill Delta Deposits of Northern Pennsylvania and Southern New-York*. (Contr. Mus. of Paleontology, vol. V, n° 11, pp. 271 à 314, 10 pl., Ann Arbor).
- 1940. — *Structure and relationships of Some Middle Devonian Plants from Western New-York*. (American Journal of Botany, vol. 27, n° 2, pp. 57-63, February).
- BERTRAND, P., 1909. — *Etudes sur la fronde des Zygopteridées*. Lille.
- 1911a. — *Nouvelles remarques sur la fronde des Zygopteridées*. (Bull. Soc. Hist. Nat. Autun, t. XXV).
- 1911b. — *L'étude anatomique des Fougères anciennes et les problèmes qu'elle soulève*. (Progressus rei Botanicae, IV, Bd. Jena).
- 1911c. — *Observations sur les Cladoxylées*. (Compt. rend. Assoc. franç. pour l'avancem. Sc., Congrès de Dijon).
- 1913. — *Etude du Stipe de l'Asteropteris Noveboracensis*. (XII^e Session du Congrès Géolog. Internat., Toronto).
- 1914. — *Relations des empreintes de Corynepteris avec les Zygopteris à structure conservée*. (Compte rendus Séan. Acad. Sciences de Paris, t. 158, mars).
- 1914. — *Etat actuel de nos connaissances sur les genres Cladoxylon et Stelloxylon*. (Compte rendus Assoc. franç. pour l'Avancem. Sc., 43^e Session, Le Havre).
- 1933. — *Observations sur la classification des Fougères Anciennes (Palaeopteridales) du Dévonien et du Carbonifère*. (Bull. Soc. Bot. de France, t. LXXX, pp. 527 à 537).
- 1937. — *Isolement précoce de tous les grands groupes de Végétaux Vasculaires*. (Bull. Soc. Bot. de France, t. LXXXIV, pp. 713 à 720).
- 1947. — *Les Végétaux Vasculaires, introduction à l'étude de l'anatomie comparée*. (Paris, Masson).
- BOUREAU, E., 1944. — *Etude comparée des structures dites « en clepsydre » de l'appareil conducteur du Libocedrus decurrens Torr. et des Clepsydropsis carbonifères*. (Bull. Soc. Bot. France, t. 91, n° 9).
- BUREAU, E., 1914. — *Bassin de la Basse Loire. Description des Flores fossiles*. Texte et Atlas. (Etude des gîtes minéraux de la France, Paris, Fasc. 2, pp. 1-417, pl. I, LXXX).
- CREPIN, F., 1874. — *Description de quelques plantes fossiles de l'étage des Psammites du Condroz (Dévonien supérieur)*. (Bull. Acad. roy. Sciences, Lettres et Beaux-Arts de Belgique, 2^e sér., t. XXXVIII, Bruxelles, pp. 356-366, pl. I-III).
- 1875. — *Observations sur quelques plantes fossiles des dépôts dévoniens rapportés par Dumont à l'étage quartzo-schisteux inférieur de son système eifélien*. (Bull. Soc. roy. Bot. de Belgique, t. XIV, Bruxelles, pp. 214-230, pl. I-VI).

- DAWSON, J. W., 1862. — *On the flora of the Devonian period in North Eastern America*. (Quart. Journ. Geol. Soc. London 18, pp. 296-330).
- 1863. — *Further Observations of the Devonian Plants of Maine, Gaspé and New-York*. (Quart. Journ. Geol. Soc. London, vol. XIX, London, pp. 458-469, pl. XVII-XIX).
- EMBERGER, L., 1944. — *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants*. (Paris, Ed. Masson et C^o, 492 pages).
- GILKINET, A., 1875. — *Sur quelques plantes fossiles de l'étage des Psammites du Condroz*. (Bull. Acad. roy. de Belgique, 2^e sér., t. XXXIX, Bruxelles, pp. 384-398).
- 1922. — *Flore fossile des Psammites du Condroz (Dévonien supérieur)*. (Mém. in-4^o. Soc. Géol. Belgique, Liège, pp. 1-21, pl. I-XIII).
- GORDON, W. T., 1911a. — *On the structure and Affinities of Diplolabis Römeri (Solms)*. (Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. XLVII, part. IV, n^o 24).
- 1911b. — *On the Structure and Affinities of Metaclepsydropsis duplex (Williamson)*. (Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. XLVIII, part. I, n^o 8).
- HALLE, T. G., 1936. — *On Drepanophycus, Protolpidodendron, and Protopteridium, with notes on the Paleozoic Flora of Yunnan*. (Palaeont. Sinica, Ser. A, vol. I, fasc. 4, Nanking).
- HIRMER, M., 1927. — *Handbuch der Paläobotanik*. (Ed. R. Oldenbourg, München U. Berlin, pp. 1-708).
- HØEG, O. A., 1935. — *Further contributions to the Middle Devonian flora of Western Norway*. (Norsk. Geol. Tidssk. 15).
- 1942. — *The Downtonian and Devonian Flora of Spitzbergen*. (Norges Svalbardag, Ishavs-Undersøkelser, Skrifter n^o 83, Oslo, pp. 1-228, pl. L-LXII).
- HOLDEN, H. S., 1930. — *On some Structure and Affinities of Ankyropteris Corrugata*. (Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, vol. 218, pp. 79-114, pl. 7 à 10).
- JOHNSON, T., 1917. — *Spermolithus devonicus gen et sp. nov. and other Pteridosperms from the Upper Devonian beds at Kiltorcan, Co. Kilkenny*. (Sci. Proceed. Roy. Dublin Soc., t. 15, n^o 23).
- KIDSTON, R., 1923-1924. — *Fossil Plant of the Carboniferous Rocks of Great-Britain*. (Mem. Geol. Surv. of Great Britain, Palaeontology, vol. I, II, III, IV, V, London).
- KRÄUSEL, R. et WEYLAND, H., 1926. — *Beiträge zur Kenntnis der Devonflora II*. (Abh. Senckenberg. Naturf. Ges., Bd. 40, H. 2, Frankfurt a.M.).
- — 1929. — *Beiträge zur Kenntnis der Devonflora III*, (Abh. Senckenberg. Naturf. Ges., Bd. 41, H. 7, Frankfurt a.M.).
- — 1933. — *Die Flora des böhmischen Mitteldevons*. (Stufe Hhl Barrande = h Kettner-Kodym). (Palaeontographica, Bd. 78, Abt. B., Stuttgart).
- — 1941. — *Pflanzenreste aus dem Devon von Nord-America*. (Palaeontographica, Bd. LXXXVI, Abt. B., Stuttgart).
- — 1948. — *Die Devon-Floren Belgiens und des Rheinlandes nebst Bemerkungen zu einigen ihrer Arten*. (Abh. Senckenberg. Band 29, N^o 1-6, Frankfurt a.M.).
- LAND, W. H., 1926. — *Contributions to the Study of the Old Red Sandstone Flora of Scotland III, IV, V*. (Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. LIV, part. III, n^o 21).
- LECLERCQ, S., 1931. — *Sur l'Evolution des Etabteris*. (Ann. Soc. Géol. de Belgique, t. LV, Bull. 2, pp. 51-59, 1 fig., Liège).

- 1932a. — *Recherches sur les Eptaeris et en particulier sur « Eptaeris Scotti » P. Bertrand.* (Acad. Roy. Belgique, Bull. Classe des Sciences, 5^e sér., t. XVIII, n^o 1, pp. 96-103, pl. I, Bruxelles).
- 1932b. — *Sur l'interprétation du mode de ramification de certaines Zygopteridées.* (Ann. Soc. Géol. de Belgique, t. LV, Bull. 10, pp. 241-247, Liège).
- 1939. — *Premiers résultats obtenus dans l'étude de la flore du Dévonien moyen de la Belgique.* (Ann. Soc. Géol. de Belgique, t. LXIII, Bull. 3, Liège).
- 1940. — *Contribution à l'Etude de la Flore du Dévonien de Belgique.* (Acad. Roy. de Belgique, Classe des Sciences, Mém. in-4^o, 2^e sér., t. XII, fasc. 3, pp. 1-64, pl. I à VIII, Bruxelles).
- 1950. — *Note préliminaire sur le Rhacophyton zygopteroïdes, nov. sp.* (Acad. Roy. de Belgique, Bull. Classe des Sciences, 5^e sér., t. XXXVI, pp. 77-91, 3 fig.).
- LECLERCQ, S. et DISCRY, M., 1950. — *De l'utilisation du plastique en paléontologie végétale.* (Ann. Soc. Géol. de Belgique, t. LXXIII, Liège).
- NATHORST, A. G., 1902. — *Zur Oberdevonischen Flora der Bären Insel.* (Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. Ny Följd., Bd. XXXVI, n^o 3, Stockholm, pp. 1-60, pl. I-XIV).
- OSBORN, E. M., 1915. — *Preliminary Observations on an Australian Zygopteris.* (Annual Report British Assoc., pp. 727-738 (Manchester)).
- POSTHUMUS, O., 1924. — *On some Principles of Stelar Morphology.* (Recueil des Travaux botaniques néerlandais, vol. XXI, Amsterdam).
- POTONIE, H. et BERNARD, Ch., 1904. — *Flore dévonienne de l'étage H de Barrande.* (Leipzig, pp. 1-68).
- READ, C. B., 1938. — *Some Psilophytales from the Hamilton group in western New-York.* (Bull. Torrey Bot. Club 65, pp. 599-606).
- READ, C. B. and CAMPBELL, G., 1939. — *Preliminary account of the New Albany Shale flora.* (The Amer. Mid. Naturalist, vol. 21, January-May, University of Notre-Dame, Indiana).
- RENAULT, T., 1893. — *Etudes des Gîtes Minéraux de la France, Bassin Houiller et Permien d'Autun et Epinal.* (Fasc. 4, 2^e partie, Impr. Nat., Paris).
- SAHNI, B., 1918. — *On the branching of the Zygopteridean Leaf, and its Relation to the Probable « Pinna » Nature of Gyropteris sinuosa, Goeppert.* (Ann. of Bot., vol. XXXII, n^o CXXVII, pp. 369-379, 3 fig.).
- 1919. — *On an Australian specimen of Clepsydropsis.* (Ann. of Bot., vol. XXXIII, n^o CXXIX, pp. 81-92, pl. IV).
- 1923. — *The ontogeny of vascular plants and the theory of recapitulation.* (Presidential Address). (J. Indian Bot. Soc., vol. 4, pp. 202-216, Madras).
- 1928. — *On Clepsydropsis australis, a Zygopterid Tree-Fern with a Tempskyalike False Stem, from the Carboniferous Rocks of Australia.* (Phil. Trans. Roy. Soc. of London, Ser. B., vol. 217, pp. 1-37, plates 1-6).
- 1930. — *On Asterochlaenopsis, a new Genus of Zygopterid Tree-Ferns from Western Siberia.* (Phil. Trans. Roy. Soc. of London, Ser. B, vol. 218, pp. 447-471, Plates 49-51).
- 1932. — *On the genera Clepsydropsis and Cladoxylon of Unger, and on a new Genus Austroclepsis.* (The New Phytologist, vol. XXXI, n^o 4, Cambridge).
- SCHENK, A., 1889. — *Ueber Medullosa Cotta und Tubinaulis Cotta.* (Abk. k. Sächs. Ges. Wiss. (Math.-phys. Kl.), vol. 15, pp. 523-557, Leipzig).
- SCHMALHAUSEN, J., 1894. — *Ueber Devonischen Pflanzen aus dem Donetz Becken.* (Mém. Comité géologique, vol. VIII, n^o 3, Saint Petersburg, pp. 1-36, pl. I-II).

- SCOTT, D. H., 1920. — *Studies in Fossil Botany*. (3^e édit.). Part. I, London.
- SEWARD, A. C., 1910. — *Fossil Plants*. (vol. 2), Cambridge. Ed. University Press, 624 pages.
- SOLMS-LAUBACH, H., Graf zu 1896. — *Ueber die seinerzeit von Unger beschriebenen Strukturbietenden Pflanzreste des Unterkulm von Saalfeld in Thüringen*. (Abh. d. Kgl. Preuss, Geol. Landesanstalt, neue Folge, Heft 23, Berlin).
- STENZEL, K. G., 1889. — *Die Gattung Tubicaulis Cotta*. (Bibliotheca botanica, Heft 12, pp. 1-50, Cassel).
— 1896. — *Nachträgliche Bemerkungen zur Gattung Tubicaulis Cotta*. (Botanische Zeitung, 54, Jahrgang, 1. Abt., pp. 27-31).
- STOCKMANS, F., 1948. — *Végétaux du Dévonien Supérieur de la Belgique*. (Mém. Mus. roy. Hist. Nat. Belgique, n° 110, Bruxelles, pp. 1-85, pl. I-XIV).
- STUR, D., 1875-1877. — *Die Culmflora des Mährisch-schlesischen Dachschiefers*. (Abh. K. G. Geol. Reichsanst. Wien, 8).
- TANSLEY, A. G., 1907. — *Lectures on the Evolution of the Filicinean Vascular system*. (New Phytologist).
- THOMSON, P. W., 1939. — *Vorläufige Mitteilung über die fossile Devonflora in Estland*. (Beitr. Kde. Estland, Naturw. R. 1).
— 1940. — *Beitrag zur Kenntnis der fossilen Flora des Mitteldevons in Estland*. (Loodusuur. Selt. Arnand. 45, 1938).
- UNGER, F., 1856. — (In Richter u. Unger), *Beitrag zur Palaeontologie des Thüringer Waldes*. (Denkschriften d. k. Akad. d. Wiss. Wien (Math.-Naturwiss. Kl), vol. 2, pp. 53-100, Wien).
- ZALESSKY, M., 1937. — *Sur les végétaux dévoniens du versant oriental de l'Oural et du bassin de Kousnetz*. (Palaeontographica, Moscou-Leningrad, pp. 5-42, pl. I-IX).
- ZEILLER, R., 1909. — *Revue des Travaux de Paleontologie végétale (1901-1906)*. (Rev. Gen. Bot., vol. XII, XXII).
- ZIMMERMAN, W., 1938. — *Phylogenic*. (In Verdoorn, Fr. Manual of Pteridology, The Hague).

EXPLICATION DES PLANCHES

Les planches I à XI ont été exécutées grâce à un subside accordé par la Commission aux Publications de la Fondation Universitaire.

A l'exception des échantillons représentés figures 10 et 18, figures 12, 13 et 14, les spécimens figurés appartiennent à l'Université de Liège, Belgique, et sont déposés dans les collections du Service de la Paleontologie Végétale.

Sauf indication, les photos sont sans retouche.

PLANCHE I

Rhacophyton zygopteroides Leclercq. Tige et frondes végétatives

FIG. 1. — Fragment de tige — T. — traversant une plaque de schiste dans son épaisseur. Elle est entourée de 14 frondes végétatives. Cinq d'entre-elles sont en connexion (texte page 9).

F.v. = Fronde avec pennes et pinnules.

F.v. 27 = Quelques pinnules de la 27^e fronde, située sur un plan inférieur.

R.a. = Racine adventive.

19 a. = Niveau de l'inclusion n° 19 reproduite figure 32.

Spécimen n° N. 3992 — grandeur nature.

PLANCHE II

Rhacophyton zygopteroides Leclercq.

FIG. 2. — Portion de tige — T. — entourée de 21 frondes végétatives ; onze d'entr'elles sont en connexion (texte page 10).

T. = Tige.

T'. = Prolongation de la tige, conservée sur les contre-empreintes, figures 3 et 4, planche III.

F.v. = Fronde végétative.

F.f. = Fronde fertile : portion inférieure.

p.P. = Paire de pennes.

R.a. = Grosse racine adventive.

r. = Petite racine adventive.

62 = Niveau de l'inclusion n° 62, reproduite figure 30.

Spécimen n° Y. 3939 — grandeur nature.

PLANCHE III

Rhacophyton zygoteroides Leclercq.

FIG. 3. — Contre-empreinte de la figure 2, planche II (texte page 10).

T. = Tige ; prolongement du tronçon conservé sur la figure 2. La tige s'enfonce dans le sédiment.

F.v. = Frondes végétatives.

p.P. = Paire de pennes (contre-empreinte du nœud marqué « p.P. » sur la fronde fertile de la figure 2).

R.a. = Racine adventive.

Spécimen n° Y. 3941 — grandeur nature.

FIG. 4. — T. = Prolongation de la tige du spécimen représenté figure 3 et retrouvé sur l'autre face de la plaque de schiste (texte page 10).

b. = Apparence de bifurcation (?).

o. = Organe de nature indéterminée.

42 et 69 = Niveaux d'inclusions reproduites figures 27 et 25.

Spécimen n° Y. 3941 — grandeur nature.

FIG. 5. — Détail de la figure 3 vu au grossissement 2 (texte page 10).

R. = Rachis de la fronde.

B. = Base coalescente d'une paire de pennes, de la fronde fertile s'enfonçant dans le schiste.

Spécimen n° Y. 3941

× 2.

PLANCHE IV

Rhacophyton zygoteroides Leclercq.

FIG. 6. — Deux frondes végétatives portant 21 et 22 pennes (texte page 10). Les 14^e, 16^e et 20^e frondes ont été numérotées. Pinnules, profondément divisées (incomplètes), (texte page 11).

R.a. = Racine adventive.

16 = Niveau de l'inclusion reproduite figure 31.

Spécimen n° R. 3927 — grandeur nature.

FIG. 7. — Contre-empreinte de la fronde de droite (textes pages 11 et 12), représentée figure 6. Elle est limitée aux frondes 16 à 20.

P. 16 = Seizième penne.

P. 20 = Vingtième penne.

p.c. = Pinnule catadrome à symétrie bilatérale.

Spécimen n° R. 3926 — grandeur nature.

FIG. 8. — Région de la figure 7, grossie × 2 (texte page 11).

P. 20 = Penne montrant deux pinnules normales partiellement conservées et la pinnule catadrome à symétrie bilatérale — p.c.

PLANCHE V

R. zygoteroides Leclercq — *R. condrusorum* Crepin — *R. mirabile* (Nathorst) Leclercq.

FIG. 9. — *R. zygoteroides* Leclercq. 27^e fronde végétative du spécimen reproduit planche I, portant sur plusieurs pennes, des pinnules terminales réduites en dimension et en segmentation (texte page 11).

R.a. = Racine adventive.

Spécimen n° N. 3992 — grandeur nature.

FIG. 10. — *R. condrusorum* Crepin. (Musée Royal Histoire Naturelle de Belgique). Fronde fertile constituée de six nœuds et montrant la disposition alternante des paires de penes (texte page 19).

Aux nœuds 2 et 4, le rachis passe au-dessus des penes ; aux nœuds 3 et 5, il passe sous elles.

R.I. = Rachis primaire.

P.I. = Penne.

B. = Petite plaque représentant la base coalescente des penes brisées.

pe. = Pédicelle des systèmes sporangifères rejetés accidentellement en arrière.

Spécimen n° 12.544 — grandeur nature.

FIG. 11. — *R. zygopteroides* Leclercq. Système sporangifère dégagé, montrant le dispositif en dichotomies successives, la forme courbe d'un des organes porteur de sporanges, et le bec sinusoidal qui termine les sporanges (texte pages 13, 15 et 16).

Photo retouchée.

Spécimen n° G.II'. 3957.

× 2.

FIG. 12. — *R. mirabile* (Nathorst) Leclercq. Spécimen montrant après dégagement, l'organisation du système sporangifère en deux masses distinctes (texte page 21).

Spécimen n° 6527 — grandeur nature.

(Geological Survey de Londres).

FIG. 13. — Région de la figure 12, grossie × 2. Le pédicelle sporangifère après une première dichotomie très ouverte, amorce une nouvelle bifurcation de chacun des bras (comparer avec les figures 16 et 17).

FIG. 14. — *Rhacophyton mirabile* (Nathorst) Leclercq. Spécimen reproduit par Nathorst (1902, planche I, figure 35). Le dégagement auquel l'échantillon a été soumis permet de suivre les courtes et nombreuses divisions dichotomiques du dispositif sporangifère (texte page 2).

× 2.

(Musée d'Histoire Naturelle de Suède, Service de la Paleobotanique, Stockholm).

PLANCHE VI

R. zygopteroides Leclercq et *R. condrusorum* Crepin.

FIG. 15. — *R. zygopteroides* Leclercq. Portion fertile de 15 cm de longueur portant huit nœuds. Contre-empreinte de la figure 16 (texte page 13).

P.I. = Pennes de premier ordre.

p.e. = Pédicelle en rétroversion sur sa position normale.

N.4 = Nœud 4. A comparer avec le nœud inférieur de la figure 16.

B. = Base coalescente d'une paire de penes dont une, P.I., est conservée sur 11,5 cm de longueur.

28 et 49 = Niveaux des inclusions n°s 28 et 49 reproduites figures 45 et 47.

Spécimen n° Z. 3943 — grandeur nature.

FIG. 16. — *Rhacophyton zygopteroides* Leclercq. Empreinte de la figure 15 (texte page 12). Le nœud inférieur se superpose au nœud 4 de la figure 15. Il montre en connexion avec le rachis de la fronde, une paire de penes P.I. reliées entre elles par la coalescence de leur base.

S. = Sporangies.

pe. = La penne de gauche porte un système sporangifère, dont le pédicelle montre la première bifurcation.

p.2. = Pennes de deuxième ordre insérées sur les penes d'une paire.

21 = Niveau de l'inclusion n° 21, reproduite figure 51.

Spécimen n° Z. 3942 — grandeur nature.

FIG. 17. — *Rhacophyton zygoteroides* Leclercq. Paire de penes fertiles détachée, montrant la position des deux systèmes sporangifères (texte pages 13 et 14).

pi. = Une des deux pinnules, partiellement conservée, a été reconstituée. La position de la deuxième pinnule est indiquée par la base de celle-ci.

Spécimen N.G2. 3950 — grandeur nature.

FIG. 18. — *Rhacophyton condrusorum* Crepin. (Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique). Ce spécimen est représenté par Gilkinet (1922), planche IV, figure 20. Il reproduit une organisation identique à celle du nœud inférieur de la figure 16 (texte pages 18 et 19).

P.I. = Penes dressées, largement coalescentes à la base (B) portant sous elles, symétriquement disposées, deux systèmes sporangifères (S) dont les pédicelles (pe) sont en partie recouverts de sédiment.

Spécimen n° 7957 — grandeur nature.

PLANCHE VII

Rhacophyton zygoteroides Leclercq.

FIG. 19. — Quatre paires de penes fertiles détachées du rachis reproduisant le même dispositif que celui de la figure 16 (texte page 12).

Spécimen n° F. 3932 — grandeur nature.

FIG. 20. — Paire de penes stériles détachées de leur rachis (texte page 14).

P.I. = Penes soudées l'une à l'autre par une complète coalescence de leur base.

P.II. = Penes de deuxième ordre disposées alternativement, montrant la base d'insertion d'organes de troisième ordre (probablement des pinnules réduites).

pi. = Rudiment de pinnule.

Spécimen n° X. 3946 — grandeur nature.

FIG. 21. — Contre-empreinte de la figure 20 (texte pages 14 et 15).

P.II. = Penes de deuxième ordre conservées sur des longueurs plus grandes.

i. = Organes de troisième ordre (pinnules réduites ?) dont les insertions ont été retouchées pour les rendre plus visibles.

pi. = Base de pinnules. Une d'entre-elles a été reconstituée.

p.c. = Position des pinnules catadromes à symétrie bilatérale et correspondant à l'emplacement des systèmes sporangifères sur la paire de penes fertiles.

Spécimen n° X. 3945 — grandeur nature.

FIG. 22. — Pinnule catadrome. Son dégagement a nécessité la destruction d'une partie du bouclier des bases coalescentes qui la recouvrait (texte page 15).

p.c.1 = La moitié gauche de la pinnule est conservée presque complètement.

p.c.2 = Position de la seconde pinnule catadrome.

B. = Base coalescente de la paire de penes, partiellement détruite.

Spécimen n° X. 3945.

× 2.

Photo retouchée.

PLANCHE VIII

Rhacophyton zygoteroides Leclercq. Anatomie de la Tige

FIG. 23. — Fragment de fronde stérile avec deux paires de pennes en connexion (texte page 15).
La paire intermédiaire insérée à gauche n'est pas conservée.

P.I. = Paire de pennes réunies par une large base.

Spécimen n° X. 3932 — grandeur nature.

FIG. 24. — Fragment de fronde stérile, dont une des deux paires en connexion montre particulièrement bien la réunion des deux pennes à la base (B) (texte page 15).

Spécimen n° 3923 — grandeur nature.

FIG. 25. — Tige. Section transversale provenant du spécimen figuré planche III, figure 4 (texte pages 25 et 26).

z.i. = Zone interne.

z.ex. = Zone externe.

P.s. = Pièces sortantes à différents stades d'émission.

Inclusion n° 69.

× 14.

FIG. 26. — Tige. Section transversale (texte pages 25 et 26).

z.i. = Zone interne.

z.e. = Zone externe.

P.s. = Pièce sortante, libérée, coupée obliquement.

Inclusion n° 23.

× 14.

FIG. 27. — Tige. Section transversale provenant du spécimen figuré planche III, figure 4 (texte pages 25 et 26).

P.s. = Trois traces foliaires visibles dont deux en formation, et une libérée, mais partiellement conservée.

Inclusion n° 42.

× 14.

FIG. 28. — Région de la figure 26 agrandie. Trace foliaire, libérée, coupée obliquement.

Inclusion n° 23.

× 43.

FIG. 29. — Racine diarque (texte page 31).

Inclusion n° 20.

× 14.

PLANCHE IX

Rhacophyton zygoteroides Leclercq. — *Frondes végétatives (anatomie)*

FIG. 30. — Section transversale d'un rachis primaire, située à 5 mm de la base de la fronde (texte page 27).

px. = Pointement de protoxylème.

Fragment prélevé sur le spécimen figuré planche II au niveau du trait n° 62.

Inclusion n° 62.

× 43.

FIG. 31. — Section transversale d'un rachis primaire situé à 45 mm de la base de la fronde (texte page 27). Fragment prélevé sur le spécimen représenté planche IV, figure 6 au niveau du trait n° 16.

B.p. = Boucle périphérique.

P.s. = Pièce sortante en forme d'axe destinée à une penne.

tr. = Files radiales de trachéïdes.

Inclusion n° 16.

× 43.

FIG. 32. — Section transversale d'un rachis primaire, située à 95 mm de la base de la fronde (texte page 27). Fragment prélevé sur le spécimen figuré planche I, au niveau du trait n° 19a.

B.p.g. = Boucle périphérique, se refermant (côté gauche).

B.p.d. = Boucle périphérique ouverte (côté droit).

P.s.g. = Pièce sortante gauche libérée, partiellement conservée.

P.s.d. = Pièce sortante venant de se détacher du faisceau mère. Elle a la forme d'un arc légèrement ouvert.

Inclusion n° 19a.

× 43.

FIG. 33. — Section transversale d'un rachis primaire à un niveau élevé sur la fronde (texte page 28).

R.r. = Renflement récepteur.

B.p.g. = Boucle périphérique ouverte (côté gauche).

B.p.d. = Boucle périphérique fermée extérieurement par une rangée de trachéïdes.

P.s.g. = Pièce sortante en forme d'arc (côté gauche).

P.s.d. = Pièce sortante libérée ayant condensé ses éléments en une petite masse bombée sur le bord postérieur.

px. = Pointement de protoxylème.

Inclusion n° 44.

× 43.

FIG. 34. — Spécimen de la figure 33 reproduit au grossissement 14.

FIG. 35. — Spécimen de la figure 32 reproduit au grossissement 14.

FIG. 36. — Trace foliaire d'une penne végétative (texte page 28).

Inclusion n° 32a.

× 43.

FIG. 37. — Spécimen de la figure 36 agrandi (texte page 28). Trace foliaire d'une penne végétative montrant deux états successifs du mode d'émission des faisceaux destinés aux pinnules.

P. = Trace foliaire de la penne végétative. La forme en arc est à peine indiquée.

P.s.a. = Pièce sortante antérieure, en formation.

P.s.p. = Pièce sortante postérieure, sur le point de se détacher. Elle présente une forme en arc, avec concavité tournée vers la pièce mère.

px. = Pointement de protoxylème.

Inclusion n° 32a.

× 130.

PLANCHE X

Rhacophyton zygoteroides Leclercq. — *Fronde fertile : portion stérile (anatomie)*

FIG. 38. — Section transversale d'un rachis primaire (texte page 29).

R.r. = Renflement récepteur.

B.p.g. = Boucle périphérique fermée (côté gauche).

B.p.d. = Boucle périphérique ouverte (côté droit).

s.c. = Solution de continuité reliant les deux boucles.

P.s. = Pièce sortante.

Inclusion n° 17 (face inférieure).

× 14.

FIG. 39. — Région de la figure 38 vue au grossissement 43. Pièce sortante incomplète en forme d'arc largement ouvert (texte page 30) et à concavité tournée vers la pièce mère.

Elle est constituée de files de trachéïdes de 6 à 7 éléments.

px. = Pointement de protoxylème.

FIG. 40. — P.s. = Pièce sortante en formation (texte page 30).

B.p. = Boucle périphérique.

tr. = Files de trachéïde constituées de 11 éléments.

m. = Accident de minéralisation.

Inclusion n° 22.

× 43.

FIG. 41. — Section transversale d'un rachis primaire dont le faisceau a été accidentellement ployé, et a subi un décollement des éléments ligneux.

d. = Décollement accidentel.

P.s. = Pièce sortante détachée et allongée.

Inclusion n° 74.

× 43.

FIG. 42. — Région de la figure 41 vue au grossissement 43 (texte page 30).

p.s. = Pièce sortante destinée à une paire de pennes préparant sa division en deux demi-pièces sortantes.

px. = Pointements de protoxylème en position latérale.

FIG. 43. — Section transversale d'un rachis primaire montrant en connexion deux demi-pièces sortantes libérées (texte page 30).

B. = Niveau inférieur dans la coalescence d'une paire de pennes.

d.P.p. = Demi-pièce sortante postérieure.

d.P.a. = Emplacement de la demi-pièce sortante antérieure.

B.p. = Boucle périphérique.

a. = Arrachement.

Inclusion n° 17 (face supérieure).

× 14.

FIG. 44. — Région de la figure 43 vue au grossissement 43.

d.P.p. = Demi-pièce sortante constituée de files de trachéïdes comprenant six rangées d'éléments, et destinée à la penne postérieure d'une paire.

px. = Pointement de protoxylème.

PLANCHE XI

Rhacophyton zygopteroides Leclercq. — *Fronde fertile : portion fertile (anatomie)*

FIG. 45. — Section transversale du rachis primaire de la fronde fertile représentée planche VI, figure 15, au niveau du trait n° 28 (texte page 29).

La portion antérieure du faisceau est détruite.

Inclusion n° 28.

× 14.

FIG. 46. — Spécimen de la figure 45 vu au grossissement 43.

B.p. = Boucle périphérique.

tr. = Files radiales de trachéides bien constituées.

La ligne en traits interrompus reproduit la forme approximative du faisceau.

FIG. 47. — Section transversale du rachis primaire de la fronde fertile représentée planche VI, figure 15, au niveau du trait n° 49 (texte page 29).

Inclusion n° 49.

× 14.

FIG. 48. — Portion gauche du faisceau reproduit figure 50, situé 4 mm plus bas. Elle montre la pièce sortante allongée préparant la division en deux demi-pièces, réalisée sur les figures 49 et 50.

Comparer avec la figure 42, planche X.

P.s. = Pièce sortante.

B.p. = Boucle périphérique.

Inclusion n° 48.

× 43.

FIG. 49. — Section transversale d'un rachis primaire de portion fertile située à un niveau élevé de la fronde (texte page 29).

Inclusion n° 38.

× 14.

FIG. 50. — Spécimen de la figure 49 vu au grossissement 43. Remarquer l'amincissement de la région médiane.

B.p. = Boucle périphérique large et circulaire.

d.P.s. = Pièce sortante, divisée en deux demi-pièces, partiellement conservées.

P.s. = Pièce sortante en formation.

R.r. = Renflement récepteur.

FIG. 51. — Section transversale d'une penne appartenant à une paire fertile. Elle se situe à 25 mm. au-dessus de la réunion des deux penes (texte page 30).

Voir figure 16, planche VI, trait n° 21.

Inclusion n° 21.

× 14.

FIG. 52. — Spécimen de la figure 51, vu au grossissement 43. Remarquer la forme en clepsydre réduite (texte page 31).

R.r. = Renflement récepteur.

B.p.g. = Boucle périphérique se refermant (côté gauche).

B.p.d. = Boucle périphérique largement ouverte (côté droit).

P.s. = Pièce sortante en forme d'arc destinée à une ramification de 3^e ordre, portée sur les paires de penes.

FIG. 53. — Région de la figure 52 vue au grossissement 130.

B.p. = Boucle périphérique ouverte.

P.s. = Pièce sortante en arc de faible courbure, à concavité tournée vers la pièce mère

px. = Pointement de protoxylème.

Comparer cette structure avec celle de la figure 37, planche IX, qui représente au même grossissement la trace foliaire d'une penne végétative.

PLANCHE XII

Reconstitution semi-schématique du port du *Rhacophyton zygoteroides* nov. sp. S. Leclercq.

3/4 grandeur nature.

Voir texte pages 16 et 33.

- T. = Tige.
 - F.v. = Frondes végétatives.
 - F.f. = Fronde fertile.
 - R.a. = Racine adventive.
 - P. = Penne végétative avec pinnules.
 - S. = Système sporangifère.
-

Rapport de M. T. G. HALLE, Premier rapporteur

The primary object of the investigations recorded in this memoir was to study an interesting material of a species belonging to the genus *Rhacophyton* Crepin. But the results of these researches have also caused the whole genus to appear in a new light ; they have even wider bearings by indirectly affecting questions of relationship in other groups of Palaeozoic ferns.

The course of the investigation was chiefly determined by two characteristic features of the fossil material. Thanks to the plant-remains having been deposited *in situ*, careful collecting made it possible to recover specimens of large size, sometimes showing different organs — such as the stem, the adventitious roots and the vegetative and fertile fronds — still in actual connexion. The morphological organization and the habit of the species could thus be reconstructed to an unusual degree of completeness. The other fact was that impregnation with iron hydroxide has occasionally preserved the vascular structure of some of the organs. In the difficult study of these anatomical features, which are not always clearly shown owing to imperfect petrification, Professor Leclercq has used improved methods of embedding brittle fragments, and has in yet other ways displayed great technical skill.

The first part of the memoir contains detailed descriptions and comparative discussions of the external morphology of the various parts. The greatest interest is attached to the peculiar type of branching of the fertile frond and to the manner in which the sporangia are borne. Careful investigation gave the result that the pinnae of these fronds are given off in alternating pairs, each pair corresponding in position to one of the normally (spirally) arranged pinnae of the vegetative frond. The two pinnae of one pair, obviously arising from a precocious bifurcation, are coalescent at the base, and are orientated in a plane at a right angle to that of the mother rachis. The fertile frond was thus shown to have four rows of pinnae instead of the normal two. A similar quadriseriate arrangement of abnormally orientated pinnae is characteristic of a number of genera belonging to the family *Zygopteridaceae*, which is chiefly of Carboniferous age. Our knowledge of this family is mostly derived from anatomical studies of fragmentary petrified material, which gives little information on the external morphology and the habit. It is obviously of great importance that a similar zygopterid branching has now been found to occur in a Devonian fern which is preserved as impressions showing the outward shape of the various organs to an extent unparalleled among the Carboniferous *Zygopteridaceae*.

The investigation of the fertile frond further resulted in the discovery that the sporangia are localized in a very unusual manner. In the upper part of the fertile frond (the lower part is not sporangiferous) each primary pinna carries at its base a remarkably large and repeatedly bifurcating catadrome pinnule which bears the sporangia on its ultimate segments. These « systèmes sporangifères », two of which thus seem to have been hanging down from the coalescent basal part of each pinna-pair in the living plant, evidently gave the species a very distinctive habit.

The successful investigation of the well-preserved material of *Rhacophyton zygoterides* also provided a clue to a better understanding of the morphology of the type-species, *R. condrusorum* Crepin. The most characteristic features of the new species — the paired pinnae and the peculiar localization of the sporangia — could be recognized in material and published illustrations of the less favourably preserved type-species, and thus assumed the rank of generic characters. This discovery in its turn affected the interpretation of another genus, *Cephalopteris* Nath., from the Upper Devonian of Bear Island. That genus had previously been compared with *Rhacophyton condrusorum*, but seemed to be distinguished by its compact clusters of sporangia attached to the pinna-bases in a catadrome and pendent position. That same organization having now been found to be precisely the characteristic feature of *Rhacophyton*, the genus *Cephalopteris* must be discarded and its type-species was consequently included in *Rhacophyton* under the name of *R. mirabile* (Nath.) Leclercq. Thanks to the morphological studies recorded in the memoir the formerly rather featureless genus *Rhacophyton* has thus become well defined and circumscribed, and has moreover been shown to include at least three typical species.

The investigation of the petrified material resulted in important information on the anatomical structure as far as the vascular elements are considered; the more delicate tissues are generally destroyed. Transverse sections of the stem show the wood (central part not preserved) of a roughly starshaped stele, from the rays of which the leaf-traces of the vegetative leaves are given off. The xylem, at first more or less rectangular, soon assumes a clepsydroid form which seems to be maintained almost all through the primary rachis. The first stages of the emission of the leaf-trace of the fertile frond are unknown, but at a higher level the structure here, too, was found to be clepsydroid though somewhat different from that of the sterile frond. Detailed descriptions are given of the upward continuation of the leaf-trace bundles, and especially of the manner in which they emit the vascular strands to the primary and secondary pinnae and the pinnules. As in other similar plants, these features are extremely complicated and cannot very well be explained in a brief review. It must suffice to mention that the vascular structure could be stated to conform to the zygoterid type, and thus confirms the results of the morphological studies. It was further shown that the morphological difference between the sterile and the vegetative leaves is reflected in the anatomical structure; apart from other points of dissimilarity, the ramifications of the leaf-trace bundle of the fertile frond, except the last, are orientated at right angles to the parent vascular strand. From one point of view this

doubly proved difference between the vegetative and the fertile fronds appears as perhaps the most remarkable feature of the species. This dimorphism is indeed so striking that one would find it hard to believe that both kinds of fronds could belong to the same plant, if they had not actually been found in organic connexion. One important aspect of the results of the anatomical investigations could finally be expressed in by stating that both clepsydroid and etapteroid features are combined in the structure of the leaf-traces.

In extensive comparative reviews the relevant characteristics of many other genera of Palaeozoic ferns are analysed in respect to possible relations with *Rhacophyton*. These reviews confirm the conclusion that the genus is a Devonian representative of the *Zygopteridaceae*, though it is not believed to represent a primitive type. Particular attention is paid to the coupling in *Rhacophyton zygopteroides* of two sets of contrasting features, which normally form the basis of the subdivision of the *Zygopteridaceae* into two groups : the *Clepsydridae* and the *Etapteridae*. This unusual combination of characters, to some slight extent paralleled in other groups, is fully discussed in all its bearings on questions of relationships in the *Zygopteridaceae*. While constructions of definite lines of descent are wisely avoided, *Rhacophyton zygopteroides* is held to be most closely related to the *Etapteridae* as a possibly ancestral though by no means primitive form.

It is hoped that the preceding analysis will have demonstrated the high value of Professor Leclercq's researches. The work is indeed an important contribution to our knowledge of a very difficult subject. The history of the investigation of the *Zygopteridaceae* shows that the extremely complicated morphology and anatomy of these plants have given rise to very conflicting opinions among the most competent specialists ; indeed, the views of more than one author have often changed from time to time. It is thus possible that one or other of the interesting facts communicated in this memoir, too, may give rise to a different interpretation in the future. But there can be no doubt whatever that the speedy publication of this remarkable work, including the excellent and absolutely indispensable illustrations, is of great importance to palaeobotany.

Stockholm, May 26th, 1951.

Rapport de M. Etienne ASSELBERGHS, Deuxième rapporteur

La découverte d'un matériel remarquable a permis à M^{lle} Leclercq de présenter une étude détaillée d'une nouvelle espèce *Rhacophyton zygopteroides*, basée sur des empreintes qui montrent diverses portions en connexion et qui ont permis une description morphologique et anatomique. Cette étude, dans laquelle on trouvera aussi une mise au point du genre *Rhacophyton*, a été analysée avec grande compétence par le premier rapporteur qui en a montré l'importance.

Au point de vue sédimentologique, on se trouve devant un cas d'autochtonie remarquable. De plus, l'espèce nouvelle, trouvée dans l'assise d'Evieux du Famennien,

constituant seul le gisement — à l'exception de deux épis — M^{lle} Leclercq conclut qu'on se trouve devant un rare exemple de station botanique pure.

M^{lle} Leclercq nous apporte une contribution importante à nos connaissances paléobotaniques ; aussi, je me range volontiers à l'avis du premier rapporteur et je propose l'impression du texte et des planches dans les Mémoires de la Société Géologique de Belgique.

Louvain, le 9 juin 1951.

Rapport de M. M. LECOMTE, Troisième rapporteur

L'étude détaillée de la morphologie et de l'anatomie d'une espèce de fougère exceptionnellement bien conservée et retrouvée *in situ* dans le Dévonien supérieur de l'Ardenne serait à elle seule d'un intérêt suffisant pour justifier une publication largement illustrée. L'excellente reconstitution de *Rhacophyton zygoteroides* qui a permis de préciser jusqu'à un point rarement atteint les caractères spécifiques d'une forme paléozoïque, est un modèle qui prendra place, à coup sûr, dans la littérature classique.

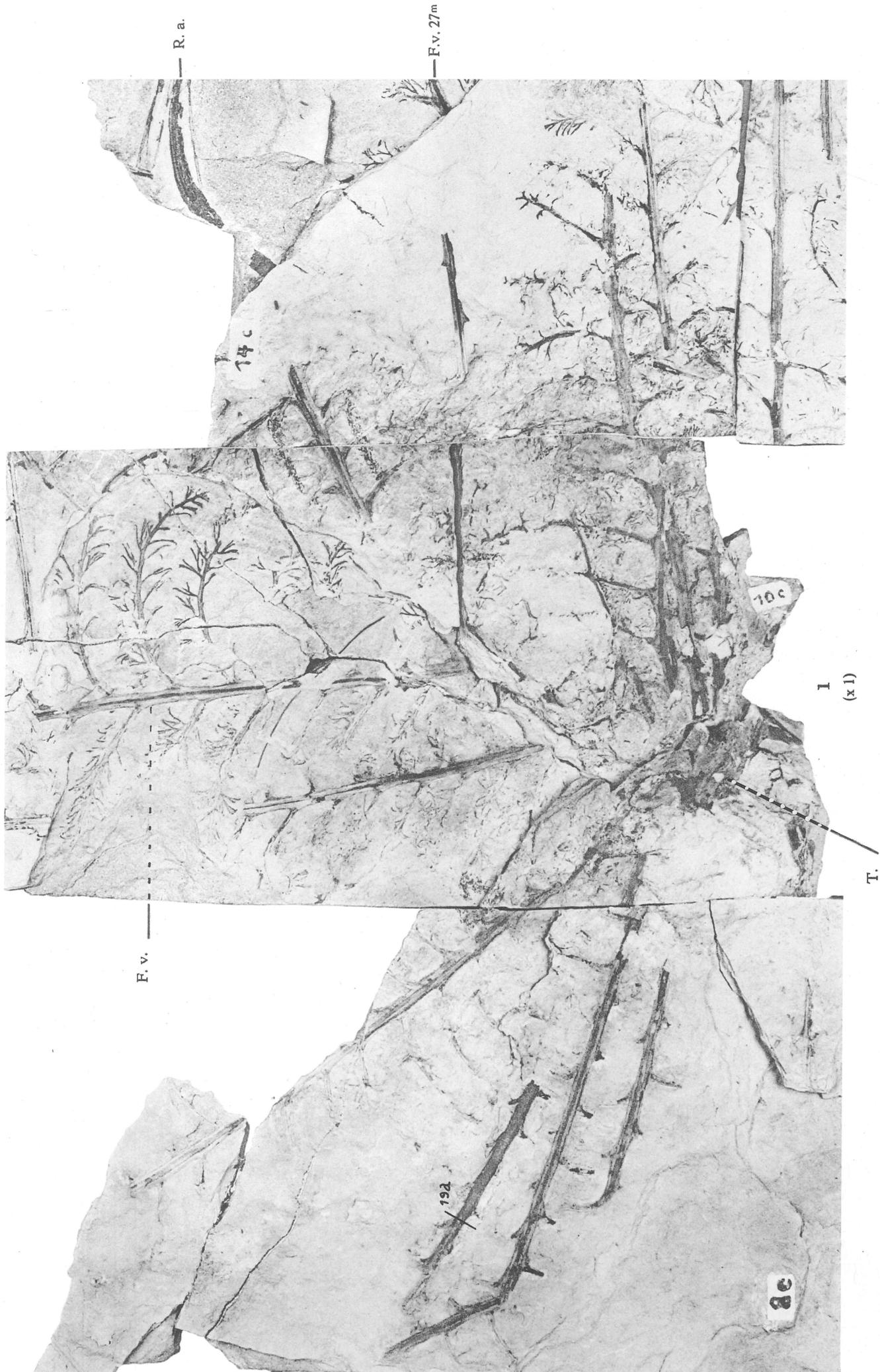
Mais les conclusions auxquelles est arrivé l'auteur au terme d'une recherche remarquable et difficile, dépassent largement le cadre de l'espèce. Elles permettent de dégager les caractères de valeur générique des caractères de valeur spécifique et de donner au genre une diagnose complètement révisée et substantiellement complétée. La confrontation des caractères anatomiques et morphologiques est remarquable et ses résultats constituent, sans aucun doute, une acquisition importante dans la connaissance des flores anciennes : elle comble une lacune qui existait jusqu'à présent entre deux ordres d'observations entre lesquels il était particulièrement délicat d'établir une concordance.

Les résultats obtenus en ce qui concerne la position du genre *Rhacophyton* parmi les *Zygoterideae* et sa situation intermédiaire entre les *Zygoterideae* du Dévonien moyen et les Fougères du Carbonifère ne sont pas les moins importants. Capitale enfin est l'observation réalisée sur une même *Zygoterideae* des deux modes de ramifications qui avaient été regardés jusqu'à présent comme distinctifs de deux familles. La prudence avec laquelle l'auteur, tout en suggérant une opinion personnelle, tire parti de ce fait nouveau, est fort louable et caractérise assez l'esprit dans lequel le mémoire est rédigé.

C'est sans hésitation que je me rallie aux conclusions des deux autres rapporteurs, proposant l'impression du travail avec son illustration dans les Mémoires de la Société Géologique de Belgique.

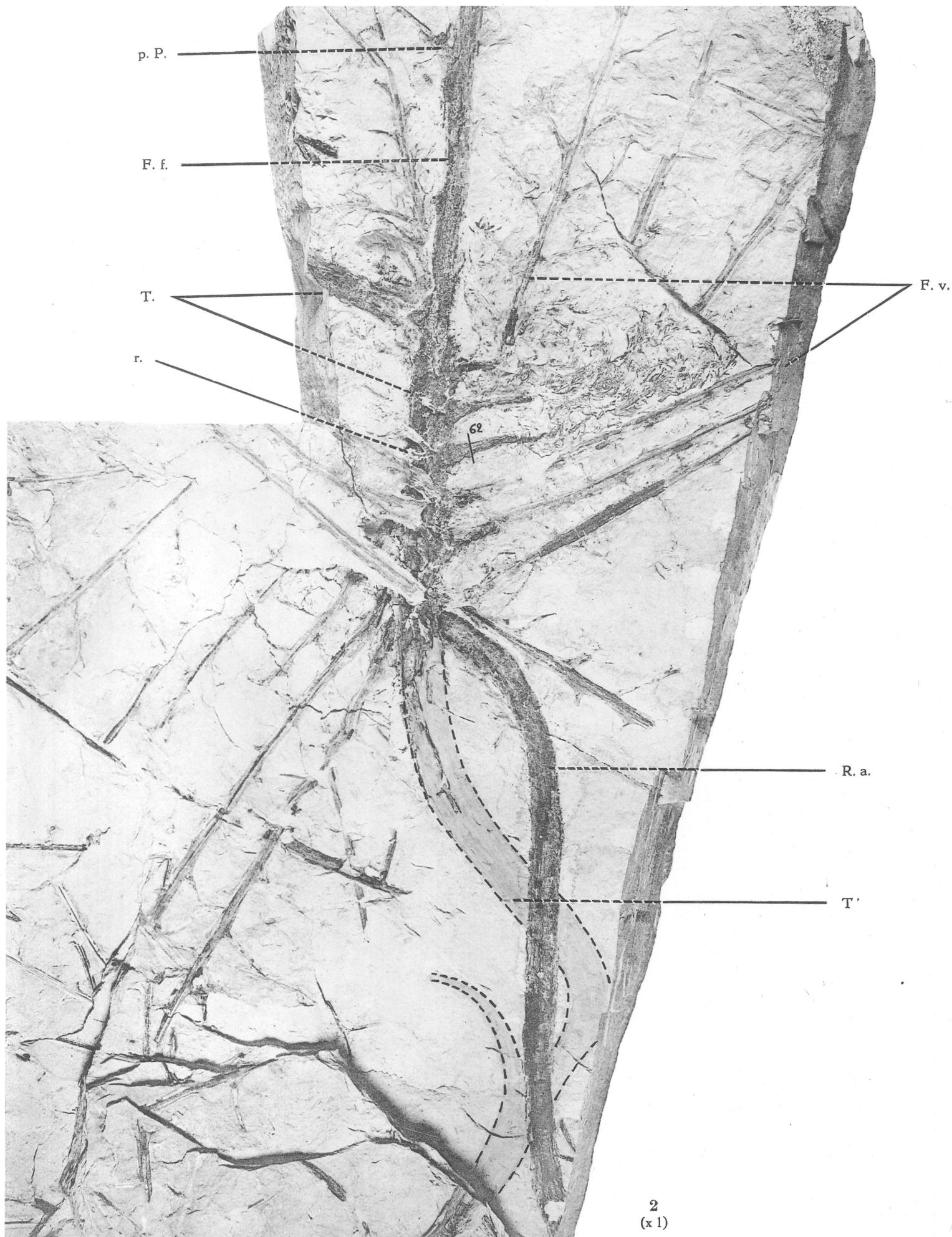
Bruxelles, le 10 juillet 1951.





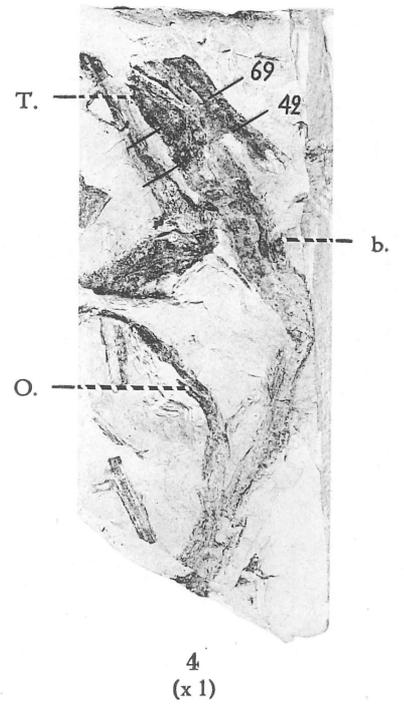
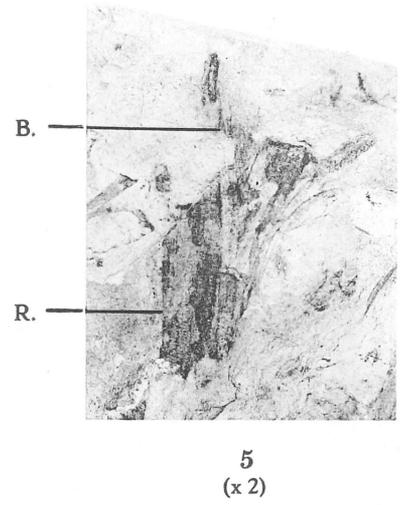
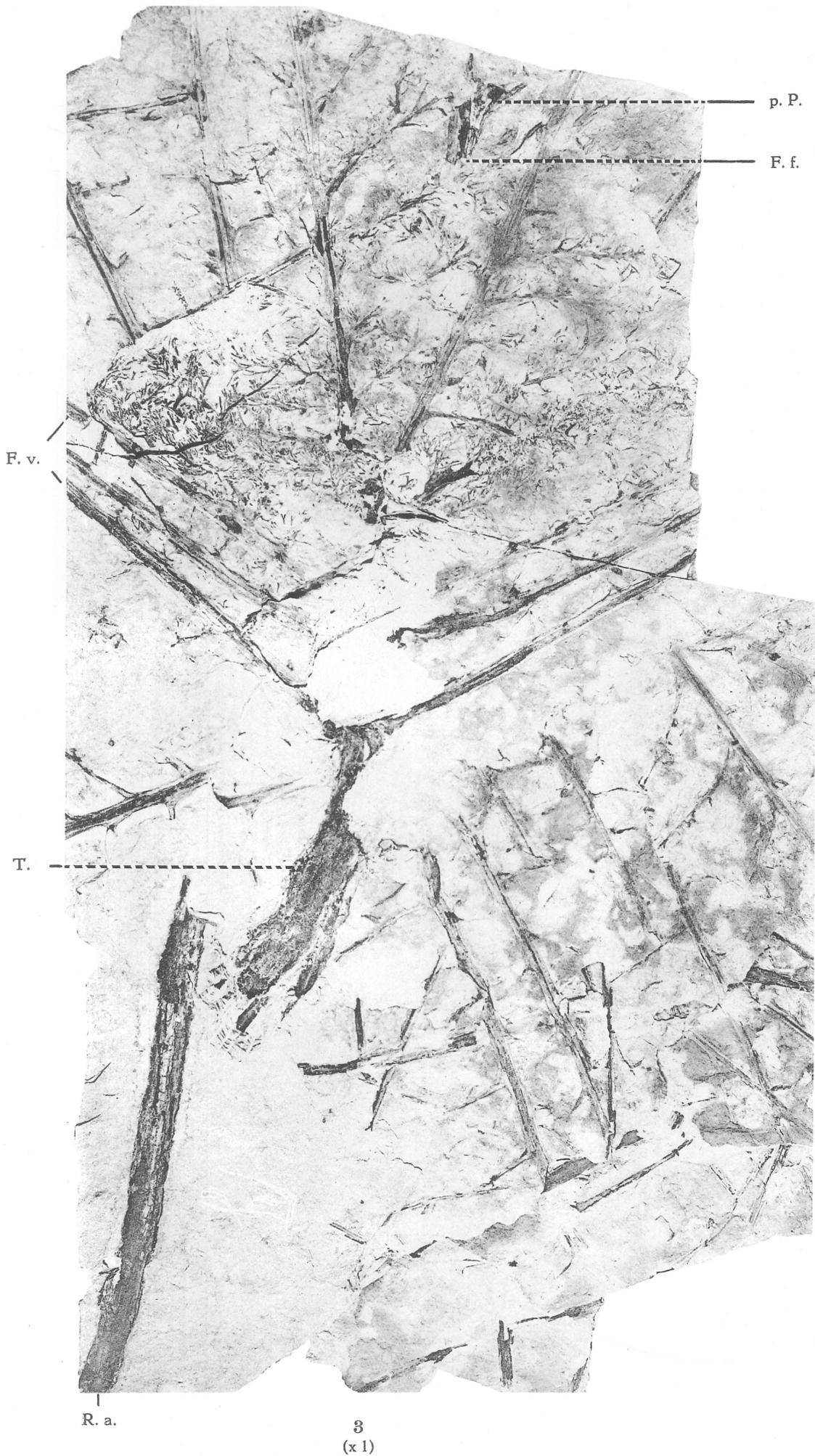
S. LECLERCQ. — Etude Morphologique et Anatomique d'une Fougère du Dévonien Supérieur :
Le Rhacophyton Zygopteroides.





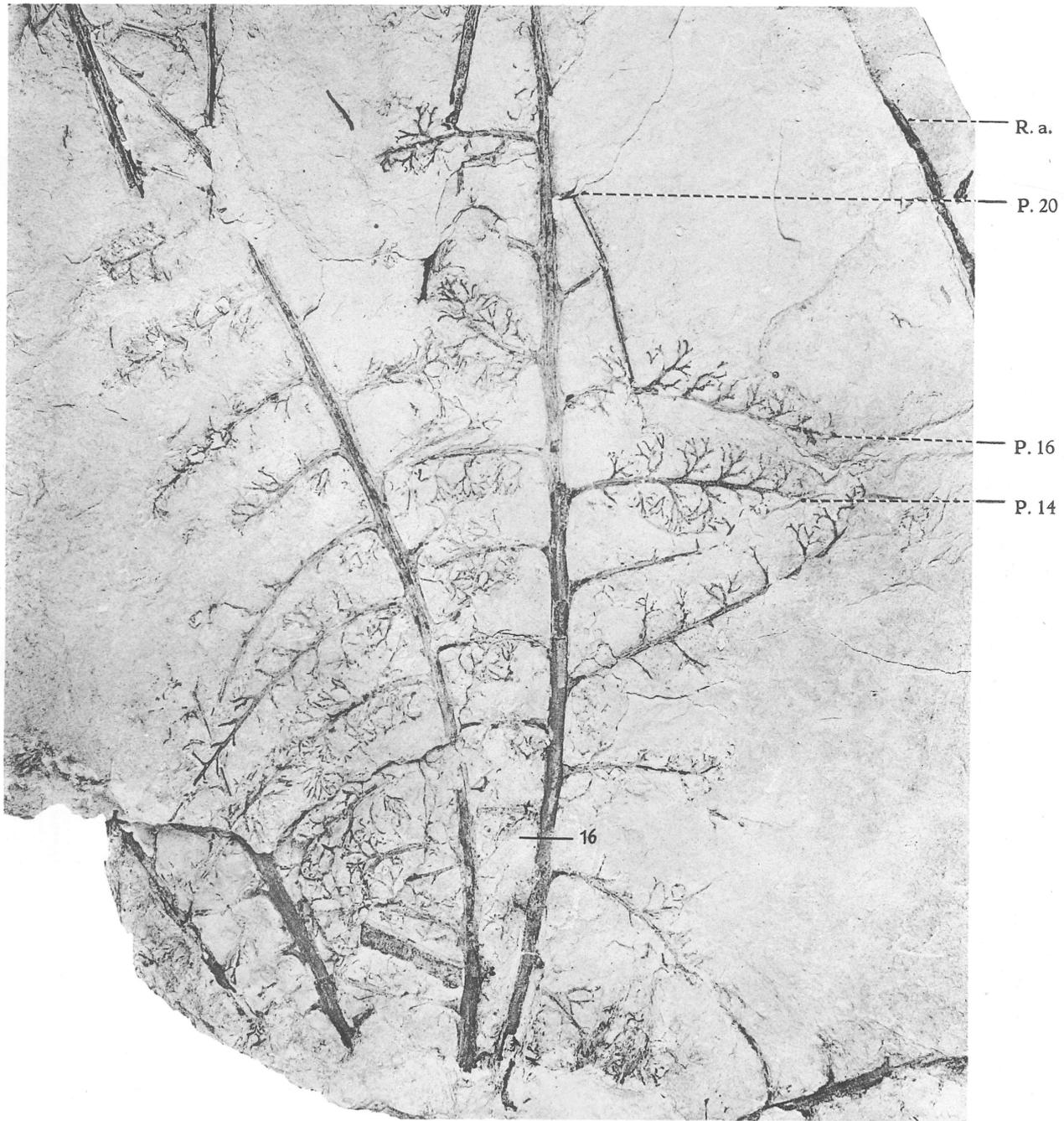
S. LECLERCQ. — Etude Morphologique et Anatomique d'une Fougère du Dévonien Supérieur :
Le Rhacophyton Zygopteroides.



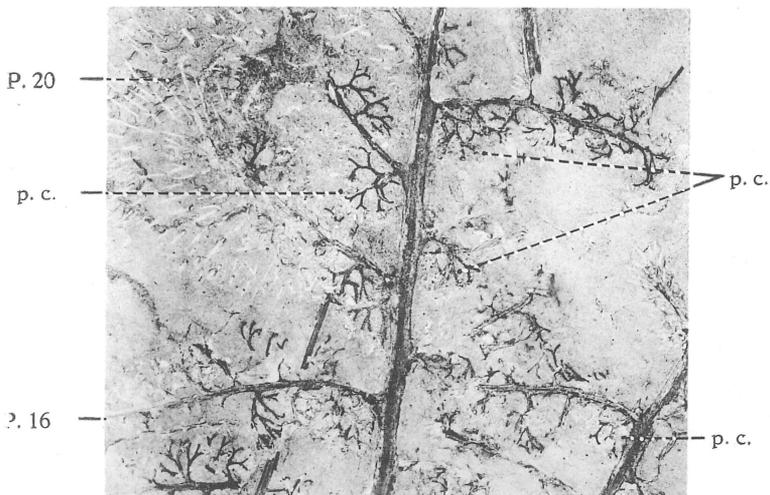


S. LECLERCQ. — Etude Morphologique et Anatomique d'une Fougère du Dévonien Supérieur :
Le Rhacophyton Zygopteroides.

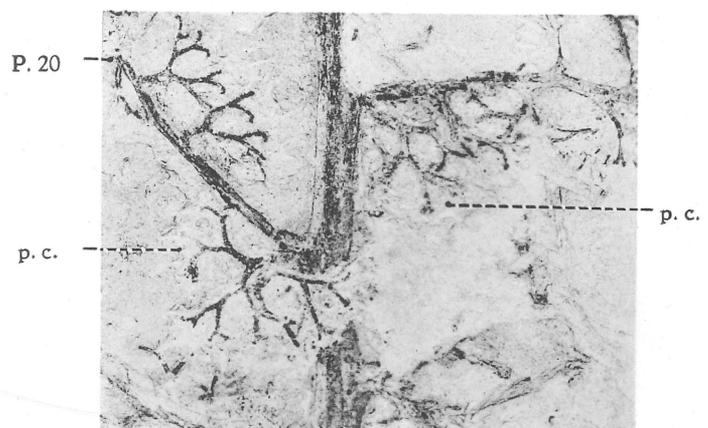




6
(x 1)



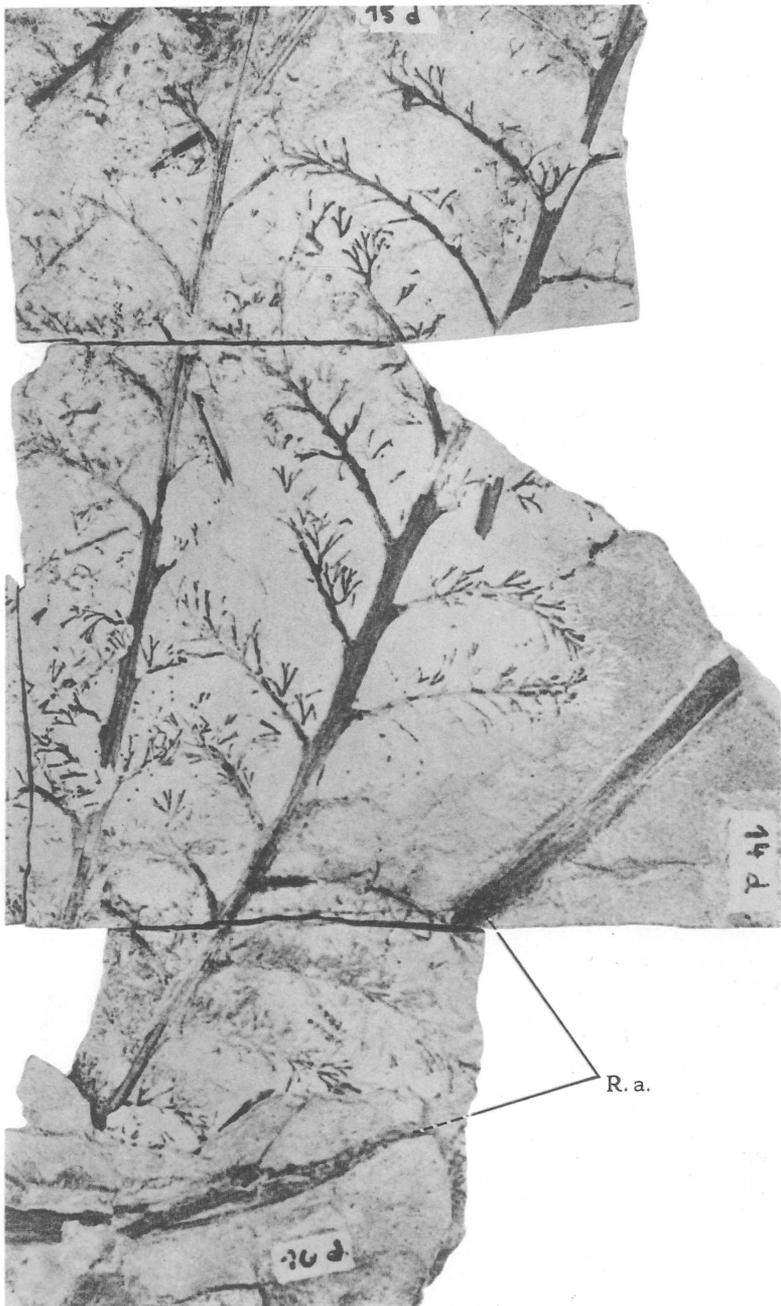
7
(x 1)



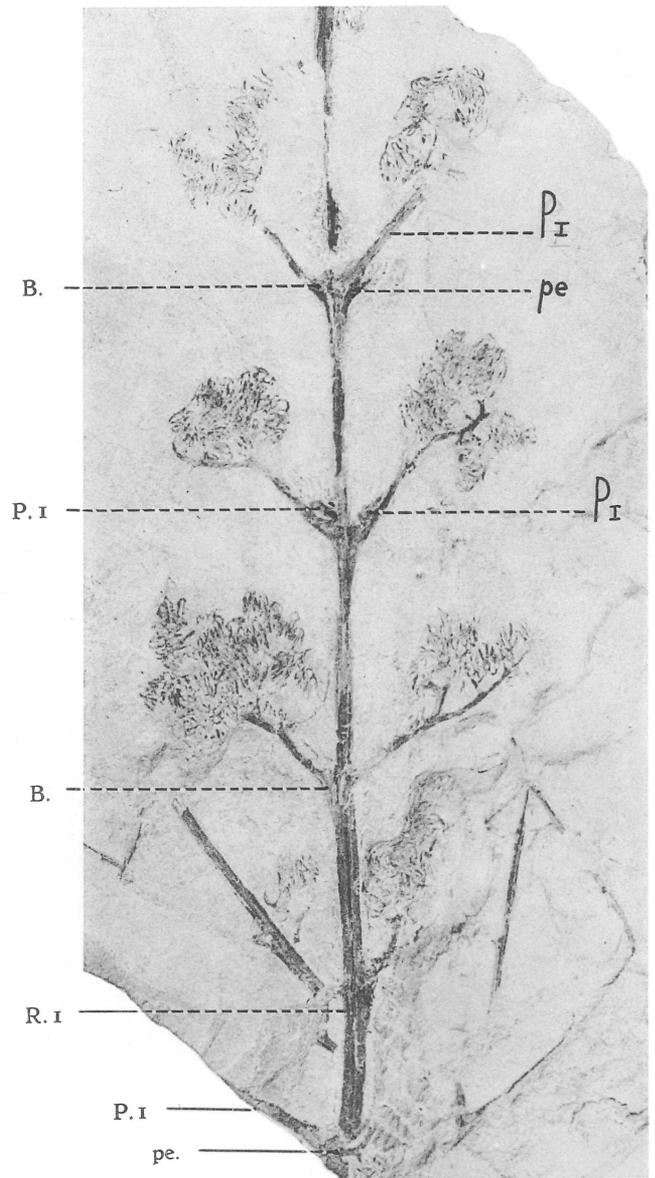
8
(x 2)

S. LECLERCQ. — Etude Morphologique et Anatomique d'une Fougère du Dévonien Supérieur :
Le Rhacophyton Zygopteroides.

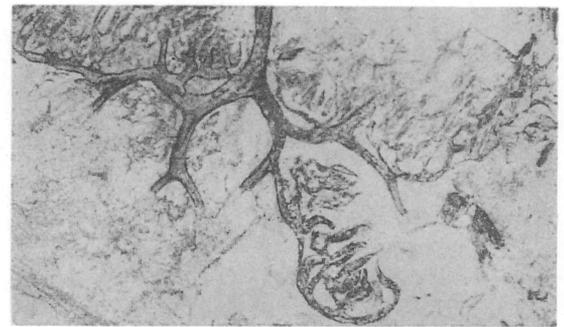




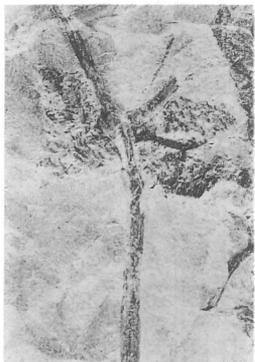
9
(x 1)



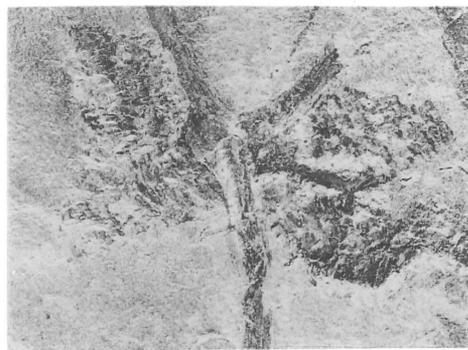
10
(x 1)



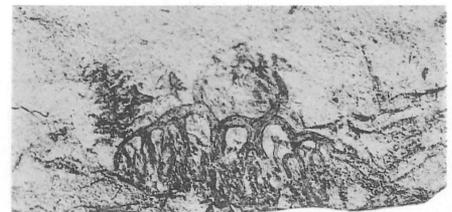
11
(x 2)



12
(x 1)



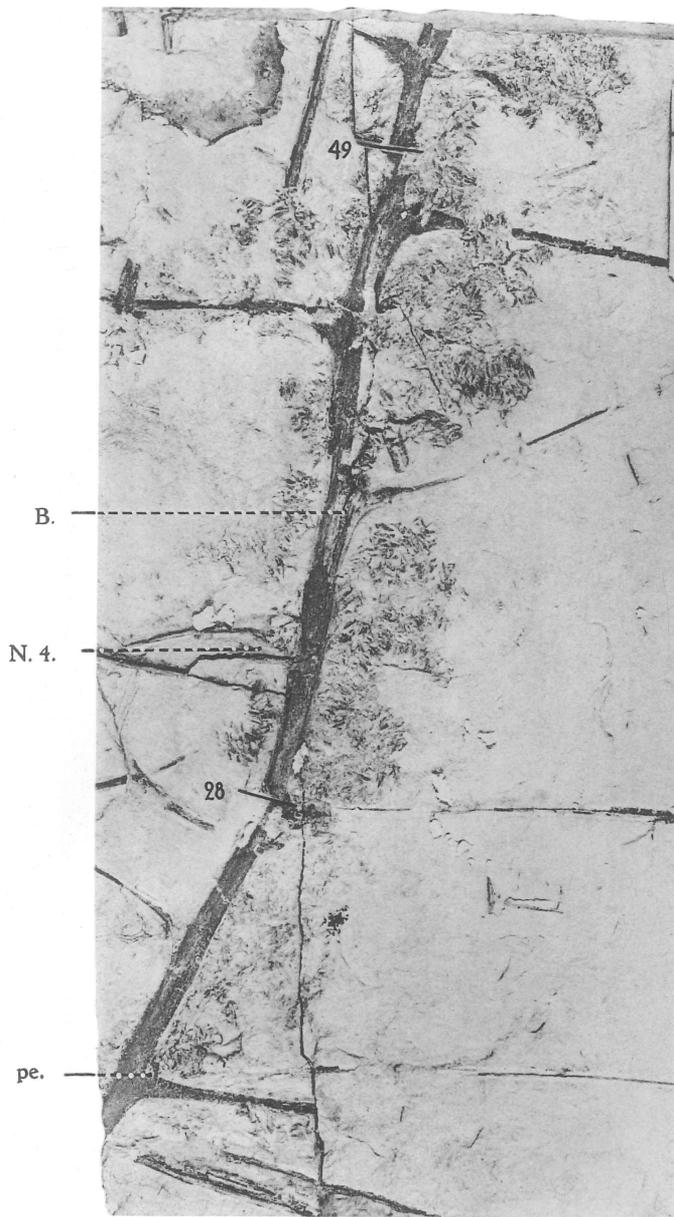
13
(x 2)



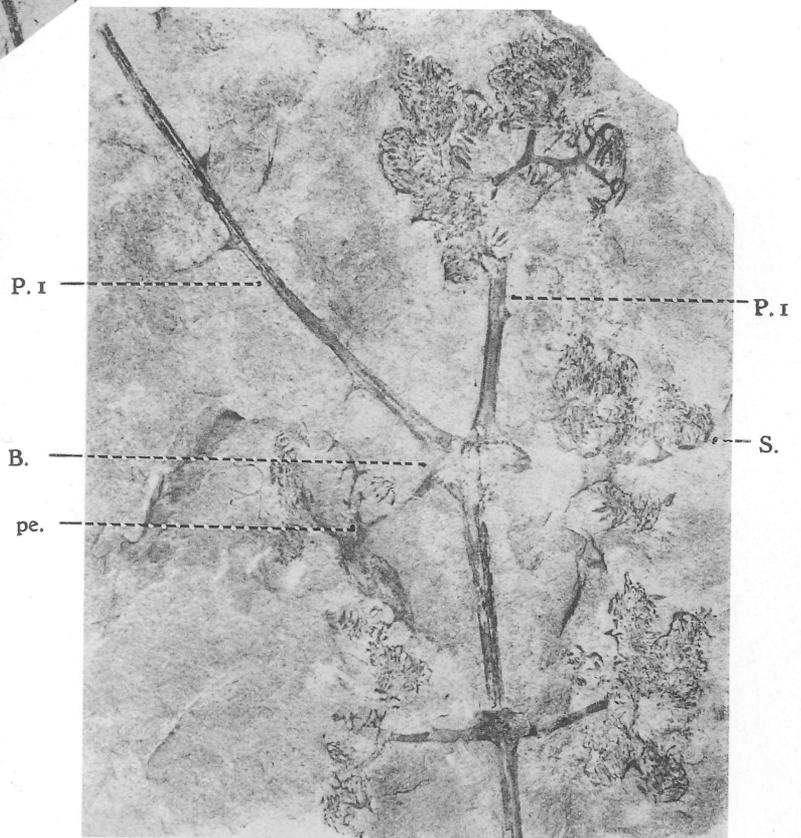
14
(x 2)

S. LECLERCQ. — Etude Morphologique et Anatomique d'une Fougère du Dévonien Supérieur :
Le Rhacophyton Zygopteroides.

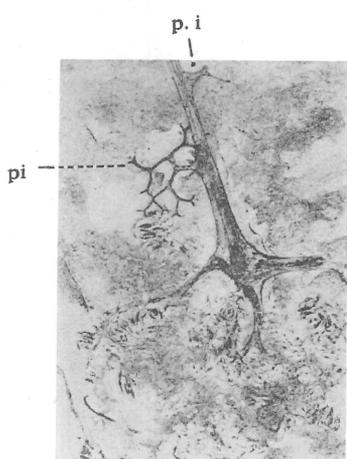




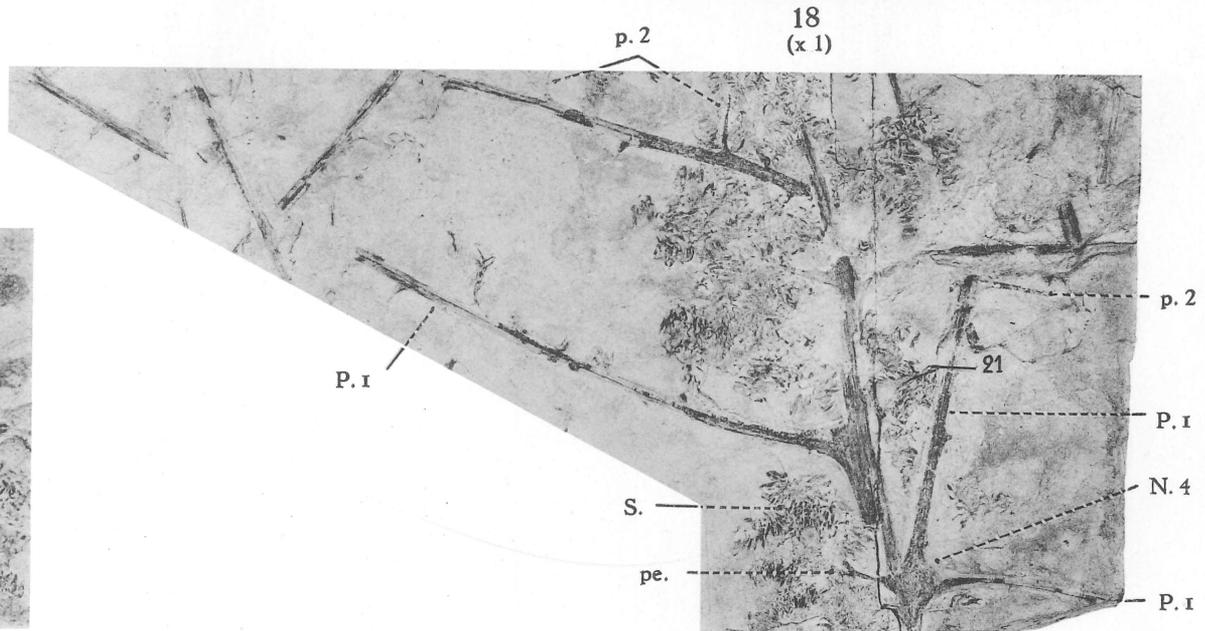
15
(x 1)



18
(x 1)



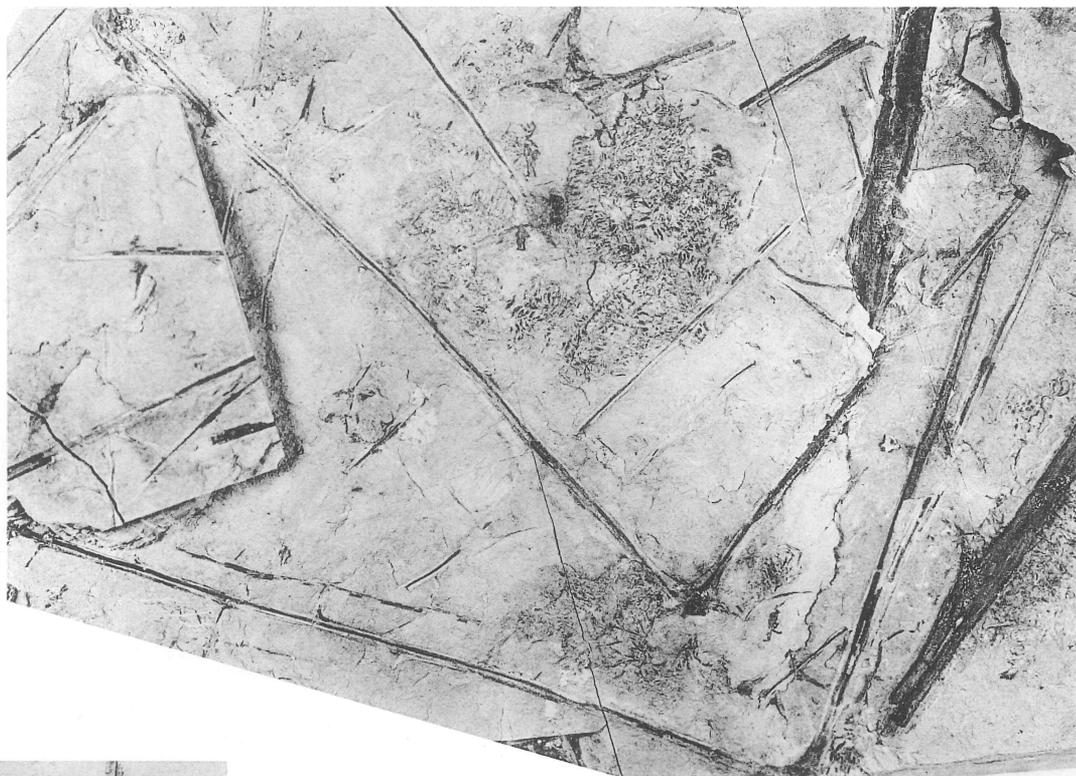
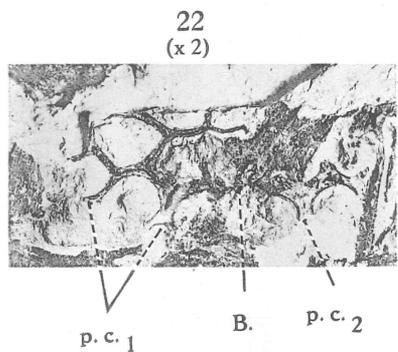
17
(x 1)



16
(x 1)

S. LECLERCQ. — Etude Morphologique et Anatomique d'une Fougère du Dévonien Supérieur :
Le Rhacophyton Zygopteroides.

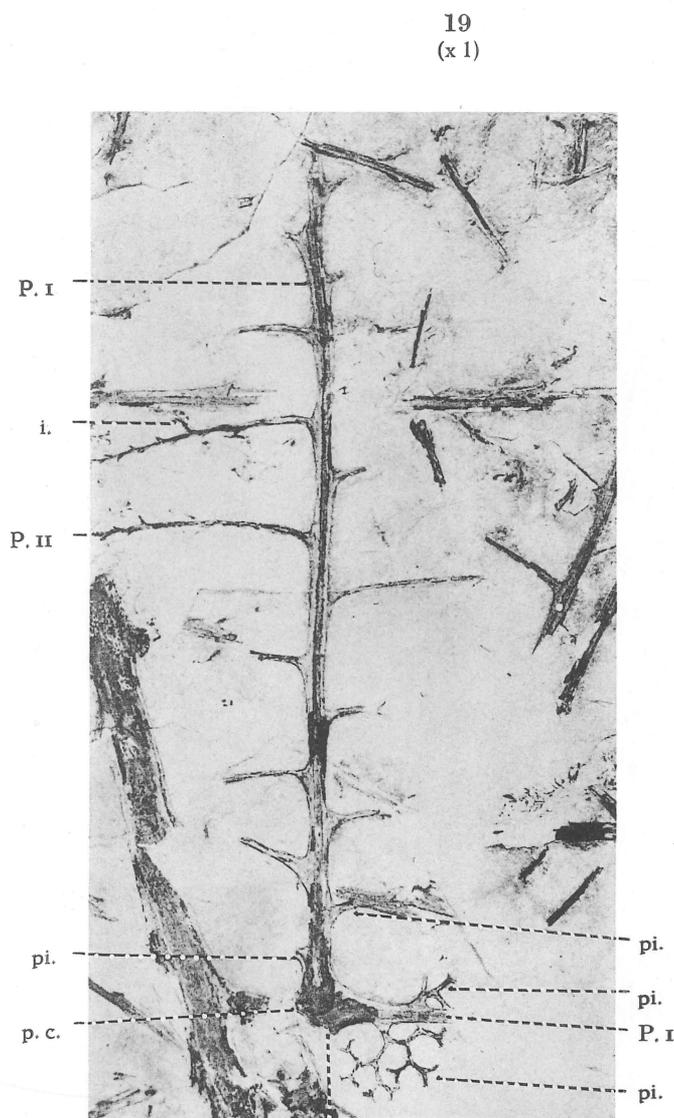




20
(x 1)

P. I

pi.

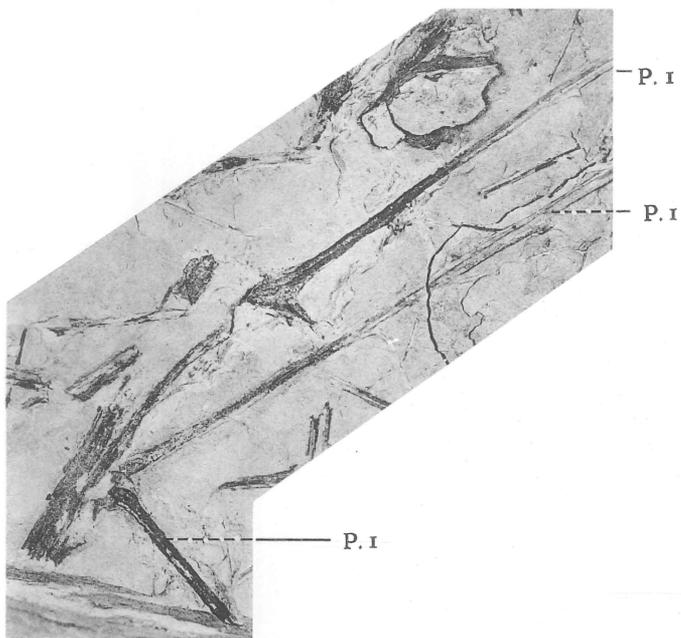


21
(x 1)

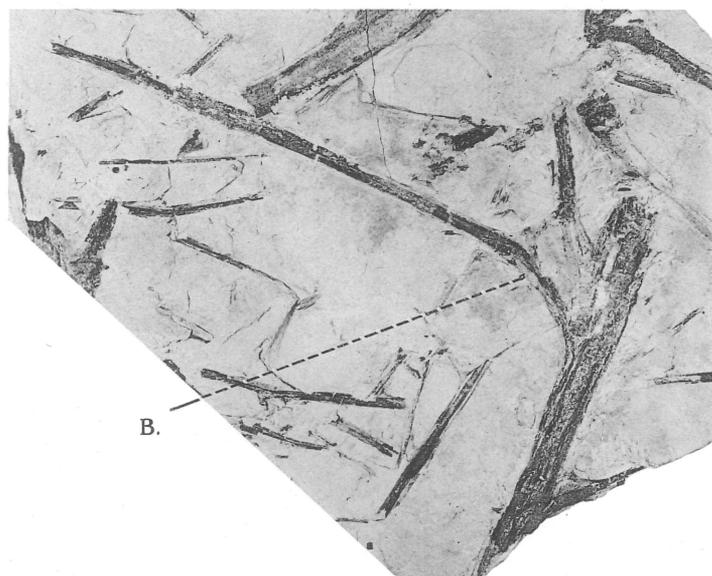
p. c.

S. LECLERCQ. — Etude Morphologique et Anatomique d'une Fougère du Dévonien Supérieur :
Le Rhacophyton Zygopteroides.

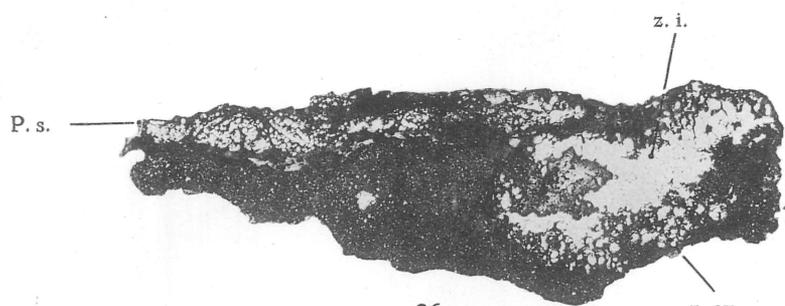




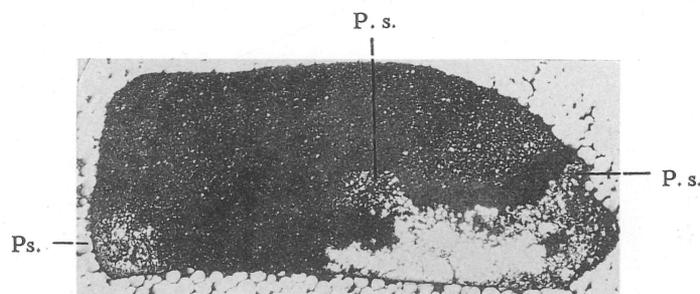
23
(x 1)



24
(x 1)



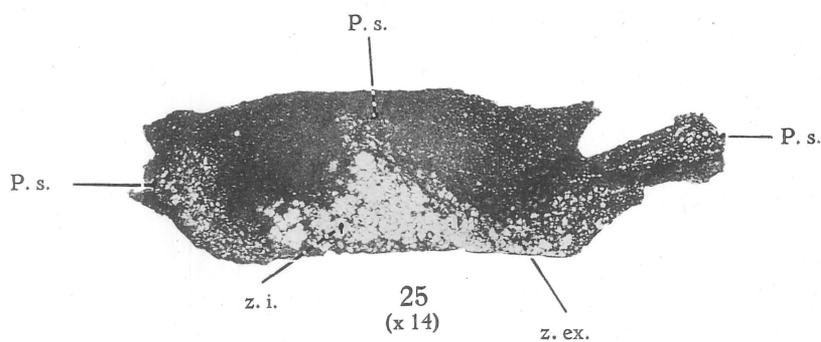
26
(x 14)



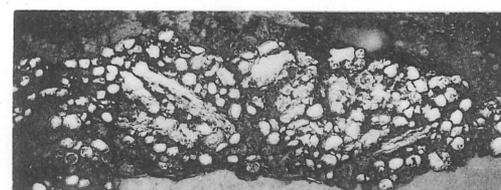
27
(x 14)



29
(x 14)



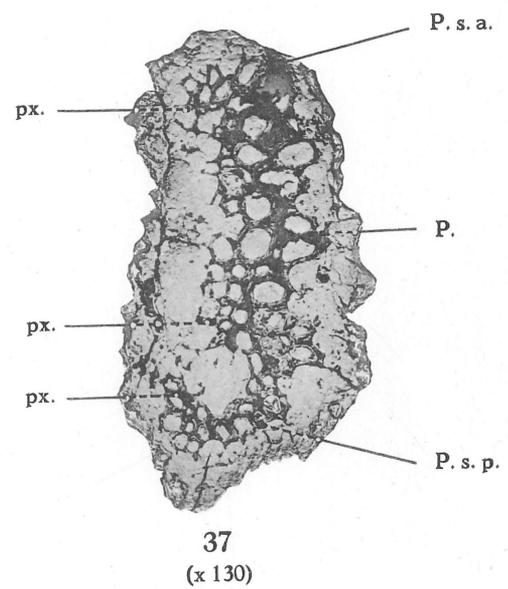
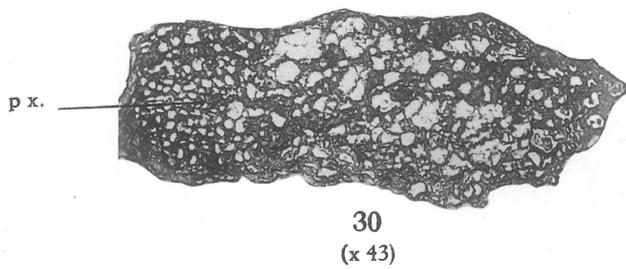
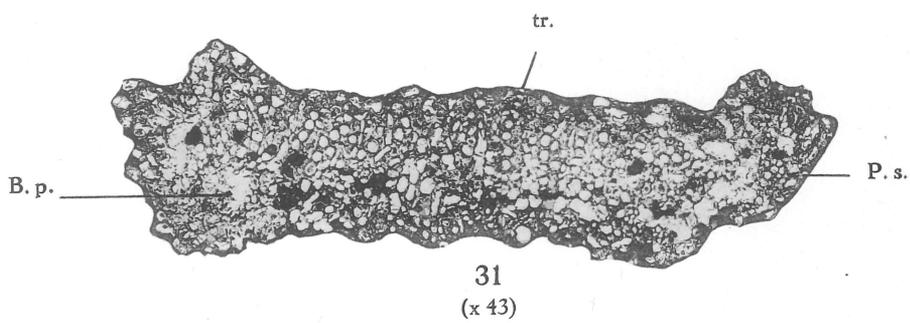
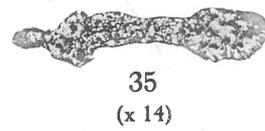
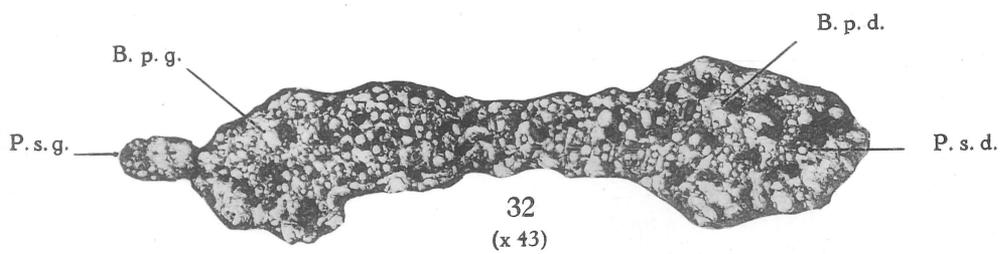
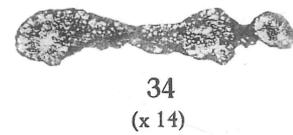
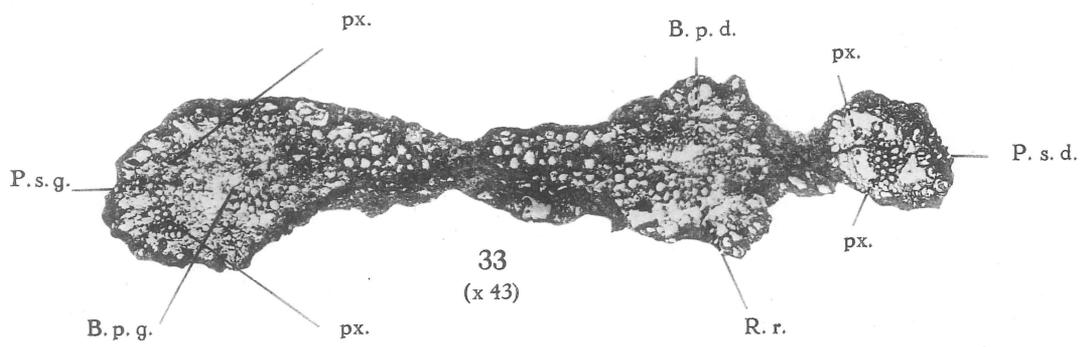
25
(x 14)



28
(x 43)

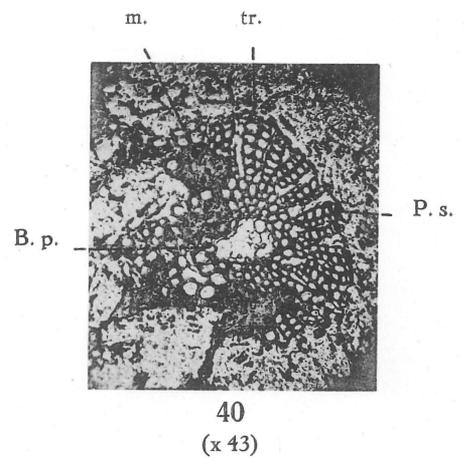
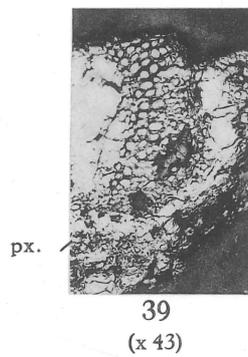
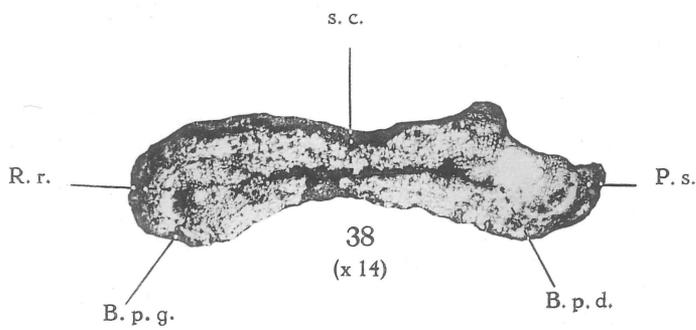
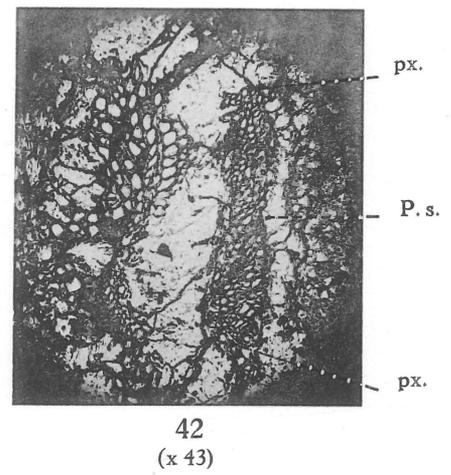
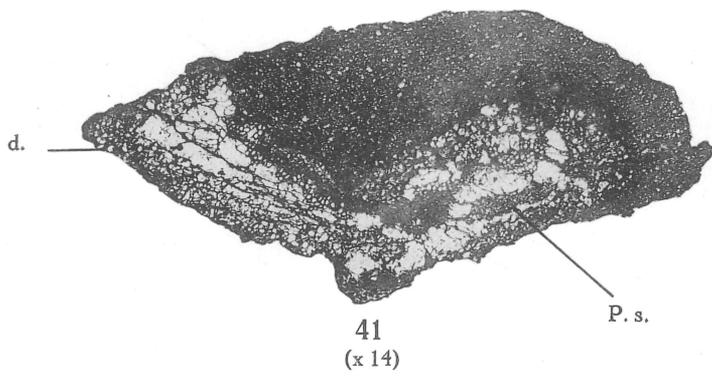
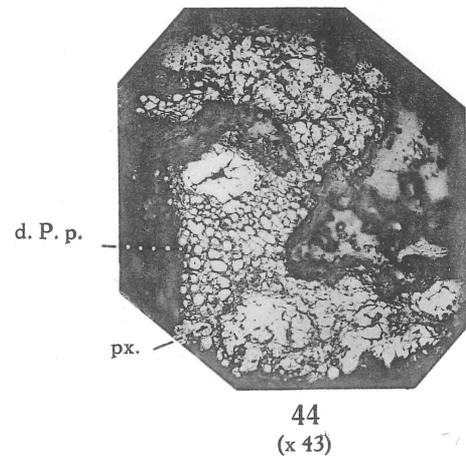
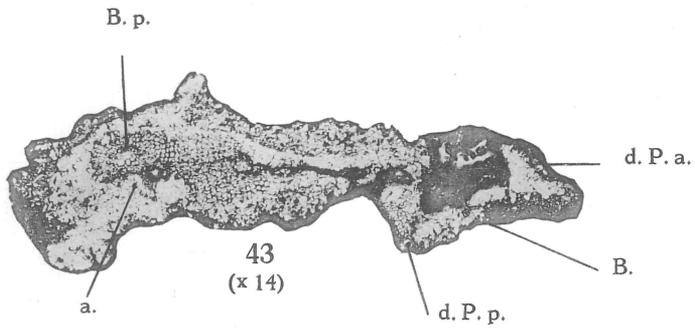
S. LECLERCQ. — Etude Morphologique et Anatomique d'une Fougère du Dévonien Supérieur :
Le Rhacophyton Zygopteroides.





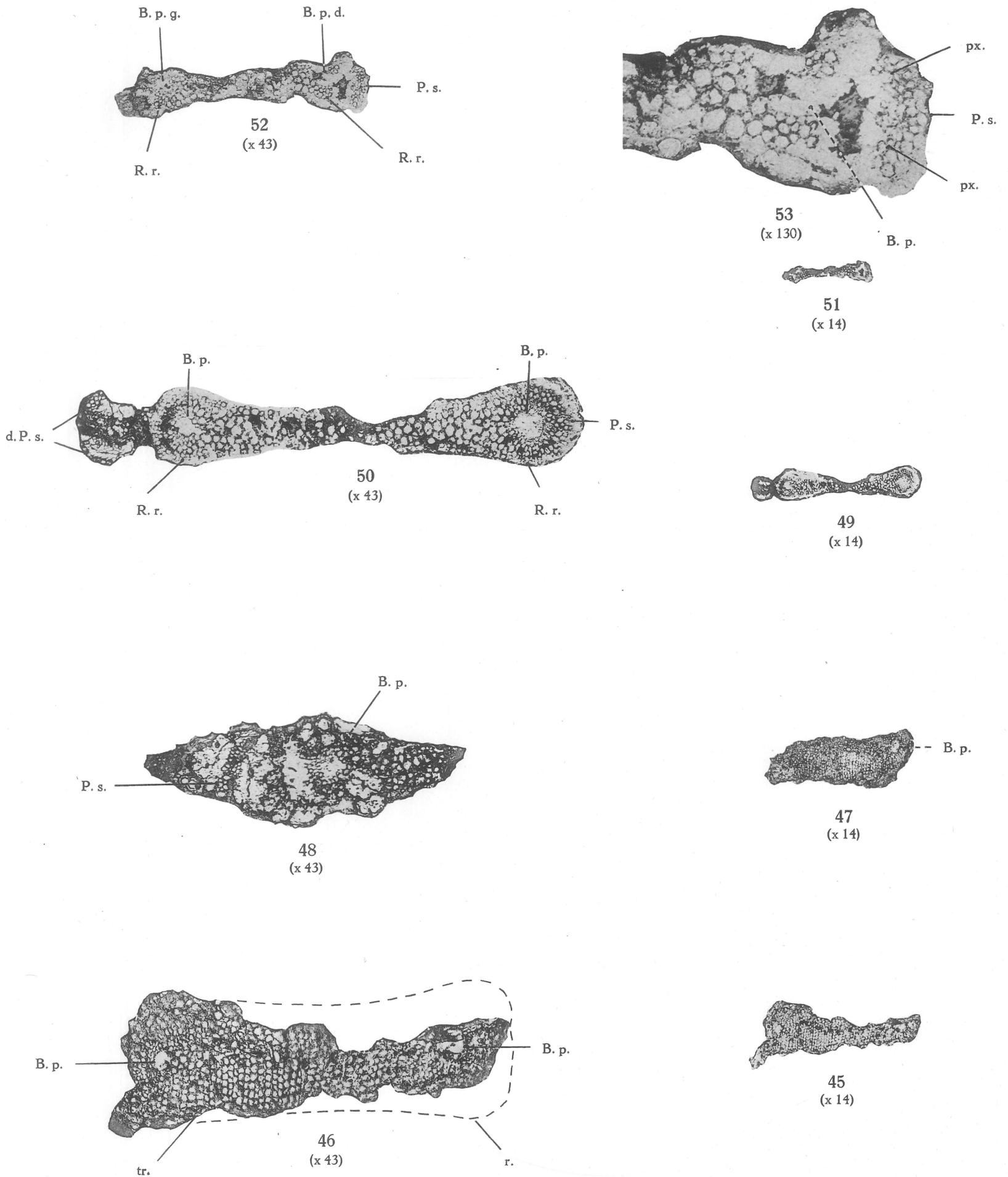
S. LECLERCQ. — Etude Morphologique et Anatomique d'une Fougère du Dévonien Supérieur :
Le Rhacophyton Zygopteroides.





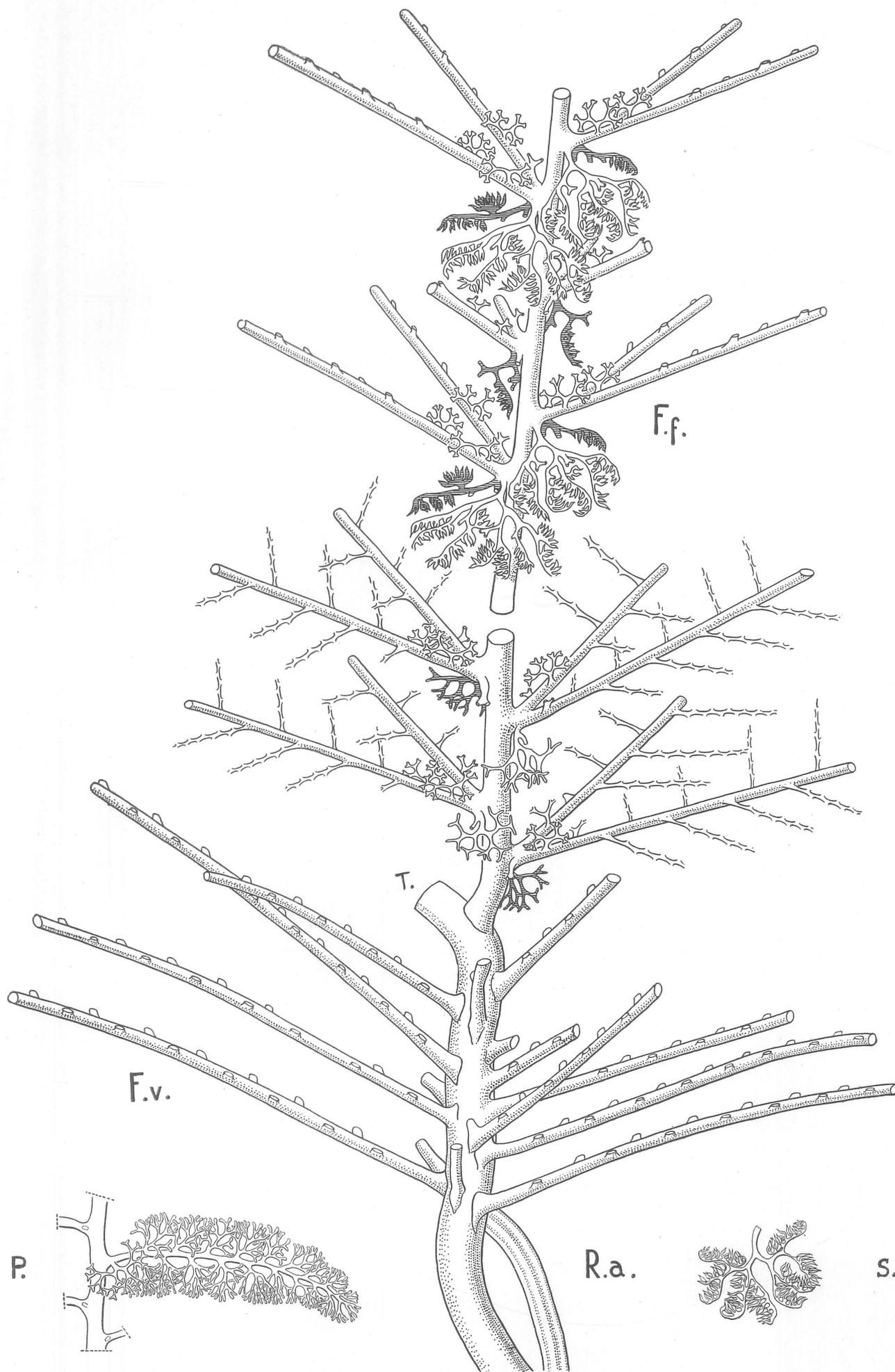
S. LECLERCQ. — Etude Morphologique et Anatomique d'une Fougère du Dévonien Supérieur :
Le Rhacophyton Zygopteroides.





S. LECLERCQ. — Etude Morphologique et Anatomique d'une Fougère du Dévonien Supérieur :
Le Rhacophyton Zygopteroides.





S. LECLERCQ. — Etude Morphologique et Anatomique d'une Fougère du Dévonien Supérieur :
Le Rhacophyton Zygopteroides.



