

Étude d'une fructification
de Sphenopside à structure conservée
du dévonien supérieur

PAR

SUZANNE LECLERCQ

Impression décidée le 6 avril 1957.

Étude d'une fructification de Sphenopside à structure conservée du dévonien supérieur.

INTRODUCTION

Dans l'état actuel de nos connaissances, il existe une curieuse disproportion entre nos informations relatives aux Sphenopsides du Carbonifère et celles du Dévonien supérieur. Alors que le Houiller sur toute son étendue atteste de la vitalité du groupe par des témoignages nombreux de divers organes conservés à l'état d'empreintes, de compressions et de structure conservée, le Dévonien supérieur, par contre, n'apporte qu'une contribution réduite et sporadique au passé des Spénophyllales et des Calamitales.

Cette carence de documentation est d'autant plus étonnante que l'association végétale du Dévonien supérieur préfigure à beaucoup d'égards, celle du Carbonifère. D'ailleurs les vestiges des Sphenopsides qui ont été trouvés jusqu'ici dans les strates du Dévonien supérieur, s'apparentent davantage avec des genres caractéristiques de la flore du Carbonifère, plutôt qu'avec les Proto-Articulatales du Dévonien moyen. De plus, les spécimens sont presque exclusivement représentés par des empreintes et des compressions.

L'objet de ce travail est l'étude d'une fructification du Dévonien supérieur : *Eviostachya Hoegi* STOCKMANS ; elle est basée sur un matériel particulièrement complet qui comprend un spécimen à structure conservée et 31 compressions. Ces états complémentaires de conservation assez exceptionnellement rencontrés chez les végétaux d'âge dévonien, ont fourni les éléments d'une étude détaillée du système vasculaire des divers organes du cône : pédoncule, axe du cône, sporangiophores, processus d'émission des faisceaux destinés aux sporangiophores ainsi qu'aux différents segments dans lesquels se subdivise la tête du sporangiophore. Par ailleurs, maints caractères de l'organisation externe n'ont pu être précisés sur les compressions qu'en raison de la clef qu'avait fourni l'étude de l'anatomie. Ainsi informé de la structure interne et de la morphologie externe de cette fructification, il a été possible d'établir ses affinités. L'*Eviostachya Hoegi* se situe entre les Spénophyllales et les Hyeniaceae ; il représente un nouveau membre des Sphenopsides.

Je désire exprimer ma gratitude à la Direction de l'Institut Royal d'Histoire

Naturelle de Belgique à Bruxelles, ainsi qu'à Monsieur Stockmans, Conservateur de la Section de Paléobotanique, qui m'ont autorisée à examiner les nombreux spécimens d'*Eviostachya Hoegi* que possèdent ces collections. Monsieur Stockmans m'a permis de reproduire des spécimens d'*Eviostachya Hoegi* qu'il a lui-même figuré dans son étude sur les *Végétaux du Dévonien supérieur de la Belgique* (1948). Je tiens à l'en remercier tout particulièrement.

Je dois à l'amabilité de Madame Marcelle, chef de travaux à l'Institut de Géologie de l'Université de Bruxelles, d'avoir pu observer les fragments du *Sphe-nophyllum subtenerrimum* NATHORST, qu'elle a découverts en Belgique dans le Dévonien supérieur, et décrits en 1927.

Il m'est spécialement agréable de remercier Monsieur P. Fourmarier, Professeur émérite de Géologie à l'Université de Liège, d'avoir accepté de présenter ce mémoire à l'Académie Royale de Belgique.

Le présent travail est basé en partie sur le résultat d'une fouille que j'ai exécutée aux Carrières du Hoyoux grâce à un « Crédit au chercheur » reçu du Fonds National de la Recherche Scientifique en Belgique ; pour cette aide efficace, je tiens à témoigner ma gratitude à cette Institution.

Je sais gré à Monsieur Maurice Discry, préparateur technicien au Service de la Paléontologie Végétale de l'Université de Liège, de sa précieuse collaboration au cours de cette étude

Je remercie Messieurs Bertrand et Knapen qui ont bien voulu me prêter le concours de leur expérience dans l'exécution des dessins schématiques.

MATÉRIEL ET GISEMENTS

Le genre *Eviostachya* et son espèce *E. Hoegi* ont été créés par Monsieur F. Stockmans en 1948 pour des strobiles isolés, détachés de la plante mère. Cet auteur donne, pages 63 et 64, une brève diagnose du genre et de l'espèce et figure quatre spécimens Pl. 10, fig. 2 à 5. Avec raison, Monsieur Stockmans remarque (p. 64) que l'*Eviostachya* n'est pas un fossile rare dans le Dévonien supérieur. En effet, des spécimens de cette fructification ont été découverts dans quatre gisements géographiquement bien distincts, mais situés chacun dans l'Assise d'Évieux (Fm 2b) de l'Étage Famennien (Fm 2) ⁽¹⁾. Cette permanence dans l'Assise d'Évieux a donné le nom du genre. Aux trois lieux de récolte signalés par Monsieur Stockmans (1948, pp. 25-32 et 33), j'ajoute celui des Carrières du Hoyoux, où j'ai trouvé, en association avec les nombreux restes du *Rhacophyton zygoptéroïdes*

⁽¹⁾ Notation nouvelle adoptée par le Conseil Géologique de Belgique et remplaçant les notations Fa2c et Fa2 de la carte géologique au 40.000^e.

décrits en 1951, un spécimen d'*Eviostachya Hoegi*, dont l'anatomie du système vasculaire est conservée grâce à une imprégnation d'hydroxide de fer.

Ainsi que le relate Monsieur Stockmans, à propos de la description des gîtes fossilifères de Val-Dieu (p. 30), et de la Carrière de Suermondt (p. 32), les végétaux récoltés sont des débris flottés. Certains spécimens d'*Eviostachya* qui en proviennent, montrent des traces évidentes d'allochtonie : déplacement violent des sporanges (fig. 41-60), désagrégation partielle du cône (fig. 39). Toutefois plusieurs d'entre eux témoignent d'un minimum de transport puisque la position originelle des sporanges est retenue, et que des spores nombreuses sont conservées dans les sporanges (fig. 61-62-63). L'*Eviostachya* que j'ai récolté aux Carrières du Hoyoux est lui aussi un élément transporté dans la station botanique pure de *Rhacophyton zygoptéroïdes* que représente ce gisement (1951, pp. 7 et 42). Il a cependant bénéficié des conditions tranquilles du dépôt et de la teneur en hydroxide de fer.

ÉTUDE ANATOMIQUE

Le spécimen à structure conservée porte les numéros 4100 et 4101, il appartient aux collections de Paléontologie Végétale de l'Université de Liège. La minéralisation qui l'imprègne fait apparaître, en relief, plusieurs membres de la fructification : le pédoncule, l'axe du cône et les sporangiophores (fig. 3 et 4). Parce que son intérêt réside tout particulièrement dans l'étude anatomique qu'il a permise, je décrirai sommairement son organisation générale.

DESCRIPTION.

Fructification pédonculée de petite dimension (fig. 1 et 2), cône de forme plus ou moins cylindrique : 27 mm de hauteur, largeur 7 mm à la base et 4 mm au sommet ; constitué d'un axe et de 11 verticilles distants de 2,5 à 3 mm entre les sept premiers nœuds, et de 2 mm entre les quatre derniers nœuds. Verticilles composés exclusivement de sporangiophores, pas d'intercalation de bractées stériles ; sporangiophores formés d'un axe rigide et d'une extrémité apicale qui subit une succession rapide de divisions ternaires, dont les subdivisions ultimes portent les sporanges. Cône fixé à l'extrémité d'un pédoncule conservé sur 8,5 mm de longueur et d'une largeur de 1,5 mm.

Technique.

Les observations dont l'exposé va suivre, ont été faites par voie d'usure et de polissage successifs sur sept portions d'organes enrobés dans du plastique transparent (technique Leclercq et Noël, 1953). Un total de 79 sections ont été ainsi

exécutées au travers du pédoncule, du verticille de la base du cône et de cinq sporangiophores. Les négatifs qui en ont été tirés sous lumière réfléchie, représentent le témoignage des structures et des stades observés et successivement détruits.

Le Pédoncule.

Comparé à la complexité du nœud, le pédoncule représente une unité simple où se prépare lentement sur toute sa longueur les émissions des faisceaux destinés au verticille de la base du cône ; c'est pourquoi l'examen anatomique débute par lui.

Le pédoncule resté engagé sous le sédiment, a révélé au cours du dégagement, l'existence de trois larges côtes, séparées par trois sillons étroits qui le parcourent sur toute sa longueur. Cette costulation se traduit en section transversale par une structure triangulaire (fig. 5). Les figures 5 et 6 reproduisent la section transversale de la portion la plus inférieure du pédoncule. Elles révèlent une stèle triangulaire de bois plein et de formation centripète. Le triangle de la stèle se caractérise par des côtés concaves et des angles tronqués élargis tangentielllement. Deux pointements de protoxylème occupent l'extrémité des trois angles, de telle sorte que, la stèle est en réalité hexarche. La stèle est constituée de trachéides scalariformes (fig. 9-10) sans intercallation de parenchyme. Les pointements de protoxylème sont formés de trachéides annelées (fig. 8). Liber et écorce interne ne sont pas conservés. L'écorce externe est représentée par quelques assises constituées de larges cellules à section polygonale et à paroi épaisse. L'examen de la figure 6 révèle un stade différent d'émission à chaque angle de la stèle. Ce manque d'uniformité n'est pas le résultat d'une obliquité du plan d'usure ; il se maintient sur toute la longueur du pédoncule et se retrouve à une échelle plus réduite à chaque verticille du cône. Autrement dit, les émissions se font suivant une spire serrée et non rigoureusement dans un plan. Par ailleurs ce décalage dans l'émission des faisceaux présente un avantage : celui d'amener la répétition de stades antérieurs simultanément à la présentation de stades nouveaux, et de permettre ainsi leur contrôle et la vérification de leur interprétation.

Le pédoncule a été fractionné en trois tronçons : n° 4100/1 — 4100/2 — 4100/3, d'une longueur respective de 2,5 mm, 2,5 mm et 1,75 mm, qui ont fourni 12 sections. Les émissions observées, dès le niveau le plus inférieur, sont destinées au verticille de sporangiophores qui constitue la base du cône. La numérotation I, II, III, des bras de la stèle, respecte l'ordre suivant lequel les sporangiophores sont émis au premier nœud. Dans un souci de plus grande clarté, les stades observés sont exposés suivant leur succession naturelle quel que soit le bras de la stèle auquel ils appartiennent, pourvu qu'ils représentent la phase la plus rapprochée de celle qui la précède et qui la suit, et que son état de conservation soit le meilleur.

Stade 1. — Le premier stade conservé montre une prolifération des trachéides

au niveau des deux pointements de protoxylème séparés par un sinus médian (fig. 6 — Bras III et fig. texte 1).

Stade 2. — Le sinus est comblé ; les trachéides forment entre les deux pôles une bande continue, épaisse de trois assises de cellules (fig. 6 — Bras II et fig. texte 1).

Stade 3. — Le faisceau a augmenté de volume ; il coiffe toute la largeur de l'extrémité tronquée de l'angle de la stèle, qu'il déborde latéralement. A chaque extrémité latérale du faisceau sortant, se situe un groupe de protoxylème (fig. 6 — Bras II, fig. texte 1).

Stade 4. — Le faisceau sortant est en voie d'émission. Une solution de continuité existe entre lui et la stèle. Il n'y a pas formation de boucle périphérique (fig. 6 — Bras I et fig. texte 1) ⁽¹⁾.

Stade 5. — Il est particulièrement instructif. Le faisceau sortant s'est étiré tangentiellement (fig. 12 et 11) ; sa forme générale tend vers celle d'un triangle surbaissé à large base. De plus on constate la formation de deux petits faisceaux latéraux émis au dépens du faisceau sortant. Les deux émissions ne sont pas au même stade, le petit faisceau, côté gauche, s'oriente déjà vers l'écorce, tandis que le second est en voie de préparation sur l'extrémité droite dont il forme l'angle étiré. On suit l'émission progressive du second sur les figures *inversées* 16-17-19. Ils sont constitués d'une dizaine de trachéides étroites et semblent posséder un groupe de protoxylème central. Quelle est la signification de ces petits faisceaux émis avant que soit atteint le premier verticille du cône et qui n'ont laissé aucune trace apparente sur l'empreinte du pédoncule (fig. 1) ? La réponse est donnée par les empreintes (fig. 48-49-50-51-53-54) qui ont conservé des vestiges d'un verticille de bractée. Celui-ci se situe à quelque distance de la base du cône ou immédiatement sous lui. Nous reviendrons sur ce point au cours de l'étude morphologique ; mais dès à présent, il est acquis que l'absence d'un verticille de bractée sur les pédoncules ne signifie pas nécessairement sa non-existence, mais seulement un défaut de conservation. Se basant sur les données anatomiques, on est en droit de supposer que six éléments (3×2) composaient le verticille. Interrogées, les empreintes, bien que sporadiquement, confirment l'hypothèse, et suggèrent même que certaines bractées étaient bifurquées.

L'étude du pédoncule a révélé l'existence d'une stèle triangulaire à six pôles constituée de trachéides scalariformes, l'existence d'un verticille comprenant 6

⁽¹⁾ A remarquer sur la figure 7 le stade présenté par le bras III, qui reproduit celui du bras II de la figure 6. Or les deux sections que ces figures représentent sont situées à 5 mm l'une de l'autre. Il convient encore de noter sur la figure 7, (bras I) l'éloignement progressif du faisceau sortant et le pincement de l'écorce qui simultanément est amorcé.

bractées stériles, l'émission d'un large faisceau indivis destiné aux sporangiophores. Ces données sont résumées sur les dessins schématiques fig. 1, page 12.

Le nœud et son verticille.

Le premier nœud du cône et son verticille font partie de la quatrième inclusion N° 4100 /4 ; trente sections transversales y ont été exécutées. Le nœud a souffert de l'enfouissement, ses sporangiophores ont été déplacés par endroit, et parfois même brisés. Une minéralisation secondaire rongée, par place, sa structure, toutefois aucun stade ne manque entièrement.

Stade 6. — Le faisceau devient un triangle isocèle à trois pôles ; le groupe de protoxylème du sommet est plus étalé que les deux autres parce qu'il est en voie de division (fig. 13-14-15).

Stade 7. — Le faisceau se divise suivant la bissectrice de l'angle, en deux faisceaux secondaires triangulaires et d'égale importance, opposés par un de leur côté (fig. 16-17). Autrement dit, chaque angle de la stèle émet une paire de faisceaux.

Stade 8. — Moins bien représenté, ce stade consiste dans la séparation progressive des deux faisceaux triangulaires issus du faisceau-mère (fig. texte 1). Un des faisceaux de ce stade est conservé sur le bras III de la figure 16 et agrandi fig. 18 ; le second faisceau est représenté par quelques éléments seulement situés sur l'extrême bord du sporangiophore (côté droit). On doit l'observation de cette phase d'émission sur le bras III, au fait que les sporangiophores ont été accidentellement repliés sous eux-mêmes, et forment un coude à travers lequel leur faisceau est recoupé à un niveau plus élevé que celui auquel il le serait normalement si les sporangiophores avaient été conservés dans leur position originelle.

Stade 9. — Deux sporangiophores sont constitués ; leurs faisceaux triangulaires à trois pôles sont séparés par de l'écorce interne (fig. 12-13-20) tandis que leurs bases sont encore unies par de l'écorce externe (Bras I — fig. 14-16-19-21).

L'étude du nœud a démontré que six sporangiophores, groupés par paires constituent un verticille, et qu'une structure ligneuse de type triangulaire se répète à la base du sporangiophore. La figure 1 du texte, page 12, reproduit les stades d'émission qui viennent d'être décrits ainsi que la figure 4 du texte, page 13.

Le sporangiophore.

Cinq sporangiophores ont fait l'objet d'inclusions qui ont donné 33 sections. Ils ont été prélevés aux nœuds : quatre (n° 4100 /7), cinq (n° 4100 /5 et 4100 /6), huit (4100 /1) et neuf (4100 /8). Cependant la minéralisation satisfaisante à la base du cône devient granuleuse rapidement, plus haut ; c'est pourquoi le sporangio-

phore du nœud quatre a été particulièrement travaillé ; il a permis 27 sections sur une longueur de 2 mm.

Stade 10. — Les deux sporangiophores qui constituent une paire deviennent deux unités distinctes, dont le faisceau triangulaire élargit ses angles tandis que les côtés deviennent concaves. A ce stade le faisceau d'un sporangiophore rappelle, à une échelle réduite, la structure de la stèle du pédoncule (fig. 21-22) et celle de l'axe du cône.

Stade 11. — Il est intéressant à plusieurs égards. Il se caractérise par la rupture du faisceau triangulaire en trois petites masses vasculaires indépendantes et de forme imprécise. Deux de ces faisceaux sont visibles sur la figure 24 ; le troisième faisceau est détruit, mais il est logique de penser qu'il occupait l'emplacement situé entre les deux autres. Comment s'est produite la rupture du faisceau triangulaire ? Il est probable qu'elle s'opère par destruction et dissociation des trachéides centrales. En effet, la fig. 22 montre un début de résorption des éléments centraux du faisceau qui, en se poursuivant, isolerait les trois angles.

Il convient d'attirer l'attention sur le fait nouveau que représente la section nettement hexagonale du sporangiophore. Les six côtés de l'hexagone apparaissent mieux encore sur la fig. 25 qui reproduit, photographiée sur fond noir, la même section que celle de la figure 24. A vrai dire le contour hexagonal existe en puissance bien avant la séparation des sporangiophores d'une même paire, ainsi qu'en témoigne le bras I des figures 14-21-22. On verra plus loin que la forme hexagonale de l'axe du sporangiophore est commandée par les subdivisions de son plateau. Il est également intéressant de remarquer l'important développement de l'écorce externe (fig. 23-24) ; ce tissu formé de plusieurs assises de cellules à paroi fortement épaissie, constitue un véritable mécanisme de soutien.

Stade 12. — Les deux petits faisceaux de la figure 24 se sont allongés tangentiellement (fig. 26-27) et ont précisé leur forme et leur position ; ils sont devenus deux étroites bandes arquées à concavité orientée vers le centre (fig. 28-29). Nul doute que sur le vivant, l'ensemble des trois faisceaux ne formât une couronne discontinue à symétrie ternaire, dont chaque tronçon était placé approximativement en regard d'un angle formé par deux côtés de l'hexagone (fig. texte 2, p. 12).

Stade 13. — Le diamètre du sporangiophore augmente. Si l'écorce garde encore extérieurement un contour hexagonal, ses assises internes tendent à dessiner un trilobe. Deux des lobes sont occupés par un faisceau en arc, dont la forme subit une nouvelle modification, qui cette fois, s'oriente vers une scission en petite masses (fig. 29-30).

Stade 14. — Le diamètre du sporangiophore croît sensiblement. Le contour trilobé du bord interne de l'écorce se précise et se transmet aux assises corticales

externes. Un des lobes est particulièrement net. Par contre il n'y a plus trace d'élément ligneux (fig. 31).

Stade 15. — Fort heureusement, à partir de ce niveau, le comportement de l'écorce interne vient pailler la carence du système ligneux. Ce stade fournit l'explication d'un contour trilobé inscrit dans celui de l'hexagone ; en effet, trois unités majeures sont reconnaissables qui accentueront désormais leur individualité. Elles sont chiffrées I, II, III, sur les figures 33-34 et figure 2 du texte ; les trois unités coalescentes forment le sommet encore indivis du sporangiophore. L'une d'entre elles, mieux conservée I, montre une tripartition nettement indiquée par un cloisonnement de l'écorce interne, signalé 1, 2, 3 sur la figure 2 du texte, p. 12. A la lumière de l'élément I, on peut retrouver les trois subdivisions correspondantes dans les éléments II et III, qui ont davantage souffert de la compression.

Stade 16. — La séparation des trois unités majeures I, II, III, est amorcée (fig. 33 et fig. 2 du texte). A ce niveau, le sporangiophore présente au centre une solution de continuité alors que les unités majeures sont encore latéralement coalescentes. En fait, les trois unités forment un calice à trois branches plutôt qu'un plateau ou un bouclier étalé dans un plan ; on trouve dans chacune d'elle l'indication de divisions ultérieures.

Stade 17. — A ce stade l'indépendance des trois unités majeures est acquise (fig. 34 et fig. texte 2) et leurs subdivisions en trois éléments secondaires sont précisées grâce au bon état de conservation de l'unité I. Toutefois la subdivision des unités II et III est encore visible, si on interprète correctement les cassures qui ont bousculé leur ordonnance. Le dessin interprétatif représenté fig. 2 du texte en regard du stade 17, donne une image de la structure figurée Pl. III, fig. 34, et celle de sa reconstitution.

On peut s'étonner du contour hexagonal observé sur les quatre cinquièmes de la hauteur du sporangiophore puisqu'au terme des stades ici décrits, une structure trilobée prévaut, et qu'elle-même n'est que temporaire et est remplacée par une organisation à neuf éléments. La réponse à cette apparente anomalie est donnée par les empreintes qui montrent que sur les neuf éléments formés, six dominent par leur plus grand développement (fig. 7 du texte). Il est permis de supposer que les trois arcs ligneux des stades précédents ont subi un degré correspondant de divisions qui a porté à neuf le nombre des faisceaux ; dès lors, on comprend qu'un tel fractionnement des éléments ligneux n'ait pas été favorable à leur conservation.

Les points essentiels révélés par l'anatomie du sporangiophore sont : la transformation du faisceau triangulaire en trois arcs ligneux à concavité tournée vers le centre, et l'existence de deux niveaux successifs de divisions ternaires, qui portent à neuf le nombre des éléments dont se compose la tête du sporangiophore. La fig. 2 du texte reproduit les stades qui viennent d'être décrits.

RÉSUMÉ ET RECONSTITUTION.

L'étude anatomique a permis d'établir avec précision les points suivants :

1. La stèle du pédoncule et de l'axe du cône représente une protostèle de forme triangulaire commandée par six pôles ;
2. le processus d'émission des faisceaux destinés aux sporangiophores comprend deux phases : *a*) l'émission d'un puissant faisceau en forme de triangle isocèle ; *b*) la division symétrique de ce faisceau en deux faisceaux triangulaires massifs et à trois pôles ;
3. le faisceau du sporangiophore subit des divisions successives qui transforment sa masse triangulaire en trois arcs ligneux à concavité tournée vers le centre, puis, ceux-ci en neuf petits faisceaux ;
4. le verticille est constitué de six sporangiophores émis par paires ; et les verticilles sont superposés.
5. l'axe d'un sporangiophore présente une section transversale hexagonal et possède une écorce externe bien développée qui lui confère sa rigidité ;
6. la portion apicale du sporangiophore subit deux divisions ternaires qui, successivement, déterminent la formation de trois segments majeurs puis celle de neuf segments secondaires ;
7. l'existence d'un verticille de bractées stériles fixé sur le pédoncule à peu de distance de la base du cône et composé de six éléments. Les bractées reçoivent leur faisceau ligneux de ceux des sporangiophores.

Par ailleurs, l'examen sous binoculaire des cassures qui traversent l'axe du cône minéralisé, permet de reconnaître jusqu'au sommet, la permanence de la structure trilobée de l'axe, et l'émission de trois paires de sporangiophores. Ainsi les constatations faites sur le premier nœud et son verticille valent pour les dix autres.

L'ensemble de ces données sont résumées sur les cinq figures schématiques ci-après. Les figures 1 et 2 représentent l'enchaînement des dix-sept stades reconnus au cours de l'émission d'un faisceau sortant depuis son apparition sur la première section de la base du pédoncule, jusqu'à l'extrémité apicale d'un sporangiophore. Les figures 3, 4 et 5 résument sur trois sections transversales, les principales phases qui conduisent à la constitution d'un verticille.

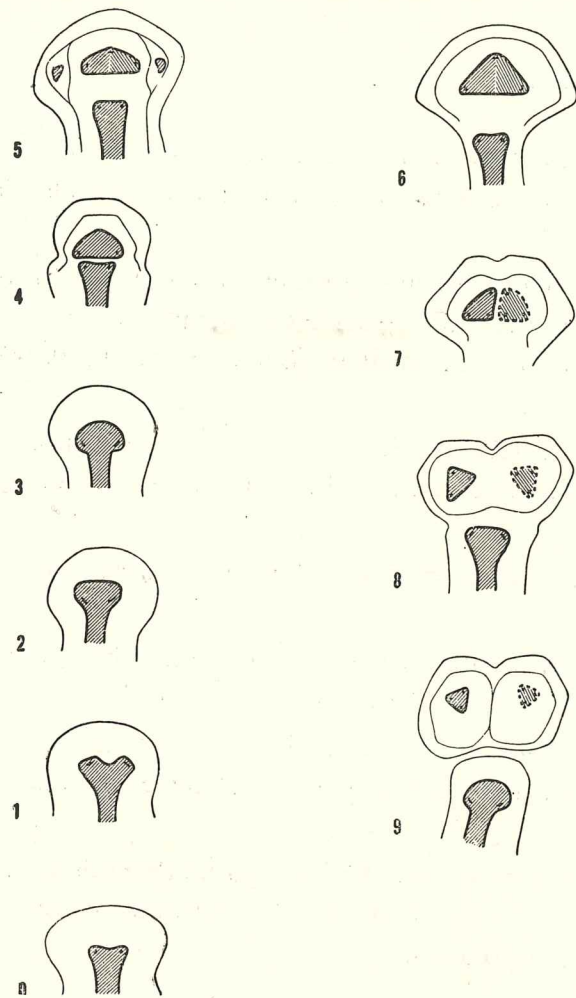


FIG. 1. — Figures schématiques représentant les stades successifs 1 à 9, de l'émission d'un faisceau destiné à une paire de sporangiophores,

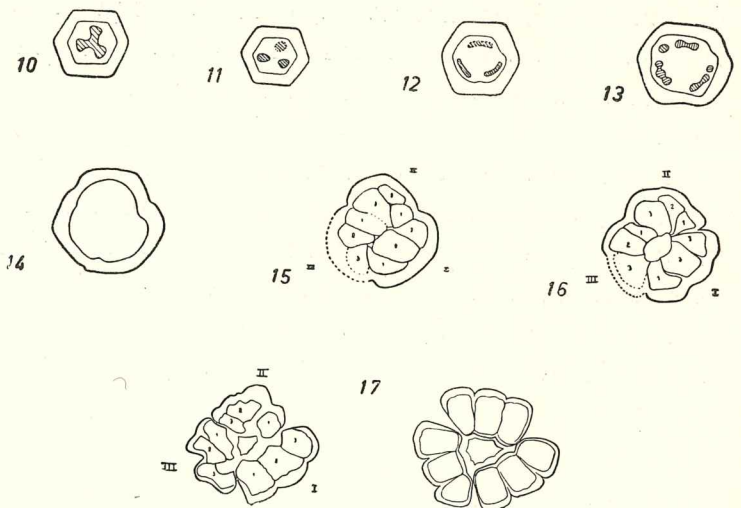


FIG. 2. — Suite de la figure 1, stades 10 à 17. Ils représentent les divisions successives du faisceau d'un sporangiophore et indiquent les divisions en trois, puis en neuf segments de la tête du sporangiophore.

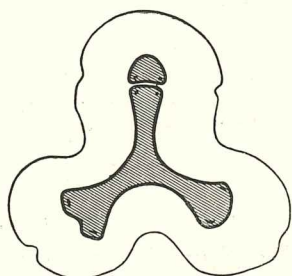


FIG. 3. — Section transversale la plus inférieure du pédoncule. Chaque angle de la stèle présente un stade différent d'émission.

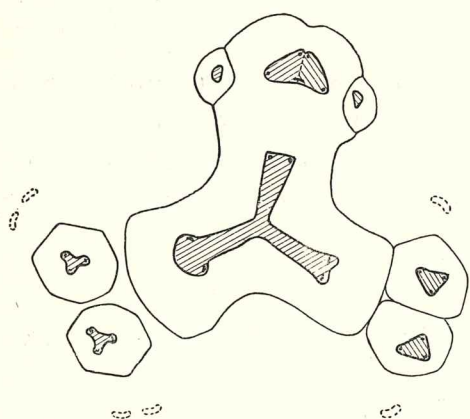


FIG. 4. — Section transversale synthétique située au niveau du premier nœud du cône, avec indication de trois paires de sporangiophores recoupés à des stades d'émission différents. Le verticille de bractée inséré sur le pédoncule est représenté sectionné à trois niveaux différents.

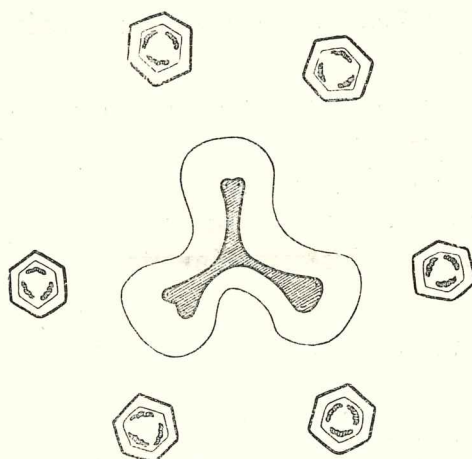


FIG. 5. — Section transversale schématique d'un entre-nœud passant par les axes des six sporangiophores qui constituent un verticille fertile.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Les observations ont porté sur 31 spécimens qui appartiennent à l'Institut Royal d'Histoire Naturelle de Belgique à Bruxelles.

Dans son étude floristique des *Végétaux du Dévonien Supérieur de la Belgique* (1948), Monsieur Stockmans donne, pages 63 et 64, les diagnoses du genre et de l'espèce :

Genre *Eviostachya* : « strobiles sporangifères constitués d'un axe central et de verticilles de sporangiophores bifurquées une ou plusieurs fois, dont les extrémités portent sur la face interne des sporanges allongés pendants ».

Eviostachya Hoegi : « strobiles répondant à la définition du genre, atteignant 5,5 cm, larges de 0,8 cm situés à l'extrémité de pédoncules nus relativement longs ».

Ces diagnoses et la description qui les accompagne font apparaître certaines divergences entre les caractères morphologiques et les données anatomiques qui précèdent. L'étude qui va suivre, bénéficiant de la connaissance de la symétrie ternaire qui régit l'organisation de la fructification, s'est donnée pour tâche d'apporter des compléments d'information.

MODE DE FIXATION DES CÔNES ET LE VERTICILLE DE BRACTÉES STÉRILES.

Plusieurs spécimens sont reproduits grandeur nature Planche III et IV. Cet ensemble met en évidence la taille différente des cônes, qui va du simple au double, parfois au triple (fig. 50-40-43). La plupart des cônes sont portés à l'extrémité d'un pédoncule partiellement brisé (fig. 37-40-48-49-51) ; cependant le spécimen de la fig. 47 apporte une précision puisque son long pédoncule de 25 mm est encore en connexion avec un fragment d'axe. Plusieurs cônes sont presque sessiles (fig. 43-45-46) et à cause de cela, sont restés fixés sur une portion de l'axe qui les porte. Trois cônes sont attachés à un même nœud sur le spécimen, fig. 46 ; deux cônes sont fixés sur les échantillons, fig. 43-45, et un seul cône est resté en connexion sur la compression de la fig. 44. Dans les trois derniers cas, la position latérale-antérieure des cônes laisse supposer l'existence d'un ou de deux strobiles

supplémentaires, dont le nombre total ainsi porté à trois, concorderait avec la symétrie ternaire qui caractérise la structure de l'*Eviostachya*.

Il n'est pas interdit de penser que les fructifications aient été portées sur des rameaux latéraux spécialisés à la manière des *Palaeostachya* et des *Calamostachys*. Chez l'*Eviostachya*, cependant, on ne connaît que des portions de ces axes, mais ils se caractérisent par de longs entre-nœuds : 50 mm au moins (Stockmans, 1948, p. 64), cause probable de leur rupture, et par l'absence de feuille ou de bractée. Toutefois j'ai observé sur l'axe porteur du spécimen de la figure 43, une costulation longitudinale particulièrement bien marquée, située sur l'entre-nœud inférieur. Cette costulation se compose de 4 côtes séparées par trois sillons dont le sillon médian est plus profond que les deux latéraux (fig. 42), on remarque d'ailleurs que les quatre côtes ont tendance à se jumeler deux à deux au niveau de l'insertion des deux cônes. On peut imaginer qu'au verso de l'échantillon ce dispositif se répète et que le troisième cône est également fixé sur deux côtes jumelées. Une telle construction donnerait, en section transversale, un contour triangulaire commandé par trois larges côtes et six sillons : trois sillons profonds et trois autres superficielles situés au milieu des côtes. On se souvient de la costulation longitudinale que présente le pédoncule du spécimen à structure conservée fig. 1 ; elle est conditionnée par la présence d'une stèle triangulaire hexarche. Si d'autre part, on retourne aux figures 5 et 6 qui représentent la première section faite à la base du pédoncule, on remarque en regard du bras III, un sinus supplémentaire médian qui entaille légèrement la côte qui lui correspond ; le sinus accessoire s'efface ensuite sous l'influence de l'émission des faisceaux destinés au premier verticille. Si on établit un parallèle entre la costulation du pédoncule minéralisé et celle du rameau fructifère du spécimen fig. 43, on peut se hasarder à suggérer que ce dernier possédait également une stèle triangulaire à six pôles.

Monsieur Stockmans (1948, p. 64) signale l'existence de bractées, il écrit : « Vraisemblablement à la base de la partie fertile du strobile, plusieurs lames stériles, dont deux semblent conservées, constituent une sorte de bractée, Pl. X, fig. 4 a ». Bien que les cônes ne présentent aucune intercallation de bractées stériles, on trouve sur le pédoncule de plusieurs compressions, des vestiges d'un verticille de bractées. Le niveau de l'insertion varie, il se situe à 6 et à 4 mm du cône (fig. 48-49) ou immédiatement sous lui (fig. 47-50 et 51).

Sur les empreintes, le nombre des bractées constituant un verticille est difficile à établir ; les spécimens les plus démonstratifs sont représentés fig. 47-48-53-54. Sur la figure 53, le pédoncule est élargi par l'insertion latérale d'une bractée. On remarque en outre sur la face antérieure et en position excentrique, deux cicatrices en arc surbaissé, qui représentent les surfaces d'attache de deux bractées ; d'autre part, le côté droit du pédoncule est en saillie douce, et derrière elle, apparaît une portion de limbe appartenant à une quatrième bractée(s). Ainsi sur les six éléments dont est constitué un verticille de bractée (voir anatomie p. 7) ; quatre d'entre eux ont laissé des vestiges, et leur position relative permet de supposer

l'existence de deux bractées supplémentaires fixées sur la face postérieure du pédoncule. La plupart des bractées paraissent posséder un limbe linéaire simple de 8 mm de longueur environ (fig. 50-51-54) ; mais il existe des bractées bifurquées (fig. 48-53) et même plusieurs fois segmentées (fig. 52). La bractée représentée fig. 52 dont la connexion avec la base du cône est apparue après dégagement, appartient à ce dernier type. Le mode de dissection du limbe se rapproche de celui de la tête du sporangiophore ainsi que le nombre des segments. Lorsque les bractées sont insérées à la base même du cône, leur limbe entoure généralement le premier verticille, mais il existe un cas où la bractée recouvre trois à quatre nœuds (fig. 50).

LE SPORANGIOPHORE.

L'empreinte et la contre-empreinte du spécimen, représentées fig. 40-41 et 60, montrent une paire de sporangiophores fixés sur l'axe du cône au niveau du nœud 5. Les sporangiophores convergent vers une base commune au niveau de laquelle ils sont coalescents. Il est exceptionnel de voir ainsi dégagés les axes des sporangiophores qui sont généralement recouverts par la masse des sporanges ; mais le spécimen ici figuré a subi un transport qui a déplacé les sporanges et les a visiblement orienté dans le sens du courant. Voir aussi fig. 4, la paire de sporangiophores.

L'anatomie a démontré que l'extrémité de l'axe du sporangiophore se divise en trois bras majeurs d'égale importance. Cette division qui se produit dans trois plans, prend sur les empreintes, sous l'effet de la compression, des aspects variés dont les figures 61-62 et 63. donnent des exemples. Le sporangiophore de la figure 55 montre dressés les trois segments majeurs ; les deux latéraux sont prolongés par leurs segments secondaires, tandis que le segment médian a ses prolongements pris sous lui dans le sédiment. Les sporangiophores représentés fig. 56-57 (empreinte et contre-empreinte) montrent clairement les trois premières ramifications dressées et divergentes ainsi que l'amorce de leurs trois subdivisions en segments secondaires (fig. 56). Les neuf segments ainsi constitués ne sont pas de même longueur et ne sont pas individualisés simultanément. Les médians sont plus courts que les latéraux et sont émis plus tôt (fig. 58) ; presque aussitôt formés, ils se courbent et supportent trois sporanges pendant à l'extrémité d'un très court pédicelle. C'est du moins ce que laissent supposer les calques pris sur plusieurs empreintes et contre-empreintes (fig. 58-59-66-67 et fig. texte 8) d'après les photographies agrandies $\times 50$, puis superposés. Les segments latéraux sont plus longs, ils s'étalent et confèrent leur développement à la tête du sporangiophore, dont le diamètre atteint de 2,4 à 3 mm. Les segments longs prennent ensuite une courbure adaxiale et se subdivisent en pédicelles grêles qui supportent les sporanges pendants (fig. 58-59-65-67-69-71 et fig. texte 8). Apparemment chaque segment long se termine par trois pédicelles et ceux-ci sont monosporangés. C'est en effet ce qui s'ob-

serve le plus souvent, mais la difficulté de suivre la trajectoire des pédicelles qui s'enfoncent sous la masse des sporanges, ne permet pas une affirmation sans restriction. J'ai en effet observé un spécimen, fig. 63, sur lequel la division en trois pédicelles paraît être remplacée par une bifurcation, fig. 69-70-71 ; s'agit-il de pédicelles bisporangés ou d'une réduction de la division des segments majeurs ? Je ne suis pas en mesure d'en décider d'autant plus que la contre-empreinte de ce spécimen n'existe pas, et que le contrôle entre l'apparence d'un dispositif et sa réalité n'a pu être exécuté. Quoi qu'il en soit, il paraît justifié d'attribuer aux six segments longs la responsabilité de la section transversale hexagonale de l'axe du sporangiophore observée au cours de l'étude anatomique (page 9). L'extension et l'étalement de ces segments ainsi que le poids de leurs sporanges, ont exigé une rigidité et un équilibre correspondants de l'axe porteur, afin de maintenir les charges symétriquement réparties. Les segments longs sont fortement sclérifiés par de grosses fibres qui apparaissent en relief et forment leur tissu de soutien. On comprendrait mal d'ailleurs comment ces organes auraient pu résister sans grand dommage à un transport s'ils n'étaient pas constitués d'un tissu ad hoc.

Des appendices spiniformes parachèvent l'organisation complexe de la tête des sporangiophores. A leur propos, Monsieur Stockmans remarque, p. 64 de son texte (1948) : « Extérieurement on note des expansions longues et fines qui ornent la première courbure du pédoncule ». Ce sont des organes filiformes pointus et sclérifiés qui sont implantés par une forte base aux points de courbure des segments secondaires et renforcent leur articulation. Les épines fixées sur les segments courts sont longues (1,4 à 2 mm) et souvent redressées (fig. 64-66 et 68) ; les épines portées par les segments longs sont généralement courtes et orientées dans le sens de la trajectoire de ces derniers (fig. 58 et 67).

SPORANGES ET SPORES.

Les sporanges pendent en position adaxiale et sont orientés vers l'axe du sporangiophore qu'ils recouvrent jusque près de la base. Cette disposition confère au sporangiophore la valeur d'une unité bien spécialisée (fig. texte 8). Suivant la position du nœud auquel ils appartiennent, les sporanges mesurent de 1 à 2 mm de longueur et 0,3 à 0,6 mm de largeur ; les sporanges des nœuds apicaux sont les plus courts (fig. 58). Les sporanges des segments courts paraissent avoir conservé la forme ovale originelle ; ils sont renflés et à bords convexes (fig. 58 et 59) ; les sporanges des segments longs présentent une forme allongée à bords parallèles et à extrémité distale légèrement dilatée (fig. 66-69-70). Le sporange paraît avoir été constitué de plusieurs assises, dont l'externe est la mieux conservée ; elle est constituée de cellules de forme polygonale rectangulaire à parois latérales épaissies (fig. 60). La déhiscence est apicale ; un large pore souvent ouvert est visible sur plusieurs sporanges (fig. 56-60).

Peu de spécimens ont conservé les spores. L'échantillon qui en a livré le plus est représenté fig. 63 et plusieurs de ses sporanges fig. 69, 70 et 71. Sur les compressions, la présence des spores est indiquée par une granulation dense. Cette granulation est de deux types parce qu'elle résulte de deux états de conservation : moulage interne des spores et les spores elles-mêmes. Le moulage interne est dû à une minéralisation de fer, qui prend l'aspect d'une petite masse rouge-orange à surface granuleuse d'une dimension égale à celle de la cavité de la spore.

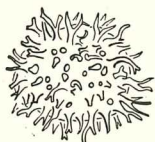


FIG. 6 a. — Dessin à la chambre claire de la spore représentée Pl. V, fig. 78 ; elle montre l'exospore couverte de ses épines. $\times 470$.



FIG. 6 b. — Dessin à la chambre claire d'une spore plus petite probablement non mûre, l'exospore est couverte de projections coniques qui ne sont pas prolongées par des épines fines. $\times 470$.

Les spores posent un problème en raison des états de conservation différents sous lesquels elles se présentent. Observées par réflexion sur un fragment de sporange prélevé qui a été soumis à une oxydation au H_2O_2 durant cinq minutes, les spores apparaissent comme de petits corps noirs brunâtres, fendillés irrégulièrement, empilés les uns sur les autres. Leur forme est sphérique, subtriangulaire ou ovale suivant la face observée. Dans les cas les plus favorables, on observe de rares et courtes épines fines (fig. 72-73-74).

Des fragments de sporanges soumis pendant 30 minutes au H_2O_2 chaud, révèlent des spores apparemment ornées de manière différente. Les spores restés fixées à la paroi interne du sporange ont moins souffert du processus de la fossilisation ; dans ce cas, leur exospore a conservé son ornementation qui consiste en épines fines, flexueuses, bifurquées à l'extrémité, et qui se prolongent vers la base par une portion conique élargie, dont l'attache se marque sur l'exospore par une surface circulaire bien délimitée. Le diamètre de ces spores est de 42μ (fig. 78 et fig. texte 6a ; elles représentent des spores ayant atteint leur complet développement). Tout à côté de telles spores, se trouvent des spores plus petites, non mûres de 21μ de diamètre. Leur exospore est ornée de projections coniques à base bien délimitée (fig. 77 et fig. texte 6b ; il n'y a pas de prolongation en épines fines, ou très peu). Enfin, des spores détachées du sporange au cours de son oxydation montrent une exospore ornée de ponctuations circulaires sans projection ni épine, celles-ci ayant été détruites avant ou pendant l'oxydation. Ainsi dégarnies, ces spores observées par transparence, laisse soupçonner une suture triradiée petite et peu marquée (fig. 76a et 76b).

Ainsi donc, suivant l'état de conservation, la durée de l'oxydation, et le mode d'éclairage utilisé, des spores voisines provenant du même sporange, apparaissent

sous trois types différents. On observe de nombreuses tétrades, la plupart constituées de spores avortées (fig. 75). Les spores prélevées dans des sporanges situés à la base du cône, en son milieu ou au sommet, ont donné les mêmes formes ; le cône paraît donc homosporé. Des prélèvements de spores ont été faits sur les spécimens n^{os} 44160, 44196, 4100 et 4101 ; ils ont donné les mêmes spores. De petites différences de dimensions existent dans les spores d'un même sporange, elles sont probablement dues à la présence de spores incomplètement développées.

Lang (1925, p. 257) et Hoeg (1942, p. 148) ont figuré des spores avec épines bifides et simples auxquelles ressemblent les spores de l'*Eviostachya Hoegi*, mais elles se distinguent par des dimensions cinq et deux fois plus grandes. Isolées dans le sédiment, les spores de l'*Eviostachya Hoegi* se compareraient le mieux avec le sous-groupe des *Acanthotriletes* créé par Naoumova (1953), pour des spores dont la forme est généralement en triangle arrondi, et dont l'exine est couverte d'épines petites, avec plus ou moins de densité suivant les espèces. Certaines espèces ne possèdent que des projections courtes et épaisses qui rappellent les figures 77 et 6b du texte de ce travail. Les dimensions des spores d'*Acanthotriletes* varient de 15 à 70 μ .

Il est intéressant de noter que le sous-groupe des *Acanthotriletes* est caractéristique du Dévonien supérieur de la plate-forme russe, et plus spécialement du Famennien (Naoumova, 1953, p. 141) dans lequel il existe d'ailleurs une espèce caractéristique : *Acanthotriletes famennensis* NAOUMOVA n. sp. (1953, p. 107, n^o 314, Pl. XVI, fig. 22 et 23) qui n'est pas sans ressemblance avec la spore d'*Eviostachya Hoegi* représenté fig. 77 et fig. 6b du texte. Toutefois la forme russe est de dimension plus réduite : 20 à 30 μ .

Par ailleurs, il est intéressant de constater que les pores d'*Eviostachya Hoegi* s'écarterent du genre *Calamospora* (Schopf, Willson, Bentall, 1944).

RÉSUMÉ ET RECONSTITUTIONS SCHÉMATIQUES.

L'examen des spécimens conservés à l'état de compression a permis de mettre en concordance les caractères anatomiques et morphologiques, c'est-à-dire l'émission des sporangiophores par paires dans un verticille, de même que la ramification de la tête du sporangiophore en neuf segments. De plus, des précisions ont été obtenues sur le processus de divisions ultérieures de ces segments ainsi que sur la position et le nombre probable des sporanges. Un sporangiophore supporterait environ 27 sporanges disposés sur deux cercles concentriques : un cercle intérieur formé par les sporanges fixés sur les segments courts, et un cercle extérieur constitué par les sporanges portés par les segments longs. Ce dispositif complexe est représenté étalé dans un plan sur la figure 7 du texte, et reproduit dans sa position naturelle par le dessin schématique de la figure 8 du texte. Par ailleurs, les spores ont été découvertes et démontrent l'homosporie des spécimens observés.

En outre il a été suggéré que les cônes pouvaient avoir été fixés par verticilles de trois aux nœuds d'un rameau latéral probablement spécialisé.

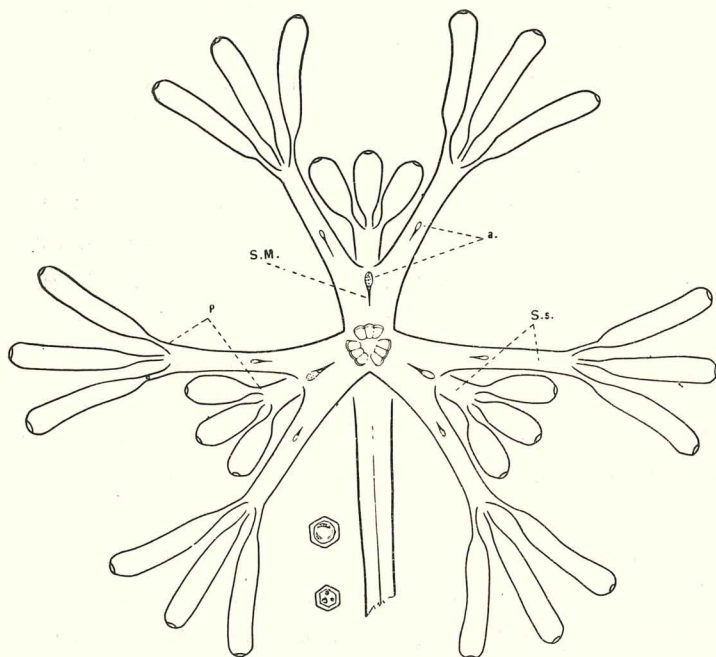


FIG. 7. — Reproduction schématique de la trichotomie apicale d'un sporangiophore étalée dans un plan horizontale.

S. M. — Segments majeurs issus de la première trifurcation.

S. s. — Segments secondaires issus de la deuxième trifurcation : trois segments médians courts et six segments latéraux longs ;
p, pédicelles portant chacun un sporange à déhiscence apicale ;
a, bases des appendices spiniformes.

Les stades 11 et 12 de la division du faisceau du sporangiophore sont reproduits à leur niveau respectif ainsi que le stade 17.

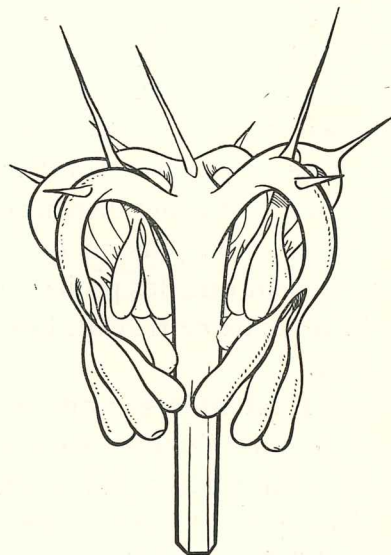


FIG. 8. — Reconstitution schématique d'un sporangiophore montrant les sporanges dans leur position et orientation naturelles, rabattus vers l'axe du sporangiophore.

DIAGNOSE

Monsieur Stockmans a créé le genre *Eviostachya* (1948, p. 63) pour un ensemble de fructifications détachées conservées sous forme de compressions, et il les a réunies dans la seule espèce *E. Hoegi* (1948, p. 64). Cependant plusieurs caractères distinctifs d'importance variable existent entre les fructifications. Certains cônes possèdent un long pédoncule, d'autres paraissent sessiles (fig. 47-48-51-43-46 et Stockmans, 1948, Pl. X, fig. 2) ; la dimension des cônes varie du simple au triple, qu'ils soient pédonculés ou sessiles ; le verticille de bractées est tantôt composé d'éléments simples bifurqués ou plusieurs fois segmentés (fig. 50-52-53) et la portion redressée du limbe peut recouvrir le verticille de la base du cône, parfois aussi quatre nœuds (fig. 50) ; les appendices spiniformes sont bien développés sur cer-

tains cônes, et paraissent réduits, voir inexistants, sur d'autres. Or l'allochtonie dans ces deux derniers cas ne paraît pas être le seul agent responsable de brisures éventuelles d'organes, puisqu'aucun spécimen n'a été trouvé in situ. Les spores, bien que toutes du même type, ont été trouvées sur un trop petit nombre de spécimens (trois sur trente et un examinés) pour constituer un argument décisif quant à l'unité de l'espèce. De ces considérations il ressort que le matériel allochtone actuellement à notre disposition, ne fournit pas une base suffisante pour permettre des distinctions spécifiques, bien qu'on ait le sentiment que toutes les fructifications n'appartiennent pas à la même plante ; d'ailleurs l'absence complète d'information sur la morphologie et l'anatomie de la plante-mère, appelle à la prudence. Ces raisons m'incitent à maintenir dans la même espèce les spécimens récoltés jusqu'ici.

DIAGNOSE COMPLÉTÉE DU GENRE *Eviostachya* F. STOCKMANS.

Plante apparemment homosporée. Cône constitué d'un axe central et de verticilles de sporangiophores superposés ; sporangiophore à apex divisé par trichotomie, portant des sporanges ovoïdes pendants. Système ligneux du type triangulaire, triarche ou hexarche.

DIAGNOSE COMPLÉTÉE DE L'ESPÈCE *Eviostachya Hoegi* F. STOCKMANS.

Cône de petite dimension atteignant 5,5 cm de longueur et 0,8 de largeur, typiquement caduque en entier ; pédoncule plus ou moins long (2 à 25 mm), costulé et à section transversale trilobée, portant un verticille de six bractées segmentées. Cônes fixés par verticilles de trois sur des rameaux latéraux ; axe du cône costulé à section transversale trilobée ; verticilles superposés (de cinq à douze) et espacés de 2,5 à 3 mm, constitués de six sporangiophores émis par paires ; pas d'intercallation de bractées. Sporangiophores persistants composés d'un axe hexagonal simple, rigide de 2 à 3 mm de longueur, et d'une portion distale trichotome à symétrie triradiée, de 2,4 à 3 mm d'étalement, constituée de neuf segments : trois segments courts et six segments longs garnis d'appendices spiniformes dressés. Sporanges pédicellés pendants, disposés suivant deux cercles concentriques un cercle intérieur formé par les sporanges fixés sur les segments courts et un cercle extérieur constitué par les sporanges attachés aux segments longs. Sporanges ovoïdes allongés de 1 à 2 mm de long et 0,3 à 0,6 mm de large, à paroi extérieure constituée de cellules rectangulaires épaissies latéralement. Spores petites de 35 à 55 μ sphérique-subtriangulaire ; exospore mince ornée de ponctuations qui représentent la base de spinules ; suture triradiée peu développée et faiblement accusée. Cône apparemment homosporé. Système ligneux du pédoncule et de l'axe du cône constitué d'une protostèle triangulaire de bois centripète à six pôles, formée de trachéides spiralées (protoxylème) et de trachéides scalariformes (métaxylème).

Faisceau destiné aux sporangiophores émis par paire et de forme triangulaire à trois pôles. Système vasculaire du sporangiophore : faisceau triangulaire plein à la base, scindé ensuite en trois arcs ligneux à concavité orientée vers le centre, puis subdivisé en neuf petits faisceaux. Écorce externe bien développée formée de fibres à parois épaissies.

Holotypes :

- a) compressions, fig. 1 à 5, Pl. X, Stockmans, 1948, appartenant à l'Institut Royal d'Histoire Naturelle de Belgique ; Département de Paléobotanique, Bruxelles.

Localités : Province de Liège ; Esneux : Carrière de l'Écluse d'Évieux, Charneux : affleurement de Val Dieu, Moresnet : Carrière Suermondt.

- b) Spécimen minéralisé n° 4100 et 4101, appartenant à l'Université de Liège, Département de Paléobotanique.

Localité : Province de Liège : Carrières du Hoyoux situées à 1 km 5 au sud du Pont de Bonne, sur la route qui mène à Huy.

Horizon :

Étage Famennien (Fm2) ; assise d'Évieux (Fm2b)

COMPARAISON

Le Dévonien supérieur a apporté jusqu'ici une contribution réduite à la connaissance des Sphenopsides. Si l'on excepte les Pseudoborniales (Nathorst, 1902), dont les caractères particuliers des axes, des feuilles et des organes fructifères isolent le groupe, jusqu'ici les vestiges avec lesquels l'*Eviostachya Hoegi* peut être comparé, se limitent à deux fructifications. Elles sont d'ailleurs conservées sous forme de compressions.

Dans son étude *Zur Devon Flora des Westlichen Norwegens* (1914-1915), Nathorst figure cinq strobiles fixés en position terminale sur des portions d'axes ramifiés. La description du *Bröggeria norvegica* que donne l'auteur, est peu détaillée. Il s'agit de cônes cylindriques d'environ 40 à 50 mm de long et de 10 à 15 mm de large, entièrement recouverts par un aggloméré de petits sporanges ovoïdes, dont la disposition et le mode d'insertion sont inconnus. Nathorst suggère (p. 21) avec hésitation d'ailleurs, une parenté avec l'*Archaeopteris* ou les Lycopodiales, mais il admet également la possibilité que *Bröggeria* puisse appartenir à une classe éteinte (*ausgestorbenen Klasse*). A aucun moment l'auteur ne fait allusion à une organisation articulée. Cependant l'examen des figures 4 à 9 de la planche 4, de même que les dessins de Nathorst, planche 3, donne une impression de disposition verticillée, obscurcie, il est vrai, par la compacité des sporanges. D'ailleurs certains *Bowmanites* conservés à l'état de compression, montrent une semblable abondance de sporanges comprimés ; il est vrai que dans leur cas, les verticilles des bractées soulignent le plus souvent la disposition articulée. Le *Bröggeria norvegica* paraît être dépourvu de bractée. Un nouvel examen du matériel norvégien mériterait d'être entrepris avec l'aide des techniques perfectionnées que l'on connaît aujourd'hui, afin d'apporter une contribution plus constructive au passé des Sphenopsides. Le peu d'information que l'on possède actuellement sur cette fructification suffit cependant à l'écarter de l'*Eviostachya Hoegi*, puisque celui-ci se distingue par un type articulé très accusé, un revêtement extérieur constitué par des expansions trichotomes garnies d'épines raides ainsi que par la forme allongée des sporanges pendants.

Gothan et Zimmerman ont décrit en 1932 (p. 110) plusieurs fragments d'une

plante articulée, le *Böegendorfia semiarticulata*, qui proviennent du Dévonien Supérieur de la Basse-Silésie. Le matériel, plus complet, comprend des axes et des fructifications. Les axes ont des nœuds renflés et des entre-nœuds plus ou moins courts, suivant l'ordre auquel ils appartiennent ; ils présentent beaucoup de ressemblance avec les tiges du *Sphenophyllum*. De petites feuilles restées en connexion présentent de 2 à 7 segments linéaires qui sont apparemment uninervés. Le degré variable de la segmentation provient vraisemblablement de l'état de conservation. Les fructifications sont connues. Elles consistent en petits cônes touffus, pédonculés, et fixés au nombre de deux de manière opposée à certains nœuds. Les auteurs ne donnent pas les dimensions des cônes mais les figures satisfaisantes (planche 13, fig. 2, 3a et 3b), permettent de relever des longueurs approximatives de 6 à 13 mm et une largeur moyenne de 3 mm ; le pédoncule paraît avoir 2 mm de long. Contrairement au *Bröggeria norvegica*, le cône du *Böegendorfia* possède de nombreuses petites feuilles apparemment simples (?), drues, libres entre elles (?) qui confèrent à la fructification un aspect frangé. Certaines de ces fructifications laissent apercevoir une granulation qui pourrait, selon les auteurs, être interprétée comme une indication de la présence de sporanges, de spores ou bien n'être qu'une granulation du sédiment. Les bractées des cônes paraissent disposées en verticilles (p. 110). Gothan et Zimmerman (p. 110) accordent de l'importance au fait que certains axes articulés ont été trouvés fixés sur un axe sans articulation, mais d'après la figure 3a, pl. 17, de Gothan et Zimmerman, la longueur de la portion non articulée est de 62 mm seulement ; elle ne dépasse pas, à mon sens, la valeur d'une longueur d'entre-nœud.

Il convient à ce propos de rappeler les entre-nœuds de 50 mm relevé sur les rameaux fructifères qui portent les cônes d'*Eviostachya*, et dont la longueur réelle est certainement supérieure puisqu'aucun entre-nœud complet n'a pu être mesuré. Les auteurs allemands adoptent une attitude de prudence au sujet de la position systématique du *Böegendorfia semiarticulata* ; ils écrivent p. 111 : « Was ihre botanische Verwandtschaft anbetrifft, so handelt es sich um eine mikrophylle Pflanze, deren Zäpfchen einen mehr lycopodialenhaften Eindruck machen, während die Gliederung auf Beziehungen zu den Artikulaten hinweist. Es ist unmöglich zu sagen, welcher Gruppe davon sie etwa näher stehen mag, zumal an der Hauptsachse keine Gliederung nachzuweisen sind. » Je serais disposée à rapprocher le *Böegendorfia semiarticulata* des Sphenophyllales, avec lesquelles il possède des axes à articulations nettes et des feuilles segmentées. La fructification, pour imprécis que soient jusqu'ici ses caractères, paraît se rapprocher plutôt des empreintes de certains *Bowmanites* que de celle de cônes de Lycopodiales. A l'endroit de l'*Eviostachya Hoegi* la dissemblance des deux genres est évidente, ne serait-ce qu'en fonction de l'existence de bractées chez *Böegendorfia semiarticulata* et de l'absence de sporangiophore différencié dans le sens de ceux de l'*Eviostachya*.

Nathorst, en 1902, a signalé dans le Dévonien supérieur de l'Ile aux Ours des

axes végétatifs d'une *Sphenophyllale* : le *Sphenophyllum subtenerrimum*. Les spécimens présentent des articulations franches et portent des feuilles plusieurs fois segmentées. Dans sa description l'auteur, page 23, attire l'attention sur le niveau d'insertion des rameaux qui se fait au-dessus de la ligne nodale (fig. 14, pl. 2, et fig. 14 et 20, pl. 4). L'insertion des sporangiophores chez *Eviostachya Hoegi* ne présente pas semblable localisation ; ils sont disposés obliquement sur le nœud. Cette particularité est d'ailleurs inscrite dans l'anatomie où elle a été signalée au cours de l'étude du pédoncule et de celle du nœud basillaire. J'ai tenu à mentionner ici le *Sphenophyllum subtenerrimum* parce qu'il a été trouvé en Belgique dans un niveau du Dévonien supérieur très proche de celui dont proviennent les spécimens d'*Eviostachya*. Madame Ledoux-Marcelle a figuré en 1927 (Pl. III, fig. 3-3a et 3b) un court fragment d'axe avec feuilles dont Monsieur Stockmans a représenté la contre-empreinte en 1948 (Pl. XIV, fig. 6-6a-6b). Ces axes et l'*Eviostachya* sont à ma connaissance les seuls végétaux à affinités de Sphénophyllales trouvés jusqu'ici dans le Dévonien supérieur de Belgique.

En 1943, Hoskins et Cross (p. 139) définissent de la manière suivante les caractères majeures des fructifications des Sphénophyllales dont ils réunissent dix-huit espèces sous le genre *Bowmanites* « ... the homospority, the division of sporophylls into a sterile lower portion and a fertile upper portion, the sporangiophores the pedicellate or stalked nature of the sporangia, the configuration of the spores and the triarch or hexarch nature of the xylem of the axis ».

La stèle triangulaire hexarche de l'*Eviostachya Hoegi* est un facteur positif pour ranger cette forme auprès des Sphénophyllales, bien que des différences de détail existent telle que l'ornementation des trachéïdes qui n'est pas ponctuée, mais du type scalariforme ; cependant le *Sphenophyllum insignis* possède également des trachéïdes scalariformes. Par ailleurs le limbe segmenté des bractées fixées sur le pédoncule de l'*Eviostachya*, est un caractère commun avec les Sphenophyllales. Toutefois deux caractères essentiels séparent *Eviostachya* des *Bowmanites*, c'est d'abord l'indépendance des sporangiophores de tout organe foliaire, ensuite l'organisation complexe du sporangiophore.

A cet égard le *Peltastrobus reedae* BAXTER (1950) présente plusieurs caractères propres à l'*Eviostachya*. En effet, ce cône dont on ne connaît jusqu'ici qu'un fragment, ne possède pas de bractée et la disposition des sporanges se fait sur deux ou trois cercles concentriques sur la face inférieure de la portion peltée du sporangiophore. Les sporanges nombreux, trente à quarante, ont des pédicelles de longueurs différentes ; les sporanges du cercle intérieur possède des pédicelles plus longs que ceux des cercles extérieurs. La portion de section transversale représentée par Baxter, fig. 1, montre trois sporangiophores dont deux convergent l'un vers l'autre et paraissent s'unir à la base. S'il en était ainsi, il y aurait émission d'une paire de sporangiophores, ce qui renforcerait les affinités des genres *Peltastrobus* et *Eviostachya*, mais Baxter ne signale pas ce comportement des sporangiophores ; il est donc

possible que le dispositif observé sur l'illustration est due à la compression des organes.

Les caractères de la stèle du cône du *Peltastrobus* ne sont pas connus, et il est également regrettable que la configuration de l'extrémité peltée du sporangiophore vue en plan, n'ait pu être donnée. Baxter signale seulement p. 177 : « The outermost sporangia are formed by a lobing of the disk margin... » Quelle est l'importance des lobes marginaux et quelle est leur disposition, leur nombre ?

Il est curieux de rencontrer chez une fructification du Pennsylvanien moyen-supérieur des États-Unis, des caractères aussi proches de ceux que possède, mais à un degré de différenciation plus accentué, une forme du Dévonien supérieur géographiquement aussi éloignée. Toutefois *Peltastrobus reedae* se différencie d'*Eviostachya Hoegi* par ses spores qui appartiennent au type monolète avec l'exospore sans ornementation, ainsi que par la forme en disque lobé de la tête sporangiophore, et l'absence d'appendice spiniforme. Discutant des affinités du *Peltastrobus*, Baxter énumère (p. 179 et 180), les caractères particuliers qui, selon lui, décident en faveur d'un rapprochement du genre avec les Sphenophyllales plutôt qu'avec les Calamitales. Par contre Reed, en 1938, sur un matériel plus fragmentaire, il est vrai, avait rapproché *Peltastrobus* des Calamitales. L'hésitation qui persiste quant au groupe auquel le *Peltastrobus* peut être rattaché, provient, pour une large part, de l'ignorance de l'anatomie de la stèle. Celle-ci est-elle triangulaire-hexarche comme chez *Eviostachya* et *Bowmanites* ; tétrarche, à la manière du *Sphenostrobus* ; stellaire, suivant le type particulier du *Cheirostrobus* ; comparable à la stèle quadrangulaire des *Calamostachys*, ou constituée de paires de faisceaux entourant une moëlle comme chez *Palaeostachya* ? La découverte d'*Eviostachya Hoegi* qui associe une stèle de *Sphenophyllum* à des verticilles composés exclusivement de sporangiophores, paraît apporter un support à la thèse de Baxter.

Ne connaîtrait-on de l'*Eviostachya* que sa morphologie externe, on serait tenté de le ranger auprès d'une Calamitale du Carbonifère inférieur à caractères primitifs, le *Protocalamites arranensis* WALTON (1947). Cette forme possède en commun avec l'*Eviostachya*, l'absence de bractées, la présence de paires de sporangiophores, la division de leur apex en pédicelles grêles qui supportent chacun un sporange pendant à déhiscence apparemment apicale. Mais le type de la segmentation des sporangiophores n'est pas le même ; chez *Protocalamites*, la subdivision se fait suivant deux dichotomies successives, rapprochées et perpendiculaires entre elles. Un second caractère qui différencie les deux genres est inscrit dans la structure de la stèle qui est constituée, chez la forme du Carbonifère inférieur, de six faisceaux mesarches avec bois secondaire, entourant une moëlle ; ces caractéristiques maintiennent le *Protocalamites arranensis* dans la lignée des Calamitales.

La position stratigraphique de l'*Eviostachya* et l'organisation de ses sporangiophores motivent une comparaison avec les Proto-Articulatales. Les portions fructifères du *Calamophyton* et du *Hyenia* sont constituées uniquement de sporangiophores ; les sporanges pendent à l'extrémité bifurquée de ces organes. La dichotomie

tomie terminale du sporangiophore chez *Calamophyton* est bien établie puisque son apex a pu être observé de profil et en plan (Kräusel et Weyland, 1926, fig. 3, Pl. 12 ; 1929, fig. 9, Pl. 5 ; Leclercq, 1940, fig. 30, 31, 32). Pour les mêmes raisons, le nombre, deux, des sporanges qui pendent à chaque bifurcation, ne laisse aucun doute (Leclercq, 1940, fig. 25 et 31).

Les sporangiophores du *Hyenia elegans* KRÄUSEL et WEYLAND sont décrits comme étant eux aussi de petits axes dichotomes portant à chaque extrémité de la dichotomie, deux à trois sporanges (Kräusel et Weyland, 1926, p. 136 et 1929, p. 327 et Leclercq, 1940, p. 10). Toutefois il convient ici de rappeler certaines particularités présentées par les exemplaires découverts en Belgique et qui possèdent des appendices filiformes dressés, simples ou bifurqués, situés sur la portion recourbée des segments du sporangiophore ou dans le prolongement de son axe (Leclercq, 1940, fig. 3 et 7 et fig. texte de 1 à 4, p. 8).

A cette époque, j'attribuais à ces organes une signification que j'hésite aujourd'hui à maintenir ; je les considérais alors comme des vestiges d'appendices foliaires (Leclercq, 1940, p. 9). Depuis lors, la présence d'appendices similaires chez *Eviostachya*, et l'expérience acquise au cours de cette étude, m'ont démontré que les sporangiophores vus de profil sur le bord marginal d'une empreinte, peuvent paraître bifurqués, alors qu'ils ne le sont pas. Ainsi la majorité des sporangiophores des cônes de l'*Eviostachya* observés dans des conditions similaires, paraissent-ils bifurqués (fig. 58-67, 61 et 62). Deux segments sur trois sont généralement rabattus dans le même plan, alors que le troisième demeure enfoncé sous le sédiment, ou bien a été arraché lors du refendage de la roche. Dans ce dernier cas, l'existence du troisième segment est révélée, seulement par sa surface d'attache qui apparaît comme une cicatrice en relief ou en creux, située sur l'axe du sporangiophore au niveau de la première trifurcation. Ces faits expliquent d'ailleurs pourquoi Monsieur Stockmans (1948) dans sa diagnose, p. 63, parle « de sporangiophores bifurqués une ou plusieurs fois », et les décrit, p. 64, comme « des lames de quelques millimètres de long se subdivisant en deux branches opposées qui lui sont perpendiculaires, légèrement arqués et se subdivisant à leur tour ». Certains sporangiophores de *Hyenia* que j'ai figurés en 1940, Pl. II, fig. 7, reproduisent des ensembles qui ne sont pas sans ressembler à certains sporangiophores d'*Eviostachya* représentés dans ce travail (fig. 55).

De ce qui précède, il ressort qu'un contrôle du mode de division des sporangiophores chez *Hyenia elegans* est devenu souhaitable, afin de s'assurer s'il appartient au type dichotomique ou trichotomique. On entrevoit les conséquences phylogénétiques que pourrait avoir la révélation d'une trichotomie chez les Hyeniaceae. Mais il est sans utilité, pour l'instant, de s'attarder à des réflexions qui ne reposent que sur une suggestion. Un matériel récolté en Belgique est, à ce propos, mis à l'étude.

Les considérations qui précèdent m'inclinent à rapprocher l'*Eviostachya Hoegi* des Hyeniaceae, dont il aurait porté le type des sporangiophores à un haut degré de différenciation.

DISCUSSION

La plante-mère de l'*Eviostachya Hoegi* est inconnue. Il est possible qu'elle ait été une plante grimpante, de même que le *Sphenophyllum* (Baxter, 1948 et Reed, 1949), puisque les stèles des deux genres sont fort semblables. Il est possible aussi qu'elle possédait des rameaux fructifères spécialisés, dépourvus partiellement ou totalement de feuilles végétatives et constitués de longs entre-nœuds, cause de leur caducité. Ces rameaux portaient au nœud des strobiles groupés par trois.

Il a été démontré que l'*Eviostachya Hoegi* possède réunis des caractères trouvés séparés chez des formes appartenant aux Sphenophyllales, aux Calamitales du Carbonifère inférieur et aux Proto-articulatales. Cependant il se différencie de chacune d'elles par des caractères morphologiques et anatomiques d'une importance fondamentale. Il représente un nouveau membre des Sphenopsides à affinités de Sphenophyllales et de Hyeniaceae. Les Sphenopsides se révèlent un groupe plus vaste et beaucoup plus diversifié qu'il n'avait été supposé l'être ; la multiplicité des fructifications révélées jusqu'ici, montre des variations d'organisation sur le thème strobile articulé, qui témoignent de la vitalité du phylum dans le Paléozoïque. Les découvertes faites en U. S. A. au cours des dix dernières années, sont, à cet égard, concluantes.

A mesure que nos connaissances s'accroissent la marge des différences qui sépare les Sphenophyllales des Calamitales, paraît se rétrécir. Il ne faudrait pas cependant confondre homologie de développement avec affinité, ni se hâter de tracer des filiations qui ne reposent que sur un seul organe, une fructification, souvent fragmentaire et dont le type du système ligneux, auquel l'axe du cône appartient, n'est pas toujours connu. Chez les Sphenophyllales il existe une curieuse disproportion entre la variété des fructifications et l'uniformité *apparente* des caractères anatomiques des tiges. Baxter (1948), dans son intéressante étude sur l'anatomie des axes végétatifs du genre *Sphenophyllum*, met en garde contre une telle constatation. Il attire l'attention sur l'importance des régions nodales ; à ce sujet il écrit p. 218 : « While the anatomy of the internode seems unreliable as a basis for distinctions (at least from the present material) the discoveries of additional nodal sections may be expected to show wide variations in leaf and

branch form of possible specific value. » Dans cette voie il y a peut-être un espoir de réduire dans un proche avenir l'inégalité qui existe actuellement dans nos connaissances des tiges et des fructifications de Sphenophyllales.

Il est deux caractères du sporangiophore de l'*Eviostachya Hoegi* qui paraissent avoir une portée phylogénétique et sur lesquels je désire attirer l'attention. Ce sont : la structure du faisceau, et la disposition des sporanges. Le telome fertile, que représente le sporangiophore, possède un faisceau triangulaire protostélisque qui se modifie en une actinostèle. La transformation de l'un à l'autre se produit par dissociation des éléments centraux du triangle de bois plein, en trois faisceaux d'abord, puis en neuf faisceaux qui forment un cercle autour d'un parenchyme interne. Ce comportement pose la question de savoir si la stèle de bois plein de Sphenophyllales est acquise, ainsi que le pense Zimmerman (1949, p. 71) au dépens d'une actinostèle dont les faisceaux se fusionnent, ou si elle représente un type primitif dérivé d'une protostèle devenue triangulaire. Kräusel et Weyland (1926, Pl. 12, fig. 3 et text. fig. 28 et 1932, fig. 4 à 7), ont signalé chez *Calamophyton primaevum* et *Hyenia elegans* un type de stèle qui se ressemble fort, puisqu'il présente une forme en V comprenant du parenchyme interne. L'état de conservation assez médiocre du matériel n'a pas permis une figuration détaillée de la structure, toutefois la forme générale du faisceau est plus proche, semble-t-il, de celle d'un triangle ouvert, que de celle de faisceaux isolés disposés autour d'un parenchyme central. Pour l'instant, rien de positif ne peut être proposé, il faut attendre des observations nouvelles faites sur du matériel meilleur. Toutefois la coexistence de deux types de stèle dans le telome fertile de l'*Eviostachya*, m'a paru intéressante à souligner.

Le second point qui, à mon sens, mérite une attention particulière, est la disposition rayonnante des sporanges sur le sporangiophore, ainsi que leur mode de fixation à l'extrémité de pédicelles de longueur différente. Cette ordonnance permet d'entrevoir par voie de réduction, de déplacement, de fusion, simple ou combinée, les processus qui ont pu déterminer un accroissement ou une diminution du nombre des sporanges, une orientation adaxiale ou abaxiale de ceux-ci, ainsi qu'une position pédicellée ou sessile, et aboutir ainsi à la gamme très riche de variations constatées dans l'organisation du sporangiophore chez les Sphenopsides.

La nature controversée du sporangiophore a été beaucoup discutée et suffisamment rappelée ces derniers temps pour que je m'en abstienne ici. Les faits paléontologiques, et l'organisation de l'*Eviostachya* en particulier, tendent à démontrer que la différenciation du sporangiophore ou télome fertile a précédé celle de la feuille, et que cette dernière est un organe latéral secondairement acquis. Miss Benson écrivait déjà en 1908, p. 148, à propos du sporangiophore : « such organs may be explained as units of the Pteridophytic thallus which still exist as relics of the condition in which the limit of axis and leaf were not fixed. » D'autre part Browne (1927, p. 308) n'a pas hésité à écrire : « the bracts are phylo-

genetically intrusions into the cone. » Le cône d'*Eviostachya Hoegi* apporte une réponse aux conceptions de ces deux paléontologues ; toutefois il est curieux que ce soit une plante à affinité de Sphénophyllales qui fournisse des arguments positifs en faveur d'une thèse défendue, à l'époque, au profit du complexe des Ptéridophytes et des Équisétales en particulier.

Ainsi donc, les caractéristiques anatomiques et morphologiques de l'*Eviostachya Hoegi* tendent à resserrer les affinités entre les Sphenophyllales et les Calamitales. Toutefois, la réunion des deux phyla vers une souche commune paraît devoir se situer au Paléozoïque tout à fait inférieur, bien au delà des Proto-articulatales du Dévonien moyen au sein desquelles il se pourrait que les deux groupes soient déjà représentées à l'état de deux lignées parallèles.

RÉSUMÉ

1. Une fructification de Sphenopside : l'*Eviostachya Hoegi* STOCKMANS est étudiée sur la base de deux types de matériel : un spécimen avec structure conservée et 31 compressions. Le matériel provient de quatre gisements de l'Étage Famennien (Fa 2) du Dévonien supérieur.

2. L'étude anatomique a révélé une prostostèle triangulaire hexarche dans le pédoncule et l'axe du cône ; un mode d'émission par paires des faisceaux destinés aux sporangiophores ; la composition d'un verticille fertile formé de six sporangiophores accouplés ; l'existence d'un faisceau triangulaire plein à la base du sporangiophore, et sa subdivision en trois faisceaux isolés, puis en neuf, formant cercle autour d'un parenchyme interne.

3. La notion de symétrie ternaire acquise à la suite de l'étude anatomique, a permis de déchiffrer la complexité des subdivisions qui se produisent dans la portion apicale du sporangiophore. Le sporangiophore est un organe trichotome qui se compose d'un axe hexagonal et d'un apex qui subit trois trifurcations successives dont les divisions ultimes ou pédicelles portent les sporanges.

4. Les neuf segments issus de la deuxième trichotomie sont d'une longueur différente ; les segments médians sont plus courts que les latéraux, ce qui détermine une disposition des sporanges sur deux cercles : un cercle intérieur constitué de neuf sporanges, et un cercle extérieur comprenant 18 sporanges.

5. Les sporanges sont pédicellés ; ils ont une forme ovoïde allongée et leur déhiscence est apicale. Les spores sont sphériques-triangulaires, leur exospore est ornée de spinules bifurquées flexueuses à large base ; la dimension des spores varie de 35 à 55 μ . Le cône est apparemment homosporé.

6. Il n'existe pas de bractées stériles intercalées entre les verticilles de sporangiophores, mais sur le pédoncule, est fixé un verticille de six bractées apparemment simples ou bifurquées, parfois plusieurs fois segmentées.

7. L'attention est attirée sur la signification phylogénétique que pourrait avoir la position particulière des sporanges sur le sporangiophore, ainsi que le comportement du faisceau ligneux dans l'axe de cet organe.

8. L'*Eviostachya Hoegi* STOCKMANS est comparé à des formes du Dévonien supérieur : *Bröggeria norvegica* NATHORST, *Böegendorfia semiarticulata* GOTHAN et ZIMMERMAN ; du Carbonifère inférieur : *Protocalamostachys arranensis* WALTON ; du Carbonifère moyen et du Pennsylvanien : *Bowmanites* et *Peltastrobis reedae* BAXTER, ainsi qu'aux Proto-articulatales du Dévonien moyen.

9. L'*Eviostachya Hoegi* STOCKMANS est un nouveau membre des Sphenopsides, dont les affinités le situent entre les Sphenophyllales et les Hyeniaceae. En outre, parce que chez *Eviostachya Hoegi* sont réunis des caractères trouvés séparés chez des formes appartenant aux Sphenophyllales et aux Calamitales, il tend à resserrer les analogies entre ces deux groupes.

ENGLISH SUMMARY

The purpose of this study is to describe a new Sphenopsid cone that has been found in four outcrops located in the same stratigraphical bed : Assise d'Évieux, of the Upper Devonian of Belgium. The generic name refers to it : *Eviostachya Hoegi* STOCKMANS (1948). The material consists of one specimen impregnated with iron hydroxyde, so that the vascular structure was preserved, and 31 compressions. The complementary states of preservation have afforded an opportunity for making detailed studies of the vascular organization of the peduncle of the cone, the cone axis, the nodal portion and the sporangiophores. Thanks to the preserved anatomy the morphological features of the compressions could thus be defined accurately.

TECHNIC. — The specimen with preserved structure belongs to the Palaeobotanical Department of the University of Liège, it is numbered 4100-4101 (part and counter-part). Seven of its organs has been embedded in translucent plastic ; they are the peduncle, the basilar nodal portion of the cone, and five sporangiophore axes. Repeatedly those organs have been ground down and polished, photographs of the successive sections prepared by that way, have been taken under strong reflected light. A series of 75 transversal sections and 4 longitudinal sections were thus obtained.

ANATOMY. — The anatomical study conduces to the following results :

1. The stele of the peduncle and axis of the cone was a triquetrous strand of solid wood, the corners of which were truncated with two protoxylem groups ; the stele was then hexarch (fig. 5, 6, 13, 14, 16, 19, 21). The tracheids were spiral and scalariform (fig. 8, 9, 10).

2. One main bundle started from one pair of protoxylem groups which assumed an isocles triangular form (fig. 11, 12, 13, 14, 15). Before it passed the cortex of the cone it divided into two equal triangular bundles (fig. 16, 17, 18 and text fig 1). Hence the main bundle gave off a paired sporangiophore traces (fig. 13, 14, 16, 19, 21, 22).

3. The pair of sporangiophore traces entered a common base. Further out each trace divided into three bundles (fig. 24, text fig. 2) which became tangentially elongated and slightly bent inwards ; they were disposed in a discontinuous ring around (fig. 26, 27, 28, 29) the internal parenchyma which is not preserved. Near the apex of the sporangiophore the bent strands should have divided again into nine minute bundles (fig. 34 and text fig 2).

4. A verticel consisted of six sporangiophores arranged in three pairs (fig. 19, 21, 60, text fig. 4 and 5) ; the whorls were superposed.

5. Each sporangiophore had an hexagonal stalk (fig. 24, 25). The inner layers of the cortex were not preserved. The outer cortex consisted of a well developed fibrous zone with thick wall cells (fig. 23, 24), that represented a strong mechanical construction which supported the heavy head of the sporangiophore.

6. As it widened out, near the apex, the sporangiophore subdivided into three main segments which immediately above branched into three secondary segments. Hitherto the total number of segments being nine (fig. 32, 33, 34 and text fig. 2).

7. The cone is bractless. Despite the fact that no verticel of bract have been seen inserted on the peduncle of the petrified specimen it did exist. The small outgoing bundles were given

off from the lateral corners of the isocetes triangular main bundle (fig. 11, 16, 19) they were apparently of the concentric type. The bracts were six in a whorl (fig. 48, 53, 54 text fig. 4). This is corroborated by the compressions. Diagrammatic transversal sections through the peduncle the node and the internode are reproduced text figures 3, 4, 5.

The text figures 1 and 2 represent the whole sequence of the stages of emission of the sporangiophore traces up to the nine segments in which the sporangiophore apex was subdivided.

MORPHOLOGY. — The 31 compressions belong to the Institut Royal d'Histoire Naturelle de Belgique.

1. Morphologically *Eviostachya Hoegi* was characterised by superposed whorls of six sporangiophores attached in three pairs. The sporangiophore attained a length of 2 to 3 mm ; it consisted of a stalk and an expanded apical portion of 2,4 to 3 mm wide. According to the crowded condition of the sporangia, the sporangiophore stalks were not usually seen. However a pair of sporangiophore with coalescent base fixed on the cone axis, is represented fig. 60 and fig. 4.

2. The sporangiophore consisted of an hexagonal stalk (fig. 24, 25) enlarged near the top where it divided into three main segments (fig. 55, 56, 57), that immediately above branched in three slender secondary segments (fig. 56, 64, 65).

Each of the nine segments, thus reached, bore three sporangia (text fig. 7).

3. The nine segments were not of equal length, the centrals were shorter than the laterals, so that the sporangia were disposed in two circles (fig. 58, 59) ; an inner circle made of nine sporangia almost sessile, and an outer circle consisting of 18 pedicellate sporangia, 27 sporangia on the whole.

4. The tangentially elongated portion of the sporangiophore was made of the longer segments fig. 58, 64, 65, 67, 68.

The complex organization of the sporangiophore head is represented in an horizontal plane, text fig. 7 and in natural position text fig. 8.

5. Spiniform appendages were inserted at the point where the segments curved, they were not of equal length. The appendages fixed on the short segments were longer, stouter and more erected than the appendages attached on the long segments (fig. 60, 64, 67, 68).

6. The sporangia were pendulous and were orientated towards the sporangiophore stalk (fig. 58, 66, 68). They were oval and pear shape (fig. 58, 69, 70). The dehiscence was apical (fig. 56, 60). The opened pore can be seen on several sporangia. The cells of the sporangia were strengthened on their lateral walls.

7. The spores were still numerous in the sporangia but generally ill preserved. After a short oxydation with H_2O_2 (10 volumes), spores taken into the sporangia appear as dark brown bodies, with sparse minute spines fixed on the margin. They had a sphaeric-subtriangular form (fig. 72, 73, 74). After an oxydation of half an hour, isolated spores are becoming translucent ; they show punctuations that represent the base of the spines (fig. 76 a and b, 77, 78 text fig. 6a, 6b.).

Sometimes the spine bases were so large as to be connected with one another ; in that case they look like minute erected wall. The average diameter of the spores was 35 to 55 μ . There were many tetrads of immature spores (fig. 75). Three specimens have given spores. No trace of more than one kind of spore have been found in lower, middle and upper part of the cone. Apparently *Eviostachya Hoegi* was homosporous.

8. Very probably cones were attached in threes at lateral branches that had long internodes, at least 50 mm and apparently no leaves or very few if any (fig. 46, 45, 43). The free surface of the cone was covered by the dissected trichotome apex of the sporangiophores and its spine appendages (fig. 61, 62).

9. Though the internal structure and the whole organization of the strobilus could be worked out ; little is known as to the vegetative organs of the mother-plant, on which it was borne. It may be suggested, however, that the plant could have had a training, climbing or scrambling habit as it is usually admitted for *Sphenophyllum* with which *Eviostachya Hoegi* had a very similar stele. See the emended diagnosis of the genus and species p. 21.

COMPARISON AND DISCUSSION.

1. Although the near affinities of *Eviostachya Hoegi* STOCKMANS with the Sphenophyllaceae appear clearly established it shows such a peculiar organization of the sporangiophores that its generic separation is justified.

2. *Eviostachya Hoegi* is compared with Upper Devonian cones : *Bröggeria norvegica* NATHORST (1914-1915), *Böegendorfia semi-articulata* GOTHAN and ZIMMERMANN (1932) with Carboniferous fructifications : *Protocalamostachys arranensis* WALTON (1949), the genus *Bowmanites* and *Peltastrobus reedae* BAXTER (1950). The latter reveals major similarities with *Eviostachya*. The cone is bractless ; the numerous sporangia thirty to forty are inserted in two or three concentric cycles on the adaxial margin of the peltate disk ; the sporangia of the outer whorl had long pedicel, those of the inner whorl were short stalked or sessile. As suggested by Baxter (1950, p. 18) : « *Peltastrobus* may possibly represents a holdover of primitive characters in the sphenophyllalean line, in which a profuse ramification of Hyenia-like fertile telome gave rise to a peltate disk with a series of marginal sporangia ». *Peltastrobus* is regrettably incomplete, so far nothing is known of the vascular type of the cone axis.

A comparison of *Eviostachya Hoegi* with the Middle Devonian Protoarticulatineae appeals critical re-examination of the mode of branching of the sporangiophore in *Hyenia*. It is an evident fact that in *Calamophyton* the sporangiophore were dichotomously forked and bore two sporangia at each branch (Kräusel and Weyland, 1926, 1929 — Leclercq, 1940, fig. 30, 31, 32). The sporangiophore of *Hyenia* differed in having two to three pendulant sporangia at each extremity of the segments. Moreover, specimens, found in Belgium, had erected filiform appendages, simple or bifurcated, located at the curve of the segments and in the prolongation of the sporangiophore axis (Leclercq, 1940, fig. 3-7 and text fig. 1 to 4, p. 8). The question arises as to whether the sporangiophore of *Hyenia* is positively dichotome or may be trichotome.

3. The sporangiophore of *Eviostachya Hoegi* STOCKMANS was remarkably elaborate in form and in structure so much so as to differ widely from any other organs to which the name is applied within the Sphenopsid. It represented a highly organized trichotome fertile telome in which a triangular protostele became apparently an actinostele. On the other hand, within the Sphenopsids, it appears that bractless cones had preceded in time and in evolution, cones with leaves intercalated.

4. From the above description and discussion the general conclusion is that *Eviostachya Hoegi* STOCKMANS had much in common with Sphenophyllaceae. At the same time it undoubtedly approached the Protoarticulatineae, especially Hyeniaceae in certain characters of its sporangiophores. The analogies with the Calamite fructification appear less significant. *Eviostachya Hoegi* is of interest for the bearing it has, on the problem of the evolution of the Sphenopsid.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWS, H. N. et MAMAY, H., 1951. — *A new American Species of Bownamites*, Bot. Gaz., 113, n° 2, 158-165. December. U. S. A.
- BAXTER, R. W., 1948. — *A study of the Vegetative Anatomy of the Genus Sphenophyllum from American Coal Balls*, Ann. Miss. Bot. Garden, 35, 209-251, September. U. S. A.
- BAXTER, R. W., 1950. — *Peltastrobus Reedae : A new Sphenopsid Cone from the Pennsylvanian of Indiana*, Bot. Gaz., 112, n° 2, 174-182, December.
- BENSON, M. J., 1908. — *The Sporangioophore. A Unit of Structure in the Pteridophyta*, New Phytologist, VII, 143-149.
- BROWNE, I. M. P., 1927. — *A new theory of the morphology of the Calamarian cone*, Ann. of Botany, XLI n° CLXII, 301-320, April.
- BRUSH, G. S. et BARGHOORN, E. S., 1955. — *Kallostachys Scottii : A new genus of Sphenopsid Cones from the Carboniferous*, Phytomorphology, 5, n° 2, 3, 346-356, New Delhi.
- GO THAN, W. et ZIMMERMANN, F., 1932. — *Die Oberdevonflora von Liebichau und Bögendorf (Niederschlesien)*, Inst. für Paläobot. und Petrogr. der Brennst. 2, Heft 2, 105-130, Pl. 12 à 17.
- HIRMER, M., 1927. — *Handbuch der Palaöbotanik*, Ed. R. Oldenbourg, München, Berlin, 1-708.
- HOEG, O. A., 1942. — *The Downtonian and Devonian Flora of Spitsbergen*, Norges. Sval. O. G. Ishavs-Undersøkelser, 83, 1-228, Pl. LXII. Oslo.
- HOSKINS, J. H. and CROSS, A. T., 1943. — *Monograph of the Paleozoic Cone Genus Bowmanites (Sphenophyllales)*, Amer. Midl. Naturalist, 30, n° 1, 113-163, July.
- KOSANKE, R. M., 1955. — *Mazostachys. A new Calamite Fructification*, Illinois State Geol. Survey, 180, 1-37.
- KRÄUSEL, R. et WEYLAND, H., 1926. — *Beiträge zur Kenntnis der Devonflora II*, Abh. Senckenberg Naturf. Ges., 40, H. 2, 116-155, Pl. 3-17, Frankfurt a. M.
- KRÄUSEL, R. et WEYLAND, H., 1929. — *Beiträge zur Kenntnis der Devonflora III*, Abh. Senckenberg Naturf. Ges., 41, H. 7, 317-359, Pl. 1-15, Frankfurt a. M.
- KRÄUSEL, R. et WEYLAND, H., 1932. — *Pflanzenreste aus dem Devon III, über Hyenia Nath.*, Senckenberg, 14, n° 4-5, 274-280, Frankfurt a. M.
- LANG, W. H., 1925. — *Cont. Study Old Red Sand. Flora Scotland : I et II*, Trans. Roy. Soc. Edinburgh, LIV, Part II, N° 2 : 253-279, Pl. I-IV.
- LECLERCQ, S., 1935. — *Sur un épi fructifère de Sphenophyllale, Première Partie*, Ann. Soc. Géol. de Belgique, LVIII : 183-194.
- LECLERCQ, S., 1936. — *Sur un épi fructifère de Sphenophyllale : Sphenophyllum fertile Scott, Deuxième Partie*, Ann. Soc. Géol. de Belgique, LIX : 222-248.
- LECLERCQ, S., 1936. — *A propos du Sphenophyllum fertile Scott*, Ann. Soc. Géol. de Belgique, LX : 170-172.
- LECLERCQ, S., 1940. — *Contribution à l'étude de la Flore du Dévonien de Belgique*, Acad. Roy. Sc., Mém. in-4°, s. 2, XII, fasc. 3 : 1-65, Pl. I-VIII.
- LECLERCQ, S., 1951. — *Étude morphologique et anatomique d'une Fougère du Dévonien supérieur, le Rhacophyton zygopteroïdes nov. sp.*, Ann. Soc. Géol. de Belgique, Mém. T. IX : 1-62, Pl. I-XII.
- LECLERCQ, S. et NOËL, R., 1953. — *Plastic. A suitable embedding substance for Petrographic study of Coal and Fossil Plants.* « Phytomorphology », Vol. 3, n° 3 : 222-223, July, New-Delhi, India.
- LEDoux-MARCELLE, H., 1927. — *Sur les flores du Dévonien de la Belgique*, Bull. Soc. Belg. de Géol. Paléont. et Hydrol., XXXVII : 19-30. Pl. I-III, Bruxelles.
- LEVITTAN, E. D. et BARGHOORN, E. S., 1948. — *Sphenostrobus Thompsonii : A new genus of the Sphenophyllales*, Amer. Jour. Bot., 35, n° 6 : 350-358.

- MAMAY, S., 1954. — *A new Sphenopsid Cone from Iowa*, Ann. of Bot., **XVIII**, n° 70 : 231-239, Pl. XIII et XIV.
- NAUMOVA, S. N., 1953. — *Complexes sporopolliniques du Dévonien supérieur de la Plateforme Russe et leur signification stratigraphique* (en langue russe), Trav. Inst. Sci. Géol., **143**, ser. géol., N° 60 : 154, Pl. 1-23, U. R. S. S.
- NATHORST, A. G., 1902. — *Zur Oberdevonischen Flora der Bären-Insel*, Kongl. Svenska Vetenskaps Akad. Hand., **36**, n° 3 : 1-60, Pl. 1-14.
- REED, F. D., 1938. — *Notes on some plant remains from the Carboniferous of Illinois*, Bot. Gaz., **100** : 324-335.
- REED, F. D., 1949. — *Notes on the Anatomy of two Carboniferous Plants, Sphenophyllum and Psaronius*, Bot. Gaz., **110**, n° 3, March : 501-510.
- SCHOFF, J. M., WILSON, L. R. and BENTALL, R., 1944. — *An Annotated Synopsis of Paleozoic Fossil Spores and the Definition of Generic Groups*, Illinois State Geo. Survey, **91** : 7-66, Pl. 1-3.
- SCOTT, D. H., 1897. — *On the structure and Affinities of Fossil Plants from the Palaeozoic Rocks. On Cheirotrobus, a new type of Fossil Cone from the Lower Carboniferous Strata (Calciiferous Sandstone Series)*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, **189** : 1-34.
- SCOTT, D. H., 1923. — *Studies in Fossil Botany*, 3^e ed. London.
- STOCKMANS, F., 1948. — *Végétaux du Dévonien supérieur de la Belgique*, Inst. Royal Hist. Nat. de Belgique, Mém., **40** : 1-85, Pl. I-XIV.
- WALTON, J., 1949. — *On some Lower Carboniferous Equisetineae from the Clyde Area*, Trans. Roy. Soc., Edinburgh, **LXI**, Nos 25 et 26 : 729-732, Pl. I.
- ZIMMERMAN, W., 1949. — *Geschichte der Pflanzen*, Stuttgart.
- ZIMMERMANN, W., 1952. — *Main Results of the « Telome Theory »*, The Palaeobotanist, **1** : 456-470.

EXPLICATION DES PLANCHES

ANATOMIE.

Le spécimen à structure conservée de l'*Eviostachya Hoegi* STOCKMANS (n° 4100 et 4101, empreinte et contre-empreinte) appartient aux collections du Service de la Paléontologie végétale de l'Université de Liège.

Planche I.

- Fig. 1. Empreinte dont le pédoncule, l'axe du cône et les sporangiophores ont été imprégnés d'une minéralisation d'hydroxide de fer qui a conservé le système vasculaire de ces organes. N° 4100, $\times 1$.
- Fig. 2. Contre-empreinte de la fig. 1, n° 4101, $\times 1$.
- Fig. 3. Spécimen de la fig. 1 agrandi trois fois. Le pédoncule a disparu parce qu'il a été sectionné en trois tronçons inclus, ensuite, dans du plastique transparent. — Remarquer l'étalement des segments qui constituent la tête des sporangiophores et la présence d'appendices spiniformes dressés. N° 4100, $\times 3$.
- Fig. 4. Spécimen de la fig. 2 agrandi trois fois. — Remarquer à la base du cône, côté gauche, une paire de sporangiophores. N° 4101, $\times 3$.
- Fig. 5. Section transversale du niveau le plus inférieur du pédoncule. Inclusion. N° 4100/1/2, $\times 45$.
- Fig. 6. Idem agrandi, $\times 135$.
La numération I, II, III, indique l'ordre suivant lequel les sporangiophores sont émis au premier nœud du cône. Stades 1, 2, 3.
- Fig. 7. Section transversale du pédoncule située à 5 mm au-dessus de celle de la fig. 6. Stades 2, 3, 4. N° 4100/2. La figure est inversée par rapport à la fig. 6, parce que l'inclusion 4100/2 a été usée de haut en bas, alors que celle du 4100/1 l'a été de bas en haut.
- Fig. 8. Section longitudinale passant par un pôle de la stèle : trachéides annelées. N° 4100/3/9, $\times 135$.
- Fig. 9. Section longitudinale passant par le metaxylème de la stèle : trachéides scalariformes. N° 4100/3/10, $\times 135$.
- Fig. 10. Idem au $\times 270$. N° 4100/3/11.
- Fig. 11. Faisceau sortant étiré tangentiellement et émission latérale de faisceaux destinés à deux bractées : *b*. Stade 5. N° 4100/3/1, $\times 135$.
- Fig. 12. Section transversale du pédoncule située très près du premier nœud du cône. Les trois faisceaux sortants sont à des stades différents. Le faisceau III est au stade 3 ; le faisceau II est au stade 5, et émet deux petits faisceaux destinés chacun à une bractée, l'un d'eux est seulement en voie d'émission. Le faisceau I se détache du cône, il est constitué d'une paire de sporangiophores unis par une base commune. Stade 9. N° 4100/3/5, $\times 45$.
- Fig. 13. Section transversale à travers la portion nodale. Le faisceau II s'est étalé tangentiellement. La paire de sporangiophores, en regard du bras I de la stèle, est mieux conservée que sur la fig. 12. Quelques éléments du faisceau du second sporangiophore, sont conservés. La fig. 13 est inversée par rapport à la fig. 12, parce que l'inclusion N° 4100/4/5 à laquelle elle appartient a été usée de bas en haut, alors que l'inclusion N° 4100/3 a été usée de haut en bas, $\times 45$.

Planche II.

- Fig. 14. Section transversale à travers le premier nœud du cône. Le faisceau sortant II est devenu un triangle isocèle. Stade 6. Les deux sporangiophores en regard du bras I de la stèle, sont isolés de l'axe du cône, mais encore unis par de minces assises d'écorce externe, Stade 8. N° 4100/4/14, $\times 45$.
- Fig. 15. Faisceau sortant, bras II, de la fig. 14. Le faisceau a pris une forme de triangle isocèle. Le pôle de l'angle du sommet est en voie de division, Stade 6. N° 4100/4/14, $\times 135$.
- Fig. 16. Section transversale, vue générale ; br. faisceau d'une bractée. N° 4100/4/17, $\times 45$.
- Fig. 17. Faisceau II de la fig. 16 ; le faisceau se divise suivant la bissectrice de l'angle pour donner deux faisceaux triangulaires. Stade 7. N° 4100/4/17, $\times 135$.
- Fig. 18. Faisceaux III de la fig. 16 ; faisceaux triangulaires secondaires issus d'un faisceau triangulaire de forme isocèle ; un des deux faisceaux est bien conservé. Stade 8. N° 4100/4/17, $\times 135$.
- Fig. 19. Section transversale, vue générale. N° 4100/4/18, br. 2 = faisceau d'une bractée, $\times 45$.
- Fig. 20. Section transversale oblique de la base coalescente d'une paire de sporangiophores. Le faisceau présente la forme d'une petite masse triangulaire pleine, à trois pôles. Stades 9 et 10. N° 4100/4/6, $\times 135$.
- Fig. 21. Section transversale vue générale de la portion nodale avant sa dislocation sous l'effet de la compression. Les sporangiophores II et III ont particulièrement souffert. N° 4100/4/21, $\times 45$.
- Fig. 22. Paire de sporangiophores devenant deux unités distinctes. Stade 10. N° 4100/4/21, $\times 135$.
- Fig. 23. Section transversale d'un sporangiophore située à un niveau inférieur, et montrant le grand développement de l'écorce externe. Stade 11. N° 4100/6/1, $\times 45$.
- Fig. 24. Section transversale d'un sporangiophore située à 2 mm en-dessous de la première division de son apex. Rupture du faisceau triangulaire en trois petites masses vasculaires, dont deux sont ici conservées ; la troisième se situait entre les deux autres et constituait le troisième pôle. Stade 11. N° 4100/7/1, $\times 135$. Remarquer le contour hexagonal de la section.
- Fig. 25. Idem, photographié sur fond noir, afin de faire mieux apparaître le contour hexagonal du sporangiophore.
- Fig. 26. Section transversale du même sporangiophore, située à 0,16 mm de celle de la fig. 24 ; les deux petites masses vasculaires s'étalent tangentiellement. Stade 12. N° 4100/7/3, $\times 135$.
- Fig. 27. Section transversale du même sporangiophore située 0,56 mm plus haut que celle de la fig. 24. Les faisceaux ont précisé leur forme et leur position. Stade 12. N° 4100/7/8, $\times 135$.

Planche III.

- Fig. 28. Section transversale du même sporangiophore située à 1,04 mm de celle de la fig. 24. Le diamètre de la section augmente. Les faisceaux forment deux bandes étroites à concavité orientée vers le centre. Stade 12. N° 4100/7/14, $\times 135$.
- Fig. 29. Idem, $\times 280$. La subdivision amorcée des deux faisceaux est plus apparente. Stade 13.
- Fig. 30. Section transversale du même sporangiophore située à 1,20 mm de celle de la fig. 24. La division des deux faisceaux en petits faisceaux séparés se précise. Stade 13. N° 4100/7/16, $\times 135$.
- Fig. 31. Section transversale du même sporangiophore située à 1,68 mm de celle de la fig. 24. Le diamètre du sporangiophore s'est fortement accru. Le contour interne de l'écorce dessine latéralement deux arcs concaves ; le troisième arc est altéré dans sa forme parce que le sporangiophore reposait par cette face sur le sédiment. Les faisceaux divisés en très petites unités, ne sont plus conservés. Stade 14. N° 4100/7/22, $\times 135$.
- Fig. 32. Section transversale du même sporangiophore située à 1,84 mm de celle de la fig. 24. Des cloisonnements secondaires de l'écorce interne subdivisent le champ de la section. Voir fig. texte 2, p. 12. Stade 15, N° 4100/7/24, $\times 135$.
- Fig. 33. Section transversale du même sporangiophore située à 1,92 mm de la fig. 24. Trois unités se séparent l'une de l'autre à partir du centre. Le lobe ou segment du côté droit est le mieux conservé ; il est divisé radialement en trois éléments secondaires. Stade 16. N° 4100/7/25, $\times 135$. — Voir fig. texte 2 (16), p. 12.
- Fig. 34. Section transversale du même sporangiophore située à 2 mm de celle de la fig. 24. Indépendance de trois segments majeures, celui de droite a le mieux conservé la structure originelle ; les deux autres ont l'ordonnance des segments secondaires dérangée par la compression. Stade 17, N° 4100/7/26. Voir fig. texte 2 p. 12.

MORPHOLOGIE.

Les compressions représentées ci-après appartiennent aux collections de l'Institut d'Histoire Naturelle de Belgique à Bruxelles : Service de la Paléontologie Végétale.

- Fig. 35 et 36. Empreinte et contre empreinte d'un *Eviostachya Hoegi* STOCKMANS ; l'articulation du cône est nette. N° 44192 et 44196, $\times 1$.
- Fig. 37. Cône pédonculé. N° 41432, $\times 1$.
- Fig. 38. Cône pédonculé. N° 44160, $\times 1$.
- Fig. 39. Cône partiellement dégarni de ses sporanges et montrant des axes dénudés de sporangiophores. N° 44193, $\times 1$.
- Fig. 40 et 41. Empreinte et contre-empreinte. Cône d'assez grande dimension. N° 44161 et 42167, $\times 1$. — Le spécimen de la fig. 41 a été figuré par Monsieur Stockmans (1948, Pl. X, fig. 5 et 5a).
- Fig. 42. Agrandissement de l'entre-nœud inférieur de la figure 43 afin de mieux faire apparaître la costulation. N° 42079, $\times 3$.
- Fig. 43. Deux cônes à base décurrente fixés sur une portion d'axe, dont l'entre-nœud supérieur incomplet mesure 50 mm. Un troisième cône est vraisemblablement fixé sur la face postérieure du nœud. Entre-nœud inférieur costulé. N° 42079, $\times 1$.
- Fig. 44. Un cône pédonculé fixé à une courte portion d'axe ; l'insertion d'un second cône est indiquée sur le côté droit du nœud ; un troisième cône est probablement situé sur la face postérieure du nœud. N° 44195, $\times 1$.
- Fig. 45. Deux cônes à court pédoncule fixés à un nœud. Leur position laisse supposer la présence d'un troisième cône sur la face postérieure du nœud. N° 44082, $\times 1$.
- Fig. 46. Trois cônes presque sessiles fixés à un nœud. N° 42057, $\times 1$.

Planche IV.

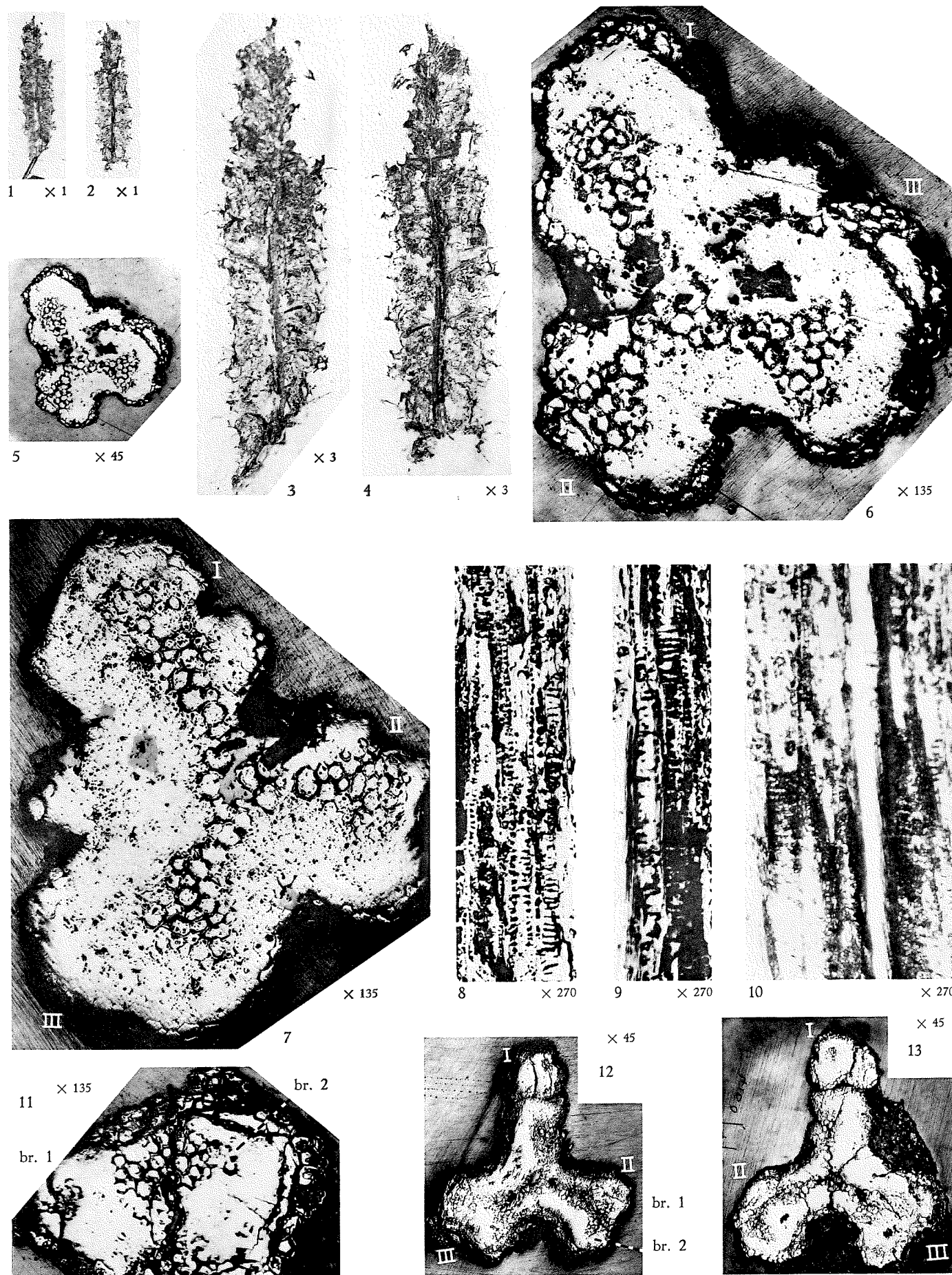
- Fig. 47. Cône pédoncule fixé à une portion d'axe à long entre-nœud. Pédoncule de 25 mm de longueur. N° 41656, $\times 1$.
- Fig. 48. Cône pédonculé. Un verticille de bractée est fixé sur le pédoncule à 6 mm sous le cône (voir détail fig. 53). N° 42067, $\times 1$.
- Fig. 49. Cône pédonculé. Vestige d'un verticille de bractée fixé à 4 mm sous le cône. N° 44.083, $\times 1$.
- Fig. 50. Petit cône pédonculé. Insertion d'un verticille de bractée immédiatement sous le cône ; une bractée recouvre 4 nœuds. N° 41682, $\times 1$.
- Fig. 51. Cône pédonculé avec verticille de bractées fixé immédiatement sous le cône. N° 42078, $\times 1$.
- Fig. 52. Bractée plusieurs fois segmentée, fixée à la base du cône représenté fig. 40. Le pédoncule montre une nette costulation. N° 44161, $\times 10$.
- Fig. 53. Détail de la fig. 48. — Élargissement du pédoncule au niveau de l'insertion du verticille de bractée. Bractée bifurquée dont un seul segment dressé est conservé ; le second segment a été brisé au niveau de la coalescente ; br. surface d'attache de deux autres bractées ; s. un segment d'une bractée fixée sur la face postérieure du pédoncule. N° 42067, $\times 10$.
- Fig. 54. Détail de la fig. 47. — Insertion d'un verticille de bractée directement sous le cône ; br. niveau d'insertion d'une bractée située sur la face postérieure du cône ; s. segment de bractée N° 41656, $\times 10$.
- Fig. 55. Un sporangiophore montrant la première division en trois segments majeurs, de l'extrémité de l'axe du sporangiophore. N° 41432, $\times 10$.
- Fig. 56 et 57. Empreinte et contre-empreinte du même sporangiophore montrant la première division en trois segments de l'axe du sporangiophore. La fig. 56 montre en plus, la subdivision de deux segments majeurs en trois segments secondaires ; p. sporange avec pore apical ouvert, N° 44161 et 42167, $\times 10$.
- Fig. 58. Sporangiophore montrant l'insertion des sporanges sur deux cercles concentriques, ainsi que l'étalement et la courbure des segments secondaires longs. N° 44196, $\times 10$.
 i = cercle intérieur ; e = cercle extérieur.
- Fig. 59. Sporangiophore montrant l'insertion des sporanges du cercle intérieur, i , sur les segments courts, et l'insertion des sporanges du cercle extérieur, e , sur les segments longs. N° 44192, $\times 10$.
- Fig. 60. Une paire de sporangiophores fixés sur l'axe du cône ; p. = sporanges montrant le pore apical ouvert. N° 42167, $\times 10$.

Planche V.

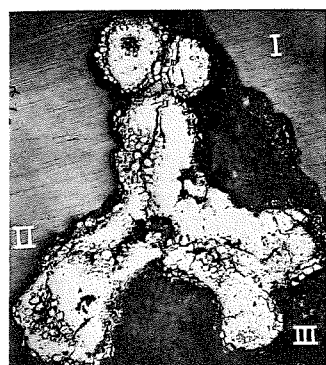
- Fig. 61. Cône de la fig. 35 agrandi $\times 3$, donnant une idée du revêtement extérieur de la fructification constituée par les expansions trichotomes des sporangiophores, et leurs appendices spiniformes. N° 44192, $\times 3$.
- Fig. 62. Cône de la fig. 37 agrandi $\times 3$ montrant, ainsi que la figure précédente, le style du revêtement du cône. N° 41432.
- Fig. 63. Cône de la fig. 38 agrandi $\times 3$. La position pendante des sporanges pédicellés et leur convergence vers l'axe du sporangiophore, est apparente. N° 44160
- Fig. 64. Étalement tangentiel de segments longs et appendices spiniformes. N° 44192, $\times 10$.
- Fig. 65. Troisième niveau de trifurcation aboutissant aux pédicelles grêles des sporanges. N° 42167, $\times 10$.
- Fig. 66. Sporangiophore montrant la convergence des sporanges vers son axe. N° 44192, $\times 10$.
- Fig. 67 et 68. Courbure adaxiale accentuée des segments longs et types d'appendices spiniformes. N° 41432 et 44192, $\times 10$.
- Fig. 69-70 et 71. Détails du cône représenté fig. 63 ; ils montrent les longs sporanges pédicellés portés par les segments longs. N° 44160, $\times 10$.
- Fig. 72-73 et 74. Spores prélevées à l'intérieur des sporanges et faiblement oxydées. L'exospore est fissurée mais montre quelques spinules grêles sur le bord marginal. Photographie par réflexion. N° 44160, $\times 150$.
- Fig. 75. Tetrade de spores avortées. N° 44160, $\times 150$.
- Fig. 76 *a* et *b*. Vue proximale (*a*) et distale (*b*) d'une spore ayant supporté une oxydation prolongée. L'exospore montre une ponctuation nette qui représente la base des spinules. La figure (*a*) laisse deviner la suture triradiée petite et faiblement marquée. N° 44160.
- Fig. 77. La même spore $\times 250$ mais ayant été accidentellement plissée au cours des manipulations.
- Fig. 78. Spore restée fixée à la paroi interne du sporange et montrant en raison de cela, de nombreuses épines grêles et bifurquées dont les bases constituent la ponctuation observée sur la spore représentée fig. 76 *a* et *b*. $\times 350$.

TABLE DES MATIÈRES

<i>Introduction et remerciements</i>	3
<i>Matériel et Gisements</i>	4
<i>Étude Anatomique</i>	5
Le Pédoncule	6
Le nœud et son verticille	8
Le sporangiophore	8
Résumé et reconstitutions schématiques	11
<i>Étude Morphologique</i>	14
Mode de fixation des cônes et le verticille de bractées stériles	14
Le sporangiophore	16
Sporanges et spores	17
Résumé et reconstitutions schématiques	19
Diagnose	20
<i>Comparaisons</i>	23
<i>Discussion</i>	28
<i>Résumé</i>	30
<i>English Summary</i>	31
<i>Bibliographie</i>	34
<i>Explication des planches</i>	36



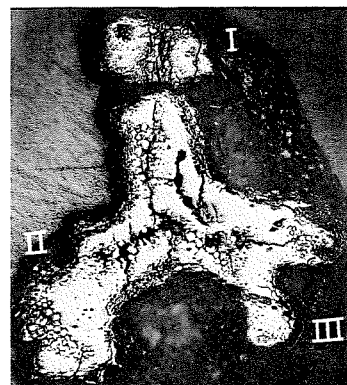
S. LECLERCQ. — Fructification de Sphenopside du Dévonien Supérieur.



14 $\times 45$



15 $\times 135$



16 br. $\times 45$



17 $\times 135$



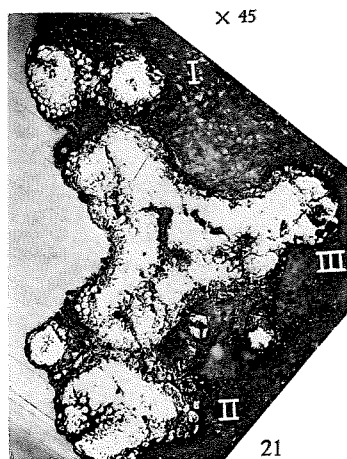
18 $\times 135$



19 br. $\times 45$



20 $\times 135$



$\times 45$

21



22 $\times 135$

$\times 135$

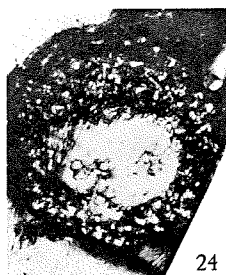
$\times 135$

$\times 135$

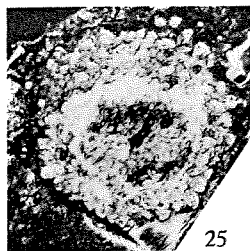
$\times 135$



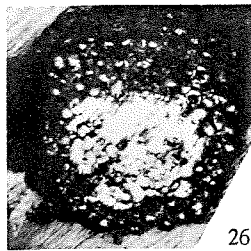
23 $\times 45$



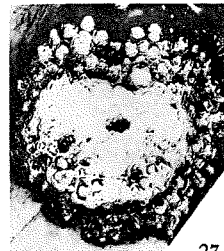
24



25

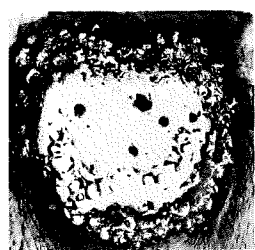


26

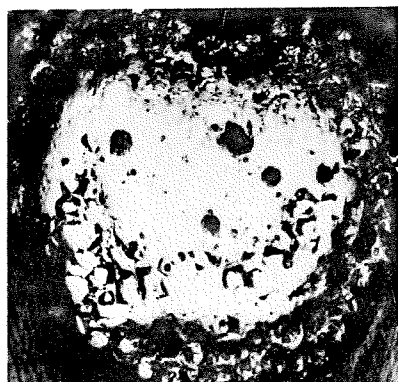


27

S. LECLERCQ. — Fructification de Sphenopside du Dévonien Supérieur.



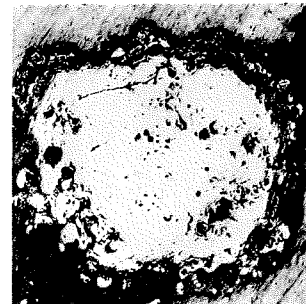
28 $\times 135$



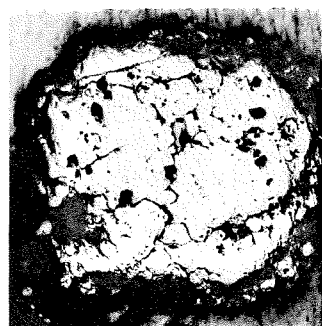
29 $\times 280$



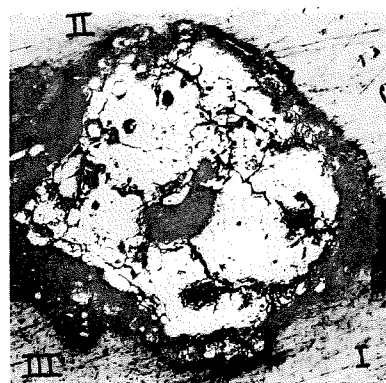
30 $\times 135$



31 $\times 135$



32 $\times 135$



33 $\times 135$



34 $\times 135$



35 $\times 1$



36 $\times 1$



37 $\times 1$



38 $\times 1$



39 $\times 1$



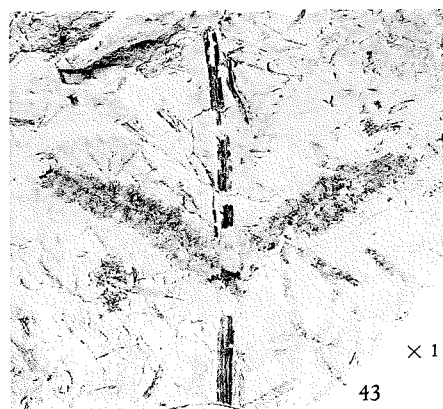
40 $\times 1$



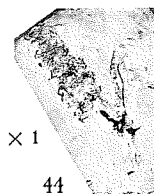
41 $\times 1$



42 $\times 3$



43 $\times 1$



$\times 1$

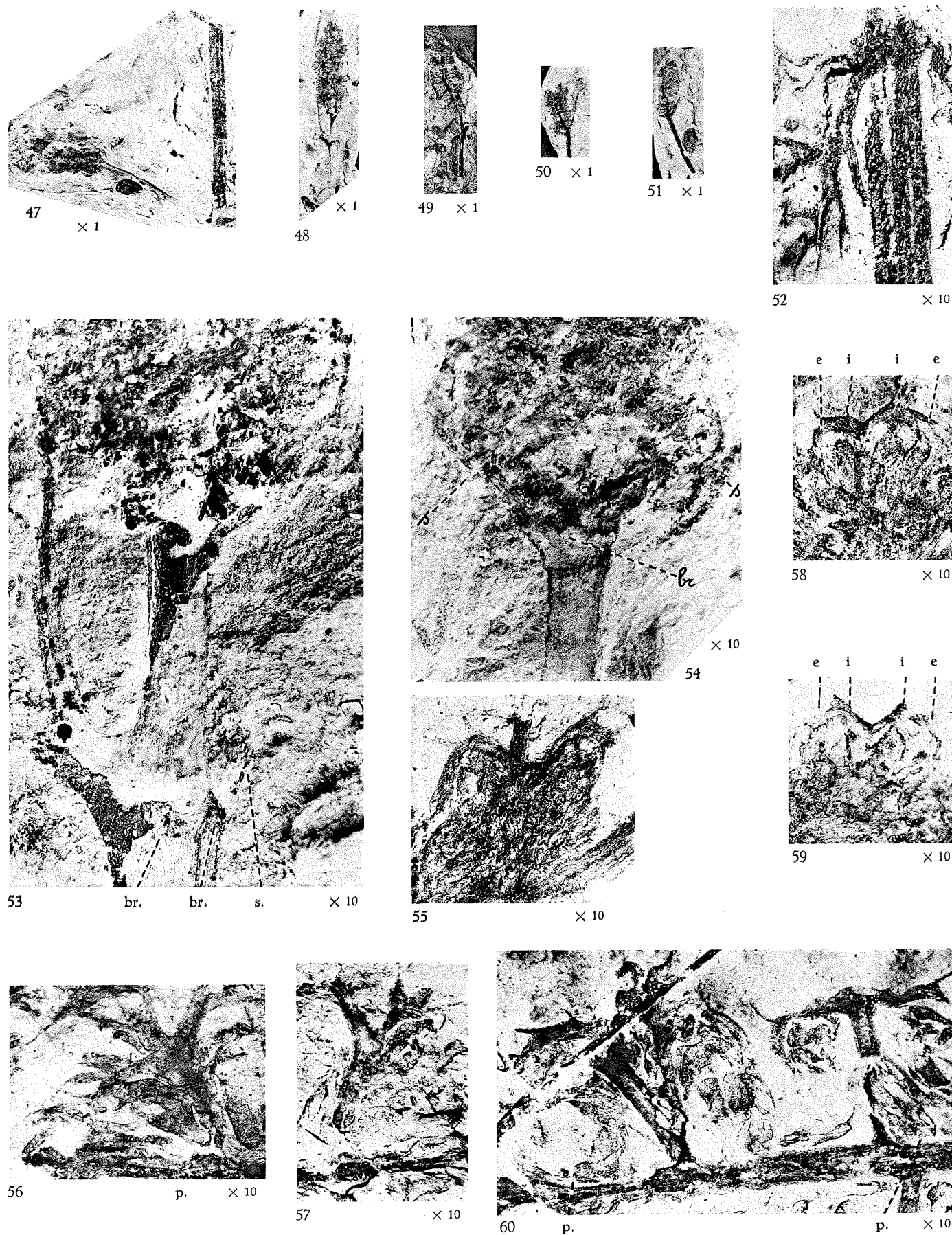


45 $\times 1$

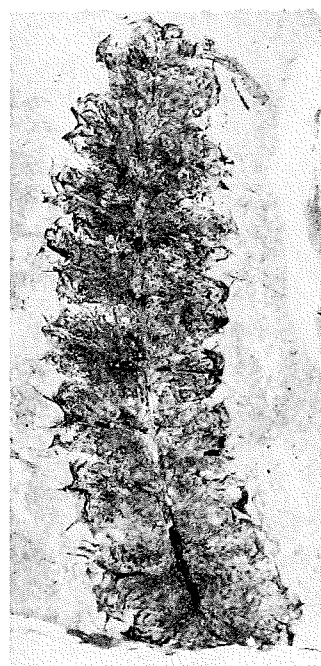


46 $\times 1$

S. LECLERCQ. — Fructification de Sphenopside du Dévonien Supérieur.



S. LECLERCQ. — Fructification de Sphenopside du Dévonien Supérieur.



61 $\times 3$



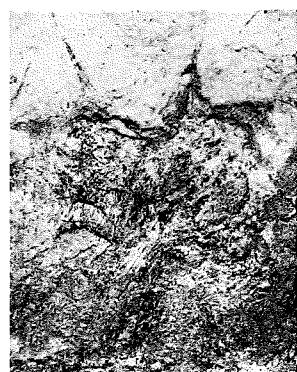
$\times 3$
62



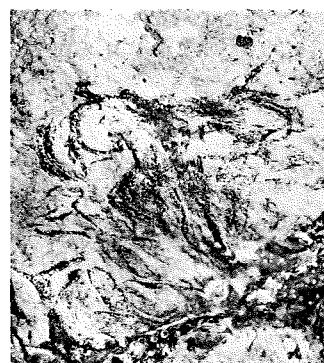
63 $\times 3$



69 $\times 10$



64 $\times 10$



65 $\times 10$



66 $\times 10$



70 $\times 10$



67 $\times 10$



68 $\times 10$



71 $\times 10$



72 $\times 150$



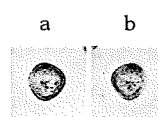
73 $\times 150$



74 $\times 150$



75 $\times 150$



a
76 $\times 150$



b
77 $\times 250$



78 $\times 350$

S. LECLERCQ. — Fructification de Sphenopside du Dévonien Supérieur.