

III

CLASSE DES CLADOXYLOPSIDA

PICHI-SERMOLLI, 1959

par
Suzanne LECLERCQ.

INTRODUCTION

Le Paléozoïque ancien révèle l'existence de groupes de plantes dont la somme des caractères pose un problème de taxonomie. Les Cladoxylopsida paraissent bien appartenir à l'un de ces taxa. En effet, l'anatomie de leurs axes, les divers types de leur fructification, de leurs feuilles les ont fait successivement comparer aux Ptéridospermées, aux Psilophytales, aux Fougères et aux Sphénophytes.

On admet généralement que les représentants de ce groupe possèdent en commun suffisamment de caractères constants et distinctifs pour les réunir dans une unité systématique autonome. La création de la classe des Cladoxylopsida a été proposée par Pichi-Sermolli, (Pteridophyta, p. 451, Pergamon Press, 1959). Elle est adoptée ici. Le nombre des genres et des espèces connus à ce jour laisse pressentir l'existence d'un important phylum qui se serait diversifié en un faisceau de lignées entre le Couvinien et le Carbonifère Inférieur. On peut donc espérer la découverte de formes ancestrales dans des horizons stratigraphiques plus anciens.

I. — ORDRE DES CLADOXYLALES

(HIRMER, 1927)

L'ordre comprend une seule famille, celle des *Cladoxylaceae* créée originairement pour des fragments d'axes minéralisés du Carbonifère inférieur, dont l'anatomie présente des caractères particuliers qui l'isolent dans la série végétale.

FAMILLE DES CLADOXYLACEAE

Cladoxyleae Fr. Unger, K. Akad Wiss., Wien, 11, 1856.

Cladoxylloideae J. Walton, Adam et Charles Black, London, 1953.

Franz Unger en 1856 a créé les *Cladoxyleae* pour des structures conservées de plantes que Reinhardt Richter (1856) avait récoltées dans les schistes à *Cypridines* du gisement de Saalfeld en Thuringe (Carbonifère inférieur-Culm).

En 1896, H. von Solms-Laubach a réexaminé ce matériel et en a précisé les caractères et les affinités.

Paul Bertrand en 1935 a repris les matériaux de Unger et de Solms-Laubach et les a réunis dans une étude monographique.

La collection originale de Unger est répartie entre les collections du Geologisch Landesanstalt de Berlin, de l'Université de Halle a. S., au Geological Survey de Londres et au Museum National d'Histoire Naturelle de Paris.

Dans l'état actuel des connaissances, la famille comprend sept genres :

Cladoxylon Unger, 1856.

Völkelia de Solms-Laubach, 1910.

Steloxylon de Solms-Laubach, 1910.

Pietzschia Gothan, 1927.

Calamophyton Kräusel et Weyland, 1926.

Xenocladia Arnold, 1940.

Pseudosporochnus Potonié et Bernard, 1904.

Sont également rattachés à cette famille les genres :

Hierogramma Unger, 1856.

Syncardia Unger, 1856.

Arctopodium Unger, 1856.

Pourraient présenter des affinités avec les *Cladoxylaceae* les genres *Polyxylon* Read et *Schizopodium* Harris et les *Iridopteridaceae*.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX

Système vasculaire polystélisque complexe, consistant en de nombreuses lames ligneuses (ou stèles) simples ou occasionnellement anastomosées. En section transversale, stèles disposées de manière rayonnante et présentant des formes variées, lame droite ou courbée, en U, V, W, Y ouverts vers la périphérie, ovales ou circulaires. Boucle périphérique plus ou moins développée, située à l'extrémité distale de toutes ou de la plupart des stèles. Émission des faisceaux foliaires par étranglement de la boucle périphérique sans provoquer l'ouverture de celle-ci.

La distinction des genres et des espèces prend en considération les caractères suivants :

1° forme, dimensions, position et nombre de stèles observées dans une section transversale; 2° forme et dimension de la boucle périphérique; 3° développement plus ou moins important d'une zone ligneuse « secondaire » (1) entourant le métaxylème; 4° développement différent d'un système de sclérenchyme de soutien.

Dans l'état actuel de nos connaissances, l'extension stratigraphique de la classe s'étend du Couvinien au Carbonifère inférieur (peut-être Permien?).

A l'exception de trois formes trouvées dans le Dévonien moyen, le *Cladoxylon scoparius* Kräusel et Weyland 1926, le *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks 1962 et le *Calamophyton primaevum* Kräusel et Weyland 1926, les membres de cette familles ont des genres de forme créés sur la base de caractères anatomiques.

I. — CLADOXYLACEAE du CARBONIFÈRE INFÉRIEUR

GENRE CLADOXYLON UNGER, 1856

Ce genre comprend dix espèces, réparties dans le Carbonifère inférieur de la Thuringe, d'Écosse et du Viséen de France (Massif central), le Dévonien supérieur des États-Unis et le Dévonien moyen supérieur de Rhénanie.

Cladoxylon Unger, 1856, K. Akad. W. Wien, 11 : 178.

Le genre *Cladoxylon* est basé sur le *Cladoxylon mirabile* Unger de Thuringe. Il est abondant dans les schistes de Saalfeld.

ESPÈCE-TYPE : *Cladoxylon mirabile* Unger, 1856 (fig. 90-93).

Schistes de Saalfeld (Carbonifère inférieur, Culm).

Cladoxylon mirabile Unger, 1856, K. Akad. Wiss. Wien, 11 : 93; pl. 12 (fig. 6, 7).

Diamètre du stipe : 2 à 2,5 cm.

Section transversale : 12 à 20 stèles droites, minces, peu ondulantes, disposées de manière rayonnante, se prolongeant vers le centre où elles s'anastomosent en bandes disposées plus ou moins parallèlement entre elles. Quelques stèles unies latéralement en forme de U ou de V ouvert vers la périphérie. Symétrie rayonnante (fig. 90 et 91). Parfois une longue stèle est développée excentriquement avec une boucle périphérique à chaque extrémité conférant à l'axe une symétrie bilatérale (P. Bertrand, 1935, p. 143), fig. 92. Stèles constituées de bois primaire (métaxylème à trachéides scalariformes), bois secondaire peu développé localisé sur les flancs des stèles et vers le centre de l'axe, il possède des rayons parenchymateux étroits. Entre les stèles, sont développés des paquets triangulaires de cellules sclérifiées. Boucles périphériques petites, ovales, constituées de protoxylème et de fibres délicates. Gaine périfasciculaire entourant les flancs et l'apex des stèles (P. Bertrand, 1935, p. 139, fig. 67).

Émission de faisceaux vasculaires destinés à deux sortes d'organes : 1° faisceau vasculaire simple en forme d'anneau circulaire, vraisemblablement destiné à une feuille ou à une aphyllie; 2° série de faisceaux vasculaires circulaires émis successivement par une boucle périphérique et conjointement, par trois ou quatre stèles. Ces faisceaux sont vraisemblablement destinés à un rameau ou à un axe secondaire. Dans ce dernier cas, les boucles périphériques présentent une structure en chapelet (P. Bertrand, 1935, p. 145, fig. 73). (Fig. 93).

La nature des deux types d'organes qui reçoivent un faisceau vasculaire simple ou complexe n'est pas rigoureusement définie parce que leur émission a été suivie sur une courte portion de leur base seulement. Leur disposition est parfois distique ou diamétralement opposée deux à deux (P. Bertrand, 1935, pp. 143 et 141).

1. Voir Discussion générale : b (p. 170).



FIG. 90. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Cladoxylon mirabile* Unger ($\times 7$).

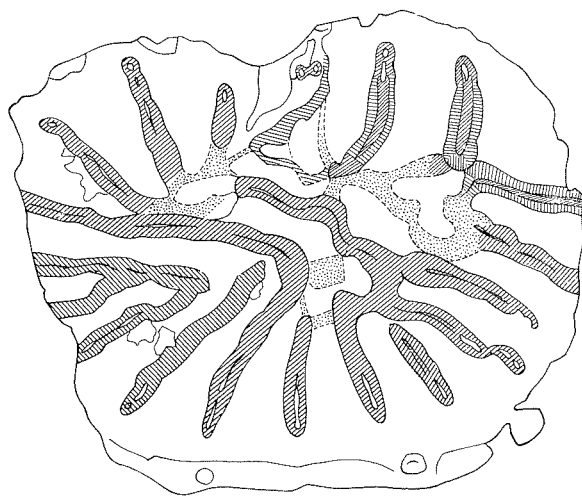


FIG. 91

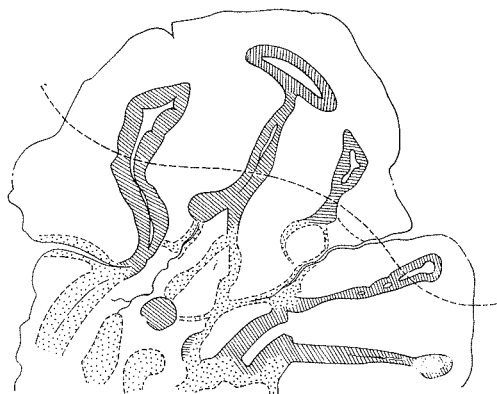


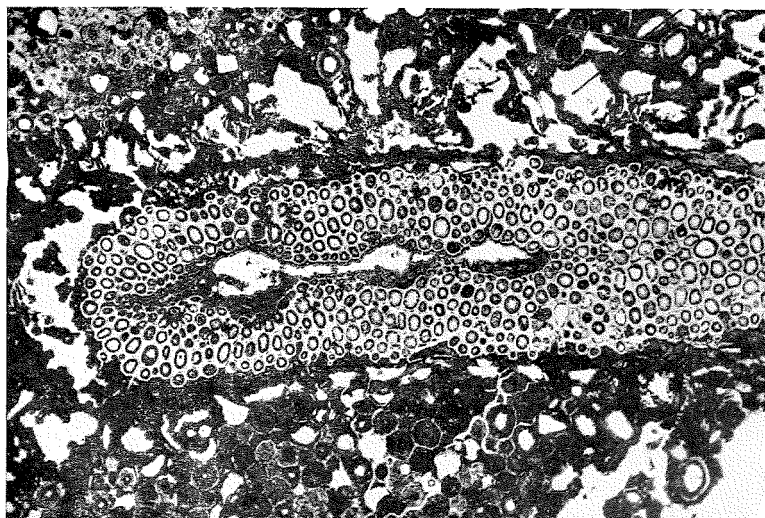
FIG. 92

FIG. 91. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Cladoxylon mirabile* Unger ($\times 3,5$).
Coupe transversale.

FIG. 92. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Cladoxylon mirabile* Unger. ($\times 7$).
Émission de rameau.

FIG. 93. — (D'après
P. BERTRAND,
1935.) *Cladoxylon*
mirabile Unger
($\times 54$).

Boucle périphérique
présentant la structure en
chapelet.



***Cladoxylon taeniatum* (Unger) Solms-Laubach, 1896 (fig. 94-97).**

Culm de Thuringe, Viséen du Massif Central de France.

Cladoxylon taeniatum (Unger) Solms-Laubach 1896, Abh. d. Kgl. preuss. geol. Landesamt, n. f., 23 : 59, pl. III (fig. 6).

Schizoxylon taeniatum Unger 1856, K. Akad. Wiss. Wien, 11 : 94, pl. XII (fig. 8).

Cladoxylon dubium Unger 1856 (?), *ibid.*, 94, pl. X (fig. 11) (?).



FIG. 94. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Cladoxylon taeniatum* Unger ($\times 3,5$).
Coupe transversale.

Diamètre du stipe : 3,5 cm.

Section transversale : 12 à 24 stèles allongées radialement tendant à se fragmenter par étranglement. Anastomoses latérales rares. Quelques stèles centrales (fig. 94, 95, 96, 97).

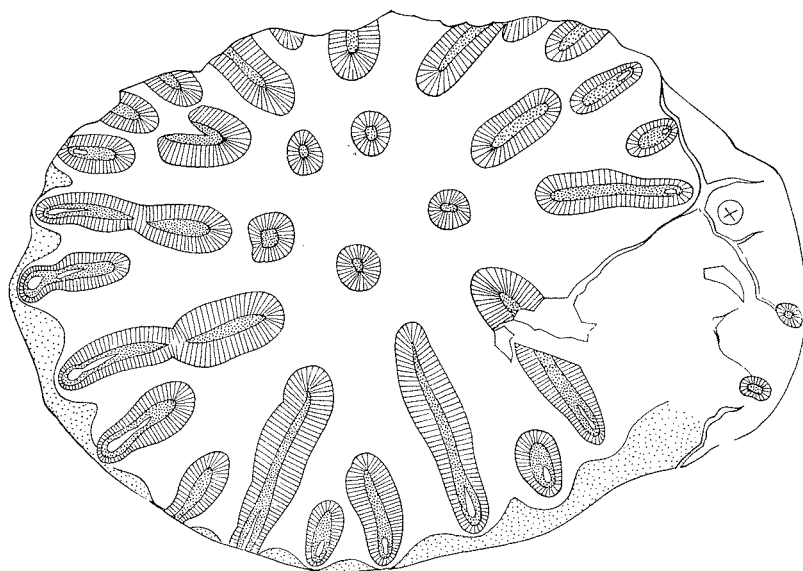


FIG. 95. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Cladoxylon taeniatum* Unger. ($\times 2,8$).

Stèles constituées d'un métaxylème central bien développé entouré complètement par un bois secondaire épais, traversé de nombreux rayons parenchymateux. Pas de fibres sclé-

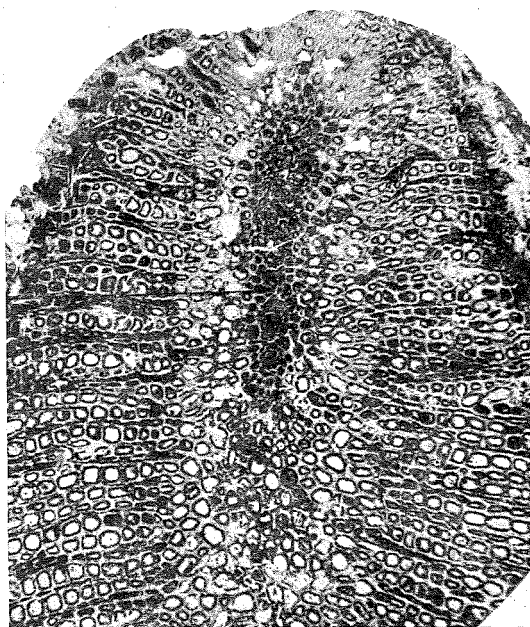


FIG. 96. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Cladoxylon taeniatum* Unger ($\times 10$).

Détails de trois stèles de la figure précédente.

reuses entre les stèles. Boucle périphérique grande, remplie de protoxylème et d'un tissu délicat. Écorce composée d'une zone externe épaisse constituée de fibres sclérifiées sérées et d'une zone interne à grandes cellules à parois faiblement épaissies.

FIG. 97. — (D'après P. BERTRAND, 1935).
Cladoxylon taeniatum Unger ($\times 54$).
 Stèle avec bois secondaire
 et rayons médullaires nombreux.



Cladoxylon dubium Unger, 1856 (fig. 98-99).
Culm de Thuringe.

Cladoxylon dubium Unger 1856, K. Akad. Wiss. Wien, 11 : 94, pl. X (fig. 11).

Cladoxylon dubium Solms-Laubach 1896, Abh. d. Kgl. preuss. geol. Landesamt, n. f., 23 : 57, pl. II (fig. 12) et pl. III (fig. 1 et 3).

Cladoxylon taeniatum var. *dubium* Solms-Laubach, in P. Bertrand 1935, Palaeontogr. 80 B : 119-125 pl. XVII (fig. 6 à 12), pl. XVIII (fig. 11 à 16).

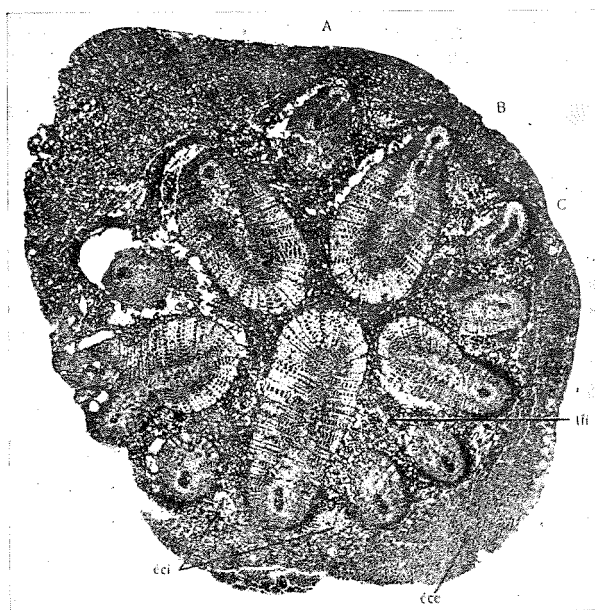


FIG. 98. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Cladoxylon dubium* Unger ($\times 10$).
 Coupe transversale.

Diamètre du stipe : 0,9 mm.

Section transversale : 11 à 12 stèles de grandeur inégale, 6 à 7 petites stèles périphériques de forme ovale, disposées entre

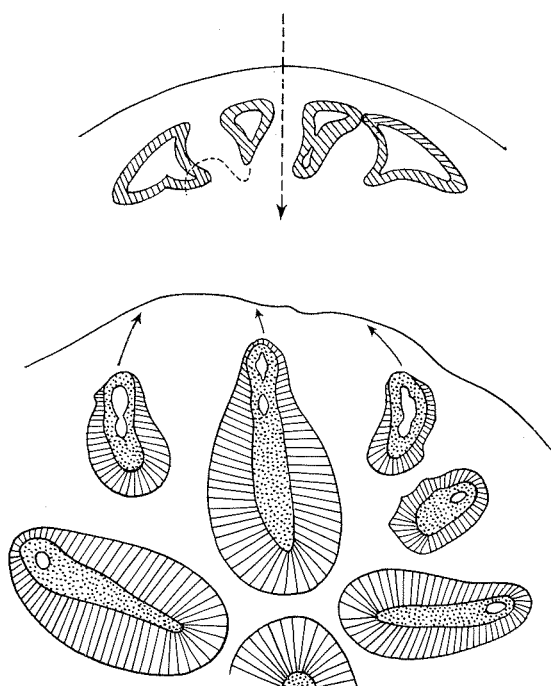


FIG. 99. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Cladoxylon dubium* Unger ($\times 12$).

Émission d'un organe latéral.

5 grandes stèles allongées radialement (fig. 98). Bois II nettement plus développé sur les flancs et la portion proximale des stèles que sur la portion distale. Pas d'anastomose latérale. Une des grandes stèles est bilobée et bipolaire. Écorce externe formée de files radiales serrées de cellules sclérifiées; écorce interne peu sclérifiée, passant au parenchyme central.

Émission : le premier stade de l'émission d'un organe latéral est indiqué par l'étirement de la boucle périphérique de trois stèles jointives (P. Bertrand, 1935, fig. texte 5 et 6, p. 123) (fig. 98; A, B, C). A un niveau supérieur, le système vasculaire de l'organe latéral est constitué de quatre faisceaux disposés suivant un arc à faible courbure dont les faisceaux médians sont allongés radialement et les faisceaux latéraux ont une forme triangulaire. La symétrie de l'ensemble est bilatérale. Paul Bertrand (1935, p. 123) suggère que l'ensemble revêtait plus haut la structure d'un *Hierogramma*. Le même auteur considère que le *Cladoxylon dubium*

pourrait représenter une extrémité d'axe jeune et à petit diamètre du *Cladoxylon taeniatum*.

***Cladoxylon radiatum* (Unger) P. Bertrand, 1935 (fig. 100 à 103).**

Culm de Thuringe.

Cladoxylon radiatum (Unger) Paul Bertrand 1935, Palaeontogr. 80 B : 147-150, pl. XXXVI à XXXIX et (fig. texte 23 à 25).

Arctopodium radiatum Unger 1856, K. Akad. Wiss. Wien, 11 : 92, pl. XII (fig. 3 et 4).

Arctopodium radiatum de Solms-Laubach 1896, Abh. d. Kgl. preuss. geol. Landesamt, n. f., 23 : 40-42, pl. II (fig. 10).

Diamètre du stipe : 65 à 57 mm.

Section transversale : 17 stèles minces, ondulées, paraissant s'entrecroiser au centre du stipe. Une stèle bilobée (fig. 100, 101). Stèles constituées en majeure partie de métaxylème, bois II faiblement développé ou nul. Boucle périphérique réduite à quelques éléments de protoxylème et de parenchyme. Parenchyme fondamental central constitué de cellules à parois épaissies réduisant leur lumière et épaississant leur paroi vers la périphérie.

Émission : Quelques stades de l'émission du système vasculaire destiné à un organe latéral sont connus (fig. 102, 103). Le processus consiste en l'émission de faisceaux annulaires aux dépens de 4 à 6 stèles; les stèles médianes, en l'occurrence quatre, donnent successivement deux faisceaux; les stèles latérales en émettent chacune un. Les huit faisceaux médians se disposent en un cercle aplati tangentiellement; les deux faisceaux latéraux demeurent circulaires. Ultérieurement les faisceaux latéraux se subdivisent en plusieurs petits faisceaux comme si ceux-ci innervaient des segments étroits. Cette structure apparente les faisceaux latéraux à ceux d'une aphyllie, dont ils occupent d'ailleurs la position à la

base du rameau. Les stades ultérieurs de l'émission sont inconnus. Paul Bertrand (1935, p. 149) pense que les huit faisceaux médians auraient reproduit plus haut une structure analogue à celle d'un *Hierogramma* à symétrie bilatérale.

Cladoxylon solmsi

P. Bertrand, 1914

(fig. 104 à 106).

Culm de Thuringe.

Cladoxylon solmsi P. Bertrand 1914, C. R. A. F. A. S., Le Havre, p. 446-448.

Cladoxylon mirabile de Solms-Laubach 1896. Abh. d. Kgl. preuss. geol. Landesamt, n. f., 23: 55-56, pl. III (fig. 4) et pl. II (fig. 13.)

Cladoxylon solmsi P. Bertrand 1935, Palaeontographica 80 B: 150-152, pl. XL (fig. texte 26 et 27).

FIG. 100 et 101. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Cladoxylon radiatum* Unger.

Coupes transversales avec émission latérale ($\times 7$) et stèle isolée ($\times 16$).

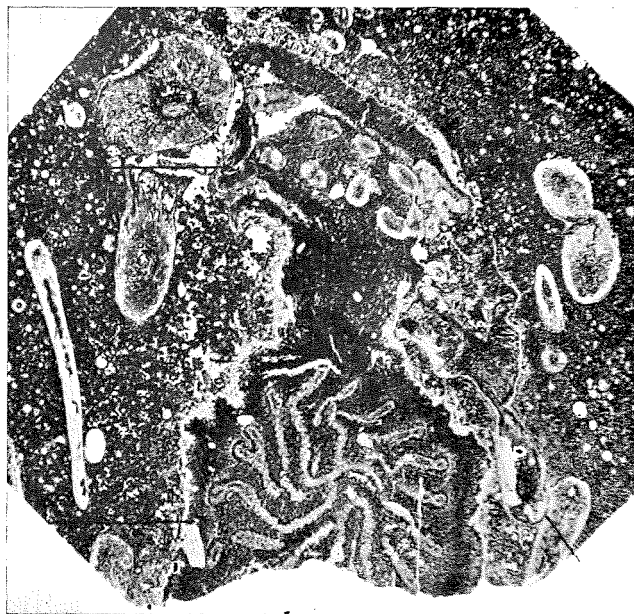


FIG. 100.

H. de Solms-Laubach (1896) rapproche avec doute cette structure du *C. mirabile*; Paul Bertrand (1935) en fait une espèce nouvelle bien qu'il lui trouve des ressemblances avec *C. taeniatum*.

Diamètre du stipe: 9 mm.

Section transversale: 9 à 10 stèles légèrement ondulées, disposées radialement. Anastomoses latérales irrégulières. Boucles périphériques très petites. Bois secondaire peu développé, sur le flanc des stèles uniquement. Tissu fondamental avec cellules à parois épaissies. Tissus corticaux non conservés (fig. 104).

Émission: l'intérêt particulier du *C. solmsi* est dû à la présence d'un fragment de

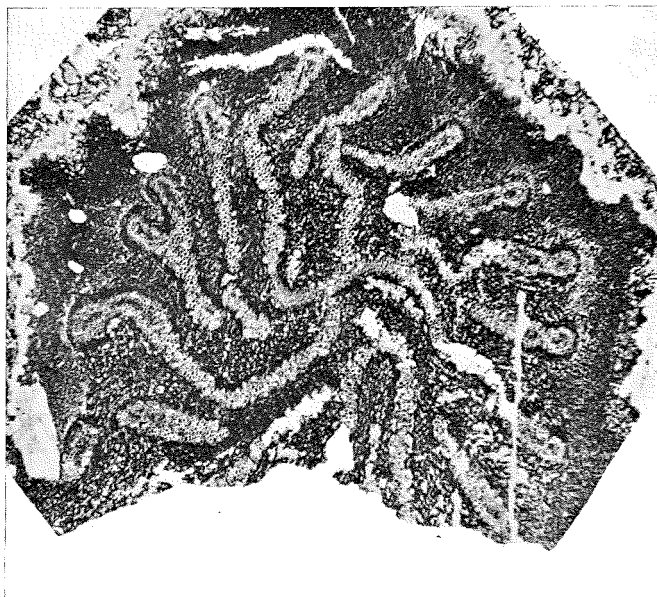


FIG 101.

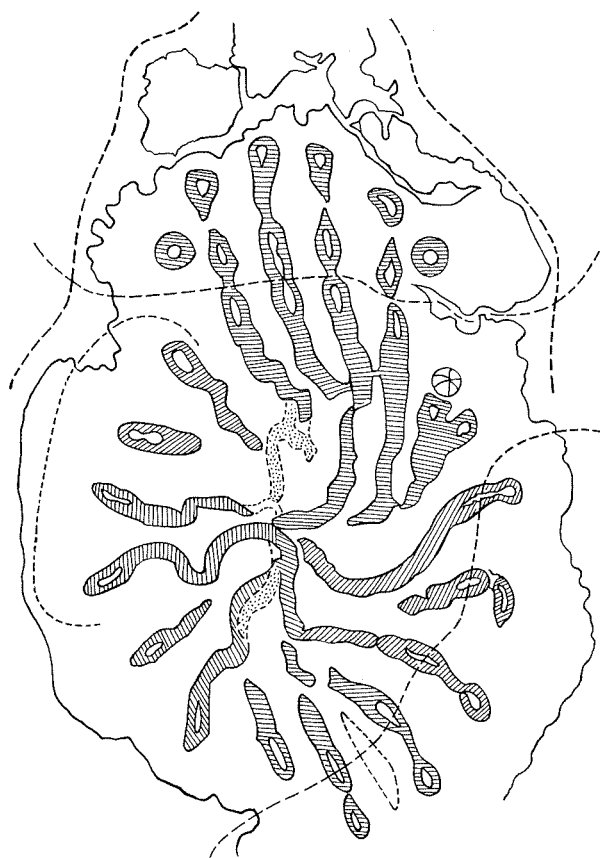


FIG. 102.

plus ou moins aliforme avec deux courtes projections situées du côté abaxial (fig. 105 C et 106).

Cette lame ligneuse possède une symétrie bilatérale et une structure entièrement primaire. Ces caractères rappellent ceux des rachis de Fougères et ont été interprétés par de Solms-Laubach comme ceux d'un pétiole. Jusqu'ici cette structure représente le seul rachis qui puisse être attribué avec certitude à un *Cladoxylon* du Carbonifère inférieur.

FIG. 103. — (D'après P. BERTRAND, 1935).
Cladoxylon radiatum Unger ($\times 7$).

Stipe. Coupe transversale avec émission latérale.

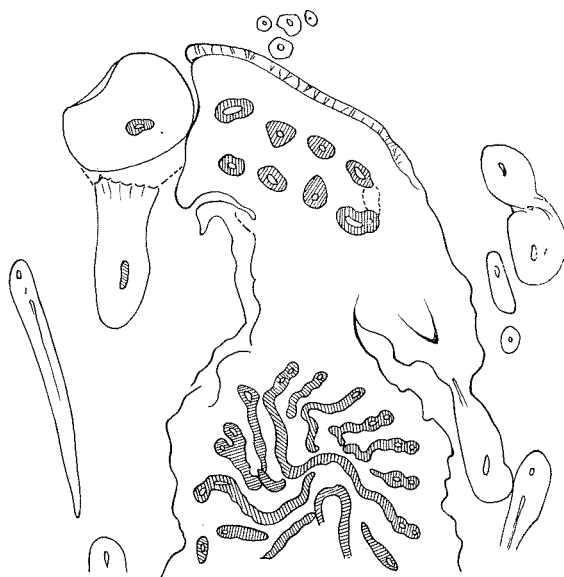


FIG. 103.

pétiole resté en connexion organique avec l'axe porteur. Solms Laubach fut le premier à le reconnaître.

Stade I. — Quatre stèles jointives émettent chacune un faisceau en anneau : deux faisceaux médians bipolaires allongés radialement et deux faisceaux latéraux unipolaires et triangulaires (fig. 105 A).

Stade II. — (Observé par P. Bertrand, 1935) les 4 faisceaux se sont unis deux à deux, un médian et un latéral, donnant ainsi deux massifs triangulaires distincts et tripolaires (fig. 105 B).

Stade III. — Les deux massifs fusionnent, donnant lieu à une longue plage ligneuse à six pôles,

FIG. 102. — (D'après P. BERTRAND, 1935) *Cladoxylon radiatum* Unger ($\times 11$).

Stipe. Coupe transversale avec émission latérale.

FIG. 104. — (D'après P. BERTRAND, 1935).
Cladoxylon solmsi P. Bertrand ($\times 6,5$).

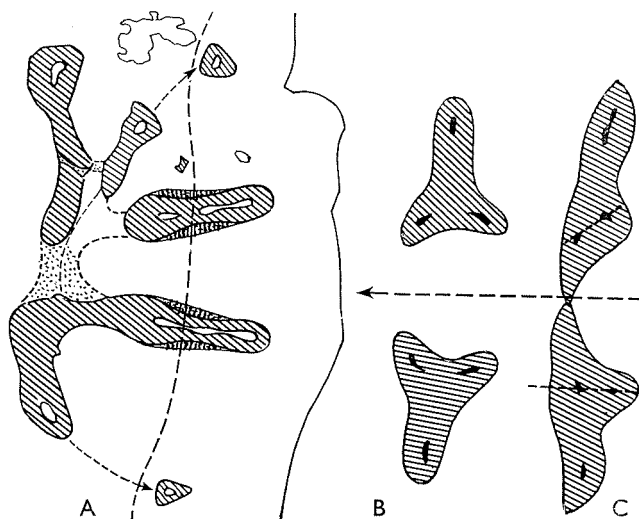
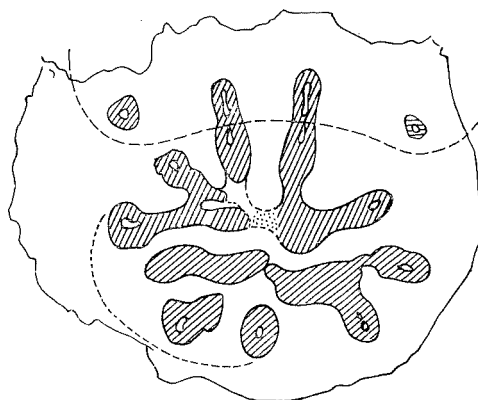


FIG. 105. — (D'après P. Bertrand, 1935). *Cladoxylon solmsi* P. Bertrand.
 Trois phases successives (A, B, C)
 d'une émission latérale.



FIG. 106. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Cladoxylon solmsi* P. Bertrand ($\times 22$).
 Trace foliaire.

Cladoxylon kidstoni Solms-Laubach, 1910 (fig. 107).*Carbonifère inférieur d'Ecosse.**Cladoxylon kidstoni* Solms-Laubach 1910, p. 537, pl. III (fig. 5, 7, 11, 13).

Espèce rapportée avec doute au genre *Cladoxylon*. Le matériel consiste en un fragment d'axe découvert par Kidston dans les Carboniferous Sandstone Series du Berwickshire en Ecosse. Elle fut décrite par Solms-Laubach qui la dédia à Kidston.

Largeur du fragment : 3 cm.

Section transversale : portion d'axe avec 5 stèles, trois entières de forme ovale et deux autres partiellement conservées (fig. 107). Stèle composée d'une bande étroite de bois primaire et d'un bois secondaire épais, particulièrement développé sur le côté supposé interne. Les trachéïdes du bois secondaire présentent sur les parois radiales une ornementation variée (Seward, 1917, vol. III, p. 207) : ponctuation unisériée étirée transversalement à la manière des trachéïdes du *Protopitys*, bisériée alterne ou opposée, presque circu-

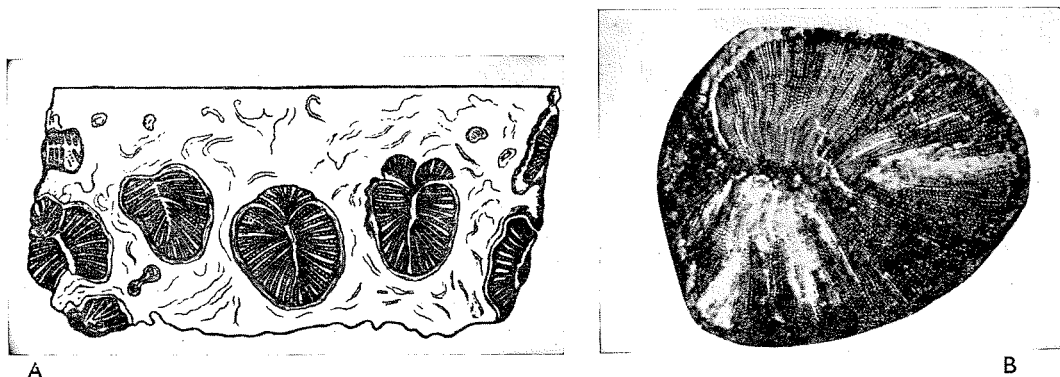


FIG 107. — (D'après D. H. SCOTT, 1923). *Cladoxylon kidstoni* Solms-Laubach.

A, Coupe transversale ($\times 5$).

B, Portion de la figure précédente ($\times 15$).

laire comme celle des Conifères, ponctuation sur trois rangs. Les nombreux rayons parenchymateux sont étroits et hauts de 1 à 10 cellules. Ce fragment de structure semble avoir appartenu à un axe d'assez grand diamètre puisque les cinq stèles, qui sont disposées en périphérie, suivent un arc de cercle de faible courbure.

Seward (1917) croit voir un certain degré de ressemblance entre *C. kidstoni* et le genre sud-africain *Rhexoxylon*. Dans l'attente d'un matériel plus complet, les affinités de cette espèce de *Cladoxylon* ne peuvent être discutées.

Cladoxylon waltonii Long, 1967-68.*Calcareous sandstone. Sandstone series du Berwickshire.**Cladoxylon waltoni* Long, 1967-1968, Trans. Roy. Soc. Edinburg 68 (3) : 47-56.

* *

En association avec les stipes des *Cladoxylon* de Saalfeld, on a trouvé diverses structures qui présentent des affinités étroites avec eux mais s'en distinguent par une disposition différente des faisceaux vasculaires, qui tend vers une symétrie bilatérale. Unger (1856) les a dénommés : *Hierogramma*, *Syncardia*, *Arctopodium*. Solms-Laubach (1896) pense que ces genres et les *Cladoxylon* appartiennent à une même famille naturelle.

GENRE *HIEROGRAMMA* UNGER

ESPÈCE-TYPE : *Hierogramma mysticum* Unger (fig. 108-111).

Culm de Thuringe.

Hierogramma mysticum Unger 1856, K. Akad. Wiss. Wien, 11 : 86, pl. VIII (fig. 5 à 10).

Diamètre de l'axe : 10 mm environ.

Section transversale : son aspect varie beaucoup suivant le niveau où elle est exécutée.

FIG. 108. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Hierogramma mysticum* Unger Var. *bifurcans* P. Bertrand ($\times 9$).

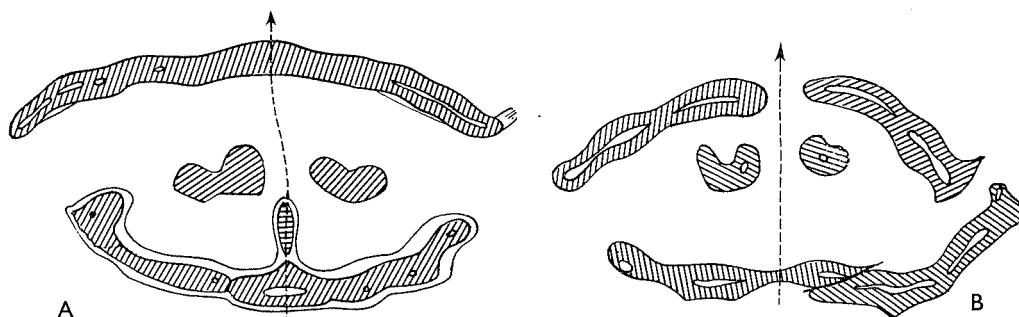
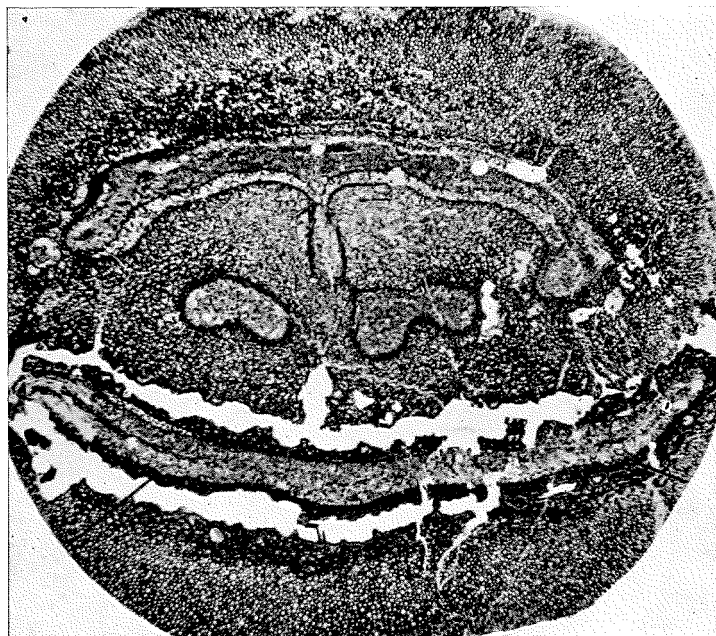


FIG. 109. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Hierogramma mysticum* Unger ($\times 8$).
Coupes transversales de deux stades successifs.

Un des aspects : deux lames de métaxylème légèrement ondulées plus ou moins parallèles entre elles et étirées tangentiellement, possédant à leurs extrémités distales une petite boucle périphérique qui, par étranglement, peut émettre un faisceau foliaire. Peu ou pas de bois secondaire (fig. 108 et 109).

Un autre aspect : six à sept faisceaux de métaxylème, simples ou irrégulièrement anastomosés, disposés plus ou moins radialement. Chaque faisceau possède une petite boucle périphérique (fig. 110 et 111).

Dans les deux cas, présence d'un tissu fondamental sclérifié et d'une écorce comprenant deux zones : une interne, à cellules larges, et une externe, à cellules scléreuses. Les *Hierogramma* se ramifient par dichotomie.

L'élongation tangentielle de certaines lames ligneuses est indicatrice d'une symétrie bilatérale qui distingue les *Hierogramma* des *Cladoxylon*. Paul Bertrand (1935, p. 125) pense que les *Hierogramma mysticum* Unger et *H. mysticum* var. *bifurcans* P. Bertrand pourraient représenter les rameaux du *Cladoxylon taeniatum*. Toutefois, la connexion organique entre les deux types d'organes n'a pas été observée.

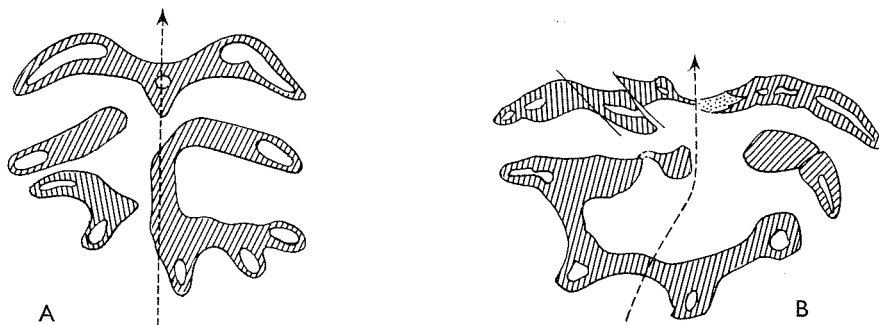


FIG. 110. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Hierogramma mysticum* Unger. Coupes transversales.

A, Échantillon-type d'Unger (Berlin).

B, Autre coupe (Berlin).



FIG. 111. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Hierogramma mysticum* Unger ($\times 10$).

Coupe transversale.

GENRE SYNCARDIA UNGER, 1856

ESPÈCE-TYPE : *Syncardia pusilla* Unger, 1856 (fig. 112-113).
Culm de Thuringe.

Syncardia pusilla Unger, 1856, K. Akad. Wiss., Wien, 11 : pl. 8 (fig. 16).

FIG. 112. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Syncardia pusilla* Unger ($\times 26$).
 Coupe transversale.



Diamètre de l'axe : 4 à 2,5 mm.

Section transversale : six à quatre faisceaux distincts formés de bois primaire exclusivement et disposés plus ou moins radialement. Boucle périphérique nettement différenciée. Tissu fondamental scléreux. Écorce constituée de cellules sclérenchymateuses (fig. 112 et 113).

Paul Bertrand (1935, p. 129) interprète les *Syncardia* comme des *Hierogramma* simplifiés et les attribue au *Cladoxylon taeniatum*. Cependant les stades de passage de l'une à l'autre de ces structures n'ont pas été observés.

FIG. 113. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Syncardia pusilla* Unger ($\times 26$).
 Coupe transversale.

GENRE *ARCTOPODIUM* UNGER, 1856

ESPÈCE-TYPE : *Arctopodium insigne* Unger, 1856 (fig. 114).

Culm de Thuringe.

Arctopodium insigne Unger, 1856, K. Akad. Wiss. Wien, 11 : 91, pl. XII (fig. 1 et 2).

Diamètre de l'axe : environ 7 mm.

Section transversale : une grande stèle ondulée en V largement ouvert située en périphérie, et latéralement deux complexes de quatre faisceaux irrégulièrement anastomosés

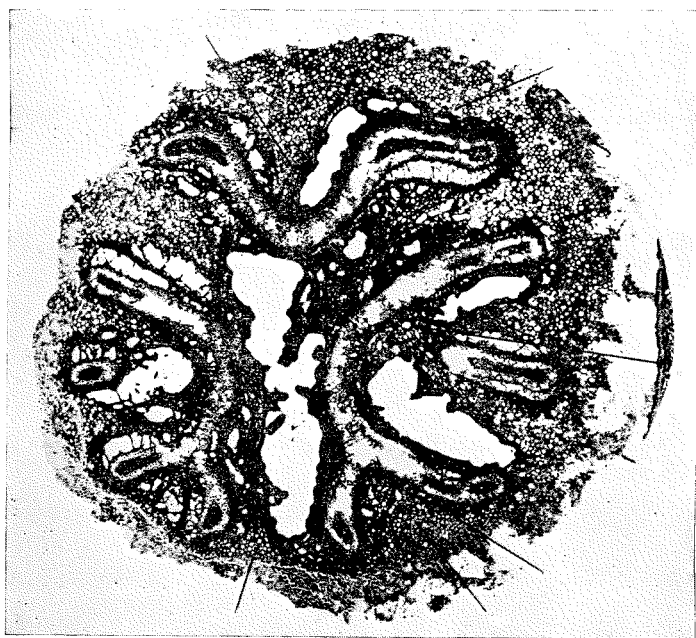


FIG. 114. — (D'après P. BERTRAND, 1935). *Arctopodium insigne* Unger ($\times 13$).

(fig. 114). Pas de bois secondaire. Boucles périphériques bien différenciées, allongées radialement. Paquets de cellules sclérifiées entre les faisceaux. Symétrie bilatérale.

Paul Bertrand (1935, p. 143) interprète cette structure comme celle d'un *Hierogramma* qui appartiendrait au *Cladoxylon mirabile*.

GENRE *VOELKELIA* SOLMS-LAUBACH, 1910

Le genre a été créé par de Solms-Laubach pour distinguer des fragments d'axes à structure conservée d'empreintes du *Sphenopteris refracta*, auquel ils avaient été attribués par Goeppert (1852, pl. XII) bien que la connexion organique entre frondes et tiges n'ait pas été suffisamment démontrée.

ESPÈCE-TYPE : *Voelkelia refracta* Solms-Laubach, 1910 (fig. 115).

Culm de Glätzisch-Falkenberg en Silésie.

Voelkelia refracta Solms-Laubach, 1910, Zeitschr. f., Bot. 2 : 529-554, pl. III (fig. 1, 2, 4, 10).

Diamètre des axes : 8 à 10 mm.

Section transversale : plus ou moins 14 stèles de grandeur inégale, de forme ovale ou angulaire; cinq grandes stèles allongées radialement presque jusqu'au centre et huit à

neuf petites stèles périphériques intercalées isolément, par deux ou par trois (fig. 115). Symétrie rayonnante. Stèles constituées principalement de trachéides secondaires développées particulièrement sur les flancs et la portion proximale des stèles, quasi nulles à la périphérie des stèles. Trachéides scalariformes disposées radialement, ornées sur toutes leurs parois. Pas de rayons médullaires. Pas de boucle périphérique, mais, à l'extrémité distale des stèles, une plage constituée de trachéides scalariformes et plus en profondeur, de trachéides annelées et réticulées mêlées à du parenchyme à paroi mince.

Remarques : *Voelkelia refracta* reproduit une structure comparable à celle du *Cladoxylon dubium* Unger. Toutefois, son système vasculaire semble appartenir à un type anatomique plus primitif, par l'absence de boucle périphérique différenciée, l'absence de rayons médullaires entre les files radiales des trachéides secondaires, par l'ornementation répartie sur toutes les parois des trachéides et par l'allongement ovalaire des espaces entre les barres des trachéides, qui reproduit l'élongation observée chez le *Protopitys*.

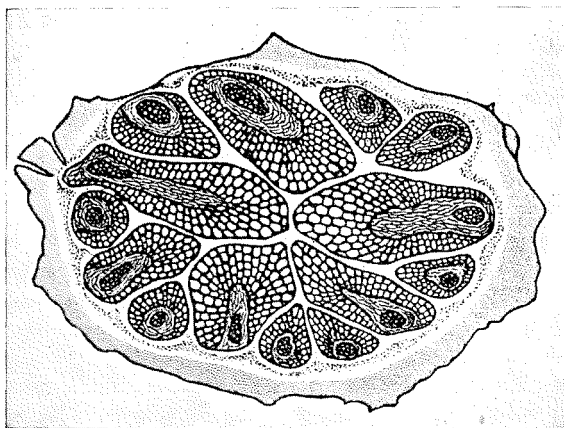


FIG. 115. — (D'après D. H. SCOTT, 1923). *Voelkelia refracta* Solms-Laubach, 1910 ($\times 7$).

Remarques sur les Cladoxylaceae du Carbonifère inférieur

Quelques faits essentiels se dégagent des informations fournies par les Cladoxylaceae du Carbonifère inférieur de Saalfeld et d'Écosse.

Sur un type de structure bien défini, les espèces montrent entre elles des variations parfois mineures. Aussi se pourrait-il que dans l'avenir, sur la base d'un matériel accru, certaines d'entre elles apparaissent être des structures d'un même axe sectionné à des niveaux différents et de ce fait, tombent en synonymie. Seward, dans son Traité de 1917 (vol. III, p. 201) considère spécifiquement identiques au *Cladoxylon mirabile* la plupart des espèces admises par Unger, Solms-Laubach et P. Bertrand.

Par ailleurs, on manque d'informations suffisantes sur le mode de ramification des stipes de *Cladoxylon*. Il semble bien établi que plusieurs stèles jointives interviennent lors de l'émission d'un organe latéral d'une certaine importance, rameau ou pétiole. Mais peut-on considérer comme équivalents les renseignements fournis par les trois espèces chez lesquelles un début de ramification a été observé? La documentation la plus précise est donnée par le *C. solmsi*, chez lequel trois niveaux de l'émission ont été recoupés. Les faisceaux émis par quatre stèles jointives aboutissent à la formation d'une lame ligneuse essentiellement primaire et à symétrie bilatérale (fig. 105 et 106). On est ici en présence d'une vraie trace foliaire dont la section transversale offre un aspect filicéen.

C. dubium Unger (= *C. taeniatum* var. *dubium* Solms-Laubach, de P. Bertrand 1935) offre deux niveaux d'émission : un sur le stipe, l'autre plus haut sur le rameau. Le stade d'émission observé sur le stipe est très fragmentaire, un faisceau conservé sur quatre. Par contre la section pratiquée sur le rameau montre 4 faisceaux disposés sur un arc de faible courbure (fig. 99). Les faisceaux médians sont allongés radialement, les latéraux sont triangulaires; c'est là un stade apparemment intermédiaire entre les stades I et II du *C. solmsi* (fig. 105). Il n'est pas exclu de penser que par un processus ultérieur de fusion, les quatre faisceaux indépendants du *C. dubium* aient reproduit plus haut sur le rameau une struc-

ture à deux massifs triangulaires provenant de l'union d'un faisceau médian à un faisceau latéral. Cette structure équivaldrait au stade II du pétiole émis chez *C. solmsi*. Il est donc possible que les premières phases d'émissions vasculaires observées chez *C. dubium* préfigurent l'émission d'une lame ligneuse pluripolaire à symétrie bilatérale.

Le cas du *C. radiatum* est plus énigmatique. Pour Paul Bertrand (1935, p. 149) les huit faisceaux médians successivement émis aux dépens des quatre stèles jointives aboutiraient par voie d'anastomoses latérales à une structure du type *Hierogramma*. Outre que jusqu'ici le seul exemple certain de l'émission d'un faisceau pétioleaire (*C. solmsi*) conduit à une structure différente de celle des *Hierogramma*, la connexion organique d'une telle structure à un stipe de *Cladoxylon* n'a pas été observée.

Ne se pourrait-il pas qu'à un niveau supérieur, l'émission observée chez *C. radiatum* (fig. 100 à 102) conduise à la reproduction d'un système vasculaire voisin de celui de l'axe-mère plutôt qu'à celui d'un *Hierogramma*?

Par voie des processus habituels chez les Cladoxylaceae, à savoir l'étéirement latéral et radial des faisceaux et la division concomitante du protoxylème, le système vasculaire pourrait reproduire une organisation proche de celle de l'axe-mère, à la fois par le nombre des stèles et la disposition de celles-ci suivant une symétrie rayonnante.

La distinction entre tige, rameau, voire pétiole, est subtile chez les Cladoxylaceae. A propos des *Hierogramma*, Paul Bertrand (1935, p. 128) écrit : « On est en droit de se demander si la grande lame ligneuse ondulée, parfois divisée en deux parties, si caractéristique des *Hierogramma*, ne se constitue pas précisément au moment où il va y avoir une dichotomie, et si, à un niveau suffisamment éloigné de toute dichotomie, les *Hierogramma* n'auraient pas une symétrie axiale au lieu d'une symétrie bilatérale. » Par ailleurs Unger (1856), Solms-Laubach (1896) et Paul Bertrand (1935) interprètent les *Syncardia* comme un pétiole, alors que Seward (1917, vol. III, p. 201) considère que « this type may be a slender stem or branch or possibly a petiole ». De même chez *Arctopodium*, la symétrie bilatérale est peu accusée (fig. 114) et Paul Bertrand (1935, p. 143) a signalé un cas de symétrie bilatérale chez un stipe de *C. mirabile*.

La ramification des stipes diffère suivant les espèces : elle est spiralée chez *C. radiatum* où trois émissions sont repérables dans une section transversale ; mais elle paraît opposée deux à deux chez *C. mirabile*.

Quant aux *Hierogramma*, ils indiquent une tendance vers la division dichotomique et latérale.

Cependant on ne peut perdre de vue l'émission de faisceaux simples à structure en anneau, généralisée chez les *Cladoxylon*, *Hierogramma*, *Syncardia* et *Arctopodium*. Si certains de ces faisceaux paraissent avoir été destinés à des aphlébies segmentées, situées à la base d'une ramification (*C. radiatum*), d'autres semblent avoir représenté de véritables traces foliaires innervant de petites frondes ou pinnules, directement fixées sur les tiges, les rameaux et les rachis. Nous verrons que de tels organes existent chez trois des Cladoxylaceae du Dévonien moyen, *C. scoparium*, *Pseudosporochnus nodosus* et *Calamophyton*.

II. — CLADOXYLACEAE DU DÉVONIEN

Au cours du Dévonien moyen et supérieur, les Cladoxylaceae avaient atteint une extension géographique considérable, ainsi qu'en témoignent les spécimens trouvés en Bohême, en Grande-Bretagne, en Allemagne, en Norvège, en Belgique et aux États-Unis d'Amérique. Leurs restes sont conservés à l'état d'empreintes ou pétrifiés par de la pyrite ou de l'hydroxyde de fer. Dans les cas où ces modes de fossilisation ont été juxtaposés, il a été possible de reconstituer, en plus de l'anatomie, le port de la plante, son type de ramification, celui des feuilles et de la fructification. Dans l'état actuel des connaissances, ce mode favorable de conservation a été jusqu'ici rencontré quatre fois, sur le *Cladoxylon*

scoparium Kräusel et Weyland (1927-1929), le *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks (1962), le *Cladoxylon* sp. (*C. dichotomum*) Hueber (1960) et *Calamophyton primaevum* Kräusel et Weyland 1926 (Leclercq et Schweitzer 1965).

CLADOXYLACÉES DU DÉVONIEN SUPÉRIEUR

GENRE *CLADOXYLON* UNGER, 1856

(V. p. 121).

Cladoxylon dawsoni Read, 1935 (fig. 116).

Dévonien supérieur, Genundewa limestone, « Styliola layer », Genesee shale, Western New-York. Le spécimen original est dans la Collection du Museum du New-York State.

Cladoxylon mirabile Unger, Dawson J. W., 1882, p. 126.

Cladoxylon dawsoni Read, 1935, J. Wash. Acad. Sci 25 (11) : 493-497 (fig. 1-3).

Diamètre de l'axe : 6 à 8 mm.

Section transversale : 18 stèles rayonnantes, ondulant vers le centre et s'élargissant légèrement à l'extrémité distale. Quelques stèles en V ou en U, pas de stèle centrale (fig. 116)

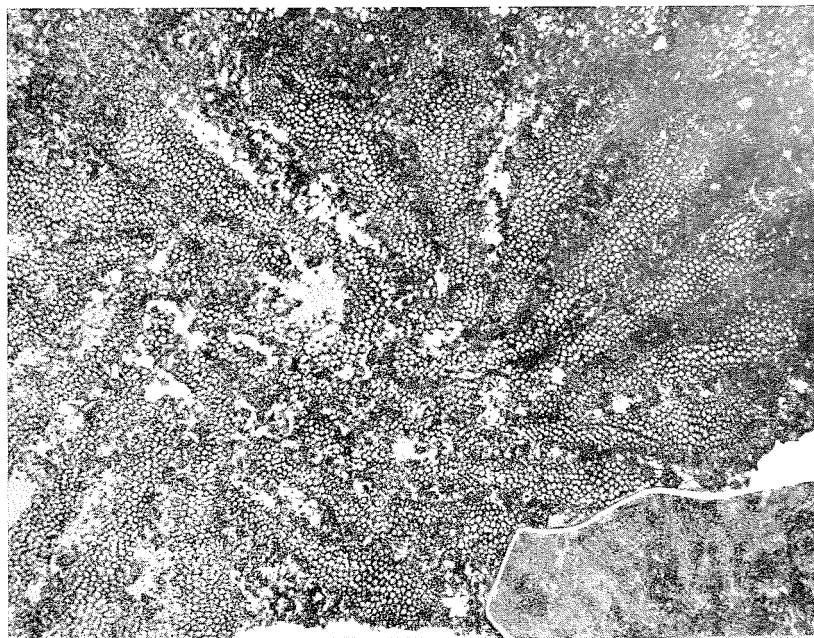


FIG. 116. — (D'après READ, 1935). *Cladoxylon dawsoni* Read ($\times 18$).
Coupe transversale.

Lames ligneuses constituées de métaxylème à trachéides scalariformes; faible formation de bois II sur le flanc de quelques stèles. Traces de liber tapissant le contour des stèles jusqu'au fond des baies situées entre elles. Boucle périphérique petite dont certaines paraissent en voie d'émission. Écorce bien développée, constituée d'une large zone de cellules à grande lumière et de bandes rayonnantes de cellules à parois plus épaisses.

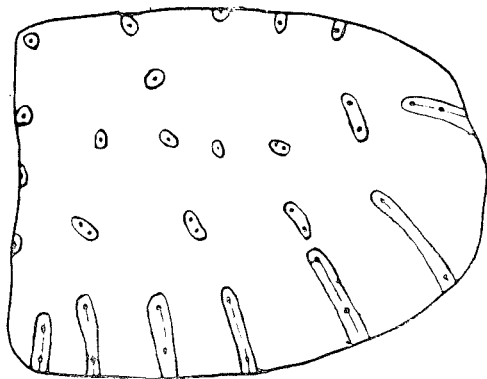
Cladoxylon sp. Read, 1936 (fig. 117).

Dévonien supérieur du Kentucky (Junction City) U. S. A.

Cladoxylon sp. Read C. B., 1936, J. Paleontology 10 (3) : 223-224 (fig. texte 8).

Le matériel consiste en quelques spécimens fragmentaires.

Section transversale : deux types de stèles; stèles périphériques nombreuses et rayonnantes et quelques stèles centrales de forme circulaire ou ovale (fig. 117).

FIG. 117. — (D'après READ, 1936). *Cladoxylon* sp. Read, 1936 ($\times 4$).

Bois entièrement constitué de métaxylème. Plusieurs pointements de protoxylème situés à chaque extrémité des stèles rayonnantes, avec entre eux quelques pôles supplémentaires. Les stèles circulaires possèdent un pôle de protoxylème, les stèles ovales en ont deux. Liber pas conservé, mais supposé entourant complètement les stèles. Parenchyme central bien développé, constitué de cellules parenchymateuses et de sclérenchyme (?). Pas de tissus corticaux conservés.

Remarques. Sur la foi d'une description sommaire et d'une figuration limitée à un dessin schématique, il semblerait que le *Cladoxylon* sp. décrit par Read présente certaines affinités avec l'espèce *Pietzschia schulleri* Gothan (v. p. 142).

Cladoxylon sp. Hueber, 1960 (fig. 118, 119).

Base du Dévonien supérieur, Middle Onondaga « red beds », Central New-York.

Cladoxylon sp. Hueber, F. M., 1960, p. 62-75, pl. XII (fig. 1 et 2); pl. XIII (fig. 2).

Holotype n° 25, spécimen 1634-1, Collections du Department of Botany, Cornell University, Ithaca, New York, U. S. A.

Description prise dans la thèse de Ph. D., non publiée, de Francis M. Hueber, Associate curator of Palaeobotany Section Smithsonian Institution, Washington D.C. L'auteur dénomme ce spécimen *Cladoxylon dichotomum*.

Anatomie basée sur 351 sections faites à travers un axe dichotome et pyritisé sur 54,5 cm de sa longueur.

Diamètre des axes : 1,35 cm sous la dichotomie; 9 et 11 mm au-dessus d'elle.

Section transversale : A, du stipe : plus ou moins 42 stèles indépendantes avec plus ou moins 35 lobes marginaux et quelques stèles centrales. B, axes issus de la dichotomie : 17 à 19 stèles présentant 20 à 24 lobes marginaux.

Le nombre total des stèles varie aux différents niveaux des axes; il résulte des anastomoses latérales et de la formation de petits faisceaux vers le centre de l'axe (fig. 35). Stèles de formes variées, simple, allongée, en V, U ou Y, ou W, circulaire ou oblongue; constituées de bois I uniquement. Métaxylème formé de trachéides réticulées, scalariformes réticulées, ponctuées (ponctuations sur 1, 2 ou 3 rangs avec ouvertures obliques ou horizontales). Boucle périphérique pratiquement inexistante; protoxylème mésarche situé à l'extrémité distale des stèles et prolongé radialement par une bande étroite. Pas de parenchyme fondamental conservé. Écorce hétérogène, formée de cellules à parois minces et à parois épaisses entourant de faibles massifs de sclérenchyme ronds ou lenticulaires de 52 à 115 μ de diamètre, disposés en alternance sur deux rangs ou subopposés.

Emission : deux types d'émission sont produits par pincement de l'extrémité distale d'un lobe : 1° organes disposés en spirales (frondes?); ils reçoivent trois faisceaux circulaires et mésarches émis par trois stèles contiguës (fig. 120). Ultérieurement, le faisceau

médian s'étire tangentiellement, les latéraux restant circulaires; 2° organes disposés de chaque côté de la dichotomie (aphlébies?); ils reçoivent un faisceau bipolaire en forme de clepsydre. Les observations n'ont pu être poursuivies plus loin.

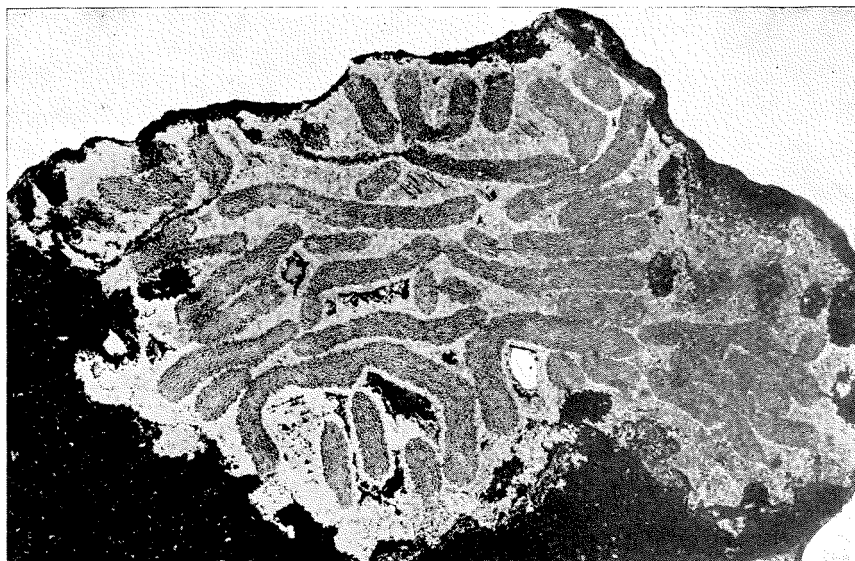


FIG. 118. — (D'après HUEBER, 1960). *Cladoxylon* sp. ($\times 8$).
Coupe transversale.

Dans les limites des stades connus, il apparaît que l'espèce dévonienne possédait déjà le mode d'émission complexe observé chez les espèces du Carbonifère Inférieur.

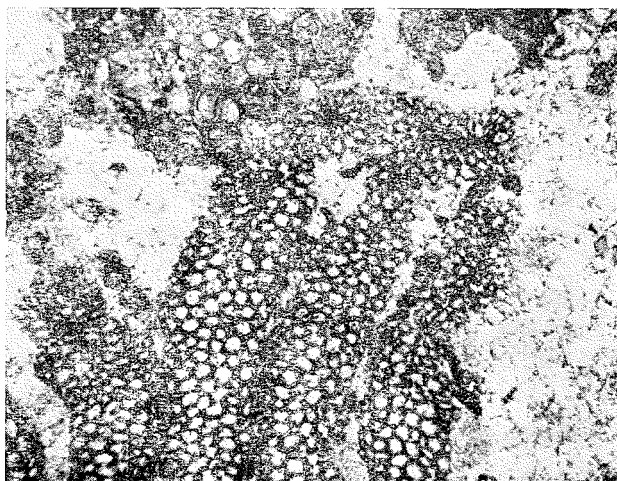


FIG. 119. — (D'après HUEBER, 1960),
Cladoxylon sp. Hueber ($\times 60$).

Remarquer les trois stèles intervenant dans l'émission de faisceaux.

Morphologie externe : fragment d'axe de 58,9 cm de longueur, divisé par dichotomie à 15 cm de sa base en deux rameaux de 39,4 et 15 cm de long. Diamètre de l'axe principal : 1,35 cm sous la dichotomie et au-dessus d'elle, rameaux de 9 mm et 11 mm de diamètre, se rétrécissant à 3 et 5 mm. Surface des axes granuleuse par la présence sous l'écorce de petits massifs de sclérenchyme ronds ou lenticulaires.

GENRE *STELOXYLON* SOLMS-LAUBACH, 1896

Genre mal connu, parce que basé sur la description d'un fragment d'axe médiocrement conservé et insuffisamment figuré.

ESPÈCE-TYPE : *Steloxylon ludwigii* Solms-Laubach, 1896 (fig. 120).

Espèce créée par Goeppert et Stenzel (1881) pour un spécimen découvert près de Semipalatinsk dans l'Ouest de la Sibérie et dénommée par eux *Medullosa ludwigii*. Le dépôt dont provient le spécimen est remanié ce qui rend douteux l'âge permien qui lui est attribué.

Steloxylon ludwigii (Goeppert et Stenzel) Solms-Laubach, 1896, p. 62 et 1910, p. 542 et 554, pl. III (fig. 6 et 9).

Medullosa ludwigii Goeppert H. R. et Stenzel G., 1881; idem, Schenk A., 1889, p. 525, pl. I.

Diamètre de l'axe : 13 à 15 cm.

Section transversale : stèles nombreuses dont certaines sont allongées radialement et d'autres restent circulaires. Fréquentes unions entre les stèles qui forment un réseau com-

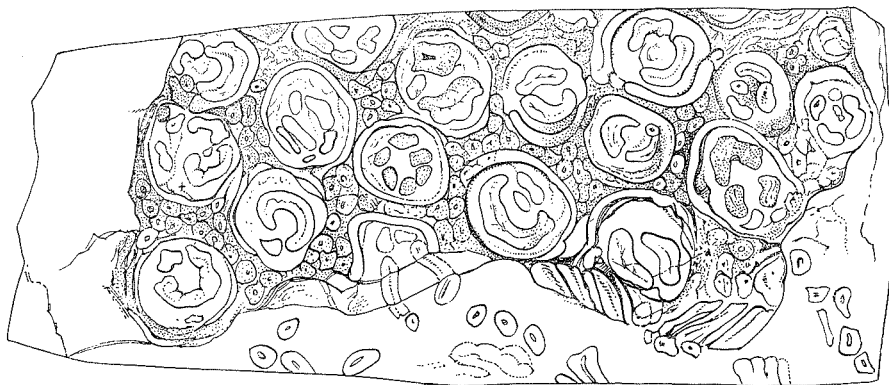


FIG. 120. — (D'après SOLMS-LAUBACH, 1910). *Steloxylon ludwigii* (Goeppert et Stenzel) Solms-Laubach 1910 ($\times 2$). Coupe transversale.

plexe d'anastomoses (fig. 120). Chaque stèle comprend une mince formation de bois primaire (?) imparfaitement conservé, entourée d'un bois secondaire bien développé. Celui-ci est formé de trachéides dont la ponctuation aréolée est disposée sur une ou deux rangées, ainsi que de rayons médullaires constitués d'une à deux cellules en largeur et d'une à quatre cellules en hauteur. Tissu fondamental parenchymateux.

Émission : deux à plusieurs faisceaux sont émis par les stèles périphériques. Ils présentent des formes diverses et sont orientés circulairement à la base du rachis dans un tissu fondamental parenchymateux qui est lui-même entouré d'une zone corticale à parois épaisses. Les traces foliaires reproduisent une structure stellaire. La surface extérieure de la tige est couverte par les bases jointives des pétioles disposés en spirale.

Remarques : les points de ressemblance entre *Steloxylon ludwigii* et les *Cladoxylon* sont : l'orientation radiale dominante des stèles, la structure axiale maintenue dans les rachis, la disposition spiralée des bases foliaires. Toutefois il se distingue par les très nombreuses petites stèles qui constituent son système vasculaire et par les multiples anastomoses qui se produisent entre elles. Par ailleurs les *Cladoxylées* du Carbonifère Inférieur ne paraissent pas avoir possédé un mode de ramification aussi intense.

Le genre *Steloxylon* a été souvent rapproché des *Médullosées* en raison de sa polystélie. Il s'en différencie cependant par la disposition rayonnante des stèles (tangentielle chez les

Médullosées), par la structure de leur rachis qui ne présentent pas une multitude de petits faisceaux mais reproduisent une structure axiale, ainsi que par la présence d'un revêtement de bases jointives de rachis disposés de manière spiralée.

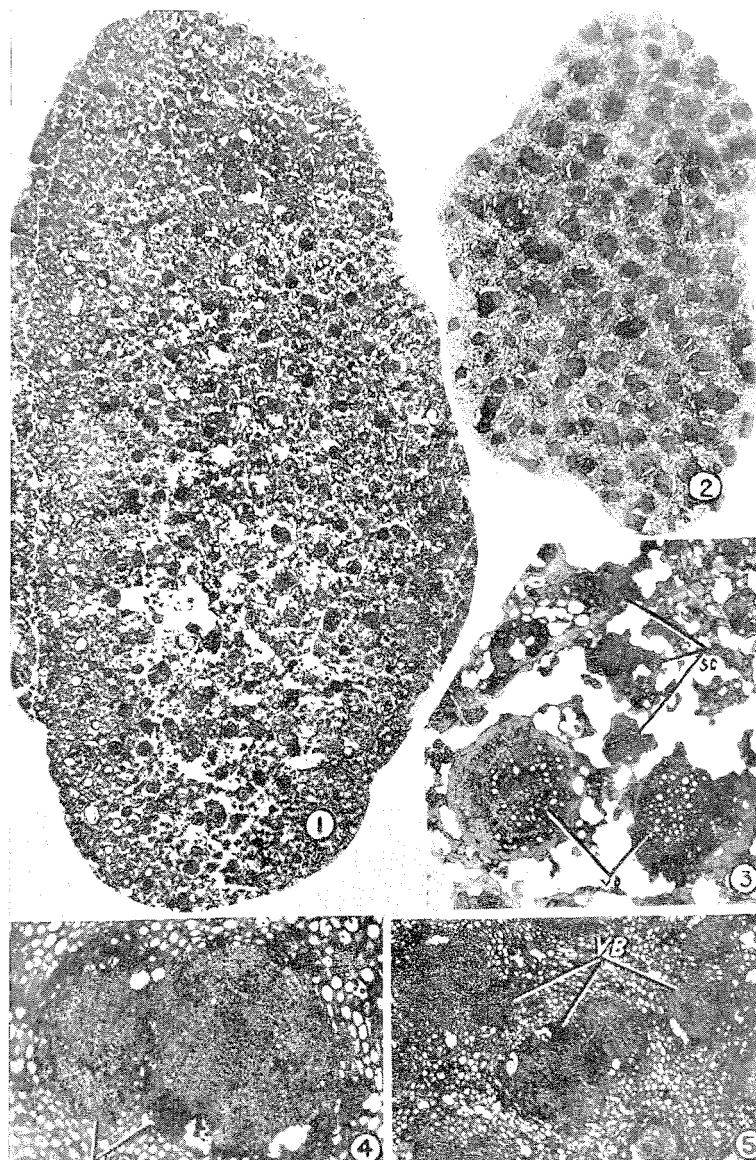
FIG. 121. (D'après READ CAMPBELL, 1939. *Steloxylon*. Coupes transversales.

1. *S. irvingense* R. et C. Holotype ($\times 4/3$);

2. *S. sancta-crucis* R. C. Holotype ($\times 4/3$);

3. *S. irvingense* R. et C. ($\times 20$). Portion de la fig. 1 montrant les stèles (v) et les massifs de sclérenchyme (sc).

4, 5. *S. sancta-crucis* R. et C. ($\times 17$ et $\times 7$). Portions de la fig. 2 montrant les détails des stèles.



***Steloxylon irvingense* Read et Campbell, 1939 (fig. 121).**

Dévonien supérieur, New Albany shales, U. S. A.

Steloxylon irvingense Read et Campbell, 1939, p. 445-446, pl. I (fig. 1 et 3).

Diamètre de l'axe : 60 $\times$ 30 mm.

Section transversale : très nombreux faisceaux ligneux de 0,8 à 1,7 cm de diamètre et à structure concentrique. Le bois primaire bien différencié occupe le centre du faisceau (3 à 7 mm); le protoxylème est légèrement excentrique.

Le bois secondaire est inégalement développé; il n'enveloppe pas toujours complètement le faisceau et il ne dépasse pas 7 éléments en épaisseur. Les faisceaux ligneux se dichotomisent et s'anastomosent entre eux. De nombreux massifs de sclérenchyme se trouvent dans le parenchyme fondamental qui est prédominant (fig. 121 : 1 et 3).

Remarques : Read et Campbell soulignent que l'attribution de ce spécimen au genre *Steloxylon* modifie la définition générique en deux points : l'existence d'un bois primaire bien reconnaissable et la présence de nodules sclérenchymateux dans le parenchyme fondamental.

***Steloxylon sanctae-crucis* Read et Campbell, 1939 (fig. 121).**

Dévonien supérieur, New Albany shales, U. S. A.

Steloxylon sanctae-crucis Read et Campbell, 1939, p. 446, pl. I (fig. 2, 4, 5).

Cette espèce se distingue du *S. irvingense* par les dimensions plus grandes de ses faisceaux vasculaires qui ont de 6 à 38 mm de diamètre; par le bois secondaire mieux développé pouvant atteindre dix trachéides en épaisseur et par l'absence de massifs de sclérenchyme dans le parenchyme fondamental (fig. 121 : 2, 4 et 5).

Remarques : Arnold (1952, p. 302) hésite à identifier les deux espèces de *Steloxylon* du Dévonien supérieur décrites par Read et Campbell à l'espèce-type d'âge permien de Solms-Laubach étant donné l'écart stratigraphique important qui sépare les trois espèces, la figuration insuffisante donnée pour le *S. ludwigii* et le doute qui plane sur l'âge géologique de celui-ci.

GENRE *PIETZSCHIA* GOTHAN, W., 1927

Genre créé par Gothan pour un fragment d'axe pétrifié de 6 cm de long et 2 à 3 cm de large, costulé régulièrement verticalement (fig. 125).

ESPÈCE-TYPE : *Pietzschia schülleri* Gothan, 1927 (fig. 122-125).

Dévonien Supérieur de Wildenfels en Saxe.

Pietzschia schülleri Gothan, 1927, Abh. Sächs. Geol. Landesamts 3 : 5-10, pl. I (fig. 1 à 4), pl. II (fig. 1 à 5).

Diamètre de l'axe : 2 à 3 cm.

Section transversale. Nombreuses stèles de deux types : stèles en lames droites disposées en un cercle périphérique et stèles centrales plus ou moins arrondies (fig. 122, A et B). Les stèles périphériques sont d'inégale longueur (fig. 122, B) et orientées radialement. Elles sont constituées de métaxylème et possèdent deux pôles de protoxylème, un à chaque extrémité (fig. 122, B et 123, A). Les stèles centrales sont monarques (centrarches ou mésarches). Occasionnellement, elles se divisent (fig. 124) ou fusionnent leur métaxylème non leur protoxylème, ou encore s'unissent à une extrémité proximale d'une stèle périphérique (fig. 123, B).

Remarque. L'inégalité de longueur des stèles périphériques est due vraisemblablement à la fusion occasionnelle des stèles centrales avec les stèles radiales. Un semblable processus d'élongation des stèles radiales est observé dans *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks (v. p. 150). Comparer la structure apparemment similaire du *P. schülleri* Gothan avec le *Cladoxylon* sp. Read, fig. 117, p. 138.

***Pietzschia polyupsilon* Read et Campbell, 1939 (fig. 126).**

Dévonien supérieur ou Mississipien du New Albany shale de l'Indiana et du Kentucky, U. S. A.

Pietzschia polyupsilon Read et Campbell 1939, Am. midl. nat. p. 444-445, pl. II (fig. 2 et 6).
Diamètre des axes : 25 mm.

Section transversale : nombreuses stèles, environ 54. Stèles rayonnantes, de 25 à 35 mm de long, disposées en périphérie, souvent ramifiées ou anastomosées, présentant des formes

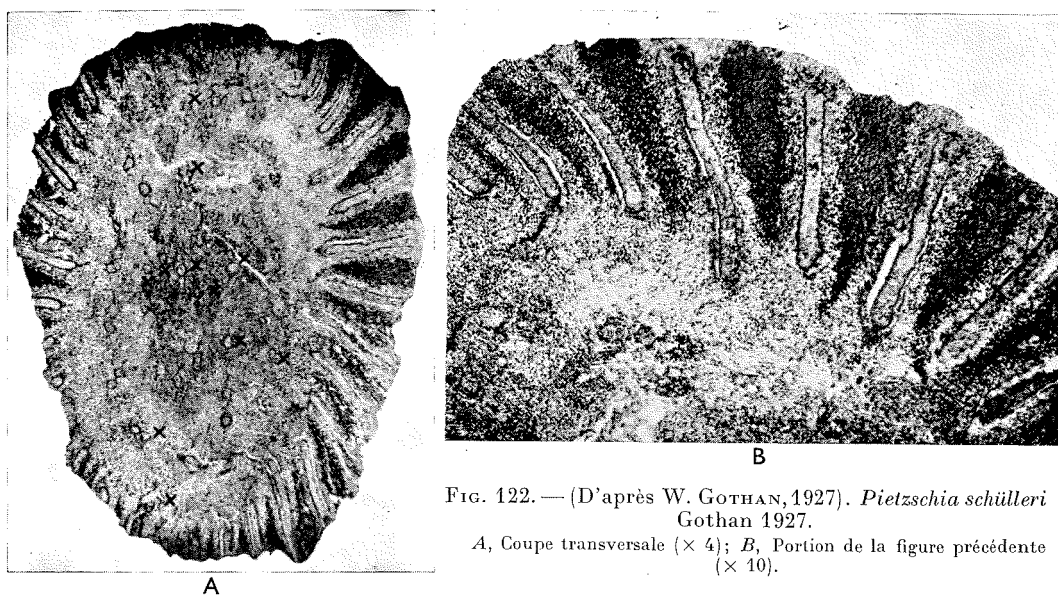


FIG. 122. — (D'après W. GOTHAN, 1927). *Pietzschia schülleri* Gothan 1927.

A, Coupe transversale ($\times 4$); B, Portion de la figure précédente ($\times 10$).

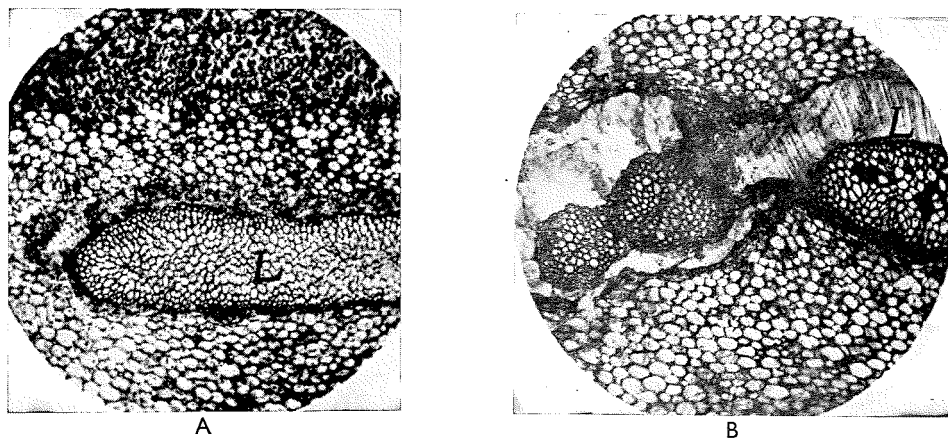


FIG. 123. — (D'après W. GOTHAN, 1927). *Pietzschia schülleri* Gothan, 1927 ($\times 40$).
A, Stèle périphérique, extrémité proximale (L); B, Stèles centrales en voie de connexion entre elles et avec l'extrémité proximale d'une stèle périphérique.

variées en lame droite ou en Y. Occasionnellement de petites stèles circulaires médullaires sont formées. Stèles entièrement constituées de bois primaire avec quelques groupes de protoxylème. Tissu fondamental principalement parenchymateux avec quelques cordons de sclérenchyme dont le nombre se multiplie vers la périphérie où ils peuvent former des plaques entre les stèles (fig. 126).

L'émission d'un faisceau circulaire se fait aux dépens de quatre stèles qui chacune émettent par pincement un faisceau concentrique. Ces quatre faisceaux fusionnent par paire, puis par voie d'allongement et de multiplication des protoxylèmes, forment deux faisceaux foliaires en forme de fer à cheval (*upsilon*) à orientation dorsiventrale.

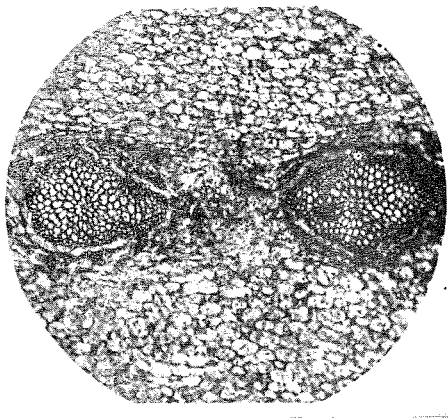


FIG. 124.

FIG. 124. — (D'après W. GOTHAN, 1927). *Pietzschia schüllerii* Gothan, 1927 ($\times 40$).
Stèles centrales.

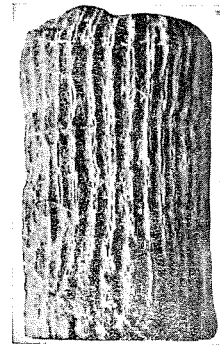
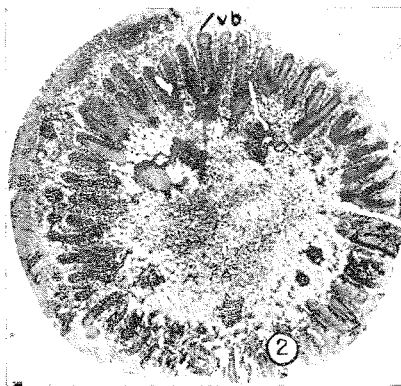


FIG. 125.

FIG. 125. — (D'après W. GOTHAN, 1927). *Pietzschia schüllerii* Gothan ($\times 1$).
Axe minéralisé.

Remarque : La polystélie du genre *Pietzschia* diffère de celle du genre *Cladoxylon* par une disposition des stèles en un cercle périphérique nettement distinct, par l'absence d'anastomoses latérales entre les stèles, par l'absence d'une boucle périphérique



A



B

FIG. 126. — (D'après READ et CAMPBELL, 1939).
Pietzschia polyupsilon R. et C.

A, Coupe transversale ($\times 2$);

B, Portion de la figure précédente ($\times 5$).

différenciée et par la présence d'un tissu fondamental bien développé. Un caractère distinctif propre au *P. polyupsilon* est l'émission d'une trace foliaire en forme d'*upsilon*, différente de la trace foliaire, en lame ligneuse plus ou moins aliforme du *Cladoxylon solmsi*.

GENRE *HIEROGRAMMA* UNGER, 1856*Hierogramma jeffreyi* Read, 1936 (fig. 127).

Dévonien supérieur du Kentucky (Junction City), U. S. A.

Hierogramma jeffreyi Read, 1936, J. Palaeont. 10 (3) : 223 (fig.-texte, 10).

Matériel : spécimen fragmentaire.

Section transversale : faisceaux au nombre de sept environ, dont la disposition est représentée sur le schéma, fig. 127, et indique une symétrie bilatérale.

Les faisceaux sont constitués de métaxylème exclusivement, et d'après le schéma donné par l'auteur, paraissent posséder à chaque extrémité une petite boucle périphérique avec protoxylème mésarche. Le tissu fondamental qui comprend l'ensemble des faisceaux, serait lacuneux. Les tissus corticaux incomplètement conservés seraient constitués de parenchyme dans la zone interne et de sclérenchyme dans la zone externe. Des faisceaux allongés, apparemment destinés à des organes latéraux sont observés dans l'écorce (fig. 127).

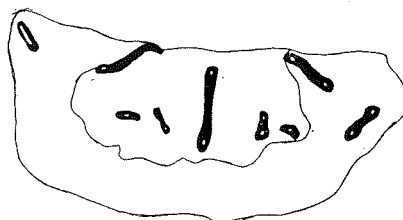


FIG. 127. — (D'après READ, 1936).
Hierogramma jeffreyi Read, 1936
($\times 5$).

Coupe transversale.

Remarque : Read fait observer qu'en dépit de l'état fragmentaire de l'échantillon, la position des faisceaux suivant une symétrie bilatérale ainsi que la structure de ceux-ci rappellent celle des *Hierogramma*. Il conclut à l'affinité du spécimen avec les Cladoxylaceae.

CLADOXYLACÉES DU DÉVONIEN MOYEN

GENRE *CLADOXYLON* UNGER, 1856

(voir p. 121).

Cladoxylon scoparium Kräusel et Weyland, 1926 (fig. 128).

Dévonien moyen (Givétien) de Rhénanie, à Kirberg et à Oben, près de Holz.

Cladoxylon scoparium Kräusel R. et Weyland H., 1926, p. 142 à 149, pl. XIII (fig. 1 à 3); pl. XVII (fig. texte 30 à 37 et 39 à 44).

Kräusel et Weyland, 1929, p. 332-333, pl. V (fig. 6); pl. VI (fig. 7); pl. VIII (fig. 5 et 6, fig. texte 16 et 17).

Anatomie : Diamètre des axes avec structure conservée : 5, 3 et 2 mm.

Section transversale : environ 33 à 10 stèles, d'après la figuration des auteurs. Le nombre de stèles augmentant avec le diamètre des axes. Stèles ordonnées radialement, minces, ondulantes, unies plus ou moins massivement en V, U, W, Y, ou libres. Stèles constituées de métaxylème, d'un peu de bois II et d'une mince bande de liber; trachéides scalariformes, réticulées, plus rarement ponctuées. Boucle périphérique petite, située à l'extrémité distale des stèles et prolongée par une mince bande de cellules allongées radialement (fig. 128). Parenchyme fondamental central mal conservé avec îlots de sclérenchyme probables. Écorce bien développée, composée de cellules polygonales ordonnées plus ou moins radialement.

Un faisceau circulaire sortant a été repéré sur deux sections transversales successives. Dans la section inférieure, il est situé en regard d'une stèle dont vraisemblablement il provient. Dans la section supérieure, il est localisé dans l'écorce. Kräusel et Weyland interprètent cette structure comme un faisceau foliaire. Elle est à rapprocher des faisceaux circulaires émis chez *C. mirabile*, *C. radiatum*, *Arctopodium*, *Pseudosporochnus nodosus* et *Calamophyton primaevum*.

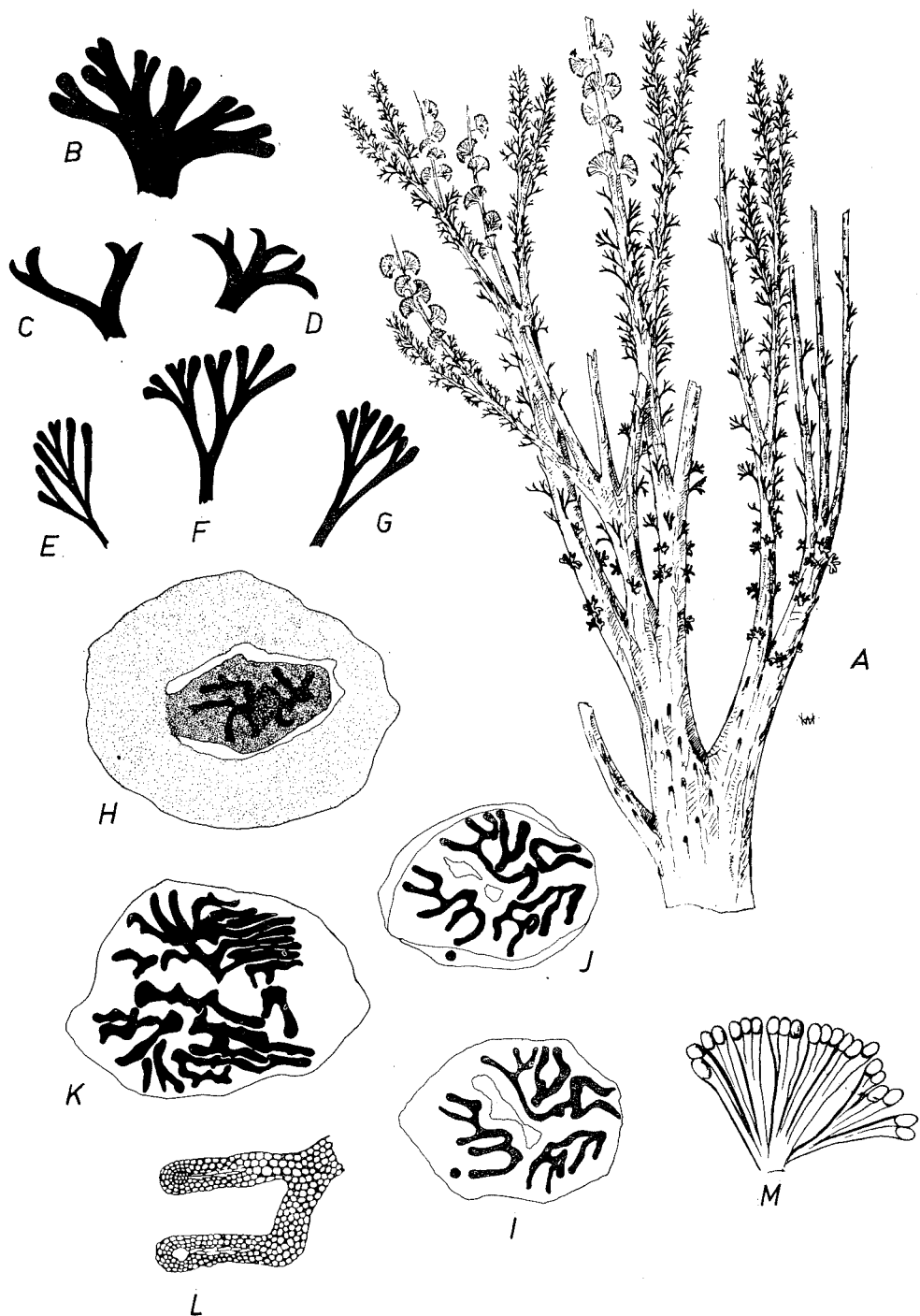


FIG. 128. — (D'après R. KRÄUSEL et H. WEYLAND, 1926 et 1929) *Cladoxylon scoparium* Kräusel et Weyland, 1926.

A, Reconstitution. — B, C, D, Feuilles inférieures. — E, F, G, Feuilles de la partie supérieure des axes. — H, Section transversale du sommet d'un axe. — I, J, Section transversale de la portion moyenne d'un axe de dernier ordre; noter la présence d'un faisceau foliaire circulaire. — K, Section transversale d'un axe plus âgé. — L (détail), Deux bras de stèle reconstitués. — M, Feuille fertile.

Morphologie externe : le spécimen conservé en empreinte consiste en plusieurs axes dressés dont le plus long mesure 22 cm. Le diamètre de l'axe le plus large est de 1,5 cm; celui du plus étroit ne dépasse pas 3 mm. La ramification est de deux types. Les axes les plus forts se divisent presque simultanément en une couronne de trois ou quatre branches d'un diamètre sensiblement égal; les axes minces se divisent par dichotomie (fig. 44 A).

Les feuilles sont disposées en spirale. Elles appartiennent au type segmenté. Suivant le niveau auquel elles sont insérées leur limbe diffère quelque peu. Sur la portion inférieure des axes, les feuilles ont 5 à 10 mm d'étalement; elles sont découpées en larges segments, bifurqués à leur extrémité et leur base large laisse après la chute de la feuille une cicatrice en creux sur l'écorce. Sur la portion supérieure des axes les feuilles sont nombreuses; elles sont plus hautes que larges (1,8 mm de longueur) avec un limbe profondément divisé et une base pétiolée longue et étroite. Pas de nervation visible.

Les feuilles fertiles sont portées à l'extrémité d'un axe mince, elles mesurent environ 2 cm. Elles sont divisées en segments étalés en éventail, dont l'extrémité distale est creusée en forme de cuillère et dans laquelle est logé un petit sporange de 0,5 mm de diamètre.

Remarques : le *Cladoxylon scoparium* joint à une anatomie de Cladoxylaceae une morphologie de plante filicoïde. Il est la première espèce à fournir des renseignements sur le port d'un membre du groupe. Cependant on ignore la hauteur totale du *C. scoparium* puisque la portion inférieure des axes est inconnue. De même, on ne sait pas si le complexe d'axes conservés représente entièrement la portion moyenne et supérieure d'une plante ou seulement une portion d'une frondaison plus large.

Il est particulièrement intéressant de constater que le nombre de stèles et celui des anastomoses s'accroissent avec l'âge des axes. A ce propos, Kräusel et Weyland remarquent (1926, p. 147) : « Sicher ist jedenfalls, dass die Zahl der Stelen mit dem Alter zunimmt, bis sich schon in verhältnismässig dünnen Achsen ein geschlossener Pseudoholzkörper bildet. Dickere Achsen konnten nicht untersucht werden, es ist daher unbekannt, ob in ihnen Sekundärzuwachs auftritt oder ob das Dickenwachstum auch weiterhin etwa mit dem der Monokotyledonen vergleichbar, lediglich durch Ausbildung und Auseinanderdrängung neuer Stelenzweige zustande kommt. »

GENRE *PSEUDOSPOROCHNUS* POTONIE H. & BERNARD CH., 1904

Du Couvinien à la base du Dévonien Supérieur.

Bohème, Belgique, Norvège, Écosse, U. S. A. (État de New-York) et U. R. S. S.

Genre antérieurement considéré comme appartenant aux Psilophyta. Les caractères qui ont permis d'attribuer *Pseudosporochnus* aux Cladoxylopsida sont l'existence d'un système vasculaire constitué de plaques ligneuses rayonnantes et la présence de frondes à symétrie bilatérale disposées d'une manière spiralée; ces caractères ont été observés chez *P. nodosus*.

Trois espèces sont connues; l'une d'elles apporte des informations sur le port de la plante, l'anatomie et la fructification; pour cette raison elle sera traitée en premier lieu.

ESPÈCE-TYPE : *Pseudosporochnus verticillatus* (Krejci) Obrhel, 1959 (fig. 129 à 132).

Dévonien moyen, Givétien inférieur de Srbsho-Schichten, étage H-h, de Bohème.

Pseudosporochnus verticillatus (Krejci) Obrhel J., 1959, Vestnik. U. U. G. 34 : 386.

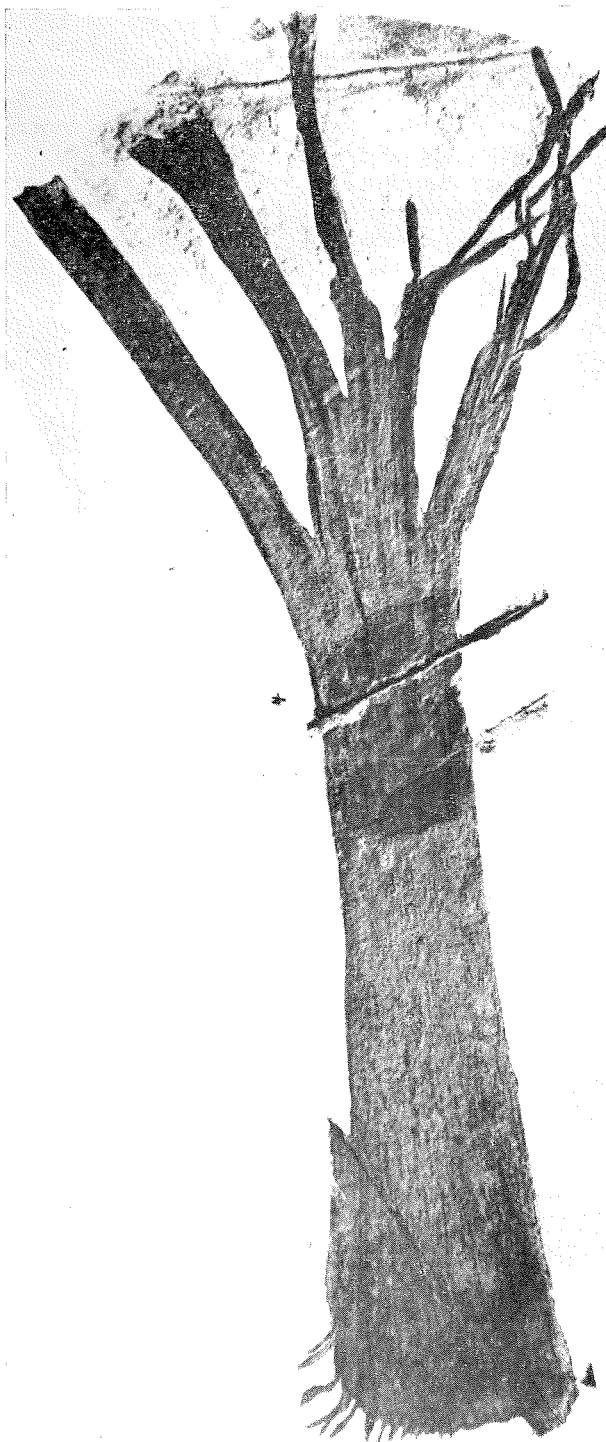
Chondrites verticillatus Krejci J., 1881.

Sporochnus krejci Stur D., 1881, p. 13 à 20, pl. II (fig. 1 à 4).

Hostinella hostinensis Barrande (in Stur 1881, p. 23-32, pl. III (fig. 1 et 2)).

Pseudosporochnus krejci Potonie H. et Bernard Ch., 1904, p. 25 à 36 (fig. 54 à 81).

Espèce représentée par de nombreux spécimens conservés à l'état d'empreinte. Plusieurs d'entre eux sont des axes vigoureux dont le plus long atteint 1,5 à 2 mètres de haut



et 20 cm de large à sa base (Potonie et Bernard, 1904, fig. 81). Leur surface présente parfois une costulation verticale et parallèle. Ces axes principaux produisent à leur sommet une couronne de branches de second ordre dont les diamètres sont sensiblement équivalents entre eux. Certains axes de second ordre atteignent 20 à 30 cm de longueur. Ils se divisent le plus souvent par dichotomie pour donner des branches de troisième ordre. Les branches de 2^e et 3^e ordres sont garnies de nombreux rameaux grêles, émis dans plusieurs plans. Ces rameaux sont constitués de fines branchettes stériles ou fertiles, bifurquées à leur extrémité. Les spécimens fertiles possèdent des terminaisons renflées, par paires, qui sont supposées représenter des sporanges. Ceux-ci sont petits, ont plus ou moins 1,2 mm de long, 350 μ de large, et fixés séparément à l'extrémité d'un court « pédicelle » de 0,8 à 1,1 mm de longueur (fig. 52). A la suite de macérations de parcelles de sédiments couvertes de sporanges, Kräusel et Weyland (1933, p. 15) ont obtenu de très petites spores de 4 à 7 μ de diamètre. Obrhel (1961, p. 15) après de nombreuses macérations du même matériel, n'a trouvé aucune spore. Le *P. verticillatus* est supposé avoir atteint 2 à 3 mètres de hauteur par Potonié et Bernard (1904, p. 25) ainsi que par Hirmer (1927, p. 162); cependant Kräusel et Weyland (1933, p. 17) le considèrent comme une plante arborescente.

FIG. 129. — (D'après STUR, 1881).
Pseudosporochnus verticillatus
(Krejci) Obrhel ($\times 2/3$).

Branche de premier ordre.

Potonié et Bernard ont macéré des débris houillifiés, fixés sur les axes, et ont mis en évidence la présence de trachéides annelées, scalariformes, réticulées et aréolées (1904, p. 34).

Remarques : *P. verticillatus* constitue en Bohême un élément dominant de la flore de l'étage H-h₁ de Barrande (Kräusel et Weyland, 1933). La même constatation peut être faite au sujet du *P. nodosus* du Givétien inférieur de Belgique.

La morphologie externe des deux espèces se ressemble beaucoup et pourrait laisser supposer que les différences entre les deux plantes sont dues seulement à des états de conservation différents. Cependant, jusqu'ici un revêtement dense de nodules sclérénchymateux n'a pas été signalé sur les axes du *P. verticillatus*; par ailleurs les sporanges sont petits et pédicellés; les branchettes fertiles et stériles (pennes?) sont ramifiées d'une manière buissonnante (Obrhel, 1961, p. 15). De plus l'anatomie des axes est encore inconnue. Dans ces conditions, il est préférable de maintenir distincts *P. verticillatus* et *P. nodosus*.

En complément de l'étude de Leclercq et Banks sur le *Pseudosporochnus nodosus* qui date de 1962, nous devons signaler les récents résultats obtenus par Leclercq S. et Lele K. M. (1968).

A la suite de l'examen de sept plages minéralisées échelonnées sur une branche de 1^{er} ordre, d'une longueur de 33,5 cm, des précisions ont été obtenues quant à l'organisation du système vasculaire qui montre certaines variantes de la base au sommet.

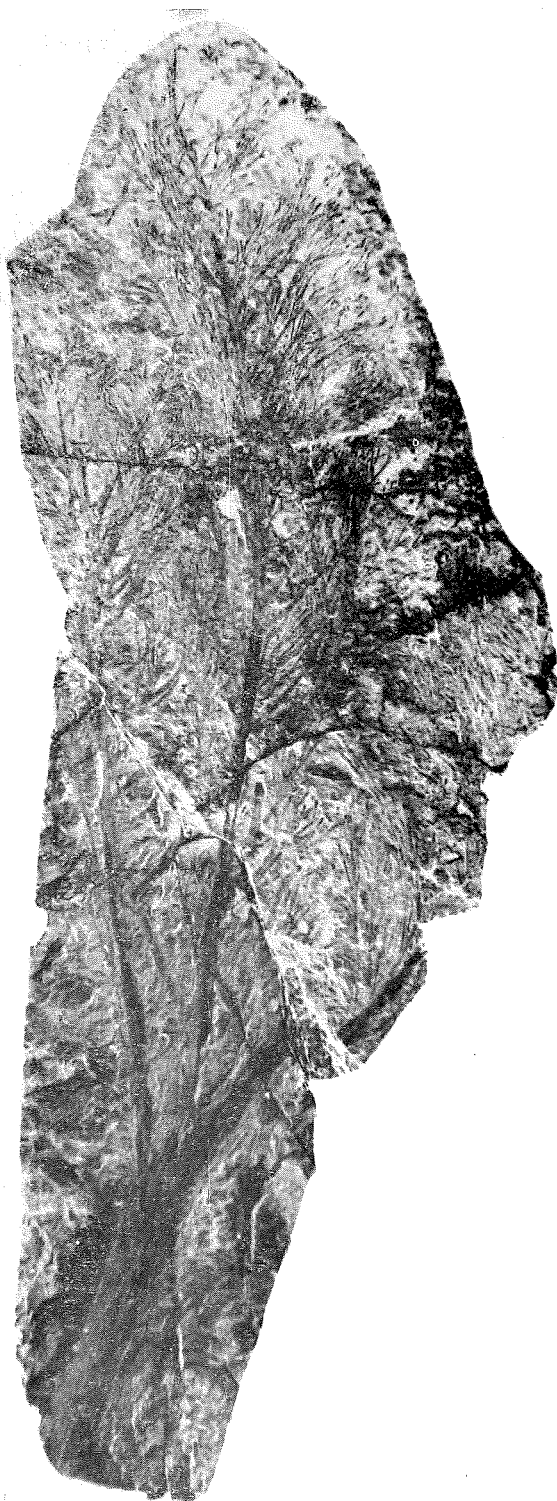


FIG. 130. — (D'après STUR, 1881). *Pseudosporochnus verticillatus* (Krejci) Obrhel ($\times 2/3$).

Branche du deuxième ordre.

Toutefois fondamentalement et apparemment dans divers ordres de ramification, le système vasculaire est constitué d'une zone périphérique de plaques ligneuses orientées radialement, et d'un groupe central de cordons vasculaires.

A la base d'une branche de premier ordre, les stèles périphériques sont d'inégales longueurs, clepsydroides, dépourvues d'anastomoses entre elles, formées de métaxylème. Elles présentent suivant leur degré de développement, deux puis trois pointements de protoxylème dont le médian et le proximal régressent ensuite, alors que simultanément, le protoxylème distal se transforme en une petite boucle périphérique (fig. 130).

Les stèles centrales sont circulaires et centrarches ou ovales avec deux groupes de protoxylème, un à chaque extrémité. Elles interviennent dans la croissance des stèles



FIG. 131.

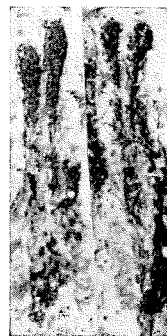


FIG. 132.

FIG. 131. — (D'après POTONIE et BERNARD, 1904). *Pseudosporochnus verticillatus* (Krejci) Oehrhel ($\times 1$).
Rameaux stériles et fertiles.

FIG. 132. — (D'après S. LECLERCQ et H. BANKS, 1962). *Pseudosporochnus verticillatus* (Krejci) Oehrhel ($\times 10$).
Paires de sporanges pédicellés.

radiales et la formation de stèles centrales allongées, rencontrées à des niveaux supérieurs (fig. 130).

Ces faits lèvent le doute qui planait encore sur le comportement des stèles radiales que Leclercq et Banks n'avaient pu préciser en raison de la forte compression qu'avait subie la portion centrale des axes minéralisés qu'ils avaient observés.

***Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks, 1962 (fig. 133 à 137).**

Couvinien et Givétien inférieur de Belgique.

Pseudosporochnus nodosus Leclercq, S. et Banks, H., 1962, p. 1 à 34, pl. I à X (fig.-texte 1-7).

Anatomie basée sur l'examen de 36 niveaux de sections transversales.

Diamètre des axes avec structure conservée : 1,6 à 1,2 cm.

Section transversale : 16 à 21 stèles; ce nombre se maintient dans les branches de 1^{er}, 2^e et 3^e ordre. Stèles rayonnantes. Vu la compression subie par les axes, il n'est pas possible de préciser si les stèles sont libres ou si elles s'unissent en forme de U ou de V, ou sont égales au diamètre de l'axe. Métaxylème constitué principalement de trachéides scalariformes et de quelques trachéides annelées, spiralées et ponctuées. Pas de bois II. Boucle périphérique petite, prolongée par une bande étroite de cellules allongées radiale-

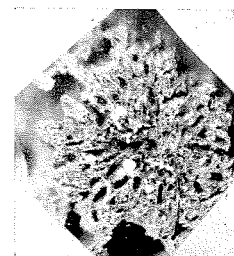
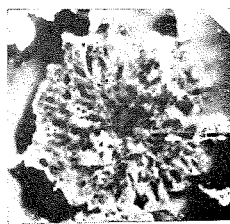
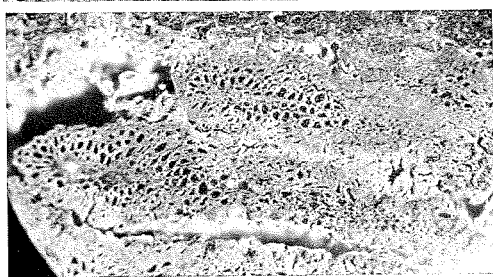
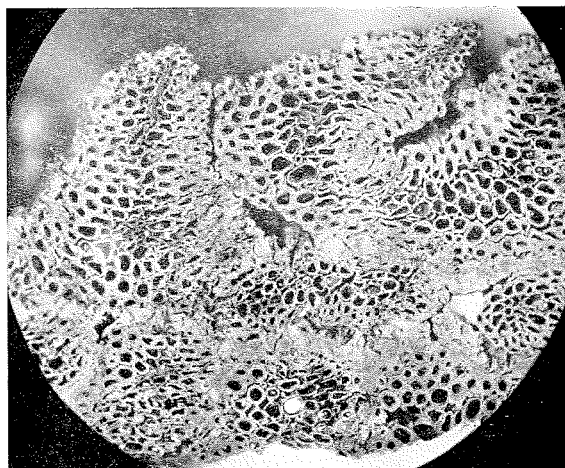
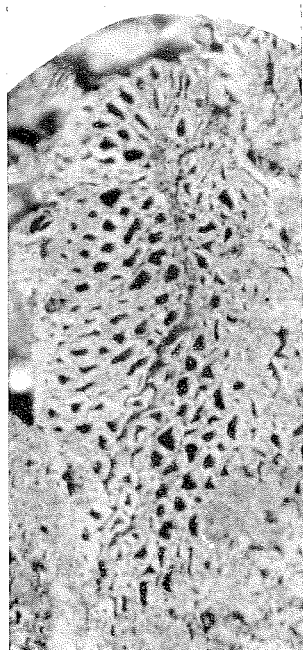
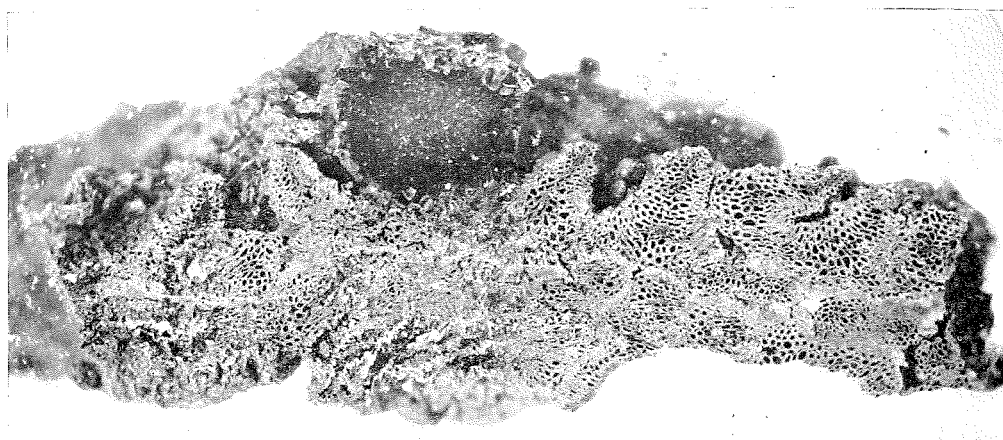


FIG. 133. — (D'après S. LECLERCQ et H. BANKS, 1962). *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks.
Sections transversales.

- A, Branche de troisième ordre ($\times 34$).
 B, Bras ligneux ($\times 130$).
 C, Détail de la figure A ($\times 45$).
 D, Deux bras ligneux d'une branche de deuxième ordre ($\times 65$).
 E, Faisceau foliaire mésarche avec un pôle ($\times 130$).
 F, Faisceau précédent avec pôle divisé ($\times 130$).

ment. Parenchyme fondamental peu développé entre les stèles. Écorce large constituée d'une zone externe à grandes cellules et d'une zone interne comprenant des nodules de sclérenchyme ronds ou ovoïdes de 0,6 à 1 mm de diamètre disposés circulairement.

Émission de faisceaux simples par étranglement de la boucle périphérique. Faisceau foliaire circulaire et centrache avec division rapide du pointement de protoxylème en deux pôles s'écartant dans un plan tangentiel (fig. 133 E, F). Là s'arrêtent les observations. Il est possible que le faisceau en traversant l'écorce acquerrait une forme elliptique ou en clepsydre.

Anatomie de la racine partiellement connue; en section transversale, stèles allongées

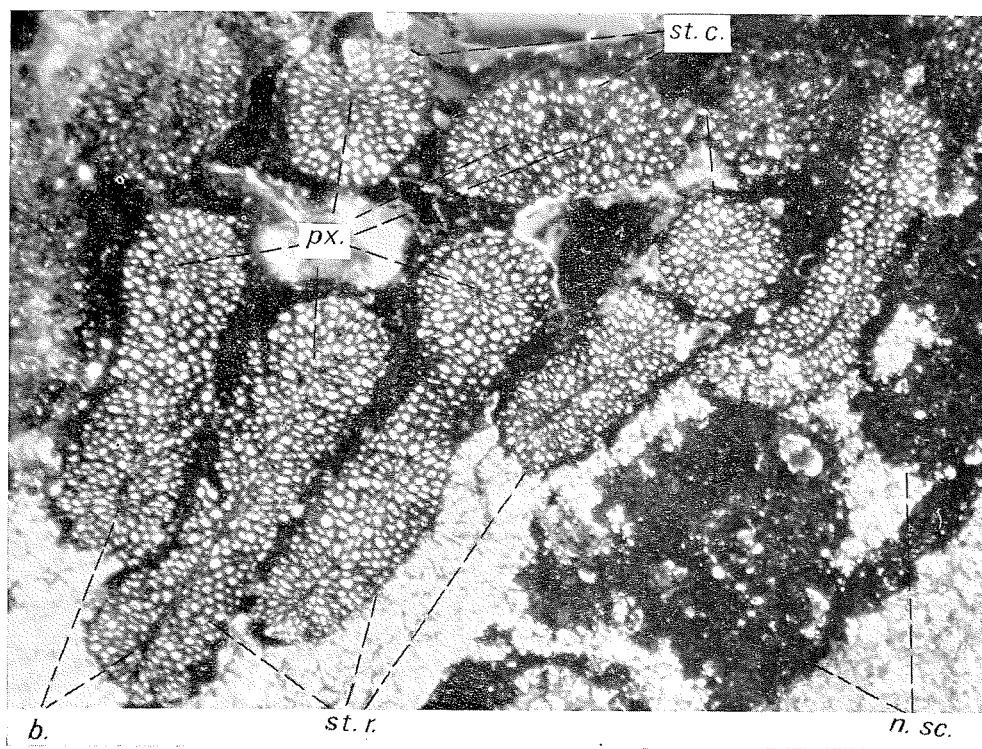


FIG. 134. — *Pseudosporochnus nodosus* LECLERCQ et BANKS ($\times 40$). Portion d'une coupe transversale. Base d'une branche de premier ordre.

St.r., stèle radiale; St.c., stèle centrale, circulaire ou ovale; b., boucle périphérique; px., protoxylème; n.sc., nodule de sclérenchyme.

radialement, formées de métaxylème. Pas de bois secondaire. Pas de boucle périphérique. Présence de nodules de sclérenchyme dans l'écorce.

Morphologie externe. Basée sur l'examen de 534 fragments. Un caractère particulier observé sur les empreintes d'axes de dimensions et d'ordres différents, ainsi que sur les frondes a permis d'attribuer divers organes, tels que portions de tige principale ou de tronc, branches de 1^{er}, 2^e et 3^e ordres, racines, au *P. nodosus*. Ce caractère clé consiste en la présence de petits nodules de sclérenchyme serrés les uns contre les autres, de 0,4 à 1 mm de haut et de 0,4 à 2,5 mm de large, situés dans l'écorce.

Description : Tige principale ou tronc : largeur de 5 à 8 cm, le plus long fragment récolté a 25 cm de long (fig. 46). Surface des axes couverte de nodules de sclérenchyme.

Tige ou tronc surmonté d'une couronne de tige : largeur de 10,5 cm sur 5 cm de

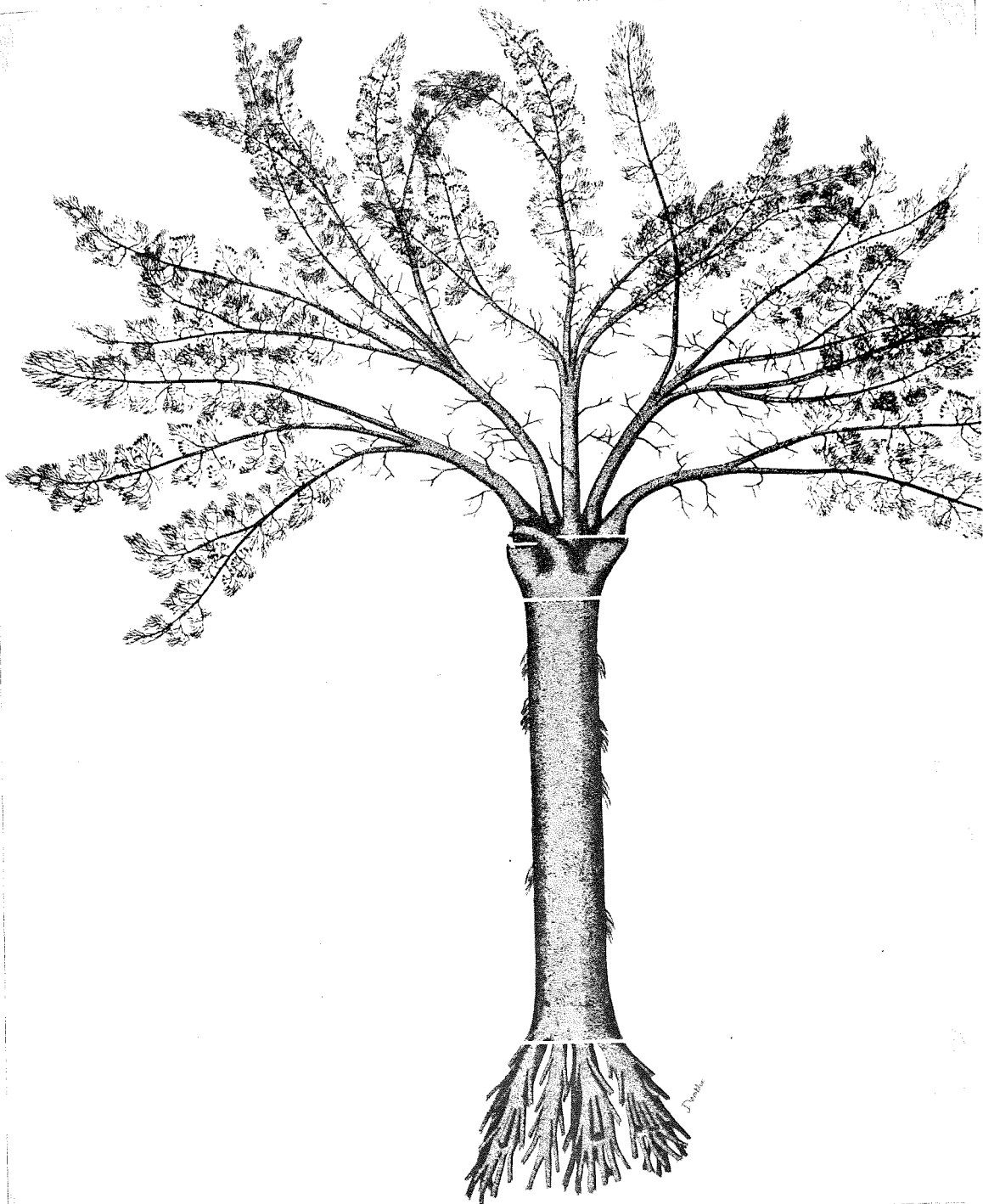


FIG. 135. — (D'après S. LECLERCQ et H. BANKS, 1962). *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks, 1962.

Reconstitution du port de la plante.

haut; le fragment est découpé sur le bord supérieur en 5 à 6 lobes de 2 à 4 cm de large; le diamètre de ces lobes correspond à celui de la base élargie des branches de premier ordre (fig. 136). La surface entière du spécimen est couverte de nodules de sclérenchyme.

Les branches de premier ordre dépassent 33,5 cm de longueur, elles présentent souvent une base arrondie large de 2,2 à 3,6 cm. Leur apex est de 1 à 1,9 cm et se divise en deux, trois ou quatre branches de second ordre sensiblement de même puissance. On observe souvent une striation longitudinale serrée qui représente des lames ligneuses (ou stèles) vues tangentiellement (fig. 136 B). Parfois, au delà de la brisure des axes, ces lames ligneuses se prolongent sur des distances variant de 10 cm à quelques mm. Elles apparaissent soit comme un faisceau rigide de cordons ligneux serrés les uns contre les autres, soit comme une frange menue.

Sur les portions d'axes imprégnées d'hydroxyde de fer, la costulation apparaît en relief. Des nodules de sclérenchyme couvrent la surface des axes.

Les sporanges de 2^e ordre et de 3^e ordre possèdent des longueurs de 9 à 32 cm, des largeurs de 3 à 12 mm qui vers l'apex sont réduites de 1 à 0,4 mm. Les branches de 2^e et 3^e ordres portent de nombreuses frondes disposées en spirale, dont certaines sont entièrement végétatives et d'autres partiellement fertiles.

Frondes : Elles ont une forme lancéolée et une longueur d'environ 4 cm. Elles portent deux à quatre paires de pennes subopposées et se terminent par une série de segments dichotomes. Des nodules de sclérenchyme couvrent la surface des axes.

Une penne stérile se divise successivement trois fois par dichotomie et se termine par huit segments végétatifs avec trace d'une nervure dans les segments. Une penne fertile se ramifie de la même manière, mais se termine par huit sporanges sessiles groupés par paires, B et C. Pennes stériles et pennes fertiles sont donc homologues.

Les sporanges ont 2 à 3 mm de long et environ 0,8 mm de large. Certains d'entre eux possèdent une ligne de déhiscence située sur le bord interne. Spores inconnues.

Racine principale : fragment de 16 cm de long et de 2,5 à 3 cm de large, portant en disposition spiralée des organes latéraux (racines?) émis sous un angle aigu (fig. 46). Des nodules de sclérenchyme couvrent la surface du spécimen.

La plante est supposée consister en une grosse tige principale ou tronc, reposant sur une couronne de racines et produisant à son apex une couronne de branches de premier ordre. Ces branches se ramifient à leur tour en une couronne de branche de second ordre d'une puissance équivalente qui se divisent ensuite par dichotomie pour donner les branches de troisième ordre. Les branches de 2^e et 3^e ordres portent de nombreuses frondes disposées en spirale.

Remarques : Une comparaison entre le *Pseudosporochnus nodosus* et le *Cladoxylon scoparium* fait apparaître les affinités et les différences existant entre les deux plantes. 1° Chacune d'elles possède une ramification de deux types : en couronne et dichotome; 2° de nombreux organes latéraux disposés en spirale; 3° des sporanges fixés en position terminale; 4° une polystélie du même type avec symétrie radiale persistant jusque dans les axes les plus étroits; 5° une émission de faisceaux foliaires de forme circulaire.

FIG. 136. — (D'après S. LECLERCQ et H. BANKS, 1962). *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks, 1962.

A, Branche de premier ordre se ramifiant ($\times 1$).

B, Portion basale élargie d'une branche de premier ordre avec costulation parallèle d'origine ligneuse ($\times 1$).

C, Portion minéralisée d'une branche de premier ordre montrant la costulation ligneuse et les massifs de sclérenchyme ($\times 5$).

D, Branche de premier ordre bifurquée; l'écorce détruite dans la portion supérieure a laissé à nu les deux systèmes vasculaires et les lames ligneuses qui les constituent ($\times 1$).



FIG. 136.

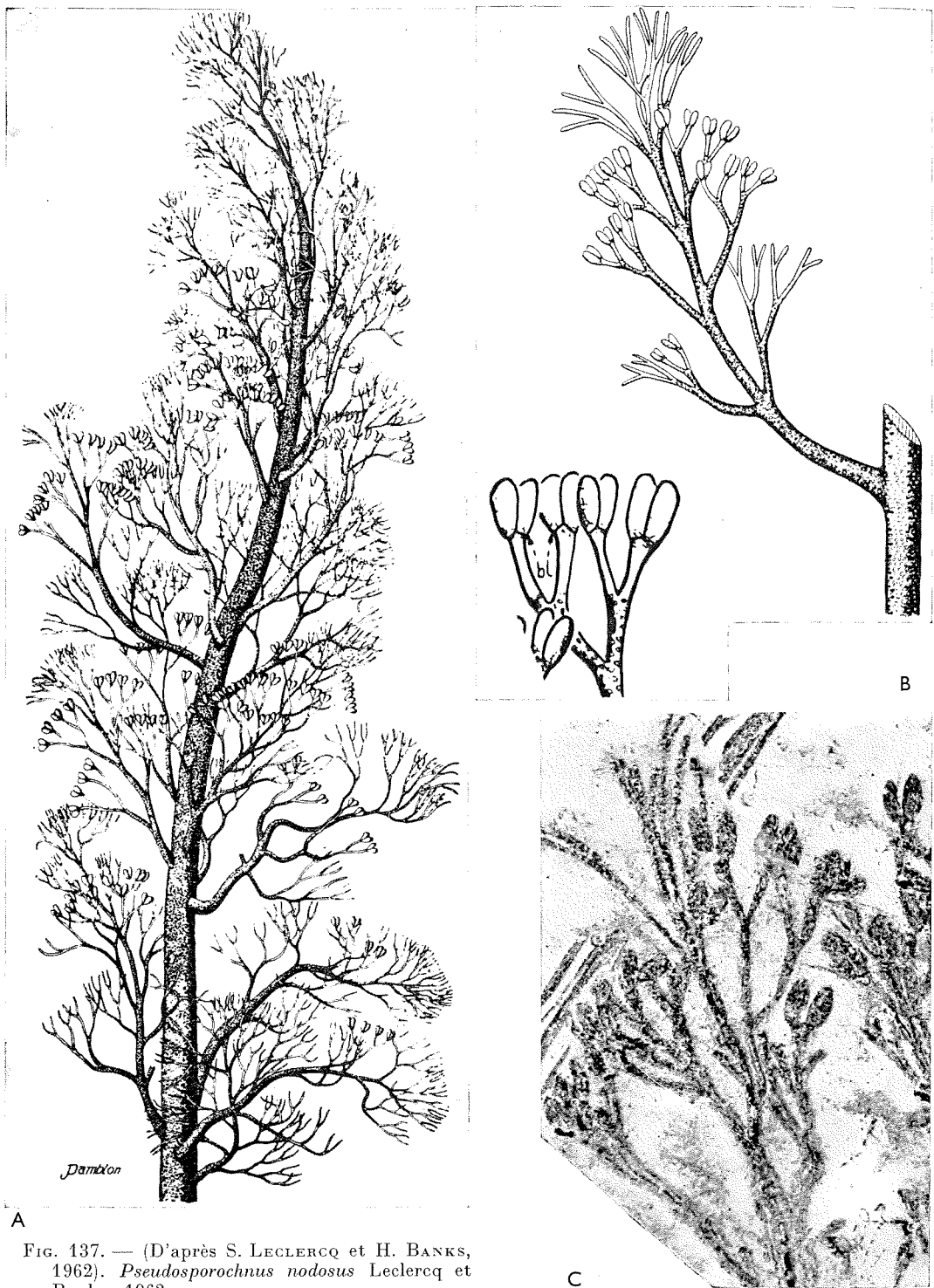


FIG. 137. — (D'après S. LECLERCQ et H. BANKS, 1962). *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks, 1962.

A, Reconstitution d'une branche de troisième ordre portant en position spiralee des frondes steriles et des frondes fertiles ($\times 1,5$).

B, Reconstitution d'une fronde fertile ($\times 2$) et de quatre paires de sporanges ($\times 6$).

C, Portion de fronde fertile en empreinte ($\times 4$).

Les différences portent sur : 1° la présence de frondes à symétrie bilatérale chez *P. nodosus*, inexistantes chez *C. scoparium*; 2° la tendance à la formation d'un limbe nervuré à l'extrémité des pennes chez *P. nodosus* alors que *C. scoparium* possède de petites feuilles segmentées à limbe épais, sans nervure apparente, fixées directement sur les axes; 3° la fructification représentée chez *P. nodosus* par un système dichotomique franc aboutissant à 4 paires de sporanges sessiles, tandis que chez *C. scoparium* il est constitué par une feuille modifiée portant des sporanges marginaux, enfoncés dans l'épaisseur des segments; 4° le mode de réduction du système vasculaire dans les axes jeunes, qui chez *P. nodosus* se produit par une diminution des dimensions (largeur-longueur) des stèles, tout en maintenant leur nombre sensiblement constant, alors que chez *C. scoparium*, c'est le nombre des stèles qui décroît fortement; 5° le port de la plante : arborescent chez *P. nodosus*, petit arbrisseau (?) chez *C. scoparium*.

En dépit de la documentation fournie par *C. scoparium* et *P. nodosus*, on reste dans l'ignorance du système vasculaire des tiges principales. Il est probable que le type polystélisque se maintenait et s'intensifiait selon des modes différents suivant les genres et les espèces, par l'augmentation du nombre des stèles, l'intensification de leurs anastomoses, l'accroissement de leurs dimensions et éventuellement la formation de bois secondaire.

En 1931, O. Høeg mentionne la découverte d'un spécimen trouvé dans le Dévonien moyen de Norvège occidentale. Il s'agit d'une portion de tronc brisé de 65 cm de long et 14 cm de large qui porte à son sommet les bases de plusieurs branches cassées mais disposées en couronne. Høeg rapproche (p. 14, fig. 2) ce tronc du genre *Pseudosporochnus* en raison de la ramification en couronne. La découverte de Høeg paraît confirmer la probabilité d'un port arborescent chez le *P. nodosus*. Potonié et Bernard en 1904 l'ont également suggéré pour *P. verticillatus*.

***Pseudosporochnus chlupaci* Obrhel, 1959 (fig. 138).**

Dévonien moyen, Givétien inférieur de Srbsho-Schichten, Bohême

Pseudosporochnus chlupaci Obrhel, 1959, p. 385-386, pl. II (fig. 1 et 2) et 1961, p. 14-15, pl. III, IV, V et pl. VI (fig. 2, 3 et 4).

Pseudosporochnus krejci (Stur) Potonié H. et Bernard Ch., 1904, p. 32 (fig. 74).

Hostimella sp. Kräusel R. et Weyland H., 1933, p. 38-39, pl. VI (fig. 17 et 18, fig.-texte 36).

L'holotype consiste en un fragment d'axe principal portant trois rameaux latéraux fixés par une base décurrente. Leur longueur est de 5 et 8,6 cm; celle d'un rameau détaché est de 2,5 cm. A deux centimètres du point d'attache les rameaux latéraux se ramifient par dichotomie successivement 5 à 6 fois dans plusieurs plans, construisant un système buissonnant de forme triangulaire largement étalé au sommet (fig. 138). Une trace de faisceau est visible sur la plupart des segments. Un caractère particulier de la ramification est l'amincissement des segments au-dessus et en dessous de la dichotomie. Certains segments terminaux paraissent présenter un épaississement local, laissant présager la formation d'un sporange (Obrhel, 1961, p. 15). Aucune spore n'a été obtenue.

Anatomie inconnue.

Remarques : Obrhel (1961, p. 15) a reconnu la ramification buissonnante des organes latéraux de *P. verticillatus*. Cependant, *P. chlupaci* se différencie de *P. verticillatus* par l'angle très ouvert des dichotomies, la rigidité des segments et leur amincissement entre deux niveaux de dichotomie. D'autre part, *P. nodosus* se distingue de *P. chlupaci* par la disposition spiralée des frondes, la forme ovale-lancéolée de celles-ci, l'existence de paires de sporanges sessiles et terminaux bien développés, la présence de nodules de sclérenchyme sur la surface de ses axes.

***Pseudosporochnus* sp.** Des fragments de branches de premier ordre montrant le mode de ramification digitée ou en couronne (?) ont été découverts en Écosse dans les

Stromness beds (Lang, 1927, p. 453, fig. 32) et dans l'état de New-York (Hueber, thèse 1961, p. 54, Pl. 13 fig. 1 et Pl. 14 fig. 2). Ces découvertes sont à signaler parce qu'elles augmentent l'extension géographique du genre.

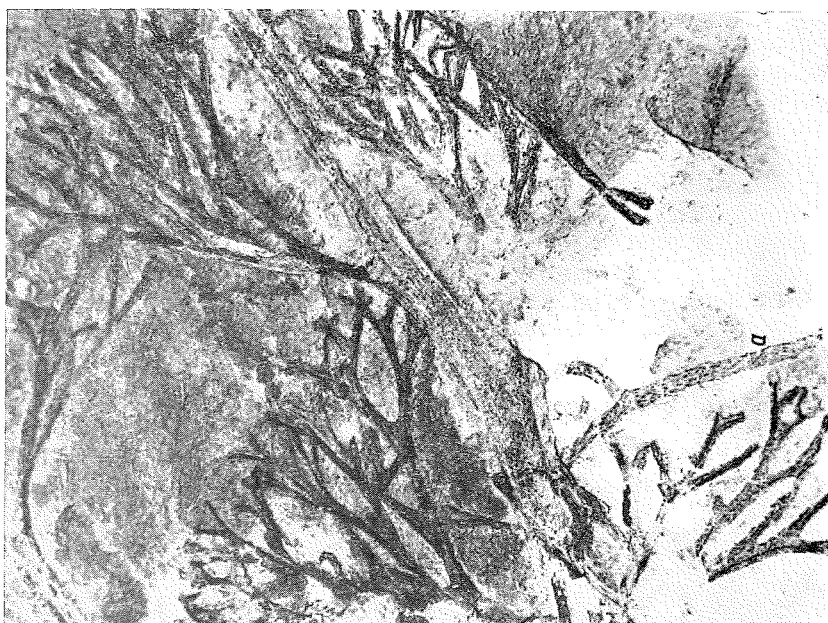


FIG. 138. — (D'après OBRHEL, 1959). *Pseudosporochnus chlupaci* Obrhel ($\times 2,5$).

GENRE *CALAMOPHYTON* KRÄUSEL R. ET WEYLAND H., 1926

Du Couvinien au Givétien. Allemagne, Belgique, U. S. A. (État de New-York).

Genre antérieurement classé parmi les Sphénophytes sur la base de la morphologie externe de spécimens conservés en empreintes. La structure anatomique observée dans du matériel minéralisé appartenant à une branche de troisième ordre ou quatrième ordre du *Calamophyton bicephalum* Leclercq et Andrews (1960) et à un tronc considéré par le Docteur H. J. Schweitzer, comme appartenant au *Calamophyton primaevum* Kräusel et Weyland, a permis d'attribuer le genre aux Cladoxylopsida. Les premiers résultats obtenus par l'examen de ce matériel, sont consignés dans une note préliminaire (Leclercq S. et Schweitzer H. J. 1965).

Deux espèces vraisemblablement co-spécifiques ont été décrites : *Calamophyton primaevum* Kräusel et Weyland, 1926-1929, et *Calamophyton bicephalum* Leclercq et Andrews, 1960.

La découverte des caractères anatomiques s'est faite en 1965. Ceci explique pourquoi le genre *Calamophyton*, alors attribué à la famille des Calamophytaceae de l'Ordre des Hyeniales, a été décrit et figuré dans le Volume III du Traité de Paléobotanique (E. Boureau, 1964) consacré aux Embranchements des Sphenophyta et des Noeggerathiophyta. La description des caractères généraux de la morphologie externe du genre (axe, ramifications, feuilles, fructifications) ne sera pas répétée (fig. 139). Nous renvoyons à leur description et aux très belles figures qui l'accompagnent publiées dans le Volume III du Traité p. 32 à 38, fig. 10 à 17. Toutefois, à l'appui des caractéristiques anatomiques exposées ici, sera donné un bref exposé de la morphologie externe des empreintes qui ont permis de connaître la structure interne.

Calamophyton bicephalum Leclercq et Andrews, 1960 (fig. 139 à 144).

Calamophyton bicephalum Leclercq S. et Andrews H., 1960, p. 1 à 23, pl. I à V (fig. 1 à 29, fig.-texte 1 à 15).

FIG. 139. — (D'après
S. LECLERCQ et H. N.
ANDREWS, 1960). *Ca-*
lamophyton bicephalum
Leclercq et Andrews.
Grand spécimen ($\times 1/2$).



Le spécimen belge de Goé, dont l'anatomie est particulièrement bien conservée, sera examiné en premier lieu.

Il s'agit d'un fragment non ramifié d'une branche de troisième ou de quatrième ordre conservé sur une longueur de 9,5 cm, et présentant un diamètre régulier de 7,5 mm. Sur plusieurs courtes portions, l'axe est imprégné d'hydroxide de fer sur toute sa largeur et

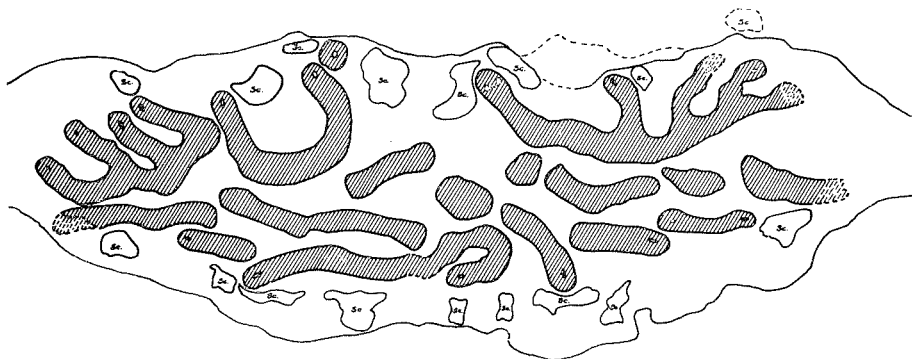


FIG. 140. — (D'après S. LECLERCQ et H. J. SCHWEITZER, 1965).

Calamophyton bicephalum Leclercq et Andrews ($\times 20$).

Section transversale d'une branche de troisième ou quatrième ordre (stèles hachurées; tissu fondamental en blanc); sc, nodules de sclérenchyme.

montre une costulation longitudinale. La surface de l'empreinte est couverte de petites punctuations (nodules de sclérenchyme). De place en place, le diamètre de l'axe est parcouru partiellement ou totalement par des lignes transversales. Celles-ci représentent les

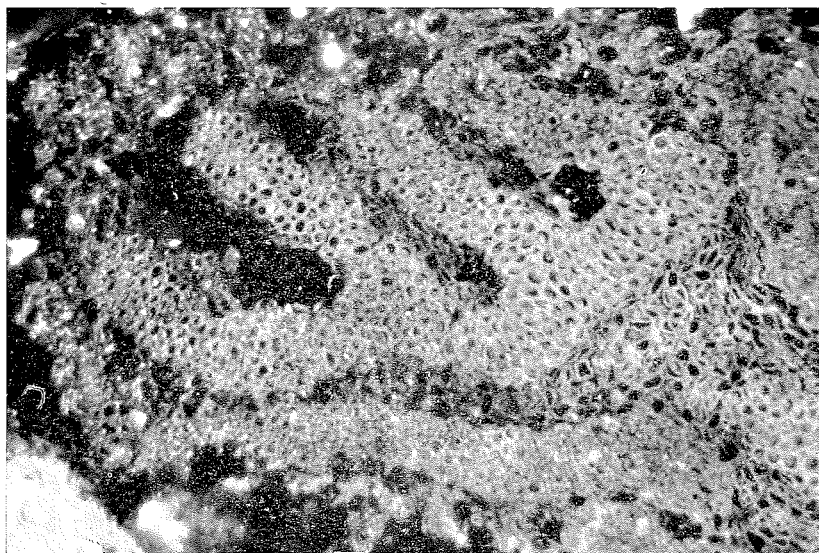


FIG. 141. — (Original). *Calamophyton bicephalum* Leclercq et Andrews ($\times 80$).

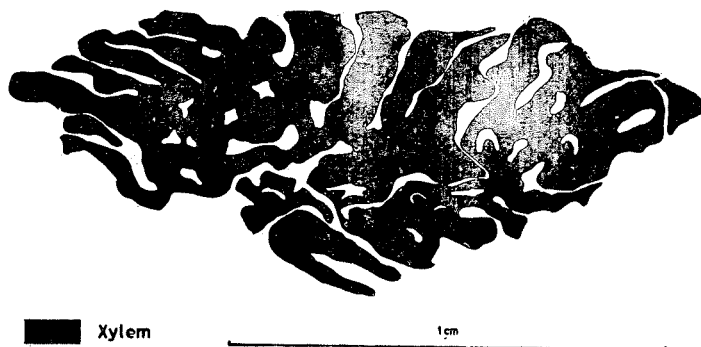
Détail d'une stèle à quatre bras.

« articulations » considérées généralement comme un caractère particulier de certains axes du *Calamophyton*. Ces « articulations » sont en fait dues à des fentes de retraits post-mortem, comme le démontrent les fentes étroites auxquelles elles correspondent sur les portions minéralisés et sur lesquelles elles rompent momentanément la continuité de la structure sans modifier celle-ci.

L'empreinte porte des appendices latéraux. Le plus long, après dégagement, a révélé une ramification dans un plan vertical donnant naissance à deux segments de même valeur, directement superposés. Ce mode de ramification est caractéristique des organes

FIG. 142. — (D'après S. LECLERCQ et SCHWEITZER, 1965). *Calamophyton primaevum* Kräusel et Weyland.

Tige. Coupe transversale.



latéraux : « feuilles » et « sporangiophores » du *Calamophyton bicephalum* (Leclercq et Andrews 1960).

La structure anatomique révèle en section transversale une polystélie complexe fig. 142. Elle consiste en 14 à 16 stèles libres de dimensions et de formes variées : ovales, droites, légèrement courbes, et en forme d'U de W ouverts vers la périphérie. Le nombre de



FIG. 143.



FIG. 144.

FIG. 143. — (D'après PATRICIA M. BONAMO, M. Sc., Ph. D., Cornell U., Ithaca, U. S. A., 1965). *Dibolisporites* cf. *gibberosus* var. *major* Richardson 1965.
Spore du *Calamophyton bicephalum*. Leclercq et Andrews ($\times 347$).

FIG. 144. — (D'après PATRICIA M. BONAMO, M. sc., Cornell U., Ithaca, USA, 1965). *Dibolisporites* cf. *gibberosus* var. *major* Richardson (1965) ou *D. echinaceus* Richardson, 1965 ($\times 1190$).

Détail de l'ornementation de la spore.

bras est de 19; il est donc plus élevé que celui des stèles. Toutes les stèles sont de formation primaire. Les stèles centrales ne possèdent pas de protoxylème, mais les bras marginaux présentent soit un pointement de protoxylème, soit une petite boucle périphérique, l'un et l'autre en position mésarche. La stèle de cette figure montre les éléments du protoxylème inégalement développés dans ses quatre bras. Le premier bras à gauche, qui est

le dernier à s'être formé, a un protoxylème à peine identifiable, constitué de quelques trachéides seulement; le second bras possède un pointement nettement mieux développé; une étroite boucle périphérique, étirée radialement est en voie de formation dans le troisième bras; le quatrième bras présente une petite boucle périphérique nettement délimitée, dont les éléments parenchymateux centraux sont détruits. Une trace foliaire libre est observée auprès du bras droit et extérieur à lui, de la stèle en forme d'U. Il est circulaire et possède un pointement central de protoxylème partiellement détruit.

Un abondant tissu fondamental entoure étroitement les stèles fig. 54 et fig. 55. Il est exclusivement formé de grandes cellules parenchymateuses à parois épaisses, sans formation de sclérenchyme. Les tissus corticaux sont peu développés. Ils consistent en une zone interne contenant de petits massifs scléreux et en une étroite zone externe charbonneuse. A travers celle-ci, font saillie les petits massifs sclérenchymateux de la zone sous-jacente qui sont séparés tangentiellement les uns des autres.

Voyons les informations livrées par le matériel de Rhénanie.

Elles concernent le *Calamophyton primaevum* Kräusel et Weyland, 1926.

ESPÈCE-TYPE : *Calamophyton primaevum* Kräusel et Weyland, 1926.

Calamophyton primaevum Kräusel et Weyland, 1926, Abh. Senckenb. Naturforschges, 40 (2) : 115 (fig.-texte 9-14); pl. 10 (fig. 2-11); Pl. 11 (fig. 1 à 7); Pl. 12 (fig. 1-3; pl. 15 (fig. 1); (fig.-texte 23-27). — 1929, pl. 3 (fig. 10); pl. 5 (fig. 7-10); pl. 6 (fig. 4-5); pl. 7, pl. 8 (fig. 1-2).

Parmi le matériel récolté à Lindlar plusieurs tiges de jeunes plantes ont été trouvées avec base et racines en connexion. L'une d'elles montrerait, en connexion organique, un organe latéral caractéristique du *Calamophyton primaevum* Kr. et Weyl. Un spécimen de 32 cm de long et 2 cm de diamètre possède une portion centrale minéralisée. Il porte les portions basales de plusieurs branches de 0,4 mm d'épaisseur, disposées en spirale irrégulière. La portion minéralisée de l'axe, bien que n'ayant pas conservé de structure cellulaire, laisse apparaître, en section transversale, le contour grossier d'une masse dominante considérablement disséquée, d'origine vraisemblablement ligneuse (portions noires sur la fig. 00). Une disposition rayonnante est nettement apparente qui semble partir d'une zone centrale plus ou moins anastomosée. Une stèle en U est visible au bas de la figure, sa cavité s'oriente vers la périphérie. La masse disséquée pourrait avoir été enveloppée d'un tissu moins résistant et peu abondant, le parenchyme fondamental laissé en blanc sur la figure.

Si défectueuse et incomplète que soit la conservation de cette anatomie, elle paraît bien établir l'existence d'une polystélie, d'une disposition rayonnante de masses ligneuses (?), de la prédominance de celles-ci sur un tissu fondamental et d'une polystélie beaucoup plus compacte que celle observée dans les branches de troisième et quatrième ordre du *Calamophyton bicephalum*, ce qui est admissible, quand il s'agit d'un tronc.

La conclusion qui se dégage des faits observés sur le matériel belge et allemand est que le système vasculaire du genre *Calamophyton* possède un type de polystélie assimilable à celui des Cladoxylacées.

Il convient d'ajouter que les spores du *Calamophyton bicephalum* ont été découvertes aux États-Unis par P. M. Bonamo et H. P. Banks 1966 sur du matériel provenant des grès d'Ashokan du Dévonien moyen inférieur de l'État de New-York.

Spores trilètes à contour (sub) circulaire. Diamètre : 86-166 μ . Marque trilète 1/2 à 1/3 du rayon de la spore. Exine (moins de 1 μ d'épaisseur) portant des épines ou des cônes parfois des *pilae*, granules ou éléments « biform », de 0,5 μ à 4,5 μ . Les spores présentent des affinités étroites avec les « spores dispersae » *Dibolisporites echinaceus* Richardson 1965 et plus particulièrement avec *Dibolisporites* cf. *gibberosus* (Naum.) var. *major* (Kedo) Richardson, 1965. Une diagnose modifiée du genre *Calamophyton* Kräusel et Weyland est donnée dans la note « préliminaire » publiée par Leclercq et Schweitzer 1965 (p. 1394 à 1402, figures texte 1-4).

Remarques : Le *Calamophyton* est le troisième genre à fournir des renseignements sur le port d'un membre de la Classe des Cladoxylopsida. Bien que le type polystélisque de ses axes diffère de celui du *Cladoxylon scoparium* Kräusel et Weyland, et de celui du *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks, il est intéressant de noter que les branches principales chez les trois plantes, présentent un mode de ramification très voisin sinon identique. Reconnu chez *P. nodosus* pour donner une couronne de branches secondaires, il est défini « ramification digitée ou palmée » chez *Cladoxylon scoparium* et *Calamophyton*. La combinaison de ce type de ramification joint à l'anatomie polystélisque, écartent définitivement le genre *Calamophyton* des Sphénophytes.

Cette constatation impose une étude ultérieure particulièrement fouillée du matériel minéralisé de Goé (Belgique) qui, si les interruptions existant entre les portions minéralisées de l'axe permettent de raccorder sans trop de difficultés les différents niveaux de structure, pourrait contribuer à une meilleure compréhension du mode d'émission des traces foliaires et du processus des anastomoses occasionnelles se produisant entre les stèles.

Par ailleurs une ré-estimation de la nature morphologique de ce qui fut jusqu'ici considéré comme « feuilles » et « sporangiophores » est à envisager; ainsi que l'effet du retrait du genre *Calamophyton* sur la valeur taxonomique de l'Ordre des Hyeniales.

D'autre part on peut espérer que le matériel allemand résolve la question du port de la plante.

On s'étonnera que le *Calamophyton* ait été longtemps considéré comme une Proto-Articulée. L'erreur d'interprétation est à mon sens due à quatre facteurs :

1° La mauvaise qualité du matériel récolté.

Prélevé dans un gisement allochtone, il était constitué de restes très fragmentaires, mal conservés d'une plante entièrement nouvelle à une époque (1926-1929) où les techniques de dégagement étaient peu utilisées et la méthode d'inclusion dans du plastique transparent, inconnue.

2° L'interprétation des lignes de retrait comme une structure nodale.

Leclercq et Andrews en 1960 (page 5) n'acceptèrent pas cette manière de voir à propos du *Calamophyton bicephalum*. Ils suggérèrent : « that the transversal bands are preservation artifacts... that they are not correlate with any regularity in the distribution of the lateral appendages, and that there is not adequate reason for comparing them precisely with the characteristics nodal structure of articulate as the *Calamites* and *Equisetum*. »

3° L'absence de dégagement du « sporangiophore » du *C. primaevum*, qui le fit interpréter comme un organe simplement bifurqué en deux segments auxquels pendaient un à deux sporanges à chaque extrémité.

Or, en 1960 (p. 16) Leclercq et Andrews démontraient que :

« the prominent characters of *C. bicephalum* are the three dimensional sterile and fertile appendages » et p. 14 « that a fertile appendage consisted of a basal stalk which divided into an upper and lower segment : each segment bore three short side branches which terminates in a slight bifurcation with a pendulous sporangium attached to each, resulting in a total of twelve sporangia; each of the two main segments terminates in a short dichotomy. »

Ils concluaient p. 14 : « It was quite surprising to find these appendages so complex and it might be supposed that we are dealing with plants that should not be identified with this genus » (*Calamophyton*).

Mais en 1964, au Congrès International de Botanique à Édimbourg, je démontrai l'existence d'une organisation aussi élaborée chez le « sporangiophore » du *C. primaevum*.

4° Il manquait un chaînon, celui de l'anatomie pour y voir clair.

Chez *Calamophyton primaevum* l'anatomie fut observée sur une très petite portion conservée d'une section transversale.

La siphonostèle triangulaire ouverte à un de ses angles représentée par Kräusel et Weyland, 1926, texte-fig. 28, p. 139 et planche 12, fig. 3, pourrait, à mon avis, représenter une stèle recourbée, restée en connexion normale avec le parenchyme fondamental qui l'enveloppe extérieurement et la tapisse intérieurement.

GENRE *XENOCLADIA* ARNOLD C. A., 1940

Genre basé sur de menus fragments d'axes trouvés dans les Tully pyrites du Dévonien moyen de l'État de New-York et redécrit en 1952 d'après un spécimen mieux conservé.

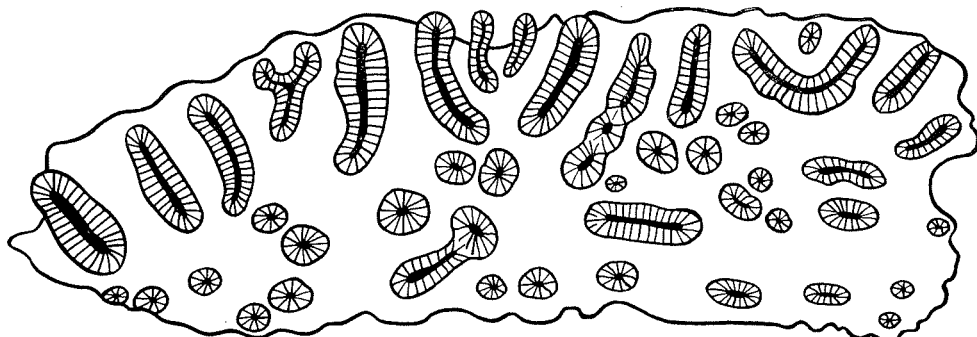


FIG. 145. — (D'après C. A. ARNOLD, 1952). *Xenocladia medullosina* Arnold, 1952 ($\times 2$).
Section transversale.

ESPÈCE-TYPE : *Xenocladia medullosina* Arnold (fig. 145 à 147).

Dévonien moyen du Hamilton group; Tully pyrite et Ludlowville beds de l'Erie County, État de New-York, U. S. A.

Xenocladia medullosina Arnold, 1940, p. 61-62 (fig. 4 à 7) et 1952, p. 297-306, pl. I (fig. 1 et 2); pl. II (fig. 1 à 4).

Dimensions de l'axe : 10 cm de longueur, présentant une portion avec structure con-

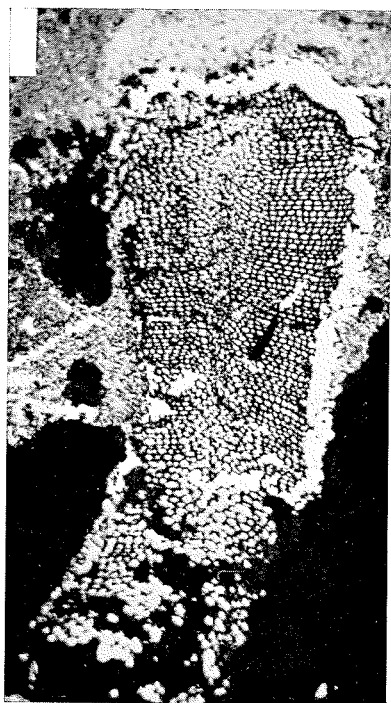


FIG. 146.



FIG. 147.

FIG. 146. — (D'après C. A. ARNOLD, 1952). *Xenocladia medullosina* Arnold, 1952 ($\times 33$).

Stèle périphérique avec bois primaire et bois secondaire.

FIG. 147. — (D'après C. A. ARNOLD, 1940). *Xenocladia medullosina* Arnold ($\times 20$).

Stèle centrale.

servée de 1 cm d'épaisseur et 5 cm de largeur. La courbure externe de l'axe laisse supposer un diamètre de ± 10 cm.

Section transversale : stèles nombreuses et de deux types : stèles périphériques et stèles centrales. Stèles périphériques allongées radialement de 7 à 15 mm de longueur, pour la plupart parallèles entre elles, rarement anastomosées et présentant des formes en U, L, Y (fig. 145, 146). Certaines stèles montrent des étranglements dans leur portion proximale.

Stèles centrales circulaires ovales ou allongées, atteignant ± 1 mm de diamètre (fig. 147). Bois I très peu développé et sans parenchyme; le nombre des plages à protoxylème paraît varier suivant la dimension des faisceaux; les plus petits de ceux-ci en possèdent une seule. Bois II compact, bien développé, entourant le bois I complètement et de manière égale, constitué de files radiales de trachéides, sans rayons parenchymateux apparents. Trachéides du type réticulé et aréolé avec ponctuations sur un ou deux rangs et dans ce cas, alternantes. Zone libérienne étroite entourant chaque stèle. Pas de tissus corticaux préservés, pas de sclérenchyme observé. Tissu fondamental central parenchymateux.

Remarques : *Xenocladia* semble présenter quelque affinité avec le genre *Pietzschia* par la présence des deux types de stèles et la position en anneau périphérique des grandes stèles. Il se différencie des deux espèces *P. schulleri* et *P. polyupsilon* par le développement important du bois secondaire qui entoure complètement un bois primaire insignifiant, et aussi par l'absence de pointements de protoxylème.

II. — GENRE DE CLADOXYLOPSIDA

INCERTAE SEDIS

Nous plaçons ici le genre *Polyxylon* Read et Campbell, 1939 qui est à rapprocher des Cladoxylopsida.

GENRE *POLYXYLON* READ ET CAMPBELL, 1939

Dévonien supérieur des New Albany shales, U. S. A..

ESPÈCE-TYPE : ***Polyxylon elegans*** Read et Campbell (*fig. 148, 149*).

Polyxylon elegans Read C. B. et Campbell G., 1939, p. 442, pl. II (fig. 1 et 5).

Diamètre de l'axe : 5 à 8 mm.

Section transversale : nombre de stèles : quatre. Elles présentent une forme en U ou en W ouvert extérieurement, avec chaque extrémité bilobée (fig. 62 et 63). Elles sont exclu-

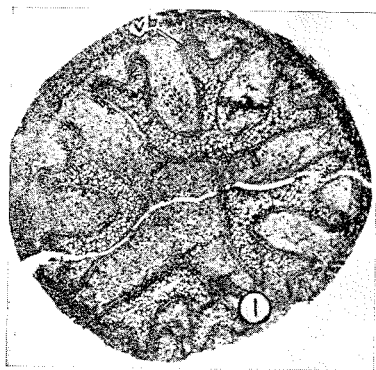


FIG. 148.

FIG. 148. — (D'après READ et CAMPBELL, 1939).
Polyxylon elegans Read et Campbell, 1939
(× 5).

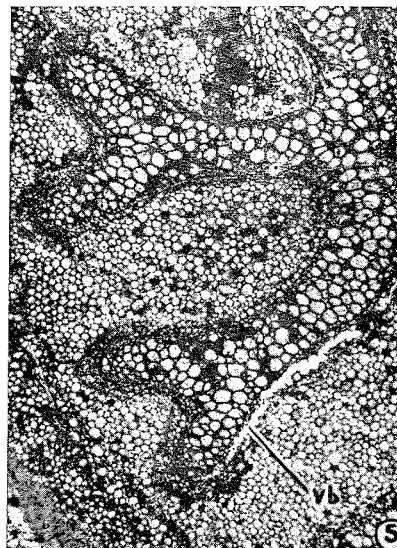


FIG. 149.

FIG. 149. — (D'après READ et CAMPBELL, 1939).
Polyxylon elegans Read et Campbell, 1939
(× 20).

sivement formées de métaxylème avec trachéides scalariformes. Pas de boucle périphérique. Un tissu délicat de 2 à 3 cellules d'épaisseur tapisse les stèles sur tout leur pourtour; il pourrait représenter du liber, limité par un endoderme (?); dans ce cas les stèles seraient amphiphloïques. Tissu fondamental bien développé, formé de cellules parenchymateuses à grande lumière. Pas de tissus corticaux conservés. Pas de sclérénchyme observé. Symétrie bilatérale.

Remarques : Read et Campbell rangent le *P. elegans* dans la classe des Psilophytopsida et la famille des Asteroxylaceae. Nous croyons intéressant de citer ce genre en fin de chapitre des Cladoxylopsida parce qu'il présente un certain nombre de caractères de cette classe. En effet, le système vasculaire du *Polyxylon* est nettement polystélisque; les stèles sont disposées en périphérie et elles présentent une forme en U ou en W. Cet ensemble de caractères, joint à une symétrie bilatérale, confèrent à ce genre une certaine ressemblance avec *Arctopodium insigne* Unger, dont il se différencie cependant par l'absence de boucle périphérique. On ignore encore le mode suivant lequel se font chez *Polyxylon* les émissions foliaires et même s'il s'en produit. Or ce caractère pourrait détenir la clé de ses affinités réelles. Dès lors il convient d'attendre la récolte de nouveaux matériaux avant de se prononcer.

DISCUSSION GÉNÉRALE

TABLEAU DES GENRES ET ESPÈCES DE CLADOXYLACEAE

Le nombre des genres et des espèces de Cladoxylaceae consignés dans le tableau ci-après indique que l'on est en présence de jalons déjà nombreux mais encore dispersés de ce qui fut en réalité une classe étendue et variée de plantes paléozoïques.

CLASSE	ORDRE	FAMILLE	GENRES	ESPÈCES	STRATIGR.
CLADOXY- LOPSIDA	CLADOXY- LALES	CLADOXY- LACEAE	<i>Cladoxylon</i>	<i>C. mirabile</i> Unger <i>C. taeniatum</i> Unger <i>C. dubium</i> Unger <i>C. radiatum</i> Unger <i>C. solmsi</i> P. Bertrand <i>C. kidstoni</i> de Solms-Laubach <i>C. dawsoni</i> Read <i>C. sp.</i> Read et Campbell <i>C. sp.</i> (<i>C. dichotomum</i>) Hueber <i>C. scoparium</i> Kräusel et Weyland	C. I. C. I. C. I. C. I. C. I. C. I. D. S. D. S. D. S. D. S. D. M.
			<i>Hierogramma</i>	<i>H. mysticum</i> Unger <i>H. jeffreyi</i> Read	C. I. D. S.
			<i>Syncardia</i>	<i>S. pusilla</i> Unger	C. I.
			<i>Arctopodium</i>	<i>A. insigne</i> Unger	C. I.
			<i>Voelkelia</i>	<i>V. refracta</i> de Solms-Laubach	C. I.
			<i>Steloxylon</i>	<i>S. ludwigii</i> (Göppert-Stenzel) de Solms L. <i>S. irvingense</i> Read et Campbell <i>S. sanctae-crucis</i> Read et Campbell <i>S. sp.</i> Read et Campbell	PERM.? D. S. D. S. D. S.
			<i>Pietzschia</i>	<i>P. schüllerii</i> Gothan <i>P. polyupsilon</i> Read et Campbell	D. S. D. S.
			<i>Pseudosporochneus</i>	<i>P. verticillatus</i> (Krejci) Obrhel <i>P. nodosus</i> Leclercq et Banks <i>P. chlupaci</i> Obrhel <i>P. sp.</i> Hueber	D. M. D. M. D. M. D. S.
			<i>Calamophyton</i>	<i>C. primaevum</i> Kr. et W. (= <i>C. bicephalum</i> Lecl. et And.)	D. M.
			<i>Xenocladia</i>	<i>X. medullosina</i> Arnold	D. M.
			<i>Polyxylon</i>	<i>P. elegans</i> Read et Campbell	D. S.

Abréviations : C. I. = Carbonifère Inférieur.
D. S. = Dévonien Supérieur.
D. M. = Dévonien Moyen.

Le tableau ci-dessus témoigne de l'accroissement des connaissances. Celles-ci ont été acquises en deux temps, d'abord grâce aux recherches faites sur les Cladoxylaceae du Carbonifère inférieur, puis, sur celles du Dévonien supérieur et moyen.

La série ininterrompue des Cladoxylaceae ainsi échelonnée sur une succession d'horizons stratigraphiques du Paléozoïque démontre la vigueur du phylum, la permanence de ses caractères cependant très particuliers, ainsi que le haut degré de différenciation qu'il avait atteint dès le Couvinien. Cependant beaucoup de lacunes restent à combler et une ignorance complète plane sur des points essentiels. On peut citer :

- a) la nature « polystéliale » des axes,
- b) la signification du bois secondaire,
- c) le mécanisme de différenciation de la boucle périphérique,
- d) la fructification et son degré de différenciation,
- e) le rapport organique entre *Cladoxylon* et des structures telles que *Hierogramma*, *Syncardia*, *Arctopodium*,
- f) le port des Cladoxylaceae,
- g) les affinités et l'origine des Cladoxylaceae.

a) *La polystélie.*

On peut se demander si la polystélie des Cladoxylaceae n'est pas plus apparente que réelle. Elle n'est pas d'origine foliaire puisque les émissions se font par simple étranglement de la boucle périphérique et sans ouverture de celle-ci; il n'y a donc pas de brèche foliaire.

D'autre part, quelques formes, *C. dawsoni*, *C. radiatum*, le tronc présumé *Calamophyton* semblent garder au centre de leur système vasculaire une sorte de cordon ligneux, parfois fort mince, mais indivis, duquel paraissent rayonner des bras plus ou moins longs nombreux et robustes.

De tels ensembles équivalent presque à un cylindre ligneux incisé par de profondes cannelures. Harris à propos du *Schizopodium* (1929, p. 406) (fig. 152) et Arnold au sujet du *Xenocladia* (1952, p. 304) remarquent qu'il n'y a pas de raison fondamentale pour rejeter l'hypothèse d'une origine monostéliale pour les Cladoxylaceae. On pourrait concevoir pour celles-ci une série évolutive au départ d'une stèle lobée chez laquelle le creusement progressif des sinus entre les lobes aurait abouti à la séparation partielle ou totale, momentanée ou permanente des lobes marginaux (= bras = lames = « stèles »).

Si l'évolution du système vasculaire des Cladoxylaceae s'est produite de cette manière, il semble que l'on commette un abus en extrapolant la notion de polystélie au complexe ligneux des axes de la Classe.

Il convient ici de rappeler le comportement du système vasculaire du *Cladoxylon scoparium* Kr. et Weyl. chez lequel le nombre des bras augmente rapidement ainsi que l'intensité des anastomoses dans les axes à diamètre croissant alors même que les observations faites le sont sur des axes relativement jeunes et minces n'excédant pas 5 mm de large. Kräusel et Weyland se sont posé la question de savoir comment dans les axes nettement plus âgés, donc plus larges, pourrait se présenter le système vasculaire. Ils font à ce sujet deux suggestions (1926, p. 147). L'accroissement en diamètre pourrait être assuré par le développement additionnel de bois secondaire ou bien s'élaborer à la manière de ce qui se produit chez les Monocotylédones, c'est-à-dire simplement par la formation et la séparation de nouvelles divisions de stèles.

Précisément deux Cladoxylaceae semblent illustrer les deux tendances. Le tronc que Schweitzer attribue au *Calamophyton primaevum* Kräusel et Weyland, présente une polystélie à stèles puissantes rayonnant irrégulièrement d'une zone centrale plus ou moins compacte, dont le développement domine nettement celui du tissu fondamental. Il paraît peu probable que des bras ligneux de cette importance soient constitués exclusivement de métaxylème et ne comportent pas de formation relativement substantielle de bois secondaire.

Par contre, chez *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks, les observations de la structure du système vasculaire à la base des branches de premier ordre, laissent entrevoir

l'existence, dans la partie bulbeuse de la branche et, par extension, dans le tronc, d'une structure charnue. Celle-ci consisterait en un grand nombre de cordons ligneux indépendants de formation primaire, plongés dans un tissu fondamental parenchymateux et dominant. Ces exemples révèlent la grande diversité, voire les contrastes qui peuvent exister dans la classe, difficile à interpréter des Cladoxylopsida. Ils incitent à la prudence quant à l'opportunité de discuter la nature de la polystylie sur la base du matériel hétérogène dont on dispose actuellement.

b) *Le bois secondaire.*

Parmi les Cladoxylaceae, plusieurs espèces, tant dévoniennes que carbonifères, possèdent soit un bois exclusivement formé de métaxylème, soit un métaxylème entouré partiellement ou complètement de files radiales de trachéides. Celles-ci présentent l'apparence du bois secondaire et la plupart des auteurs le désignent comme tel. Certains paléobotanistes s'élèvent contre cette appellation parce que dans la plupart des cas, la preuve de la présence d'un cambium n'a pas été faite, non que l'état de conservation de ce tissu délicat ait été défectueux, mais parce que les files radiales de ce « bois » extérieur se sont montrées en parfaite continuité organique avec les cellules du métaxylème (fig. 67).

A propos du *Schizopodium*, Harris (1929, p. 404) signale qu'il est abusif d'appliquer à ce tissu le terme « secondaire » parce qu'en dépit de sa *ressemblance structurale* avec un bois secondaire, il ressemble par sa *formation* à un bois primaire. De plus, par cette appellation confuse, on crée une distinction artificielle entre ce bois extérieur et le bois primaire des autres Ptéridophytes.

Pour Walton (1953, p. 94), la disposition radiale des cellules dans un tissu n'implique pas nécessairement une formation secondaire aux dépens d'un cambium... elle peut être due à une division tangentielle générale dans le méristème avant même que le protoxylème soit lignifié.

Arnold (1952, p. 305-306) est prêt à accepter l'idée que le cambium a pu avoir pour origine des plages résiduelles de méristème qui continuèrent à fonctionner alors que les tissus joignants avaient entièrement atteint leur différenciation. Toutefois, pour Arnold, cette phase de transition était achevée et dépassée dans le cas des *Xenocladia* et des *Cladoxylon*. Cependant, l'auteur américain n'a trouvé ni cambium ni rayons médullaires dans la formation massive de « bois secondaire » ou « bois extérieur » qui caractérise les stèles de *Xenocladia* bien que ce tissu soit formé de trachéides à ponctuations aréolées disposées sur un ou deux rangs.

c) *La boucle périphérique.*

L'existence d'une boucle périphérique figure parmi les caractères généraux des Cladoxylaceae. Cependant quelques genres et espèces n'en possèdent pas ou paraissent en être dépourvus. En lieu et place de la boucle périphérique se trouve chez ces formes un

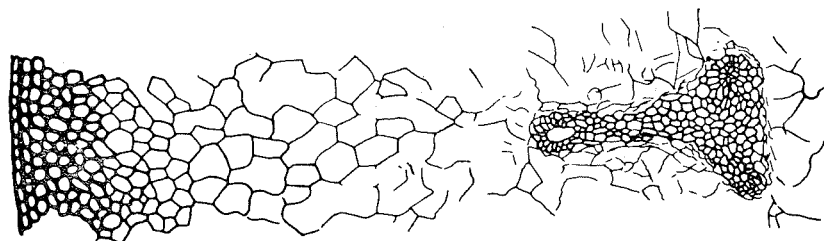
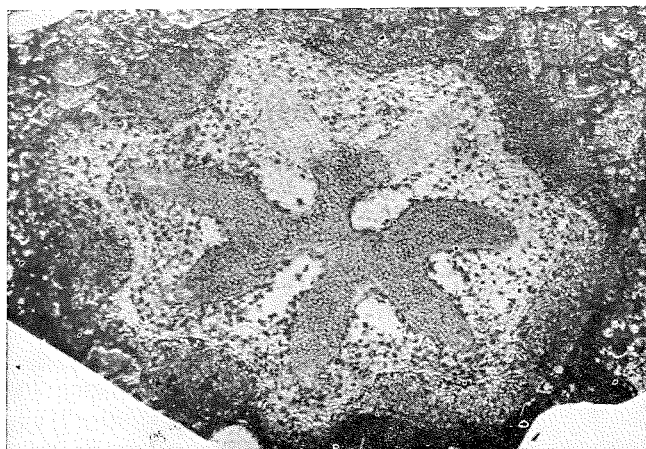
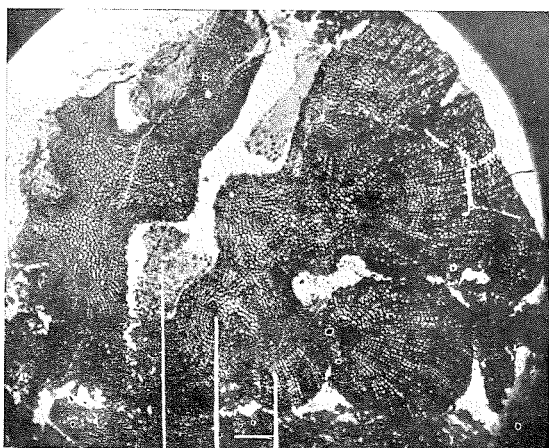


FIG 150. — *Reimannia aldenense* ARNOLD 1935. Coupe transversale ($\times 25$).

FIG. 151. — *Arachnoxydon kopfi*
Read, 1938.
Coupe transversale ($\times 1$).



A



B

FIG. 152. — *Schizopodium davidi*
Harris, 1929.
A, Stèles désintégrées en portions séparées
 $\times 6$.
B, Coupe transversale ($\times 10$).

groupe de protoxylème. Nous pensons que cette différence est d'importance secondaire lorsque les autres caractères de la famille existent.

Une boucle périphérique représente un groupe de protoxylème différencié dont le nombre des éléments trachéens s'est accru par leur disposition autour d'une plage intérieure formée d'un parenchyme délicat. Originairement, il est possible que la formation de quelques cellules parenchymateuses au milieu du protoxylème ait été intermittente et ne se soit produite qu'en relation avec une émission foliaire et durant un temps limité de cette phase.

Une Fougère du Dévonien Moyen, le *Reimannia aldenense* Arnold (1935, p. 6, text.-fig. 1) montre, elle aussi, la coexistence d'une boucle périphérique et de deux groupes de protoxylème dans une section transversale de sa stèle triangulaire (fig. 150). Le bras le plus long, celui qui précisément paraît prêt à émettre une trace foliaire, présente une boucle périphérique allongée radialement; par contre les deux autres bras, inégalement plus courts possèdent chacun un groupe de protoxylème constitué exclusivement de trachéides. Le développement différent des deux groupes de protoxylème est la conséquence du mode spiralé des émissions.

Le *Calamophyton bicephalum* Leclercq et Andrews révèle un processus différent. Ici, la formation d'une boucle périphérique n'est pas en relation, du moins immédiate, avec l'émission d'une trace foliaire. Sur une stèle en W constituée de quatre bras inégalement développés, les éléments du protoxylème apparaissent sur chacun d'eux à un stade différent et progressif. Le bras le plus jeune formé possède un pointement de protoxylème réduit, à peine marqué. Par contre, une petite boucle périphérique nettement individualisée, s'étire radialement sur le bras le plus anciennement formé, c'est-à-dire ayant déjà atteint son plein développement. Ici, l'individualisation de la boucle périphérique est fonction de la « maturité » de la stèle.

d) La fructification.

Aucune Cladoxylaceae du Carbonifère Inférieur ni du Dévonien Supérieur n'a apporté jusqu'ici d'information sur son type propre de fructification. Les spécimens sur lesquels les sporanges ont été observés proviennent du Dévonien moyen, ce sont : *Cladoxylon scoparium*, *Pseudosporochnus nodosus*, *P. verticillatus* et *Calamophyton primaevum*. Ces plantes possèdent un système fructifère, très proche encore de la morphologie de leurs feuilles végétatives, parfois même homologue.

Toutefois la fructification du *Cladoxylon scoparium* et du *Calamophyton primaevum* diffère beaucoup de celles des *Pseudosporochnus*. En effet Kräusel et Weyland (1926, p. 144) décrivent les petits sporanges (0,5 mm) de *C. scoparium* logés dans une dépression du limbe, à l'extrémité distale des segments simples ou bifurqués, étalés en éventail et dans un plan. Feuilles végétatives et feuilles fertiles sont fixées directement sur les axes.

Hirmer (1927, p. 482-488) donne de cette fructification une interprétation différente. Selon lui le système fructifère consiste en un ensemble de petits rameaux, plusieurs fois divisés approximativement dans un plan, portant chacun un sporange terminal. Hirmer remarque en outre qu'il est possible que la fructification chez des formes plus jeunes (plus récentes dans le temps) ait développé une véritable fronde spécialisée corrélativement à un développement plus important des axes et à une différenciation anatomique plus accusée entre axes principaux et axes secondaires.

Le *Calamophyton primaevum* et *C. bicephalum* illustrent assez bien la prédiction de Hirmer dans le sens du développement d'une fronde fertile spécialisée et d'une différenciation anatomique plus accusée entre tiges et axes secondaires.

Le *Pseudosporochnus nodosus* contemporain du *C. scoparium* et du *Calamophyton* paraît plus progressif que ceux-ci puisqu'il porte ses paires de sporanges dressés sur de petites pennes à symétrie bilatérale. Par ailleurs, *P. nodosus* possède des sporanges sessiles de

2 à 3 mm sur 850 μ et *P. verticillatus* des sporanges pédicellés et petits, de 1,2 mm sur 350 μ . Cet écart entre les dimensions et le mode de fixation des sporanges chez deux espèces très proches par leur morphologie externe est-il l'expression d'une diversité d'espèces ou d'une sexualité différente chez une même espèce? En d'autres termes, sommes-nous en présence de deux plantes différentes, chacune homosporée, ou d'une plante hétérosporee et dioïque dont *P. verticillatus* représenterait le pied mâle et *P. nodosus* le pied femelle?

La palynologie nous renseigne sur la diversité et la complexité atteintes par les spores dès le Dévonien inférieur.

Allen (1965) a trouvé au Spitzberg, dans des sédiments continentaux équivalents du Siegenien et de l'Emsien, des représentants de la plupart des nombreux genres caractéristiques du Dévonien. On trouve ceux-ci en abondance et sur une très vaste aire de dispersion, dès le Dévonien moyen, Lang 1925; Leclercq 1960; Richardson 1960, 1962, 1965; Streel 1964 et de nombreux auteurs russes : Naumova 1953; Kedo 1955, etc.

Dès lors il faut espérer que des macérations répétées de sporanges des deux espèces parviennent un jour à livrer les spores, qui probablement sont déjà connues à l'état de « *spora dispersa* ». La connaissance ultérieure de l'anatomie du *P. verticillatus* contribuerait elle aussi à clarifier le problème. Il nous paraît prématuré d'attribuer à l'ensemble des Cladoxylopsida le caractère d'homosporie présumé actuellement chez 2 espèces seulement de la classe, ainsi que le suggère R. Hueber dans sa thèse (1960 p. 73).

e) *Cladoxylon*, *Hierogramma*, *Arctopodium*, *Syncardia*.

Dans les Remarques sur les Cladoxylaceae du Carbonifère Inférieur (page 121), nous avons signalé l'imperfection de nos connaissances sur le mode de ramification des stipes de *Cladoxylon* et sur le rapport de ceux-ci avec des structures telles que *Hierogramma*, *Arctopodium* et *Syncardia* cependant trouvées côte à côte à Saalfeld en Thuringe.

Nous croyons utile d'attirer à nouveau l'attention sur le fait que la même association a été aussi retrouvée au Dévonien Supérieur dans un gisement du Kentucky (Read, 1936) entre un *Cladoxylon* sp. Read et *Hierogramma jeffreyi* Read.

L'association répétée de stipes de Cladoxylaceae avec ces structures particulières à symétrie bilatérale s'est donc reproduite à des époques géologiques différentes et à de grandes distances géographiques. Elle apporte un argument de poids en faveur de la parenté de ces organes qui paraissent de plus en plus représenter des membres détachés des mêmes plantes.

f) Le port des Cladoxylaceae.

On ne possède encore aucune information sur la morphologie externe des Cladoxylaceae du Carbonifère inférieur et fort peu sur celle du Dévonien supérieur. Par contre, on est assez bien renseigné sur le port de quelques formes du Dévonien moyen.

Potonié et Bernard ont décrit en 1904 un axe de *Pseudosporochnus verticillatus* (Krejci) Obrhel, de deux mètres de long qui, par son sommet ramifié de manière digitée et par la forme bulbeuse de sa base, paraît avoir appartenu à une branche de premier ordre. Si cette interprétation est exacte, une branche de telle dimension suppose un tronc puissant, capable de la soutenir, ainsi que d'autres axes de même valeur. D'autre part, à son apex, il est probable qu'une telle branche développait une ramification proportionnée de rameaux d'ordres secondaire et tertiaire, ainsi que cela s'observe chez *P. nodosus*. Potonié et Bernard ont d'ailleurs figuré des branches de second ordre dépassant 30 cm de long chez *P. verticillatus*. Un tel ensemble de ramifications présuppose chez cette plante un port arborescent, atteignant pour le moins trois à quatre mètres de hauteur.

De même parmi le matériel rapporté au *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks;

il existe des fragments d'axes principaux de 5 à 8 cm de large et 25 cm de long, interprétés comme des portions de tronc. Des portions de branches de 1^{er} ordre de plus de 33,5 cm de long ainsi que des branches de second ordre dépassant 32 cm de long et des racines de 16 cm de long ont été décrites. Il apparaît donc que dans le cas du *P. nodosus* on est également habilité à envisager un port arborescent de 2 à 3 mètres.

Par ailleurs, l'unique exemplaire de *Cladoxylon scoparium* Kräusel et Weyland mesure ± 24 cm de haut (mensuration prise sur la figure originale. Le spécimen consiste en deux ensembles d'axes à ramification digitée, qui sur cette photographie (Pl. 13, fig. 1) ne se réunissent pas à la base comme l'ont représenté les auteurs dans leur reconstitution Pl. 17. Si bien qu'il est possible d'interpréter le spécimen de Rhénanie soit comme représentatif d'une partie seulement d'une large frondaison, soit comme l'axe principal d'une plante herbacée.

D'autre part, le spécimen minéralisé du *Calamophyton primaevum* récolté à Lindlar mesure 32 cm de long et 2 cm de diamètre.

Il convient également de signaler le *Cladoxylon* sp. (*C. dichotomum*) du Dévonien supérieur décrit par Hueber (1960). Ce spécimen mesure 58,9 cm de long sur 1,35 cm de large. Il représente une branche robuste dont on peut inférer que la plante-mère était vigoureuse. Bien qu'aucun rameau n'ait laissé de trace visible sur la surface externe de l'empreinte, la structure anatomique a révélé leur existence grâce aux émissions vasculaires observées sur les sections transversales.

Ainsi donc au Givétien inférieur, les Cladoxylopsida avaient acquis le port arborescent arbustif et herbacé (?), différentes variantes de polystélie et au moins trois types de fructifications. Ces faits témoignent de l'existence d'une longue série évolutive élaborée dans le temps bien avant d'aboutir à ces hauts degrés de différenciations morphologiques. Il présuppose aussi des ports variés répondant à la variété des structures anatomiques découvertes dans le Dévonien Supérieur et le Carbonifère Inférieur.

g) Affinités et origine des Cladoxylaceae.

Les Cladoxylaceae ont été rapprochées des Ptéridospermées par D. H. Scott (1923) et plus récemment par Pichi-Sermolli (1959). Cependant beaucoup de caractères séparent les deux groupes; ils sont, du côté des Cladoxylaceae :

- 1° l'orientation radiale des stèles,
- 2° la possession d'une boucle périphérique,
- 3° l'absence totale ou la présence limitée de rayons médullaires dans le « bois secondaire »,
- 4° l'intervention de plusieurs stèles lors de la constitution d'une émission foliaire,
- 5° le petit nombre des faisceaux qui constituent celle-ci,
- 6° la tendance de ces faisceaux à se fusionner en lame(s) ligneuse(s),
- 7° le type ptéridophyte de la fructification tel qu'il apparaît chez les quatre espèces où il est connu.

Emberger (1944) voit des analogies entre les Cladoxylaceae et les Equisetacées.

Harris (1929) et Arnold (1952) considèrent les Cladoxylales comme issues des Psilophytales.

Les Cladoxylaceae peuvent-elles être incluses dans les Filicopsida? Paul Bertrand (1935) considère les Cladoxylaceae comme un groupe de Fougères primitives dont les affinités s'orientent vers les Zygopterideae.

Walton (1953) classe les « Cladoxyloideae » parmi les Coenopteridineae.

Il existe donc des difficultés réelles à discerner les réelles affinités.

Les jalons connus depuis le Couvinien jusqu'au Carbonifère inférieur représentent une série complète mais cohérente d'un faisceau de lignées. Celles-ci, dans l'état imparfait de nos connaissances actuelles, témoignent cependant de plus de ressemblance entre elles

qu'avec aucun autre groupe connu et constituent une unité valable pouvant faire l'objet d'une classe indépendante : les Cladoxylopsida (Pichi-Sermolli, 1959). A propos de la polystélie de Cladoxylaceae (p. 169), nous avons mentionné qu'une origine monostélique pouvait être envisagée aux dépens d'une stèle lobée. Or ce type de stèle est fréquemment découvert dans le Dévonien Moyen et est attribué à des Fougères de type primitif. Parmi celles-ci, les Iridopteridineae méritent particulièrement de retenir l'attention. Elles représentent un sous-ordre des Coenopteridales, créé par Arnold (1940) pour deux types de structures stéliques. Elles sont définies comme suit :

tiges protostéliques avec bois symétriquement et profondément cannelé, protoxylème mésarche; plage parenchymateuse (une ou plusieurs) entourée de protoxylème (= boucle périphérique) et située près de l'extrémité distale des bras de la stèle; traces foliaires, pas toujours visibles, mais lorsqu'elles le sont, simples et disposées en spirale.

On conviendra que plusieurs de ces caractères existent chez les Cladoxylaceae.

Arnold divise les Iridopteridineae en deux familles : les Arachnoxylaceae avec le genre *Arachnoxylon* fig. 151 et les *Iridopteridineae* avec les genres *Iridopteris* et *Reimannia* (celui-ci déjà cité page 170 à propos de nos remarques sur la boucle périphérique). Arnold considère les Iridopteridineae comme intermédiaires entre les Fougères et les Psilophytales, et souligne ses affinités avec les Fougères telles que les Zygopteridaceae et le genre *Cladoxylon*.

Par ailleurs le genre *Schizopodium* créé par Harris (1929), pour un ensemble de 25 axes inclus dans un chert du Dévonien moyen d'Australie, présente aussi une stèle en étoile massive entière ou désintégrée en portions séparées les unes des autres par du parenchyme fig. 152. Dans les axes d'un certain diamètre les bras de la stèle, sont élargis à leur extrémité distale, et présentent un ou deux pôles mésarches ainsi qu'une formation de files radiales de trachéides qui coiffe la portion apicale des bras. Mais ce tissu ne représente pas une vraie formation secondaire parce qu'il n'est pas le produit de l'activité d'un cambium, fig. 152.

Le genre *Schizopodium* présente deux caractères qui font défaut aux Iridopteridineae : une désintégration de la stèle en portions libres et une formation en files radiales de trachéides sans rayons médullaires; ce qui par ailleurs le rapproche des Cladoxylaceae. Mais ce dernier tissu ne se développe pas autour des portions ligneuses libérées, il reste en position apicale et de plus, le *Schizopodium* ne montre pas de boucle périphérique ni d'émissions foliaires sur les six cm de longueur des axes observés. Harris suggère que ces 25 axes presque parallèles entre eux, représentaient la base touffue d'une plante dressée.

On voit par ces exemples que les Cladoxylaceae paraissent se rapprocher des Fougères plus que d'aucun autre groupe connu. Toutefois, ni les Iridopteridineae ni le *Schizopodium* ne peuvent être considérés comme des parents proches des Cladoxylaceae, en dépit de certains caractères qu'ils partagent avec elles. Ils sont d'ailleurs contemporains du *Cladoxylon scoparium*, du *Pseudosporochnus nodosus* et du *Calamophyton primaevum* qui les dépassent de beaucoup en complexité structurale. Peut-être représentent-ils des formes intermédiaires entre les Psilophytales et les Fougères comme le pensent Arnold et Harris, à moins qu'ils n'appartiennent à une lignée latérale des Cladoxylopsida, détachée très tôt du phylum qui aurait évolué lentement et maintenu une certaine permanence de caractères ancestraux. Pour l'instant, aucun groupe connu ne peut être indiqué comme précurseur éventuel des Cladoxylaceae. Celles-ci cependant ont dû connaître une longue longévité avant l'époque couvinienne où elles nous apparaissent, aujourd'hui, sur la scène des temps géologiques.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, K. C., 1965. — Lower and Middle Devonian spores of North and Central Vestspitsbergen. *Paleontology* **8**, 4, p. 687-748; pl. 94-108.
- ARNOLD, C. A., 1935. — Some new forms and new occurrences of fossil plants from the Middle and Upper Devonian of New York State. *Buffalo Soc. Nat. Sc. Bull.* **12**, p. 1-12.
- ARNOLD, 1940. — Structure and relationships of some Middle Devonian plants from Western New York. *Amer. J. Bot.* **27**, 57-63.

- ARNOLD, 1952. — Observations on fossil plants from the Devonian of eastern North America. VI. *Xenocladia medullosina* Arnold. *Contrib. Mus. Paleontology Univ. Michigan* 9, 297-309.
- BERTRAND, P., 1914. — État actuel de nos connaissances sur les genres *Cladoxylon* et *Steloxylon*. *C. R. Ass. Franç. Avanc. d. sc., Le Havre*, p. 446-448.
- BERTRAND P., 1935. — Contribution à l'étude des Cladoxylées de Saalfeld. *Palaeontographica* 85 B, 101-170.
- BONAMO, P. M., 1965. — Thesis, Cornell Univ. Ithaca, N. J.
- BONAMO, P. M. et BANKS, H. P., 1966. — *Calamophyton* in the Devonian of New York State. *Am. J. Bot.* (53 (8) : 778-791).
- DAWSON, J. W., 1892. — The fossil plants of the Erian (Devonian) and Upper Silurian formations of Canada. *Canada Geol. Survey Pt.* 2, 126.
- EMBERGER, L., 1967. — *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants*, 2^e édit., Paris, 1967.
- GOEPPERT, H. R., 1852. — Fossile Flora des Uebergangsgebirges. *Nova Acad. Leop. Car.* v. 22, Supplément.
- GOEPPERT, H. R., et STENZEL, G., 1881. — Die Medulloseae. Eine neue Gruppe der fossilen Cycadeen. *Palaeontographica* 23, Lief. 3, p. 1-18.
- GOTHAN, W., 1927. — Strukturzeigende Pflanzen aus dem Oberdevon von Wildenfels. *Abh. Sächs. Geol. Landesamts* 3, 3-12.
- HARRIS, T. M., 1929. — *Schizopodium davidi* gen. et sp. nov. A new type of stem from the Devonian rocks of Australia. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 217, 395-410.
- HIRMER, M., 1927. — Handbuch der Paläobotanik I, München und Berlin.
- HOEG, O. A., 1931. — Notes on the Devonian flora of Western Norway. *Det. Kgl. Norske Videnskabers Selskabs, Skr* nr 6, 1-33.
- HUEBER, F. M., 1960. — Contributions to the fossil flora of the Onteora « red beds » (Upper Devonian) in New York State. Thesis, Cornell Univ. Ithaca, New York, 183 p.
- KEDO, G. I., 1955. — Middle Devonian spores from north-east Belorussia SSR. *Palaeont. i stratig. BSSR* 1 : 5-47; 6 pl. (in Russian).
- KRÄUSEL, R. et WEYLAND, H., 1926. — Beiträge zur Kenntnis der Devonflora, II. *Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges.* 43 (2), 115-155.
- KRÄUSEL, 1929. — Beiträge zur Kenntnis der Devonflora, III. *Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges.* 41, 317-359.
- KRÄUSEL, 1933. — Die Flora des böhmischen Mitteldevons. *Palaeontographica*, 78 B, 1-44.
- KREJCI, J., 1881. — Ueber ein neues Vorkommen von Landpflanzen und Fucoiden in der böhmischen Silurformation. *Sitz.-Ber. K. Böhm. Ges. Wiss., Prag*.
- LANG, W. H., 1925. — Contributions to the study of the old red sandstone flora of Scotland, I et II. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 54, part II, n° 2, 253-279.
- LANG, W. H., 1927. — Contributions to the study of the old red sandstone flora of Scotland, VII, On a specimen of *Pseudosporochnus* from the Stromness beds. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 55, 453-454.
- LECLERCQ, S., 1960. — Sporomorphes du Dévonien de Belgique. *Acad. Roy. Belgique, Bull. Cl. Sc.* 46, 250-256.
- LECLERCQ, S., and ANDREWS, H. N., 1960. — *Calamophyton bicephalum*, a new species from the Middle Devonian of Belgium. *Ann. Mo. Bot. Garden* 47 : 1-23.
- LECLERCQ, S., and BANKS, H., 1962. — *Pseudosporochnus nodosus* sp. nov., a Middle Devonian plant with Cladoxylalean affinities. *Palaeontographica*, 110 B, 1-34.
- LECLERCQ, S., 1964. — Recent studies on Devonian Sphenopsids. *Inter. Congr. Bot.* (page 18).
- LECLERCQ, S., and SCHWEITZER, H. J., 1965 : *Calamophyton* is not a Sphenopsid. *Acad. Roy. Belgique (classe des Sciences)* LI, Bull. 11 : 1395-1403, (fig. 1-4).
- LECLERCQ, S. et LELE, K. M., 1968. — Further investigation on the vascular system of *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq et Banks. *Palaeontographica* B, 123 (1/6); 97-112 (fig. 1-5); pl. 21-24.
- LONG, A. G., 1967. — Some specimens of *Cladoxylon* from the Calciferous sandstone series of Berwickshire. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* 68 (3) : 45-61 (6 fig.); 2 pl., 1967-1968.
- NAUMOVA, S. N., 1953. — Spore-pollen complexes of the Upper Devonian of the Russian platform and their stratigraphic value. *Akad. Nauk. SSSR. Inst. Geol. Nauk.* 143, Geol. Serie 60 : 1-203; 19 pl. (in Russian).
- OBHEL, J., 1959. — Neue Pflanzenfunde in den Srbsko-Schichten (Mittel devon). *Vestnik U. U. G.*, 34, 384-388.
- OBHEL, J., 1961. — Die Flora der Srbsko-Schichten (Givet) des mittelböhmisches Devons. *Sbornik Ustredniko Ustavu Geol. Svazek*, 26, Praha.
- PICHI-SERMOLLI, R. E. G., 1958. — The higher taxa of the pteridophyta and their classification. *Uppsala Universitets Årsskrift* 6, 70-90.
- 1959. — Pteridophyta in « Vistas in Botany », London.
- POTONIE, H. et BERNARD, Ch., 1904. — Flore dévonienne de l'étage H-h₁ de Barrande, Leipzig.
- READ, C. B., 1935. — An occurrence of the genus *Cladoxylon* Unger in North America. *J. Wash. Acad. Sc.* 25 (11), 493-497.
- READ, C. B., 1936. — A Devonian flora from Kentucky. *Journ. Paleontology* 10 (3), 215-227.

- READ, C. B., 1938. — Some Psilophytales from the Hamilton group in Western New York. *Bull. Torrey Bot. Club*, **63** (9).
- READ, C. B. and CAMPBELL, G., 1939. — Preliminary account of the New Albany shale flora. *Amer. Midl. Nat.* **21**, 435-453.
- RICHARDSON, J. B., 1960. — Spores from the Middle old red sandstone of Cromarty, Scotland. *Palaeontology*, **3** (1) 45-63.
- RICHARDSON, J. B., 1962. — Spores with bifurcate processus from the Middle old red sandstone of Scotland. *Palaeontology*, **5** (2), 171-194.
- RICHARDSON J. B., 1965. — Middle Old Red Sandstone spore assemblages from the Orcadian basin North-East, Scotland. *Paleontology*, **7** (4) : 559-605; pl. 88-93, janv. 1964.
- SCHENK, A., 1889. — Über *Medullosa* und *Tubicaulis* Cotta. *Abh. d. k. Sächs. Ges. d. Wissenschaften, Math. Phys.* **61**, **15**, n° 6.
- SCOTT, D. H., 1923. — Studies in fossil botany, vol. II, Ed. 3. London.
- SEWARD, A. C., 1917. — Fossil plants, Vol. III, Cambridge.
- SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu, 1892. — Ueber die in den Kalksteinen des Kulm von Glätzisch-Falkenberg in Schlesien erhaltenen strukturbietenden Pflanzenreste, L. Zeil, *Zeitschr. f. Bot.* **50**.
- SOLMS-LAUBACH, H., 1893. — Idem, 2. Zeil, *Zeitschr. f. Bot.* **51**.
- SOLMS-LAUBACH, H., 1897. — Idem, 3. Zeil, *Zeitschr. f. Bot.*, **55**.
- SOLMS-LAUBACH, H., 1910. — Idem, 4. Zeil, *Zeitschr. f. Bot. Jg.* **2**, 529-554.
- SOLMS-LAUBACH, H., 1896. — Über die seinerzeit von Unger beschriebenen strukturbietenden Pflanzenreste des Unterculm von Saalfeld in Thüringen. *Abh. d. Kgl. preuss. geol. Landesamt*, n. f., fasc. **23**, 1-100.
- STREEL, M., 1964. — Utilisation des ultrasons à divers stades de la technique d'extraction des spores d'une roche détritique. *C. R. 5^e Congr. Stratigr. Geol. Carbonifère, Paris*, sept. 1963 : 1239-1247.
- STREEL, M., 1964. — Une association de Spores du Givétien inférieur de la Vesdre, à Goé (Belgique). *Ann. Soc. Geol. Belgique* **87**, 1963-1964, Bull. 7 novembre.
- STUR, D., 1881. — Die Silurflora der Etage H-h₁ in BÖHMEN. *Sitz. Ber. K. Acad. Wiss. Wien, Math.-Nat.*, K., **84**, 1-62.
- UNGER, F., in RICHTER, R. et UNGER, F., 1856. — Beitrag zur Paläontologie des Thüringerwaldes. *K. Acad. Wiss. Wien*, **11**, 139 sq.
- WALTON, J., 1953. — An introduction to the study of fossil plants (2^e éd.) London.