

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE

PINAKODENDRON OHMANNI WEISS.

---

Au cours de recherches à la veine de l'Olive du Charbonnage de la Réunion (Mariemont-Bascoup), j'ai récolté un lot important de spécimens de *Pinakodendron Ohmanni* Weiss. L'attribution spécifique en sera établie plus loin.

Grâce à l'amabilité de M. Jean de Dorlodot, directeur du Musée houiller de Louvain, j'ai eu toutes les facilités pour examiner la collection d'échantillons de *Pinakodendron* récoltés par Deltenre dans différentes veines des Charbonnages de Mariemont et étudiés, pour la plupart, par Kidston. Je prie M. de Dorlodot de trouver ici l'expression de ma gratitude.

Lors d'un séjour à la Faculté des Sciences de l'Université de Lille, l'éminent professeur de paléobotanique, M. Paul Bertrand, a gracieusement mis à mon entière disposition la collection des spécimens de *Pinakodendron* recueillis dans la veine 9 Paumes du bassin houiller du Nord. C'est ainsi que les échantillons représentés dans les figures 9, 10, 11, 12, 13 et 14 du texte proviennent de la collection de M. le Prof<sup>r</sup> Bertrand, à qui j'adresse ici mes remerciements respectueux.

Je remercie M. Denuit, ingénieur principal à Mariemont, ainsi que l'Administration des Charbonnages de Mariemont-Bascoup, qui, à des titres divers, ont facilité mes recherches.

Je tiens également à exprimer toute ma reconnaissance à la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique, qui m'a alloué un subside grâce auquel j'ai pu visiter les collections paléontologiques du Musée houiller de Louvain et de l'Université de Lille.

---

## INTRODUCTION

Le genre *Pinakodendron* créé par Weiss (1893), pour désigner des lambeaux d'écorce recueillis en Westphalie, comprenait primitivement deux espèces : *Pinakodendron musivum* et *Pinakodendron Ohmanni*, différant l'une de l'autre par la forme de leurs cicatrices foliaires. Weiss rapprochait implicitement *Pinakodendron* des *Bothrodendron*.

Kidston (1903) a décrit une troisième espèce : *Pinakodendron Macconochiei*, différant des deux précédentes « par l'irrégularité beaucoup plus grande du réseau ornementant l'écorce ». *Pinakodendron Macconochiei* « se distingue en outre de *Pinakodendron musivum* Weiss par l'absence de carène saillante, et de *Pinakodendron Ohmanni* Weiss par la forme ovale de ses cicatrices foliaires ».

Deltenre (1910) figure dans la planche XVIII de ses documents, publiés avec la collaboration de MM. Cambier et Renier, un spécimen feuillé.

En étudiant des échantillons de *Pinakodendron Ohmanni* recueillis par Deltenre, Kidston (1911) est à même de décrire la fructification de cette espèce. On n'observe pas la formation de cône comme chez d'autres *Lycopodiniées* arborescentes. Les sporanges sont situés sur la base élargie de la sporophylle, dans l'angle assez ouvert qu'elle forme avec la tige. Les spores, au nombre de quatre dans chaque sporange, sont groupées en tétrades. De cet examen, Kidston conclut à l'hétérosporie de la fructification. De même que Weiss, Kidston rapproche *Pinakodendron* des *Bothrodendron*.

MM. Cambier et Renier (1912), ayant découvert dans le toit de la couche Duchesse, au siège n° 12 des Charbonnages Réunis de Charleroi, de nombreux spécimens de *Pinakodendron Macconochiei*, ont publié les résultats de leur étude dans les *Mémoires de la Société géologique de Belgique*. Ils ont été amenés à comparer *Pinakodendron Macconochiei* à *Cyclostigma kiltorkense* Haughton et à conclure à l'identité de leurs caractères génériques. Les distinctions spécifiques, ajoutaient les auteurs, pourront être basées sur les organes reproducteurs : tandis que *Cyclostigma Ohmanni* ne possède que quatre macrospores dans un macrosporange, *Cyclostigma kiltorkense* en montre un grand nombre. En tout cas, MM. Cambier et Renier n'admettent pas le rapprochement des *Pinakodendron* (*Cyclostigma*) et des *Bothrodendron*.

Se basant sur l'absence de cavité ligulaire, sur la disposition verticillée ou spiralée — passant facilement de l'une à l'autre — des cicatrices foliaires et sur la condition « *Selago* » présentée par la fructification, ces auteurs écrivent : « N'y a-t-il pas lieu de considérer, jusqu'à plus ample informé, que les *Cyclostigma*=*Pinakodendron* sont des types arborescents voisins des *Lycopodium* de la section « *Selago* », et de les ranger parmi les *Eligulées*? »

Johnson (1913-1915) a refait une étude très détaillée des spécimens de Kiltorkan, qu'il désigne sous le nom de *Bothrodendron (Cyclostigma) kiltorkense*. Son

titre même prouve qu'il ne partage pas les vues de MM. Cambier et Renier. D'ailleurs, d'après lui, la fructification hétérosporee de *Bothrodendron* (*Cyclostigma*) *kiltorkense* n'est pas un représentant de la condition « *Selago* ». Au contraire, la fructification se présente sous la forme d'un cône terminal qui a une structure profondément spécialisée et en tout cas beaucoup plus différenciée que celle des *Lycopodium* et plus spécialement que celle de *Lycopodium Selago*. Johnson pense que *Bothrodendron* est plus près du type ancestral commun des *Lepidophytes* et des *Equisétacées* que, soit de *Lepidodendron*, soit de *Sigillaria*.

Hirmer (1927) classe *Pinakodendron Ohmanni* Weiss et *Cyclostigma kiltorkense* Haughton dans le genre *Cyclostigma* Haughton, qu'il considère comme une *Lycopodinée* arborescente paléozoïque de position incertaine.

Comme on le voit, les auteurs sont loin d'être d'accord sur la position systématique des *Pinakodendron*.

Je crois pouvoir apporter quelques éclaircissements à certaines questions laissées en suspens par Kidston dans son étude des échantillons de *Pinakodendron Ohmanni*, conservés au Musée royal d'Histoire naturelle, à Bruxelles.

En multipliant les aspects sous lesquels se présentent les cicatrices foliaires de *Pinakodendron*, et en montrant mieux les rapports qu'elles présentent avec celles des autres types de *Lycopodiniées*, les nombreux échantillons recueillis permettront de préciser les caractères particuliers du genre.

Une connaissance plus approfondie des feuilles et de l'appareil sporangifère permettra peut-être d'établir certains rapprochements avec d'autres types de *Lycopodiniées* fossiles et actuelles et de jeter ainsi quelque lumière sur la position systématique du genre *Pinakodendron*.

## HORIZON STRATIGRAPHIQUE

Les échantillons représentés par les figures 9, 10, 11, 12, 13 et 14 du texte proviennent d'Anzin, Fosse Ledoux, veine 9 Paumes, assise de Vicoigne 75 sous Poissonnière (Poissonnière = niveau marin de Quaregnon).

Tous les autres échantillons ont été recueillis au toit de la veine de l'Olive du Charbonnage de la Réunion (Mariemont-Bascoup). Cette veine est parmi les plus riches, au point de vue paléobotanique, des veines exploitées à Mariemont. Elle fait partie du Centre-Nord, dit massif en place. On sait que ces couches sont dans la région moyenne de la portion de l'assise de Charleroi comprise entre la veine au Gros (= Gros Pierre = Stenaye) et le niveau de Quaregnon.

### I. — ORIENTATION DES ÉCHANTILLONS

Lors de la création du genre *Pinakodendron*, Weiss (1893) oriente ses échantillons de *Pinakodendron Ohmanni* de manière que « l'extrémité de la cicatrice qui porte la dépression circulaire » soit située vers le bas. Il ne donne d'ailleurs aucune indication concernant la structure des cicatrices et leur orientation.

Deltenre (1910) publie dans ses documents un spécimen ramifié qui aurait pu donner quelques indications, assez vagues d'ailleurs, sur l'orientation des cicatrices. Quoi qu'il en soit, Kidston (1911), dans son étude sur les végétaux houillers du Hainaut belge, est préoccupé par l'orientation des échantillons. Il dit en effet : « Toutes nos figures de *Pinakodendron Ohmanni* ont été placées de telle sorte que l'extrémité de la cicatrice qui porte la dépression circulaire est dirigée vers le bas; j'ai suivi Weiss sur ce point. Je ne me sens cependant pas capable d'expliquer la signification de la dépression; il est possible qu'elle soit en connexion avec le faisceau vasculaire et que toutes les figures soient disposées sur les planches en position inverse de la réalité. D'autre part, s'il en était ainsi, comment l'aire subtriangulaire, située au-dessus de quelques cicatrices de feuilles, telle qu'elle est représentée dans la figure de la planche XVIIIa, de Weiss, peut-

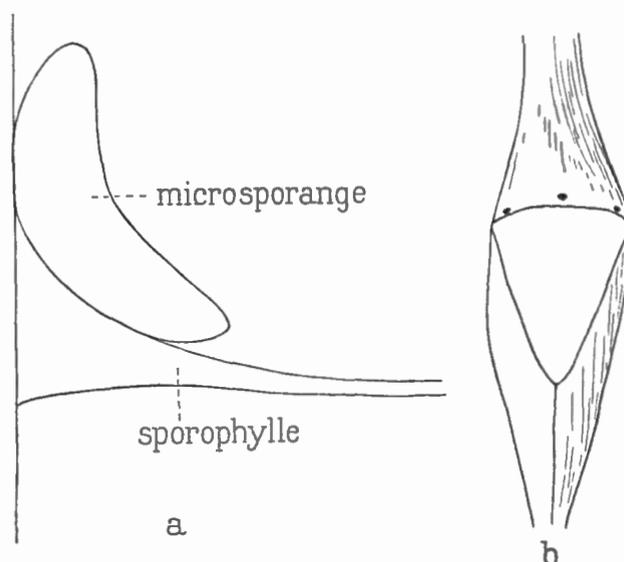


FIG. 1. — *Pinakodendron Ohmanni* WEISS.

a : microsporange en place.

b : cicatrice foliaire du rameau portant les sporanges.

elle s'expliquer? La réponse doit attendre la découverte de spécimens supplémentaires qui puissent jeter quelque lumière sur les points en discussion ».

On sait maintenant, après l'étude de MM. Cambier et Renier (1912), que « la cicatricule signalée par Weiss au bas de la cicatrice triangulaire de *Pinakodendron Ohmanni* doit être considérée comme une déformation concomitante de l'exagération de la concavité de la cicatrice elliptique ».

En tout cas, l'examen des échantillons fructifiés et tout spécialement de ceux figurés planche I et figure 10 du texte donnent des indications précises sur l'orientation des cicatrices foliaires.

La figure 1 de la planche I montre un spécimen sur lequel des microsporangies — la preuve en sera faite plus loin — sont encore en place. Ils sont situés

sur la partie élargie de la sporophylle, dans l'angle compris entre celle-ci et la tige. En orientant convenablement l'échantillon de façon que les sporanges soient situés dans leur position normale, au-dessus de la sporophylle, on constate que la partie triangulaire de la cicatrice foliaire est dirigée vers le bas, ainsi que le montre la figure 1 du texte.

Cette orientation est conforme à celle donnée par Weiss, Kidston et Renier.

## II. — DESCRIPTION DES ÉCHANTILLONS

Kidston, dans son étude précitée, dit : « Sur aucun des nombreux spécimens de *Pinakodendron Ohmanni* que j'ai examinés dans la collection de M. Hector Deltenre, je n'ai observé de cicatrices de feuilles à trois angles aigus

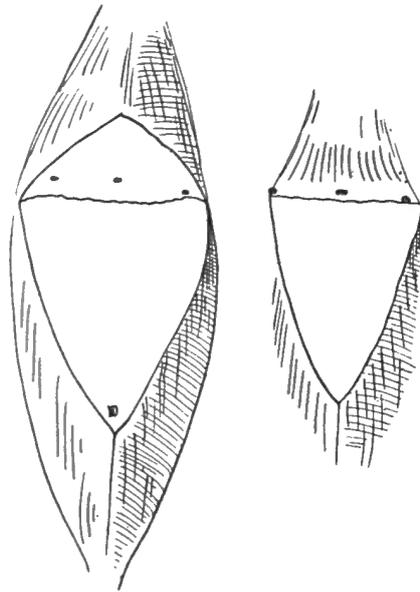


FIG. 2. — *Pinakodendron Ohmanni* WEISS.  
Croquis schématiques des figures 17a et 18a de Weiss.

figurées par Weiss (pl. III, fig. 17a, 18a), ni vu qu'aucun d'eux présente la petite aire triangulaire avec cicatricules au-dessus de la cicatrice foliaire, comme dans la figure 18a du même auteur, mais ils concordent dans leur caractère général avec les cicatrices de sa figure 17a ».

L'examen de la figure 3, planche IV, montre les cicatrices typiques figurées par Weiss et dont le schéma est représenté par la figure 2 du texte.

L'écorce est recouverte d'un réseau très fin, peu visible à l'œil nu. Les mailles de ce réseau sont rhomboïdales et régulières (fig. 1, pl. III); parfois, par allongement transversal, elles deviennent rectangulaires et quelque peu irrégulières (fig. 1, pl. II). Les mailles situées au centre de l'espace compris entre quatre cica-

trices foliaires sont légèrement plus grandes. Le réseau interfoliaire s'atténue fortement aux abords des cicatrices foliaires (fig. pl. II).

Les cicatrices de feuilles sont petites : 1 mm. de long, 0,7 à 0,8 mm. de large. Elles sont réparties suivant le mode spiral (fig. 1, pl. IV). Leur écartement est variable suivant le degré de développement du rameau.

La cicatrice foliaire est constituée par une surface triangulaire plus ou moins équilatérale, possédant parfois à son extrémité basale une petite dépression circulaire; elle est délimitée à la partie supérieure par une surface généralement moins étendue, également triangulaire, allongée transversalement, parfois peu définie ou absente. Un sillon transversal, le plus souvent très net, sépare ces deux parties. Au-dessus de ce sillon se remarquent, malaisément toutefois, trois cicatricules, dont la centrale est, d'une manière générale, la plus constante.

Autour de la cicatrice on distingue à la surface du rameau de fines stries longitudinales, très serrées, se reliant aux mailles du réseau interfoliaire. Cette aire foliaire, mieux développée sous la cicatrice, présente fréquemment une carène.

La figure 1, planche II, donne la photographie fortement agrandie d'une portion du spécimen d'un rameau représenté par la figure 3, planche IV. Les caractères des cicatrices y sont mieux observables. Leur partie inférieure triangulaire, plus ou moins équilatérale, est surmontée d'une partie supérieure à contour arrondi et surbaissé. Le sillon transversal est net sur toutes les cicatrices, sauf sur la plus élevée.

A l'extrémité supérieure de la cicatrice la plus centrale (fig. pl. II) on remarque une petite cicatricule circulaire qui pourrait faire penser à la cavité ligulaire. On peut également observer facilement sur cette figure les mailles subcarrées du réseau interfoliaire.

La figure 1, planche III, présente des cicatrices de feuilles analogues à celle figurée par Weiss dans sa figure 17a (voir fig. 2 du texte), où la portion subtriangulaire supérieure de la cicatrice fait défaut. Ici les fines stries longitudinales s'observent également au-dessus de la cicatrice, tandis que la carène se dessine nettement sous celle-ci. Les stries, très fines, se rattachent aux mailles du réseau interfoliaire, qui sont ici beaucoup plus régulières et ont une forme nettement rhomboïdale.

L'échantillon représenté par la figure 3 du texte est remarquable par l'ornementation de son écorce et par la forme de ses cicatrices. Aux endroits où l'écorce est parfaitement conservée, on distingue les mailles rhomboïdales, régulières de *Pinakodendron Ohmanni*; toutefois, elles sont un peu plus larges. Cette ornementation n'est guère visible que le long des bords de l'échantillon. Dans la région centrale, de petites stries transversales se superposent au réseau primitif et donnent à l'écorce un aspect gaufré peu net et très irrégulier. Des rides flexueuses assez larges parcourent le réseau interfoliaire. Certaines d'entre elles relient les cicatrices. D'une façon générale, trois rides convergent vers chaque cicatrice: deux extérieures et une centrale qui très souvent se bifurque un peu au-dessus de la cicatrice. Les rides s'arrêtent au niveau des cicatrices et toute la

plage foliaire est bien visible (fig. 3). Les cicatrices foliaires sont disposées suivant le mode spiral; quatre d'entre elles contiguës dessinent des losanges un peu déformés dont la grande diagonale mesure  $1^{\text{mm}}4$  en moyenne et la petite environ  $0^{\text{mm}}8$ . Les cicatrices, petites, ont  $1^{\text{mm}}2$  de hauteur et une largeur un peu moindre. Elles sont ovales, très rarement circulaires. Une cicatricule punctiforme, bien visible sur la plupart des cicatrices, légèrement excentrique, se remarque dans la

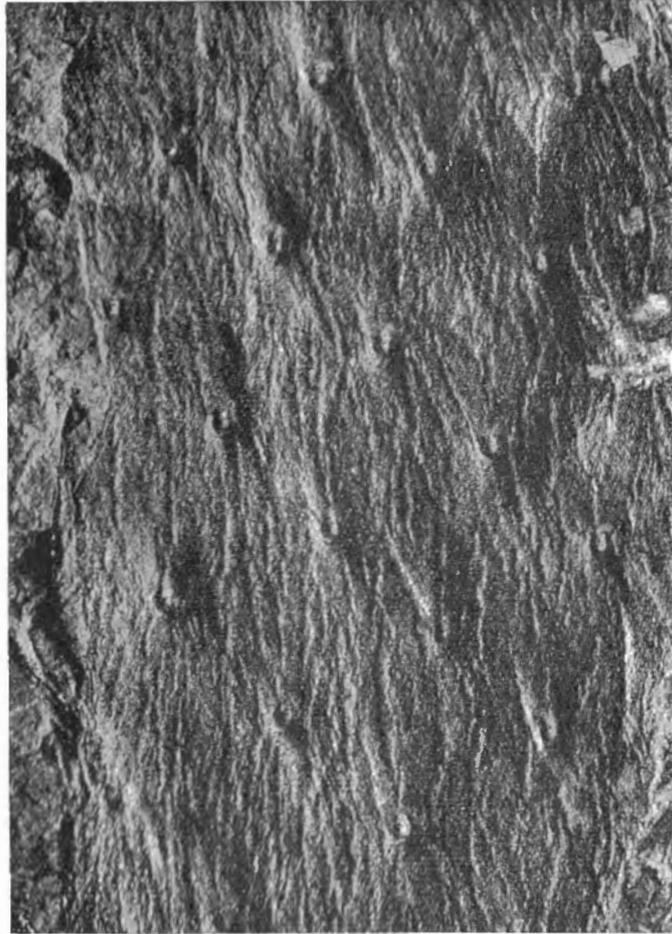


FIG. 3. — Mailles rhomboïdales régulières sur les bords. Réseau à aspect gaufré au centre. Grosses rides flexueuses convergeant vers les cicatrices foliaires ovales. Bourrelet constant sous les cicatrices.  $\times 3$ .

moitié supérieure de la cicatrice. Immédiatement sous la cicatrice, qui est reliée au réseau interfoliaire par de très fines stries, on constate un rehaussement de l'écorce formant bourrelet. Ce bourrelet est constant.

Dans l'ensemble, ce spécimen est quelque peu aberrant; il montre en effet des caractères particuliers à chacune des trois espèces de *Pinakodendron* (*P. musivum*, *P. Ohmanni*, *P. Macconochiei*) actuellement admises. La présence du bourrelet sous la cicatrice foliaire le rapproche de *Pinakodendron musivum*,

dont il s'écarte d'ailleurs par des cicatrices plus grandes et par une ornementation beaucoup plus irrégulière de l'écorce. L'ornementation intercicatricielle vue le long des bords de l'échantillon est tout à fait identique à celle de *Pinakodendron Ohmanni*. Les cicatrices, légèrement plus grandes que celles de *Pinakodendron Ohmanni*, les rides flexueuses reliant les cicatrices entre elles, l'aspect de l'écorce interfoliaire semblent le rapprocher de *Pinakodendron Macconochiei*. D'ailleurs, et les auteurs sont d'accord à ce sujet, la distinction nette des espèces de *Pinakodendron* est parfois très délicate, sinon impossible (voir à ce sujet MM. Cambier et Renier, 1912). Des recherches ultérieures permettront peut-être de découvrir des échantillons marquant les termes de passage d'une espèce à l'autre; ce spécimen en serait un exemple. Rien ne dit que dans l'avenir les trois espèces actuellement reconnues ne seront pas réunies.

Le spécimen représenté dans les figures 4 et 5 du texte a de nombreux points communs avec celui décrit ci-dessus. En forme de coin, dont la plus grande largeur est d'environ 4 cm. et la plus grande longueur 14 cm., il présente des cicatrices foliaires nombreuses, nettement visibles, disposées suivant le mode spiral. Les cicatrices de deux spires alternent, de sorte qu'elles occupent les sommets de losanges plus ou moins déformés (fig. 4 et 5). Dans l'ensemble, chaque cicatrice foliaire paraît insérée dans une aire foliaire rectangulaire dont les grands côtés sont légèrement courbés dans le sens des spires. Ces aires foliaires sont partagées en deux parties presque égales (voir surtout la partie supérieure de la figure) par un sillon transversal, profond, oblique. La partie inférieure porte la cicatrice foliaire proprement dite, qui se présente le plus souvent sous une forme elliptique, parfois circulaire ou pyriforme. Immédiatement sous la cicatrice de la feuille, l'écorce se relève et forme un rebord proéminent. Ce rebord est net sous presque toutes les cicatrices. Une cicatricule menue, ponctiforme, qui est la trace laissée par le faisceau foliaire, est parfois visible au centre de la cicatrice. Des pinceaux de stries très fines et quelque peu flexueuses, dont l'ensemble affecte une forme rectangulaire, relient les cicatrices au réseau interfoliaire. Chaque aire foliaire rectangulaire est soulignée au-dessus et au-dessous par une ou deux rides transversales, parallèles au sillon médian et assez nettement marquées. Les mailles subcarrées donnent au réseau interfoliaire un aspect gaufré peu régulier. Quelques rides grossières, légèrement ondulées, relient les cicatrices entre elles.

L'échantillon de la figure 6 présente des cicatrices foliaires parfaitement circulaires insérées dans des plages foliaires de forme ovale. La hauteur des cicatrices atteint environ 1 mm. Elles présentent toutes une cicatricule ponctiforme presque centrale, sauf la cicatrice notée *a*, qui en présente deux : l'une quelque peu allongée et presque au centre, la seconde, ponctiforme et à la partie supérieure de la cicatrice.

L'écorce se relève légèrement sous les cicatrices et forme un rebord que l'on observe très bien sur la photographie en la regardant à l'envers. Les plages foliaires sont reliées au réseau interfoliaire, formé de mailles subcarrées, par des



FIG. 4. — Spécimen montrant la forme caractéristique des cicatrices foliaires et leur disposition.  $\times 1$ .

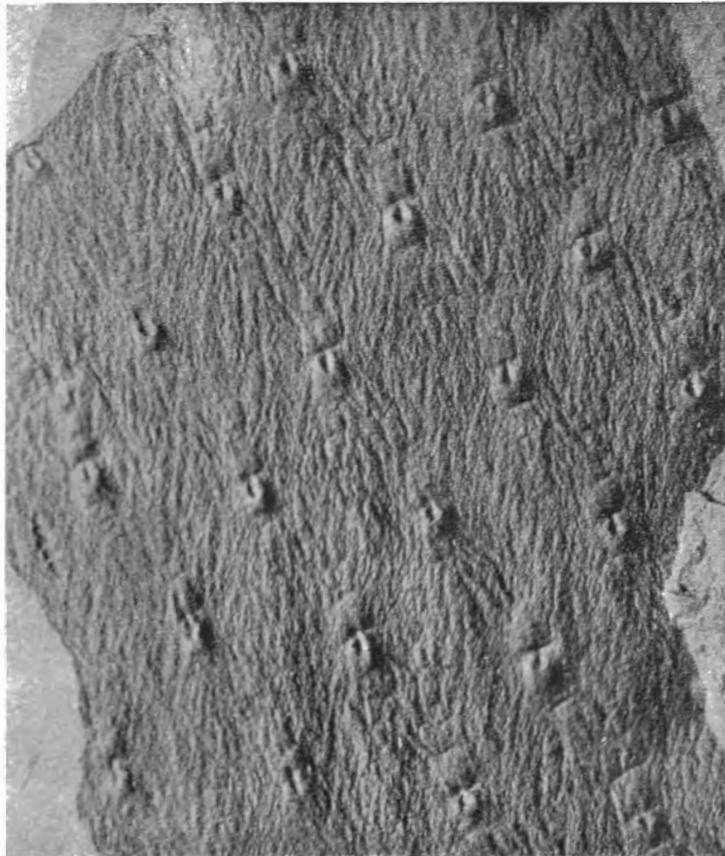


FIG. 5. — Portion du spécimen représenté figure 4. L'ornementation de l'écorce est grossière et irrégulière.  $\times 3$ .

stries très fines et rayonnantes (voir surtout cicatrice *b*). Parfois, un sillon transversal partage la cicatrice foliaire en deux parties très inégales, dont l'inférieure est la plus grande (voir cicatrices notées *c* et *d*). Dans ce cas, la trace foliaire se situe très peu au-dessous du sillon.

Le spécimen représenté par la figure 7 du texte montre une ornementation de l'écorce tout à fait irrégulière, aux mailles subcarrées et grossières.

Le réseau interfoliaire est parcouru par des gerçures irrégulières; certaines relient les cicatrices foliaires et affectent alors des allures courbes, tout en formant des losanges. Les plages foliaires se détachent assez nettement de l'ornementation générale de l'écorce. Elles sont rattachées au-dessus et surtout

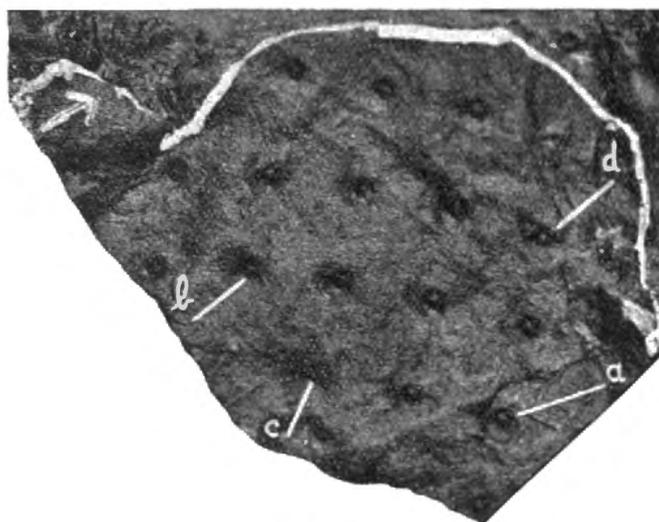


FIG. 6. — Cicatrices foliaires circulaires avec cicatricule centrale. En *a*, deux cicatricules. En *b*, stries rayonnantes reliant les cicatrices aux mailles du réseau interfoliaire. En *c* et *d*, un sillon transversal. Sous les cicatrices, un rebord saillant.  $\times 2$ .

au-dessous aux mailles du réseau par des pinceaux de stries très fines et légèrement ondulées. Les cicatrices foliaires ont une forme ovale. Une cicatricule ponctiforme, légèrement excentrique, se remarque sur quelques-unes d'entre elles.

La description des spécimens examinés ici montre la grande variabilité que peuvent présenter les empreintes de *Pinakodendron Ohmanni*, tant dans la forme des cicatrices foliaires que dans l'ornementation de l'écorce.

D'une manière générale, les cicatrices foliaires de *Pinakodendron Ohmanni* sont disposées sur le rameau suivant le mode spiral. Parfois les cicatrices, alternantes dans chaque spire, occupent les sommets de losanges plus ou moins déformés. Leur écartement varie avec le degré de développement du rameau.

Les cicatrices foliaires affectent des formes différentes; elles peuvent être circulaires, ovales, elliptiques ou triangulaires. Une seule cicatricule menue,

ponctiforme, trace du faisceau foliaire, est le plus souvent visible; elle occupe une position légèrement excentrique, un peu au-dessus du milieu de la cicatrice. On ne distingue aucune trace de cavité ligulaire.

Les plages foliaires, souvent ovales, peuvent être circulaires ou exceptionnellement rectangulaires, parfois même peu définies ou absentes. Elles sont reliées au réseau interfoliaire par des stries très fines, légèrement flexueuses, tantôt rayonnantes, tantôt réunies en pincesaux.



FIG. 7. — Ornementation particulière de l'écorcé.  
Des stries à allure courbe relient les cicatrices et affectent la forme de losanges. Cicatrices foliaires ovales avec cicatrice ponctiforme excentrique.  $\times 3$ .

L'ornementation de l'écorce se présente également sous des aspects très différents. Normalement, le réseau est constitué par des mailles rhomboïdales et régulières qui, par allongement transversal, peuvent devenir subcarrées et irrégulières. Des gerçures, d'épaisseur variable, parcourent la surface intercicatricielle; certaines d'entre elles reliant les cicatrices foliaires prennent la forme de losanges d'allure courbe.

## III. — LES FEUILLES

Les rameaux feuillés que j'ai examinés ont toujours montré la feuille typique de *Pinakodendron Ohmanni* figurée par Kidston, que la figure 8 du texte représente plus ou moins schématiquement.

Les feuilles ont une base élargie mesurant environ 1<sup>mm</sup>5 de largeur; elles se rétrécissent très brusquement jusqu'à 1 mm. de largeur et même moins. Elles possèdent une nervure médiane. Leur développement est proportionné à celui du rameau : relativement courtes, étroites et serrées sur les petits rameaux, elles deviennent plus longues, plus larges et sont plus espacées sur les rameaux de plus fort diamètre.

Toutefois, il y a lieu de distinguer entre les feuilles végétatives et les sporophylles.

La figure 2, planche IV, représente un rameau feuillé. Presque toutes les feuilles sont végétatives. Leur base — partie la plus large — n'atteint pas 1 mm.

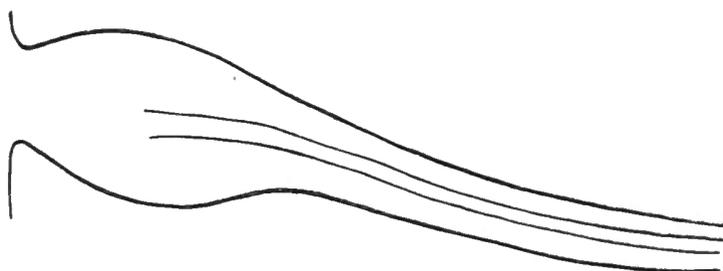


FIG. 8. — *Pinakodendron Ohmanni* WEISS. — Feuille.

de largeur. Les feuilles sont courtes, nombreuses et étroitement serrées. La plupart d'entre elles sont privées de leur extrémité distale. Leur direction est perpendiculaire à la tige, parfois légèrement oblique vers le haut, surtout dans la partie supérieure de l'échantillon.

Des sporophylles sont représentées dans les figures 9, 11, 12, 13 et 14 du texte.

Leur base, largement épanouie, a couramment 1<sup>mm</sup>5 de largeur et atteint parfois près de 2 mm.

Le rétrécissement se fait très brusquement, immédiatement après l'insertion du sporange. L'insertion des sporophylles est normale à la tige. En général, la direction des sporophylles est légèrement décombante.

Bien que construites sur le même plan, les feuilles végétales et les sporophylles présentent des différences assez notables.

En effet, la base des sporophylles, beaucoup plus épanouie que celle des feuilles végétatives, est accommodée à recevoir le sporange. Les sporophylles sont légèrement décombantes, alors que les feuilles végétatives sont normales

à la tige ou légèrement obliques vers le haut. Bref, la sporophylle présente toute une série d'adaptations de nature à assurer une bonne insertion du sporange et une dissémination facile des spores. Dans ces conditions, peut-on dire encore que les feuilles fertiles ne diffèrent pas des feuilles stériles, si ce n'est par l'absence ou la présence de sporange? Autrement dit, peut-on encore considérer la fructification de *Pinakodendron Ohmanni* comme tout à fait identique à celle de *Lycopodium Selago*?

J'espère que l'étude de la fructification de *Pinakodendron Ohmanni* lèvera tout doute à ce sujet.

#### IV. — FRUCTIFICATIONS

Après avoir décrit les mégaspores, Kidston se pose la question de savoir si l'organe représenté dans la figure 9 de sa planche XXIV n'est pas un microsporange.

Mais, dit-il, « cette question est de celles auxquelles on ne peut répondre maintenant ».

Le spécimen représenté par la figure 1 montre des organes à peu près identiques à celui dont parle Kidston.

Cette figure ne donne qu'une portion de l'échantillon, qui est un fragment de plus de 7 cm. de longueur. Sur le côté gauche du rameau sont insérées des feuilles privées de leur extrémité distale, légèrement décombantes. A leur base se trouve un organe en forme de sac allongé et recourbé, inséré dans l'angle assez ouvert formé par la sporophylle et le rameau. De profil, ces organes paraissent étroits relativement à leur longueur. Leur extrémité inférieure est en général plus atténuée que la supérieure, qui est légèrement arrondie (voir fig. 1 du texte).

Peut-on les considérer comme des microsporangies? D'une part, il est hors de doute que ces organes sont en connexion organique avec des feuilles insérées sur le rameau. Ils font donc bien partie de l'échantillon, qui est un fragment de *Pinakodendron Ohmanni* caractérisé par la forme des cicatrices et par l'ornementation de l'écorce.

D'autre part, leur position et leur forme concordent avec celles des sporanges de *Lycopodiniées*. Les feuilles qui les portent, dans une situation identique à celle des sporanges dans ce groupe, correspondent par conséquent aux sporophylles du même groupe.

On peut faire exactement le même rapprochement pour les sporophylles antérieurement décrites par Kidston, que la présence d'une tétrade unique de spores caractérise comme mégasporophylles. On doit en conclure que non seulement il s'agit, dans le cas des organes en question, de sporanges portés sur les sporophylles, mais que chez *Pinakodendron* il y a deux sortes de sporanges ayant tous les caractères différentiels des microsporangies et des macrosporangies. L'organe représenté par Kidston dans sa figure 9, planche XXIV, et considéré par lui comme étant peut-être un microsporange, pourrait représenter, vu de face,

un microsporange du type de ceux qui viennent d'être décrits plus haut. *Pinakodendron* rentre donc dans la catégorie des *Lycopodiniées* hétérosporées.

L'insertion des microsporges, relativement peu étendue eu égard à leur longueur et la position décombante des sporophylles favorisaient certainement la dissémination des spores.

L'échantillon représenté par les figures 9 et 10 du texte est un rameau fructifié de 3 cm. de large. L'ornementation de l'écorce, invisible à l'œil nu, apparaît, à un grossissement suffisant, finement réticulée. Dans la région centrale (fig. 10), des stries horizontales ou légèrement obliques, se superposant à la réticulation primitive, déterminent un gaufrage nettement apparent qui traverse sans déviation et presque sans atténuation le champ des cicatrices foliaires. Les cicatrices

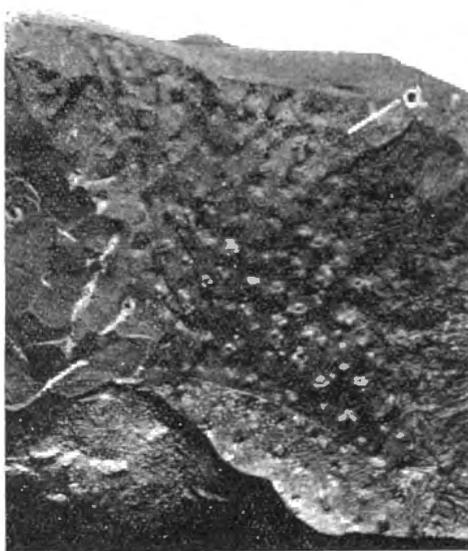


FIG. 9. — Rameau fructifié. Tétrades de spores en place, au-dessus des cicatrices foliaires. En *a*, une tétrade de spores insérées sur la sporophylle.  $\times 1$ .

foliaires sont très nombreuses. Leur disposition sur la surface de l'échantillon est spiralee. La plupart d'entre elles sont surmontées de spores en place, ce qui leur donne un aspect un peu particulier. Presque toutes présentent l'aspect elliptico-triangulaire si caractéristique des cicatrices foliaires de *Pinakodendron Ohmanni*. Une cicatricule ponctiforme est visible sur quelques-unes d'entre elles; elle est située un peu au-dessus du milieu des cicatrices (fig. 9 et 10). Les spores sont en place, groupées par tétrades, trois d'entre elles étant seulement visibles (fig. 10). Elles reposent sur la partie supérieure de la cicatrice, en forme de triangle surbaissé. Leurs plans d'insertion sont facilement observables. D'une façon générale, les spores ont une forme légèrement ovale et atteignent comme plus grand diamètre 1 mm. environ.

Sur le bord droit de l'échantillon (fig. 9), dans la partie supérieure, on

remarque une tétrade située à la base d'une sporophylle privée de son extrémité distale et dont la surface d'insertion est un peu plus grande que celle des feuilles végétatives. Les macrospores sont ovales. Leur plus grand diamètre mesure 1 mm. Elles ont un bord fortement épaissi. Leur surface, d'un noir brillant, est parcourue par des stries très fines, peu nombreuses, assez espacées, presque parallèles et identiques à celles qui ornent l'écorce interfoliaire.

Le spécimen représenté par les figures 11 et 12 présente le long de ses bords



FIG. 10. — Portion du spécimen représenté figure 9. On voit nettement les spores en place au-dessus des cicatrices. Les plans d'insertion des spores sont bien visibles. Ornementation tout à fait irrégulière de l'écorce.  $\times 5$ .

des sporanges en place, à l'aisselle des sporophylles. A l'extrémité supérieure du bord droit, on remarque l'emplacement d'un sporange dont le bord est nettement marqué par des stries courtes et épaisses. Le sporange repose par son bord inférieur, aplati, sur la base élargie de la sporophylle, dans l'angle qu'elle forme avec la tige. L'insertion de la sporophylle, normale à la tige, est particulièrement développée. La largeur de cette sporophylle varie dans de grandes proportions : près de 2 mm. au point d'insertion, 1 mm. à environ 1 mm. de ce point,  $\frac{1}{2}$  mm.

à 3 mm. La sporophylle présente donc une base fortement élargie pour recevoir le sporange. Dans son ensemble, la sporophylle est légèrement décombante. L'insertion du sporange est particulièrement curieuse (fig. 12). Il repose par son bord inférieur, très aplati, sur la base de la sporophylle, qui présente vers le milieu de la surface d'insertion une légère convexité suivie de chaque côté d'une légère concavité. La base du sporange présentant des courbures d'ordre inverse, celui-ci est comme engrené dans la base de la sporophylle.

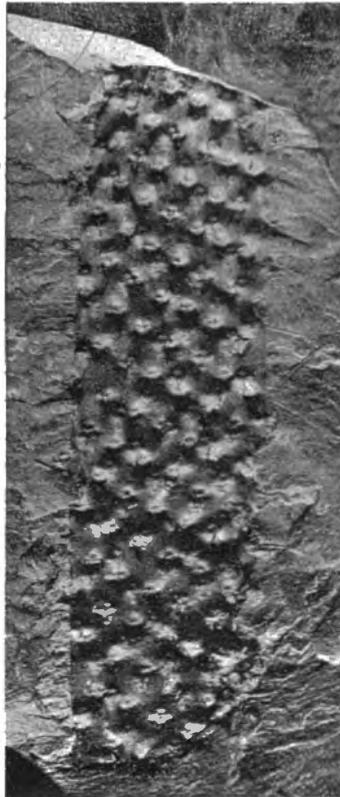


FIG. 11. — Rameau fructifié.  
Le long des bords sont insérés des sporanges  
fixés sur la base très élargie des sporophylles.  
x 1.

Ce dispositif assure une adhésion effective du sporange à la sporophylle. Ce sporange, de forme ovale, mesure 2 mm. de long et environ 1 mm.  $\frac{1}{2}$  de large. Sa grande taille, sa forme, sa position sur la portion supérieure de l'axe pourraient faire croire qu'il s'agit d'un microsporange.

D'autres sporanges sont insérés sur le bord droit et notamment une tétrade de macrospores de forme ovale.

Sur le bord gauche de l'échantillon, on remarque un macrosporange largement inséré par son bord inférieur sur la base élargie de la sporophylle. Cette sporophylle présente un aspect tout à fait intéressant. En effet, peu après

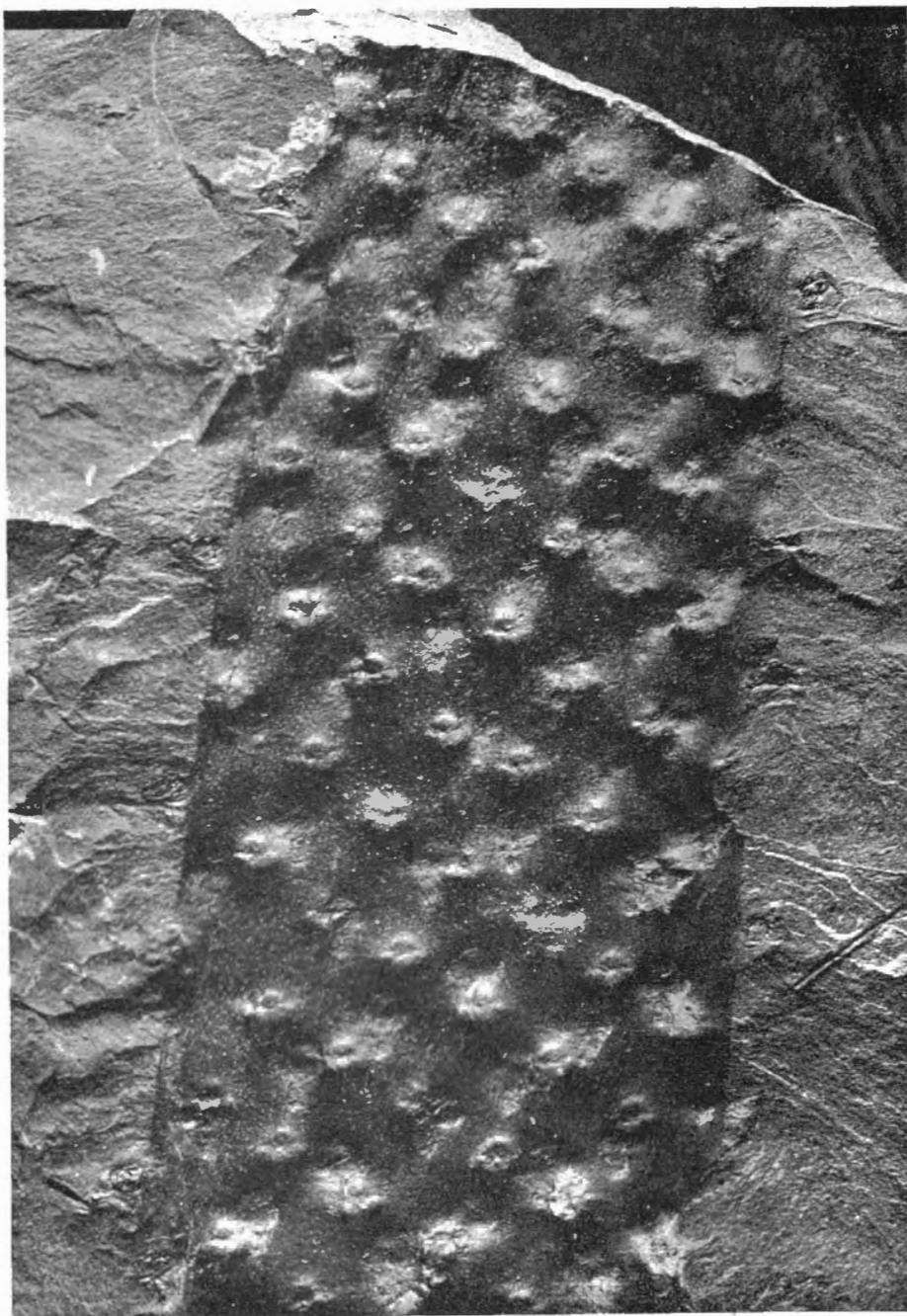


FIG. 12. — Portion du rameau fructifié représenté dans la figure 11.  
A l'extrémité supérieure droite, un microsporange? La base de ce sporange est fortement aplatie et présente un creux s'emboîtant dans la convexité présentée par la base de la sporophylle.  $\times 3$ .

l'insertion du sporange, elle se recourbe brusquement vers le haut. Cette disposition, tout en assurant une dispersion facile des spores — à cause précisément de l'angle très ouvert que forme la sporophylle avec la tige — serait de nature à assurer au sporange une certaine protection.

Sur toute la longueur de l'échantillon, qui mesure près de 9 cm., on ne distingue aucune trace d'insertion de feuilles végétatives. Les sporanges insérés tout le long des bords de l'échantillon sont espacés en moyenne de 6 à 7 mm., écartement en accord avec la distance séparant deux cicatrices foliaires en hauteur. Les cicatrices foliaires sont disposées suivant le mode spiral; alternant dans les spires, elles occupent les sommets de losanges plus ou moins déformés. L'ornementation de l'écorce interfoliaire, aux mailles rhomboïdales très étroites, est très caractéristique et identique à celle de l'écorce de *Pinakodendron Ohmanni*.

Cet échantillon, extrêmement remarquable, montre que contrairement à l'opinion émise par Kidston (1911) et reprise par MM. Cambier et Renier (1912), à savoir que la fructification de *Pinakodendron Ohmanni* est du même type que celle de *Lycopodium Selago*, où l'on rencontre un mélange irrégulier et constant de sporophylles et de feuilles végétatives, ne différant que par la présence ou l'absence de sporange, la fructification de *Pinakodendron Ohmanni* montre une alternance régulière de zones sporangifères et de zones stériles, ainsi que cela se présente couramment chez *Isoetes* <sup>(1)</sup> et exceptionnellement chez certaines *Selaginelles* <sup>(2)</sup>, telles que *S. Wallichii*, *S. oregana*, où la région médiane est souvent stérile.

Cette alternance de zones fertiles et de zones stériles marque un progrès très net sur le mélange irrégulier et constant de zones sporangifères et de zones stériles rencontré chez *Lycopodium Selago*. Cette évolution conduit certainement à la spécialisation strobilaire.

D'ailleurs, en examinant les échantillons fructifiés présentés par Kidston (1911) et figurés dans sa planche XXIV, on constate qu'aucun spécimen ne montre un mélange irrégulier de sporophylles et de feuilles végétatives. En effet, la figure 6 représente un échantillon où la partie supérieure, longue de plus de 3 cm.

---

<sup>(1)</sup> HIRMER (*Handbuch der Paläobotanik*, 1927) signale, à propos d'*Isoetes* : « Dass bei *Isoetes* keine Blütenbildung auftritt, sondern Sporophylle und sterile Blätter periodisch abwechseln, ist wohl durch die Kürze der unverzweigten Achse bedingt. Im übrigen gibt es jedoch auch ausgesprochen baumförmige Typen, wie die paläozoischen *Pinakodendron* und *Omphalophloios*, bei denen gleichfalls keine Zusammenfassung der Sporophylle zu Blüten stattfand, sondern die Micro und Megasporophylle in wechselnder Folge mit den sterilen Blättern an den Asten der Krone getragen wurden ».

<sup>(2)</sup> MITCHELL, G., Contributions towards a knowledge of the Anatomy of the Genus *Selaginella*, Spr. Part V. The Strobilus. *Annals of Botany*, volume XXIV, 1910.

« In *S. helvetica*, *S. Wallichii*, *S. oregana*, and *S. flatellata*, all of which produce elongated cones, the sporophylls of the three latter being particularly crowded and numerous, the whole of the middle region is frequently sterile. »

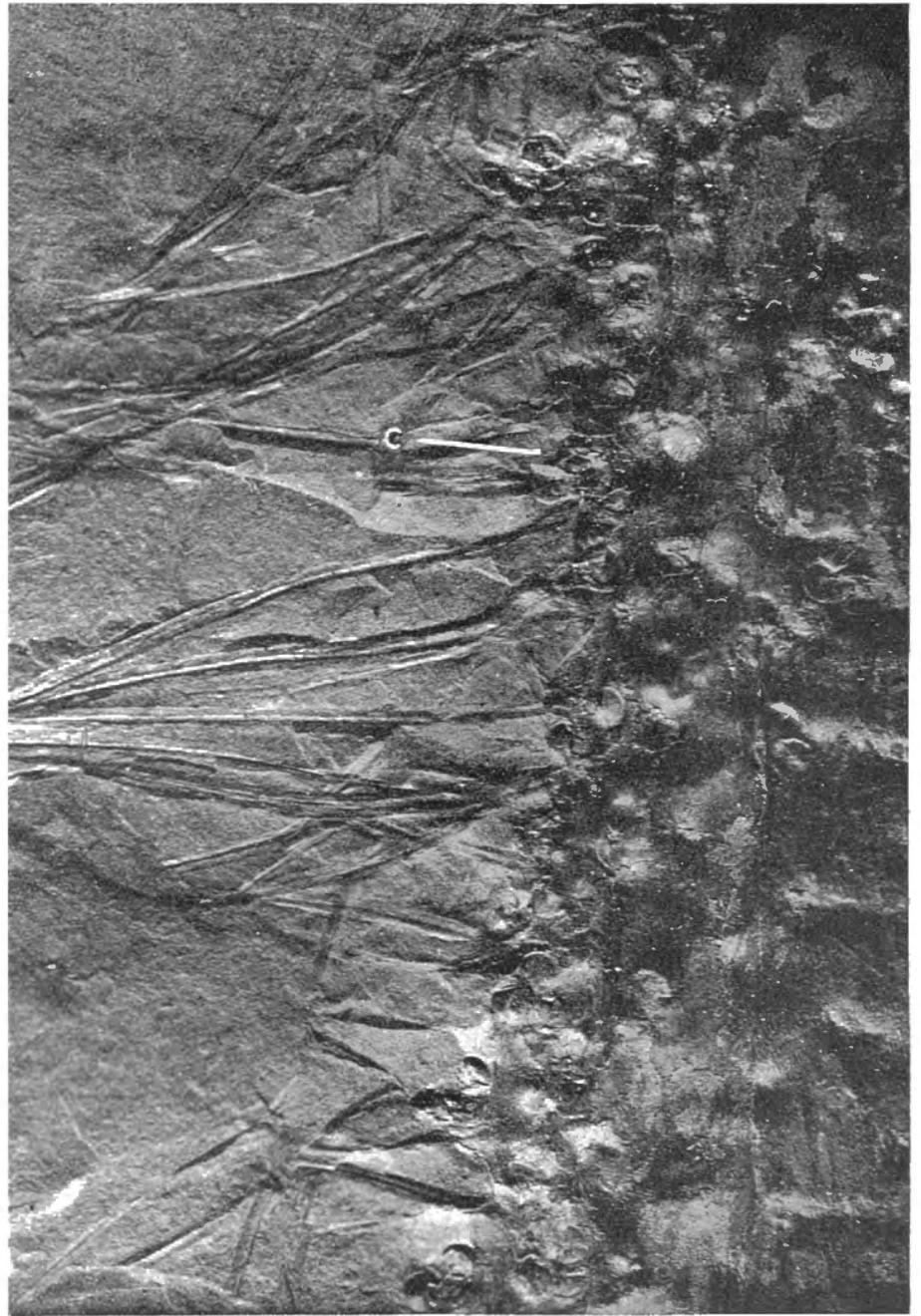
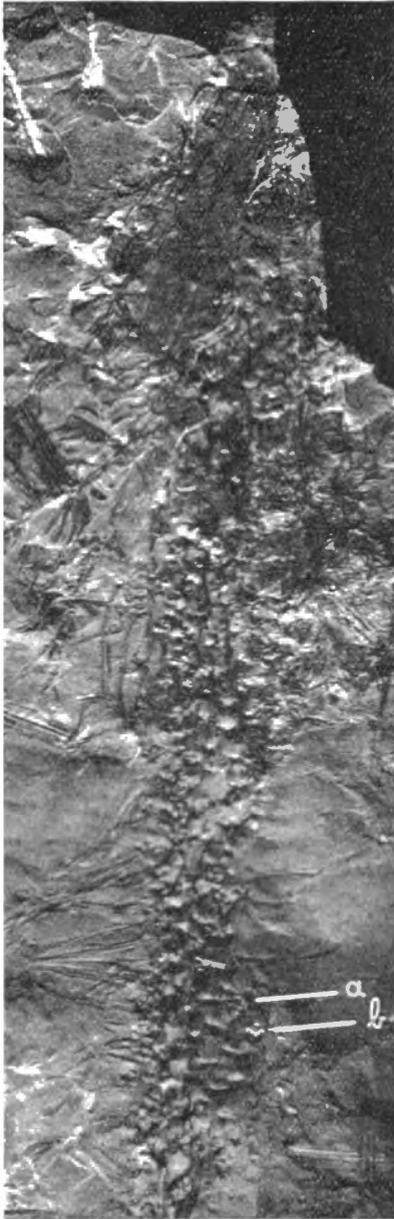


FIG. 13. — Rameau feuillé et fructifié. La partie tout à fait supérieure est stérile. En *a* et *b*, au-dessous de deux cicatrices, deux macrospores. Macrospores réparties sur tout le bord gauche de l'échantillon. Position décom-  
pante des sporophylles. × 1.

FIG. 14. — Portion du rameau représenté figure 13. En *C*, spore montrant la ride triradiale. Sporophylles décombantes à base largement épanouie. × 5.

est fertile et où la partie inférieure est stérile. De même, la figure 7 de la même planche montre un rameau fertile long d'environ 6 cm., large de  $\frac{1}{2}$  cm. et où l'on ne constate aucune trace d'insertion de feuilles végétatives. Les sporanges échelonnés le long du bord droit de l'échantillon sont espacés en moyenne de 5 mm. L'alternance de zones sporangifères et de zones stériles, de longueur variable, est donc également clairement indiquée par les échantillons figurés par Kidston.

Un autre exemple de l'alternance des zones sporangifères et des zones stériles est donné par l'échantillon représenté par les figures 13 et 14. Le rameau a une longueur de 14 cm. La position normale des spores sur la face supérieure des sporophylles ainsi que la position de deux tétrades immédiatement au-dessus des cicatrices foliaires (voir fig. 13a et b) indiquent clairement l'orientation de l'échantillon. La partie tout à fait supérieure du rameau est stérile. Les spores sont réparties tout à la fois le long des bords et sur la surface du rameau. La première tétrade supportée par une sporophylle est à environ 2 cm. du bord inférieur gauche. Elle repose sur la base élargie d'une sporophylle. D'autres suivent, toujours supportées par les sporophylles. Il est à remarquer que, d'une façon générale, les sporophylles ont une position légèrement décombante (fig. 14) et ont une base épanouie propre à l'insertion des sporanges. On ne distingue aucun microsporange. Les spores sont sphériques. Leur surface extérieure est légèrement bombée et finement granulée. Leur diamètre est d'environ 1 mm. Une spore, visible sur la figure 14, est vue par sa face supérieure. Elle présente une ride triradiale aux branches courbes qui occupe plus des  $\frac{2}{3}$  de la surface extérieure de la spore. Elle semble appartenir au groupe des spores du genre *Triletes Reinsch* tel que l'ont défini Bennie et Kidston (1885-1888).

Il résulte de l'examen qui vient d'être fait des spécimens fructifiés que la fructification de *Pinakodendron Ohmanni* se présente sous forme de zones sporangifères et de zones stériles alternantes, de grandeur très variable et probablement en accord avec le degré de développement du rameau. Il y a tout lieu de croire que cette alternance est régulière. La fructification de *Pinakodendron Ohmanni* serait dans ce cas comparable, à ce point de vue, à celle d'*Isoëtes*. Les feuilles végétatives et les sporophylles, bien que construites sur le même plan, présentent toutefois quelques différences. La base d'insertion des sporophylles est beaucoup plus large (parfois presque le double) que celle des feuilles végétatives et présente des accommodations à l'insertion telles que : élargissement en plate-forme, creusement, etc. Les feuilles végétatives ont une direction légèrement oblique vers le haut, alors que les sporophylles sont légèrement décombantes, ce qui tend à assurer aux spores une dissémination facile. Le cas où la sporophylle tourne brusquement vers le haut après l'insertion du sporange — dispositif protecteur — est encore unique et paraît être exceptionnel.

Eu égard aux matériaux connus à l'heure actuelle, il est difficile de se prononcer en ce qui concerne la longueur des feuilles végétatives et des sporo-

phylles. La longueur des plus grandes feuilles figurées ici atteint 16 mm.; Kidston (1911) en signale une — une sporophylle — atteignant 17<sup>mm</sup>5. Aucune jusqu'à présent n'a été trouvée en possession de son extrémité distale. Toutefois, étant donnée la largeur extrêmement petite de leur extrémité visible, on peut penser qu'elle étaient très près de leur sommet et qu'elles ne dépassaient pas 2 à 3 cm. de longueur.

Quant à la distribution des deux catégories de sporanges, il semble qu'il soit prématuré de se prononcer. Kidston (1911) montre dans la figure 9 de sa planche XXIV un microsporange (?) suivi immédiatement au-dessus de deux macrosporanges. D'autre part, le microsporange (?) représenté ici figure 12 du texte occupe une position supérieure aux macrosporanges. Comme on le voit, il est difficile de se faire une idée de la distribution des sporanges. Il faut attendre la découverte de nouveaux spécimens pour pouvoir se prononcer.

#### V. — LA QUESTION LIGULAIRE

Avant d'examiner la question de l'existence de la ligule, il est nécessaire de dire quelques mots sur l'identité des *Cyclostigma* et des *Pinakodendron* reconnue par MM. Cambier et Renier (1912).

Après avoir établi la similitude des « caractères des axes », de la forme des feuilles « uninerviées, aciculaires, à base élargie ou spatulée », les auteurs ajoutent, après la comparaison des fructifications, que « la fructification de *Pinakodendron Ohmanni* et celle de *Cyclostigma kiltorkense* présentent donc les plus frappantes analogies ». Or, les auteurs ont basé leur comparaison sur l'étude très incomplète faite par Schimper (70) des sporophylles du strobile de *Cyclostigma kiltorkense*, qu'il a désigné sous le nom de *Lepidostrobus Bailyanus*. En effet, Schimper n'a figuré que deux sporophylles isolées, alors qu'il parle « de ce singulier strobile » ressemblant « à une plante de notre *Isoëtes lacustris* ».

Quoi qu'il en soit, le vœu formulé par Schimper de voir « un examen détaillé des nombreux débris de ce strobile conservés dans la collection de la Commission géologique à Dublin » est réalisé.

Johnson (1913 et 1914) a donné de nombreux détails avec figures à l'appui sur la fructification de *Bothrodendron (Cyclostigma) kiltorkense*. Elle avait la forme d'un cône court, terminal et pédonculé <sup>(1)</sup> La fructification était hétérosporee, les mégaspores étant situées sur les sporophylles inférieures, les microspores

(1) JOHNSON, *Bothrodendron kiltorkense*, its Stigmara and Cone, *Scient. Proc. Roy. Dublin Soc.*, N. S. XIV, n° 13. « The cone of *Bothrodendron kiltorkense* is short, terminal. The illustration in pl. XVI, fig. 2, shows that the cone was not a deciduous sessile one leaving a *Ulodendroid* scar, as restorations in other species of the genus have shown it, but that it was borne on a well-developed stalk which shows the...

sur les sporophylles supérieures (1). Ce strobile avait une structure très différente de celle de *Lycopodium* et tout spécialement de celle de *Lycopodium Selago* (2).

Les sporophylles uninerviées pouvaient atteindre une longueur de 20 cm. Privées de leur extrémité proximale fertile, elles apparaissaient comme des feuilles ordinaires. La portion distale des sporophylles était relevée vers le haut (3). Les macrospores, dont le nombre était variable dans chaque macrosporange, — 10 à 20, — étaient réparties en deux rangées de chaque côté de la nervure médiane (4).

Ainsi que l'avait fait Schimper, Johnson rapproche implicitement la sporophylle de *Bothrodendron (Cyclostigma) kiltorkense* de celle de *Isoëtes lacustris* (5).

Étant donné ce mode de fructification de *Bothrodendron (Cyclostigma) kiltorkense*, peut-on encore admettre avec MM. Cambier et Renier l'identité des *Cyclostigma* et des *Pinakodendron*? Je ne le pense pas. Alors que la fructification de *Pinakodendron Ohmanni* ne se présente pas sous forme de cône, celle de *Cyclostigma kiltorkense* est strobilaire et en ce sens plus évoluée. Les sporophylles de *Pinakodendron Ohmanni* mesurent 2 à 3 cm. au maximum, celles de *Cyclostigma kiltorkense* atteignent jusqu'à 20 cm. Alors que les macrosporangies de *Cyclostigma kiltorkense* sont multispores, — jusqu'à 20 macrospores dans chaque macrosporange, — ceux de *Pinakodendron Ohmanni* ne renferment que 4 macrospores groupées en tétrades. Ceci posé, revenons à l'examen de la question ligulaire.

Kidston (1911) donne un essai d'explication de la structure des cicatrices triangulaires figurées par Weiss (1893). Pour lui, « la partie inférieure en forme de bouclier est la cicatrice propre de la feuille et les cicatricules placées au-dessus peuvent être ce qu'on appelle les cavités de la ligule. En dehors de cette explication d'une telle structure, la cicatrice foliaire est fort difficile à comprendre ».

MM. Cambier et Renier (1912) sont d'un avis opposé : « Il nous paraît impos-

(1) The cone is heterosporous like that of *Lepidostrobus*. The lower sporophylls are female, and each bears a large sessile megasporangium containing numerous megaspores. The upper sporophylls are male.

(2) The cone of *B. kiltorkense* is a highly specialized structure, more differentiated than the strobilus of *Lycopodium*, and especially than that of *L. Selago*.

(3) The sporophylls consist of a broadened fertile proximal portion lying horizontally at right angles to the axis of the cone, and an upturned filamentous or awl-shaped distal portion similar to the ordinary vegetative leaf.

(4) The spores are found more or less in two rows on each side of the midrib, from ten to twenty in number in each sporophyll.

(5) JOHNSON, *loc. cit.* : « The presence of so many megaspores in the one megasporangium in *B. kiltorkense* is interesting, and adds to the likeness first noted by Schimper of the Kiltorcan sporophyll to that of *Isoetes* ».

sible de nous rallier à l'hypothèse suggérée par Kidston et de considérer comme ligulaires les cicatricules figurées sur les dessins de *Pinakodendron Ohmanni* publiés par Weiss ». Pour ces auteurs, « la cicatrice signalée par Weiss au bas de la cicatrice triangulaire de *Pinakodendron Ohmanni* doit être considérée comme une déformation concomitante de l'exagération de la concavité de la cicatrice elliptique ».

Bref, MM. Cambier et Renier classent *Pinakodendron* parmi les *Eligulées*. « *Cyclostigma* et *Pinakodendron* présentent, en effet, ce caractère différentiel de ne jamais posséder de cicatrice ligulaire. Il y aurait évidemment intérêt à distinguer parmi les *Lycopodiniées* fossiles entre *Ligulées* et *Eligulées*, afin de rendre plus frappante la comparaison avec les représentants actuels. *Pinakodendron* serait une forme particulièrement intéressante. Elle était hétérosporee, tandis que les *Eligulées* actuelles sont toutes homosporées ».

MM. Cambier et Renier basent leur opinion sur les arguments suivants : 1° l'absence de cavité ligulaire; 2° le rapprochement établi par les auteurs de la fructification de *Pinakodendron Ohmanni* avec celle de *Lycopodium Selago*. Ils écrivent en effet ceci : « Certes, l'existence d'une ligule n'implique pas nécessairement celle d'une cicatrice ligulaire. A cet égard, l'analogie des *Cyclostigma kiltorkense* fertiles et de *Isoetes lacustris*, signalée par Schimper, est bien de nature à nous rendre prudents. Mais il n'en est pas moins vrai que c'est toujours *Lycopodium Selago* qui a servi de point de comparaison, et pour la fructification de *Pinakodendron Ohmanni*, et pour les particularités de disposition des cicatrices foliaires de *Cyclostigma kiltorkense*. »

En résumé, c'est uniquement sur le mode de fructification que *Pinakodendron Ohmanni* est rapproché de *Lycopodium Selago* et considéré comme une *Lycopodiniée eligulée*.

D'après Kidston (1911), Cambier et Renier (1912), la fructification de *Pinakodendron Ohmanni* est un représentant typique de la condition « Selago ». Voici comment Bower (1908) la définit : « In all known Lycopodinous types a sterile leafy region, of greater or less extent, precedes the fertile region in the life of the individual plant. In many species of *Lycopodium*, and especially in those which have the vegetative and fertile region less clearly differentiated, the initial vegetative stage is soon closed by the appearance of sporangia in the axils of the leaves; but alternate fertile and sterile zones, merging into one another imperceptibly as regards form, succeed one another at irregular intervals throughout the upper region of the plant. This may be styled the Selago condition, as it is sun conspicuously in *Lycopodium Selago* ».

Toutefois, si *Lycopodium Selago* est considéré comme le représentant typique de la « condition Selago », d'autres *Lycopodiniées* présentent la même condition et notamment *Isoetes*. Bower signale à ce sujet : « the nature plant of *Isoetes* is virtually of the Selago type : it bears fertile and sterile leaves intermixed..., the whole plant may be regarded as a strobilus, imperfectly differen-

tiated, as in the *Selago* type, into fertile parts and parts sterile by abortion or by complete suppression... It is thus seen that in the distribution of its sporangia *Isoetes* shows a condition similaire to that of *Lycopodium Selago* ». Plus loin Bower signale encore : « The leaves (d'*Isoetes*) may be either sterile or fertile, and in some species there is a difference in size, the sterile leaves being the smaller. Where the leaf is fertile the large cake-like sporangium lies in a depression of the leaf-surface, between the ligule and the leaf-base, that region being elongated to accomodate it : in the sterile leaves it is shorter ». Plus loin encore : « The ligulate series, which includes the most of the fossil genera and the modern *Selaginella* and *Isoetes*, has a rule more definite heterosporous strobili, though the « *Selago* » condition is again seen in *Isoetes* ».

M. Mitchell (1910), dans son étude du strobile du genre *Selaginella*, est appelée à faire des rapprochements curieux. Après avoir étudié la morphologie des cônes chez plusieurs espèces de *Selaginella*, elle dit : « this alternation of sterile and fertile zones in the four species quoted suggests the condition normally occuring in the more *Lycopodiaceae*. In *Selaginella helvetica*, *S. Wallichii*, *S. oregana*, and *S. flabellata*, all of wich produce elongated cones, the sporophylls of the three latter being particularly crowded and numerous, the whole of the middle region is frequently sterile (cf. *Lycopodium Selago*) ».

Il est donc bien établi que la condition « *Selago* » n'est pas exclusive à *Lycopodium Selago*, type isosporé et éligulé, mais se rencontre également chez d'autres types hétérosporés et ligulés, et tout spécialement chez *Isoetes*, d'une façon courante, et exceptionnellement chez quelques *Selaginelles*. A noter également que la condition « *Selago* » de la fructification d'*Isoetes* a été signalée par Hirmer (1927). Ce fait de conclure à l'absence de ligule chez *Pinakodendron* en se basant sur la condition « *Selago* » de la fructification ne se justifie donc pas. D'ailleurs, tous les faits établis à propos de la fructification de *Pinakodendron Ohmanni* montrent qu'il ne peut y avoir de rapports entre *Pinakodendron Ohmanni* et *Lycopodium Selago*. En effet, la fructification de *Lycopodium Selago* est isosporée, celle de *Pinakodendron Ohmanni* est hétérosporée. Chez *Lycopodium Selago* il y a un mélange irrégulier de sporophylles et de feuilles végétatives; chez *Pinakodendron Ohmanni* on observe une alternance régulière de zones sporangifères et de zones stériles, ce qui conduit à la spécialisation strobilaire.

Au contraire, tout dans la structure de la fructification rapproche *Pinakodendron* des *Lycopodiniées* hétérosporées ligulées : l'hétérosporie, comme chez les *Isoetes* et les *Selaginelles*; l'alternance régulière des zones fertiles et stériles, comme chez *Isoetes* et certaines *Selaginelles*; le nombre de spores, groupées par 4, comme chez les *Selaginelles* et *Bothrodendron*.

Il faut d'ailleurs faire remarquer que dans les strobiles des *Lépidophytes* (pour autant qu'on les connaisse) la ligule de la sporophylle est insérée sur celle-ci très loin de l'axe du strobile et au-dessus du sporange et que, fait général chez

les *Lycopodiniées* ligulées récentes (*Isoëtes* et *Selaginelles*), même pour les feuilles stériles, la ligule est insérée à une certaine distance de l'axe <sup>(1)</sup>.

Comme tous les caractères de fructification rapprochent *Pinakodendron* des *Lycopodiniées* ligulées récentes, on pourrait concevoir que chez *Pinakodendron* la ligule occupait, tant celle des feuilles végétatives que celle des sporophylles, une position identique à celle qu'elle occupe chez *Isoëtes* et chez *Selaginelle*. Dans ces conditions on conçoit facilement que la fossilisation n'ait laissé aucune trace de cavité ligulaire ou de la ligule elle-même. D'ailleurs, c'est à cause de la sclérisation des tissus corticaux périphériques chez les *Lépidodendroïdes* que la base de la feuille pénètre profondément dans ces tissus périphériques de manière à pouvoir assurer des échanges osmotiques suffisants avec les tissus parenchymateux de l'écorce très profondément modifiés. C'est la transformation de ces tissus qui entraîne l'extension de la surface en contact de la feuille à sa base avec les tissus parenchymateux corticaux. La position de la ligule, même en dehors du « coussinet » foliaire, est la preuve de cette extension, la position de la ligule sur la sporophylle montrant la disposition primitive de type *Sélaginelloïde* dont la spécialisation de la feuille végétative s'est si profondément différenciée chez les *Lépidodendroïdes*.

Quoi qu'il en soit, il résulte de cet exposé que :

1° De nombreux arguments tendent à faire croire que *Pinakodendron* était ligulé comme les *Lycopodiniées* hétérosporées actuelles, ainsi que le suggère Hirmer <sup>(2)</sup>;

2° Il est prudent, en l'état actuel de nos connaissances, de ne pas se prononcer.

La preuve absolue de l'existence de la ligule ne pourra être apportée, semble-t-il, que par l'examen des échantillons à structure conservée.

---

<sup>(1)</sup> HIRMER, *Handbuch der Paläobotanik*, 1927 : « ... dass schon bei den Lepidophyten-Blütenzapfen, soweit sie bekannt sind, die Ligula der Sporophylle sehr weit von der Zapfenachse ab und über das Sporangium hinaus am Sporophylle hochgerückt ist; und für die rezenten ligulaten *Lycopodiales* (*Selaginella* und *Isoetes*) gilt ganz allgemein, dass die Ligula auch den sterilen Blättern erst in einem gewissen Abstand von der Sprossachse eingesetzt ist ».

Voir aussi MITCHELL, Contributions towards a knowledge of the Anatomy of the Genus *Selaginella*, Spr. Part V. The strobilus. *Annals of Botany*, volume XXIV, 1910. — HARVEY-GIBSON, Contributions towards a knowledge of the Anatomy of the Genus *Selaginella*. Spr. Part II. The ligule. *Annals of Botany*, volume X, 1896.

<sup>(2)</sup> HIRMER, *Handbuch der Paläobotanik*, 1927, p. 308 : « Es ist daher nicht ausgeschlossen, dass manche der im folgenden zu besprechenden Form (il s'agit notamment des *Cyclostigma* et des *Pinakodendron*) ligulat waren, nur dass ihre Ligula eben gegebenen Falles nicht dem Blattpolster (bezw. wo dieses fehlt, der ihm entsprechenden Partie) am Spross eingesenkt war, sondern dem Blatt selbst und so der Beobachtung bisher nicht zugänglich war ».

## VI. — POSITION SYSTÉMATIQUE

Il est extrêmement difficile, à l'heure actuelle, d'assigner à *Pinakodendron* une position systématique certaine. Tout ce que l'on peut faire pour le moment, sans crainte d'erreur, c'est établir des rapprochements entre *Pinakodendron* et les autres types de *Lycopodinées* récentes et fossiles.

La disposition verticillée et spiralee, se ramenant facilement l'une à l'autre, des cicatrices foliaires de *Pinakodendron* le rapproche des *Lycopodium*, dont il s'éloigne par l'hétérosporie de la fructification et par l'alternance régulière des zones fertiles et stériles. Bien que, comme pour *Isoetes*, la fructification de *Pinakodendron* ne forme pas de strobile, mais bien des régions sporangifères et des régions stériles alternantes périodiquement, *Pinakodendron* diffère d'*Isoetes* par le nombre de macrospores (4) du macrosporange et par le manque évident de dispositif de protection du sporange. Avec les *Sélaginelles*, *Pinakodendron* a peu de caractères communs, si ce n'est le même nombre de macrospores dans le macrosporange et, exceptionnellement chez quelques espèces de *Sélaginelles*, une alternance de zones sporangifères et de zones stériles.

*Pinakodendron* présente encore des traits communs d'organisation avec quelques *Lycopodinées* fossiles.

Les cicatrices foliaires de *Pinakodendron* montrent certainement des analogies avec celles d'autres types fossiles et notamment avec *Asolanus camptotaenia* — certains *Asolanus* auraient même été décrits comme *Pinakodendron* — et avec *Cyclostigma kiltorkense*; toutefois, on a vu que *Pinakodendron* se différencie de *Cyclostigma* par l'absence de fructification strobilaire et par la réduction du nombre de macrospores contenues dans le macrosporange.

*Omphalophloios* et *Pinakodendron* ont en commun l'absence de cavité ligulaire, l'hétérosporie de la fructification et l'alternance périodique des zones stériles et des zones sporangifères. Il est à remarquer que si les cicatrices foliaires de ces deux types ne sont pas sans analogie, dans le cas tout au moins où les cicatrices foliaires de *Pinakodendron* ont une forme elliptico-triangulaire et où elles ressemblent à celles figurées par Weiss, d'une façon générale elles sont faciles à distinguer.

La tétrade unique de macrospores est particulièrement intéressante et s'observe également chez *Bothrodendron mundun* Williamson. Toutefois, *Pinakodendron Ohmanni* se distingue de *Bothrodendron mundun* par l'absence de cavité ligulaire et de groupement strobilaire des sporophylles, ainsi que par la disposition légèrement décombante des sporophylles, propre à une large dissémination, alors que le sporange de *Bothrodendron mundun* est très bien protégé par la lame de la sporophylle se relevant brusquement vers le haut, immédiatement après l'insertion du sporange.

Les sporanges à quatre spores ont également été rencontrés chez *Selaginellites primaevus* Goldenberg, une *Lycopodinée* fossile herbacée dont la fructification est du type strobilaire. Faute de documents, il n'est pas possible de pousser plus loin la comparaison entre *Pinakodendron* et les autres types de *Lycopodonnées* fossiles et récentes.

On voit, à la suite de tous ces rapprochements, et ainsi qu'il a déjà été indiqué plus haut, qu'il est particulièrement difficile de déterminer la position systématique de *Pinakodendron*, type assez évolué eu égard à son hétérosporie et principalement au nombre de macrospores du macrosporange.

Il semble toutefois que ce soit avec *Omphalophloios* que *Pinakodendron* présenterait le plus d'affinités, du moins en ce qui concerne la fructification, puisque, outre les caractères communs signalés ci-dessus, il faut ajouter que d'après MM. Cambier et Renier, un des échantillons d'*Omphalophloios* montrerait dans un sporange quatre grosses macrospores groupées en tétrade.

De nouvelles recherches sont donc nécessaires; elles devront tenir compte des rapports établis entre *Pinakodendron* et les autres types de *Lycopodonnées* fossiles. *Pinakodendron*, *Omphalophloios*, *Asolanus* et *Cyclostigma* constitueraient des divisions d'un même groupe : les *Cyclostigmatacées*, dont les caractères seraient : *Lycopodonnées* arborescentes, absence de cavité ligulaire, cicatrices foliaires à cicatricule plus ou moins centrale, fructification hétérospore avec ou sans strobile. Les caractères distinctifs seraient basés à la fois sur la forme des cicatrices foliaires et sur les caractères de la fructification?

Ceci doit être considéré plutôt comme un problème à résoudre. C'est cette recherche que je compte poursuivre et dont les résultats pourraient offrir un intérêt à la fois morphologique et systématique.

## VII. — SOMMAIRE

*Pinakodendron Ohmanni* appartient aux *Lycopodes* arborescents; toutefois le diamètre des plus gros axes que j'aie pu observer ne dépassait pas 10 cm.

L'écorce, finement réticulée, présente des ornements variables; tantôt les mailles du réseau sont rhomboïdales et régulières, tantôt subcarrées et irrégulières; les gerçures, plus ou moins nombreuses et plus ou moins flexueuses, peuvent se superposer au réseau primitif. Les cicatrices foliaires, circulaires, ovales, elliptiques ou triangulaires, de taille très petite, — en moyenne 1 mm. de hauteur, — insérées au milieu de plages foliaires plus ou moins définies, disposées le plus souvent suivant le mode spiral, présentent une cicatricule ponctiforme — trace du faisceau foliaire — située un peu au-dessus du milieu de la cicatrice. La cavité ligulaire n'a pu, jusqu'à présent, être observée d'une façon convaincante, bien que de nombreux arguments semblent être en faveur de la présence d'une ligule. La distance séparant les cicatrices foliaires augmente avec le degré de développement des rameaux.

Les feuilles végétatives et les sporophylles sont construites sur le même plan : uninerviées, se rétrécissant très brusquement au delà de la base élargie. Toutes celles trouvées jusqu'à présent étaient privées de leur extrémité distale. Les plus grandes, incomplètes, atteignent 17<sup>mm</sup>5. Il semble que les feuilles ne dépassaient pas 2 à 3 cm. Les sporophylles se différencient des feuilles végétatives par une base plus large présentant des spécialisations en accord avec l'insertion du sporange. Les sporophylles sont en général décombantes, tandis que les feuilles végétatives sont dirigées obliquement vers le haut.

La fructification est hétérospore. Les macrosporanges et les microsporanges sont connus; ils diffèrent surtout par leurs dimensions. Les macrosporanges renferment une seule tétrade de spores, de forme circulaire ou ovale et de 1 mm. environ de diamètre. Il n'y a pas formation de strobile, mais alternance de zones sporangifères et de zones stériles.

Bien que montrant certaines analogies frappantes avec d'autres types de *Lycopodiniées* fossiles et récentes, il n'est pas possible, en l'état actuel de nos connaissances, d'établir d'une façon certaine la position systématique de *Pinakodendron*.

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

N. B. — Les renvois du texte sont rédigés comme suit :

1° Le nom de l'auteur;

2° Les deux derniers chiffres du millésime de l'année de publication.

- BENNIE et KIDSTON (1885-1888), *On the occurrence of spores in the Carboniferous Formation of Scotland*. (Proc. of the Roy. Phys. Soc. of Edinburgh, vol. IX, 1885-1888.)
- BOWER, F. O., 1908, *The origin of a Land Flora*. London, Macmillan and Co.
- CAMBIER, R. et RENIER, A., 1909, *Observations sur les Pinakodendron E. WEISS*. (Comptes rendus Acad. Sciences, 13 décembre.)
- 1910<sup>a</sup>, *Observations sur les Pinakodendron E. WEISS*. (Ann. Soc. Géol. de Belgique, XXXVII B, 105 III.)
- 1910<sup>b</sup>, In RENIER, A. Documents...
- DELTENRE, H., 1908, *Les empreintes végétales du toit des couches de houille*. (Ann. Soc. Géol. de Belgique, XXXV.)
- 1910, in RENIER, A. Documents...
- FEISMANTHEL, 1890, *Geological and Palaeontological Relation of the Coal and Plant-bearing Beds of Palaeozoic and Mesozoic Age in Eastern Australia and Tasmania...* (Mem. Geol. Survéy New South Wales Paleont. n° 3.)
- HARVEY-GIBSON, 1896, *Contributions towards a knowledge of the Anatomy of the Genus Selaginella*, Spr. Part II. The ligule. (*Annals of Botany*, vol. X.)
- HIRMER, M., 1927, *Handbuch der Paläobotanik*. München und Berlin.
- JONGMANS, W. J., 1913, *Fossilium Catalogus* II. Plantae Ps. I. Lycopodiales, S. 21-27, 28-29, Berlin.
- JOHNSON, T., 1913, *On Bothrodendron kiltorkense* Haughton sp. (Scient. Proc. Roy. Dublin, Soc. N. S. XIII, n° 34.)
- 1914, *Bothrodendron kiltorkense, ist Stigmaria and Cone*. (Ibidem, N. S. XIV, n° 13.)
- KIDSTON, R., 1903, *The fossil plants of the Carboniferous Rocks of Canonbie*. (Trans. Roy. Soc. Edinburgh, XL, n° 31.)
- 1911, *Les végétaux houillers recueillis dans le Hainaut belge et se trouvant dans les collections du Musée royal d'Histoire naturelle, à Bruxelles*. (Mém. Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, IV.)
- MITCHELL, G., 1910, *Contributions towards a knowledge of the Anatomy of the Genus Selaginella*, Spr. Part V. The Strobilus. (*Annals of Botany*, vol. XXIV.)

- RENIER, A., 1910<sup>b</sup>, *Documents pour l'étude de la Paléontologie du terrain houiller*. Liège-Vaillant Carmanne, Soc. an.
- RENIER, A. et CAMBIER, R., 1912, *Observations sur Cyclostigma (Pinakodendron) Maccnochiei* Kidston sp. et *Omphalophloios anglicus* Sternberg sp. (Ann. Soc. Géol. de Belgique. Mém. in-4°, 1911-1912.)
- SCHIMPER, W., 1870, *Traité de Paléontologie végétale* II. Paris, J.-B. BAILLIÈRE et Fils.
- SCOTT, H., 1909, *Studies in Fossil Botany*. London, ADAM and CHARLES BLACK. Second edition.
- WEISS, E., 1893, *Die Sigillarien der preussischen Steinkohlen und Rothliegenden-Gebiete* II. *Die gruppe der Subsigillarien*. (Abhand. Kön. Preuss. geol. Landesanst. Neue folge II.)



# PLANCHE I

## EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Bord d'un échantillon agrandi 10 fois montrant deux microsporanges insérés à la base des sporophylles légèrement décombantes.

La forme des microsporanges est tout a fait caractéristique.

L'ornementation de l'écorce est bien conservée, surtout dans la partie inférieure droite de la figure.

---



Rameau fructifié.  
Microsporange en place.

A. ROUSSEAU. — *Pinakodendron Ohmanni* Weiss.

PLANCHE II

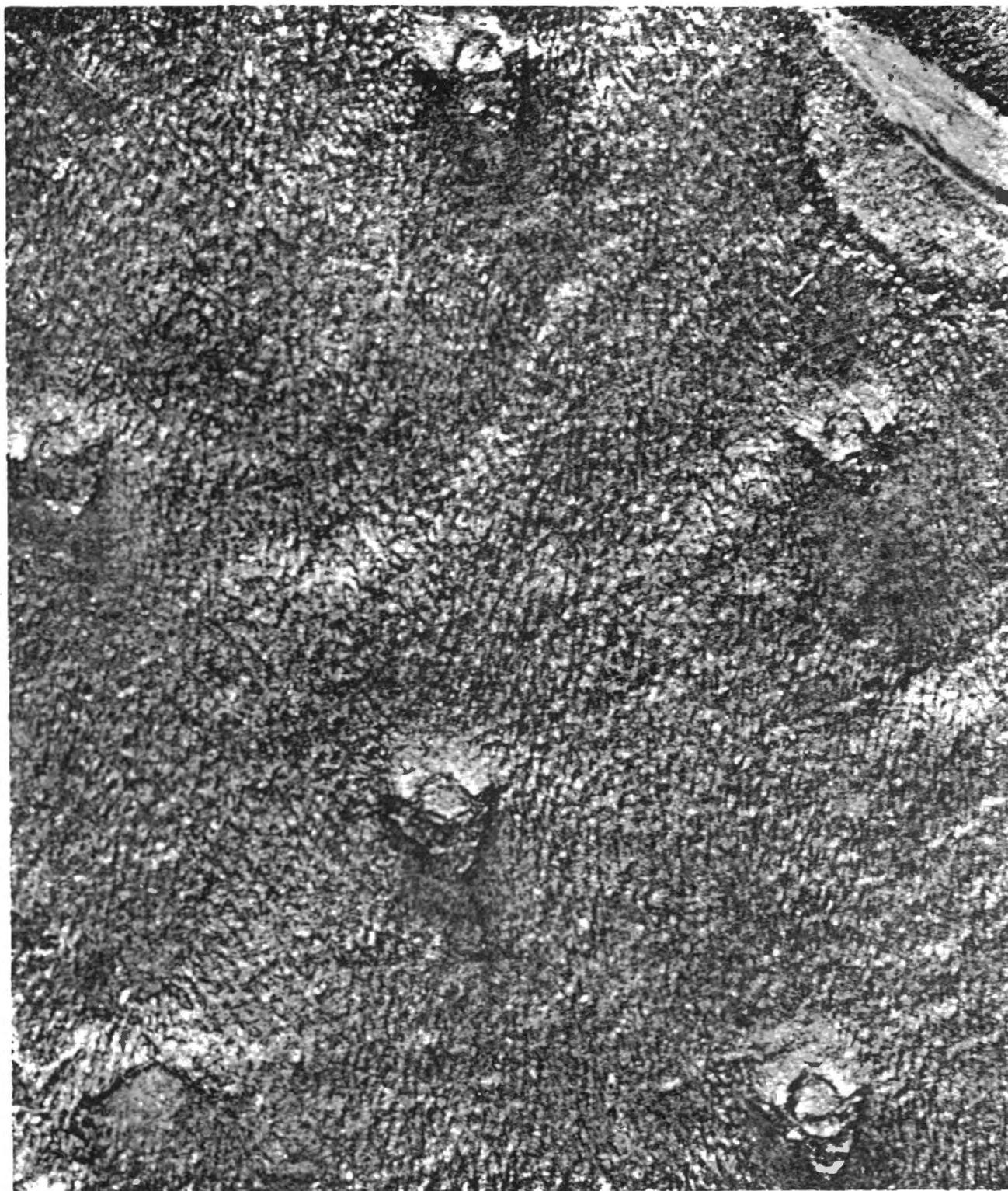
## EXPLICATION DE LA PLANCHE II

Portion du spécimen représenté figure 3, planche IV, agrandie 15 fois.

La forme elliptico-triangulaire des cicatrices foliaires est typique.

Les mailles subcarrées du réseau interfoliaire donnent à l'écorce un aspect gaufré caractéristique. Une carène se dessine sous les cicatrices foliaires.





Cicatrices foliaires.  
Ornementation de l'écorce.

A. ROUSSEAU. — *Pinakodendron Ohmanni* Weiss.

PLANCHE III

### EXPLICATION DE LA PLANCHE III

Portion d'un échantillon agrandie 15 fois.

Les mailles du réseau interfoliaire sont rhomboïdales et régulières.

La partie supérieure de la cicatrice foliaire en forme de triangle surbaissé, bien visible sur la figure de la planche II, fait ici défaut.

Plages foliaires bien indiquées.

---



Cicatrices foliaires.  
Ornementation de l'écorce.

A. ROUSSEAU. — *Pinakodendron Ohmanni* Weiss.

PLANCHE IV

#### EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

Fig. 1. — Spécimen agrandi 2 fois montrant la forme et la disposition des cicatrices foliaires.

Fig. 2. — Rameau feuillé agrandi 3 fois. L'insertion des feuilles est bien visible dans la partie inférieure de la figure. La direction des feuilles est variable : légèrement décombante, normale à la tige ou oblique vers le haut.

Fig. 3. — Portion d'un échantillon agrandie 3 fois montrant la disposition des cicatrices foliaires, leur forme caractéristique et l'ornementation de l'écorce.

---



Fig. 1.  
Cicatrices foliaires.



Fig. 2.  
Rameau feuillé.

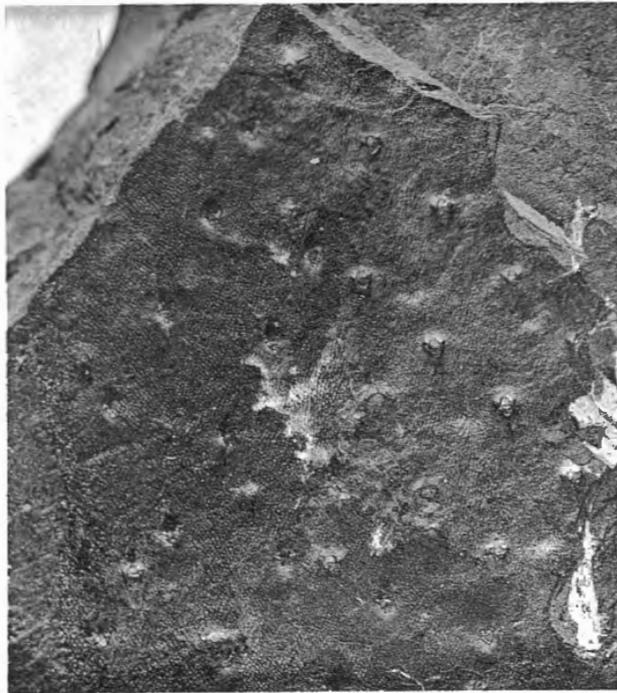


Fig. 3. — Cicatrices foliaires.