

Les naturalistes belges

53-8
octobre
1972

Publication mensuelle
publiée
avec le concours
du Ministère de
l'Éducation nationale
et de la Culture
française ainsi qu'avec
celui de la Fondation
universitaire



LES NATURALISTES BELGES

Association sans but lucratif. Av. J. Dubrucq 65. — 1020 Bruxelles

Conseil d'administration :

Président : M. G. MARLIER, chef de département à l'Institut royal des Sciences naturelles.

Vice-présidents : M. H. BRUGE, professeur ; M^{lle} P. VAN DEN BREEDE, professeur ; M. J. LAMBINON, professeur à l'Université de Liège.

Secrétaire et organisateur des excursions : M. L. DELVOSALLE, docteur en médecine, avenue des Mûres, 25. — 1180 Bruxelles. C.C.P. n° 24 02 97.

Trésorier : M^{lle} A.-M. LEROY, avenue Danis, 80 — 1650 BEERSEL.

Bibliothécaire : M^{lle} M. DE RIDDER, inspectrice.

Rédaction de la Revue : M. C. VANDEN BERGHEN, chargé de cours à l'Université de Louvain, av. Jean Dubrucq, 65. — 1020 Bruxelles.

Le comité de lecture est formé des membres du Conseil et de personnes invitées par celui-ci.

Protection de la Nature : M. M. COSSEY.

Section des Jeunes : Les membres de la Section sont des élèves des enseignements moyen, technique ou normal ou sont des jeunes gens âgés de 15 à 18 ans.

Secrétariat et adresse pour la correspondance : Les Naturalistes Belges, rue Vautier, 31, 1040 Bruxelles.

Local et bibliothèque, 31, rue Vautier, 1040 Bruxelles. — La bibliothèque est ouverte les deuxième et quatrième mercredis du mois, de 14 à 16 h ; les membres sont priés d'être porteurs de leur carte de membre. — Bibliothécaire : M^{lle} M. DE RIDDER.

Cotisations des membres de l'Association pour 1973 (C.C.P. 2822.28 des Naturalistes Belges, rue Vautier, 31 — 1040 Bruxelles) :

Avec le service de la Revue :

Belgique :

Adultes 200 F

Étudiants (ens. supérieur, moyen et normal), non rétribués ni subventionnés, âgés au max. de 26 ans 150 F

Allemagne fédérale, France, Italie, Luxembourg, Pays-Bas 200 F

Autres pays 225 F

Avec le service de 1 ou 2 numéros de la Revue : Juniors (enseignements moyen et normal) 50 F

Sans le service de la Revue : tous pays : personnes appartenant à la famille d'un membre adulte recevant la Revue et domiciliées sous son toit 25 F

Notes. — Les étudiants et les juniors sont priés de préciser l'établissement fréquenté, l'année d'études et leur âge.

Tout membre peut s'inscrire à notre section de mycologie ; il lui suffit de virer la somme de 50 F au C.C.P. 7935.94 du *Cercle de mycologie*, rue du Berceau, 34. — 1040 Bruxelles.

Pour les versements : C.C.P. n° 2822.28 Les Naturalistes belges
rue Vautier, 31 — 1040 Bruxelles

LES NATURALISTES BELGES

SOMMAIRE

AUQUIER (P.). Évolution anatomique et phylogénèse chez les plantes vasculaires	373
GHIOT (C.). Étude de la végétation et des sites de nidification du Bruant des roseaux <i>Emberiza schoeniclus</i> (Linné) dans une parcelle-témoin de la Réserve de Genk	421
VANDEN BERGHEM (C.). Initiation à l'étude de la végétation (suite)	438
<i>Bibliothèque</i>	447

Évolution anatomique et phylogénèse chez les plantes vasculaires

par Paul AUQUIER (*)

Introduction

“A mesure que les études anatomiques ont progressé, des liens sont apparus entre les espèces, montrant ainsi de plus en plus nettement leur unité structurale. On peut alors constater que les espèces ne sont, de fait, que des variantes de détail d'un type unique en voie d'évolution. C'est précisément l'ultime objet des études d'anatomie que de retracer les voies suivies par cette évolution. L'Anatomie végétale ne doit donc pas être un but en soi, il ne s'agit pas seulement d'une science descriptive, pas plus que les autres disciplines de la Botanique, comme la systématique par exemple. Il faut retrouver la phylogénie des espèces en recherchant l'enchaînement des caractères et ceci doit être le but suprême vers lequel doivent tendre tous les efforts de l'anatomiste.” (BOUREAU, 1954, p. 2).

La flore terrestre actuelle est constituée, d'une manière générale, par des groupes qui représentent des aboutissements de phylums, ayant souvent entre eux des affinités difficiles à saisir. La paléobotanique, d'une part, en étudiant les nombreux chaînons éteints, tend à retracer l'enchaînement réel de ces différents groupes. D'autre part, l'étude des espèces vivantes contribue elle aussi à mettre en évidence les relations précises de ces groupes en vue d'établir leur filiation.

(*) Université de Liège, Département de Botanique, Service de Botanique systématique et de Phytogéographie, Sart Tilman, B-4000 Liège.

Nous voudrions montrer ici toute l'importance des critères fournis par les éléments vasculaires, qui définissent les Trachéophytes, caractères que ces deux voies de recherches phylogéniques utilisent largement. Loin de s'opposer aux données tirées des organes reproducteurs, le critère anatomique se superpose généralement à celles-ci et les renforce souvent en apportant d'autres informations. Le thème développé ici sera de tenter une synthèse mettant en parallèle l'évolution suivie par la morphologie interne des plantes vasculaires par rapport à leur morphologie externe et à leur biologie.

L'anatomie végétale a trop souvent été considérée comme une science statique, essentiellement descriptive, alors qu'elle ne trouve en fait sa pleine justification et son plein essor que dans des études dynamiques, notamment d'ordre phylogénique. Sous cet angle, elle renforce d'ailleurs les thèses des néo-darwiniens, en montrant l'importance considérable prise par les niveaux d'organisation et les architectures dans les phénomènes vitaux.

Nous dresserons d'abord un schéma général de la classification des plantes vasculaires, qui constituera en quelque sorte la toile de fond des notions qui seront présentées par la suite. Nous rappellerons ensuite les principaux caractères du tissu vasculaire des Trachéophytes, en dégagant surtout l'évolution, ontogénique et phylogénique, des éléments ligneux et libériens (*). Nous terminerons en tentant de montrer comment les tendances évolutives se sont manifestées au sein des plantes vasculaires primitives et, partant de là, nous nous attarderons à quelques réflexions sur l'origine lointaine des Angiospermes actuels.

1. **Conspectus général de la classification des Trachéophytes**

Il est hors de propos de discuter ici des mérites ou des faiblesses des différents systèmes taxonomiques proposés pour les unités supérieures des Trachéophytes. Nous établirons simplement un conspectus, inspiré des synthèses plus ou moins récentes de ZIMMERMANN (1959), CRONQUIST, TAKHTAJAN & ZIMMERMANN (1966), BANKS (1968), LANJOUW (edit.) (1968), DUVIGNEAUD & VAN BOCKSTAL (1968) et BIERHORST (1971). On trouvera dans celles-ci des infor-

(*) Nous pourrions limiter cet exposé à certains aspects importants au point de vue phylogénique, une bonne synthèse relative à l'anatomie des bois des Spermatophytes ayant été publiée tout récemment, dans ce même bulletin, par HEIM (1971).

EMBRANCHEMENTS ET ÉVENTUELLEMENT ORDRES (*)
 SOUS-EMBRANCHEMENTS OU CLASSES

1. Rhyniophyta (= Psilophyta)	<i>Rhyniales</i> , <i>Zosterophyllales</i>		} C R Y P T O G A M E V															
2. Psilotophyta	Psilotales																	
3. Lycopodiophyta	<i>Asteroxylales</i> , Lycopodiales, <i>Protolpidodendrales</i> , Selaginellales, <i>Lepidodendrales</i> , Isoëtales																	
4. Equisetophyta (= Sphenophyta)	<i>Hyeniales</i> , <i>Pseudoborniales</i> , <i>Sphenophyllales</i> , Equisetales																	
5. Polypodiophyta (= Pteridophyta s. str., = Pterophyta)	<table border="0"> <tr> <td><i>Protopteridales</i></td> <td rowspan="4">}</td> <td rowspan="4">(Primofilices)</td> </tr> <tr> <td><i>Cladoxylales</i></td> </tr> <tr> <td><i>Coenopteridales</i></td> </tr> <tr> <td><i>Archaeopteridales</i></td> </tr> <tr> <td>Ophioglossales</td> <td rowspan="5">}</td> <td rowspan="5"> (« Fougères » actuelles)</td> </tr> <tr> <td>Marattiales</td> </tr> <tr> <td>Osmundales</td> </tr> <tr> <td>Filicales</td> </tr> <tr> <td>Marsileales</td> </tr> <tr> <td>Salviniales</td> <td></td> <td></td> </tr> </table>	<i>Protopteridales</i>		}	(Primofilices)	<i>Cladoxylales</i>	<i>Coenopteridales</i>	<i>Archaeopteridales</i>	Ophioglossales	}	(« Fougères » actuelles)	Marattiales	Osmundales	Filicales	Marsileales	Salviniales		
<i>Protopteridales</i>	}	(Primofilices)																
<i>Cladoxylales</i>																		
<i>Coenopteridales</i>																		
<i>Archaeopteridales</i>																		
Ophioglossales	}	(« Fougères » actuelles)																
Marattiales																		
Osmundales																		
Filicales																		
Marsileales																		
Salviniales																		
6. Pinophyta (= Gymnospermae)			} P H A N E R O G A M E S															
Subdiv. Cycadophytina	<i>Pteridospermales</i> <i>Caytoniales</i> Cycadales <i>Pentoxylales</i> <i>Bennettitales</i>																	
Subdiv. Pinophytina (= Coniferophytina)	Ginkgoales <i>Cordaitales</i> Pinales } (Conifères s. str.) Taxales }																	
Subdiv. Gnetales (= Chlamydospermae)	Gnetales Ephedrales Welwitschiales																	
7. Magnoliophyta (= Angiospermae)																		
Cl. Magnoliopsida (= Dicotyledonae) [nombreux ordres]																		
Cl. Liliopsida (= Monocotyledonae) [nombreux ordres]																		

(*) Les ordres connus uniquement à l'état fossile sont indiqués en caractères italiques.

mations complémentaires, ainsi qu'éventuellement des notes sur quelques groupes fossiles mal connus, que nous avons négligés.

La caractérisation détaillée de chacun des groupes des Trachéophytes sort du cadre de cette étude. Nous préciserons cependant, dans la clé dichotomique suivante, les traits saillants des différents groupes de Phanérogames s.l., auxquels nous ferons surtout allusion dans la suite de l'exposé.

1. Ovules enfermés dans un ovaire généralement surmonté d'un ou de plusieurs styles et stigmates collectant le pollen ; enveloppe florale, simple ou double, généralement présente ; double fécondation (embryon à $2n$ et albumen à $3n$ chromosomes), avec présence d'un tube pollinique (= siphonogamie) ; bois secondaire typiquement pourvu de vaisseaux

Magnoliophyta (= Angiospermae)

Ovules nus, directement accessibles au pollen, éventuellement enserrés par des enveloppes d'origine bractéale ou à tégument développant un pseudo-stigmate ; enveloppe florale absente ou rudimentaire ; fécondation simple ou très rarement double fécondation spéciale

[*Pinophyta*] 2

2. Ovules développant un tube micropylaire (« pseudo-stigmate ») d'origine tégumentaire ; bois secondaire pourvu de vaisseaux ; fécondation siphonogame

Gnetophytina (= Chlamydospermae)

Ovules dépourvus de tube micropylaire ; bois secondaire toujours dépourvu de vaisseaux 3

3. Macrosporophylles isolées ; fécondation vraisemblablement toujours (représentants presque tous fossiles) par anthérozoïdes ciliés (= zoïdogamie) 4

Macrosporophylles généralement réunies en « cônes » ou en « inflorescences » denses 6

4. Macrosporophylles réduites, en forme de pédicelle élargi à son sommet ; feuilles rubannées à flabelliformes

Ginkgoales

Macrosporophylles pennées ; groupes fossiles 5

5. Macrosporophylles à ovules de dimensions variables, non réunis en sores ; feuilles très découpées, semblables à des frondes de fougères

Pteridospermales

Macrosporophylles à ovules petits et réunis en sores ; feuilles pennées à palmées

Caytoniales

6. Macrosporophylles réunies en « cônes » ou « inflorescences » simples ; fécondation paraissant toujours zoïdogame 7

Macrosporophylles réunies en « cônes » ou « inflorescences » composées ; fécondation sans doute zoïdogame (Cordaitales) ou siphonogame . . . 9

7. Ovules densément insérés sur un réceptacle et entremêlés d'écailles fortement cutinisées à leur sommet ; feuilles pennées à entières ; groupe fossile

Bennettitales

Ovules non entremêlés d'écailles 8

8. Feuilles simples ; « inflorescences » ♀ ressemblant à celles de l'ordre précédent ; groupe fossile

Pentoxylales

Feuilles typiquement pennées, rarement entières (fossiles) ; inflorescences ♀ en cônes plus typiques, parfois très lâches

Cycadales

9. Sacs polliniques 3-6 ; inflorescences ♀ en grappes ; feuilles typiquement rubanées ; groupe fossile

Cordaïtales

Sacs polliniques 2 ; inflorescences ♀ en cônes ; feuilles aciculaires ou squamiformes 10

10. Cônes ♀ bien développés ; graines non arillées ; présence de canaux sécréteurs

Pinales

Cônes ♀ réduits ; graines arillées ; absence de canaux sécréteurs

Taxales

Signalons encore pour mémoire une notion chère à certains auteurs français, en particulier à EMBERGER. Il s'agit de la distinction, à côté des Gymnospermes sensu stricto et des Angiospermes, d'un groupe plus ou moins autonome des Préphanérogames, renfermant les *Pteridospermales*, les *Caytoniales*, les *Cycadales*, les *Cordaïtales* et les *Ginkgoales*.

Ceux-ci sont en fait des Gymnospermes au sens large qui disséminent des ovules et non des graines. Jusqu'en 1942 (EMBERGER), on assimilait les ovules des Préphanérogames à des graines. Rappelons que la graine est un organe qui se développe à partir d'un ovule fécondé et consécutivement à la fécondation. Après celle-ci, des transformations comportent toujours la mise en réserve de matériaux fournis par la plante-mère et la différenciation d'un tégument. Chez les Préphanérogames, les tissus (téguments et réserves) dans lesquels se développera l'embryon sont formés avant la fécondation ; celle-ci ne modifiera en rien cette architecture. Alors que consécutivement à la fécondation, un ovule de Phanérogame se transforme, on ne peut distinguer extérieurement l'ovule vierge d'un *Cycas* ou d'un *Ginkgo* d'un ovule fécondé, même lorsque celui-ci possède un embryon. Même si la fécondation de l'ovule des Préphanérogames est encore réalisée sur la plante-mère, il n'y a plus de relations effectives entre celle-ci et l'ovule fécondé, qui en est déjà séparé physiologiquement.

Les relations physiologiques entre gamétophyte et sporophyte rappellent donc celles des Ptéridophytes, par exemple celles des *Selaginellaceae*. Bien que cette distinction soit intéressante à souligner, la prise en considération d'un groupe autonome des Préphanérogames n'a rencontré qu'un succès très limité auprès des phylogénistes,

car elle accorde un poids taxonomique exagéré à un seul caractère face aux nombreux autres critères qu'il importe de prendre en considération ; elle risque de ce fait de masquer plus que de mettre en évidence des parentés réelles.

On peut d'autre part souligner que les Chlamydospermes diffèrent des autres Gymnospermes par leurs ovules captant le pollen par le tégument ovulaire qui se prolonge en un pseudo-stigmate. Les Chlamydospermes marquent ainsi, à ce point de vue, un palier évolutif intermédiaire entre les Gymnospermes typiques et les Angiospermes. Nous verrons par la suite que les caractères du tissu vasculaire, tantôt gymnospermiens tantôt angiospermiens, confirment ce niveau évolutif, sans bien entendu que cela implique une filiation directe de Gymnospermes à Angiospermes passant par ce groupe.

2. Évolution morphologique de l'axe primitif chez les plantes vasculaires

On admet généralement que l'avènement et l'évolution des plantes vasculaires sont en relation étroite avec le passage de l'habitat aquatique vers la colonisation du milieu terrestre. L'installation progressive dans un habitat strictement terrestre a impliqué une série d'adaptations nécessaires : amenée de l'eau du sol jusqu'aux lieux de photosynthèse, développement du système de soutien, conduction longitudinale rapide des éléments photosynthétisés, prise directe du dioxyde de carbone atmosphérique. Ces adaptations ont été rendues possibles grâce à une répartition des activités physiologiques entre les différentes cellules et au développement subséquent d'organes spécialisés.

En partant des végétaux vasculaires primitifs pour aboutir aux Phanérogames, on note un synchronisme souvent frappant entre l'évolution morphologique des membres végétatifs, l'anatomie et l'histologie des tissus. Par souci de clarté de l'exposé, nous envisagerons d'abord les grands paliers de l'évolution morphologique de l'axe primitif. Nous constaterons ensuite (§ 5) que cette évolution morphologique se concrétise simultanément par l'apparition d'éléments vasculaires de plus en plus évolués.

Les végétaux vasculaires les plus primitifs, les Rhyniophytes, sont constitués par une succession d'organes identiques, associés en un ensemble dichotomique. La structure de ces membres, indifférenciés morphologiquement, rappelle les tiges et on leur a donné le nom de

cauloïdes (LIGNIER) ou encore de télomes (ZIMMERMANN). Ressemblant aux Bryophytes par l'absence de racines et de véritables feuilles, ces plantes sont cependant des Ptéridophytes incontestables puisqu'elles possèdent dans leurs axes des stèles nettement différenciés. Au cours de l'évolution, ces axes archaïques se sont modifiés et diversifiés, anatomiquement et physiologiquement, en racines, tiges et feuilles.

Les télomes souterrains sont, de toutes les parties du végétal, ceux qui se sont le moins modifiés au cours des temps. Ils ont conservé une structure à symétrie rayonnante, structure «attardée» et largement dépassée par celle des organes aériens, comme l'ont mis particulièrement bien en évidence les travaux de CHAUVÉAUD sur l'ontogénie des plantules. Chez les racines, qui ont conservé une structure de type caulinaire adaptée à la fonction d'absorption, l'évolution a porté sur le passage de la protostèle à l'actinostèle (voir § 4) ; celle-ci a subi ultérieurement quelques modifications, dont la transformation d'un bois polyarche en un bois oligarche et diarche, c'est-à-dire la structure classique que nous connaissons dans les racines des Phanérogames (*).

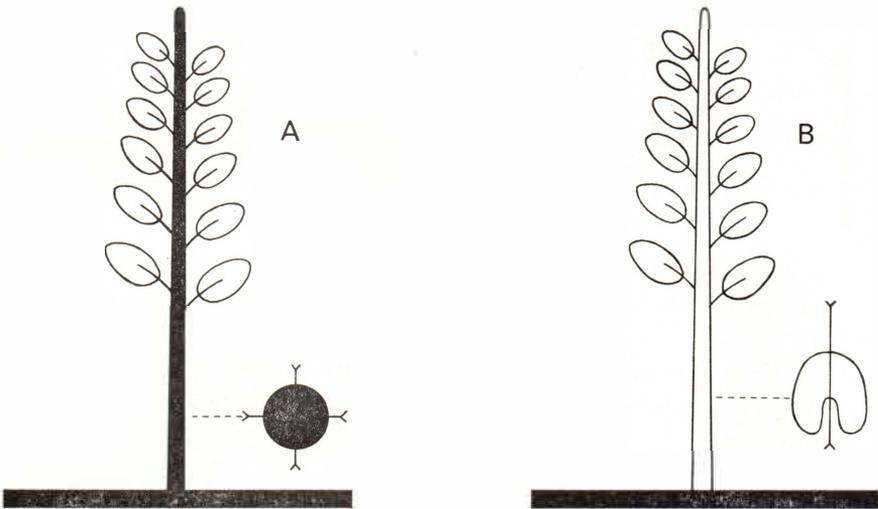


FIG. 1. — Les deux types extrêmes de phyllophores (d'après EMBERGER, 1960, modifié). A, type primitif à rachis principal de nature caulinaire ; B, type évolué, de nature entièrement foliaire

(*) Dans sa constitution, la racine présente des éléments souvent plus primitifs que ceux des autres organes. On y trouvera par exemple des tubes criblés primitifs, à parois terminales très obliques, alors que des tubes criblés évolués se rencontreront dans les feuilles, tiges et rhizomes ; une constatation analogue peut être faite en ce qui concerne les éléments ligneux (voir § 5).

Quant à la feuille, on peut l'interpréter comme un axe foliarisé à symétrie bilatérale mais que l'on distinguera surtout de la tige par sa fonction physiologique. En effet, certaines tiges (ex. : *Huperzia selago*) et racines (ex. : différentes espèces d'*Isoëtes*) sont affectées de symétrie bilatérale également.

P. BERTRAND a désigné sous le nom de *phyllophore* l'organe qui, chez les Fougères modernes, est le rachis principal de la fronde (donc foliaire), fixé sur le stipe ou le rhizome. Cet organe est caulinnaire chez de nombreuses Fougères anciennes (cf. fig. 1).

Les *Zygopteridaceae* (Coenoptéridales paléozoïques) illustrent une étape importante conduisant à la fronde des Fougères modernes. La phyllophore n'est plus entièrement caulinnaire et les divisions ultimes sont parfois unies par une palmure : on y voit l'origine du limbe de la fronde des Fougères (cf. fig. 2).

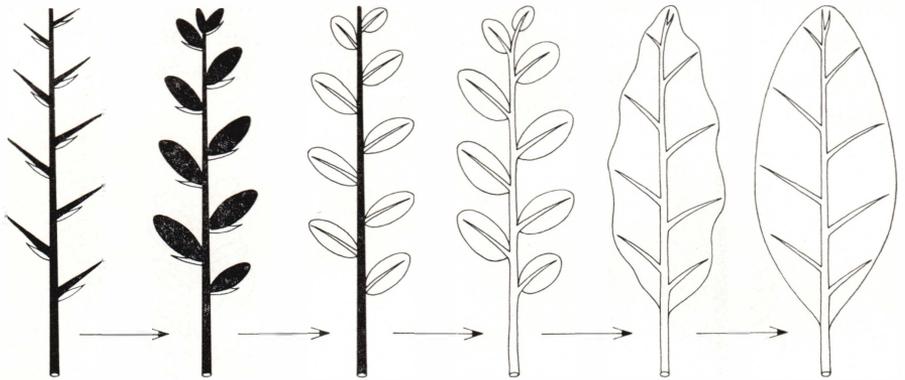


FIG. 2. — Schémas montrant comment on peut faire dériver la feuille d'un système d'axes (d'après EMBERGER, 1960, modifié). Le noir plein indique les parties caulinaires.

En ce qui concerne la morphologie de l'appareil végétatif, on peut assez simplement reconnaître au sein des Trachéophytes quatre grands types.

- le type *psilopside* montre une organisation très simple : absence de racines, ramifications dichotomiques, feuilles absentes ou peu différenciées (*Rhyniophyta* et *Psilotophyta*) ;
- le type *lycopside* présente des racines et des tiges ; les feuilles sont des microphylls opposées ou spiralées (*Lycopodiophyta*) ;
- le type *sphénopside* a des tiges plus ou moins articulées et des racines ; les feuilles sont des microphylls, verticillées aux nœuds comme les ramifications (*Equisetophyta*) ;

— le type p t é r o p s i d e, pourvu de tiges et racines, s'individualise par une stèle caulinare morcelée par les brèches foliaires et par le fait que les feuilles sont des macrophylls (*Polypodiophyta* modernes, *Pinophyta* et *Magnoliophyta*).

Au sujet des feuilles, précisons que les m i c r o p h y l l e s sont simples et généralement de petite taille. Elles sont vascularisées d'habitude par une seule nervure non ramifiée, dont la trace foliaire ne morcèle pas la stèle caulinare à son départ (cf. fig. 3, A et A').

Les m é g a p h y l l e s ou m a c r o p h y l l e s, feuilles de Fougères par exemple, sont généralement plus développées que les précédentes. Leur nervation complexe et les brèches qu'elles occasionnent dans la stèle caulinare les distinguent fondamentalement des microphylls (cf. fig. 3, B et B').

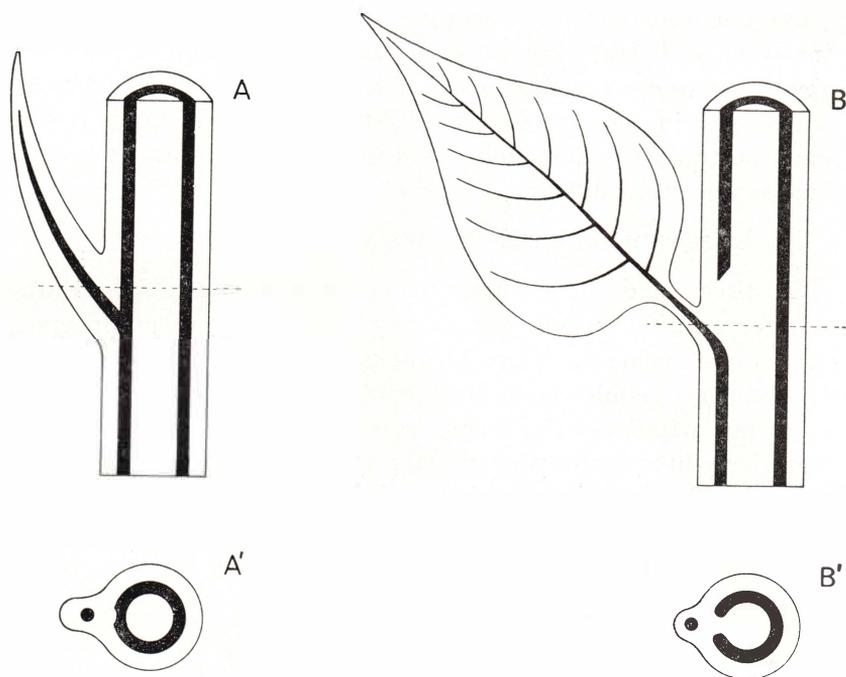


FIG. 3. — Segments schématiques de tiges (d'après BOLD, 1967, modifié).
A, tige avec microphyll ; B, tige avec macrophyll. A' et B' représentent les schémas des sections transversales correspondantes.

3. Structure du bois primaire des Trachéophytes

3.1. LE PROTOXYLÈME

On désigne sous ce terme le bois primaire qui se développe le plus tôt et qui comprend des trachées différenciées hâtivement pendant la période d'élongation de l'organe. Ces éléments développent souvent leurs membranes secondaires en une série d'anneaux (trachées annelées) ou en une bande spiralee (trachées spiralees). En coupe transversale, ils se distinguent généralement des éléments du métaxylème par leur taille plus petite.

3.2. LE MÉTAXYLÈME

Il s'agit du restant du bois primaire, qui poursuit sa différenciation après que l'organe, dans lequel il apparaît, ait cessé de s'allonger (*). Les cellules du métaxylème ont d'habitude des membranes secondaires plus intensément développées ; celles-ci apparaissent comme une série de barres (vaisseaux ou trachéides scalariformes) ou de réticules (vaisseaux ou trachéides réticulés) ou encore leur développement plus important ne laisse subsister que des ponctuations (vaisseaux ou trachéides ponctués). Les limites entre proto- et métaxylème sont souvent difficiles à établir.

3.3. LE SENS DE LA DIFFÉRENCIATION DU BOIS PRIMAIRE

La direction de la maturation des cellules procambiales durant la différenciation du bois primaire est d'une très grande importance en anatomie végétale. Dans les racines des Trachéophytes actuels, les premières cellules de protoxylème (= pointement de protoxylème) qui acquièrent des membranes secondaires apparaissent vers l'extérieur du cylindre procambial ; ces cellules établissent la différenciation future qui apparaît centripète par rapport à l'axe de la plante. Le bois primaire de ce type est dénommé *e x a r c h e* et est considéré comme une condition primitive chez les plantes vascularisées (cf. fig. 4, A).

(*) Pour certains auteurs, le métaxylème comprend également les cellules ligneuses du bois secondaire. Nous réserverons ici le terme de métaxylème à des cellules d'origine procambiale, souvent bien distinctes des cellules du bois secondaire issues de l'activité cambiale, tant en ce qui concerne leur organisation que les types cellulaires.

On a généralement tendance, à l'heure actuelle, à parler de phloème et xylème pour désigner les éléments vasculaires primaires et à réserver les termes de liber et bois aux formations secondaires. D'autre part, les praticiens (forestiers, utilisateurs, ...) ne parlent de bois qu'en tant que matière première, utilisable par ses qualités et sa quantité, et fournie seulement par les « résineux » et les « feuillus ».

Dans les tiges des plantes à graines modernes, au contraire, le protoxylème commence son développement à partir des cellules procambiales situées contre la moelle et le processus de différenciation du bois primaire apparaît centrifuge par rapport à l'axe de la plante. Ce type de bois primaire est dénommé *endarche* et est considéré comme la condition la plus évoluée (cf. fig. 4, B).

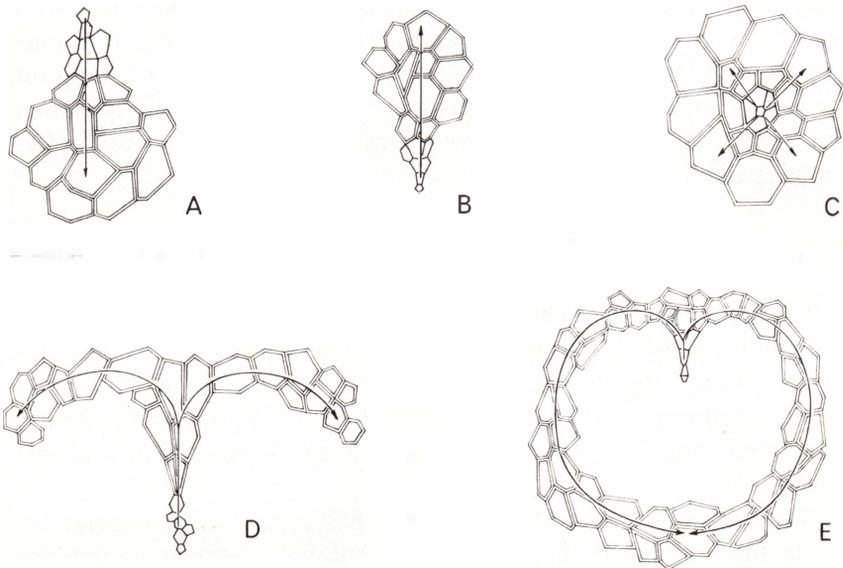


FIG. 4. — Schémas des divers types de pôles ligneux.

A, pôle exarche ; B, pôle endarche ; C, pôle central ; D et E, pôles mésarches. Les flèches indiquent le sens de la différenciation vasculaire.

Les paléobotanistes français C.-E. BERTRAND & CORNAILLE (1902) ont montré que chez les tiges et surtout les frondes de nombreuses Fougères, le bois primaire possède un troisième type de structure. A partir du pointement de protoxylème, deux lames de métaxylème se différencient ; au lieu de rester appliquées l'une contre l'autre, elles s'écartent, divergent plus ou moins, d'où le nom de *divergent* donné à cet ensemble. Après s'être étalées latéralement, en direction tangentielle, elles se rabattent souvent vers l'intérieur, en direction centripète et l'ensemble prend la forme d'un U ou d'un fer à cheval. Il arrive même que les deux extrémités du divergent se rejoignent et forment un ensemble fermé, les deux ailes de méta-

xylème entourant complètement le pôle de protoxylème. A cette structure, caractéristique de nombreuses frondes de Fougères, on donne le nom de *mésarche* (cf. fig. 4, D et E).

Il existe en outre un type de stèle très simple avec un seul pôle de protoxylème central : stèle à pôle central (= haplostèle) (cas des *Rhyniophyta*, rhizophores des Sélaginelles) (cf. fig. 4, c).

La distinction entre xylème exarche, endarche et mésarche apparaît donc être d'une importance considérable, non seulement parmi différents groupes de plantes vasculaires mais aussi entre la racine et la tige de la même plante. Comme le bois des plantes fossiles est souvent bien conservé, la connaissance du sens de la différenciation du xylème est d'une signification considérable dans les interprétations paléobotaniques.

4. La théorie stélique

Un bon nombre de groupes de plantes vasculaires d'aujourd'hui, comme les *Psilotaceae*, la majorité des *Lycopodiophyta*, les *Equisetophyta* et la plupart des Fougères sont dépourvues d'activité cambiale. Dans ces organismes, comme dans la plupart des Monocotylédones, le système vasculaire est entièrement primaire et dérivé du procambium.

Selon VAN TIEGHEM & DOULIOT (1886), la structure primaire de la tige et celle de la racine sont fondamentalement semblables et consistent en une stèle centrale enveloppée par le cortex, dont la couche la plus externe constitue l'épiderme.

Le terme stèle était jadis utilisé au sens de VAN TIEGHEM & DOULIOT, pour désigner non seulement les tissus vasculaires mais aussi les tissus conjonctifs avec lesquels ils étaient associés : péricycle, rayons vasculaires et tissu médullaire lorsque celui-ci est présent. Aujourd'hui, on réserve le nom de stèle à l'appareil libéro-ligneux continu qui constitue le système conducteur primaire axial d'une plante vasculaire (GAYRAL & VINDT, 1961).

On admet généralement que, d'un point de vue aussi bien phylogénique qu'ontogénique, le type le plus primitif de stèle est la *protostèle* (cf. fig. 5, A), qui est caractérisée par l'absence de colonne médullaire centrale. Dans sa forme la plus simple, la *protostèle* est une plage centrale de bois primaire ou le plus souvent de plusieurs pôles ligneux mésarches entourés par une couronne de phloème. Cette forme particulière de *protostèle*, souvent appelée

protostèle s. str. ou haplostèle, représente le type de système conducteur caractéristique des *Rhyniophyta* primitives comme *Horneophyton* et *Rhynia*. Les haplostèles apparaissent aussi communément dans les tiges des jeunes sporophytes de nombreuses Fougères, qui développent plus tard dans leur ontogénie un type de stèle médullée (l'ontogénie rappelant ainsi la phylogénie).

L'actinostèle est une variante de la protostèle où les pôles ligneux occupent une position périphérique (cf. fig. 5, B). Aux sillons de la masse ligneuse plus ou moins lobée sont juxtaposées des plages de phloème; suivant le nombre de pôles, on parlera d'actinostèle monarche, diarche, triarche, ... C'est ce type de stèle que l'on rencontre généralement dans la racine des Trachéophytes actuels; on le retrouve également dans les axes de certaines plantes fossiles, notamment chez *Asteroxylon*.

Il existe un autre type plus spécialisé de protostèle, que l'on appelle plectostèle (cf. fig. 5, C). En coupe transversale, ce type montre des bandes de xylème et de phloème en alternance. Il s'agit en fait d'une variante d'une actinostèle polyarche; on rencontre en effet des structures intermédiaires entre l'actinostèle typique et la plectostèle. Ce type particulier caractérise l'appareil conducteur de diverses *Lycopodiaceae*.

Une stèle avec une colonne centrale de moelle est considérée, d'un point de vue phylogénique, comme une évolution dans le développement anatomique; on l'appelle siphonostèle (cf. fig. 5, D). Les siphonostèles s.l. sont caractéristiques des tiges de la plupart des Ptéridophytes.

Une différence considérable d'opinion a prévalu parmi les morphologistes quant à l'origine phylogénique et au développement d'une moelle. Une théorie défendue par l'anatomiste américain JEFFREY (1917) veut que la moelle soit toujours extra-stélisque à l'origine et qu'il y ait inclusion ultérieure du tissu fondamental dans le xylème. Le point de vue opposé prétend que la moelle est stélisque à l'origine et représente des éléments trachéens dégradés. Un argument en faveur de ce concept est fourni par l'existence de protostèles dans lesquelles la région centrale consiste à la fois en trachées et en cellules parenchymateuses. Aujourd'hui il y a de bonnes raisons de penser que les stèles médullées ont une origine double. En d'autres termes, des siphonostèles apparemment identiques peuvent provenir de l'inclusion graduelle de plages de parenchyme cortical ou résulter de la réduction phylogénique des éléments vasculaires originels et de leur remplacement par du parenchyme.

La coupe transversale d'une siphonostèle montre des couronnes concentriques de xylème et de phloème entourant la moelle centrale. Lorsque le xylème est entouré par une seule couronne externe de phloème, on a affaire à une siphonostèle ectophloïque.

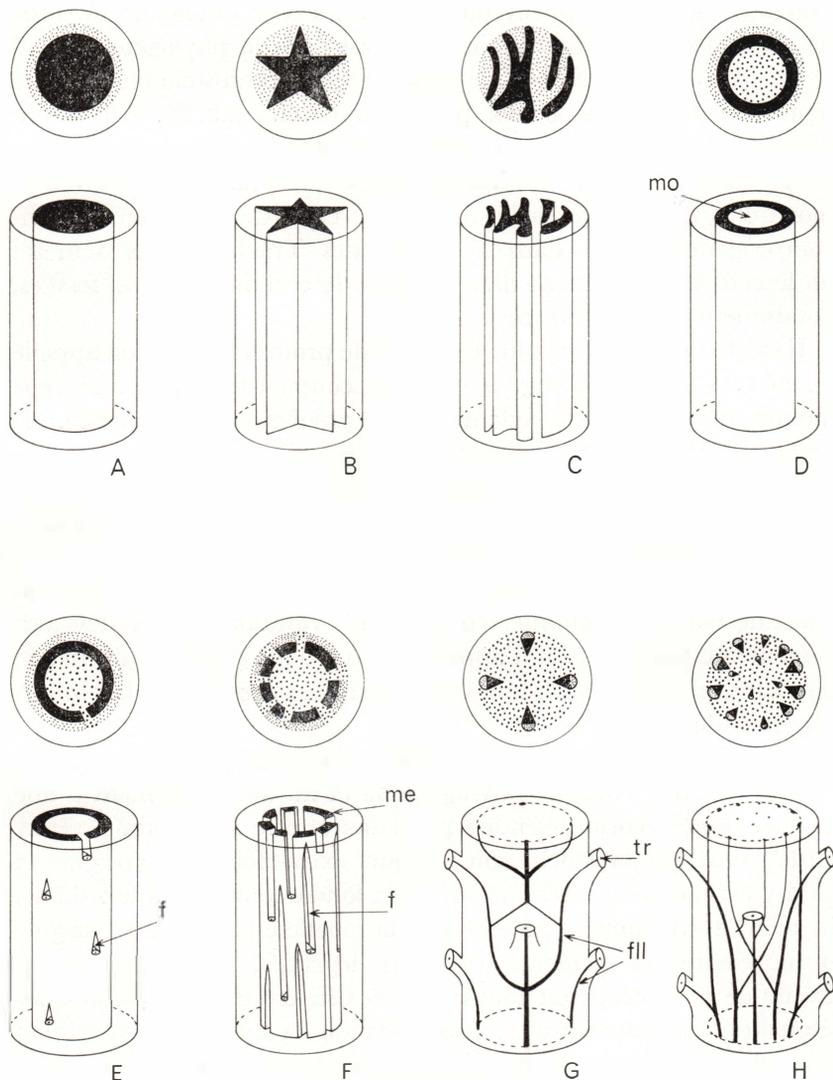


FIG. 5. — Schémas des principaux types de stèles et des sections transversales correspondantes.

A, protostèle s.s. (= haplostèle) ; B, actinostèle ; C, plectostèle ; D, siphonostèle cladophonique ; E, solénostèle ; F, dictyostèle ; G, eu-stèle ; H, atactostèle.

f, fenêtre foliaire ou raméale ; fl, faisceaux libéro-ligneux ; me, méristèle ; mo, moelle ; tr, trace foliaire.

Si le xylème est inséré entre deux couronnes de phloème, la siphonostèle est dite *amphiphloïque*. Une telle siphonostèle est souvent prise comme exemple pour supporter la théorie que la siphonostèle est apparue par invasion du bois par les tissus extravasculaires : c'est-à-dire endoderme, péricycle et phloème. Dans certaines familles d'Angiospermes hautement spécialisées, comme les *Asclepiadaceae* et les *Solanaceae*, le phloème interne est développé à la périphérie de la moelle. Cependant il est très probable que la condition amphiphloïque, dans ce cas, est une marque de spécialisation anatomique plutôt qu'un exemple de persistance de structure stéliale semblable à celle des Fougères. Plus communément dans les plantes à graines modernes, la stèle de la tige est formée uniquement de plages externes de phloème juxtaposées aux bandes de xylème (ectophloïque).

Chez les plantes à microphylls qui présentent des siphonostèles, les seules brèches (fenêtres) sont raméales ; il n'y a pas de brèches foliaires. Les siphonostèles dépourvues de vraies brèches foliaires ont été appelées *siphonostèles s. str.* ou *siphonostèles cladosphoniques*, par opposition avec le caractère *phyllosiphonique* des siphonostèles des Ptéridophytes (JEFFREY, 1917).

Le plus souvent la siphonostèle est ajourée par des brèches foliaires et on a affaire à une *dictyostèle* (cf. fig. 5, F). En coupe transversale, ce type de stèle est composé d'une série de fragments de stèle que l'on nomme *méristèles*. Les brèches foliaires représentent les lacunes plus ou moins importantes laissées dans le cylindre conducteur par le départ d'éléments vasculaires (= traces foliaires) allant irriguer les feuilles ; de la même manière, la stèle caulinaire peut être ajourée par des fenêtres raméales laissées par le départ d'éléments vasculaires vers les rameaux.

La *solénostèle* est un cas particulier d'une dictyostèle dont la coupe transversale ne montre jamais plus d'une seule brèche, les départs foliaires étant peu nombreux (cf. fig. 5, E).

L'étude des Trachéophytes fossiles montre que la dictyostèle des plantes actuelles représente l'aboutissement d'un long enchaînement évolutif à partir de la protostèle des premières plantes vasculaires. D'autre part chez certaines Ptéridophytes d'ascendance lointaine (Osmundales par exemple), on assiste, au cours du développement, au passage de la structure protostéliale à la structure dictyostéliale. En d'autres termes, au cours du développement ontogénique d'une espèce, on découvre les étapes évolutives par-

courues par l'appareil vasculaire chez les espèces ancestrales (*). Chez d'autres Ptéridophytes d'origine plus récente, ainsi que chez les Phanérogames s.l., on voit d'emblée l'établissement d'une dictyostèle, expression d'un stade évolutif plus avancé. Selon la théorie de l'évolution de l'appareil vasculaire de CHAUVEAUD (1911), on dira que ces dernières ont une ontogénie accélérée, tandis que celles des Ptéridophytes d'ascendance très ancienne ont une ontogénie ralentie.

En fait, la dissection d'une siphonostèle ectophloïque a abouti, dans l'évolution, à une eu-stèle (cf. fig. 5, G). Ce type de système vasculaire, très rare chez les Ptéridophytes (certaines Filicales), est largement répandu chez les Spermatophytes. Les plages qui la composent ont été appelées faisceaux collatéraux; chacun de ceux-ci consiste en une plage de xylème à laquelle le phloème est juxtaposé extérieurement. Quand ce type de stèle présente du phloème interne (= phloème pérимédullaire), les plages vasculaires ont une structure bicollatérale et chacune consiste en une plage de xylème flanqué de part et d'autre par du phloème (faisceaux bicollatéraux).

Pour bien comprendre la vascularisation actuelle des Angiospermes (eu-stélie), il faut considérer la dictyostèle typique des Ptéridophytes évoluées et imaginer que l'émission des feuilles entame plus profondément la stèle caulinaire, créant ainsi des brèches plus importantes et faisant disparaître finalement toute vascularisation d'origine caulinaire propre. Seules subsisteront les traces foliaires, dont les faisceaux en s'anastomosant et en se ramifiant assureront la vascularisation de toute la tige. L'évolution de l'appareil vasculaire fait ainsi disparaître l'autonomie anatomique de la tige. Fortement influencée par les émissions foliaires, la tige acquiert une structure anatomique qui reflète sa fonction fondamentale: celle de porter les feuilles.

Certains auteurs ont voulu séparer la stèle formée de nombreux faisceaux, l'atactostèle, des Monocotylédones (cf. fig. 5, H) de l'eu-stèle des autres Phanérogames. Il n'existe pourtant pas de différence fondamentale, à ce sujet, entre les Monocotylédones et les autres Phanérogames, si l'on considère le fait que, chez les premières, les nombreux faisceaux sont loin d'être à proprement

(*) Exemple de la loi biogénétique fondamentale de SERRES-MULLER (loi de récapitulation ontogénique et phylogénique). D'autres cas illustrant cette loi sont signalés dans l'exposé.

parlé dispersés, comme on le croit trop souvent, mais consistent en réalité en un emboîtement de nombreuses traces foliaires. Alors que, chez les autres Phanérogames, les faisceaux foliaires sont souvent peu nombreux et s'anastomosent rapidement entre eux dans la tige, les Monocotylédones montrent au contraire des traces foliaires formées de nombreux faisceaux qui descendent le long de plusieurs entrenœuds avant de s'anastomoser. Nous insisterons d'ailleurs par la suite sur le fait que la stèle développée par les Monocotylédones est en rapport étroit avec le port généralement herbacé de ces plantes. Ce type peut d'ailleurs aussi être retrouvé chez certaines Dicotylédones herbacées.

R e m a r q u e s

- Les anciens auteurs réservaient le nom de stèle à tout ensemble d'éléments vasculaires délimité par un endoderme et considéraient comme polystéliques les plantes caractérisées par une dictyostèle. Puisque la stèle représente l'ensemble du système conducteur primaire axial, il ne peut donc être question dans ce cas de polystélie.
- Chez quelques Ptéridophytes (*Pteris*, *Platyserium*, *Pteridium aquilinum*, ...), on a parfois affaire à une stèle polycyclique : c'est-à-dire à deux ou plusieurs systèmes vasculaires (et non des stèles) emboîtés et anastomosés. Chez de telles plantes d'ailleurs, l'ontogénie montre que les structures polycycliques se développent toujours à partir d'une dictyostèle typique.

5. Histologie et évolution des éléments vasculaires

A la suite du travail fondamental de BAILEY & TUPPER (1918), différentes recherches ont mis en évidence les principales lignes générales de l'évolution du bois secondaire des Trachéophytes. La corrélation entre ces traits généraux et d'autres caractères évolutifs permet de considérer que l'étude de l'évolution du xylème secondaire constitue certainement une des grandes découvertes botaniques de ce siècle (cf. EYDE, 1971). Nous passerons volontairement sous silence des résultats partiels et nous nous en tiendrons aux traits saillants de l'évolution des éléments vasculaires.

Le tissu vasculaire est composé d'éléments conducteurs accompagnés d'éléments mécaniques. Les éléments conducteurs du bois (ou xylème), constitués par les trachées, les trachéides et les vaisseaux,

conduisent la sève brute. Les éléments du liber (ou phloème) sont représentés principalement par les cellules et les tubes criblés (grillagés) qui conduisent la sève élaborée. Les éléments non conducteurs (mécaniques) englobent les fibres, les parenchymes ligneux et libériens, le tissu de transfusion, ...

5.1. LE BOIS

Rappelons que le tissu ligneux peut provenir soit de la différenciation de plages procambiales — il constitue alors le *xylème* (bois primaire) — soit de la différenciation de cellules nées d'un cambium, formant alors le *bois proprement dit* (bois secondaire par opposition au bois primaire des auteurs).

5.1.1. *Les éléments conducteurs*

Les cellules conductrices dans le bois sont des cellules souvent très allongées, dépourvues de protoplasme et dont les membranes sont diversement ornées. Rappelons d'abord la constitution de la membrane cellulaire (cf. fig. 6).

La *lamelle mitoyenne* se forme par dépôts de substances protidiques et pectiques à l'équateur du fuseau achromatique. Cette membrane, qui constitue une sorte de ciment reliant entre elles les cellules voisines, se gélifie aux angles des cellules où apparaissent alors des méats.

La *membrane primaire* apparaît hâtivement sous forme d'un dépôt pecto-cellulosique de part et d'autre de la lamelle mitoyenne et s'accroît en conservant une certaine élasticité ; dans certains cas, elle peut être très épaisse (certains collenchymes).

La *membrane secondaire* apparaît chez la cellule adulte sur la face interne de la membrane primaire sous forme de couches successives de cellulose orientées suivant les différentes parois (on y distingue généralement trois assises distinctes) (*). Certains éléments cellulaires issus du cambium peuvent être en outre pourvus d'épaississements spiralés (spirales tertiaires de certains auteurs), qui renforcent la membrane secondaire. La plupart des

(*) La membrane végétale est, comme nous venons de l'indiquer, essentiellement pecto-cellulosique. Il arrive fréquemment cependant qu'elle subisse des modifications résultant d'une transformation de certains constituants ou de l'imprégnation par des substances nouvelles. Nous citerons surtout la *lignine*, qui peut envahir la lamelle mitoyenne ainsi que les membranes primaire et secondaire. D'un point de vue microchimique, la cellulose est colorée par les colorants acides, tandis que la lignine fixe les colorants basiques.

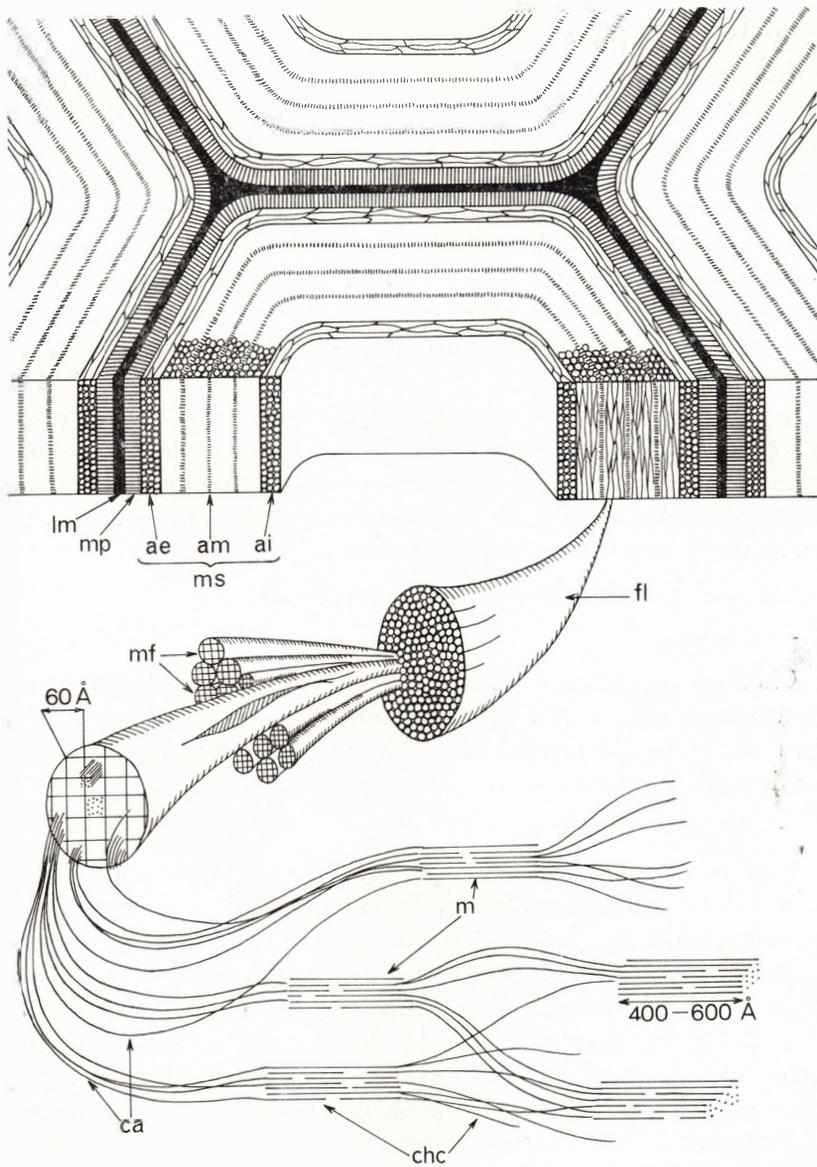


FIG. 6. — Structure de la paroi de la cellule végétale (d'après BOUREAU, 1954, modifié).
ca, cellulose amorphe ; chc, chaînes de cellulose ; fl, fibrille ; lm, lamelle mitoyenne ;
m, micelles ; mf, microfibrilles ; mp, membrane primaire ; ms, membrane secondaire
[ae, assise externe ; ai, assise interne ; am, assise moyenne].

parenchymes peu différenciés et certains collenchymes n'ont pas de membrane secondaire.

5.1.1.1. O r n e m e n t a t i o n s

Les p o n c t u a t i o n s correspondent à des plages de la paroi cellulaire où la lignine ne s'est pas déposée et dans lesquelles la membrane primaire cellulosique est restée mince et perméable (cf. fig. 7). A une ponctuation correspond généralement un dispositif semblable (mais pas nécessairement identique) dans la cellule voisine et cette paire de ponctuations permet aux liquides de circuler librement d'une cellule à l'autre. Quand à une ponctuation ne correspond pas d'interruption dans la membrane secondaire de la cellule voisine, on a affaire à une p o n c t u a t i o n b o r g n e (cf. fig. 7, A, pb).

Les parois cellulaires sans membrane secondaire ne possèdent pas de véritables ponctuations. Lorsque des cellules de ce type sont encore vivantes, leurs parois sont pourvues de champs de ponctuations primaires garnies de plasmodesmes (filets protoplasmiques) mettant en relation les cellules voisines.

On distingue deux types de ponctuations :

— Simples

Chez ces ponctuations la cavité est généralement cylindrique ou tronconique (fig. 7, A). Elles peuvent être circulaires ou étirées plus ou moins perpendiculairement au grand axe de la cellule conductrice (scalariformes).

— Aréolées (bordées)

Dans ce type de ponctuation (cf. fig. 7, B et 8, A), la paroi secondaire de la ponctuation forme, de chaque côté de la membrane primaire, un dôme (aréole) terminé par un orifice rond ou plus ou moins elliptique. En somme la ponctuation fait hernie à la surface de la membrane primaire et y forme une double calotte, d'où le nom de ponctuation aréolée. Le décollement de la membrane secondaire délimite, de chaque côté de la membrane primaire, une cavité (chambre) pourvue d'un orifice, dont le bord intérieur (par rapport à la chambre) constitue l'ouverture dite externe de la ponctuation et qui communique avec le lumen de la cellule par une ouverture qualifiée d'interne.

Au centre de la ponctuation, la membrane primaire porte souvent un épaissement lenticulaire de lignine : le torus. La perméabilité n'est possible que dans la zone périphérique de ce disque ; sous l'influence d'une pression interne, le torus vient s'appliquer contre l'orifice de la chambre et empêche les liquides de diffuser d'une cellule à l'autre.

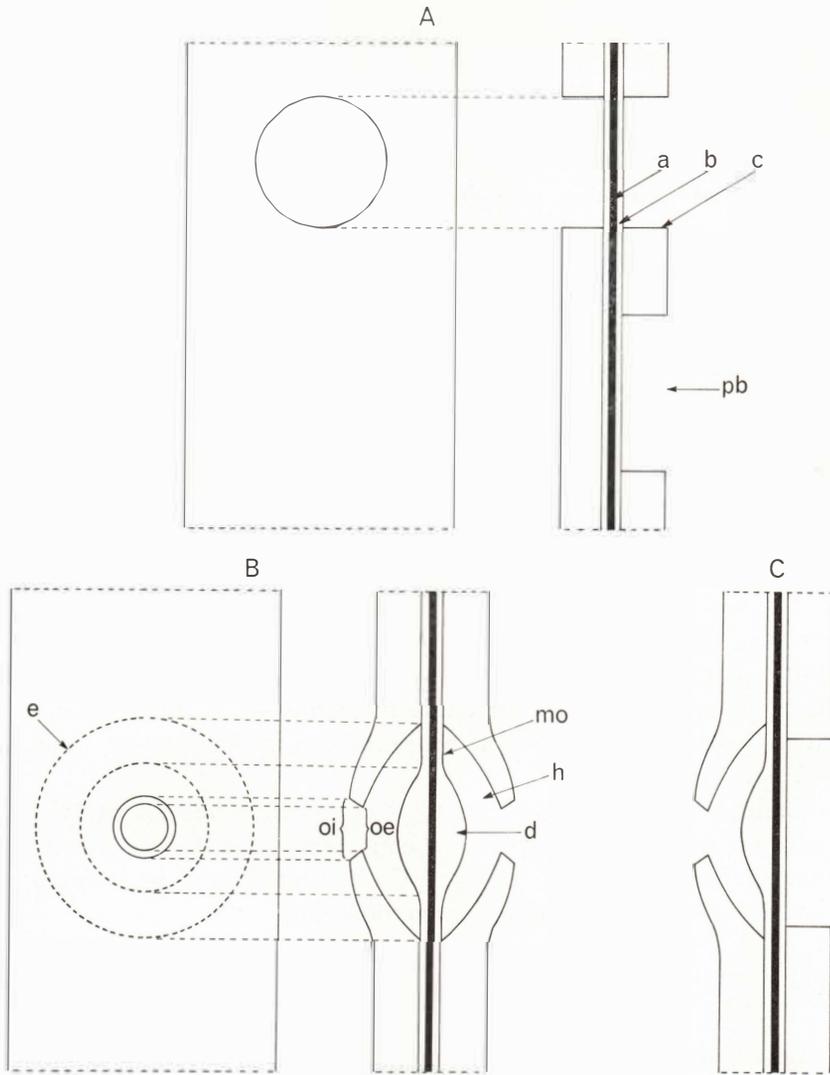


FIG. 7.—Les punctations, vues de face et en coupe (d'après BOUREAU, 1954, modifié).
 A, punctation simple ; B, punctation aréolée ; C, punctation semi-aréolée.
 a, lamelle mitoyenne ; b, membrane primaire ; c, membrane secondaire ; d, torus ;
 e, anneau de la punctation ; oe, ouverture externe ; oi, ouverture interne ; h, cavité
 de la punctation ; mo, membrane obturante ; pb, punctation borgne. (d'après
 BOUREAU, 1954, modifié).

Vue de face, la punctation aréolée apparaît avec un double contour : un cercle externe sombre correspond à la limite de la punctation et un cercle interne plus clair limite l'orifice de la punctation. Dans certains cas, on peut voir en outre le contour diffus du torus.

Le type de ponctuation aréolée que nous venons de schématiser se rencontre par exemple dans les trachéides des Pinales. Quand on prend en considération d'autres groupes, on rencontre parfois des formes très différentes. C'est ainsi que les ponctuations aréolées peuvent être elliptiques, rectangulaires ou même aussi scalariformes, c'est-à-dire allongées perpendiculairement au grand axe de la cellule, comme dans le bois homoxylé de certaines Magnoliales (*) (*Trochodendron*, *Tetracentron*). Chez une même espèce, les ponctuations aréolées peuvent avoir un contour scalariforme dans le bois initial et être circulaires dans le bois final. Les ponctuations aréolées peuvent être dépourvues de torus (cas des espèces paléozoïques et de nombreuses Angiospermes) et, dans certains cas, il peut s'ajouter un épaississement « tertiaire » spiralé (*Taxaceae* par exemple).

La ponctuation aréolée décrite plus haut et dont l'ouverture est circulaire constitue un type primitif. En considérant des groupes de plus en plus évolués, on assiste à un étirement progressif de l'ouverture, qui devient de plus en plus elliptique et aboutit à une fente étroite qui atteint et dépasse souvent le champ de la ponctuation ; les ouvertures très étroites sont souvent croisées dans la projection d'une paire de ponctuations (ponctuations croisées). La chambre de la ponctuation se réduit en même temps et le diamètre de la cavité peut être très inférieur au grand axe de l'ouverture interne (cf. fig. 8, B).

Enfin, on connaît aussi un type de ponctuation intermédiaire entre les deux grands types que nous venons de décrire : c'est la ponctuation semi-aréolée (cf. fig. 7, C), correspondant à une ponctuation aréolée couplée à une ponctuation simple.

5.1.1.2. É t a p e s d e l a l i g n i f i c a t i o n d e l a m e m - b r a n e s e c o n d a i r e

Les membranes secondaires ponctuées représentent le stade ultime de la lignification de la paroi cellulaire des éléments conducteurs. En effet l'épaississement secondaire intéresse dans ce cas presque toute la paroi, qui reste seulement pecto-cellulosique et primaire au niveau des ponctuations.

On peut retracer comme suit les différentes étapes de la lignification, partant des premières trachées et aboutissant aux types de membranes décrits plus haut (cf. fig. 9). Quel que soit l'organe,

(*) Trochodendrales de certains auteurs (cf. par exemple, ТАКHTАЈАН, 1969).

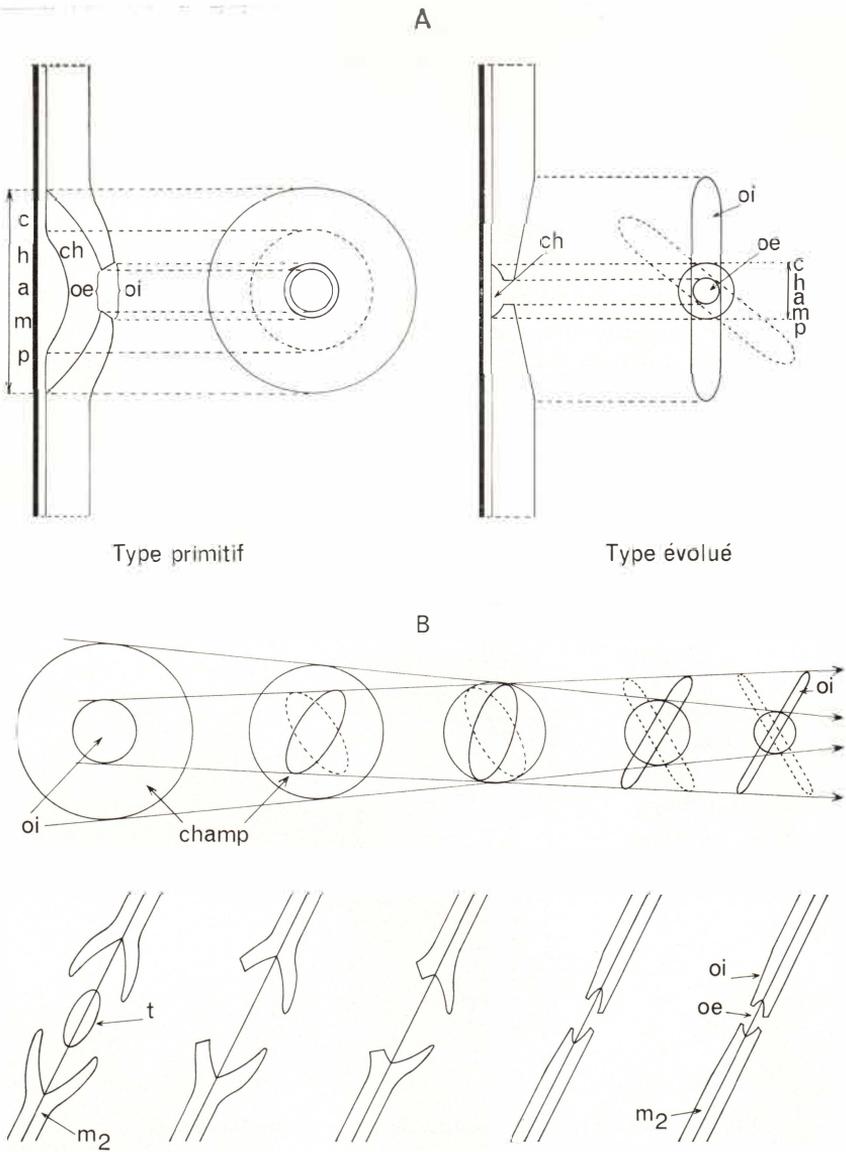


FIG. 8. — La ponctuation aréolée.

A, types extrêmes ; B, évolution.

ch, chambre de la ponctuation ; oe, ouverture externe ; oi, ouverture interne ; t, torus ; m₂, membrane secondaire.

qu'il s'agisse de la racine, de la tige ou de la feuille, l'élément à membrane primaire entièrement cellulosique qui se différencie pour former le premier élément conducteur est toujours de petit calibre

et très faiblement lignifié. La membrane secondaire apparaît sous forme d'anneaux (élément annelé) plus ou moins rapprochés qui s'imprègnent de lignine. Entre ces anneaux internes, les parois longitudinales restent cellulosiques, donc perméables et malléables. Elles se prêtent ainsi à l'allongement de l'organe et à une intense circulation latérale avec les cellules voisines. Lorsqu'on observe ces anneaux, l'organe étant alors souvent différencié, ils apparaissent comme assez espacés et chaque portion de cellule comprise entre eux affecte la forme d'un sablier. L'anneau qui a gardé le calibre primitif de l'élément paraît dilater la cellule à son niveau, l'étirement ayant été postérieur au dépôt.

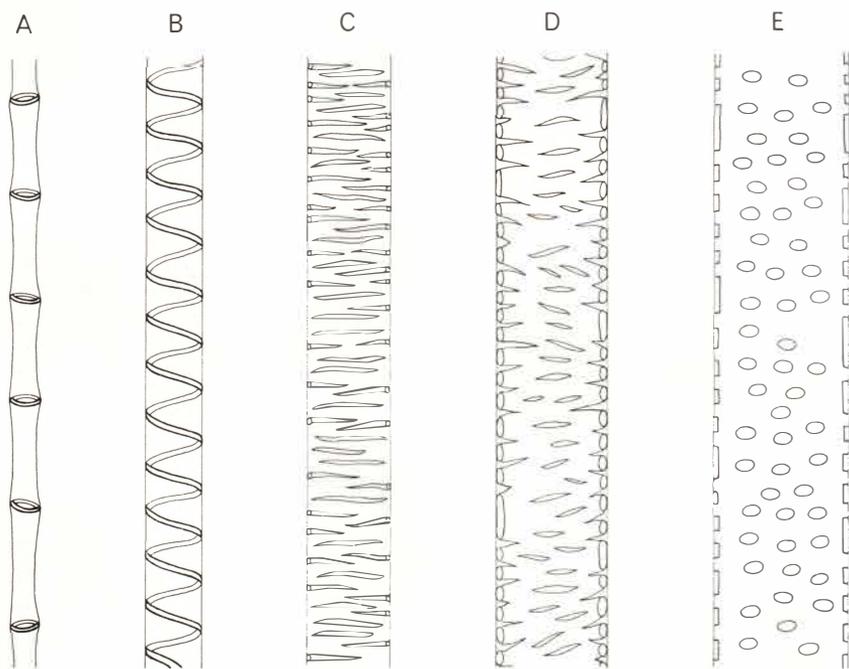


FIG. 9. — Étapes de la lignification de la membrane secondaire.

A, élément annelé ; B, élément spiralé ; C, élément rayé ; D, élément réticulé ; E, élément ponctué.

Après l'apparition des éléments annelés, d'autres cellules, jusqu'alors parenchymateuses, se différencient. Leur calibre est encore très faible mais le dépôt de lignine se fait plus intense. Les anneaux se rapprochent, certains se rejoignent : on a alors un élément annelo-spiralé, puis spiralé. Les portions

cellulosiques de ces cellules sont encore perméables et malléables et se prêtent donc encore à l'allongement.

Plus tard, lorsque l'organe a terminé sa croissance, ce sont les éléments du métaxylème au calibre nettement supérieur à celui des cellules voisines qui acquièrent un dépôt de lignine si serré que celui-ci forme des rayures transversales plus ou moins régulières : l'élément est rayé (ou scalariforme).

Le diamètre des éléments qui se différencient ensuite augmente encore considérablement ; les dépôts ne sont plus seulement transversaux mais aussi longitudinaux. Les barres de lignine deviennent plus nombreuses et plus irrégulières ; le revêtement lignifié prend l'aspect d'un réseau : l'élément est alors réticulé. Enfin le diamètre augmente encore et les dépôts sont si intenses que les mailles du réseau se réduisent ; toute la paroi se lignifie, sauf en certains points (ponctuations) restés cellulosiques : la cellule est alors ponctuée.

Ajoutons enfin que, bien entendu, toutes les formes intermédiaires entre ces stades de lignification existent.

5.1.1.3. Types d'éléments conducteurs

— Trachées

Dans tout organe d'une quelconque plante vasculaire, les éléments ligneux qui se forment les premiers se distinguent toujours des éléments ligneux formés plus tard. Ils ont reçu le nom de trachées (« premiers vaisseaux » ou encore « vaisseaux imparfaits ») et leur ensemble forme le protoxylème (cf. 3.1). Ce sont des éléments étroits, généralement allongés, n'ayant pas résorbé leurs parois transversales, et pointus aux deux extrémités. Leur membrane mince (cellulosique) est consolidée par des anneaux ou des spiricules d'épaississements secondaires (trachées annelées, annelo-spiralées et spiralées). Ces éléments se différencient dans les organes encore en cours d'élongation ; ils sont capables d'allongement et peuvent ainsi suivre l'accroissement ultérieur de l'organe.

Les plages restées cellulosiques sont importantes, ce qui rend ces éléments très perméables et leur permet de communiquer facilement avec les cellules voisines.

Les trachées se distinguent des autres éléments ligneux non seulement par leur structure et leurs fonctions mais aussi par la place constante et caractéristique qu'elles occupent dans les divers organes, par l'époque hâtive de leur apparition et par leur existence chez tous les Trachéophytes. Les trachées

marquent la place des pôles de la différenciation ligneuse ; on appelle p ô l e l i g n e u x le point où se forme la trachée initiale et p o i n - t e m e n t d e p r o t o x y l è m e le petit groupe de trachées formées contre la trachée initiale.

— Trachéides

Il s'agit de cellules allongées longitudinalement et dépourvues de protoplasme. Leurs parois sont lignifiées sur la plus grande partie de leur surface, comme les fibres de sclérenchyme, mais elles présentent généralement un plus grand lumen. Elles jouent un double rôle : celui d'élément conducteur et d'élément mécanique de soutien.

Les trachéides possèdent des cloisons transversales ; la circulation s'y fait donc « en chicane » d'un élément à l'autre. D'autre part, les extrémités sont généralement en biseau et appliquées contre les extrémités identiques des trachéides voisines. On en distingue généralement trois types : rayées (scalariformes), réticulées et ponctuées.

Les trachéides constituent la presque totalité du bois secondaire des Gymnospermes (à l'exclusion des Chlamydospermes) et de quelques Dicotylédones très primitives (*Trochodendron*, ...). C'est pour cette raison qu'on qualifie ce bois d'« h o m o x y l é », tandis que la plupart des Angiospermes et les Chlamydospermes ont un bois « h é t é r o x y l é » (vaisseaux, fibres, ...). Chez les Ptéridophytes, on ne rencontre généralement, outre le protoxylème, que des trachéides scalariformes. Quelques genres seulement (*Dryopteris*, *Pteridium*, ...) possèdent de véritables vaisseaux scalariformes, dont les éléments ont leurs cloisons transversales pourvues de perforations (*) scalariformes. On rencontre parfois des trachéides scalariformes chez les Phanérogames mais elles sont toujours mêlées à des éléments plus évolués.

Chez les Ginkgoales, les Conifères, les Chlamydospermes et dans quelques familles de Dicotylédones, on peut aussi trouver, dans le bois secondaire, des trachéides ponctuées avec des épaissements membranaires hélicoïdaux surajoutés (= spirale tertiaire des auteurs).

Les trachéides montrent parfois des zones épaissies de la lamelle mitoyenne et de la membrane primaire, qui entourent principalement

(*) Dans une ponctuation subsiste encore la lamelle mitoyenne et la membrane primaire, tandis que les perforations correspondent à des ouvertures complètes de la membrane cellulaire.

les ponctuations espacées : ce sont les *c r a s s u l e s* (= barres ou anneaux de Sanio). Celles-ci ont souvent l'aspect d'un arc de cercle ou d'un cercle complet entourant une ou plusieurs ponctuations. Absentes chez les types anciens, leur présence est considérée comme un caractère évolué.

Il peut exister aussi des ponts étroits de lignine — les *t r a b é - c u l e s* — qui relient les parois des trachéides à travers le lumen. Ces projections se retrouvent dans les bois de Gymnospermes et aussi chez quelques Dicotylédones. Ne paraissant pas corrélée avec d'autres caractères anatomiques importants, la présence de trabécules semble présenter peu de signification phylogénique.

— Vaisseaux

Les vrais vaisseaux sont des tubes formés par la réunion de cellules superposées dont les cloisons transversales sont perforées ou ont plus ou moins complètement disparu. Dans les vaisseaux parfaits, la circulation de la sève se fait donc librement, alors qu'on avait un système « en chicane » dans les trachéides.

Ces éléments n'existent que chez les Angiospermes, les Chlamydo-spermes et chez quelques Ptéridophytes et leur formation est toujours postérieure à celle des trachées. Au cours de la phylogénèse, il apparaît de plus en plus tôt dans le bois secondaire et même dans le xylème primaire chez les espèces évoluées.

Les parois longitudinales des éléments des vaisseaux portent des épaissements de lignine et des ponctuations de mêmes types que celles des trachéides ; la différence entre ces éléments réside essentiellement dans la perforation des membranes transversales des vaisseaux. On connaît plusieurs types intermédiaires faisant la transition entre la trachéide aréolée et le vaisseau parfait de type primitif. C'est le cas notamment des vaisseaux très primitifs de quelques Ptéridophytes (*Pteridium aquilinum* par exemple) dont les ponctuations scalariformes des parois transversales sont plus ou moins perforées. Il est intéressant de noter que les éléments des vaisseaux des Angiospermes primitives ressemblent plus aux trachéides scalariformes des Fougères qu'aux trachéides aréolées des Gymnospermes.

La perforation des vaisseaux est dite *s i m p l e* lorsqu'il ne subsiste qu'un vestige annulaire de la membrane transversale. La perforation est appelée *m u l t i p l e* quand la membrane transversale est percée de pores ; on peut en plus distinguer dans ce cas, selon le nombre de pores, leur forme et leur répartition, les perforations *f o r a m i n é e s* (quelques larges pores) (Chlamydospermes et quelques cas de Dicotylédones), *r é t i c u l é e s* (*Asteraceae*, *Bi-*

gnoniaceae, ...) et grillagées ou scalariformes (*Magnoliaceae*, *Betulaceae*, ...).

Les éléments des vaisseaux les plus évolués sont larges et courts (*), possédant des membranes latérales pourvues de petites ponctuations alternes, présentant des cloisons transversales horizontales et à perforation simple (cf. fig. 10).

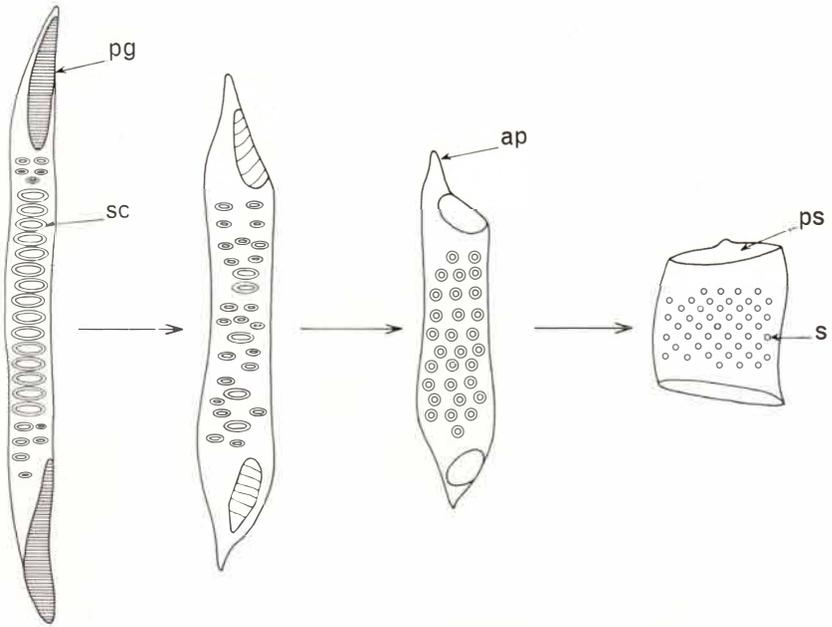


FIG. 10. — Évolution des éléments du vaisseau (d'après BOUREAU, 1957, modifié).
ap, appendice ; pg, pore grillagé (ou scalariforme) ; ps, pore simple ; s, ponctuation simple ; sc, ponctuation scalariforme.

En coupe transversale, on peut étudier en outre la distribution des vaisseaux, qui peuvent être dispersés (bois poreux diffus) ou plus ou moins groupés (bois à zones poreuses) (cf. fig. 11). Le dernier type est considéré comme plus évolué car il accompagne généralement d'autres caractères anatomiques considérés comme évolués. Enfin, ici encore, l'ontogénie rappelle la phylogénie : les anneaux de croissance formé de bois à zones poreuses sont précédés, dans le développement d'un individu donné, par des anneaux de bois poreux diffus.

(*) Les éléments des vaisseaux de type archaïque atteignent 2 mm de long ; ceux des types évolués 100 à 200 μ .

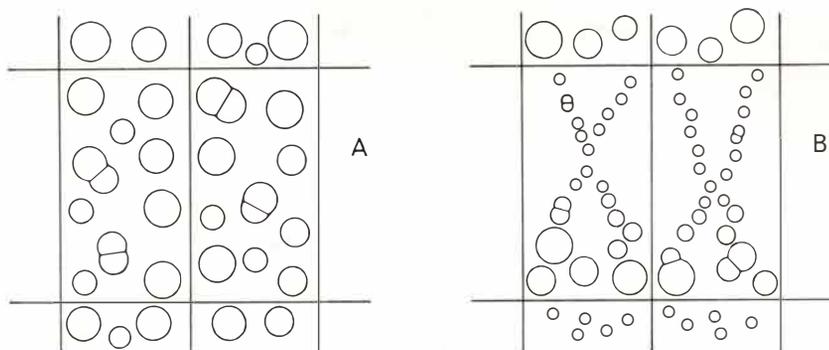


FIG. 11. — Schémas de la distribution des vaisseaux (coupes transversales).
A, bois poreux diffus ; B, bois à zones poreuses.

5.1.2. Les éléments non conducteurs

5.1.2.1. Fibres

— Fibre-trachéide

Rappelons que les trachéides forment la majeure partie du bois des Ptéridophytes et des Gymnospermes, à l'exclusion des Chlamydospermes (cf. 5.1.1.3).

Chez les Dicotylédones primitives et chez les Chlamydospermes, on rencontre des fibres encore très voisines des trachéides conductrices : les fibres-trachéides. Ces éléments n'assurent plus qu'un rôle de support et ressemblent aux fibres par leur forme plus allongée. Leurs ponctuations, plus rares et de type croisé, sont réparties sur toutes les faces longitudinales. On les observe surtout, avec toutes sortes d'intermédiaires, dans le bois secondaire de groupes plus ou moins primitifs : Gnétales, *Magnoliaceae*, Amentifères. Cette forme de transition manque habituellement chez les Dicotylédones évoluées.

— Fibre simpliciponctuée (libriforme)

C'est la fibre caractéristique du bois secondaire des Dicotylédones. Il s'agit de cellules mortes, souvent très allongées, à parois épaisses et à lumen étroit. Leurs ponctuations sont simples, petites et peu nombreuses ; plus rarement, ce type de fibre possède des ponctuations aréolées croisées, à aréole peu développée. Elles atteignent, au plus, 5 fois la longueur des initiales cambiales qui leur ont donné naissance.

L'existence de nombreuses formes de transition entre la fibre-trachéide vraie et la fibre simpliciponctuée permet de concevoir

que l'évolution morphologique des trachéides à ponctuations aréolées a abouti à des fibres à ponctuations simples et au rôle purement mécanique.

— Fibre sclérenchymateuse

On la rencontre dans le phelloderme (fibres corticales), à la limite du parenchyme cortical et du liber (fibres péricycliques), dans le liber (fibres libériennes) et dans le bois des Angiospermes (fibres ligneuses). Il s'agit de cellules mortes, très allongées (jusqu'à 14 000 fois plus longues que larges), fusiformes, à extrémités effilées et à lumen très étroit ; elles sont comparables aux fibres simpliciponctuées mais leur origine est différente. Leur membrane est percée de ponctuations petites, arrondies, généralement peu nombreuses. Ces ponctuations ne jouent aucun rôle dans la cellule adulte.

Les parois fortement épaissies sont le plus souvent lignifiées, mais elles peuvent rester exceptionnellement cellulósiques (lin, ramie) (*).

Les fibres de sclérenchyme peuvent aussi être groupées en massifs isolés ou former un anneau continu. Chez les Monocotylédones, ces massifs prennent un grand développement ; ils forment souvent une gaine plus ou moins complète autour des faisceaux libéro-ligneux, comme par exemple chez les Arécales (= Palmales) : chaque ensemble porte alors le nom de *faisceau fibrovasculaire*.

5.1.2.2. Parenchyme

En plus des éléments conducteurs et des fibres, le bois possède des cellules parenchymateuses à parois souvent lignifiées, qui restent longtemps vivantes. Leurs membranes sont généralement pourvues de ponctuations, dont le type dépend de la nature de la membrane (pourvue ou non d'une paroi secondaire) et de celui du tissu adjacent.

On distingue le *parenchyme vertical* (ou longitudinal) et le *parenchyme horizontal* (= rayons).

— Parenchyme vertical

Ce type de parenchyme est formé de cellules vivantes, à peu près isodiamétriques, dont les membranes lignifiées sont pourvues de ponctuations simples. Il joue un rôle important dans l'élaboration et la mise en réserve de l'amidon, d'huiles et de différentes autres substances organiques.

(*) Précisons à ce propos que seules les fibres à parois cellulósiques sont utilisées comme textiles fins ; quelques fibres à parois en partie lignifiées peuvent être également employées comme textiles grossiers.

Les premiers Gymnospermes ont un bois primitif, formé essentiellement de trachéides. Le parenchyme vertical apparaît chez les Conifères s. str. du Jurassique, où il tire son origine de trachéides septées du bois final (bois d'été). Son apparition correspond à celle des cernes de croissance dans le bois, liée à l'alternance des saisons ; les cellules du parenchyme vertical fournissent les éléments nutritifs nécessaires à l'assise cambiale pour reprendre son activité au printemps. Au cours de la phylogénèse, on assiste à la diffusion de ces cellules dans tout le cercle annuel. Enfin dans un stade plus évolué, les canaux sécréteurs apparaissent aussi au sein de ce parenchyme. Plusieurs genres de Conifères actuels sont dépourvus de parenchyme vertical dans leur bois (*Araucaria*, *Pinus*, *Taxus*, ...).

Chez les Angiospermes, les espèces évoluées, au bois hétéroxylé, ont plus de parenchyme que les espèces au bois secondaire homogène. On peut expliquer ce fait en considérant que les arbres à bois hétéroxylé ont un métabolisme plus important ; les substances organiques élaborées en plus grande quantité doivent donc disposer d'un parenchyme de réserve plus abondant. La disposition du parenchyme vertical par rapport aux vaisseaux constitue un caractère diagnostique important, en même temps qu'un critère évolutif. KRIBS (1935) a montré que la diminution de la longueur des éléments des vaisseaux, considérée comme le caractère anatomique-guide au point de vue évolutif, s'associe d'une disposition du parenchyme dans un sens bien précis. Le parenchyme diffus (= apotrachéal, non en rapport direct avec les vaisseaux) accompagne généralement des vaisseaux primitifs, tandis que les espèces au bois évolué montrent ce parenchyme en relation étroite avec les vaisseaux (= paratrachéal, accompagnant les vaisseaux dans leur distribution) (cf. fig. 12).

— Parenchyme horizontal

Ce type de parenchyme, issu du fonctionnement du cambium, est constitué de r a y o n s l i g n e u x. Il se présente sous forme de files de cellules uni- ou plurisériées, allongées radialement ou verticalement, allant du cambium vers le centre, à une profondeur variable (*). Dans les bois évolués, ces cellules sont parenchyma-

(*) Ces rayons, propres au bois, sont parfois en continuité avec la moelle et, pour cette raison, ont été appelés improprement r a y o n s m é d u l l a i r e s. On doit abandonner ce terme car bon nombre de rayons ligneux n'ont pas de rapport direct avec la moelle ; ils peuvent même se rencontrer dans des bois dépourvus de parenchyme médullaire. Le rayon ligneux, issu du cambium, se prolonge dans le liber en un r a y o n l i b é r i e n.

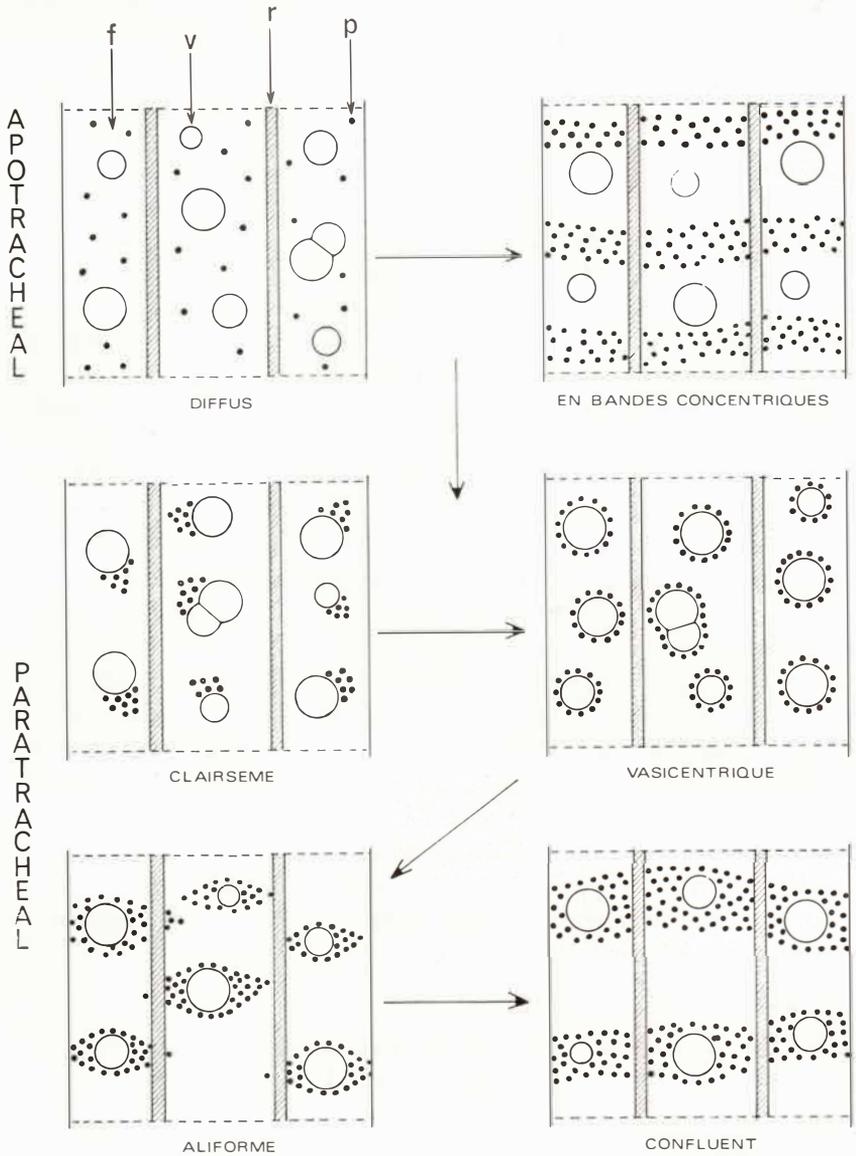


FIG. 12. — Évolution du parenchyme ligneux vertical.

f, fibres ; p, parenchyme ; r, rayon ; v, vaisseau.

teuses mais elles peuvent avoir leurs parois lignifiées. En réalisant des coupes longitudinales tangentielles, on peut déterminer la hauteur des rayons (de 100μ jusqu'à plus de 50 mm) et leur largeur (de quelques μ jusqu'à plus de 500μ). Les rayons ligneux croisent perpendiculairement les éléments du système vertical.

Les bois primitifs des espèces paléozoïques ont des rayons formés seulement de trachéides à ponctuations aréolées. Chez les types aux bois plus évolués, les trachéides des rayons ont été plus ou moins complètement remplacées par des cellules parenchymateuses vivantes.

Les cellules du parenchyme horizontal jouent un rôle très important dans l'accumulation de matières de réserves et dans le transport radial de l'eau et de substances organiques entre le liber et le bois. Leurs membranes sont pourvues de ponctuations simples au contact d'éléments parenchymateux et de ponctuations semi-aréolées au contact de trachéides.

Les ponctuations qui apparaissent dans les champs de croisement (= surfaces de contact) entre les trachéides ou les vaisseaux longitudinaux et les cellules parenchymateuses des rayons sont souvent caractéristiques et différentes des ponctuations entre les éléments conducteurs : ce sont les ponctuations de champs de croisement. Ces ponctuations particulières ont une importance capitale pour la reconnaissance des bois de Conifères. Elles varient en effet de forme, de grandeur et en nombre d'un groupe à l'autre et même parfois d'une espèce à l'autre ; comme ces caractères présentent une constance souvent remarquable, ils permettent de séparer les espèces entre elles sur cette base (*). Chez les Angiospermes, les ponctuations de champs de croisement ont également en général des formes variées : aréolées et petites, simples et grandes, ou encore même réticulées. Leur intérêt taxonomique est cependant plus réduit.

— Types de rayons ligneux

Selon les groupes systématiques et selon les espèces, les rayons montrent, chez les Angiospermes Dicotylédones, des différences notoires dans la forme et la répartition de leurs types cellulaires. Du point de vue systématique est surtout intéressante la distinction d'un type homogène et d'un type hétérogène (cf. fig. 13). Dans le premier, toutes les cellules sont couchées, c'est-à-dire allongées dans le sens du rayon. Dans le second, certaines cellules sont courtes (= cellules palissadiques), plus ou moins cubiques, de même hauteur que les cellules couchées qui les accompagnent mais beaucoup moins longues radialement.

(*) On trouvera dans HEIM (1971, p. 520, fig. 6) une illustration des principales ponctuations de champs de croisement ; dans le texte et la légende de la figure 6, il faut lire « taxodioïde » à la place de « taxoïde ».

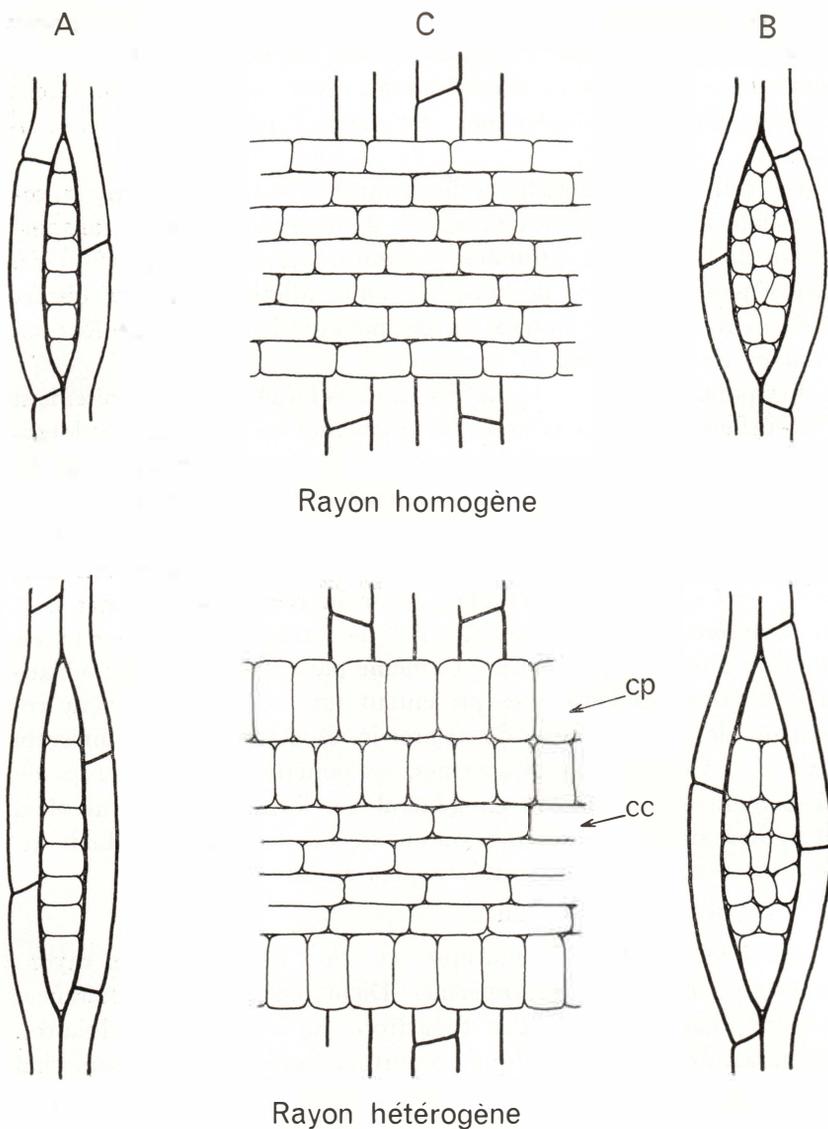


FIG. 13. — Types de rayons ligneux.

A, coupes tangentielles dans un rayon unisérié ; B, coupes tangentielles dans un rayon plurisérié ; C, coupes radiales.

cc, cellules couchées ; cp, cellules palissadiques.

C'est encore KRIBS (1935) qui a mis en évidence les différents types de rayons du bois secondaire ; nous nous limiterons cependant à des considérations générales concernant ces types extrêmes, en signalant toutefois que des types intermédiaires existent également.

Les rayons hétérogènes se rencontrent dans les formations secondaires de nombreuses Ptéridophytes fossiles et chez les Phanérogames primitives (Ptéridospermales, Cycadales, Bennettitales). C'est également ce type de rayon que l'on retrouve chez les Dicotylédones primitives homoxylées (*Drimys*, *Tetracentron*, *Trochodendron*,...).

Chez une même espèce d'ailleurs, le développement ontogénique montre que des rayons primitifs, différenciés au début de la croissance, sont remplacés progressivement par des rayons plus évolués (rayons hétérogènes près de la moelle, qui deviennent homogènes dans le bois adulte). Chez les espèces très évoluées, l'évolution peut être accélérée, les stades primitifs étant supprimés. Cette propriété que montrent les espèces évoluées de « sauter » des stades primitifs a déjà été mise en évidence antérieurement à propos d'autres éléments vasculaires.

Les espèces évoluées d'un point de vue anatomique ont des rayons de faible largeur (uni- ou bisérié), tandis que les espèces primitives ont des rayons très larges (plurisériés). A cet égard, les Conifères actuels ont des rayons évolués, généralement unisériés. Chez les Angiospermes actuels les moins évolués, on rencontre encore souvent des rayons multisériés très primitifs.

5.1.2.3. T i s s u d e t r a n s f u s i o n

Il s'agit d'un tissu résiduel qui était bien représenté chez de nombreuses *Cycadophytina* et *Pinophytina* et chez quelques Ptéridophytes où il occupait la place du bois primaire centripète.

Actuellement, on le trouve parfois associé aux faisceaux libéroligneux chez les Gymnospermes (notamment dans la feuille des Conifères) et quelques Ptéridophytes, très rarement chez les Angiospermes.

Par leur forme globuleuse et leur degré de lignification, les cellules dont il se compose sont intermédiaires entre les cellules parenchymateuses et les trachéides. Le tissu de transfusion stocke l'eau et le nom qui lui a été donné rappelle son rôle dans la circulation des liquides entre les faisceaux vasculaires et les tissus parenchymateux. Au cours de l'évolution, ce tissu a été plus ou moins complètement remplacé par du bois centrifuge, mieux adapté à jouer un rôle dans la conduction de l'eau (BOUREAU, 1954).

5.1.2.4. A u t r e s é l é m e n t s

Dans certains bois, on peut encore rencontrer d'autres éléments tels que des cellules sécrétrices isolées ou rassemblées en canaux

sécréteurs, des laticifères, ... La présence ou l'absence de ces éléments secondaires n'a généralement qu'un intérêt taxonomique limité.

5.2. LE LIBER

Le phloème ou liber est un tissu complexe par les éléments très différenciés qu'il renferme généralement. Les éléments cellulaires restent souvent cellulósiques et se disposent en files verticales.

L'élément criblé, le constituant essentiel de ce tissu, assure la circulation de la sève élaborée (= descendante), riche en substances organiques (glucides et protéines).

Le liber est un tissu en perpétuel remaniement. Ses éléments principaux, après un temps de fonctionnement, s'écrasent progressivement, se désagrègent, pendant que de nouveaux éléments se différencient. A cet égard, il existe donc une différence importante entre les destinées du liber et celles du bois. Ceci explique le fait que, chez des individus d'âges très différents, la proportion de liber soit quasi constante, ce qui contraste avec le bois, dont l'accroissement persiste quasi indéfiniment.

La constitution du liber varie suivant les groupes systématiques :

- Chez les Ptéridophytes et les Gymnospermes primitives, on trouve des cellules criblées et du parenchyme.
- Chez les autres Gymnospermes, le liber est constitué de tubes criblés, de parenchyme et de fibres de sclérenchyme. Les Gnétales s. str. possèdent en outre des cellules compagnes et tous les Conifères des cellules albuminifères.
- Les Angiospermes ont un liber de composition encore plus complexe ; on y rencontre des tubes criblés, des cellules compagnes, du parenchyme, des fibres libériennes, des cellules sécrétrices, ...

Pour des raisons techniques et parce que le liber est mal préservé chez les fossiles, l'étude de ce tissu est beaucoup plus complexe que celle du bois. N'ayant fait l'objet que de peu de recherches approfondies, son importance dans les problèmes d'évolution apparaît actuellement bien moins grande que celle du bois. Nous donnerons cependant quelques renseignements concernant les principaux éléments libériens dont l'intérêt taxonomique a été démontré.

5.2.1. *Les éléments criblés*

Les éléments criblés sont les constituants essentiels du liber. On distingue les tubes criblés, formés d'éléments superposés

et disposés en files axiales, et les cellules criblées, réparties çà et là dans le liber. Ces éléments doivent leur nom aux cribles dont leurs membranes sont perforées et au travers desquels les échanges peuvent s'effectuer d'une cellule à l'autre.

Les perforations des cribles peuvent être dispersées (cribles simples) ou groupées en plages (cribles composés ou plaques criblées).

La localisation des cribles revêt une importance phylogénique aussi considérable que la répartition des punctuations sur les vaisseaux. Chez les Ptéridophytes et les Gymnospermes, les cribles sont localisés sur les parois latérales et terminales des cellules. Chez les Dicotylédones ligneuses, les cribles disparaissent plus ou moins complètement des parois latérales ; chez les Dicotylédones herbacées et les Monocotylédones, les cribles sont localisés exclusivement sur les parois transversales. Au cours de cette évolution dans la répartition des cribles, les cellules criblées, isolées par des cellules parenchymateuses, se superposent progressivement les unes aux autres pour former finalement de véritables tubes criblés continus.

On peut faire en plus des constations analogues à celles que révèle l'étude de l'évolution de la forme des éléments conducteurs du bois.

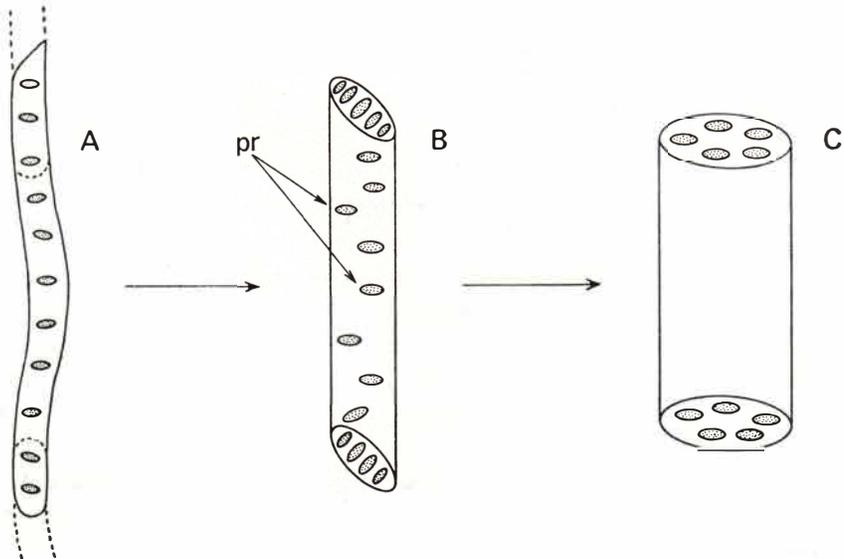


FIG. 14. — Évolution des tubes criblés.

A, type des Gymnospermes ; B, type des Dicotylédones ligneuses ; C, type des Dicotylédones herbacées.

pr, pores résiduels.

En effet, parallèlement à l'évolution de la répartition des cribles, on assiste également à un raccourcissement des éléments des tubes criblés, à une augmentation de leur diamètre, en même temps que les cloisons terminales deviennent de moins en moins obliques pour être à peu près horizontales chez les groupes herbacés évolués (cf. fig. 14).

5.2.2. *Les cellules compagnes*

Les cellules compagnes (= cellules annexes) sont caractéristiques des Angiospermes et du genre *Gnetum*. Elles sont étroitement associées aux éléments criblés. Ces cellules vivantes peuvent, dans certains cas, se transformer en tubes criblés.

ZAHUR (1959) a relevé un caractère taxonomique important de ces cellules : les types plus courts que les tubes criblés sont plus primitifs que les types aussi longs que les tubes criblés.

5.2.3. *Les cellules albuminières*

Il s'agit de cellules vivantes, au contenu riche en protéines, qui caractérisent le liber des Conifères. Ces éléments sont homologues aux cellules compagnes des Angiospermes. Les cellules albuminières communiquent avec les éléments criblés par des ponctuations et, après un temps de fonctionnement, elles se vident puis sont résorbées.

5.2.4. *Les fibres*

Les fibres libériennes sont des cellules allongées que l'on rencontre aussi bien dans le phloème primaire que dans le liber secondaire. Dans les fibres adultes, les membranes fortement épaissies peuvent être cellulósiques ou plus ou moins lignifiées.

Absentes chez les Ptéridophytes et rares chez les Gymnospermes, les fibres libériennes se rencontrent chez les Angiospermes herbacées et, plus rarement, chez les espèces ligneuses.

Contrairement aux fibres du bois secondaire, qui dérivent phylogéniquement des trachéides, les fibres du liber secondaire ne montrent pas d'affinité avec les tubes criblés. Leur importance est donc de moindre intérêt dans les problèmes d'évolution, bien qu'elles soient généralement caractéristiques du liber évolué.

5.2.5. *Les parenchymes*

En plus des cellules compagnes, le phloème peut contenir aussi des cellules parenchymateuses allongées verticalement et de formes

variées. Celles-ci renferment des matières de réserve, du latex, des tanins, des cristaux, ...

Dans le phloème primaire, on ne rencontre que du parenchyme longitudinal, tandis que dans le liber secondaire on trouve en outre du parenchyme horizontal qui forme les rayons libériens (cf. note p. 403).

Les Angiospermes primitives ont une quantité considérable de parenchyme, tandis que les familles plus évoluées en possèdent peu ou en sont totalement dépourvues (cas de nombreuses Monocotylédones).

5.3. PRIMITIVITÉ ET ÉVOLUTION DES CARACTÈRES ANATOMIQUES VASCULAIRES DES PHANÉROGAMES

Nous résumerons, sous forme de tableaux succincts, les évolutions principales que l'on peut mettre en évidence lors de l'étude des éléments conducteurs des Phanérogames. Comme nous l'avons vu précédemment, il ne faut pas perdre de vue qu'il existe de nombreux intermédiaires entre les types extrêmes repris aux tableaux 1 et 2 (*). Pour mettre en évidence toute leur importance, c'est à l'intérieur des phylums qu'il faut appliquer les indices d'évolution tirés des caractères anatomiques (comme c'est d'ailleurs aussi le cas pour d'autres critères, morphologiques ou non). On ne rencontre pas nécessairement en même temps, dans un groupe donné, un ensemble de caractères de même niveau évolutif; généralement, à côté d'une série de caractères d'un niveau donné, on décèle d'autres traits que l'on doit considérer comme plus primitifs ou plus évolués.

Dans le premier tableau, nous faisons figurer les traits saillants des éléments vasculaires des Angiospermes et des Chlamydospermes, dans le second ceux des éléments vasculaires des autres Gymnospermes.

(*) Sans entrer dans les détails, nous signalerons qu'il faut encore considérer, pour établir la signification phylogénique réelle d'un caractère, l'éventualité de *pseudo-cycles évolutifs*; c'est-à-dire qu'un caractère, absent primitivement, peut apparaître dans un stade plus évolué, puis disparaître ultérieurement. Le stade de départ et le stade final sont apparemment semblables: l'un est pourtant primitif, l'autre surévolué.

TABLEAU 1

**Évolution des principaux caractères anatomiques chez les Angiospermes
et les Chlamydospermes**

Caractères	Aspect dans les groupes primitifs	Aspect dans les groupes évolués
Bois		
<i>Éléments conducteurs</i> (outre les trachées)	trachéides	vaisseaux
Longueur des éléments	longs	courts
Diamètre	petit	grand
Contour transversal	angulaire	arrondi
Perforation	multiple-scalariforme	simple
Paroi terminale	longue, très oblique	courte, horizontale
Ponctuations latérales	scalariformes, peu nombreuses, grandes, sur une seule file ou opposées	simples, nombreuses, petites, alternes
Répartition	bois poreux diffus	bois à zones poreuses
<i>Fibres</i>		
Type	fibres-trachéides	fibres simpliciponctuées
Ponctuations	aréolées	simples
<i>Parenchyme vasculaire</i>	peu abondant	abondant
Disposition	apotrachéal	paratrachéal
<i>Rayons</i>	présents	souvent absents
Nature	hétérogènes	lorsque présents, homogènes
Largeur	plurisériés	lorsque présents, unisériés
Liber		
<i> Tubes criblés</i>		
Longueur	longs	courts
Diamètre	petit	grand
Paroi terminale	longue, très oblique	courte, horizontale
Paroi latérale	avec cribles	sans cribles
Cellules compagnes	plus courtes que les tubes criblés	aussi longues que les tubes criblés
<i>Parenchyme</i>	abondant	réduit ou absent
<i>Fibres</i>	absentes	présentes

TABLEAU 2

**Évolution des principaux caractères anatomiques chez les Gymnospermes
(Chlamydospermes exclus)**

Caractères	Aspect dans les groupes primitifs	Aspect dans les groupes évolués
Bois		
<i>Trachéides</i>		
Ponctuations	absentes, ornementation scalariforme à réticulée	aréolées
Aréoles	très serrées	non serrées ou très serrées par surévolution
Crassules	absentes	présentes ou absentes par surévolution
<i>Parenchyme vasculaire</i>		
	absent	présent
<i>Rayons</i>		
Nature	souvent absents	présents
Largeur	lorsque présents, hétérogènes	homogènes
Parenchyme	lorsque présents, plurisériés	uni- ou bisériés
	absent	présent
<i>Tissu de transfusion</i>	présent	peu développé à absent
Liber		
<i>Éléments criblés</i>	cellules criblées	tubes criblés
<i>Cellules albuminifères</i>	absentes	présentes
<i>Fibres</i>	absentes	présentes

6. Le problème de l'origine des Angiospermes

6.1. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Les Angiospermes ont subi une longue évolution dans des conditions écologiques des plus variées et ils ont atteint une diversité morphologique extrême. Les groupes vivants ne représentent que des phylums plus ou moins indépendants les uns des autres, issus d'ancêtres souvent fort anciens ; on doit évidemment les considérer actuellement bien plus comme des états d'évolution, des paliers, que comme des témoins de stades successifs d'une même lignée évolutive.

Selon certains auteurs (HUTCHINSON, TAKHTAJAN, CRONQUIST, ...), les Angiospermes auraient une souche commune et le groupe primitif de base des Dicotylédones serait les Dialypétales, tandis que les Sympétales et les Apétales constitueraient des groupes évolués, ayant acquis la sympétalie ou ayant « perdu » le périanthe au cours de l'évolution. D'autres auteurs (HAGERUP, LAM, GREGUSS, EM-

BERGER, ...), au contraire, réfutent cette origine commune et proposent de rechercher les ancêtres des Dicotylédones dans des groupes différents, qui auraient donc évolués indépendamment les uns des autres vers la réalisation d'un niveau d'évolution commun. C'est ainsi que les Polycarpiques auraient une origine ptéridophytique, les types à placentation centrale seraient issus des Conifères, les types à placentation pariétale proviendraient des Caytoniales, ...

Quant aux Monocotylédones, les auteurs partisans d'une origine commune des Dicotylédones les font dériver de Polycarpiques primitives (HUTCHINSON, TAKHTAJAN) ou de certaines Fougères (ENGLER & PRANTL). Les auteurs qui prônent le polyphylétisme des Dicotylédones imaginent que certaines origines monocotylées sont à rechercher chez différents groupes de Dicotylédones, tandis que pour d'autres groupes le passage à l'angiospermie aurait pu se réaliser chez des Gymnospermes, ce qui aurait donné naissance à certaines lignées de Monocotylédones sans passer par le relai des Dicotylédones (cf. notamment EMBERGER, 1968).

La théorie de l'origine commune des Angiospermes semble néanmoins devoir prévaloir dans l'état actuel de nos connaissances. En effet, la preuve du caractère naturel du groupe repose en premier lieu sur un ensemble de particularités communes : structure des gamétophytes, double fécondation, carpelles, ... L'origine indépendante de ces divers caractères dans différents groupes taxonomiques est statistiquement improbable. Il ne faut évidemment pas perdre de vue que les lignées sont très anciennes, ce qui fait que les relations entre celles-ci ne sont pas toujours faciles à établir. On pourrait d'ailleurs citer à cet égard de nombreux exemples de types intermédiaires qui peuvent relier des groupes apparemment bien différents entre eux.

6.2. L'APPORT DE L'ANATOMIE

L'anatomie peut-elle apporter des précisions et éventuellement des arguments à l'appui de l'origine monophylétique des Angiospermes ?

Précisons dès l'abord qu'il ne faudra pas tenter de rechercher l'origine des Angiospermes dans des groupes qui montrent des caractères plus évolués que les espèces primitives d'Angiospermes, le passage de la trachéide des familles primitives homoxylées au vaisseau des familles hétéroxylées étant par exemple irréversible. Il serait ainsi inconcevable de penser rechercher leur origine au sein des Chlamydospermes, dont le bois est déjà hétéroxylé ! Au

contraire, il est logique de trouver la souche des Dicotylédones dans des groupes moins évolués, dont le bois homoxylé présente des trachéides à ponctuations scalariformes et des rayons ligneux hétérogènes. Ces deux conditions, importantes d'un point de vue phylétique, ne se trouvent pas chez les Conifères, les Ptéridospermales et les Cordaïtales, aux bois homoxylés, à trachéides évoluées dans une voie nettement différente (ponctuations aréolées souvent isodiamétriques) de celle des trachéides des Dicotylédones primitives (ponctuations scalariformes). D'ailleurs, les Conifères présentent déjà des rayons homogènes plus évolués (unisériés, rarement bisériés), un liber dépourvu de cellules compagnes mais avec des cellules albuminifères, des réactions microchimiques différentielles, ...

Ces faits nous obligent à penser actuellement que, sans exclure pour autant la possibilité d'un « échelon gymnospermique », la souche des Dicotylédones doit être probablement recherchée dans des Ptéridophytes évoluées : eu-stéliques, pourvues de formations secondaires à rayons hétérogènes et à trachéides encore peu évoluées. Les Équisétales primitives (Calamites), notamment, présentent une anatomie évoluée : eu-stélie, trachéides secondaires pourvues de ponctuations scalariformes et aréolées, éléments de soutien, parenchyme de réserves, formations secondaires corticales. Il faut donc attendre la solution de ce problème dans de nouvelles découvertes paléontologiques. Les hypothèses doivent être émises avec prudence car les cas d'évolution parallèle sont fréquents et on a souvent supposé des affinités entre certains groupes qui étaient seulement affectés d'une convergence de caractères (cf., par exemple, le cas des Chlamydospermes et des Angiospermes).

C'est dans l'ordre des Magnoliales (au sens relativement large d'HUTCHINSON) que l'on trouve les caractères anatomiques les moins évolués chez les Angiospermes, à côté d'ailleurs d'une structure florale primitive. Les *Trochodendraceae*, les *Tetracentraceae* et les *Winteraceae* ont des plans ligneux homoxylés, formés uniquement de trachéides à ponctuations scalariformes, les rayons ligneux, hétérogènes et plurisériés, étant d'autre part très larges. D'autres Magnoliales sont hétéroxylées mais les caractères du bois secondaire sont encore très primitifs. Les rayons ligneux, dans ces familles, sont toujours analogues à ceux rencontrés dans les trois familles homoxylées et les vaisseaux sont très primitifs : de faible diamètre, effilés, pourvus de ponctuations scalariformes et longs, comme d'ailleurs les trachéides qui les accompagnent.

L'étude du bois secondaire dans le groupe primitif des Magnoliales peut fournir des indications sur la parenté des diverses lignées issues de cette souche commune. Les Hamamélidales, par des analogies particulièrement frappantes dans la structure de leur bois secondaire, dérivent vraisemblablement des Magnoliales par l'intermédiaire de familles telles que les *Trochodendraceae*, *Cercidiphyllaceae* et *Eupteleaceae*. Les Hamamélidales ont pu par ailleurs donner naissance à la souche de certaines Apétales. Les *Eucommiaceae*, par exemple, ont de nombreux caractères du bois secondaire (type de vaisseaux, fibres, rayons primitifs, ...) qui marquent une étape nette entre les Hamamélidales et les Urticales (TIPPO, 1940). Les Casuarinales, dont la spécialisation extrême les a fait séparer profondément des autres Angiospermes par divers auteurs, ont des analogies avec les Hamamélidales, tant d'un point de vue anatomique (MOSELEY, 1948) que pour d'autres caractères morphologiques.

Dans les familles les plus primitives de Monocotylédones, les vaisseaux sont absents, comme chez les *Hydrocharitaceae*, ou présents seulement dans la racine, comme chez les *Butomaceae* et les *Alismataceae*. CHADLE (1953) pense que les vaisseaux auraient eu une origine indépendante chez les Dicotylédones et les Monocotylédones. Il conclut que ces éléments apparurent d'abord, au sein des Monocotylédones, dans le métaxylème des racines et, plus tard, dans les tiges et les feuilles. CRONQUIST (1968) croit, au contraire, que la souche qui a donné naissance aux Monocotylédones était déjà hétéroxylée et que ces ancêtres auraient perdu leurs vaisseaux de par leur habitat aquatique ; les familles dont seules les racines sont hétéroxylées auraient donc des vaisseaux à l'état vestigial. Quoiqu'il en soit, les ancêtres vraisemblables des Monocotylédones doivent être recherchés du côté des ancêtres des Nymphéales actuelles, qui montrent de nombreux caractères primitifs : pollen monocolé, ovaire apocarpe ou pseudocoenocarpe (comme certaines Monocotylédones), placentation laminaire diffuse, absence de vaisseaux dans tous les organes, ... L'ordre des Nymphéales, dérivant des Magnoliales, est représenté par des types herbacés liés à l'habitat aquatique. Ce fait ainsi que divers autres caractères (anatomie du rhizome rappelant celle des Monocotylédones, sans cambium, racine principale rapidement disparue, réaction sérologique positive avec les Monocotylédones, ...) conduisent divers auteurs à faire dériver les Monocotylédones d'une souche de Dicotylédones liées à l'habitat aquatique.

Les Monocotylédones représentent en fait le type herbacé par excellence. La parenchymatisation de la tige a atteint son stade maximum et les faisceaux libéro-ligneux parcourent souvent plusieurs entrenœuds sans s'anastomoser (atactostèle). Cet arrangement est en rapport avec le fait que ces végétaux n'ont pas les structures secondaires typiques des Dicotylédones et que leur rigidité est réalisée par les faisceaux libéro-ligneux fortement sclérifiés. L'environnement aquatique a abouti dans la structure de ces plantes à une simplification générale des organes végétatifs : suppression du développement de la racine principale, système conducteur réduit, apparition de lacunes aérifères... Même les types de Monocotylédones apparemment ligneux ne sont en fait que des types herbacés modifiés, la différence fondamentale entre tiges ligneuses et herbacées n'étant pas liée à la consistance mais avant tout à la structure. Les Arécales (= *Palmae*) et les *Bambuseae*, dont les tiges sont formées en majeure partie par des tissus sclérifiés (cf. faisceaux fibro-vasculaires, p. 402), sont en réalité des plantes à structure de type herbacé. Signalons pour terminer que diverses Monocotylédones ont un cambium non fonctionnel, ce qui constitue un rappel ancestral évident montrant que les types primitifs devaient posséder des assises cambiales actives.

Il reste à émettre quelques considérations au sujet des *Chlamydospermes*, que l'on a longtemps considérés comme établissant le lien entre les Gymnospermes et les Angiospermes, notamment en raison de leurs particularités anatomiques. Le groupe possède en effet du bois secondaire à trachéides et des vaisseaux primitifs, certaines réactions microchimiques identiques à celles des Angiospermes et du liber avec cellules compagnes chez les Gnétales. La perforation foraminée des vaisseaux chez les *Chlamydospermes* a en fait une origine différente de celle des Angiospermes (même dans les cas peu fréquents, où elle est, chez ce groupe, de type foraminé) et les punctuations aréolées des trachéides sont typiquement celles des Conifères. L'hétéroxylye, comme d'ailleurs les structures florales, montre qu'il ne s'agit en réalité que d'un cas de convergence (par édification de structures plus ou moins comparables) entre ces deux groupes, qui ont subi une évolution distincte. La parenté phylogénique des *Chlamydospermes*, qui constituent peut-être d'ailleurs un groupe artificiel, doit être certainement recherchée dans la lignée des Cordaïtes-Conifères.

7. Conclusions

L'étude systématique des éléments vasculaires chez les Trachéophytes, fossiles et actuels, montre leur unité structurale anatomique. Les espèces ne présentent en réalité que des variantes d'un type anatomique au large potentiel évolutif et l'intérêt des données anatomiques est pleinement justifié dans la recherche des voies suivies par cette évolution.

Partant d'éléments peu différenciés, qu'il s'agisse du bois ou du liber, l'évolution se marque par une différenciation de plus en plus grande des éléments et par une répartition du « travail » dans l'accomplissement des différentes fonctions vitales. La trachéide primitive, au double rôle de conduction et de soutien, assure une circulation lente de la sève brute (circulation en « chicane » par les ponctuations), tandis que les plantes hétéroxylées ont un métabolisme plus important, la circulation de la sève brute s'effectuant au travers des larges pores terminaux des vaisseaux. De la même manière, les cellules criblées des plantes primitives conduisent la sève élaborée d'une manière beaucoup plus lente que ne le font les larges tubes criblés des types plus évolués. Ainsi donc, on voit que l'évolution physiologique d'un végétal dépend étroitement de son évolution morphologique. L'étude des niveaux d'organisation et des architectures prend donc de ce fait une importance considérable dans l'explication des phénomènes vitaux.

On a vu également que la prise en considération de l'ontogénie de l'appareil vasculaire s'avérait fort instructive. Celle-ci débute toujours par des éléments simples, pour aboutir, plus ou moins rapidement, à des structures plus complexes, la plante rappelant, en quelque sorte, les traits ancestraux par lesquels son espèce a passé au cours de sa phylogénèse. On peut même noter, chez certaines espèces ligneuses, dans chaque cerne annuel, l'évolution des caractères entre le bois initial aux caractères primitifs et le bois final plus évolué. Enfin, dans un dernier stade évolutif, l'ontogénie est accélérée et il y a « télescopage », plus ou moins complet, des stades primitifs.

A la lumière des faits tirés de l'étude des plans ligneux et du tissu vasculaire, le systématicien peut élaborer des schémas qui touchent bien plus à la réalité des faits que ceux, anciens, bâtis sur la seule base des caractères floraux et inflorescentiels. Le système qui s'élabore de la sorte se rapproche de la systématique naturelle à laquelle toutes les disciplines de la botanique doivent évidemment coopérer.

BIBLIOGRAPHIE

- BAILEY, I. W. & TUPPER, W. W. (1918). — Sizevariation in tracheary cells : I. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. *Proc. Amer. Acad. Arts & Sci.*, **54** : 149-204.
- BANKS, H. P. (1968). — The early history of land plants, in *Symposium on Evolution and Environment*, 73-107. Drake, New Haven.
- BERTRAND, C.-E. & CORNAILLE, F. (1902). — Étude sur quelques caractéristiques de la structure des Filicinées actuelles. La masse libéro-ligneuse élémentaire des Filicinées actuelles et ses principaux modes d'agencement dans la fronde. *Trav. et Mém. Univ. Lille*, t. 10.
- BERTRAND, P. (1947). — Les végétaux vasculaires. Masson, Paris.
- BIERHORST, D. W. (1971). — Morphology of vascular plants. Macmillan, New York.
- BOLD, H. C. (1967). — Morphology of Plants. Harper and Row, New York, sec. edit.
- BOUREAU, E. (1954, 1956 et 1957). — Anatomie végétale. Presses Univ. Fr., Paris.
- CHAUVEAUD, G. (1911). — L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, **13** : 113-433.
- CHEADLE, V. I. (1953). — Independent origin of vessels in the monocotyledons and dicotyledons. *Phytomorphol.*, **3** : 23-44.
- CRONQUIST, A. (1968). — The evolution and classification of flowering plants. Nelson, London.
- CRONQUIST, A., TAKHTAJAN, A. & ZIMMERMANN, W. (1966). — On the higher taxa of Embryobionta. *Taxon*, **15** : 129-134.
- DUVIGNEAUD, P. & VAN BOCKSTAL, L. (1968). — Systématique des plantes supérieures, 2 vol. Presses Univ. Brux., Bruxelles.
- EMBERGER, L. (1942). — Sur les Ptéridospermées et les Cordaïtales. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **89** : 202-203.
- EMBERGER, L. (1960). — Traité de Botanique systématique, T. II, Les végétaux vasculaires. Masson, Paris.
- EMBERGER, L. (1968). — Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants (Éléments de paléobotanique et de morphologie comparée). Masson, Paris.
- ENGLER, H. S.A. & PRANTL, K. A. E. (1887-1909). — Die natürlichen Pflanzenfamilien, nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen. Leipzig.
- EYDE, R. H. (1971). — Evolutionary morphology distinguishing ancestral structure from derived structure in flowering plants. *Taxon*, **20** : 63-73.
- GAYRAL, P. & VINDT, J. (1961). — Anatomie des végétaux vasculaires, 2 fasc. Doin, Paris.
- GREGUSS, P. (1955). — Identification of living Gymnosperms on the basis of xylotomy. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- HAGERUP, O. (1933). — Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. *Danske Vidensk. Selsk., Biol. Medel.*, **10** : 1-82.

- HEIM, J. (1971). — Notions d'anatomie des bois et application à quelques espèces ligneuses récoltées aux Baléares en 1965. *Natur. belges*, **52** : 505-543.
- HUTCHINSON, J. (1969). — Evolution and Phylogeny of Flowering Plants. Academic press, London and New York.
- JEFFREY, E. C. (1917). — The anatomy of woody plants. University of Chicago Press, Chicago.
- KRIBS, D. A. (1935). — Salient lines of structural specialisation in the wood rays of Dicotyledons. *Bot. Gaz.*, **96** : 547-557.
- LAM, H. J. (1948). — Classification and the new morphology. *Acta Biotheor.*, **8** (4) : 107-154.
- LANJOUW, J. & al. (1968). — Compendium van de Pteridophyta en Spermatophyta. Oosthoek, Utrecht.
- LIGNIER, O. (1908). — Essai sur l'Évolution morphologique du règne végétal. *Bull. Soc. Linn. Norm.*, 6^e sér., **3** : 34-62.
- MOSELEY, M. F. (1948). — Comparative anatomy and phylogeny of the *Casuarinaceae*. *Bot. Gaz.*, **110** : 232-280.
- TAKHTAJAN, A. (1969). — Flowering Plants, Origin and Dispersal. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- TIPPO, O. (1940). — The comparative anatomy of the secondary xylem and the phylogeny of the *Eucommiaceae*. *Amer. Journ. Bot.*, **27** : 832-838.
- VAN TIEGHEM, P. & DOULIOT, H. (1886). — Sur la polystélie. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, **7** : 275-322.
- ZAHUR, M. Z. (1959). — Comparative study of secondary phloem of 423 species of woody dicotyledons belonging to 85 families. *Cornell Univ. Agr. Stat. Mem.*, **358** : 1-160.
- ZIMMERMANN, W. (1959). — Die Phylogenie der Pflanzen. Fischer Verlag, Stuttgart.

**Étude de la végétation et des sites de nidification
du Bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus* (Linné)
dans une parcelle-témoin de la Réserve de Genk ⁽¹⁾**

par

Claude GHIOT

Assistante à l'Université de Liège

Introduction

Au cours de ses travaux réalisés en 1958 dans la Réserve de Genk, RUWET constatait dans une zone marécageuse à *Myrica gale* une densité particulièrement forte de Bruants des roseaux *Emberiza schoeniclus* (Linné) cantonnés lors de la période de reproduction.

Durant les mois de mars à juin 1971 inclus, nous avons effectué dans cette même zone précise de la Réserve une étude éco-éthologique de cette espèce afin d'en déterminer le comportement territorial.

Une étude botanique du site et plus particulièrement une étude du site des nids s'est avérée nécessaire dans le cadre de notre travail afin de déterminer les relations existant entre le milieu végétal et la forte densité de Bruants nichant en cet endroit. On lira successivement une esquisse de la végétation de la parcelle-témoin, puis une analyse de la végétation des sites des nids.

Méthodes

Au départ, nous avons sélectionné sur ce terrain une parcelle marécageuse de 7 ha située au nord de la Réserve et plus précisément à l'est du Groot Huiskens Weyer et au nord du Streep. Une aulnaie qui longe le drain d'alimentation du Groot Huiskens Weyer et le chemin suivant la clôture de la Réserve limitent cet endroit respectivement au nord et à l'est. Cette parcelle fut balisée et cartographiée (Fig. 1).

Une carte physionomique de la végétation dressée à l'échelle 1/500^e

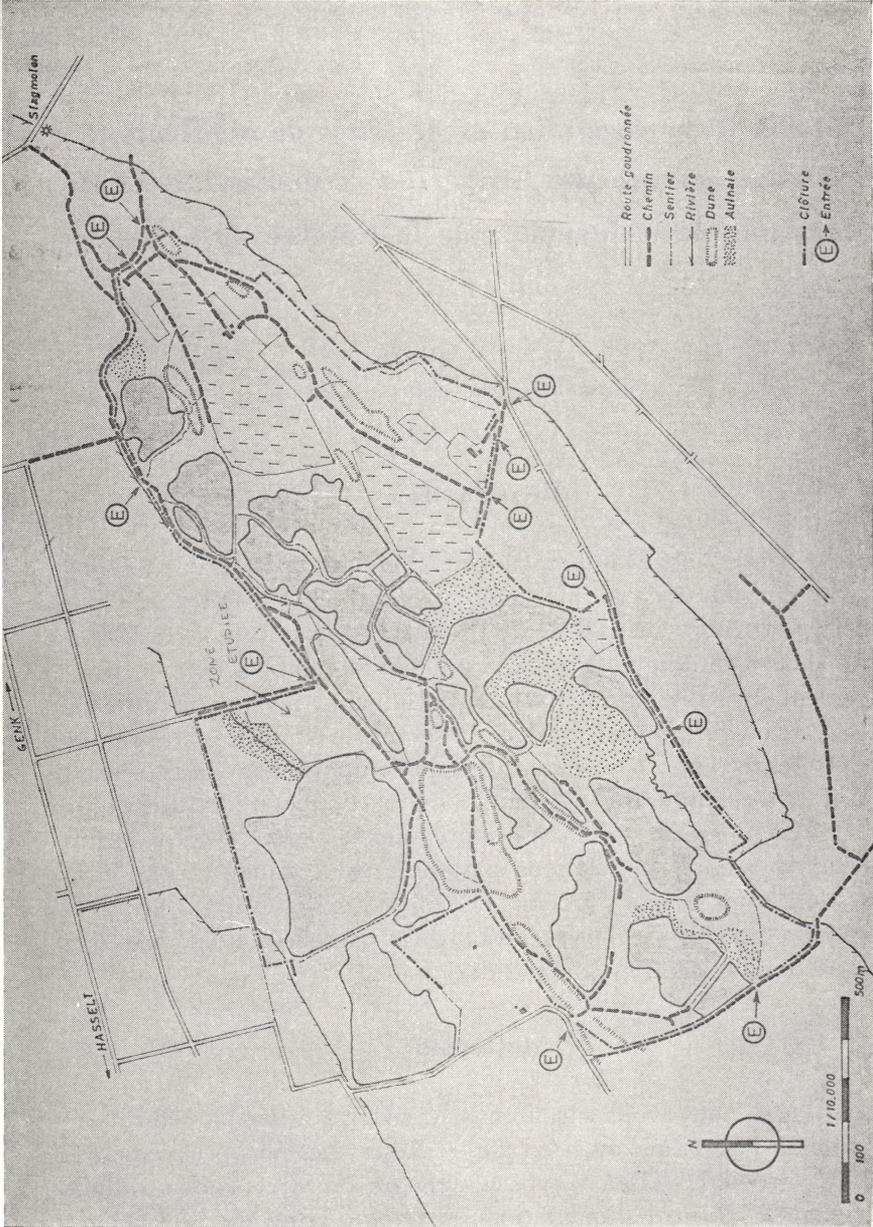


Fig. 1. — Site de Genk.

fut réalisée et les contours des différentes associations végétales furent dessinés en prenant les piquets de balisage comme points de référence (Fig. 2).

En tout, 22 relevés de végétation ont été effectués. Nous avons utilisé la technique de BRAUN-BLANQUET reprise par VANDEN BERGHEN en 1966. La nomenclature est tirée de la flore de MULLENDERS et al. (1967).

Ces différents relevés sont repris en fin de publication et leur localisation est indiquée sur la carte botanique. Ils se répartissent comme suit dans le sens du plus humide au plus sec :

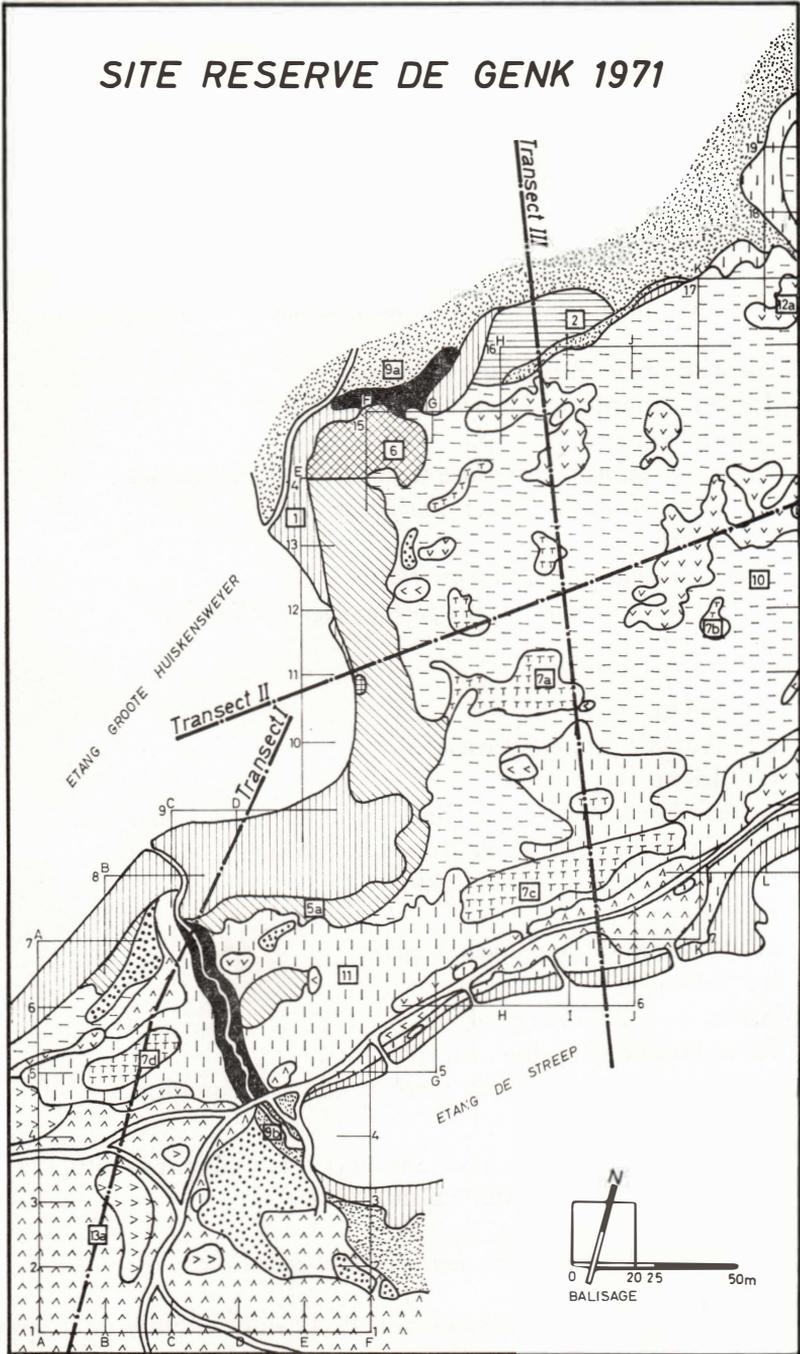
1. Association à *Phragmites communis*.
2. Idem : variante à *Equisetum fluviatile*.
3. Association à *Typha* sp.
4. Zone à *Baldingera arundinacea* et *Rumex hydrolapathum*.
5. a : Association à *Juncus acutiflorus*.
b : Idem
6. Idem : variante à *Equisetum fluviatile*.
7. a : Plage tourbeuse à *Eriophorum angustifolium*.
b : Idem.
c : Idem.
d : Idem.
9. a : Aulnaie marécageuse.
b : Idem.
10. Association à *Myrica gale* (hauteur inférieure à 1 m).
11. Association à *Myrica gale* (hauteur supérieure à 1 m).
12. a : Association à *Erica tetralix*.
b : Idem.
13. a : Association à *Calluna vulgaris*.
b : Idem.
14. Association à *Festuca* gr. *ovina*.
- 14' Idem (relevé situé hors du quadrat).
15. Association à *Corynephorus canescens* (hors du quadrat).

A. RELEVÉ DES DIFFÉRENTES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES SUIVANT UN GRADIENT D'HUMIDITÉ

a. Végétation des sables acides : dune mobile et dune sèche.

La plante typique de l'association de la dune mobile est *Corynephorus canescens*. Entre ses touffes, on rencontre *Festuca* gr. *ovina*, *Ja-*

SITE RESERVE DE GENK 1971



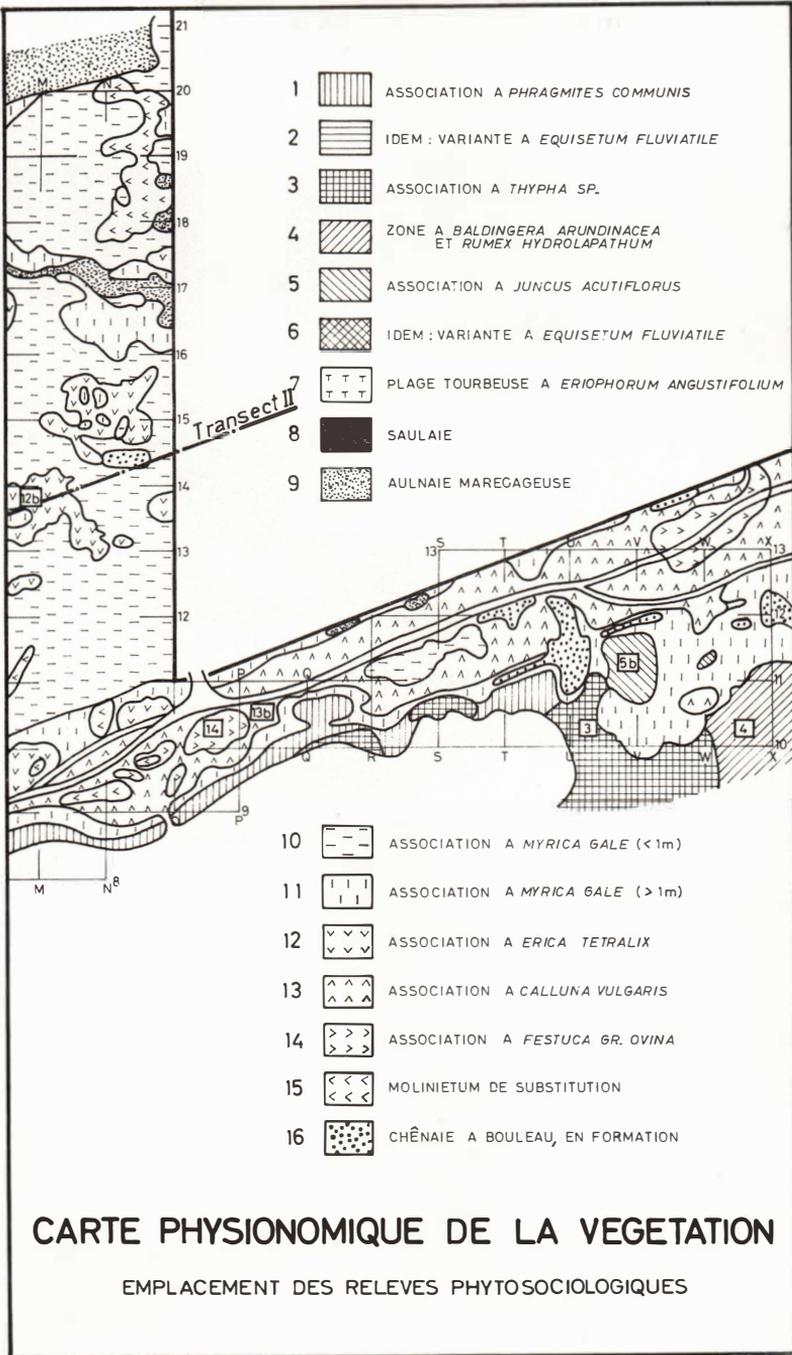


Figure 2.

sione montana, *Agrostis canina*, ainsi que *Polytrichum piliferum* dans les plages les plus basses (photo 1).

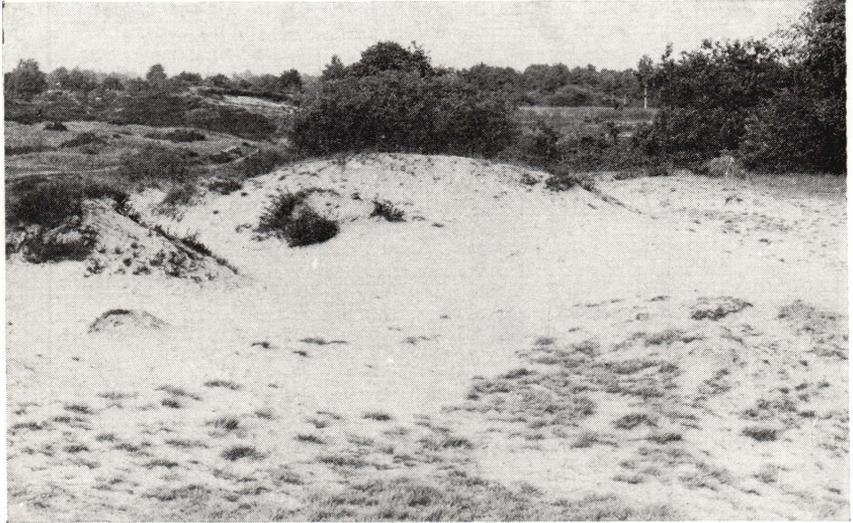


PHOTO 1. — Vue de la dune mobile.

A l'avant-plan : végétation réduite à quelques touffes de *Corynephorus canescens*.

A l'arrière plan : *Calluna vulgaris* en touffes plus dispersées ; au centre et à droite, des massifs de *Frangula alnus*.

Spergula morisonii est disposé en plages discontinues. Dans la dune sèche fixée, le sable se recouvre de lichens et de mousses. Les plages de *Spergula morisonii* s'accumulent dans les endroits en légère dépression ; les touffes de *Festuca* gr. *ovina* alternent avec celles d'*Agrostis canina* et *A. arida*. On note également quelques essences très dispersées d'une hauteur ne dépassant pas 2 m. Citons *Ilex aquifolium*, *Quercus robur* en jeunes pousses et *Frangula alnus*.

b. Association à *Calluna vulgaris*.

L'association à *Calluna vulgaris* se localise principalement au sud-ouest du balisage. D'autres surfaces plus petites s'étalent le long du chemin traversant le quadrat.

Cette association très pauvre du point de vue floristique, comporte une strate herbacée quasi continue, constituée surtout par *Calluna vulgaris*, où se mêlent *Genista pilosa*, *G. anglica* et *Salix repens* (photo 2). La strate muscinale discontinue comprend différentes espèces de mousses et de lichens. En l'absence de *Calluna vulgaris*, les plantes

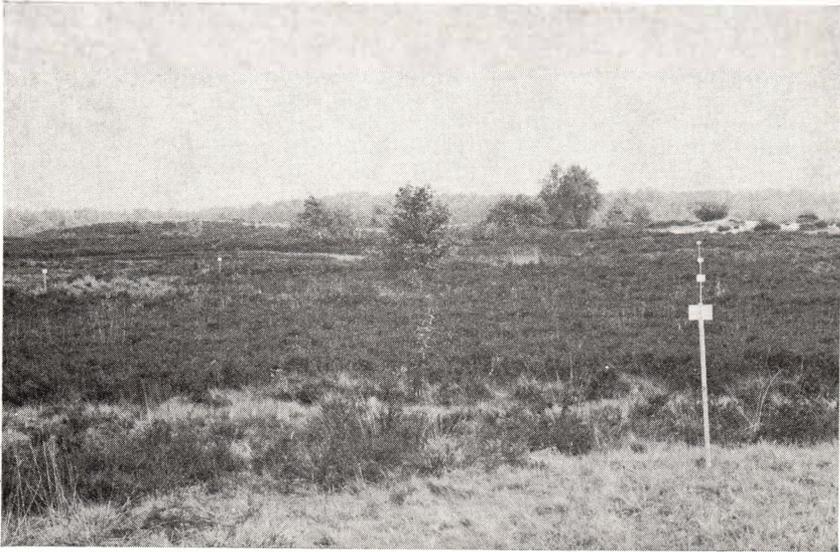


PHOTO 2. — TRANSECT I : dune mobile dans le fond, à droite, précédée de la dune fixée (non visible sur la photo) et de la vaste zone à *Calluna vulgaris*.
A l'avant plan : dune sèche fixée.

caractéristiques de la dune fixée telles que *Festuca gr. ovina*, *Carex arenaria* et *Rumex acetosella* apparaissent.

Par endroits, *Molinia caerulea* envahit la lande favorisée par la pratique des feux. D'autre part, des essences pionnières de la chênaie colonisent cette association par petits bouquets disséminés : *Betula pubescens*, *Sorbus aucuparia* et *Quercus robur*. Une zone assez importante de *Betula pubescens* se rencontre à l'ouest du drain d'alimentation, reliant le petit au grand l'étang.

c. Association à *Erica tetralix*.

La lande humide à *Erica tetralix* se rencontre au centre du quadrat en larges plaques uniformes. *Drosera rotundifolia* envahit quelques coussins de *Sphagnum* sp. d'où émergent les touffes d'*Eriophorum angustifolium*. *Juncus squarrosus*, *Potentilla erecta* et *Scirpus multicaulis* appartiennent à cette flore sensiblement plus riche que celle de la lande à callune.

d. Le marécage tourbeux : association à *Myrica gale*.

L'association caractéristique du quadrat, à *Myrica gale*, se compose principalement de piment royal et s'étend depuis la limite des zones paludicoles jusqu'aux landes d'*Erica tetralix* et de *Calluna vulgaris*.



PHOTO 3. — SUITE DU TRANSECT I : vue de la tourbière entourée d'un ourlet de *Myrica gale*. A gauche, au sommet de la colline, zone à *Calluna vulgaris*.

A l'arrière plan : saulaie longeant le chenal reliant le Streep situé à droite au Grootte Huiskens Weyer situé à gauche.

Les myricas atteignent parfois 1,50 m à 2 m de hauteur, notamment au sud-ouest du quadrat central. Mais en règle générale, ils dépassent rarement 1 m sauf en bordure des plaques d'*Erica tetralix* où leur hauteur atteint environ 1,20 m.

La strate muscinale comporte différentes sphaignes qui manquent parfois dans la zone à hauts myricas. Leur envahissement par *Molinia caerulea* forme ainsi la strate moyenne de l'association. Quelques arbustes dispersés tels que *Frangula alnus*, *Salix cinerea* et *S. aurita*, *Alnus glutinosa*, ainsi que des bouquets de *Betula pubescens* appartiennent également à cette association.

e. Plages tourbeuses.

Les tourbières acides, d'étendue variable, constituées principalement d'un tapis de sphaignes recouvert d'une strate herbacée de *Carex rostrata*, *Carex nigra*, *Juncus acutiflorus* et *Eriophorum angustifolium* se situent en bordure des étangs, dans le marécage tourbeux (Photo 3). *Molinia caerulea* les envahit localement.

f. Association des hautes herbes paludicoles.

Plusieurs ceintures de végétation entourent les étangs recouverts en leur centre d'une végétation d'hydrophytes tels que *Scirpus tabernaemontani* (Grootte Huiskens Weyer) ou *Nymphaea alba* (de Streep) (Photos 4 et 5).



FIG. 4. — A l'avant plan : dune fixée entourée de la callune.
 Au centre de la pièce d'eau : *Scirpus tabernaemontani*.
 En périphérie : une ceinture de roseaux.
 A l'arrière plan : l'étang de Streep situé au Sud du balisage.



PHOTO 5. — Plusieurs ceintures de hautes herbes paludicoles bordent le Groote Huis-
 kens Weyer.
 En partant de la gauche : la phragmitaie, suivie de la cariçaie limitée à droite par le
 marécage tourbeux constitué de *Myrica gale*.

Autour de l'eau libre, se dressent des roselières à *Phragmites communis*, *Typha latifolia* et *T. angustifolia* dont les pieds baignent toute l'année dans l'eau (Photo 6).



PHOTO 6. — A l'Est de l'étang de Streep.

A l'avant plan : frange buissonnante constituée de *Frangula alnus* à gauche, et de *Myrica gale* à droite.

Au centre : association à *Typha latifolia* et *T. angustifolia*.

A l'arrière plan : aulnaie marécageuse.

Dans les zones moins humides, la végétation se compose de *Carex rostrata*, *Juncus effusus* et surtout *J. acutiflorus*. *Equisetum fluviatile* se rencontre également. Cette jonçaie n'est inondée que pendant une partie de l'année ; elle est envahie dans sa strate supérieure par quelques fourrés de saules, de bourdaines et d'aulnes et est ceinturée par la vaste étendue de *Myrica gale*.

g. *L'aulnaie marécageuse.*

L'aulnaie marécageuse se rencontre le long des drains d'alimentation : une zone au nord du quadrat et d'étendue assez importante, une seconde au sud-ouest du balisage à l'ouest du Streep et une troisième au sud-est du secteur étudié, plus précisément à l'est du Streep.

Au nord, dans la strate ligneuse, *Alnus glutinosa* domine et atteint parfois une hauteur de 10 m. Le sous-bois constitué par *Salix cinerea*, *Salix aurita* et *Frangula alnus* atteint 5 m environ.

Le long du drain qui relie le Strep au Grand Étang, nous ne trouvons comme peuplement ligneux que des saules et des bourdaines.

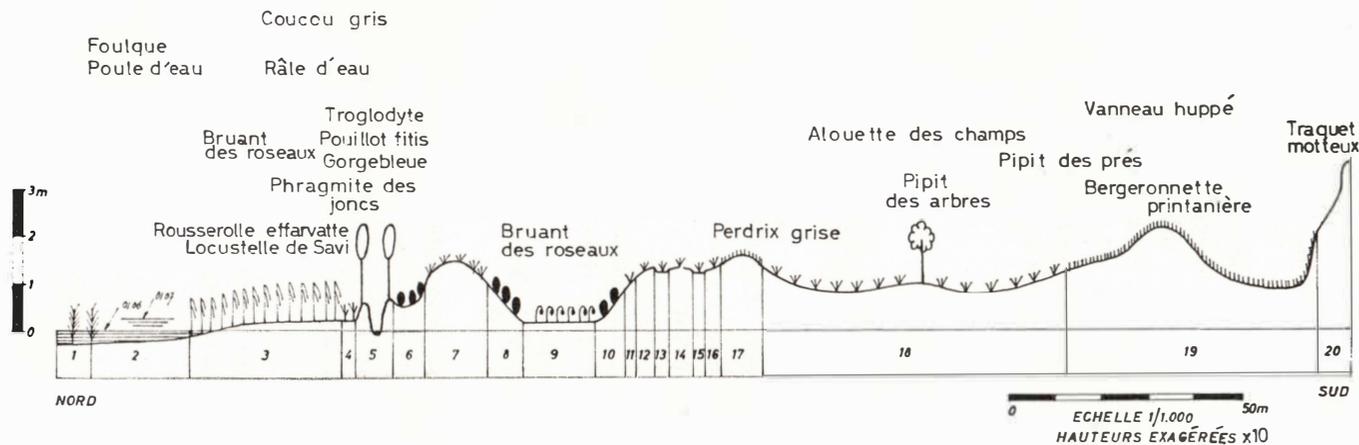
Dans la troisième partie enfin, dépourvue de peuplement ligneux, on retrouve les plantes caractéristiques d'une aulnaie marécageuse typique : *Solanum dulcamara*, *Lycopus europaeus*, *Calamagrostis canescens*, *Poa trivialis*, *Eupatorium cannabinum*. Cette zone très inondée comporte de nombreuses plantes paludicoles abondamment représentées. C'est pourquoi nous l'avons appelée « zone à *Baldingera arundinacea* et à *Rumex hydrolapathum* ».

B. ZONATIONS

a. Transects.

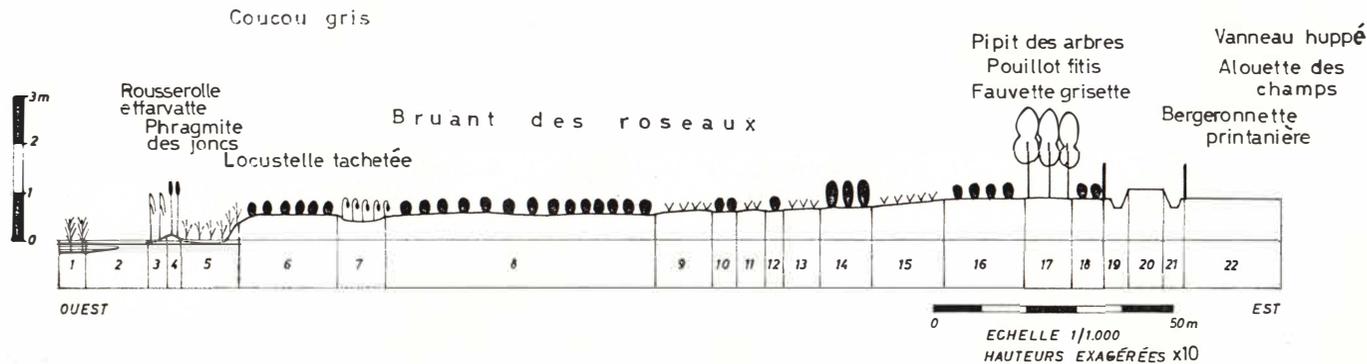
A chaque degré d'humidité correspond une association végétale typique dont l'étendue dépend du degré d'inclinaison de la pente (RUWET, 1958). Afin de mettre cette donnée en évidence, nous avons réalisé trois transects (Voir carte botanique).

- Le premier part des crêtes élevées de la dune mobile et s'avance jusqu'au Groote Huiskens Weyer. Il relie un milieu sec à un milieu humide en passant par toutes les différentes zones d'associations végétales du site (Voir Transect I et Photos 2 et 3).
- Le second traverse d'ouest en est la grande zone marécageuse située au centre du quadrat. Il est d'un intérêt particulier pour notre étude, car il montre l'étendue importante de la zone à *Myrica gale* laquelle est due à la faible déclivité du terrain (Voir Transect II).
- Le troisième traverse le centre du quadrat et reprend du nord au sud les différentes associations végétales du site (Voir Transect III).



- | | |
|---|----------------------------|
| 1. Zone à <i>Scirpus tabernaemontani</i> | 9. Plage tourbeuse |
| 2. Eau libre | 10. <i>Myricetum</i> |
| 3. Phragmitaie | 11. <i>Ericetum</i> |
| 4. Jonchaie | 12 à 16. <i>Callunetum</i> |
| 5. Aulnaie marécageuse + drain d'alimentation | 13, 15. Chemin |
| 6. <i>Myricetum</i> | 17 et 19. Dune fixée |
| 7. <i>Callunetum</i> | 18. <i>Callunetum</i> |
| 8. <i>Myricetum</i> | 20. Dune mobile |

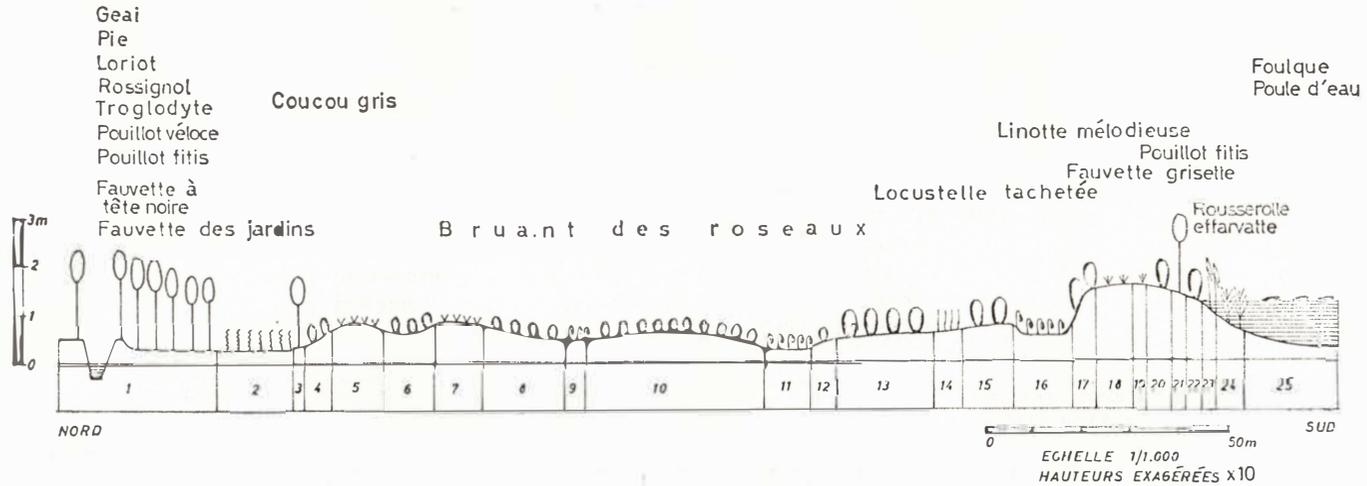
TRANSECT I



1. Zone a *Scirpus tabernaemontani*
2. Eau libre
3. Phragmitaie
4. Typhaie
5. Jonchaie
6. *Myricetum*
7. Plage tourbeuse

- 8-10-12-14-16-18. *Myricetum*
(14 hauts *Myrica*)
- 9-11-13-15. *Ericetum*
17. Massif de Bouleaux
- 19-21. Fossé d'eau — Clôture
20. Chemin
22. Prés

TRANSECT II

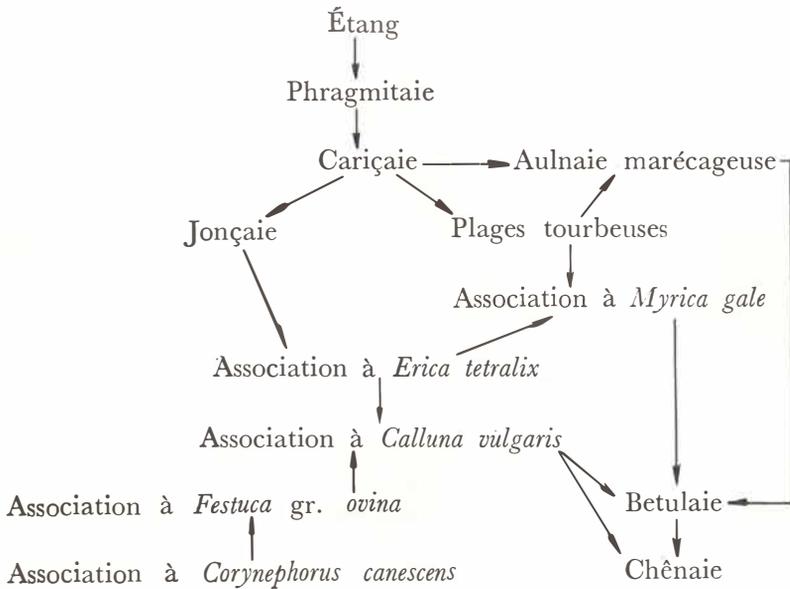


- | | |
|---|---|
| 1. Aulnaie marécageuse + drain d'alimentation | 14. <i>Molinietum</i> |
| 2. Zone à <i>Equisetum</i> | 16. Plage tourbeuse |
| 3. Aulnaie | 18. <i>Callunetum</i> |
| 4-6-8-10-12. <i>Myricetum</i> | 19. Chemin |
| 5-7. <i>Ericetum</i> | 21. Aulnaie |
| 9-11. Plage tourbeuse | 23. Phragmitaie |
| 13-15-17-20-22. haut <i>Myricetum</i> | 24. Zone à <i>Scirpus tabernaemontani</i> |
| | 25. Zone à <i>Nymphaea alba</i> |

TRANSECT III

b. *Évolution du milieu.*

Le tableau ci-après représente les relations existant entre les différents milieux en évolution vers un climax.



Le marécage tourbeux formé de buissons à *Myrica gale* pouvant atteindre une hauteur de 1,50 m recouvre en majeure partie le quadrat et il est notoire que son étendue dépend de la faible déclivité de la pente.

En conclusion, nous considérons que cette vaste surface marécageuse, unique dans la Réserve, est à l'origine de la forte densité nicheuse de Bruants des roseaux. Notons qu'en débutant, nos prévisions les plus optimistes n'escomptaient que 10 couples au maximum et qu'en cours d'observation, nous en avons relevé 18.

c. *Analyse de l'emplacement des nids du Bruant de roseaux.*

Nous venons donc de décrire les différentes associations végétales du lieu. Ci-après, nous analyserons les sites de 22 nids repris dans un tableau ad hoc.

Les vingt-deux nids étudiés se répartissent en trois groupes bien distincts :

- Deux nids dans l'association à *Erica tetralix*.
- Seize nids dans l'association à *Myrica gale*, dans le marécage tourbeux : trois d'entre eux dans la zone de transition avec la lande sèche ou humide et quatre autres dans la zone de transition avec les ceintures à hautes herbes paludicoles.
- Quatre nids dans l'association à *Juncus acutiflorus*.

Nous constatons immédiatement que la majorité des nids se situe dans le marécage tourbeux. Ces nids cachés dans une touffe de *Molinia caerulea* sont normalement adossés à des buissons de *Myrica gale*.

Les autres couples dissimulent leur nid dans une touffe de *Juncus acutiflorus* ou de *Carex rostrata* mêlés le plus souvent à des cannes de roseaux.

Les couples qui se rendent au nid utilisent les branches de saules, de frangules ou de bouleaux comme relais d'accès. Toutefois, un grand nombre se perchent également sur les hauts myricas, les hampe de roseaux et parfois même, mais plus rarement sur les piquets de balisage.

Nos conclusions concordent avec celles de RUWET (1958) quant aux constantes de biotope pour l'espèce étudiée ; à savoir : la présence requise d'un tapis herbacé pour dissimuler le nid et de perchoirs soit pour accéder au nid, soit pour la défense vocale des frontières par le mâle.

BIBLIOGRAPHIE

- DELVOSALLE, 1960. — La flore phanérogame de la Réserve de Genk. *Bull. Association national des Prop. de Botanique de Belgique*, 6^e année, 8-12.
- GHIOT, Cl., 1972. — Technique et méthodes d'étude du comportement territorial d'une espèce, *Aves* (à paraître).
- GHIOT, Cl., 1972. — Esquisse d'une monographie du Bruant des roseaux, *Emberiza schoeniclus* (L.), *Alauda* (à paraître).
- GHIOT, Cl., 1972. — Contribution à l'étude du comportement territorial chez le Bruant des roseaux, *Emberiza schoeniclus* (LINNÉ), *Le Gerfaut* (à paraître).
- MASSART, J., 1910. — Esquisse de la géographie botanique de la Belgique : le district campinois : p. 198-214, Éd. Lamertin, Bruxelles.
- MASSART, J., 1912. — Pour la protection de la nature en Belgique. Bruxelles.
- MULLENDERS, W. *et al.*, 1967. — Flore de la Belgique du Nord de la France et des Régions voisines, Éd. Desoer, Liège.
- OZENDA, P., 1964. — Biogéographie végétale, Éd. Doin, Paris.
- RUWET, J.-Cl., 1959a. — Esquisse écologique des Oiseaux nicheurs du site de Genk. Limbourg, *Le Gerfaut*, 49 : p. 137-162.
- RUWET, J.-Cl., 1959b. — Aspects du problème du Cantonnement chez des Oiseaux de la Réserve de Genk, *id.*, p. 163-203.

- TRICOT, J. et GHIOT, Cl., 1972. — Recensement d'une population d'oiseaux dans la Réserve de Genk (Limbourg), *Aves* (à paraître).
- VANDEN BERGHEM, C., 1966.— Initiation à l'étude de la végétation, *Les Naturalistes belges*, 47 : p. 71-99.

Laboratoire d'Éthologie et de Psychologie animale. (Prof. J.-Cl. RUWET).

ÉDITIONS « LES NATURALISTES BELGES »

Géologie de la Belgique. Une introduction, par A. LOMBARD, avec une carte géologique de la Belgique au 1:600 000, par P. DE BÉTHUNE	120 F
L'eau et quelques aspects de la vie , par M. DE RIDDER	40 F
Les Animaux filtrants , par P. VAN GANSEN	65 F
Dissection de quatre Animaux de la mer. Le Calmar, la Raie, la Plie, l'Anguille, par P. VAN DEN BREEDE et L. PAPYN	60 F
Faune élémentaire des Mammifères de Belgique , par J.-P. VANDEN EECKHOUDT (ouvrage adopté par le Conseil de perfectionnement de l'enseignement moyen)	20 F
Flores anciennes et climats , par F. STOCKMANS et Y. WILLIERE	50 F
Initiation à la Mycologie , par P. PIÉRART, 2 ^e éd.	65 F
Champignons. Notions élémentaires, par H. BRUGE	30 F
Les Amanités , par P. HEINEMANN, 3 ^e éd.	30 F
Les Bolétinées , par P. HEINEMANN, 4 ^e éd.	25 F
Les Lactaires , par P. HEINEMANN, 2 ^e éd.	20 F
Les Russules , par P. HEINEMANN, 4 ^e éd.	30 F
Les Lichens. <i>Introduction à l'étude des Lichens de Belgique et des régions voisines.</i> Un volume de 196 pages, illustré de 56 figures, par J. LAMBINON	160 F
Les Gastéromycètes. <i>Introduction à l'étude des Gastéromycètes de Belgique.</i> Un volume de 50 pages, illustré de 19 figures, par V. DEMOULIN	50 F
La photographie et le naturaliste , par J. P. VAN DEN EECKHOUDT e.a., 1969, 96 p.	50 F
Introduction à l'étude de la Pédofaune , par C. MOREAU	20 F
Pesticides et biocénoses , par J. RAMAUT	60 F
Les Migrations des Oiseaux , par M. DE RIDDER	50 F

Pour se procurer ces ouvrages, nos membres doivent en virer le prix au C.C.P. n° 1173.73 de la S.P.R.L. Universa, Hoenderstraat, 24, à 9200-WETTEREN.

Les prix indiqués sont des prix de faveur dont nos membres seuls jouissent.

Initiation à l'étude de la végétation

par C. VANDEN BERGHEN (*suite*)

C. — SÉRIES ÉVOLUTIVES

Il est passionnant, pour l'écologiste, d'étudier les étapes de la colonisation d'un sol vierge de végétation, d'assister à l'individualisation d'associations végétales, de suivre les transformations que celles-ci subissent et de tenter d'en comprendre les causes, éventuellement de prévoir dans quel sens évoluera le tapis végétal.

1. — Les groupements végétaux pionniers

Les terrains limoneux récemment dénudés se couvrent rapidement d'une végétation ouverte principalement composée de plantes annuelles appartenant à de nombreuses espèces et fleurissant abondamment. Le tapis végétal de ces stations présente un aspect bariolé et offre aussi le spectacle du plus grand désordre : une espèce abondante ici manque ailleurs et ceci sans aucun motif apparent ; deux surfaces voisines sont éventuellement colonisées par des végétations dominées par des espèces différentes. Un examen attentif permet de découvrir des plantules de plantes vivaces, peu apparentes parmi les thérophytes à vitalité exubérante.

Ces espèces vivaces grandissent, se multiplient et prennent bientôt possession du substrat. Elles donnent une physionomie nouvelle à la végétation. En été, les grandes feuilles du pas d'âne, *Tussilago farfara*, forment souvent un tapis continu traversé çà et là par les touffes de l'armoise, *Artemisia vulgaris*. Les espèces annuelles se sont raréfiées. Celles qui subsistent sont habituellement représentées par des individus peu vigoureux.

Si l'évolution de la végétation peut se poursuivre librement, quelques plantes ligneuses apparaissent sur le terrain vague. Ce sont principalement le saule marsault, *Salix caprea*, le tremble, des bouleaux, des ormes. Ces arbustes et ces arbres prennent progressivement une importance de plus en plus grande. Ils finissent par

constituer des fourrés dans lesquels les héliophytes ne croissent plus qu'avec difficulté.

a. — *L'installation de la végétation.*

Les végétaux qui apparaissent en premier lieu sur un substrat vierge sont généralement des algues bleues, des cyanophycées, microscopiques ou submicroscopiques. Ces organismes possèdent très probablement la propriété de fixer l'azote de l'atmosphère. Ils créent un premier sol en agglomérant les particules minérales.

La présence des algues dans la pellicule superficielle du substrat rend celui-ci apte à être colonisé par des végétaux de structure plus complexe : des mousses, des lichens, des fougères, des plantes supérieures. L'installation des pionniers se fait au **hasard** des apports des semences, celles-ci étant généralement transportées par le vent ou véhiculées involontairement par des animaux. Ceci explique l'absence d'homogénéité dans le peuplement des aires récemment colonisées par la végétation. On comprend que deux stations voisines, semblables quant aux propriétés du substrat, puissent éventuellement être occupées par des populations végétales différentes.

Les effets du hasard dans l'installation de la végétation sont tempérés par l'**accessibilité** du terrain à coloniser. Il faut, en effet, que les diaspores des plantes pionnières puissent atteindre la station où, le cas échéant, elles germeront. Certaines espèces, qui auraient pu être présentes, ont peut-être été empêchées de participer à l'occupation du substrat parce qu'aucun porte-graine ne végétait aux environs du terrain à coloniser.

Toutes les graines qui tombent sur un substrat neuf ne donnent pas naissance à une plante adulte. Une **sélection** sévère est opérée par le climat et par les caractères du substrat. Certaines graines ne germent pas et finissent par mourir. L'avenir des plantes issues des autres semences n'est pas assuré pour autant. En effet, nombreuses sont les petites plantes qui disparaissent prématurément. La sélection, parmi les premiers occupants du sol, prend même souvent les allures d'une hécatombe. C'est ainsi, par exemple, qu'en avril 1963 nous avons compté 240 plantules de nitrophytes annuels sur une surface d'un mètre carré de sable enrichi de matières organiques, dans des dunes initiales de la Bretagne méridionale. Trois seulement de ces plantules eurent la possibilité de se développer en individus adultes et de fleurir vers la mi-août.

b. — *L'extension des groupements.*

La deuxième étape dans la colonisation d'un substrat vierge est la **prise de possession** d'une surface aussi grande que possible par les espèces qui, les premières, ont pu s'établir dans la station. Les plantes annuelles produisent souvent des graines par centaines ou par milliers. Les plantes vivaces étendent leurs colonies en formant des rhizomes ou des stolons démesurément longs. Dans de nombreux cas, un effet de masse intervient. Chaque espèce forme des peuplements serrés et les peuplements d'espèces différentes ne se mêlent pas. Il en résulte que le tapis végétal prend l'aspect d'une mosaïque, chacune des pièces de celle-ci étant constituée par une seule espèce. Un couvert végétal de ce type est très caractéristique pour une végétation jeune. Dans certaines formations, l'aspect de mosaïque peut d'ailleurs subsister longtemps. C'est le cas notamment pour une roselière où les peuplements du roseau commun, *Phragmites communis*, de la massette, *Typha latifolia*, et du rubanier, *Sparganium ramosum*, sont juxtaposés et ne se pénètrent pas.

c. — *Concurrence et sélection.*

Les plantes appartenant à une même espèce ou à des espèces différentes entrent en concurrence lorsque le couvert végétal se ferme, lorsque les racines s'entremêlent. Les organes souterrains s'allongent alors pour chercher dans le sol l'eau et les substances minérales ; les tiges se dressent ; les feuilles s'étalent de telle façon qu'elles soient éclairées au maximum ; certaines espèces secrètent, notamment par leurs racines, des produits toxiques. Une sélection sévère élimine inexorablement les plantes délicates, les espèces les moins bien adaptées au milieu ambiant. Seules subsistent les plantes les plus vigoureuses, les espèces dont les exigences écologiques sont en rapport avec les caractères de l'environnement.

Une conséquence de la **compétition** qui s'établit entre les plantes qui croissent sur une même parcelle de terrain est l'apparition d'une **structure** dans la végétation. Cette structure se manifeste dans l'espace lorsque les organes aériens sont disposés en plusieurs strates et que les racines exploitent le sol à des niveaux différents. Une structure dans le temps est notée lorsque les différentes espèces ont des rythmes de développement distincts, ce qui se matérialise par l'apparition d'aspects saisonniers contrastés.

La concurrence entre les espèces perd évidemment de son acuité lorsque la végétation est structurée. Le couvert végétal ne subit plus alors de métamorphoses rapides. Un tapis végétal qui être qualifié

de « mûr » a remplacé, à ce stade, les groupements végétaux pionniers.

2. — Les séries évolutives et le climax

a. — *Séries évolutives progressives.*

L'état de stabilité, d'équilibre relatif, dans lequel se trouve le tapis végétal arrivé au terme de sa « jeunesse », n'est, en réalité, qu'un palier dans un processus d'évolution qui se poursuivra à un rythme plus lent. En effet, une végétation structurée transforme progressivement le sol par des apports de matières organiques, dont elle est la source. La végétation est ainsi responsable d'une transformation progressive de la composition de la microflore et de la microfaune. La présence d'un tapis végétal plus dense provoque également l'apparition, au niveau du sol, d'un microclimat distinct de celui qui existait auparavant.

La végétation réagit aux modifications apportées au milieu. Des ruptures d'équilibre se produisent dans le couvert végétal. Certaines espèces ne sont pas adaptées aux nouveaux caractères de l'environnement ; elles succombent et sont éliminées. D'autres s'étendent et prennent une importance plus grande dans le couvert. Des espèces nouvelles s'introduisent dans le tapis végétal. Avec le temps, un nouveau palier d'équilibre relatif sera atteint. A ce moment, une association végétale nouvelle se sera formée et aura remplacé l'ancienne.

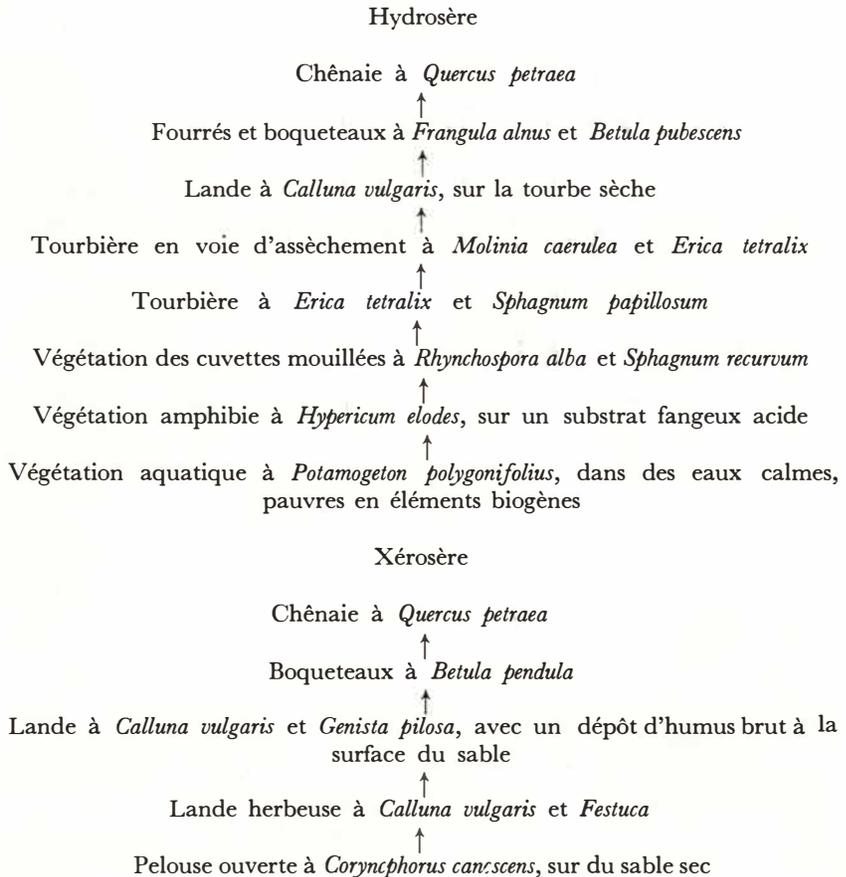
Ainsi, d'étape en étape, et de plus en plus lentement, le couvert végétal se transforme, évolue. Finalement, à l'échelle de la vie humaine, la végétation paraît être réellement stabilisée ; un état d'équilibre paraît s'être créé entre le couvert végétal, le sol et le climat. L'association végétale qui occupe alors le sol mûr présente souvent une structure complexe, aussi complexe que le permet le milieu. En son sein, les phénomènes de concurrence sont réduits à leur plus simple expression, car chaque espèce exploite une partie délimitée de l'espace disponible. Une pareille association porte le nom de **climax**, d'un mot grec signifiant échelle, l'échelon le plus élevé de celle-ci étant évidemment considéré ici. Ce climax représente l'état optimal du couvert végétal, en harmonie avec les conditions actuelles du sol et du climat régional.

L'ensemble des groupements végétaux qui se succèdent sur une même parcelle de sol, depuis le groupement pionnier, qui colonise le substrat nu, jusqu'au climax, en passant par des associations dont

la structure est de plus en plus complexe, constitue une **série évolutive** ou une **sère**. Dans le cas présent, la série évolutive, la sère, est **progressive** car une association végétale de structure plus complexe succède à une association dont la structure est plus simple.

Les groupements végétaux qui constituent la série correspondent aux paliers notés dans l'évolution de la végétation, laquelle présente souvent un caractère discontinu. Ces groupements, en état d'équilibre précaire, représentent les différents **stades** d'une série.

A titre d'exemples, voici deux séries évolutives progressives souvent reconnues en Europe occidentale. La première est une **hydrosère** car le stade initial est aquatique. La seconde est une **xérosère** car les groupements pionniers colonisent un substrat sec. Les flèches indiquent le sens de l'évolution. Les stades successifs sont disposés de bas en haut.



b. — *Les théories du climax.*

a. — L'hypothèse du climax unique. Les groupements permanents.

Les deux séries évolutives schématisées plus haut diffèrent par leurs stades initiaux. Elles aboutissent pourtant à la même association climacique, au même climax, qui est la chênaie à chêne sessile. De pareils cas de confluence ont servi d'argument à l'hypothèse du climax unique, ou **monoclimax**, proposée par CLEMENTS. D'après l'auteur américain, toutes les séries évolutives notées dans une même région climatique aboutiraient, tôt ou tard, au même climax, lequel est caractéristique pour la région considérée. Cette évolution vers le climax unique est plus ou moins rapide. Dans certains cas, une série évolutive progressive peut d'ailleurs s'arrêter durant un temps très long avant d'arriver au climax. C'est ce qui se produit, par exemple, sur une forte pente dans une vallée de l'Ardenne où la maturation du sol est inhibée par le rajeunissement continu du profil pédologique. Ce versant abrupt est occupé par une érablière alors que le climax régional, noté sur des pentes faibles, est une hêtraie installée sur un sol mûr. Lorsque les circonstances empêchent un groupement végétal d'évoluer vers un groupement plus complexe, plus proche du climax, ce groupement est appelé **groupement permanent**. L'érablière ardennaise en est un exemple.

Une intervention humaine, répétée durant des siècles, est éventuellement responsable de la pérennité d'un groupement végétal. Celui-ci est considéré, par certains auteurs, comme un **plagioclimax**. La plupart des landes de l'Europe occidentale sont des exemples de plagioclimax. Ces formations, qui ont occupé des surfaces étendues, présentent, en effet, une apparence d'immuabilité. En réalité, la cause du maintien de leur composition floristique est le pâturage par des troupeaux de moutons. Si cette pratique est abandonnée, les landes se boisent spontanément. La suppression d'une pratique pastorale extensive a donc pour conséquence une évolution du tapis végétal qui se transforme en prenant une structure plus complexe.

β. — L'essaim climacique.

Il apparaît actuellement que l'hypothèse du monoclimax résulte d'une généralisation abusive et qu'elle est infirmée par de nombreuses observations. Dans les pays montagneux, par exemple, plusieurs

groupements apparemment climaciques occupent un même étage de végétation, en rapport notamment avec l'exposition. Dans les régions planes, des climax différenciés apparaissent sur des substrats géologiques distincts, sur des sols ayant une évolution propre.

Les différents climax d'une même région climatique constituent ce qu'on appelle parfois un **essaim climacique**. Le chênaie à chêne sessile, notée sur les sols acides, la hêtraie-chênaie, avec le chêne pédonculé et la jacinthe des bois, qui se développe sur des substrats limoneux, la hêtraie à orchidées, avec notamment *Cephalanthera damasonium*, apparaissant sur des sols superficiels dérivés de roches calcaires, appartiennent à l'essaim climacique reconnu sur les collines de la Moyenne Belgique et du nord de la France (*).

c. — *Les différents types d'évolution de la végétation.*

a. — *Séries évolutives régressives.*

A côté des séries évolutives progressives, aboutissant à un climax, il est possible de reconnaître dans la nature des **séries évolutives régressives**. L'homme est souvent responsable de leur apparition. En voici un exemple.

Une hêtraie installée sur un substrat calcaire est clairiéree à la suite d'une exploitation abusive. La forêt détruite est remplacée par des fourrés de noisetiers. Ceux-ci, pâturés, sont de plus en plus dégradés ; les espèces ligneuses sont progressivement éliminées. Une pelouse occupe alors le substrat. Ce couvert végétal amenuisé ne peut empêcher le ruissellement des eaux de pluie ; l'érosion emporte, après chaque averse, des particules fines du sol. La roche-mère apparaît maintenant par places ; des nappes de cailloutis s'étendent sur de grandes surfaces. Celles-ci sont finalement occupées par une végétation très ouverte formée de quelques espèces spécialisées. On constate que chacun des stades de cette série évolutive régressive succède à une association végétale de structure plus complexe. Au terme de la série apparaît un groupement très simple dont la structure est celle d'une végétation pionnière.

(z) On attribue parfois le nom de **paraclimax** au groupement végétal le plus évolué apparaissant sur un substrat de nature lithologique aberrante. La forêt de chênes et de bouleaux portée par les sables quartzeux du nord-ouest de l'Allemagne est un paraclimax. Le véritable climax de la région ne peut s'y développer par suite de la pauvreté du substrat en éléments biogènes.

β. — Séries évolutives complexes.

L'évolution de la végétation, dans certains cas, est complexe car une série régressive peut se combiner avec une série progressive.

Il semble bien qu'une forêt à orme lisse, *Ulmus laevis*, soit l'association climacique sur les alluvions des grandes vallées de l'Europe centrale. Cette ormaie a été dégradée par l'homme sur d'immenses surfaces et ne subsiste plus qu'en quelques sites privilégiés. Partout ailleurs, elle a été soumise à une évolution régressive qui aboutit à une prairie de graminées mésophiles. La composition floristique de celle-ci se maintient, éventuellement durant des siècles, aussi longtemps qu'elle est régulièrement fauchée.

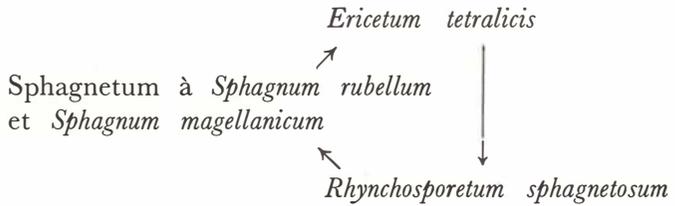
En cas d'abandon du traitement, la végétation de la parcelle qui n'est plus exploitée subit très rapidement une véritable métamorphose par l'apparition d'espèces ligneuses. Une série évolutive progressive débute alors sur un sol transformé par les activités humaines. Elle se termine par une forêt dont la composition floristique diffère de celle de l'ormnaie primitive ; dans les conditions actuelles, ce groupement est fréquemment une frênaie.

γ. — Séries évolutives cycliques.

La surface d'une tourbière bombée typique présente souvent un micro-relief chaotique par suite de la présence de bosses aplanies et de dépressions éventuellement inondées. Les bosses sont principalement formées de sphaignes hygrophiles, c'est-à-dire croissant dans l'air humide, notamment *Sphagnum rubellum* et *Sphagnum magellanicum*. Leur sommet est fréquemment occupé par des éricacées, notamment par la bruyère quaternée, *Erica tetralix*, en Europe occidentale. La végétation des dépressions est toute différente. La cyprèsacée *Rhynchospora alba* y est enracinée dans des tapis de sphaignes hydrophiles, aquatiques ; le fond de ces cuvettes est parfois tapissé d'un feutrage formé des longs filaments d'une petite hépatique, *Cladopodiella fluitans*.

OSVALD, un botaniste suédois, a expliqué ce paysage très particulier et mis en évidence le mécanisme de la croissance en hauteur de la tourbière. Les bosses de sphaignes hygrophiles, lorsqu'elles atteignent une cinquantaine de centimètres de hauteur, cessent de s'élever et s'assèchent. Elles sont alors colonisées par les petits buissons des éricacées. Pendant ce temps, les dépressions qui entourent les bosses sont progressivement envahies par des sphaignes hygrophiles à croissance rapide. De nouvelles bosses se dressent

ainsi à l'emplacement des cuvettes. Leur sommet finit par dépasser le niveau des bosses embryuées et immobilisées. A ce moment, l'eau des pluies s'accumule dans le creux nouvellement formé et y reste stagner. Les éricacées meurent ; *Cladopodiella fluitans* étend ses peuplements sur les restes des sphaignes hygrophiles ; des espèces de sphaignes différentes des précédentes, hygrophiles, s'installent dans la cuvette où apparaît bientôt *Rhynchospora alba*. La dépression, à son tour, sera colmatée par de grosses sphaignes hygrophiles et deviendra une bosse... Les groupements végétaux de la tourbière bombée forment ainsi une **série évolutive cyclique** qui peut être schématisée comme suit :



D'autres séries évolutives cycliques ont été reconnues dans la nature, notamment dans les landes à éricacées. Il se peut que certaines associations forestières alternent également sur une même surface. Une rotation du type « hêtraie \rightleftharpoons chênaie » se déroule évidemment avec une très grande lenteur et demande certainement plusieurs siècles pour être accomplie.

Bibliothèque

Bulletin de l'Association des Naturalistes de la vallée du Loing et du massif de Fontainebleau, n° 7-8, 1972.

Trente ans de coupes rases en forêt de Fontainebleau — Travaux récents sur la tectonique régionale — Observations ornithologiques en forêt de Fontainebleau, en pays de Bière et Val du Loing — Arbres rares de la forêt de Fontainebleau.

Bulletin de la Société scientifique de Bretagne, T. XLVII, fascicule hors série. R. CORILLION & M. GUERLESQUIN : Recherches sur les Charophycées d'Afrique occidentale (systématique, phytogéographie, écologie, cytologie).

Bulletin Aves, vol. 8, n° 6, 1971.

C. MOIS : Nidification du Vanneau huppé en Lorraine belge — J.-P. MAES : La reproduction de l'Épervier dans le Sud du pays — J. TRICOT : Sixième rapport de la Commission d'homologation Aves.

Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique, T. 105 ; fasc. 1, 1972.

D. GEERINCK : Trois espèces d'Iridacées méconnues du Zaïre — C. VANDEN BERGHEN : L'association à *Schoenus nigricans* et *Aphyllanthes monspeliensis* dans le Département de l'Ardèche, France — R. DEJAEGERE : Effets des formes nitrique et ammoniacale d'azote sur la composition du pool de l'azote organique soluble chez le radis — S. DENAEYER-DE SMET et P. DUVIGNEAUD : Comité national belge du programme biologique international : Sections PT et PF. Projet Mirwart. Contribution n° 3 : comparaison du cycle de polyéléments biogènes dans une hêtraie et une passière, établies sur même roche-mère, à Mirwart.

Bulletin Comité Coopération Protection Oiseaux, octobre-décembre 1971.

B. ROEYERS : La capture massive d'oiseaux en Belgique : Conférence de presse internationale — Réglementation de la tenderie — D. D'URSEL : Ligue pour la prévention du cancer.

Country-Side, Summer 1972.

M. F. DRAKE : Notes on the Birds of Foulness Island and the naplin Sands — R. PALMER : Encounter with a Short-eared Owl — E. C. M. HAES : Dayflying Insects of the New Forest — R. L. HOULT : Old Flower Names.

Découvre, 2^e année, n° 1, 1972.

Ph. DE ZUTTERE : Editorial : la S.N.B.W. va de l'avant ! — Ph. DE ZUTTERE é.a. : A la Saint-Sylvestre... — Ph. DE ZUTTERE & M. BORBOUTX : Écologie et végétation de quelques étangs de Campine belge — Les mésanges.

Eesti Loodus, n° 4, 5 et 6, 1972.

Gloria maris, n° 5, 1972.

Familie Mitridae — Conus thalassiarachus SOWERBY 1834 — Familie Trochidae — R. MARQUET : Nota betreffende de Scaldisiaan-ontsluiting van de nieuwe zeesluis te Kallo.

Id., n° 6, 1972.

W. J. WOLFF : *Cardium edule* et *Cardium glaucum* in het Deltagebied — XENOPHORA : Schelpen verzamelen in Zuid-Spanje — K. G. : *Clavagella aperta* SOWERBY 1820 — Rode-Zee-expeditie 1971.

Gorteria, Deel 6, n° 1, 1972.

M. VROMAN & J. H. IETSMAART : *Taraxacum limnanthes* HAGLUND subsp. *limnanthoides* VAN SOEST op Schiermonnikoog — A. S. TOELSTRA : Onkruiden in een moderne boomgaard — M. JACOBS : vruchten, liever eenvoudig ! — H. DOING : Verwerking van vegetatiekundige waarnemingen — E. VAN DER MAAREL : Enkele opmerkingen over de flora van Utrecht 1843-1970.

Hautes Fagnes, n° 1, 1972.

La sauvegarde de la Fagne du Fraineux — A. P. MATHAR : Il y a 10 ans... déjà — Un beau jour à Verviers — R. SCHUMACKER : L'incendie du 27 octobre 1971 dans la Réserve naturelle des Hautes-Fagnes (suite) — R. HERMAN : Pour un milieu de vie de qualité.

Informations de la société belge de Malacologie, série 1, n° 5, mai 1972.

M. L. BUYLE-JUNION & M. LAMBIOTTE : Récoltes de Mollusques terrestres et d'eau douces en Belgique — R. A. VAN BELLE : Récolte et Préparation des Chitons — Code éthique du Collectionneurs de Coquillages.

Lacerta, 30^e année, mai 1972.

J. A. WAGEMAKER : Richtlijnen voor het houden van kameleons, met enkele notities over een vijftal soorten — A. J. ZWINENBERG : Australische reptielen VII : de gewone slangenhalsschildpad *Chelodina longicollis*.

Id., n° 9-10, 1972.

H. M. VAN MEEUWEN : Amfibieën en reptielen van Suriname — P. ZWART : Ziekten van reptielen, III : aandoeningen van de maag, de darmen, de lever, de geslachtsorganen en de nieren — M. Th. J. GOEDINGS : Bouw en inrichting van een tropisch terrarium.

Lejeunia, N.S. n° 62, avril 1972.

V. DEMOULIN : Espèces nouvelles ou méconnues du genre *Lycoperdon* (Gastéromycètes).

Id., n° 63, mai 1972.

A. FROMENT : La conservation de la nature en Belgique, son organisation et ses lacunes.

Levende natuur (de), mei 1972.

D. M. DE VRIES en G. DE VRIES-SMEENK : Vogelrijkdom van onze open landschappen in winter en broedtijd — H. P. GALLACHER : De Leidse baan : het einde en het begin van een weg — Th. W. J. GADDELLA : *Ornithogallum divergens* in Nederland — Chr. VAN ORDEN : Meezen- en goudhaan-speculaties.

Monde des Plantes (le), janvier-mars 1972.

J. VIVANT : Plantes vasculaires intéressantes récoltées aux Pyrénées occidentales françaises — P. VILLION : Une expansion récente de *Potasites fragrans* dans le Bessin — G. DUPIAS : Aperçu sur la végétation des Ségélas (suite).

LES NATURALISTES BELGES A.S.B.L.

But de l'Association : Assurer, en dehors de toute intrusion politique ou d'intérêts privés, l'étude, la diffusion et la vulgarisation des sciences naturelles, dans tous leurs domaines.

Avantages réservés à nos membres : Participation gratuite ou à prix réduit à nos diverses activités et accès à notre bibliothèque.

Programme

Dimanche 22 octobre : *Excursion ornithologique*, dirigée par Mlle M. DE RIDDER, en Zélande (Zuid Beveland). Départ à 8 h 30 précises de l'ancienne JOC, au coin du boulevard Poincaré et de la place de la Constitution, dans le quartier de la gare du Midi. Retour vers 19 h. Des bottes. Des jumelles, si possible. Un peu d'argent néerlandais.

S'inscrire en versant, avant le 18 octobre, la somme de 170 F au C.C.P. n° 2402 97 de L. DELVOSALLE, avenue des Mûres 25 — 1180 Bruxelles.

Mercredi 25 octobre : Projection de diapositives par C. VANDEN BERGHEN : *Aspects de la végétation en Rhodésie et au Natal*. A 20 h, au Jardin botanique national, 236, rue Royale, Bruxelles.

Mercredi 15 novembre : Causerie et projection de diapositives par M. J. E. DE LANGHE : *Paysages et fleurs d'Irlande*. A 20 h, au Jardin botanique national, 236, rue Royale, Bruxelles.

Mercredi 13 décembre : A 20 h, au Jardin botanique national, rue Royale 236, Bruxelles : *Projection de diapositives prises par nos membres*. Séance consacrée, plus particulièrement, à la botanique.

Mercredi, 20 décembre : A 20 h, au Jardin botanique national, rue Royale 236, Bruxelles : Causerie par M. J. LAMBINON, professeur à l'Université de Liège : *Parcs et jardins de la Côte d'Azur*. Projection de diapositives.

CONFÉRENCES A L'INSTITUT DES HAUTES ÉTUDES

(Institut de Sociologie, av. Jeanne 44, Bruxelles 5, à 18 h 30)

7 novembre (mardi) : JUBERTHIE, Christian — Sous-directeur du laboratoire du C.N.R.S. à Moulis : « La vie souterraine dans le Karst ».

21 novembre (mardi) : VALEMBOS, Pierre — Maître-assistant à l'Université de Bordeaux : « Quelques aspects phylogéniques de la réaction d'incompatibilité aux greffes chez les Métazoaires ».

28 novembre (mardi) : NOLARD-TINTIGNER, Nicole — Aspirant du Fonds National de la Recherche Scientifique : « La saprolégniose : un problème mondial ».

5 décembre (mardi) : FERRAND, Raymond — Maître-assistant de l'Université de Nantes : « Étude expérimentale de la différenciation de l'adéno-hypophyse chez l'embryon d'oiseau ».

14 décembre (jeudi) : TARDY, Jean — Maître de conférences — Chef du Département de Biologie appliquée à l'Institut Universitaire de Technologie de la Rochelle : « Origine de la lignée germinale chez les mollusques opisthobranches et études expérimentales de la régénération gonadique ».

ÉDITIONS « LES NATURALISTES BELGES »

Géologie de la Belgique. Une introduction, par A. LOMBARD, avec une carte géologique de la Belgique au 1:600 000, par P. DE BÉTHUNE	120 F
L'eau et quelques aspects de la vie, par M. DE RIDDER	40 F
Les Animaux filtrants, par P. VAN GANSEN	65 F
Dissection de quatre Animaux de la mer. Le Calmar, la Raie, la Plie, l'Anguille, par P. VAN DEN BREEDE et L. PAPYN	60 F
Faune élémentaire des Mammifères de Belgique, par J.-P. VANDEN EECKHOUDT (ouvrage adopté par le Conseil de perfectionnement de l'enseignement moyen)	20 F
Flores anciennes et climats, par F. STOCKMANS et Y. WILLIERE	50 F
Initiation à la Mycologie, par P. PIÉRART, 2 ^e éd.	65 F
Champignons. Notions élémentaires, par H. BRUGE	30 F
Les Amanités, par P. HEINEMANN, 3 ^e éd.	30 F
Les Bolétinées, par P. HEINEMANN, 4 ^e éd.	25 F
Les Lactaires, par P. HEINEMANN, 2 ^e éd.	20 F
Les Russules, par P. HEINEMANN, 4 ^e éd.	30 F
Les Lichens. <i>Introduction à l'étude des Lichens de Belgique et des régions voisines.</i> Un volume de 196 pages, illustré de 56 figures, par J. LAMBINON	160 F
Les Gastéromycètes. <i>Introduction à l'étude des Gastéromycètes de Belgique.</i> Un volume de 50 pages, illustré de 19 figures, par V. DEMOULIN	50 F
La photographie et le naturaliste, par J. P. VAN DEN EECKHOUDT e.a., 1969, 96 p.	50 F
Introduction à l'étude de la Pédofaune, par C. MOREAU	20 F
Pesticides et biocénoses, par J. RAMAUT	60 F
Les Migrations des Oiseaux, par M. DE RIDDER	50 F

Pour se procurer ces ouvrages, nos membres doivent en virer le prix au C.C.P. n° 1173.73 de la S.P.R.L. Universa, Hoenderstraat, 24, à 9200-WETTEREN.

Les prix indiqués sont des prix de faveur dont nos membres seuls jouissent.

Notre couverture

La Renoncule à feuille de platane (*Ranunculus plataniifolius*) est une espèce de l'Europe centrale ; elle est limitée chez nous à l'Ardenne et à la Lorraine. La plaine alluviale constitue un de ses biotopes préférés. La photo a été prise dans la vallée de l'Our.

(Photo M. DE RIDDER).