

pas à leurs points d'insertion. Commençons donc par examiner les modes d'insertion des rameaux secondaires:

Type A I. — Il s'agit d'une insertion du rameau R sur une tige T, sans rétrécissement ni rainure (fig. 1) et ne permettant donc aucune chute de R, sauf en cas de cassure accidentelle (celle-ci ne se produisant alors pas nécessairement au point d'insertion mais n'importe où et ne donnant pas lieu à une coupure nette mais à une déchirure).

Type A II. — Ce type A II (fig. 2) ressemble au type D (fig. 7) où l'insertion, sans rétrécissement, présente une rainure circulaire, prélude d'une séparation possible. Seulement, en A II, il ne s'agit pas de rainure profonde, mais d'une légère rainure intéressant la partie la plus superficielle de l'épiderme. On pourrait donc être tenté de considérer ce type A II comme la forme initiale d'un type D et ne pas l'en distinguer, et c'est ce que nous avons cru au début. Mais trois raisons imposent cette distinction: 1) le type A II s'observe chez des bourgeons ou des rameaux très jeunes qui, en croissant, finissent par présenter le type A I et non pas le type D; 2) ce type A II s'observe, d'autre part, chez des rameaux mieux développés, mais dans le cas d'espèces annuelles dont les rameaux ne tombent pas: après dessiccation de l'épiderme (vers l'automne quand la plante meurt et qu'il en reste un simple squelette desséché) on s'aperçoit qu'il n'y avait aucune fente mais une rainure superficielle; 3) en cas d'hésitation entre les types A II et D, une traction progressive suffit en général pour agrandir la fente (D) ou produire une simple déchirure (A II).

Ce type A II implique donc comme mécanisme opératoire des réductions puis reprises de croissance, ordonnées selon une information bioarchitecturale distincte de celles commandant les types D et E. Le caractère soit éphémère, soit simplement insuffisant de la rainure range cette solution parmi les hypo-effectives, tandis que les types B et C constituent en certains cas un acheminement vers D et E-F.

Type B I. — Il s'agit cette fois d'une adhésion sans rainure circulaire, mais avec rétrécissement (« ret » sur la fig. 3) du rameau R sur l'un de ses côtés (et sans que ce rétrécissement s'accompagne lui-même d'une rainure partielle comme en C II). Le rétrécissement en question n'est sans doute pas dû à un étranglement se produisant après ou durant la croissance mais à une dilatation unifaciale due à une croissance

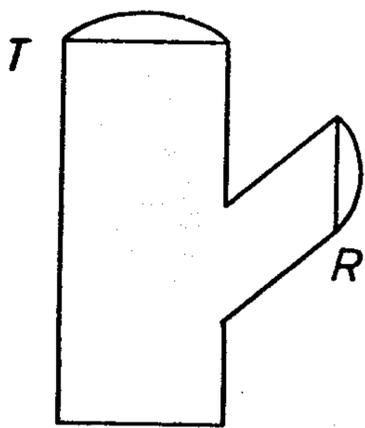


FIG. 1. A I

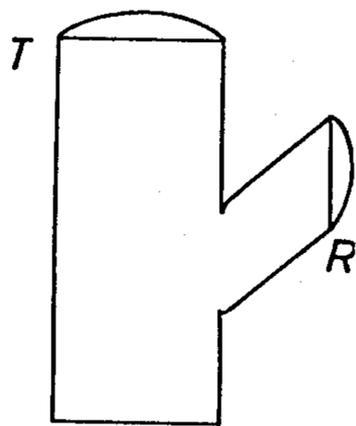


FIG. 2. A II

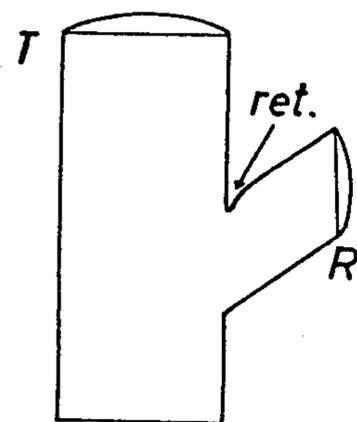
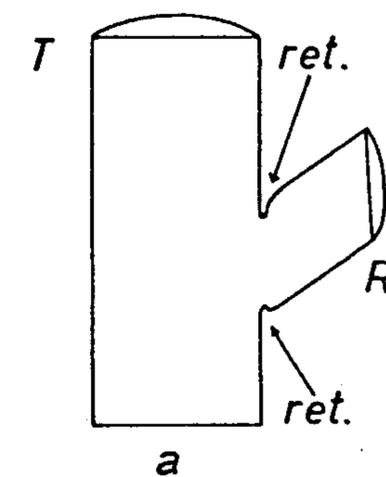
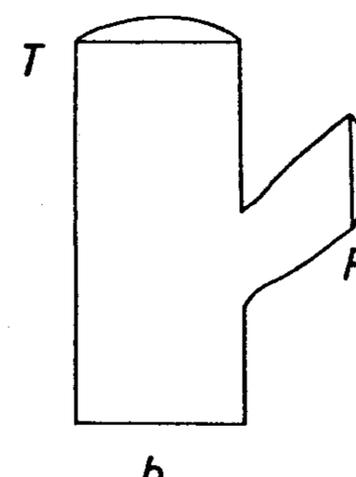


FIG. 3. B I



a



b

FIG. 4. B II

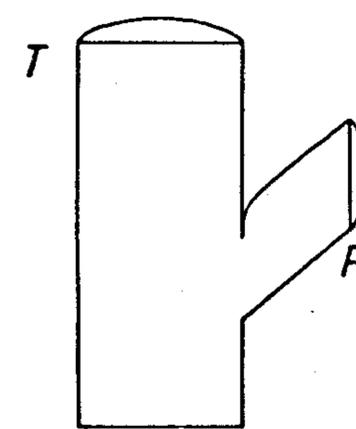


FIG. 5. C I

un peu asymétrique. Dans la mesure où il y a étranglement secondaire au sens indiqué, ce type B I constituerait par contre une étape dans la direction B II et E.

Type B II. — En ce cas, l'insertion est caractérisée par un rétrécissement sur tout le tour du rameau en ses zones d'adhésion, mais sans rainure circulaire totale ni partielle (fig. 4a). Il s'agit sans doute du résultat d'une dilatation panfaciale au cours de la croissance, mais il arrive aussi que le rétrécissement soit dû à un étranglement augmentant en cours de croissance. Variante possible: le retard dans la dilatation panfaciale conduit à un rameau pseudo-pétiolé (fig. 4b).

Type C I. — Avec ce type débutent les rainures partielles n'intéressant que l'une des faces du rameau R (fig. 5), tandis que l'autre face est analogue à ce que présente le type A. Il n'y a, d'autre part, ni étranglement ni dilatation unifaciale, mais il semble néanmoins que l'on se trouve aux débuts d'une morphologie d'abscission.

Type C II. — La rainure partielle de C I s'accompagne, de plus, d'un rétrécissement dû sans doute en général à une dilatation unifaciale en cours de croissance (fig. 6), mais pouvant aussi être attribué en certains cas à un étranglement partiel secondaire.

Type D. — En ce type il y a rainure circulaire plus ou moins profonde entourant le disque d'adhésion mais sans rétrécissement du rameau R (fig. 7). Lorsque la rainure est suffisamment profonde (dans la direction de l'axe du rameau et non pas de celui de la tige T) il peut se produire une abscission du rameau, et dans ce cas il y a coupure nette sans passer par le type E. La solution D est donc effective, comparée à A II, la rainure étant durable.

Type E I. — Même fente circulaire que D, mais avec en plus un rétrécissement¹ panfacial du rameau R, c'est-à-dire que le diamètre de la zone d'adhésion est plus

¹ Nous disons qu'il y a rétrécissement quand la zone d'abscission est globale et large, et rainure ou fente lorsque cette zone est nette et étroite (les deux pouvant donc se cumuler comme en E). Ces notions ne sont que macroscopiques et il va de soi qu'il faudra se livrer à cet égard à des analyses histologiques ultérieures.

petit que celui des parties du rameau R qui suivent immédiatement (fig. 8). La question est alors de savoir si le rétrécissement résulte simplement d'une dilatation pancratic due à la croissance ou d'un étranglement secondaire s'ajoutant à cette dilatation ou survenant en cours de croissance à partir d'une insertion de type D. Or, sans contester le rôle de la dilatation, nous avons cru observer en bien des cas un étranglement progressif à partir de modes d'adhésion D (sans augmentation du diamètre du rameau).

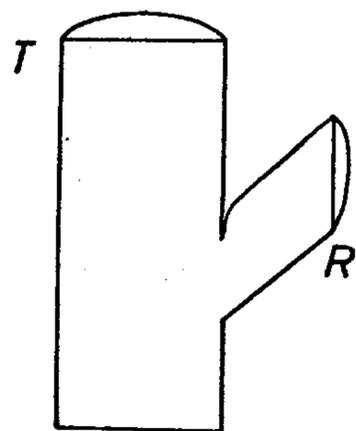


FIG. 6. C II

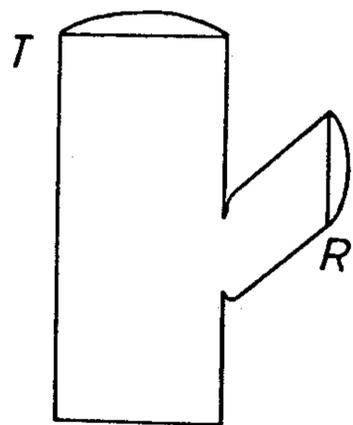


FIG. 7. D

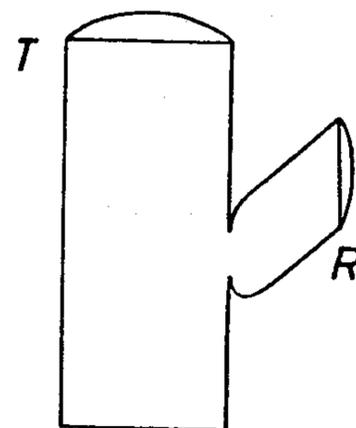


FIG. 8. E I

Type E II. — Même structure que E I mais avec début de dessiccation de la partie rétrécie, tandis que dans le cas E I la chute éventuelle se produit à l'état frais. Il s'agit donc, pour E II d'un simple épiphénomène, mais significatif du point de vue de l'abscission.

Type F. — Même structure que E (I ou II) mais la fente s'entrouvre sous la forme d'une coupure partielle. En ce cas le rameau peut tomber au moindre choc mais peut aussi présenter une sorte de flexibilité, par résistance de la partie non coupée qui plie à l'attouchement mais ne casse pas (ce qui constitue l'un des points de départ possibles du type G). Les deux modalités E et F sont donc très voisines et semblent ne se distinguer que par le fait que l'attache vasculaire a été épargnée ou non.

Type G. — Le rameau R ne tient plus à la tige que par une faible surface et se développe en dessous de celle-ci sous la forme d'une excroissance ou gibbosité arrondie pouvant se munir de racines adventives (fig. 10). Ce type G peut dériver des types E et surtout F, mais en certains cas, et surtout près du sol, on peut observer des passages de A, B ou C à G, c'est-à-dire que la croissance de la base du rameau en marge de la tige T peut précéder toute fente (cas plus rare mais observable). Cette gibbosité peut être phénotypique (accumulation de sève avec tendance à la rhizogénèse (débordement au voisinage du collet des potentialités radiculaires)). Il peut s'agir aussi d'un épiphénomène surgissant occasionnellement chez divers caryotypes.

Sur les onze types ainsi décrits d'insertion, quelques-uns (D, E, F et G) peuvent donner lieu à des abscissions ou séparations que nous appellerons *axillaires* ou *angulaires*, parce qu'elles se produisent au point d'insertion des rameaux et que ceux-ci

forment un angle par rapport à la tige dont ils se détachent. Mais il peut arriver qu'une tige, un rejet rampant ou même un rameau aérien donnent lieu à une séparation ailleurs qu'à leur point d'insertion, ce que nous appellerons alors une séparation *linéaire*: celle-ci aboutit, en effet, à les diviser en deux segments successifs sur une même ligne.

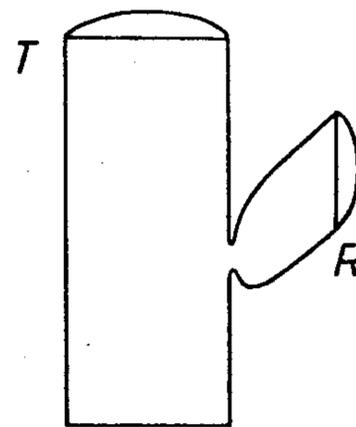


FIG. 9. F

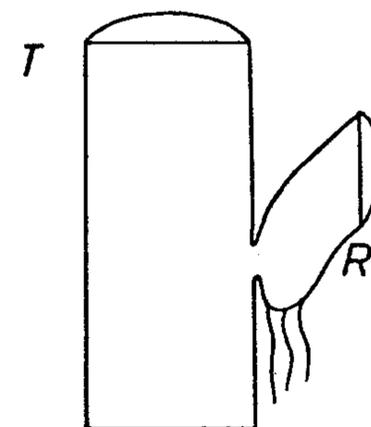


FIG. 10. G

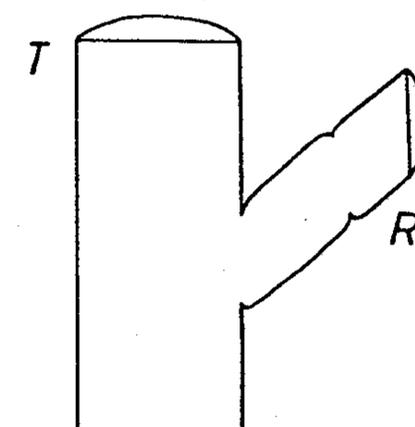


FIG. 11.

Ces séparations linéaires peuvent se produire souvent par simple nécrose en un point quelconque de la tige ou du rameau, auquel cas la partie détachée n'en demeure pas moins vivante et se fixe par des racines adventives peu après sa chute sur le sol. En d'autres cas, au contraire, la tige, le rejet ou le rameau présentent, ailleurs qu'en leur point d'insertion, des étranglements, des rainures circulaires ou même des fentes qui peuvent aboutir à des abscissions nettes (voir la fig. 11). Il est alors remarquable que ces ébauches de séparation prennent des formes comparables à chacun des types d'insertion décrits de B à G (le type A n'ayant alors plus de signification puisqu'il correspond à une tige dépourvue de telles segmentations): le phénomène est particulièrement net chez les espèces chinoises *Sedum sarmentosum*, *lineare*, etc. (voir § 13).

Il convient d'ailleurs de distinguer avec soin ces processus relatifs à des « segmentations de séparation » de ce que nous appellerons les « segmentations de croissance » caractérisées par la présence de rainures circulaires analogues au type A II) situées aux points d'insertion des feuilles et marquant simplement les étapes d'une croissance par paliers, comme chez le *Sedum spurium* (ce qui n'exclut d'ailleurs pas des séparations sur ces points).

Notons encore que normalement les tiges principales ne chutent pas (sauf dans le cas des tiges annuelles des sections *Rhodiola* et *Telephium*, mais sans aucun rapport avec la reproduction végétative et par simple dessiccation automnale). Par contre, en certaines espèces comme les *Sedum lineare* et *sarmentosum* déjà mentionnés (surtout *lineare*), il arrive que les tiges principales se séparent à leur point d'insertion, celle-ci ayant alors pris des formes E et F (rarement D). Mais ce sont là des cas exceptionnels, où l'on peut employer l'expression de « séparations semi-axillaires » (mais que nous allons retrouver à propos des racines).

Les modes d'insertion que nous venons de décrire (types *A I* à *G*) sont relatifs aux rameaux stériles émanant soit des tiges dressées soit des rejets rampants (= tiges ou rameaux demeurant plus ou moins couchés sur le sol et y plongeant fréquemment des racines adventives). Les rameaux florifères sont assez généralement fixés selon le mode d'insertion *A I*, mais nous verrons à l'occasion quelques exceptions relevant des autres types, sauf *F* et *G*.

Quant aux appareils souterrains (racines, rhizomes, stolons hypogés¹), on verra dès le paragraphe 2 l'importance que peut avoir pour notre problème de l'anticipation morphogénétique le fait qu'ils présentent également des abscissions, et même fréquentes. Il importe donc de dire encore en quelques mots en quoi consistent les modes d'insertion que l'on observe à ce niveau hypogé, qu'il s'agisse des ramifications de racines par rapport à la racine principale, des branches de rhizomes ou de l'insertion des stolons.

Notons d'abord que les séparations au niveau hypogé sont fréquemment de forme « linéaire »: ce peut être en particulier le cas des stolons souterrains se séparant sur leur parcours soit par nécrose, soit aussi par coupures nettes (analogues à celles qui résultent des formes *D* ou *E* d'insertion). Mais ce peut être aussi le cas des racines tubéreuses du groupe *Telephium* (voir la fig. 12 sous *J* et *S*) ou du groupe *Aizoon*, etc.

En second lieu, on observe souvent, notamment dans le cas à nouveau des racines de *Telephium*, des séparations que nous appellerons « intermédiaires », parce qu'elles intéressent des éléments primaires et non pas secondaires (grosses racines et non pas rameaux radiculaires) et qu'elles se produisent néanmoins à leur point d'origine et non pas le long du parcours comme les séparations linéaires (voir par exemple la fig. 12a en *S'* et 12b).

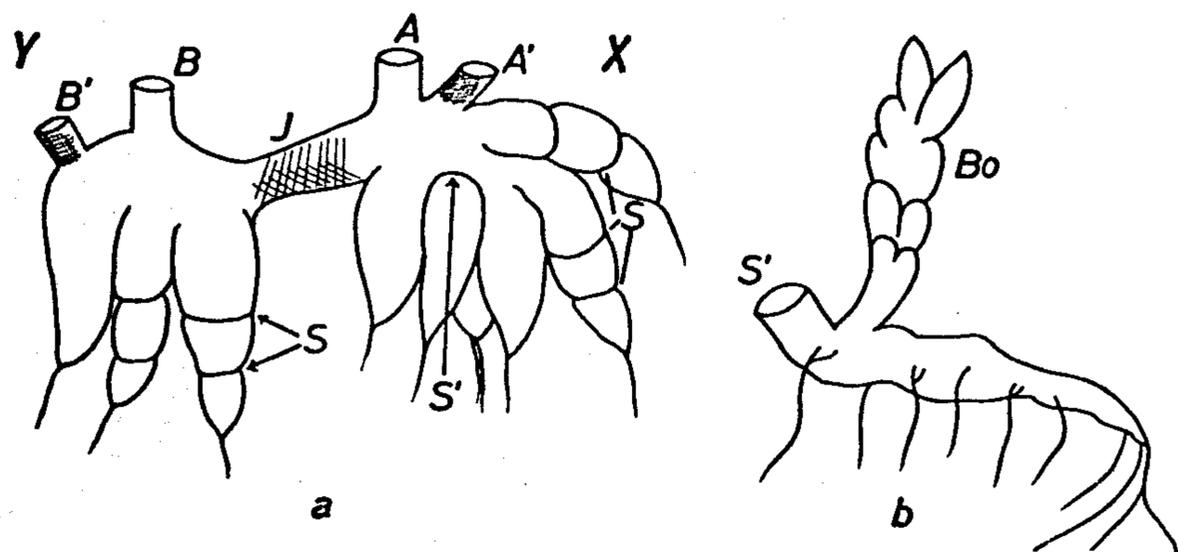


FIG. 12.

Pour ce qui est maintenant des éléments secondaires (ramifications de racines, de rhizomes ou de stolons souterrains), on retrouve au niveau hypogé les onze types d'insertion *A I* à *G*, sauf peut-être *A II*, ainsi que les séparations axillaires pouvant résulter des types *D*, *E* et *F*, *G*. Il est malheureusement moins facile de fournir des statistiques de leurs fréquences que ce n'est le cas pour les rameaux aériens (rampants ou issus de tiges dressées), aussi ne possédons-nous que des observations occasionnelles. Si les modes *A I* d'insertion semblent prédominer dans tous les groupes, les types *D* et *E* se rencontrent également chez toutes les espèces vivaces, mais pas chez les annuelles.

Un processus spécial aux racines doit être en outre mentionné ici, bien qu'il se retrouve parfois au niveau du sol chez les espèces à abondants rejets rampants comme le *Sedum acre*: c'est celui des « travées » (voir les fig. 22 à 25), en fonction duquel une ramification ne se détache pas, ou pas immédiatement, d'un élément principal, mais s'enracine pour son compte et développe ses propres ramifications. En ce cas l'individu naissant demeure relié à la plante-mère par une sorte de courte travée, qui peut subsister longtemps ou se séparer après que son insertion ait pris des formes *D* ou *E*.

§ 2. Classification des catégories de *Sedum* selon la distribution des modes d'insertion.

Il existe de nombreux *Sedum* qui ne présentent pas de rameaux secondaires stériles (par exemple *S. roseum*, *telephium*, *Ellacombianum*, etc.). Il en est d'autres qui n'en fournissent qu'à partir de stolons souterrains ou à partir des rejets rampants sur le sol, mais sans (ou presque sans) production des rameaux que nous appellerons « strictement aériens », c'est-à-dire dont le point d'insertion n'aurait plus aucun contact ou voisinage avec le sol. On pourrait donc être tenté de ne s'occuper que du problème de ces rameaux aériens et nous avons commencé ainsi, en considérant par hypothèse les processus souterrains comme relevant d'un autre domaine (du type « bulbilles », etc.). Mais si l'on cherche à expliquer sans finalisme les anticipations éventuelles se produisant au niveau aérien, ce qui est notre intention, il est indispensable de déterminer les « informations » reçues par la plante sur les autres paliers, autrement dit d'observer les processus réactionnels de séparation aux niveaux des racines et rhizomes, des stolons souterrains, des rejets rampants et des rameaux aériens: il n'est pas exclu, en effet, qu'un même « schème » de réaction se retrouve par transfert d'un palier à un autre, et que ce schème, se constituant par successions causales simples (donc sans « anticipations ») aux niveaux inférieurs, puisse devenir anticipateur aux niveaux aériens par simple court-circuitage, c'est-à-dire par mise en relations directes entre tel chaînon et tel autre de l'enchaînement initial, chaînons reliés en fait par des liaisons antérieurement successives mais désormais englobées simultanément dans l'organisation interne du schème lui-même.

C'est donc l'ensemble des processus de séparations qu'il s'agit de considérer d'abord, quitte à insister ultérieurement surtout sur le problème des rameaux aériens. En classant les *Sedum* d'un tel point de vue général nous obtenons sept catégories

¹ Certains auteurs réservent le terme de stolons à ceux qui sont rampants. D'autres parlent aussi de stolons souterrains. On nous permettra de suivre cet usage, commode en particulier dans le cas du *Sedum crassipes* Wall., où ces stolons peuvent être fort longs et branchus (voir la fig. 21 du mémoire bien connu de Praeger sur les *Sedum* en 1921).