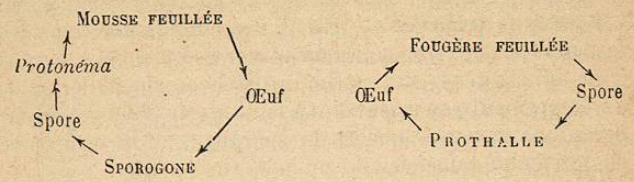
Cette comparaison est rendue plus tangible par l'examen des deux diagrammes que voici :



Il suffit d'en peser les termes pour comprendre qu'on ne peut trouver d'intermédiaire entre le développement des Mousses et celui des Fougères ou, d'une manière plus générale, entre le développement des Muscinées et celui des Cryptogames vasculaires.

On voit ainsi que l'étude du développement vient confirmer les résultats fournis par la morphologie externe et l'anatomie, en nous montrant qu'il y a beaucoup plus de différences entre une Muscinée et une Cryptogame vasculaire qu'entre une Thallophyte et une Muscinée. Par là se trouve approfondi, s'il était nécessaire, le fossé qui sépare les plantes cellulaires, dépourvues de racines, des plantes vasculaires, qui en sont pourvues.

Multiplication. — Les Fougères peuvent se multiplier de diverses façons.

Souvent des bourgeons adventifs se forment sur les feuilles : détachés de l'organe qui les a formés, ces bourgeons tombent sur le sol, s'enracinent et chacun d'eux constitue une sorte de bouture naturelle qui reprend bientôt tous les caractères de l'espèce qui l'a fourni.

Un prothalle, divisé naturellement ou artificiellement au cours de son développement, peut donner naissance à plusieurs pieds distincts.

A la surface du prothalle peuvent aussi se former des sortes de bourgeons pluricellulaires qui s'en détachent et dont chacun reconstitue bientôt un nouveau prothalle identique au premier ; ces bourgeons de dissémination ont reçu

le nom de *propagules*, terme que nous avons déjà rencontré dans l'étude de la multiplication des Mousses.

Les Marattinées. — C'est au voisinage immédiat des Fougères qu'il faut placer des plantes dont le port général, la structure et le mode de développement rappellent tout à fait ceux des Fougères, mais chez lesquelles le sporange, au lieu de provenir d'une cellule unique, tire son origine d'un massif pluricellulaire. Tel est le genre *Marattia*, ou encore le genre *Ophioglossum*, chez lequel la feuille fertile (*fig.* 310) porte, sur la face supérieure d'un limbe lancéolé, un lobe allongé dont la surface se couvre, à sa maturité, de sporanges et se colore entièrement en brun.. Ces genres composent l'ordre des *Marattinées*.

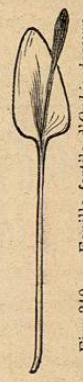


Fig. 310. — Feuille fertile d'*Ophioglossum*.

VINGT-SIXIÈME LEÇON

Les Cryptogames vasculaires (*suite* et *fin*).

Les Hydroptérides. — C'est encore au voisinage des Fougères qu'il convient de placer les *Hydroptérides* (Fougères d'eau), plantes vasculaires et cryptogames qui habitent les lieux très humides ou la surface des eaux dormantes. Chez elles, les organes producteurs des spores, les « fruits », comme on les appelle quelquefois, d'ailleurs très improprement, sont assez voisins des racines ou des organes qui en tiennent lieu : de là vient le nom de *Rhizocarpées* qui sert généralement à désigner ces plantes.

Etude d'un type : Salvinia natans. — Comme type de l'ordre des Hydroptérides, étudions la Salvinie nageante (*Salvinia natans*) (*fig.* 311).

L'appareil végétatif de la plante comprend une tige flottante et grêle qui porte, de distance en distance, des verticilles de trois feuilles. Deux de ces feuilles, brièvement pétiolées, ont un limbe aplati et vert qui s'épanouit dans l'air; la troisième, qui se développe dans l'eau, se ramifie abondamment: ses ramifications très grêles sont couvertes de poils absorbants; elles possèdent l'aspect et jouent le rôle de racines. Comme les points d'insertion des feuilles alternent d'un verticille au suivant, la tige porte sur sa face aérienne quatre rangs de feuilles vertes et, sur sa face aquatique, deux rangs de feuilles transformées en racines. Il n'y a pas de racine véritable. La ramification de la tige se fait par des bourgeons latéraux, qui naissent au voisinage des feuilles.

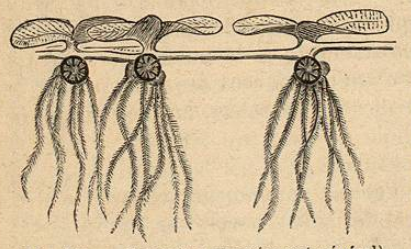


Fig. 311. — *Salvinia natans* (aspect général).

A l'époque de la reproduction, on voit se former, à la base de la feuille submergée, un petit nombre (4 à 8) de petits organes sphéroïdaux et pédicellés qui se colorent en noir à la maturité; leur surface porte quelques côtes méridiennes qui lui donnent, en petit, une certaine ressemblance avec celle d'un melon : l'organe possède un axe de symétrie, prolongement du *pédicelle*, et deux pôles qui sont les points de rencontre de cet axe avec sa surface.

Les coupes transversales ou longitudinales faites dans un de ces organes (*fig.* 312) montrent qu'il est occupé intérieurement par une vaste cavité que limite une paroi creusée elle-même de lacunes : cette paroi est, en réalité, constituée par deux assises extrêmes de cellules que relient l'une à l'autre des cloisons longitudinales, dont chacune comprend un seul plan de cellules. Les côtes extérieures correspondent aux lacunes longitudinales ainsi déterminées. Du fond de la cavité centrale, dans le prolongement du pédicelle, s'élève une sorte

de colonnette renflée à son extrémité libre en forme de tête sphérique. Cette tête supporte à son tour, aux extrémités de filaments grêles, un grand nombre de petits sporanges dont chacun contient, sous une enveloppe formée d'une seule assise de cellules, 64 petites spores, groupées par tétrades au sein d'une matière gélatineuse. A cause de leurs petites dimensions, ces spores sont qualifiées de *microspores*; le sporange qui les contient est un *microsporange*; on donne

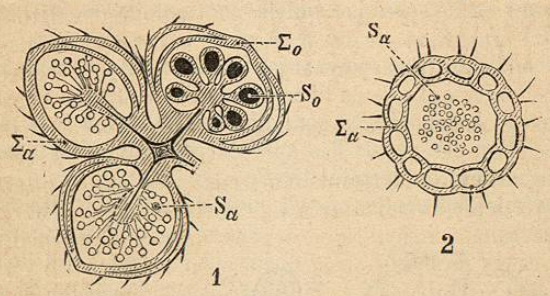


Fig. 312. — Sporocarpes de *Salvinia natans* (1, en coupe longitudinale; 2, en coupe transversale). — Σa, sporocarpe à microsporanges (Sa); Σo, sporocarpe à macrosporanges (So).

le nom de *sporocarpe* à l'organe volumineux qui enferme et protège les microsporanges. Quand on étudie le mode de formation des parois du sporocarpe, on observe qu'elles apparaissent d'abord sous la forme d'un bourrelet circulaire qui entoure à sa base le support commun de tous les microsporanges; puis ce bourrelet, se développant davantage et s'élevant au-dessus des microsporanges, vient rapprocher ses bords de manière à limiter une cavité absolument close. Le groupe des microsporanges peut être assimilé à un sore de Fougère et les parois du sporocarpe sont l'homologue d'une indusie.

Certains sporocarpes se montrent un peu plus aplatis que les autres au voisinage de leurs pôles et, par suite, plus renflés au niveau de l'équateur. Des coupes faites dans un de ces derniers montrent qu'ils possèdent à peu près la

même structure que les autres; mais les sporanges qu'ils renferment sont moins nombreux et plus gros; des 64 spores dont chacun d'eux ébauche la formation, une seule achève son développement, qui arrête celui de toutes les autres : cette spore unique est très volumineuse; sa membrane est doublée extérieurement d'une masse gélatineuse, desséchée, creusée de nombreuses cavités qui la rendent spongieuse et appelée *épispore*. Cette spore volumineuse est une *macrospore* et le sporange qui la contient est un *macrosporange*.

En automne, les sporocarpes mûrs se détachent de leurs pédicelles et sont mis en liberté dans l'eau; pendant le cours de l'hiver, les sporanges sont disséminés à leur tour par la dissociation des parois des sporocarpes. Au printemps, les spores entrent en germination.

Les microspores germent à l'intérieur du microsporange qui les contient (*fig.* 313). Le protoplasme de chacune d'elles, enveloppé de l'endospore, forme un tube germinatif qui perce la paroi de la microspore, puis celle du microsporange et, plus tard, se cloisonne transversalement de manière à isoler à son extrémité un segment rempli d'un protoplasme très dense. Ce segment ne tarde pas à se diviser, à son tour, en deux cellules dont chacune forme quatre anthérozoïdes spiralés : plus tard, la déhiscence des parois de ces cellules met en liberté les huit anthérozoïdes. L'ensemble des deux cellules qui ont formé les anthérozoïdes peut être assimilé à une anthéridie. Le tube germinatif résultant du développement

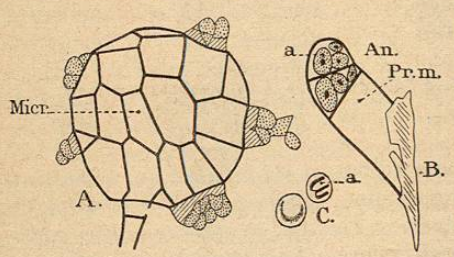


Fig. 313. — *Salvinia natans.* — A, germination des microspores à l'intérieur d'un microsporange; B, prothalle mâle (Pr.m.), anthéridie (An.) et anthérozoïdes (a), provenant d'un microsporange; C, deux anthérozoïdes, encore enroulés sur eux-mêmes.

de la microspore peut être comparé à un prothalle dépourvu de chlorophylle, dont la partie végétative serait très rudimentaire et qui porterait une anthéridie bien développée. Jamais ce prothalle ne porte d'archégone : c'est un prothalle exclusivement mâle.

En germant, le corps protoplasmique de la macrospore, enveloppé de son endospore, perce l'exospore, puis l'épispore, enfin la paroi du macrosporange qui se déchire en trois valves. Le sommet seul de la macrospore, formé d'un protoplasme très dense avec un gros noyau, se sépare du reste de la macrospore, qui constitue une réserve nutritive, par une cloison en forme de calotte. Cette partie saillante ne tarde pas à se développer, à diviser son noyau, puis à se cloisonner : elle forme bientôt un prothalle qui verdit, même à l'obscurité, et qui prend une forme assez compliquée (*fig.* 314); on l'a comparée à celle d'un chapeau tricorne qui reposerait sur l'ouverture du macrosporange, ses trois angles alternant avec les trois valves. Le bord antérieur serait relevé et les deux angles adjacents à ce bord se prolongeraient par deux lames retombant de part et d'autre du macrosporange. Sur le prothalle ainsi constitué se développent successivement un certain nombre d'archégones; celui qui paraît le premier est placé sur la ligne médiane qui représente l'axe de symétrie du prothalle, en arrière du bord antérieur relevé. Jamais ce prothalle ne forme d'anthéridie : c'est donc un prothalle exclusivement femelle.

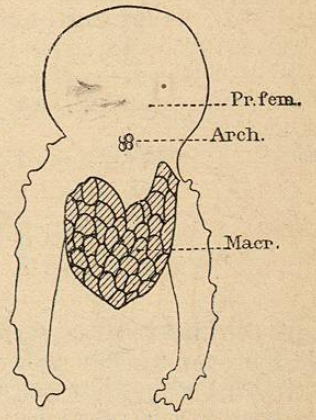


Fig. 314. — *Salvinia natans.* — Germination de la macrospore dans son macrosporange. — Macr., paroi du macrosporange; Pr.fem., prothalle femelle; Arch., archégone.

De l'union d'un anthérozoïde avec une oosphère résulte un œuf, qui germe sur place; l'embryon qui en provient est greffé sur le prothalle inclus dans le macrosporange; bientôt, en se développant, il reconstitue un nouveau pied de Salvinie, plus ou moins semblable au premier; en même temps se détruisent et disparaissent le prothalle, la partie nutritive de la macrospore et le macrosporange lui-même.

On peut par le tableau suivant résumer le mode de développement de la Salvinie nageante et, d'une manière plus générale, celui des Hydroptérides.

		Sporocarpe à microsporanges		Microsporange		Microspore		Prothalle mâle		Anthéridie		Anthérozoïde	
P. f.	→	Σ_a	→	S_a	→	s_a	→	Pr_a	→	A	→	a	
												↓	
Plante feuillée	→	Σ_o	→	S_o	→	s_o	→	Pr_o	→	O	→	o	→ ω → P. f.
		Sporocarpe à macrosporanges		Macrosporange		Macrospore		Prothalle femelle		Archégone		Oosphère	Œuf Plante feuillée

Ce développement, qui rappelle, dans son ensemble, celui des Fougères, en diffère cependant par deux caractères essentiels. Les Hydroptérides possèdent deux sortes de prothalles, les uns mâles, les autres femelles, qui proviennent de deux sortes différentes de spores; les microspores fournissent des prothalles mâles, et les macrospores, des prothalles femelles. On peut résumer d'un mot cette différence en disant que les Hydroptérides sont *hétérosporées*, tandis que les Fougères sont *isosporées*. De plus, les spores germent à l'intérieur même des sporanges qui les ont produites, d'où il résulte que les prothalles eux-mêmes restent inclus dans les sporanges.

Autres exemples. — C'est encore à l'ordre des Hydroptérides qu'appartient le genre *Azolla*, dont le développement est presque identique à celui de *Salvinia*. Chez *Pilularia globulifera* (*fig.* 315), la tige, pourvue de véritables racines, porte à sa face supérieure deux rangs de feuilles longues et grêles, isolées et distiques. Chez *Marsilia quadrifolia* (*fig.* 316), les feuilles ont des pétioles dressés qui se terminent par quatre folioles disposées en croix. Dans les deux genres *Pilularia* et *Marsilia*, on n'observe qu'une seule sorte de sporocarpes, dont chacun contient à la fois des microsporanges et des macrosporanges.

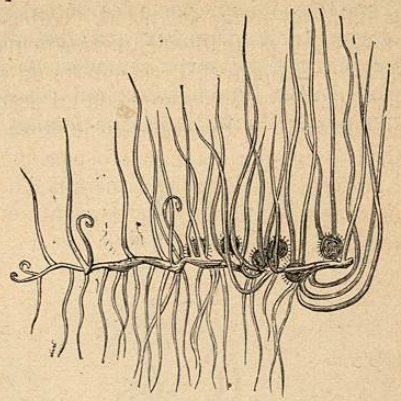


Fig. 315. — *Pilularia globulifera.*

Les Filicinées. — Les Fougères, les Marattinées et les Hydroptérides composent la classe des *Filicinées*, que caractérisent la grande taille des feuilles et la ramification latérale de la tige.

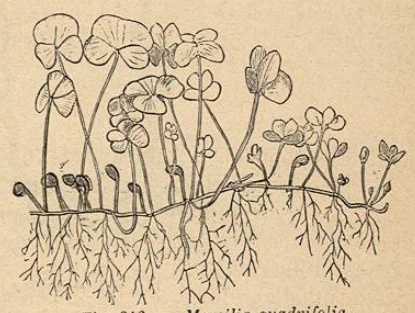


Fig. 316. — *Marsilia quadrifolia.*

Les Prêles. — Un second type de Cryptogames vasculaires nous est offert par le genre Prêle, vulgairement Queue de Cheval, en latin *Equisetum*.

Appareil végétatif. — L'appareil végétatif d'une Prêle (*fig.* 317) comprend une tige souterraine vivace, ordinairement horizontale. Sur cette tige souterraine se dressent, de distance

en distance, des tiges verticales et aériennes. La surface d'une tige aérienne porte des crêtes longitudinales ou *carènes*, alternant régulièrement avec des sillons ou *vallécules* : elle est, en quelque sorte, cannelée. De distance en distance, à des niveaux équidistants, qui représentent des nœuds, la tige porte des verticilles de feuilles très réduites, concres-

Fig. 317. — Prêle.

centes en une sorte de gaine ou de collerette qui enveloppe la base de l'entre-nœud immédiatement supérieur. Chaque dent de la collerette, correspondant à une feuille, est directement superposée à une des carènes de l'entre-nœud inférieur. D'un entre-nœud au suivant, les carènes alternent et d'un nœud à l'autre on observe une semblable alternance entre les feuilles qui composent la gaine.

La ramification de la tige est verticillée. Les rameaux prennent naissance au-dessous d'une gaine foliaire, alternent avec les dents de cette gaine et paraissent percer les couches superficielles de la tige principale pour se faire jour au dehors : ils semblent, en un mot, endogènes. En réalité, si on suit de près le début du développement d'une branche, on voit (*fig.* 318) que cette branche prend naissance à l'aisselle de la gaine, entre celle-ci et l'entre-nœud supérieur, et qu'elle est exogène; son insertion et son origine sont donc conformes à la règle générale. Mais comme la gaine, très rapprochée de la tige, ne tarde pas à se souder à celle-ci au-dessus de la branche, cette dernière, pour se faire jour au dehors, doit percer la région inférieure de la gaine, ce qui explique l'exception apparente qu'on observe au premier abord.

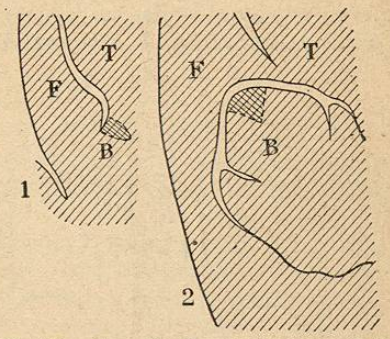


Fig. 318. — Formation d'un rameau chez une Prêle (schéma). — A gauche, le rameau est à peine ébauché; à droite, il est beaucoup plus développé. La cellule initiale du rameau est marquée de hachures serrées. — T, tige principale; F, feuille; B, rameau.

La tige souterraine a une surface à peu près arrondie : les cannelures y sont beaucoup moins marquées que sur la tige aérienne.

Les racines sont uniquement latérales ; elles prennent naissance au niveau des nœuds, soit sur la tige souterraine, soit sur les parties inférieures des pousses aériennes, surtout lorsqu'elles sont couchées.

La structure de la tige des Prêles mérite d'être examinée de près.

Une coupe transversale faite vers le milieu d'un entre-nœud d'une tige aérienne montre (*fig.* 319) qu'elle est creusée autour de son axe d'une vaste lacune, résultant de la des-

truction des cellules d'un parenchyme primitivement plein. D'autres lacunes, beaucoup plus petites, sont contenues dans la région périphérique de la tige, en face des vallécules. Un troisième système de lacunes, situées plus profondément, sont opposées aux carènes et occupent les faces internes de faisceaux libéro-ligneux qui forment, à l'intérieur de la tige, un cercle unique. Toutes ces lacunes s'étendent d'un bout à l'autre de l'entre-nœud; elles sont interrompues au niveau des nœuds par des cloisons transversales.

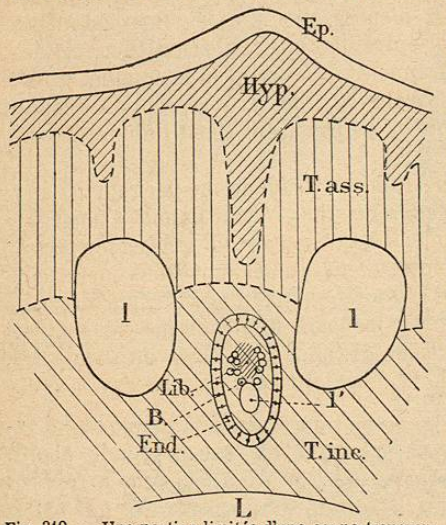


Fig. 319. — Une portion limitée d'une coupe transversale et schématique, faite dans un entre-nœud de la tige aérienne d'une Prêle. — Hyp., hypoderme; T.ass., tissu assimilateur; l., lacunes valléculaires; l', lacunes carénales; L, lacune axile; T.inc., tissu incolore; End., endoderme; B, bois; Lib., liber.

L'épiderme de la tige a ses membranes externes fortement incrustées de silice; cette incrustation leur donne une grande dureté, ce qui explique l'usage qu'on fait des tiges de certaines Prêles pour polir les métaux.

Au-dessous de l'épiderme s'étend une couche épaisse, comprenant plusieurs assises de cellules dont les membranes sont épaissies et lignifiées : c'est un hypoderme scléreux. Il est surtout développé en face des carènes.

Sous cet hypoderme s'étendent plusieurs assises de cellules riches en corps chlorophylliens, qui jouent le rôle assimilateur : l'extrême réduction des feuilles chez les Prêles permet de comprendre que, par une sorte de compensation,

la tige prenne une partie de la structure et des fonctions de la feuille. Au-dessous du tissu assimilateur s'étend, jusqu'au bord de la lacune centrale, un tissu dépourvu de chlorophylle. C'est vers la limite du parenchyme assimilateur et du parenchyme incolore que sont creusées les lacunes valléculaires.

Au sein du parenchyme incolore sont distribués les faisceaux libéro-ligneux. Le faisceau jeune possède deux rangées de vaisseaux ligneux disposés comme les deux branches d'un V et comprenant entre elles un îlot libérien. Plus tard les vaisseaux spiralés et annelés, qui occupent le sommet du V, se résorbent et disparaissent : de cette résorption résulte un espace aérifère qui n'est pas autre chose qu'une des lacunes carénales.

Quelle est la disposition de l'endoderme par rapport aux faisceaux libéro-ligneux (*fig.* 320)? Pour donner à notre réponse plus d'exactitude, il est nécessaire de préciser l'espèce à laquelle appartient l'entre-nœud étudié. Supposons que ce soit la Prêle des bourbiers (*Equisetum limosum*). Chaque faisceau libéro-ligneux est enveloppé par un endoderme particulier, qui lui forme, à quelque distance, une sorte de gaine (1). Est-il possible, dès lors, de reconnaître dans la tige la pré-

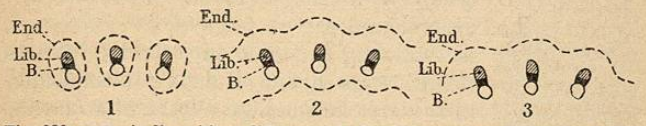


Fig. 320. — Trois dispositions différentes de l'endoderme dans la tige des Prêles. — End., endoderme; Lib., liber; B., bois, bordé par une lacune.

sence d'un cylindre central ou stèle? On le pourrait à la rigueur; mais par suite du morcellement de l'endoderme en un certain nombre de gaines distinctes dont chacune enveloppe un seul faisceau, la stèle se trouve décomposée en ses éléments fondamentaux : elle est, en quelque sorte, pulvérisée. C'est pour résumer en un mot cette dissociation subie par la stèle que M. Van Tieghem a proposé de consi-

dérer comme *astélique* (dépourvue de stèle) la structure de la tige des Prêles.

Ce type de structure subit d'ailleurs, dans les diverses espèces de Prêles, quelques variations. Dans la tige aérienne de la Prêle d'hiver (*Equisetum hyemale*), les endodermes se rapprochent côte à côte et confluent de manière à se fondre en deux endodermes communs, festonnés l'un et l'autre, dont l'un entoure extérieurement le cercle des faisceaux libéro-ligneux, tandis que l'autre le circonscrit intérieurement (2). Dans la Prêle des champs (*Equisetum arvense*), un seul des deux endodermes généraux ainsi constitués garde ses plissements caractéristiques : c'est l'endoderme externe; et il résulte de cette réduction que la structure de la tige présente au premier abord la plus grande ressemblance avec une structure monostélique (3); mais, même dans ce cas, on peut s'assurer que l'endoderme interne reprend tous ses caractères au niveau des nœuds. Somme toute, la structure astélique se manifeste comme étant le type fondamental chez les Prêles.

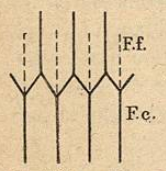


Fig. 321. — Disposition des faisceaux au niveau d'un nœud dans une tige de Prêle. — F.c., faisceau caulinaire; F.f., faisceau foliaire.

On observe, de plus, au niveau des nœuds, une disposition particulière des faisceaux libéro-ligneux (*fig.* 321). Chacun des faisceaux qui montent le long de l'entre-nœud inférieur se prolonge par un faisceau très réduit qui se rend dans la feuille superposée; mais en même temps il fournit deux rameaux latéraux et symétriques qui s'écartent au niveau du nœud : deux rameaux de cet ordre, provenant de deux faisceaux voisins, se réunissent en un faisceau unique qui monte dans l'entre-nœud supérieur.

Reproduction et développement. — Passons à l'étude du développement des Prêles.

A l'époque de la reproduction, certaines tiges aériennes, qui, chez quelques espèces, se distinguent des autres par leur aspect général et en particulier leur coloration, forment des sporanges à leurs extrémités. Au-dessus d'une des der-

nières collerettes de feuilles, la tige porte une sorte de bourrelet annulaire, représentant un verticille atrophié, après lequel elle se termine par un épi renflé en forme de massue (*fig.* 322). La surface de celle-ci se montre décomposée, par un système régulier de sillons, en un grand nombre d'écussons hexagonaux, disposés en verticilles successifs, étroitement serrés les uns contre les autres. Une coupe longitudinale faite dans cette massue montre (*fig.* 323) que chaque écusson est porté à l'extrémité d'un pédicelle fixé sur un axe qui n'est pas autre chose que l'extrémité de la tige fertile : l'écusson, avec son pédicelle, peut être comparé à une sorte de clou à tête plate dont la pointe s'implanterait dans l'axe de l'épi; sa valeur morphologique est celle d'une feuille. La face inférieure de l'écusson, celle qui regarde l'axe de l'épi, porte un groupe de sporanges, dont le nombre varie entre cinq et dix : chaque sporange, arrivé à maturité, possède une membrane formée d'une seule assise de cellules et contient des spores groupées quatre par quatre. Quand on suit le développement d'un sporange, on voit qu'il naît sur le bord de l'écusson, par un massif de nombreuses cellules hypodermiques; au sein de ce massif, une cellule unique, bientôt différenciée de celles qui l'entourent, subit de nombreux cloisonnements et donne naissance au groupe des cellules-mères des spores, dont chacune en forme quatre. L'enveloppe qui protège extérieurement ce massif est d'abord for-

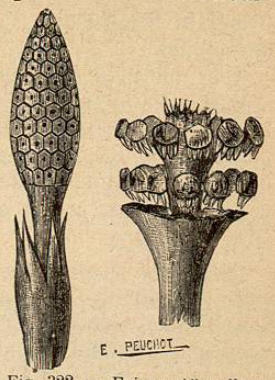


Fig. 322. — Epi sporifère d'une Prêle; à gauche, jeune et entier; à droite, mûr et réduit à ses deux verticilles inférieurs de feuilles fertiles.

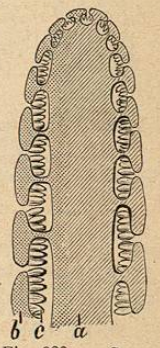


Fig. 323. — Coupe longitudinale et axile dans un épi sporifère de Prêle (schéma). — *a*, axe de l'épi; *b*, écussons portés par cet axe; *c*, sporanges.

mée de trois assises superposées; puis les deux plus internes se résorbent et l'enveloppe se réduit à un seul plan de cellules.

A la maturité des sporanges, l'axe de l'épi subit un accroissement intercalaire, qui a pour effet de l'allonger et d'écarter les verticilles successifs d'écussons : les sporanges entrent alors en contact avec l'air extérieur; sous l'influence de la sécheresse, chacun d'eux s'ouvre par une fente qui regarde le pédicelle de son écusson et met en liberté les spores qu'il contenait.

Quand la spore est mûre, la partie la plus externe de l'exospore se découpe en deux bandes enroulées en spirale autour de la spore, parallèlement l'une à l'autre; puis chacune de ces bandes se coupe transversalement en deux tronçons et se détache du reste de l'exospore, à laquelle l'une et l'autre restent fixées par un point commun, opposé à leurs

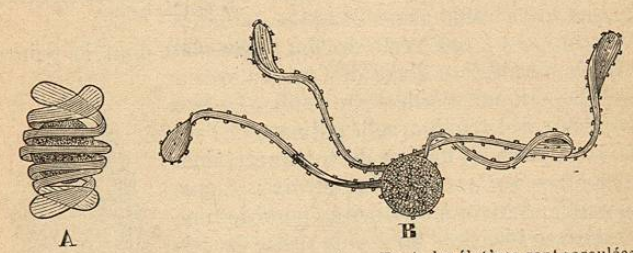


Fig. 324. — Une spore de Prêle, très grossie. — En A, les élatères sont enroulées; en B, elles sont déroulées.

points de division : l'exospore porte, dès lors, quatre filaments disposés en croix, fixés en un même point de sa surface et enroulés autour d'elle en spirale. Sous l'influence de la sécheresse, et grâce à l'inégale lignification de ses deux faces, chacun de ces filaments a la propriété de se dérouler et de prendre une direction rectiligne; sous l'influence de l'humidité, au contraire, il s'enroule autour de la spore (*fig.* 324). Projetées à la surface d'une lame de verre sur laquelle on souffle légèrement, des spores de Prêle se trouvent sou-

mises à des alternatives de sécheresse et d'humidité : leurs filaments se déroulent et s'enroulent alternativement et les spores exécutent à la surface du verre des bonds fort curieux à observer. On comprend le rôle que peut jouer ce mécanisme dans la dissémination des spores : il est assez analogue à celui qui revient aux élatères des Hépatiques et au capillitium des Myxomycètes.

Toutes les spores produites par une espèce donnée de Prêles sont identiques entre elles : les Prêles sont isosporées; et cependant, si on observe la germination de ces

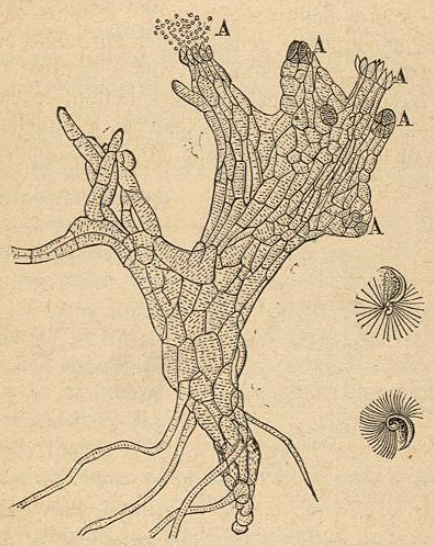


Fig. 325. — Un prothalle mâle de Prêle, très grossi. A, anthéridies. (Deux anthérozoïdes libres ont été figurés sur le côté, à un plus fort grossissement.)

spores, on voit qu'elles ne se comportent pas toutes de la même façon.

Une spore déterminée peut produire un prothalle de très petite dimension, ayant quelques millimètres de long, de