







ANNALES  
DES  
SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

---

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION  
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

**M. PH. VAN TIEGHEM**

---

TOME III. — N<sup>o</sup> 1.

(Ce cahier commence l'abonnement aux tomes III et IV.)



PARIS

MASSON ET C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

---

1896

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en janvier 1897.

Les *Annales des sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

**BOTANIQUE**

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

---

**ZOOLOGIE**

Publiée sous la direction de M. A. MILNE-EDWARDS.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

---

*Prix de l'abonnement à 2 volumes :*

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

---

**ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES**

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

L'abonnement est fait pour un volume d'environ 300 pages, publié en plusieurs fascicules dans le courant d'une année.

*Prix du volume :*

Paris : 15 fr. — Départements : 16 fr. — Union postale : 17 fr.  
Le tome XXII est publié.

**Prix des collections.**

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.	(Rare).
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843). Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853). Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863). Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874). Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884). Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894). Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes. . . . .	330 fr.

ANNALES  
DES  
SCIENCES NATURELLES

*HUITIÈME SÉRIE*

---

BOTANIQUE

---

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ

---

ANNALES  
DES  
SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE ·

---

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION  
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

---

TOME III



PARIS

MASSON ET C<sup>IE</sup>, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain

---

1897

1918

1918

1918

1918

1918

1918

1918

1918

1918

1918

DES INFLUENCES COMBINÉES  
DE LA  
LUMIÈRE ET DU SUBSTRATUM  
SUR LE  
DÉVELOPPEMENT DES CHAMPIGNONS

Par ALFRED LENDNER.

---

Ce travail a été fait dans le laboratoire de botanique systématique et d'anatomie végétale de l'Université de Genève, sous la direction de M. le professeur Chodat.

INTRODUCTION

Vers la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle, d'anciens auteurs, entre autres Linné, Scopoli, Humboldt et Hoffmann, ont découvert et décrit des espèces souterraines de Champignons, dont quelques-unes stériles. *Fries* (1) fut le premier qui chercha la relation entre ces espèces souterraines anormales produisant des spores sur toute la surface, se transformant à la lumière en Champignons munis de chapeaux, et les types normaux. Un grand nombre de Champignons connus sous le nom de *Byssus*, *Fibrillaria*, *Rhizomorphe*, ne sont que des formes de Champignons supérieurs restés stériles par le manque de lumière.

Le même auteur (*loc. cit.*, III, p. 265) avait également remarqué que certains Champignons se développaient normalement sans lumière. La Truffe lui était connue.

(1) Fries, *Systema mycologicum*, I, 1821, p. 502.

*Montagne* (1) s'exprime ainsi :

« Si la lumière n'est pas aussi nécessaire à l'évolution parfaite du mycélium, puisque au contraire, c'est dans les caves et les mines qu'il acquiert un plus grand développement, elle est indispensable à celle de la fructification qu'il est destiné à produire. »

*Schmitz* (2) trouve également que *Sphaeria carpophila*, non seulement croît plus vite dans l'obscurité, mais encore y fructifie.

*De Bary* (3) constate aussi que la lumière retarde la germination des zoospores de Péronosporées. La lumière directe l'empêche complètement.

Par contre, *Low* (4), d'après une citation de *Zopf* (*Pilze*, p. 199), dit que la lumière n'a pas d'action sur la germination des *Penicillium* et *Mucor stolonifer*.

*De Seyne* (5) s'exprime comme suit :

« Ce n'est pas l'absence de la lumière qu'il faut accuser de ces déformations, à travers lesquelles on a de la peine à reconnaître les types spécifiques; il n'y a, dans ce cas, rien qui puisse être comparé à l'étiollement des végétaux chlorophylliens. Elles sont dues à une exubérance de mycélium et de réceptacle et s'expliquent par le fait qu'une température élevée et une humidité constante activent la nutrition et les phénomènes de végétation, aux dépens des organes reproducteurs, qui n'apparaissent pas.

*O. Brefeld* (6) entreprend expérimentalement l'étude de l'action des rayons lumineux sur les Coprins. Pour *Coprinus stercorarius*, il a trouvé que l'absence de la lumière avait la même influence sur l'accroissement en longueur du pied et du chapeau, que celle que l'on voit se produire sur des

(1) *Montagne, Esquisse organographique et physiologique sur la classe des Champignons*, 1841, p. 40.

(2) *Schmitz, Linnæa*, Band 17 (1853), p. 475.

(3) *De Bary, Ann. des Sc. nat.*, série IV, *Botanique*, t. XX, 1863, p. 40 (54).

(4) *Low, Zur Physiologie niederer Pilze* (*Verhandl. der Zoolog. bot. Gesellsch.*, Wien, 1867).

(5) *Baillon, Dictionnaire de botanique*, p. 755.

(6) *O. Brefeld, Bot. Untersuchungen über Schimmelpilze*, Heft III, 1871.

plantes phanérogames. Dans l'obscurité, le pied devient deux à trois fois plus long que normalement, le chapeau par contre reste petit. Pendant la saison chaude, le chapeau arrive à faire mûrir ses spores, mais dans un temps trois fois plus long que normalement. Pour une température de 15°, le chapeau reste rudimentaire à l'extrémité d'un pied très long, et finit par dépérir, si on ne lui fournit pas de lumière. Un éclairage de douze à seize heures suffit pour produire un développement ultérieur complet dans l'obscurité. Il trouva également que les rayons les plus réfrangibles étaient les plus actifs. La lumière, par contre, n'a aucune influence sur le développement du mycélium ou des sclérotés. Brefeld ne trouve pas une influence de la lumière aussi marquée pour *Coprinus lagopus* (p. 108). Le développement est retardé par l'obscurité, les pieds deviennent plus longs, mais la formation du chapeau a lieu quand même. *Coprinus ephemerus* (p. 114) se comporte différemment. Son pied et son chapeau n'atteignent dans l'obscurité que la moitié de la dimension normale, même dans des conditions de température suffisantes. Les pieds deviennent noirs et se flétrissent, les chapeaux retombent, les spores restent petites et sont incapables de germer. Si on éclaire le Champignon pendant quatre à cinq heures, il reprend sa turgescence et continue à s'accroître (IV, p. 80).

Suivant *Klein* (1) le développement des sporangiophores des *Pilobolus* se fait en vingt-quatre heures. Le développement est plus lent dans l'obscurité, l'éjaculation des spores est également retardée. *Pilobolus œdipus* est moins sensible que *P. cristallinus*.

*Van Tieghem* et *Le Monnier* (2), emploient pour leurs cultures cellulaires du jus d'orange (l'acidité du liquide empêchant le développement des Bactéries). Ils emploient également un liquide nutritif artificiel.

(1) Klein, *Zur Kenntniss des Pilobolus* (*Pringhsheim. Jahrb.*, B. 8, 1872, p. 331).

(2) Van Tieghem et Le Monnier, *Recherches sur les Mucorinées* (*Ann. des Sc. nat.*, 5<sup>e</sup> sér., 1873).

Ces auteurs ne donnent pas beaucoup d'importance au milieu. « Il s'en faut de beaucoup que la question du milieu ait l'importance qu'on lui a longtemps donnée. »

*Sorokine* (1) prétend que *Mucor mucedo* ne forme pas de sporangioles en lumière blanche, tandis qu'il en forme dans la lumière bleue, violette et rouge.

Ces idées ne paraissent pas confirmées par mes recherches. J'ai trouvé, au contraire, que toutes les Mucorinées que j'ai mises en expérience avaient formé des sporangioles, et ceci aussi bien dans la lumière que dans l'obscurité.

*O. Brefeld* (2) reprend ses études, commencées antérieurement sur le développement de *Pilobolus microsporus* et sur *Coprinus stercorarius*. Il trouve que, parmi toutes les Pilobolées, *Pilobolus microscoporus* seul ne parvient pas à former des sporanges ou à différencier son protoplasma en spores sans la présence de la lumière; que sans la lumière les sporanges ne se formaient pas et qu'il finissait par se flétrir.

Seule cette espèce se comporte ainsi, les autres s'étiolent plus ou moins, mais forment cependant des spores. Dans la lumière bleue, les cultures se comportent comme dans la lumière blanche. *Van Tieghem* (3) observe que la lumière n'est pas sans action sur le développement du *Penicillium*. Le mycélium présente un maximum de développement vers le côté exposé à la lumière.

*Schroeter* (4) trouve dans les souterrains: *Paxillus panoides*, un *Coprinus*, *Omphalia stellata*, et *Ceratomyces trabeus*, qui tous fructifient normalement. D'autres *Polyporus*, *Lenzites*, *Stereum*, *Ceriphora putanea* (Schim.) présentaient des formes anormales, tout en fructifiant également. Par contre, *Merulius lacrimans* ne fructifie pas dans l'obscurité. Certaines Agaricinées, *Armillaria mellea*, *Collybia velutipes*,

(1) Sorokine, *Bot. Jahresbericht*, 1874, p. 214.

(2) O. Brefeld, *Bot. Zeitung*, 1877, p. 403.

(3) Van Tieghem, *Action de la lumière sur la végétation du Penicillium glaucum dans l'huile* (*Bull. de la Soc. bot. de France*, 1881, p. 186).

(4) Schroeter, *Bemerkungen über Keller- und Grubenpilze*, (*Jahresberichte d. Schles. Gesellsch. für Vaterland. Cultur.*, 1883-1884, p. 121).

*Marasmius rotula* et *M. androsaceus* ne formaient que des rhizomorphes.

Il y a donc certaines espèces qui peuvent néanmoins se développer en l'absence de lumière; mais en général, il faut admettre avec Tulasne(1) que la plupart des Champignons se développent anormalement ou ne fructifient pas dans l'obscurité.

Quelques espèces : *Rhacodium cellare*, voisin de *Cladospodium*, puis *Helminthosporium*, *Penicillium*, se développent normalement dans l'obscurité.

Ludwig Klein (2) entreprend des expériences en lumière continue et trouve que la moitié peu réfrangible du spectre accélère la formation des conidies, la moitié plus réfrangible la retarde et même l'empêche. Les deux actions se compensent à la lumière du jour.

Dans la lumière d'une lampe, les rayons rouges dominant, aussi observe-t-on un développement.

L'obscurité favorise la formation des conidies. Pour *Gonatobotrys* et *Arthobotrys*, il n'y a aucune différence dans les différentes lumières.

O. Brefeld (3), dans son étude sur le genre *Pilobolus*, termine par des considérations physiologiques générales, et il estime qu'il est superflu de tenir compte d'autres influences extérieures que la lumière pour la formation des différentes formes reproductrices des Champignons. L'auteur prétend que les agents extérieurs, tels que le manque d'oxygène, d'azote, le milieu, n'ont pas d'influence sur la formation de ces organes sexués ou asexués. Il est donc en contradiction avec Van Tieghem. La lumière seule doit avoir une influence : « Von nicht zu unterschätzender Bedeutung für die Formausbildung ist auch noch bei einzelnen Formen das Licht » (p. 76). Pour *Pilobolus microsporus*, les sporangiophores s'étio-

(1) Tulasne, *Fungi hypogaei*.

(2) Ludwig Klein, *Ueber die Ursachen der ausschliesslich natürlichen Sporenbildung von Botrytis cinerea* (Bot. Zeit., 1885, p. 6).

(3) O. Brefeld, *Bot. Unters. über Schimmelpilze*, Heft IV, 1886.

lent sans lumière. Derrière une solution de bichromate de potasse, il en est de même. Par contre, les sporanges se forment derrière une solution bleue, comme en pleine lumière (p. 78).

Plus tard, ce même auteur (1) reprend son étude sur les Coprins et arrive aux conclusions suivantes : L'état végétatif du Champignon est peu influencé par la lumière. Le mycélium se développe dans l'obscurité comme en lumière. La lumière et particulièrement les rayons bleus sont nécessaires au développement normal des organes reproducteurs. Dans quelques espèces (*Coprinus stercorarius*, *plicatilis*, *ephemerus*), ces organes *apparaissent*, mais sous forme rudimentaire et ne se développent pas normalement. Le chapeau reste petit, le pied est très long. Le développement normal a lieu seulement dans la lumière.

D'autres espèces (*Coprinus niveus*, *C. nycthemerus*), restent complètement stériles ; le développement des organes, même rudimentaire, ne peut avoir lieu sans lumière. *Sphærobohus stellatus* reste tout à fait stérile dans l'obscurité et en lumière jaune. Ces Champignons fructifient tous, si on les expose un certain temps à la lumière ; ce développement peut alors se continuer dans l'obscurité. Il en est de même pour *Pilobolus microsporus*, tandis que des espèces voisines, *Pilob. ædipus*, *P. cristallinus*, fructifient entièrement en l'absence de lumière. Certains Coprins (*C. comatus*, *C. lagopus*) se développent complètement aussi dans l'obscurité.

Vines (2) dit aussi que la lumière retarde la croissance en longueur des filaments sporangifères des *Phycomyces*.

Fréd. Elfving (3) donne un bon aperçu de la bibliogra-

(1) O. Brefeld, *Untersuch. aus dem Gesamtgebiet der Mykologie*, Heft VIII, 1889, p. 275.

(2) Vines, *The influence of light upon the growth of unicellular organs* (Arbeit des botan. Instituts in Würzburg, p. 132).

(3) Fréd. Elfving, *Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze*, 1890.

phie et étudie l'action de la lumière à divers points de vue et parle aussi de l'action de la lumière sur la synthèse organique des *Mucédinées*.

*Briaraea*, *Penicillium*, fructifient dans la lumière comme dans l'obscurité. Le mycélium se développe en plus grande quantité dans l'obscurité que dans la lumière. Les conidies, dont la formation est liée à celle du mycélium, sont en moins grand nombre en lumière. La lumière entrave donc la synthèse organique. Mais son influence est d'autant plus faible que le milieu nutritif employé se rapproche plus de la constitution du protoplasma, le travail synthétique diminuant.

Les rayons ultra-violet, comme les rayons visibles, sont également actifs. Parmi les rayons visibles, les moins réfrangibles sont les plus favorables.

*Joh. Bachmann* (1) étudie dans son travail les influences des milieux sur la formation des spores du *Thamnidium*. Suivant les milieux employés et selon différentes conditions extérieures, ce Champignon peut prendre diverses formes classées en 6 types principaux. Les uns possèdent sporanges et sporangioles, les autres que des sporanges, d'autres que des sporangioles, etc.

L'auteur trouve que la lumière n'a pas d'action sur le développement des sporanges.

D'après tous ces auteurs, on arriverait à ces conclusions que la lumière peut ou ne peut pas avoir d'action sur le développement des spores. Ils sont pourtant tous d'accord pour affirmer qu'une influence se fait sentir dans la longueur des filaments fructifères.

Du reste, les résultats des expériences varient suivant les genres, et même selon les espèces d'un même genre. Par contre, aucun de ces auteurs, à l'exception de M. Bachmann cité plus haut, n'attribue de l'importance soit à la nature du milieu de culture, soit à sa composition chimique. De-

(1) *Joh. Bachmann, Einfluss der äusseren Bedingungen auf die Sporenbildungen von Thamnidium*. Thèse de Bâle, 1893.

vant ces diversités d'opinion, il m'a paru utile d'entreprendre, sur les conseils de M. le professeur Chodat, cette étude sur les influences combinées des substratums et de la lumière en opérant sur un certain nombre de Mucédinées.

Je tiens à remercier ici M. le professeur R. Chodat pour les conseils et les encouragements qu'il n'a cessé de me prodiguer durant l'élaboration de ce travail, ainsi que M. C. de Candolle, qui m'a ouvert si généreusement les portes de sa bibliothèque.

*Méthodes et milieux de culture.* — Les méthodes employées pour obtenir des cultures pures de Champignons sont les mêmes, en principe, que celles que l'on emploie en bactériologie. Ne voulant pas m'étendre ici sur ces méthodes, je renvoie le lecteur aux ouvrages plus spéciaux de *Brefeld* (1), *Van Tieghem* (2), *Bainier* (3), *Dubief* (4).

Les milieux de culture sont de deux sortes : les liquides et les solides :

Parmi les liquides, j'ai employé : 1° *Solution Cohn modifiée* (Voir *Manuel* de Dubief), liquide qui, me semblant trop concentré pour les cultures de Champignons, a été dilué dans 5 parties d'eau. J'ai renoncé plus tard à ce milieu de culture, qui ne convient pas à la plupart des Champignons ;

2° *Liquide Raulin* (Voir *Manuel* de Dubief) ;

3° *Liquide de Van Tieghem.* — Eau 700 ; nitrate de chaux 4 ; phosphate de potasse 1 ; sulfate de potasse 1 ; sucre 7 ;

4° *Solution de Schmitz.* — Eau 1000 ; nitrate de potasse 0,25 ; sulfate de potasse 0,25 ; nitrate de calcium 1 ; phosphate de potasse 0,25 ;

(1) Brefeld, *Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze*, Heft IV, 1886.

(2) Van Tieghem et Le Monnier, *Recherches sur les Mucorinées* (*Ann. des Sc. nat.*, 5<sup>e</sup> série, XVII, 1873). — Van Tieghem, *Nouvelles recherches sur les Mucorinées* (*Ann. des Sc. nat.*, 6<sup>e</sup> série, I, 1875), et *Troisième mémoire sur les Mucorinées* (*Ibid.*, IV, 1878).

(3) Bainier, *Observations sur les Mucorinées* (*Ann. des Sc. nat.*, 6<sup>e</sup> série, XV, 1883).

(4) Dubief, *Manuel de Microbiologie*.

5° *La solution de Van Tieghem avec 4 p. 100 de moût concentré;*

6° *Solution dépourvue de calcium.* — Eau 350; nitrate de potasse 2; phosphate de potasse 0,5; sulfate de magnésie 0,5; sucre ou moût concentré 15;

7° *Infusion de fumier de cheval;*

Parmi les milieux solides :

1° *Gélatine peptone* (Voir *Manuel* de Dubief, p. 283). Milieu convenant bien à la plupart des Champignons, mais très vite attaqué par les Bactéries, aussi l'ai-je peu employé;

2° *Solution Van Tieghem + agar-agar, 2 p. 100;*

3° *Infusion de fumier + agar-agar, 2 p. 100;*

4° *Liquide Raulin + agar-agar, 2 p. 100.*

Ces milieux nutritifs ont été filtrés et stérilisés selon les méthodes ordinaires, employées en bactériologie. Je me suis servi comme vases de culture des flacons d'Erlenmeyer.

Les divers Champignons employés dans cette étude ont été trouvés sur des substratum très différents. J'ai récolté *Mucor flavidus*, *Amblyosporium albo-luteum* sur des Agaricinées en voie de décomposition que M. le professeur Martin, de Genève, avait eu l'obligeance de m'apporter. Je saisis cette occasion pour l'en remercier vivement. J'ai récolté d'autres Champignons sur le fumier de cheval (*Mucor racemosus*, *Pilobolus*); de rat (*Pilobolus ædipus*, *Thamnidium*, *Mortierella*, *Kicksella*); d'autres s'étaient développés sur la poudre de noix de galle (*Sterigmatocystis nigra*) ou sur des Champignons de la collection du laboratoire (*St. lutea*). Enfin je me suis procuré quelques autres Mucédinées en laissant pourrir des fruits tels que citrons, poires, raisins. C'est sur ces derniers que j'ai rencontré le *Botrytis*, le *Rhizopus nigricans*, le *Penicillium*.

Quelques expériences préliminaires indiquent quels sont les milieux liquides ou solides qui conviennent le mieux aux diverses espèces mises en expérience.

Les Mucorinées (*Mucor*, *Thamnidium*, *Rhizopus*) se déve-

loppent très bien sur les substratums solides (gélatine-peptone, infusion de fumier, agar-agar 2 p. 100; solution Van Tieghem, agar 2 p. 100), moins bien dans les milieux liquides. Le meilleur est pourtant le liquide Van Tieghem avec 4 p. 10 de moût concentré.

*Pilobolus* n'a pu être cultivé qu'exclusivement sur l'infusion de fumier avec agar-agar.

*Botrytis* préfère les milieux liquides riches en sucres (solution Van Tieghem avec moût liquide, Raulin).

*Amblyosporium* s'est aussi bien maintenu sur l'infusion de fumier avec ou sans agar-agar.

Les *Sterigmatocystis* se développent surtout sur le liquide Raulin.

Après avoir choisi le milieu qui leur convient le mieux, je sou mets ces cultures à l'expérimentation. Je place deux flacons dans une boîte fermée dont une des parois est remplacée par un verre coloré ou une cuve renfermant une solution.

J'ai, au préalable, examiné ces verres au spectroscopie afin de savoir quels étaient les rayons absorbés et lesquels les traversaient :

1° Le *verre rouge* ne laisse guère passer que les rayons rouges et une faible partie des rayons orangés.

2° Le *verre jaune* laisse passer tous les rayons les moins réfrangibles au delà du vert, c'est-à-dire jaune, orangé et rouge.

3° Le *verre bleu* absorbe le rouge, une partie de l'orangé et laisse passer avec intensité le vert et le bleu.

4° Le *verre violet* laisse passer tous les rayons du spectre, mais absorbe surtout les plus réfrangibles (bleu, violet). Il peut donc être considéré comme verre jaune ou rouge. Ce verre n'étant donc pas très bon, je n'ai pas attaché beaucoup d'importance aux cultures placées derrière lui.

Je place donc des cultures derrière ces verres; d'autres sont exposées en lumière blanche diffuse; d'autres dans l'obscurité. Enfin j'ai cultivé ces Champignons derrière des

cuves renfermant de l'esculine, qui arrête les rayons ultra-violet; d'autres renfermant de l'eau distillée servent de point de comparaison, l'eau et le verre absorbant déjà les rayons ultra-violet. *Sachs* (1), *C. de Candolle* (2) et *Klebs* (3), ont étudié l'action des rayons ultra-violet sur le développement des organes sexués des végétaux : les deux premiers travaillant sur des Phanérogames, le troisième, sur les Algues, sont arrivés à des résultats positifs, c'est-à-dire que la suppression de ces rayons influait différemment sur l'apparition des organes sexués des Algues (*Vaucheria*) ou des fleurs des Phanérogames. C'est ce qui m'a porté à faire des expériences analogues pour les Champignons.

Je me suis servi, comme cuves, de deux plaques de doubles verres, séparées l'une de l'autre par un tuyau de caoutchouc courbé en U. Le tout est serré au moyen de quatre planchettes retenues par quatre écrous. Ce dispositif a l'avantage de pouvoir être serré plus ou moins, de façon à régler exactement le parallélisme des deux plaques de verre.

Les Mucorinées, de même que les Champignons à conidies, ont été soumises aux expériences en lumière alternative, dans des milieux liquides et sur des substratums solides.

Les Mucédinées à conidies ont été en outre soumises à des expériences en lumière continue. Pour cela, je les ai éclairées la nuit, au moyen d'un bec de Auer, placé à 60 ou 70 centimètres de distance, de façon que l'élévation de température opérée par la lampe n'entre pas en ligne de compte.

Les cultures sont exposées à la lumière du jour, sur une fenêtre située au nord, à la température du laboratoire, température égale d'ailleurs pour toutes les cultures.

(1) J. Sachs, *Arbeit des botan. Instituts in Würzburg*, 1886.

(2) C. de Candolle, *De l'influence des rayons ultra-violet sur la formation des fleurs* (*Arch. des Sc. nat.*, 3<sup>e</sup> période, t. XXVIII, 1892).

(3) Klebs, *Ueber Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse* (*Biologisches Centralblatt*, B. XII).

## MUCOR FLAVIDUS.

Ce *Mucor* a été trouvé sur des Agaricinées en voie de décomposition, notamment sur *Anamita muscaria*. Il se présentait sous forme de filaments soyeux de 15<sup>mm</sup> à 2 centimètres de longueur, terminés par de gros sporanges à columelles également grandes. Certains de ces filaments portaient un ou deux filaments latéraux terminés par un sporange ayant à peu près la même dimension que le sporange terminal. J'ai cultivé ce Champignon sur la gélatine peptone. Au bout de quatre jours, j'ai vu apparaître des filaments courts, d'abord dépourvus de sporanges latéraux. Le jour suivant, le filament s'est allongé et le sporange terminal s'est vidé; c'est alors qu'apparaissent le ou les deux sporanges latéraux. La gélatine étant rapidement envahie par les Bactéries, cette culture cesse bientôt. Cependant, avant la destruction complète du Champignon, j'ai pu voir apparaître des filaments partant du mycélium, plus fortement et plus irrégulièrement ramifiés, terminés par de petits sporanges.

J'ai trouvé des sporanges plus petits à columelle encore bien constituée, d'autres ne renfermant qu'un nombre plus petit de spores, 8 à 10, leur columelle est très réduite. Enfin j'ai pu remarquer des sporanges à 4 puis à 2, enfin à 1 seule spore sans columelle. Dans ces sporanges plus petits, la membrane paraît plus foncée et couverte de cristaux d'oxalate de chaux.

Ces sporangioles se détachent des pédicelles, la membrane des sporanges persistant plus longtemps.

Voici du reste les dimensions de ces sporanges :

Champignon normal 1 à 1,5<sup>cm</sup>, de haut avec 1 ou 2 sporanges latéraux. Les sporanges ont un diamètre de 0,15<sup>mm</sup>; la columelle a 0,09<sup>mm</sup> de long sur 0,07<sup>mm</sup> de large. Les spores, ovales, ont de 0,015 à 0,0075<sup>mm</sup>.

Grandeur comparative des divers organes du Champignon anormal développé sur le point ensemencé:

SPORANGES.	COLUMELLES.
Diam. 0,15 <sup>mm</sup> .	0,09 <sup>mm</sup> long sur 0,07 <sup>mm</sup> large.
0,03 <sup>mm</sup> (14 spores).	0,01 <sup>mm</sup> — 0,01 <sup>mm</sup> —
0,02 <sup>mm</sup> (6 spores).	0,005 <sup>mm</sup> — 0,005 <sup>mm</sup> —
0,015 <sup>mm</sup> (2 spores).	Pas de columelle.
0,0125 <sup>mm</sup> (1 spore).	Id.

Les dimensions du Champignon normal, sa forme générale, celle de sa columelle, la couleur des sporanges, le fait qu'on le rencontre sur des Agaricinées en décomposition, me déterminent à l'identifier au *Mucor flavidus*, d'après Saccardo (*Sylloge Fungorum*).

*Culture dans le liquide de Raulin.* — Le Champignon produit d'abord un mycélium ramifié qui se cloisonne assez tôt et porte de nombreuses chlamydospores. De ce mycélium partent bientôt des filaments terminés par des sporanges sortant de la solution. En manipulant ce Champignon, j'avais accidentellement immergé ces sporanges en voie de formation. Or, un ou deux jours plus tard, j'ai pu voir que les filaments qui, chez les sporanges développés hors de l'eau, sont parfaitement droits, ont pris dans la solution une forme ondulée ou spiralée rappelant les filaments du mycélium. Dans les sporanges, qui n'ont pas encore différencié leur protoplasma, on voit celui-ci se retirer du sporange, qui s'isole en une cellule remplie de vacuoles. Le sporangiophore pousse, immédiatement au-dessus de ce sporange vidé, des prolongements qui se terminent par des sporanges plus petits. Dans d'autres cas, c'est le sporange lui-même qui germe en produisant des filaments fructifères. Donc les sporanges et sporangiophores immergés avant leur complet développement fonctionnent de nouveau comme mycélium. Lorsque le sporange immergé est plus âgé, on voit le protoplasma se résoudre en plusieurs masses, plus grosses que les spores, qui peuvent germer après rupture de la mem-

brane du sporange. J'ai vu dans certains cas, des chlamydospores se former sur les filaments sporangifères. Ces derniers peuvent aussi se cloisonner et épaissir plus fortement leur membrane par places.

*Solution de fumier de cheval.* — Dans ce liquide, le Champignon se développe normalement en une végétation luxuriante comme dans le liquide précédent.

*Solution de Schmitz.* — Le Champignon ne s'est pas développé au bout de quatre jours après l'ensemencement. La solution est composée exclusivement de sels minéraux inorganiques. Le sixième jour, le Champignon n'a pas encore germé. Douze jours après la mise en culture le Champignon n'a rien donné.

*Solution de Cohn 1/5.* — Ensemencé le 11 décembre 1895. La solution Cohn me semblant trop concentrée pour la culture des Champignons, je l'ai diluée dans cinq parties d'eau.

Après quatre jours, le Champignon a produit un mycélium bien développé, sans chlamydospores.

Le 23 décembre, le mycélium s'est désagrégé, les cellules ont perdu leur contenu cellulaire. Le Champignon n'est donc pas arrivé à former d'organes de reproduction.

*Solution nutritive, sucre 8 p. 100.* — Mis en culture le 11 décembre 1895. Le Mucor a formé le 16, un mycélium riche en chlamydospores. Les filaments mycéliens sont remplis de gouttelettes se colorant en rouge par la teinture d'alkanna (huile). Le 23 décembre, le mycélium a formé des chlamydospores, mais pas de sporanges. Les filaments sont en partie morts, dépourvus de contenu cellulaire ou ne renfermant que des gouttelettes d'huile.

*Infusion de fumier de cheval, agar-agar.* — Mis en culture le 11 décembre 1895, le Champignon examiné le 17 janvier 1896, présente un mycélium faible dépourvu de chlamydospores, mais portant de nombreux sporanges. Ces sporanges ont la forme typique avec les sporanges latéraux. Certains répètent en plus petit cette même forme caractéristique. D'autre part, on peut remarquer que vers le point ense-

mencé se trouvent des sporanges plus petits partant du mycélium. Ces sporanges renferment un nombre moins grand de spores et possèdent une columelle diminuant de grandeur à mesure que les spores deviennent moins nombreuses. Les spores sont toutes de la même grandeur.

*Solution de Cohn, agar-agar, 2 p. 100.* — Au bout de 6 jours de culture, le Champignon a formé des sporanges vigoureux avec leurs sporanges latéraux. Le mycélium, qui ne possède pas de chlamydo-spores, a produit quelques sporanges plus petits.

*Solution de Van Tieghem, agar-agar, 2 p. 100.* — Après 6 jours de culture, le mycélium très vigoureux porte de gros sporanges présentant souvent des anomalies : les sporanges latéraux sessiles ont avorté et à leur place se sont formés un ou deux filaments terminés en sporanges. Le mycélium renferme des gouttelettes d'huile et a formé quelques chlamydo-spores.

*Liquide Raulin, agar-agar, 2 p. 100.* — Le Champignon, après 6 jours, n'a encore rien produit. Au 27 janvier (date d'ensemencement : 21 janvier), le mycélium peu développé, ne présente ni sporanges ni chlamydo-spores. Le mycélium renferme des gouttelettes d'huile.

*Solution Van Tieghem.* — Le Champignon, examiné après 4 jours, présente un mycélium à larges filaments dépourvus de chlamydo-spores, mais remplis de gouttelettes d'huile. Il ne se développe donc pas très bien.

Si on ajoute à la solution 4 p. 100 de moût, le Champignon se comporte comme dans le liquide Raulin.

J'ai cultivé ce Champignon sur le liquide Raulin, en l'exposant aux diverses conditions lumineuses. Il a été ensemencé le 11 décembre 1895.

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière blanche.	15. XII. 95	Mycélium vigoureux avec gouttelettes d'huile et portant de nombreuses chlamydo-spores.
	21. XII.	Sporanges en voie de formation.
	23. XII.	Sporanges assez nombreux arrivés à complet développement.

Verre violet.	15. XII.	Le mycélium est vigoureux, sans chlamydo- spores.
	17. XII.	Formation de chlamydo- spores.
	21. XII.	Filaments sporangifères rares.
	28. XII.	Sporanges nombreux.
Bleu.	15. XII.	Mycélium développé.
	18. XII.	Pas de sporanges.
Jaune.	28. XII.	Le champignon n'a pas formé de sporanges.
	15. XII.	Mycélium peu développé.
	17. XII.	Mycélium encore faible.
Rouge.	28. XII.	Mycélium dépourvu de sporanges et de chlamy- do- spores.
	15. XII.	Mycélium très peu développé, sans chlamydo- spores.
	17. XII.	Mycélium dans le même état, avec gouttelettes d'huile.
Obscurité.	28. XII.	Mycélium en parfait état, mais sans sporanges ni chlamydo- spores.
	15. XII.	Apparition du mycélium.
	26. XII.	Quelques organes rappelant les sporanges appa- raissent, mais ils ne différencient pas de spores à leur intérieur.
	26. XII.	Le mycélium, dépourvu de sporanges et de chla- mydo- spores, est en partie rempli d'huile inco- lore.
Cuve à escu- line.	15. XII.	Apparition du mycélium.
	21. XII.	Sporanges nombreux.
	28. XII.	Id.
Cuve à eau distillée.	15. XII.	Comme derrière la cuve à esculine.
	28. XII.	

Le Champignon s'est donc développé différemment dans les différentes conditions lumineuses. Il est plus petit et possède des spores moins grandes dans ce milieu liquide que le Champignon typique.

Le mycélium se développe de pair avec les sporanges. Le développement est plus avancé dans la lumière blanche, derrière le verre violet, la cuve à esculine, la cuve à eau distillée. Ces cultures renferment toutes des sporanges. Dans l'obscurité, la lumière jaune et rouge, les sporanges n'ont pas apparu. On ne peut rien dire quant à la formation des chlamydo-  
spores.

Il en résulte que les rayons les plus réfrangibles sont favorables au développement du Champignon.

Par contre, la suppression des rayons ultra-violet ne

montre pas de différence, les cultures se comportant comme en pleine lumière.

Le mycélium est bientôt rempli d'une huile qui reste incolore dans l'obscurité, mais qui jaunit dans les cultures éclairées. Cette formation exagérée d'huile dans les filaments mycéliens semble préjudiciable au Champignon, puisqu'elle se rencontre surtout dans les mycéliums âgés et mal développés.

En répétant les mêmes expériences derrière les verres colorés, mais en employant un *substratum solide* (solution Van Tieghem, agar-agar 2 p. 100), la Mucorinée s'est développée partout avec la même intensité et a formé des sporanges mûrs au bout de cinq jours.

Dans toutes ces cultures, le pointensemencé est recouvert de sporanges plus petits.

La lumière a cependant une influence sur la longueur des filaments sporangifères. En lumière, ils atteignent 0,5 à 0,75 centimètre, tandis que dans l'obscurité ils arrivent à 1 centimètre. Deux jours plus tard, ces filaments sporangifères ont atteint la longueur moyenne de 2 centimètres. Le jour suivant, le filament a en moyenne 2,5 centimètres. La culture placée en pleine lumière n'a pas allongé ses filaments sporangifères.

J'ai répété ces expériences avec le liquide Raulin un peu plus dilué, quelque temps plus tard. Les résultats varient.

Le champignonensemencé le 21 mars 1896, donne le 30 un mycélium développé partout également (une légère différence se fait sentir au commencement en faveur de la culture placée à l'obscurité). Ce mycélium porte de nombreuses chlamydo-spores, mais ne développe nulle part des sporanges.

Le 4 avril, apparaissent quelques sporanges dans la culture placée dans l'obscurité et dont le mycélium était plus avancé au commencement. Ce mycélium, dans la partie qui a formé les sporanges, ne possède que des chlamydo-spores dépourvues de contenu cellulaire. Les sporanges de ce mycé-

lium plus vigoureux, se sont formés en résorbant les substances nutritives accumulées dans les chlamydo-spores.

Les résultats sont encore différents si l'on emploie comme liquide nutritif la solution Van Tieghem avec 4 p. 100 de moût. Le mycélium se développe partout abondamment, mais il est pourtant plus faible en lumière blanche et bleue. Aussi n'y a-t-il pas formé de sporanges dans ces deux conditions lumineuses, alors qu'il s'en forme partout ailleurs, c'est-à-dire dans le rouge, le jaune, dans l'obscurité et dans le violet.

Le tableau suivant en donnera une idée.

Le Champignon a été ensemencé le 7 avril 1896.

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière blanche.	18. IV. 96	Mycélium le moins abondant.
	2. V.	N'a pas formé de sporanges.
Obscurité	18. IV.	Mycélium plus abondant qu'en lumière.
	2. V.	Formation de sporanges.
Rouge.	18. IV.	Mycélium abondant comme précédemment.
	2. V.	Sporanges nombreux, filaments longs.
Jaune.	18. IV.	Comme dans le rouge.
	2. V.	Sporanges nombreux.
Bleu.	18. IV.	Mycélium moins abondant.
	2. V.	Sporanges rares.
Violet.	18. IV.	Mycélium intermédiaire.
	2. V.	Sporanges nombreux.

En résumé, l'action de la lumière varie non seulement selon qu'on emploie les milieux liquides et solides, mais encore selon les différents milieux liquides.

Sur liquide Raulin, les sporanges n'apparaissent pas ou difficilement dans les cultures placées dans l'obscurité, le rouge et le jaune. Si on dilue le liquide, les sporanges n'apparaissent nulle part.

Exceptionnellement, une des cultures placées dans l'obscurité, a formé quelques rares sporanges. Dans ce cas, on remarque que dans le mycélium en relation avec les sporanges, les chlamydo-spores ont perdu leur contenu cellulaire.

Dans un liquide plus favorable, tel que le liquide de Van

Tieghem additionné de moût (4 p. 100), les sporanges se sont aussi formés dans l'obscurité, le rouge et le jaune et même en plus grand nombre. (Le même résultat a été obtenu pour *Thamnidium* et *Mucor Mucedo*.)

## RHIZOPUS NIGRICANS.

Ce Champignon est trop commun pour qu'il soit nécessaire d'en donner une description détaillée. Je l'ai rencontré très souvent sur des fruits en voie de décomposition (poires, courges, pommes). Il présente un mycélium végétatif relativement peu développé (plus développé dans les solutions). Ce mycélium produit des stolons qui courent dans toutes les directions, portant à intervalles réguliers des groupes de trois à cinq filaments dressés, terminés en sporanges.

*Dimensions du Champignon.* — Longueur des stolons : 1 à 3 centimètres. Filaments sporangifères, 2 à 3 millimètres. Sporanges noirs plus larges que longs, ayant 0,3 millimètre sur 0,25. Spores rondes à membrane striée, épaisse de 0,0125 millimètre.

Plusieurs essais de cultures ont été effectués sur divers substratums, afin de me rendre compte de celui qui convenait le mieux.

*Gélatine peptone.* — Le Champignon se développe normalement et avec vigueur dans l'espace de huit jours. Dans la partie qui a reçu l'ensemencement par la pointe de platine, les filaments sporangifères sont grêles, plus courts et terminés par des sporanges plus petits.

*Infusion de fumier agar-agar 2 p. 100.* — Le Champignon se développe moins bien que sur le substratum précédent. Au bout du septième jour, il a formé un mycélium faible. Le dixième jour, on voit apparaître quelques sporanges isolés sur les stolons. Les parties plus humides du substratum n'ont formé qu'un mycélium dépourvu de sporanges.

*Solution de Cohn agar-agar 2 p. 100.* — Mycélium abon-

dant, formant des sporanges mûrs le sixième jour. On remarque des sporanges de deux grandeurs, les uns normaux, réunis par trois ou cinq, les autres moitié plus petits, isolés sur le mycélium.

*Solution Van Tieghem agar-agar 2 p. 100.* — Après six jours apparaît un mycélium abondant ayant déjà formé des sporanges jeunes, encore blancs. Vers la partieensemencée, les sporanges sont plus petits. Ils arrivent à maturité le jour suivant.

*Liquide Raulin agar-agar 2 p. 100.* — Le *Rhizopus* s'y développe mal et n'arrive pas à maturité. La solution du reste ne s'allie pas bien à l'agar-agar.

*Liquide Raulin.* — Le Champignon se développe rapidement avec beaucoup de vigueur dans l'espace de neuf à dix jours.

*Culture sur gélatine-peptone, dans les différentes lumières.* — Mise en culture le 31 décembre 1895.

ÉCLAIRAGE.	DATES	OBSERVATIONS
Lumière blanche.	7. I. 95	Apparition du mycélium produisant des stolons enchevêtrés pourvus de nombreux sporanges.
	8. I.	Les sporanges ont des filaments sporangifères plus courts que ceux de la culture placée dans l'obscurité.
Obscurité.	7. I.	Mycélium bien développé. Les sporanges, rares, possèdent de longs filaments.
	8. I.	Les sporanges se sont développés en grand nombre, comme en pleine lumière.
Rouge.	7. I.	Mycélium dépourvu de sporanges.
	8. I.	Sporanges nombreux, supportés par des filaments de longueur intermédiaire entre ceux des cultures dans l'obscurité et dans la lumière blanche.
Jaune.	7. I.	Mycélium sans sporange.
	8. I.	Sporanges nombreux, filaments courts.
Bleu.	7. I.	Mycélium à sporanges moins nombreux que dans la lumière blanche.
	8. I.	Sporanges nombreux, filaments très courts.
Violet.	7. I.	Champignon développé comme en lumière bleue.
	8. I.	Sporanges nombreux, à filaments courts.
Cuve à esculine.	7. I.	Même développement qu'en lumière blanche.
	8. I.	id.
	7. I.	id.
Cuve à eau.	8. I.	id.

La lumière influe peu sur le développement de ce Champignon, s'il est cultivé sur substratum solide. Dans l'obscurité et en lumière rouge, on remarque que les stolons et les filaments sporangifères sont plus longs que dans la lumière bleue ou blanche. La maturation des sporanges s'est faite avec un retard d'environ vingt-quatre heures, pour les cultures placées dans l'obscurité, la lumière rouge et jaune.

Des cultures semblables ont été faites dans les mêmes conditions de lumière, mais en employant un milieu liquide. Le liquide Raulin a été choisi de préférence.

*Mise en culture le 15 février 1896.*

ÉCLAIRAGE.	DATES	OBSERVATIONS
Lumière blanche.	22. II. 96	Le Champignon a formé à la surface du liquide une pellicule sur laquelle rampent des stolons portant des sporanges. Les derniers qui, à midi, ne sont pas encore mûrs (blancs) arrivent à maturité à 4 heures.
	24. II.	Sporanges abondants portés par des filaments courts (2 <sup>mm</sup> ).
Obscurité.	22. II.	Mycélium formant une pellicule à la surface du liquide. Stolons sans sporanges.
	24. II.	Sporanges très rares, les filaments des stolons sont très développés et s'élèvent dans le flacon à 2 centimètres au-dessus du liquide. Filaments sporangiaux longs (4 <sup>mm</sup> ).
	26. II.	Nombreux sporanges.
Violet.	22. II.	Comme en lumière blanche.
	24. II.	La culture a formé de nombreux sporanges portés par des filaments courts.
	24. II.	Comme en lumière blanche.
Bleu.	22. II.	Culture peu avancée. Un des flacons renferme une culture dont le mycélium n'a pas atteint la surface du liquide.
	24. II.	Sporanges encore très rares; une des cultures est très en retard.
	26. II.	La culture restée en retard a formé de nombreux sporanges, encore blancs à 10 heures, mûrs à 2 heures de l'après-midi.
Jaune.	22. II.	Mycélium affleurant, ne possédant ni stolons ni sporanges.
	24. II.	Sporanges rares.
	26. II.	Sporanges nombreux arrivés à maturité.
Rouge.	22. II.	Mycélium affleurant, ne possédant ni stolons ni sporanges.
	24. II.	Sporanges rares.
	26. II.	Sporanges nombreux arrivés à maturité.

Esculine. 22. II. } Cultures se comportant exactement comme cel-  
Cuve à eau. 22 à 26. II. } les placées en lumière blanche.

Le 28 février, toutes les cultures sont au même point. La lumière a peu d'influence dans la formation des spores; son action est pourtant plus marquée sur un milieu liquide que sur un milieu solide. Les cultures placées dans l'obscurité, derrière le verre jaune et le verre rouge, subissent un retard de deux jours dans la maturation de leurs spores. Cette maturation peut se faire dans un espace de temps relativement court. J'ai observé le matin, à dix heures, des cultures chez lesquelles les sporanges commençaient à apparaître; leur contenu n'était alors pas encore différencié. Le même jour, à deux heures de l'après-midi, ces mêmes sporanges sont arrivés à complète maturité. Ils sont alors parfaitement noirs.

L'esculine ne semble pas avoir d'influence : les cultures se comportant derrière la solution comme en pleine lumière.

J'ai recommencé les mêmes expériences, sur d'autres milieux liquides et solides, les résultats ont été les mêmes.

*Milieu solide. — Liquide Van Tieghem, moût 4 ‰, agar-agar 2 ‰.*

*Mise en culture le 16 mai 1896.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière	17. V.	Germination.
blanche.	19. V.	Sporanges nombreux, mûrs.
Violet.	du 17	} Comme en lumière blanche.
Bleu.	au	
Jaune.	19. V.	
Rouge.	Id.	Culture moins développée, sporanges nombreux.
Obscurité.	Id.	Sporanges nombreux, encore blancs.

Il y a donc un léger retard dans la maturation des sporanges, dans le rouge et dans l'obscurité. Le retard ne comporte que quelques heures, car les sporanges, partout également nombreux, sont encore blancs dans l'obscurité et en partie mûrs dans le rouge.

*Milieu liquide.* — *Solution Van Tieghem, moult 4 ‰.* — *Mise en culture le 16 mai 1896.*

ÉCLAIRAGE.	DATES	OBSERVATIONS
Lumière blanche.	17. V.	Germination, formation du mycélium.
Violet.	17 au	} Cultures absolument identiques aux précé- dentes.
Bleu.	19. V.	
aune.	17. V.	Germination.
	19. V.	Sporanges moins nombreux que dans les cultures précédentes.
Rouge.	17. V.	Germination.
	19. V.	Sporanges encore moins nombreux.
Obscurité.	17. V.	Formation du mycélium.
	19. V.	Sporanges formés, mais non arrivés à maturité (blancs).

Le 20 mai, toutes ces cultures sont à peu près au même point.

Ces diverses expériences montrent que ce Champignon se comporte différemment vis-à-vis de la lumière, suivant la nature du milieu. Sur substratum solide, on ne trouve pas de différence ou un retard de quelques heures seulement, dans l'obscurité, le jaune et le rouge. Ce retard est beaucoup plus considérable dans les cultures sur substratums liquides, il peut être de plusieurs jours (2 jours).

#### MUCOR RACEMOSUS.

Cette espèce possède de petits sporanges développés à l'extrémité d'un filament grêle; ce dernier forme latéralement un filament se terminant aussi par un sporange. Ce filament secondaire pourra répéter la même disposition que le précédent. Les spores sont ovales, allongées; ensemencées dans un liquide nutritif (liq. Raulin), elles peuvent germer en produisant directement des chlamydo-spores. Mais le plus souvent, elles produisent des filaments mycéliens qui se remplissent rapidement de gouttelettes d'huile. Sur substratum solide, en culture étouffée (obtenue en fermant le flacon de culture au moyen d'un bouchon de liège recouvert de paraffine), le mycélium se fractionne en un

grand nombre de segments courts, présentant la forme oïdiale, si caractéristique pour cette Mucorinée.

Ce Champignon se cultive facilement soit sur substratum solide, soit dans des milieux liquides. Sur substratums solides (infusion de fumier, agar-agar 2 p. 100; solution Van Tieghem agar-agar 2 p. 100; gélatine peptone), le Champignon se développe complètement en quatre ou cinq jours.

Il en est de même pour les milieux liquides, mais la Mucorinée s'y développe moins vigoureusement, les filaments sont plus grêles.

Sur les milieux solides, on peut remarquer que dans la partie centrale de la culture, au point touché par la pointe servant à l'ensemencement, le Champignon offre des sporanges de toutes grandeurs, dont voici du reste les dimensions :

*Champignon normal* : filaments : 2 à 2<sup>cm</sup>,5; sporanges, 0,06 millimètre; diamètre moyen, 0,03 à 0,15 millimètre; columelle, ovale, mesurant 0,04 à 0,375 millimètre; spores ovales, de 0,0075 millimètre de longueur.

SPORANGES	COLUMELLES	
Diam. 0,06 millimètre.	0,04 millim. long.	0,0375 millim. larg.
	0,05 —	0,04 —
	0,035 —	0,03 —
	0,015 —	0,015 —
	0,01 —	0,01 —

*Culture du champignon sur liquide Raulin. — Ensemencé le 18 janvier 1896.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière blanche.	20. I. 96	Chlamydo-spores nombreuses se formant parfois directement sur la spore en germination.
	22. I.	Apparition de quelques sporanges.
	24. I.	Sporanges mûrs avec spores.
	27. I.	Sporanges, spores bien différenciées.
Bleu.	22. I.	Quelques sporanges avec spores.
	24. I.	Sporanges complètement mûrs.
	27. I.	Sporanges et spores. Quelques-uns n'ont pas développé de spores et renferment de l'huile.
Violet.	22. I.	Sporanges, dont le contenu ne s'est pas différencié en spores, mais renfermant plusieurs masses protoplasmiques ou de l'huile.

Violet.	24. I.	Quelques sporanges renferment des spores, d'autres ont germé en produisant un mycélium fin.
	27. I.	Sporanges mûrs très rares, les autres renfermant de l'huile.
Jaune.	22. I.	Sporanges à contenu non différencié en spores, mais renfermant plusieurs masses protoplasmiques ou de l'huile.
	24. I.	Les spores ne sont pas encore formées.
	27. I.	Sporanges très rares renfermant des spores.
Rouge.	22. I.	Sporanges sans spores.
	24. I.	Id.
	27. I.	Quelques rares sporanges normaux, les autres avortent.
Obscurité.	22. I.	Sporanges ne formant pas de spores, le mycélium offre peu de chlamydo-spores.
	24. I.	Les sporanges avortent et ne forment pas de spores.
	27. I.	Sporanges rares, ne formant jamais de spores.
Cuve à eau.	Id.	} Comme en lumière blanche.
C. à esculine.	Id.	

Donc, dans toutes ces cultures, le Champignon a produit un mycélium avec chlamydo-spores.

Cette Mucorinée s'est cependant développée différemment en lumière blanche et bleue, où elle a formé des sporanges normaux; en lumière jaune, où ils sont rares; enfin dans le rouge, elle finit par en former tardivement, tandis que dans l'obscurité, elle ne produit plus que quelques sporanges n'arrivant pas à différencier de spores.

Les mêmes expériences que précédemment ont été faites en remplaçant le liquide Raulin par la solution de Van Tieghem avec agar-agar 2 p. 100.

Ensemencé le 10 février 1896, le Champignon a formé, le 15, partout des sporanges, arrivés à complète maturité. Il en a été de même pour les cultures placées derrière la solution d'esculine.

La suppression des rayons ultra-violetts n'influence donc pas sur la formation des spores ni sur milieu liquide ni sur substratum solide.

En résumé, ce Champignon se comporte non seulement autrement vis-à-vis de la lumière, suivant la nature du

milieu (s'il est solide ou liquide), mais encore suivant la composition chimique.

Des différences de développement ne se sont guère manifestées que dans la solution de Raulin, qui ne semble pas tout à fait propre au développement normal des Mucorinées.

#### MUCOR MUCEDO.

Ce Champignon est assez connu pour qu'il soit inutile d'en donner la description. Un assez grand nombre d'auteurs (Brefeld, Van Tieghem, Bainier) ont étudié son complet développement. Cette Mucorinée se rencontre très souvent sur les crottins de chevaux, où elle atteint une dimension assez remarquable, une longueur de plusieurs centimètres (5 cm.). Ses dimensions peuvent varier sur le même substratum et dans les divers milieux nutritifs. Sur les substratums solides surtout, j'ai toujours remarqué un dimorphisme très grand suivant la région de la culture considérée. Par exemple au point touché par l'aiguille servant à l'ensemencement, le champignon, dont les spores germent côte à côte, se trouve gêné dans son développement. C'est en cet endroit que l'on peut trouver des sporanges portés sur des filaments différant beaucoup de longueur, très souvent ramifiés, portant des sporanges de toutes dimensions. Les spores par contre restent sensiblement les mêmes.

Voici diverses mesures rendant compte de ces différentes dimensions :

*Champignon normal.* — Longueur du filament : 4<sup>cm</sup>,5 à 5 centimètres ; sporanges : 0<sup>mm</sup>,32 de diamètre ; columelle : 0<sup>mm</sup>,095 de large sur 0<sup>mm</sup>,150 de long ; spores ovales : 0<sup>mm</sup>,015 sur 0<sup>mm</sup>,0125.

Ces dimensions varient sensiblement avec celles données ordinairement pour ce Champignon, surtout pour la grandeur des spores (Brefeld (1) indique 0<sup>mm</sup>,066 à 0<sup>mm</sup>,099 de

(1) Brefeld, *Schimmelpilze*, Heft I, p. 41.

long sur 0<sup>mm</sup>,033 à 0<sup>mm</sup>,040 de large), je le rapporte à *M. Mucedo* sous toute réserve.

Je l'ai néanmoins déterminé comme *M. Mucedo* pour plusieurs raisons : 1° Par les dimensions des divers organes qui l'éloignent de *M. plasmaticus* (1) et de *M. romanus* auquel on pourrait le rapprocher tout d'abord.

2° A cause de la fréquence de sa présence sur les crottins de chevaux.

Du reste, comme je l'ai dit, les dimensions des divers organes varient dans la même culture. Voici en effet les dimensions extrêmes :

SPORANGES		COLUMELLES	
Diam. 0,32 millimètres.		0,15 millim. long. sur	0,095 millim. larg.
		0,20	— 0,185
		0,140	— 0,130
		1,18	— 0,14
0,11	—	0,0650	— 0,045
0,10	—	0,045	— 0,045
0,05	—	0,015	— 0,015
0,03	—	0,01	— 0,01
0,02	—		

Brefeld considère ce phénomène comme accidentel, il l'a étudié chez *Mucor Mucedo* ; il a également remarqué ce dimorphisme toutes les fois que le Champignon se trouvait gêné dans son développement ou qu'il était attaqué par un parasite. Je trouve cela se répétant dans toutes les cultures et dans les différentes conditions lumineuses, non seulement pour ce Champignon, mais pour toutes les Mucorinées que j'ai eu l'occasion de cultiver (*M. racemosus*, *M. flavidus*, *Thamnidium elegans*, *Rhizopus nigricans*) ; ce dernier est assez stable pour que cette particularité mérite d'être citée.

Ce Champignon est d'une culture facile sur divers milieux, soit solides, soit liquides.

*Sur gélatine-peptone.* — Le Champignon se développe avec une grande vigueur, les premiers sporanges apparaissent

(1) Costantin, *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1887, p. 33.

déjà au second jour. Il atteint son développement complet en quatre jours.

*Infusion de fumier agar-agar 2 p. 100.* — Le développement est normal et complet dans l'espace de quatre à cinq jours.

De même pour *solution Van Tieghem agar-agar 2 p. 100.*

*Sur les milieux liquides.* — Que ce soit l'infusion de fumier, le liquide de Van Tieghem ou celui de Raulin, la Mucorinée se développe dans le même temps que sur substratum solide, mais les filaments sporangifères sont plus courts (2 à 3 cm.), plus grêles, les sporanges plus petits.

J'ai entrepris avec ce Champignon les mêmes expériences que pour les Mucorinées précédentes en lumière discontinue et sur milieux liquides et solides.

1° *Milieux solides.* — *Solution Van Tieghem : agar-agar 2 ‰, moult 4 ‰.*  
*Mise en culture le 11 mars 1896.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière diffuse.	14. III. 96 16. III.	Filaments grêles au centre portant sporanges. Filaments longs normaux (5 centim.) avec sporanges formés sur la partie plus éloignée du centre de la culture. Filaments du centre courts et grêles.
Rouge.	14-16	Comme en lumière diffuse.
Jaune.	»	—
Bleu.	»	—
Violet.	»	—
Cuve à eau.	»	—
C. à esculine.	»	—
Obscurité.	14	Développement le même.

Le Champignon se développe partout de la même façon. Les filaments sont plus longs dans l'obscurité. Le 17 ils atteignent 5 à 6 centimètres. Les filaments sporangifères les premiers apparus étaient grêles et relativement courts avec de petits sporanges. Ils sont formés sur le pointensemencé.

Sur le reste de la surface de la culture, le Champignon est normalement développé. Son héliotropisme est partout très fort. Mêmes résultats sur gélatine peptone.

2° *Sur milieux liquides.* — *Liquide Van Tieghem : moût 4 0/0.*  
*Mise en culture le 11 mars 1896.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière.	14. III. 96	Filaments courts, sporanges non mûrs (1 <sup>mm</sup> ).
	16. III.	Filaments grêles, 2,5 à 3 millimètres. Sporanges mûrs plus petits que ceux du champignon normal.
Rouge.	14. III.	Comme dans l'obscurité, sporanges un peu moins nombreux mûrs.
	16. III.	Filaments comme dans l'obscurité.
Jaune.	14. III.	Filaments (1/2 centim.), sporanges mûrs moins nombreux que dans le rouge.
	16. III.	Cultures développées comme dans l'obscurité.
Bleu.	14. III.	Sporanges beaucoup plus rares, portés par des filaments très grêles; culture moins développée qu'en lumière.
	16. III.	Sporanges mûrs qu'en partie.
Violet.	14. III.	Filaments intermédiaires (1 centim.) grêles, sporanges mûrs.
	16. III.	Filaments longs, 2,5 à 3 centimètres; sporanges mûrs.
Obscurité.	14. III.	Filaments longs et grêles, 2 à 3 centimètres; sporanges mûrs plus petits.
	16. III.	Filaments sporangifères comme le 16, mais plus nombreux.
V. à esculine.	14-16	Champignon développé comme en lumière blanche diffuse.
Cuve à eau.	»	

Le Champignon développe des filaments sporangifères plus longs dans l'obscurité que dans la lumière. Les sporanges dans l'obscurité mûrissent plus vite. En général, le champignon est plus grêle que sur les milieux solides, il est fortement héliotropique. Ces sporanges sont moins nombreux dans le bleu et en lumière blanche que dans le rouge, jaune et l'obscurité.

En résumé, cette Mucorinée ne se comporte pas comme les Champignons précédents et cela pour deux raisons :

1° Parce qu'elle forme partout des sporanges mûrs que ce soit sur milieux solides ou liquides.

2° Parce que ces sporanges sont plus rares dans la lumière blanche et bleue que dans l'obscurité, le rouge et le jaune.

## THAMNIDIUM ELEGANS.

Ce Champignon bien connu se rencontre abondamment sur le fumier de cheval, duquel il peut être aisément isolé en cultures pures.

Il a été étudié par Van Tieghem, Brefeld, Bainier, tant au point de vue de l'état végétatif que sexué. M. J. Bachmann (1) a étudié l'action des milieux sur le polymorphisme de ce Champignon. Il a émis l'opinion que la lumière n'influe pas son développement.

Les dimensions du Champignon sont les suivantes : filaments sporangifères, 2 à 3 centimètres de long ; sporange terminal, 0<sup>mm</sup>,2 de diamètre ; columelle, 0<sup>mm</sup>,1 sur 0<sup>mm</sup>,01 ; sporangioles renfermant 1 à 10 spores, ordinairement 2 à 5. Leur diamètre : 0<sup>mm</sup>,015 à 0<sup>mm</sup>,02.

Les ramifications dichotomiques portant les sporangioles sont placées sur le parcours du filament principal à des distances variables.

Les substratums solides les plus favorables sont la gélatine peptone, le liquide Van Tieghem avec agar-agar 2 p. 100, et l'infusion de fumier de cheval 2 p. 100, sur lesquels le champignon se développe entièrement en cinq ou six jours. Les milieux liquides semblent moins favorables, le champignon y devient grêle, les sporangioles sont moins nombreux. Le liquide Van Tieghem avec 4 p. 100 de moût concentré est celui qui lui convient le mieux.

Le Champignon a été cultivé dans les différentes conditions lumineuses sur substratum solide (solution Van Tieghem, agar-agar 2 p. 100). Ensemencé le 14 mars 1896, il a formé partout des sporanges nombreux, six jours après. Les filaments sporangifères sont plus longs dans l'obscurité que dans les autres cultures, ils atteignent 3 centimètres.

Dans les milieux liquides, les cultures produisent des spo-

(1) J. Bachmann, Thèse sur *Thamnidium elegans*, Bâle, 1893.

ranges dans toutes les conditions lumineuses, mais en plus grand nombre dans le rouge, le jaune et l'obscurité que dans le bleu, la lumière blanche, solution d'esculine, comme le montre le tableau suivant :

*Mise en culture le 8 avril 1896, sur liquide Van Tieghem, moût 4 %.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière.	18. IV. 96	Mycélium sans sporanges.
	2. V.	Sporanges nombreux.
Obscurité.	2. V.	} Sporanges en plus grand nombre. Sporangioles nombreux.
Rouge.	»	
Jaune.	«	
Bleu.	18. IV. 96	Mycélium moins abondant que dans les cultures précédentes.
	2. V. 96	Sporanges et sporangioles.
	5. V.	Ces sporanges sont moins nombreux.
Violet.	2-5	Cultures intermédiaires.

Le mycélium est partout assez abondant, un peu moins dans le bleu. Il s'est formé partout des sporanges et sporangioles.

Ces expériences ne confirment donc qu'en partie les vues de M. Bachmann. La lumière possède une influence moins grande que la nature du substratum. Ces résultats sont comparables à ceux obtenus avec *Mucor Mucedo*.

D'autres cultures faites dans le liquide Raulin confirment les résultats précédents.

*Ensemencé le 13 avril 1896.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière.	15. IV. 96	Mycélium sans sporanges, ni sporangioles.
	23 »	Pas de sporanges.
Bleu.	15 »	Mycélium d'une des cultures possédant de rares sporanges. Filaments très courts sans sporangioles.
	23 »	Sporanges et sporangioles peu nombreux.
Rouge.	15 »	Mycélium commençant à affleurer : pas de sporanges.
	23 »	Sporanges nombreux.
Jaune.	15 »	Sporanges assez nombreux avec sporangioles.
	23 »	— — — — —
Violet.	15 »	Sporanges apparaissant en petit nombre, sporangioles.

Violet.	23. IV.	Sporanges peu nombreux.
Obscurité.	15 »	Nombreux sporanges (maximum de développement).
	23 »	Nombreux sporanges (maximum de développement).

Les résultats sont identiques huit jours plus tard.

Les sporanges apparaissent en premier lieu et en plus grand nombre dans l'obscurité, puis dans le rouge, le jaune, moins nombreux dans le violet encore moins nombreux dans le bleu, ils finissent par ne plus apparaître dans la lumière blanche.

Il y a donc une différence dans le liquide de Raulin et cette fois les affirmations de M. Bachmann ne seraient plus du tout justes.

Dans le cas du *Thamnidium*, comme pour *M. Mucedo* et quelquefois *M. flavidus*, mes expériences confirmeraient plutôt celles de M. Elfving, qui trouve que le mycélium se développe mieux dans l'obscurité et que ce développement est en rapport avec la formation des sporanges.

Néanmoins, il faut constater que cette Mucorinée se comporte d'une façon absolument contraire à ce qui a lieu pour *Mucor flavidus*, *M. racemosus* et *M. stolonifer*.

#### PILOBOLUS OEDIPUS.

De toutes les Pilobolées, c'est cette espèce qui se cultive le plus facilement. On la rencontre fréquemment sur le crottin de rat. C'est une petite espèce atteignant à peine 2 millimètres de longueur. Elle se distingue par ses spores sphériques vacuolisées, de grandeurs inégales, mesurant  $0^{\text{mm}},02$  à  $0^{\text{mm}},01$  de diamètre, renfermées dans un sporange de  $0^{\text{mm}},23$  de large.

Klein, Brefeld, Van Tieghem et Bainier qui ont étudié les Mucorinées ont décrit plusieurs espèces de ce genre.

Brefeld a étudié l'influence de la lumière sur leur développement. Il ne trouve qu'une espèce, *P. microsporus*, qui ne forme pas de sporanges dans l'obscurité. Ces expériences

sur les *Pilobolus* ont toujours été faites en se servant de substratums solides. Il est malheureusement impossible de les cultiver dans les liquides. J'ai essayé en vain plusieurs milieux liquides, jamais le *Pilobolus* ne s'y est développé.

Par contre, il se cultive assez bien sur un substratum solide formé par une infusion de fumier de cheval auquel j'ajoute de l'agar-agar 2 p. 100.

Plusieurs expériences opérées sur ce substratum m'ont donné les mêmes résultats. C'est-à-dire que le Champignon a développé des sporanges, environ six à sept jours après ensemencement, dans toutes les conditions lumineuses.

Une différence s'est manifestée dans la longueur du filament dans les cultures placées à l'obscurité (3 à 3<sup>mm</sup>,5).

J'ai entrepris les mêmes expériences avec *Pilobolus crystallinus*; j'ai réussi à le faire germer sur ce substratum, mais il n'y a pas formé de sporanges.

#### BOTRYTIS CINEREA OU SCLEROTINA FUEKELIANA.

*Botrytis cinerea* est la forme conidiale de *Sclerotinia Fuckeliana*, une Pézizacée. Il se rencontre abondamment sur toutes sortes de fruits en voie de décomposition (poires, raisins, aubergines, citrons, etc.). Cultivé en solutions, il présente un mycélium gélatineux sur lequel se développent des filaments aériens cloisonnés, terminés par des bouquets de conidies. Il forme avec facilité des sclérotés noirs qui peuvent peser jusqu'à 30 centigrammes.

Les conidiophores mesurent en moyenne 1 à 2 millimètres de longueur et sont situés sur un mycélium aérien pouvant atteindre plusieurs centimètres de haut. Les conidies mesurent 0<sup>mm</sup>,01 sur 0<sup>mm</sup>,0075 de large. Ce Champignon a été mis en culture d'abord dans les mêmes conditions que les Mucorinées, c'est-à-dire derrière les verres colorés. La culture ayant été commencée le 14 décembre 1895 a donné les résultats suivants, sur liquide Raulin :

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière blanche.	21. XII. 96	Mycélium développé, cloisonné sans conidies.
	23 »	Apparition de jeunes conidiophores.
	24 »	Champignon complètement développé.
Violet.	21 »	} Champignon se comportant exactement comme dans les expériences en lumière blanche.
	23 »	
	24 »	
Bleu.	24 »	
Rouge.	24 »	
Jaune.	24 »	
Obscurité.	24 »	

Sur le liquide de Van Tieghem avec moût concentré 4 p. 100, le résultat est absolument identique.

Ce Champignon, dans les conditions ordinaires, s'est développé partout de la même façon.

Cependant Ludwig Klein et, avant lui, le professeur Rindfleisch à Würzburg, ont fait remarquer que ce Champignon ne formait des conidies que pendant la nuit. Klein ayant soumis ce *Botrytis* à la lumière continue d'une lampe Argand, derrière des solutions colorées, est arrivé aux conclusions suivantes :

« La moitié peu réfrangible du spectre (rouge, jaune,) accélère la formation des conidies, la moitié plus réfrangible (bleu, violet) la retarde et même l'empêche. Les deux actions se compensent à la lumière du jour.

« Dans la lumière d'une lampe Argand, les rayons rouges dominant, aussi observe-t-on un développement.

« L'obscurité favorise la formation des conidies. »

J'ai entrepris des expériences analogues en éclairant mes cultures pendant la nuit au moyen d'une lampe de Auer. Ces cultures sont placées, les unes en pleine lumière, les autres dans les différentes caisses de culture ou derrière les doubles châssis renfermant de l'esculine. Enfin j'ai placé d'autres cultures alternativement dans la lumière et dans l'obscurité, en alternant soit avec la lumière du jour, soit avec celle de la lampe.

Le milieu de culture employé tout d'abord est le liquide de Van Tieghem, auquel j'ai ajouté du moût concentré

4 p. 100 et de l'agar-agar 2 p. 100. Ces expériences ont donné les résultats suivants :

*Ensemencé le 3 mai 1896.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière continue.	4. III. 96	Apparition de filaments mycéliens.
	5 »	Ce mycélium plus avancé forme un buisson cotonneux.
	6 »	Mycélium tapissant tout le fond du vase.
	8 »	Pas de conidies.
Obscurité continue.	13 »	Les conidies apparaissent dans la partie ombragée de la culture.
	6 »	Le mycélium est moins développé qu'en lumière.
	7 »	Mycélium court tapissant le fond du vase.
	8 »	Conidies rares.
Obscurité et lumière alternatives.	13 »	Le mycélium est buissonneux, mais les conidies se sont développées à la surface en moins grand nombre que dans le rouge.
	4 »	Comme dans la culture en lumière.
	6 »	Foisonnement du mycélium moins fort que dans la lumière blanche.
	7 »	Quelques conidies apparaissent.
Rouge.	13 »	Les conidies se sont formées dans les espaces laissés entre les arbuscules du mycélium.
	6 »	Comme dans l'obscurité.
	9 »	Conidies nombreuses à l'extrémité de filaments courts (foisonnement minimum).
Jaune.	13 »	Nombreuses conidies à la surface du mycélium court.
	6 »	Mycélium moins développé que dans l'obscurité.
	7-9 »	Quelques conidies apparaissent.
	10 »	Conidies nombreuses dans la partie de la culture la moins éclairée.
Bleu.	13 »	Conidies nombreuses à la surface du mycélium.
	6 »	Mycélium intermédiaire.
	9-10 »	Mycélium floconneux.
Violet.	13 »	Conidies se sont développées à l'intérieur des cultures, à l'ombre du mycélium.
	6-7 »	Mycélium intermédiaire sans conidies.
	9 »	Apparition de quelques conidies.
	10 »	Conidies nombreuses surtout dans la partie du vase la moins éclairée.
Vase à esculine.	13 »	Conidies nombreuses comme dans rouge.
	6 »	Comme en lumière blanche.
	9-10 »	Mycélium foisonnant sans conidies.
Cuve à eau.	13 »	Pas de conidies.
	13 »	Comme derrière la solution d'esculine.

Dès le commencement, le mycélium se développe plus fortement en lumière blanche. Il forme des arbuscules ramifiés s'élevant jusqu'à 2 centimètres au-dessus du substratum.

Plus tard, dans la culture placée dans l'obscurité, il devient aussi foisonnant.

Dans le rouge, le mycélium offre le foisonnement le moins accentué, il ne s'élève qu'à un demi-centimètre au-dessus du substratum. Dans cette culture la formation des conidies est au maximum.

Dans les cultures peu éclairées (obscurité, rouge, violet, jaune), le foisonnement peut avoir lieu, mais les conidies se développent à la surface (fig. 1, n° 2).

Au contraire, les cultures éclairées (lumière, esculine) offrent peu ou pas de conidies et un foisonnement maxima (fig. 1, n° 1). Dans ces dernières cultures, les conidies si elles se forment n'apparaissent pas à la surface, mais dans les parties les moins éclairées, à l'abri de la lumière, grâce au développement plus grand du mycélium sur les bords de la culture (fig. 1). Les cultures placées derrière les solutions d'esculine sont moins développées qu'en pleine lumière.

Les vases d'Erlenmeyer n'étant pas tous de la même grandeur, j'ai pensé que cela pouvait influencer sur le développement et notamment sur le foisonnement du Champignon. Une seconde expérience faite en employant des vases de même grandeur a donné les résultats suivants :

*Mise en culture le 14 mars 1896.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière continue.	16. III. 96 17-18 »	Mycélium apparaissant sous forme de flocons. Quelques rares conidies apparaissent au pied des filaments.
	20-21 »	Conidies assez nombreuses.
Cuve à esculine.	16 » 17 »	Mycélium peu développé. Mycélium rampant moins développé que dans l'obscurité.
	18 »	Pas de conidies.
	19-20-21 »	Aucune conidie.
Cuve à eau.	16-17 »	Mycélium floconneux.

Cuve à eau.	18-19	III. 96	Pas de conidies.
	20-21	»	—
Violet.	16-17	»	Mycélium floconneux.
	18-20	»	Quelques rares conidies.
	21	»	Conidies assez nombreuses.
Bleu.	16-17	»	Comme en lumière continue.
	18	»	Pas de conidies.
	20-21	»	Conidies rares.
Lumière	16	»	Mycélium floconneux comme en lumière.
et obscurité	17-18	»	Pas de conidies.
alternatives.	20-21	»	Quelques conidies apparaissent.
Jaune.	16	»	Mycélium plus avancé que dans le rouge. — My-
	17	»	célium rampant avec quelques conidies.
	19	»	Conidies plus nombreuses.
	20-21	»	Conidies très nombreuses.
Rouge.	16	»	Mycélium plus avancé que dans l'obscurité. —
	17	»	Mycélium rampant.
	18	»	Mycélium non foisonnant, conidies rares.
	19	»	Conidies très nombreuses à la surface du mycé-
			lium.
	20-21	»	Id.
Obscurité.	16	»	Mycélium peu développé.
	17-18	»	Mycélium foisonnant.
	19-20	»	Conidies très rares.
	21	»	Quelques conidies dans les parties internes entre les filaments.

Le foisonnement plus ou moins fort du Champignon n'est pas en rapport avec la lumière (1). La différence n'est guère sensible que pendant les premiers jours d'ensemencement. Le mycélium est alors rampant dans le rouge, derrière la

(1) Le foisonnement égal ou inégal du mycélium provient de la manière d'ensemencer, ce dont j'ai pu me rendre compte par des expériences comparatives :

1° On peut, avec la pointe de l'aiguille servant à l'ensemencement, ne toucher que la partie centrale du liquide en ayant soin de ne le pas remuer. Dans ce cas une partie des spores germera au centre, le mycélium se répandra du centre à la périphérie. Par contre, quelques spores attirées par les parois du verre germeront à la périphérie. Il en résultera deux mycélium, l'un périphérique, l'autre central, séparés par une rigole.

2° En ensemençant d'une manière uniforme, c'est-à-dire en agitant fortement la solution de culture de manière à disperser les spores d'une façon égale, le mycélium sera uniforme, tous les filaments arrivant à la même hauteur.

Il est en même temps utile de constater que la première disposition offre un avantage pour le Champignon, qui pourra former des conidies, d'une façon plus précoce, dans des conditions lumineuses défavorables. Cela prouve également que l'intensité de la lumière doit entrer en ligne de compte dans ces phénomènes.

cuve à esculine; un peu foisonnant dans l'obscurité, le jaune (et violet), lumière et obscurité alternatives; fortement dans le bleu; cuve à eau et surtout en lumière blanche.

Le Champignon se développe moins rapidement que dans les solutions. Le maximum de formation de conidies a lieu dans le rouge et le jaune. Les cultures placées en lumière continue, derrière les cuves à eau et à esculine, le verre bleu, ont peu ou pas de conidies. La culture dans l'obscurité en possède peu. Le 23 mars toutes les cultures possèdent des conidies.

Une troisième expérience a été faite en employant un milieu liquide. J'ai choisi la solution de Van Tieghem avec moût 4 p. 100.

Les résultats sont encore les mêmes.

*Ensemencé le 14 mars 1896.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière continue.	16. III. 96	Mycélium floconneux sans conidies.
	18-19-20 »	Conidies très rares.
	20-21 »	Conidies rares.
Violet.	16 »	Comme en lumière continue.
	18 »	Quelques conidies à la surface du mycélium.
	19 »	Conidies nombreuses.
	20-21 »	Conidies nombreuses arrivant à maturité.
Bleu.	16 »	Comme en lumière continue.
	18 »	Pas de conidies.
	20-21 »	Quelques conidies.
Lumière et obscurité alternatives.	16 »	Comme en lumière blanche.
	17-18 »	Quelques conidies au pied du mycélium foisonnant.
	19 »	Conidies nombreuses au pied du mycélium.
	20-21 »	Conidies partout.
Jaune.	16 »	Comme en lumière blanche.
	18 »	Quelques conidies à la surface du mycélium foisonnant.
	19 »	Conidies nombreuses dans la partie la moins éclairée de la culture.
	20 »	Conidies sur toute la surface de la culture.
	21 »	Conidies nombreuses.
Rouge.	16 »	Comme en lumière blanche.
	17-18 »	Conidies nombreuses à la surface du mycélium dans la partie la moins éclairée de la culture.
	19-20 »	Conidies sur le reste de la culture.
Obscurité.	16 »	Comme en lumière blanche.

Obscurité.	18 III. 96	Quelques rares conidies apparaissent.
	19-20 »	Conidies rares.
	21 »	Conidies un peu plus nombreuses.
Vase	16 »	Comme en lumière blanche.
à esculine.	17-18 »	Mycélium foisonnant sans conidies.
	20-21 »	Conidies peu nombreuses.
Cuve à eau.	16 »	Comme en lumière blanche.
	18 »	Conidies très rares.
	19-20-21 »	Quelques conidies apparaissent.

Le 23 mars il y a partout des conidies.

Le mycélium se développe plus fortement et plus rapidement dans la solution que sur substratum solide. Le foisonnement est partout le même. Les conidies apparaissent plus rapidement dans le rouge et le jaune, derrière le verre violet (laissant passer surtout les rayons peu réfrangibles). Elles apparaissent plus tardivement dans l'obscurité complète, en lumière blanche, bleue, derrière les vases à esculine et à eau distillée.

Dans toutes ces cultures, les premières conidies se forment dans la partie la moins éclairée de la culture ou au pied du mycélium foisonnant.

*Deuxième expérience avec même liquide, dans les mêmes conditions.  
Ensemencé le 31 mars 1896.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière.	8. IV. 96	Conidies assez nombreuses.
	9 »	Conidies très nombreuses dans la rigole laissée par le mycélium.
Lumière	8 »	Quelques conidies.
alternative.	9 »	Conidies peu nombreuses.
Esculine.	8 »	Pas de conidies.
	9 »	Conidies rares, minimum de développement.
Cuve à eau.	8 »	Pas de conidies.
	9 »	Conidies rares, minimum de développement.
Bleu.	8 »	Conidies assez nombreuses dans la rigole laissée dans le mycélium.
Violet.	8 »	Conidies nombreuses à la surface du mycélium.
	9 »	— —
Jaune.	8 »	Conidies assez nombreuses à la surface du mycélium.
	9 »	Conidies nombreuses.
Rouge.	8 »	Conidies nombreuses mûres (maximum).
	9 »	Conidies très nombreuses.
Obscurité.	8 »	Conidies peu nombreuses.
	9 »	Conidies moins nombreuses que dans la lumière.

Le maximum de développement a eu lieu, comme dans les précédentes expériences, dans le rouge, puis en lumière blanche, le jaune et le violet.

Les conidies sont peu nombreuses dans les cultures exposées à une lumière alternative, que l'on fasse alterner la lumière du jour ou celle de la lampe. Les deux ont donc dans ce cas la même action.

Le minimum de développement a eu lieu, comme précédemment, derrière les cuves à eau et à esculine.

Les conidies apparaissent également dans l'obscurité, mais elles y sont moins nombreuses, dans cette expérience du moins, que dans la culture placée en pleine lumière.

Le mycélium, dans toutes ces cultures, présente un aspect particulier. Il forme un buisson au centre de la culture,

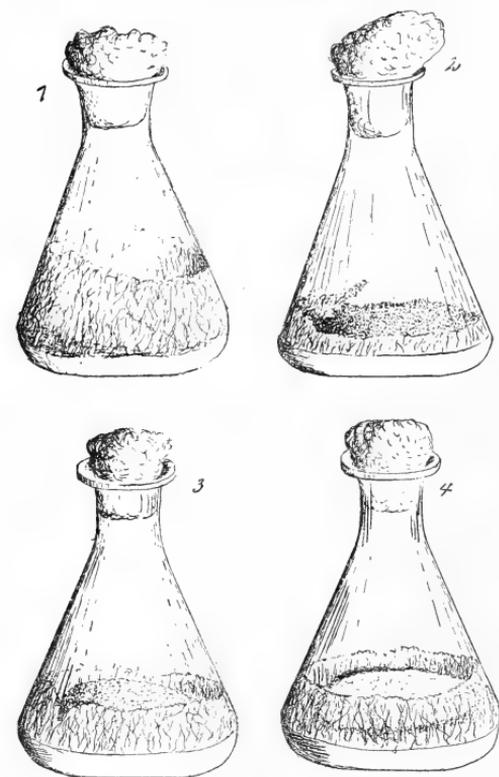


Fig. 1.

tout autour le mycélium est faible. Par contre, il s'élève de nouveau contre les parois du vase à 1 centimètre ou 1<sup>cent</sup>,5 au-dessus de la solution nutritive (fig. 1, n° 3). Il reste donc entre ces deux parties du mycélium aérien une rigole placée dans l'ombre. Dans les cultures placées dans les rayons très réfrangibles, comme le bleu, ou en pleine lumière, les conidies peuvent alors apparaître plus hâtivement dans cette rigole protégée par le mycélium du pourtour, qui tamise la lumière (fig. 1, n° 4).

Au contraire, dans les cultures placées en lumière rouge, jaune, les conidies apparaissent sur toute la surface du mycélium foisonnant (fig. 1, n° 2).

Enfin, une dernière expérience a été effectuée en employant un liquide moins riche en sucres. J'ai choisi le même liquide de Van Tieghem, auquel je n'ai pas ajouté de moût.

*Mis en culture le 28 mars 1896.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière.	8. IV. 96	Conidies peu nombreuses.
	9 »	— —
Lumière alternative.	8-9 »	Conidies comme dans l'obscurité.
C. à esculine.	8-9 »	Pas de conidies, mycélium faible.
Cuve à eau.	8-9 »	— —
Bleu.	8-9 »	Pas de conidies.
Violet.	8-9 »	Pas de conidies.
Jaune.	8-9 »	Comme précédemment.
Rouge.	8-9 »	Conidies nombreuses, maximum de développement.
Obscurité.	8-9 »	Conidies nombreuses.

Deux jours plus tard, toutes les cultures possèdent des conidies.

Le Champignon s'est développé assez faiblement dans toutes ces cultures, mais il s'est comporté comme précédemment quant à la formation des conidies.

De toutes ces expériences, nous pouvons tirer plusieurs conclusions, qui ne confirment les vues de Klein qu'en partie :

1° *Les rayons rouges et jaunes favorisent la production de conidies qui se forment sur la surface entière du mycélium aérien.* — Il semble donc que les rayons plus réfringibles venant à manquer, le Champignon n'étant plus gêné par la présence de ces rayons, formera ses conidies plus rapidement, mais cette fois non pas derrière le mycélium formant rideau, mais sur toute sa surface.

2° *La lumière de la lampe renfermant aussi des rayons rouges, les conidies peuvent apparaître.* — Elles se forment

dans ce cas dans les parties les moins éclairées de la culture.

3° *Les conidies se produisent très tardivement en lumière bleue.*—Cependant si le mycélium aérien présente des parties creusées en forme de rigoles, les conidies y apparaîtront, puisqu'elles seront protégées par le mycélium tamisant la lumière.

4° *L'obscurité ne favorise pas autant que la lumière rouge la formation des conidies.* — Dans quelques expériences, les cultures placées dans l'obscurité étaient très peu avancées. Il semble plutôt que l'obscurité possède une action retardatrice sur la formation et la maturation des conidies. En effet, les cultures se sont toujours montrées non seulement moins avancées que celles placées en lumière rouge, mais encore moins développées que celles en lumière alternative.

5° *Le minimum de développement a eu lieu derrière les cuves à eau distillée et à esculine.* — Est-ce à dire que les rayons ultra-violetés favorisent l'apparition des conidies, puisqu'elles n'apparaissent que très tardivement si ces rayons viennent à être supprimés ?

Les rayons rouges et ultra-violetés ayant tous deux une action accélératrice sur le développement de ce champignon, il est naturel que dans les cultures en lumière blanche, où les deux sortes de rayons agissent, l'action retardatrice des rayons bleus soit vaincue et que, par conséquent, les conidies apparaissent.

6° *Le Champignon finit par former partout des conidies, la différence n'étant marquée que par un retard dans l'apparition de ces organes.*

7° *Le développement des organes reproducteurs dans les différentes lumières est indépendant du milieu, puisqu'il a été comparativement le même, quant à la formation des conidies, sur le substratum solide, en milieux liquides et dans une solution moins riche en sucre.*

Après quinze jours de culture dans le liquide de Van Tieghem, le *Botrytis* développe de nombreux sclérotés. Le

Champignon a atteint alors son complet développement, son mycélium est pris en une masse gélatineuse, de sorte que l'on peut retourner le vase de culture sans que la solution s'écoule.

Ce mucilage possède une réfringence très faible, de sorte que sous le microscope, il ne se distingue que très difficilement. Le chlorure de zinc iodé lui donne une très légère coloration, à peine perceptible, mais cependant suffisante pour le rendre visible. Pour le mettre bien en évidence je me suis servi des réactions indiquées par Klebs (1), qui consistent à produire dans la masse un précipité métallique très ténu (réactions du bleu de Turnbull ou du chromate de plomb). J'ai cherché, en passant, à me rendre compte de la nature de ce mucilage. Il se coagule et devient opaque par un mélange d'alcool et d'acide chlorhydrique. Le rouge Congo ne le colore que faiblement, le chlorure de zinc ne le colore pas ou très peu. Il n'est donc pas cellulosique.

L'hématoxyline, la solution d'iode, la fuchsine, le bleu de méthylène, le vert méthyle; etc., ne donnent aucune coloration. Il n'est donc pas pectosique.

Il est, par contre, soluble à froid dans la soude caustique concentrée (sauf les sclérotés), colorable en bleu par le bleu d'aniline. Il est inactif. C'est donc un mucilage callosique, d'après la classification de Mangin (2). Ce mucilage, grâce aux réactions indiquées plus haut, est perceptible sur les filaments dès leur apparition. Lors de la germination, il atteint déjà au moins la largeur du lumen de la cellule.

Il doit être considéré comme la membrane elle-même du Champignon. Ces membranes s'accroissant considérablement en épaisseur, finissent par se confondre en un mucilage commun, et l'on croit voir des filaments mycéliens immergés dans une gelée générale; tandis qu'en réalité, cette gelée n'en constitue que la membrane cellulaire.

(1) Klebs, *Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten.*

(2) *Sur un essai de classification des Mucilages* (Bull. Soc. bot. fr., 3<sup>e</sup> série, 1894).

Dans cette masse mucilagineuse se produisent de très nombreux cristaux d'oxalate de chaux. Ces cristaux sont assez gros, leur taille moyenne est de  $0^{\text{mm}},15$  de long sur  $0^{\text{mm}},07$  de large ; les plus gros atteignent  $0^{\text{mm}},18$  sur  $0^{\text{mm}},09$ , les plus petits ont en moyenne  $0^{\text{mm}},025$  ou  $0^{\text{mm}},04$  à  $0^{\text{mm}},15$  à  $0^{\text{mm}},02$ . Leur forme ne varie pas beaucoup ; ce sont le plus souvent des prismes droits à base carrée, surmontés de deutéro-pyramides (fig. 2). On en trouve maclés en oursins,

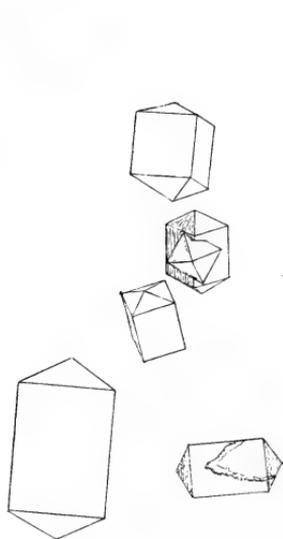


Fig. 2.

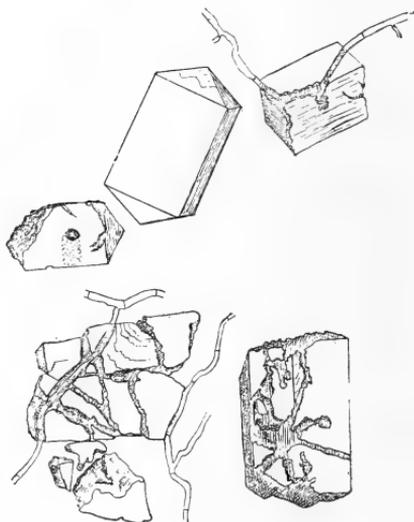


Fig. 3.

d'autres tabulaires. Ces cristaux possèdent la propriété curieuse d'être résorbés dans les parties du mycélium formant des sclérotés. Pour pouvoir étudier cette résorption insensible, je fais subir au mycélium un nettoyage préalable ; je le traite par l'alcool absolu, qui tue le mycélium aérien portant les conidies, ces filaments sont alors faciles à enlever soit avec un scalpel, soit avec un pinceau rude. Il ne reste alors qu'un gâteau blanc, gélatineux, semé de sclérotés noirs.

Si l'on examine le mycélium de la partie profonde ou plus externe de la culture, c'est-à-dire la plus éloignée des sclérotés, on rencontre des cristaux parfaitement réguliers, à

faces très nettes (fig. 2). En s'approchant des sclérotés ou de la partie supérieure du mycélium, plus serrée, on trouvera des cristaux corrodés (fig. 3 et fig. 4). Cette corrosion est due aux filaments mycéliens. En effet, partout où un de ces filaments touche un cristal, celui-ci se creuse en rigoles, les angles s'émeussent, puis le creusement augmentant, le cristal finit par se partager en fragments tout à fait irréguliers, chez lesquels on a de la peine à reconnaître une structure cristalline.

Tout près des sclérotés (fig 5), ces cristaux ont l'aspect de fragments informes à faces corrodées, quelques-uns sont complètement arrondis, ou en forme de boules creusées de cavités allongées (fig. 5).

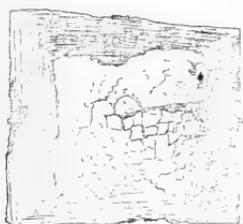


Fig. 4.

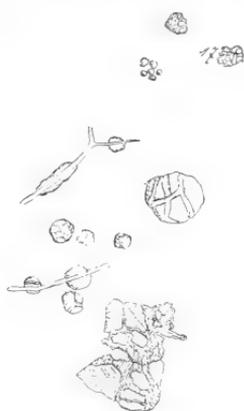


Fig. 5.

Enfin une coupe dans les sclérotés ne nous montre plus que des cristaux très fragmentés, petits, finissant par disparaître complètement (fig. 5). Je me suis assuré que toutes ces formations étaient bien de l'oxalate de chaux, en faisant chaque fois les réactions microchimiques.

Dans les cultures jeunes, de six jours, par exemple, le mycélium gélatineux est déjà développé. Dans la masse mucilagineuse apparaissent de petits cristaux (fig. 6). Ils sont très souvent accolés au lumen des filaments, immédiatement à l'extérieur de celui-ci, donc dans la membrane elle-même. Il arrive même de trouver des filaments recouverts sur une assez grande longueur, de chapelets de cristaux irréguliers et maclés (fig. 7). Ces cristaux sont alors

souvent mal cristallisés, mais cependant pas corrodés, leur dimension est alors d'environ  $0^{\text{mm}},03$  à  $0^{\text{mm}},04$  de diamètre. Ils augmentent bientôt de volume, mais en même temps, ils commencent à se corroder; on voit que partout où il y a attouchement du filament, des sillons se forment. Les cristaux attaqués augmentent cependant de volume, mais cristallisent mal, c'est ainsi que l'on en voit terminés par

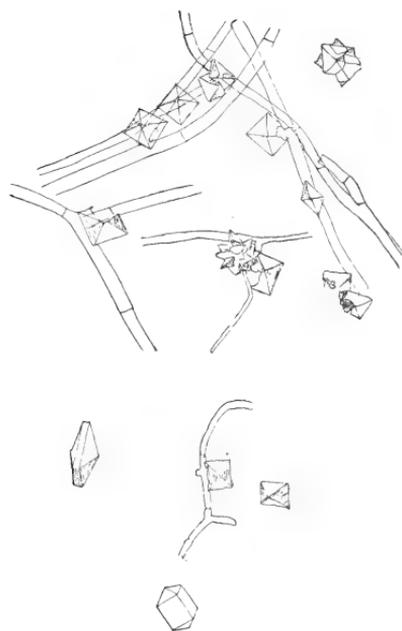


Fig. 6.

plusieurs pyramides (fig. 7) sur chaque fragment du prisme attaqué. Cet accroissement cesse bientôt, les sillons s'accroissent en produisant des fragmentations.

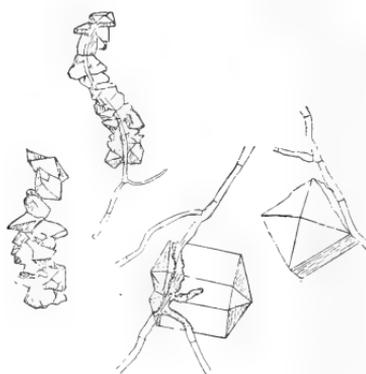


Fig. 7.

Après un mois de culture, le mucilage se liquéfie, le mycélium se détruit, cependant les cristaux qui y étaient englobés sont restés intacts. Les sclérotés, alors nombreux, sont complètement noirs; c'est tout ce qui reste de vivant de la culture; le mycélium mucilagineux se décompose. Cette décomposition semble produite par la plante elle-même, car si l'on tue ce mycélium et qu'on le garde dans l'eau, il se conserve assez longtemps intact.

J'ai cultivé le *Botrytis* dans des solutions de Van Tieghem renfermant du sucre dans des proportions variables, de 1 p. 100 à 10 p. 100.

La formation des cristaux et de la gélatine est en relation avec la quantité de sucre. Le Champignon est moins bien développé, son mycélium renferme moins de mucilage et des cristaux plus petits dans les solutions moins riches en sucre. Il se développe, par contre, bien dans la solution à 10 p. 100. Cependant il n'atteint pas la vigueur qu'il présentait dans les solutions renfermant du sucre de raisin (moût concentré 4 p. 100).

Sur une solution nutritive renfermant 5 p. 100 de polygalite (sucre de *Polygala*), il ne s'est pas très bien développé, le mucilage et les cristaux étaient peu abondants.

Les auteurs qui se sont occupés de la culture du *Botrytis*, ont toujours observé la présence de cristaux d'oxalate dans le mycélium. De Bary (1) les cite, et parle aussi du mucilage, qu'il considère comme un épaissement de la membrane. Dans un travail sur *Peziza sclerotiorum*, le même auteur reprend cette question. Ce Champignon forme dans ses hyphes un grand nombre de cristaux d'oxalate de chaux. Dans les sclérotés, l'acide oxalique se rencontre sous forme de combinaison avec le potassium.

Dans les solutions nutritives pourvues de sels calciques, l'auteur ne trouve ni oxalates, ni acide libre. Dans les solutions nutritives dépourvues de chaux, l'acide est combiné au potassium. Il prétend que dans les sclérotés, l'acide se trouve dans la même combinaison. Il se base sur le fait que les cendres des sclérotés ne renferment que très peu de calcium.

Wehmer (2) entreprend une étude assez approfondie, dans laquelle il démontre que le Champignon est capable d'absorber l'acide oxalique et ses sels (*sauf le sel de calcium*). La plante excrète aussi des sels de l'acide oxalique, rarement l'acide libre, et cette formation dépend de la composition chimique du milieu.

Il trouve que l'augmentation de la proportion de sucre dans un liquide nutritif, n'entraîne pas nécessairement une

(1) De Bary, *Morphologie und Biologie der Pilze*.

(2) Wehmer, *Bot. Zeit.* (1891).

augmentation correspondante de l'acide oxalique. Par contre, lorsque celui-ci se forme, la quantité produite est en rapport avec le substratum employé. Que lorsque cet acide et ses sels n'apparaissent pas, cela provient de ce qu'ils se détruisent à mesure qu'ils se forment et qu'il suffirait de les précipiter sous forme de sel calcique pour arrêter l'échange des produits élaborés.

Les sels de calcium permettent de déceler cet acide à l'extérieur des hyphes ; cet acide, ne se rencontrant pas dans les cultures dépourvues de chaux, doit être rapidement détruit.

L'acide libre se produit très rarement, et cela par moments très courts.

Il arrive à la conclusion que les cellules ont le pouvoir de produire de l'acide oxalique ou ses sels, mais qu'elles ne les forment que dans certaines conditions. Diverses circonstances peuvent provoquer l'apparition de l'acide oxalique, mais celui-ci n'est pas nécessaire à la formation des produits d'assimilation.

J'ai également fait une série de cultures du *Botrytis*, soit dans des liquides nutritifs dépourvus de chaux, soit dans ces mêmes liquides auquel j'ai ajouté de l'acide oxalique en quantités progressives de 1 p. 1000 à 10 p. 1000.

Sur les milieux dépourvus de chaux (avec 5 p. 100 de sucre) le Champignon s'est parfaitement développé, formant un mycélium gélatineux et de nombreuses conidies. Par contre, on n'y rencontrait pas trace de cristaux d'oxalate.

Le mycélium possède une réaction nettement acide, la solution l'est beaucoup moins. En remplaçant le sucre de la solution dépourvue de chaux, par du moût concentré, j'ai vu apparaître des cristaux d'oxalate (le moût renfermant toujours de la chaux). Il est facile de démontrer que cette acidité du mycélium est due à un composé oxalique. En faisant bouillir le champignon dans de l'eau distillée, puis en traitant le liquide filtré par une solution calcique, il se forme un précipité cristallin d'oxalate de chaux.

Dans les solutions renfermant de l'acide oxalique, le

Champignon s'est également développé, si cet acide était suffisamment dilué. Il était vigoureux dans les solutions à 1 p. 1000 et 2 p. 1000, mais sa croissance se faisait plus lentement à mesure que la proportion d'acide augmentait. Le développement cesse avec 5 p. 1000, le Champignon ne fait qu'y germer.

Dans les cultures où le Champignon est vigoureux (1 p. 1000 à 2 p. 1000) le mycélium est plus acide que la solution nutritive, la proportion d'acide ou de sels acides a sensiblement augmenté.

Wehmer trouve que ces composés oxaliques sont produits à l'extérieur des hyphes : cette assertion ne me paraît pas justifiée, puisque les cristaux d'oxalate de calcium se sont toujours montrés dans la gelée, qui n'est autre que la membrane du Champignon.

2° Dans les cultures dépourvues de chaux, la quantité d'acide s'est toujours trouvée plus forte dans le mycélium que dans la solution nutritive. Cela peut être aisément démontré au moyen du papier de tournesol bleu.

Je trouve en outre que la quantité de cristaux d'oxalate produits, ainsi que de mucilage, est proportionnelle à la richesse en sucre de la solution nutritive. Wehmer admet bien l'absorption des composés oxaliques par le Champignon, mais il fait une exception pour le sel de calcium ; j'ai démontré plus haut qu'il n'en était rien, et que ces cristaux pouvaient être résorbés, lors de la formation des sclérotés.

Quel rôle faut-il attribuer à cette formation d'acide et de sels oxaliques ? On sait que les auteurs diffèrent d'opinion sur ce point. Les uns les considèrent comme des produits d'excrétion (De Bary), les autres comme le résultat d'une combustion incomplète (Duclaux). Wehmer les regarde comme des produits intermédiaires, servant à l'élaboration des substances cellulaires. Cette dernière alternative me semble plus près de la vérité, puisque ces sels peuvent être résorbés par la plante. Cependant il me semble utile de faire remarquer que ces oxalates, et notamment l'oxalate de chaux, ap-

paraissent en général lors de la production de membranes mucilagineuses ; il y a là très probablement une relation entre ces deux formations. Ce qui me porte à le croire, ce sont les faits sur lesquels j'ai déjà insisté, à savoir :

1° Que la production de mucilage précède de peu la formation des cristaux d'oxalate, que ceux-ci se forment exclusivement dans cette masse mucilagineuse, qui appartient à la membrane du filament mycélien.

2° Qu'ils disparaissent dans les sclérotés à mesure que la membrane se concentre.

Du reste chez les plantes supérieures, ces cristaux (raphides) apparaissent surtout dans les cellules riches en mucilages ou à proximité de celles-ci.

#### AMBLYOSPORUM ALBO-LUTEUM.

La description de ce Champignon a déjà été faite par Fayod, Costantin, etc. ; elle correspond en tous points avec le Champignon qui nous occupe. Je l'ai trouvé sur une Agaricinée que m'avait apportée M. le professeur Martin, de Genève.

Ce Champignon possède un mycélium ramifié et cloisonné, parfois anastomosé. De ce mycélium partent des filaments plus larges également cloisonnés, vacuolisés, se terminant par des embranchements portant non pas des conidies, mais des chlamydo-spores. Chaque spore est, en effet, séparée par une portion de filament. Le tout forme un arbuscule des plus gracieux coloré en jaune clair lorsque les chlamydo-spores ne sont pas encore mûres, devenant plus foncé à la maturité. Les chlamydo-spores se détachent alors facilement, laissant le pied dégarni.

Cette Mucédinée cultivée sur des fragments de champignons stérilisés y produit d'abondants arbuscules, puis on voit apparaître bientôt des sclérotés de formes très diverses pouvant atteindre la grosseur d'un pois et pesant jusqu'à 0<sup>gr</sup>,22. Ces sclérotés cèdent à l'alcool une matière colorante jaune. Ils se forment par simple enchevêtrement de

filaments mycéliens finissant par former un tissu pseudo-parenchymateux.

Dans les cellules on peut remarquer de nombreuses vacuoles rappelant le filament du champignon. On trouve en outre localisées, dans certaines cellules répandues sans ordre à l'intérieur du sclérote, des granulations colorables par le violet de gentiane, la safranine, l'éosine. Ces granulations sont en nombre et de grandeur variables, ce sont des substances protéiques.

D'après M. Costantin, ce Champignon paraît être une forme conidiale d'une Pezize dont les asques ne sont pas connues. J'ai mis ces sclérotés, comme l'auteur l'indique, dans du sable humide, auparavant stérilisé, ils n'ont encore rien donné après 11 mois de culture.

Dimensions du Champignon : Longueur du filament conidiphore,  $1^{\text{mm}},25$ ; épaisseur,  $0^{\text{mm}},02$ . Il est cloisonné, se termine par des ramifications moins larges portant des chlamydo-spores ovales mesurant  $0^{\text{mm}},0125$  de long sur  $0^{\text{mm}},01$  de large. Elles sont séparées par des portions de hyphes variant entre  $0^{\text{mm}},01$  à  $0^{\text{mm}},008$  de long.

Sur les liquides nutritifs, ce Champignon ne prospère pas. J'ai essayé en vain le liquide de Raulin, puis celui de Van Tieghem.

Cependant il se développe très bien dans l'infusion de fumier de cheval, où il produit un mycélium aquatique formé d'un feutrage épais de 1 à 2 millimètres. Ce mycélium est immergé dans une gelée d'assez faible consistance, pouvant être cependant facilement mise en évidence par les réactions de Klebs (réactions du chromate de plomb ou du bleu de Turnbull). Il se colore faiblement par les réactifs de la pectose (bleu d'aniline, rouge congo, etc.).

*Liquide de Van Tieghem, agar-agar 2 p. 100.*

Le Champignon se développe bien, mais pas d'une façon normale, les filaments fructifères sont plus ramifiés, les arbuscules plus petits.

*Infusion de fumier de cheval, agar-agar 2 p. 100.*

Le Champignon s'y développe normalement au bout de huit jours.

La Mucédinée a été ensuite cultivée sur ce même substratum dans les différentes conditions lumineuses et en lumière alternative.

*Ensemencé le 21 janvier 1896.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Obscurité.	30. I. 96	Quelques filaments portent des conidies.
Lumière.	»	Mycélium sans conidies.
Jaune.	»	Bouquets plus ou moins grands de conidies.
Rouge.	»	Mycélium avec quelques conidies.
Violet.	»	Conidies nombreuses.
Bleu.	»	Conidies moins nombreuses que dans violet.
Esculine.	»	Conidies.

Le jour suivant toutes ces cultures possèdent de nombreuses conidies et sont au même point.

La lumière n'a donc pas d'influence sur l'apparition des organes reproducteurs de l'*Amblyosporium*.

Les mêmes expériences faites en lumière constante n'ont pas donné d'autre résultat.

*Ensemencé le 3 mars 1896.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière continue.	6. III. 96	Mycélium sans conidies.
	8	» Nombreuses conidies.
	10	» Conidies arrivées à maturité.
Obscurité.	9	» Conidies apparaissant.
	10	» Conidies toutes mûres.
Lumière alternative.	»	» Comme dans les cultures précédentes.
Rouge.	»	» — — —
Jaune.	»	» — — —
Bleu.	»	» — — —
Violet.	»	» — — —
Esculine.	»	» — — —
Cuve à eau.	»	» — — —

Il en a été de même pour des cultures sur liquide (infusion de fumier de cheval).

La lumière n'a donc aucune influence dans la formation des conidies de ce Champignon, pas même une action retardatrice.

## BOTRYTIS (indéterminé).

Ce Champignon, que je n'ai pas pu déterminer sûrement, se place cependant pour sa forme conidiale à côté des *Botrytis*. Je l'ai rencontré sur mes cultures comme impureté, sur substratum solide formé d'infusion de fumier de cheval avec agar-agar 2 p. 100.

Je l'ai isolé à l'état pur sur ce même substratum, mais ne suis pas parvenu à le cultiver sur d'autres milieux tant liquides que solides. Il se présente sous forme de flocons d'un blanc éclatant ne s'élevant guère à plus d'un millimètre au-dessus du substratum. Le mycélium produit des filaments à conidies de un demi à 1 millimètre de haut. Ces filaments cloisonnés régulièrement se ramifient en arbuscules dont les dernières ramifications, quaternaires, portent 3 à 5 conidies arrondies. Ces conidies sont blanches, transparentes, hyalines sous le microscope, elles sont parfaitement sphériques et mesurent 0<sup>mm</sup>,02 de diamètre ; elles ne sont pas portées sur des stérigmates.

Ce Champignon ne prospère sur aucun des liquides employés (Raulin, liq. Van Tieghem, solut. de Sachs). Il se développe sur les substratums solides avec agar-agar. J'ai préféré me servir de l'infusion de fumier avec agar-agar à 2 p. 100 sur lequel ce Champignon se développe mieux, tout en étant plus visible grâce à la blancheur de son mycélium.

En lumière alternative, ce Champignon se développe dans toutes les conditions lumineuses de la même façon. Deux jours après l'ensemencement il forme un mycélium qui s'étend peu à peu sur toute la surface de culture. Déjà au troisième jour apparaissent de nombreuses conidies à l'extrémité d'arbuscules ramifiés.

Ce développement est le même dans les différentes conditions lumineuses, obscurité, lumière blanche, bleue, jaune, rouge, cuve à esculine, comme l'ont montré plusieurs expériences consécutives.

En lumière continue, les résultats ont été très peu différents des précédents, comme l'indique le tableau suivant :

Ensemencé le 23 mars 1896. — Fumier-agar.

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière.	25. III. 96	Mycélium développé.
	26 »	Conidies nombreuses sur mycélium occupant toute la surface de culture.
Esculine.	25-26 »	} Toutes ces cultures se comportent comme les précédentes placées en lumière blanche diffuse.
Cuve à eau.	» »	
Bleu.	» »	
Violet.	» »	
Jaune.	» »	
Rouge.	» »	
Lumière alternative.	» »	
Obscurité.	25 »	Mycélium peu développé.
	26 »	Quelques conidies apparaissent.
	27 »	Cultures arrivées au même point que les précédentes.

Le mycélium se développe partout également de la même manière, sauf dans l'obscurité où la culture reste un peu en retard. *Les conidies mûrissent également en même temps dans toutes les cultures, sauf dans l'obscurité, où le retard est d'un jour.*

#### STERIGMATOCYSTIS NIGRA.

Ce Champignon s'est développé sur de la poudre de noix de galle. Il se caractérise par son mycélium d'un blanc éclatant, portant des conidiophores à conidies d'un brun foncé.

Je l'ai déterminé aisément comme *Sterigmatocystis nigra*, avec la table de Costantin (*Mucédinées simples*). Van Tieghem d'abord (1) et plus tard Bainier (2) ont également étudié ce Champignon. M. Wilhelm (*Beitrag sur Kenntniss der Pilzgattung Aspergillus*, Thèse de Strasbourg, 1879) ne distingue pas entre *Aspergillus* et *Sterigmatocystis*.

Les mesures faites sur dessin à la chambre claire coïncident avec celles de ces auteurs. Les conidiophores mesurent en moyenne 1 millimètre.

Diamètre des spores.....	0 <sup>mm</sup> ,0042
Longueur des stérigmates.....	0,0084 à 0,01
Basides.....	0,046 à 0,035

(1) Van Tieghem, *Recherches sur la fermentation gallique* (*Ann. des sc. nat.*, 5<sup>e</sup> série, *Bot.*, VIII, 1867, et *Bull. Soc. bot.*, 1877, p. 103).

(2) Bainier, *loc. cit.*, 1880.

Chaque baside porte 3 à 5 stérigmates.

Des essais de culture ont été faits soit sur milieux liquides, soit sur substratums solides. Ces derniers conviennent beaucoup moins à ce Champignon.

*Solution de fumier, agar-agar 2 p. 100.* — Après cinq jours apparaît un mycélium faible, sans organes reproducteurs. Les conidies apparaissent en petit nombre sept jours après.

*Solution Van Tieghem, agar-agar 2 p. 100.* — Le mycélium apparaît aussi au cinquième jour, les conidies se forment encore plus difficilement que dans la culture précédente.

*Liquide Raulin, agar-agar 2 p. 100.* — Mycélium bien développé au cinquième jour avec conidies (le substratum étant semi-liquide).

*Solution Cohn, agar-agar 2 p. 100.* — Comme dans la culture précédente.

Ce Champignon se développe mieux sur des milieux liquides que sur des substratums solides. Les mélanges avec agar et les solutions Raulin et Cohn étant restés semi-liquides, le Champignon s'y est développé également bien.

*Liquide Raulin.* — Le Champignon au bout de huit à dix jours produit un mycélium qui forme des conidiophores environ quinze à vingt jours après la mise en culture.

*Infusion de fumier de cheval.* — Le Champignon se développe comme dans le liquide précédent.

Le Champignon a été mis en culture dans les mêmes conditions que les Champignons précédents, premièrement en lumière discontinue sur le liquide Raulin.

*Ensemencé le 21 décembre 1896.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière blanche.	3. 1. 96	Mycélium encore peu développé.
	9	» Conidiophores jeunes sans conidies.
	10	» Formations de quelques conidies.
	16	» Conidies moins nombreuses que dans le bleu et le violet.
Obscurité.	10	» Conidies en plus grand nombre et plus avancées que la culture en lumière blanche.
	16	» Conidies nombreuses, mycélium abondant.
Rouge.	10	» Conidiophores peu nombreux avec conidies adultes.

Rouge.	16. I. 96	Conidies nombreuses.
Jaune.	10 »	Nombreux conidiophores mûrs.
	16 »	Conidies en aussi grande quantité que dans la culture dans le rouge.
Bleu.	10 »	Rares conidies.
	16 »	Conidiophores encore rares.
	20 »	Conidies nombreuses.
Violet.	10 »	Conidies en voie de formation.
	16 »	Conidies rares.
	20 »	Conidies nombreuses.

La lumière n'a pas d'influence sensible sur le développement des conidies. Les cultures sont au même point dans l'obscurité et en lumière. Il y a cependant un léger retard dans le bleu, qu'il faut attribuer à un retard dans l'affleurement du mycélium.

En expérimentant en lumière continue, comme il a été indiqué pour *Botrytis*, les résultats sont autres. Plusieurs expériences ont donné les mêmes résultats, que l'on peut résumer dans un des tableaux suivants :

*Ensemencé sur liquide Raulin le 17 avril 1896.*

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière.	20. IV. 96	Mycélium plus développé que dans l'obscurité et le bleu.
	23 »	Mycélium développé, peu de conidies.
Esculine.	20 »	Mycélium abondant.
	23 »	Mycélium très développé, mais conidies rares.
Cuve à eau.	20 »	Mycélium peu développé.
	23 »	Mycélium assez développé, sans conidies.
Violet.	20 »	Mycélium abondant.
	23 »	Mycélium intermédiaire, conidies comme dans le rouge.
Bleu.	20 »	Mycélium abondant.
	23 »	Peu de conidies.
Rouge.	20 »	Mycélium abondant.
	23 »	Nombreuses conidies.
Jaune.	20 »	Mycélium très abondant.
	23 »	Le Champignon a formé le maximum de conidies.
Obscurité.	20 »	Mycélium faible.
	23 »	Mycélium peu développé (minimum), sans conidies.

Le mycélium ne se développe pas de la même façon dans les différents milieux lumineux. Il est développé au maxi-

mum dans le rouge, jaune, violet (1). Il est très avancé dans le bleu, la cuve à esculine, moins dans la lumière.

Quant aux conidies, elles sont nombreuses dans le jaune et rouge, le verre violet, peu nombreuses dans le bleu et la lumière blanche et nulles derrière l'esculine et la cuve à eau.

Dans l'obscurité, la culture est très peu développée et ne possède pas de conidies.

En somme, les résultats sont exactement les mêmes que pour *Botrytis cinerea*.

On voit encore une fois que l'obscurité complète ne favorise pas cette formation de conidies ni même celle du mycélium, le maximum a lieu dans le rouge.

A la lumière blanche, il se forme des conidies. Il ne s'en forme pas derrière les cuves à eau et à esculine. Du reste ce n'est là, encore comme chez *Botrytis*, qu'un retard dans la formation des conidies, car quelques jours après (3<sup>e</sup> jour dans le bleu, esculine, 6<sup>e</sup> jour pour obscurité) le Champignon arrive partout à son développement complet.

#### STERIGMATOCYSTIS LUTEA.

Ce Champignon s'est développé sur des échantillons d'Agaricinées de la collection du laboratoire. Mes déterminations et comparaisons avec les descriptions de plusieurs auteurs m'ont amené à le considérer comme *St. lutea*. Van Tieghem (2) et Bainier (3) l'ont tous deux décrit. Son mycélium est formé de filaments enchevêtrés, blancs ou légèrement jaunâtres, portant des conidiophores mesurant en moyenne 0<sup>mm</sup>,9 de long, terminés en une partie renflée et ovale.

Cette tête ovale mesure 0<sup>mm</sup>,045 à 0<sup>mm</sup>,035 de long, sur 0<sup>mm</sup>,003 à 0<sup>mm</sup>,025 de large. Elle est couverte sur toute sa surface de basides possédant une longueur moyenne de 0<sup>mm</sup>,015, surmontées elles-mêmes de stérigmates au nombre

(1) Voir page 10.

(2) Van Tieghem, *Bull. Soc. bot.*, 1877.

(3) Bainier, *Bull. Soc. bot.*, 1880.

de 3 à 5, mesurant  $0^{\text{mm}},0125$ . Les spores lisses ont  $0^{\text{mm}},0025$  de diamètre et forment des chapelets assez allongés.

Les essais de cultures préliminaires ont été exécutés soit sur milieux liquides, soit sur substratums solides. Le développement est identique à celui du *Sterigm. nigra*, c'est-à-dire qu'il se développe très bien sur les liquides (Raulin, Van Tieghem, Sachs, fumier de cheval).

Sur les milieux solides, il se développe également mal et plus lentement, le mycélium y est très faible. Je me suis servi des mêmes milieux que pour le *Sterigmatocystis* précédent, c'est-à-dire :

La solution de fumier de cheval avec agar-agar 2 p. 100.

La solution de Van Tieghem avec agar-agar 2 p. 100.

Cependant le liquide qui lui convient le mieux est la solution Raulin. C'est sur ce milieu que le Champignon a été cultivé pour les expériences physiologiques :

1° En lumière discontinue.

Mis en culture le 21 janvier 1896.

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière.	2. II. 96	Commencement de germination.
	5 »	Conidiophores sans conidies.
	12 »	Conidies moins développées que dans le bleu.
Obscurité.	2 »	Mycélium apparaît.
	5 »	Apparition de conidies.
	12 »	Mycélium abondant, conidies en moins grand nombre que dans les cultures précédentes.
Rouge.	2 »	Germination.
	5 »	Conidiophores peu nombreux.
	12 »	Conidies nombreuses.
Jaune.	2 »	Germination.
	5 »	Nombreux conidiophores avec conidies mûres.
	12 »	Culture comme dans le rouge.
Bleu.	2 »	Germination.
	5 »	Quelques rares conidies.
	12 »	Conidies assez nombreuses.
Violet.	2 »	Germination.
	5-12 »	Comme dans le bleu.
Cuve à eau.		} Cultures développées comme en lumière.
Cuve à esculine.	2-12 »	

La lumière alternative ne semble pas influencer sur le développement de cette Mucédinée. Il y a de très légers retards

dont il vaut mieux ne pas tenir compte. En tous cas, l'équilibre est rapidement rétabli. Ces résultats sont donc comparables à ceux obtenus avec *St. nigra*.

2° Il en est de même pour les cultures faites en lumière continue. Le milieu employé est le même que précédemment. L'ensemencement effectué le 17 avril 1896 a donné les résultats suivants :

ÉCLAIRAGE	DATES	OBSERVATIONS
Lumière.	20. IV. 96	Mycélium faible.
	23 »	Mycélium abondant avec conidies.
Esculine.	20 »	Mycélium faible.
	23 »	Formations de conidies.
Cuve à eau.	20 »	Mycélium faible.
	23 »	Mycélium sans conidies.
Violet.	20 »	Apparition du mycélium.
	23 »	Conidies formées en grand nombre.
Bleu.	20 »	Comme précédemment.
	23 »	Mycélium abondant, peu de conidies.
Rouge.	20 »	Mycélium faible.
	23 »	Mycélium abondant, nombreuses conidies.
Jaune.	20 »	Mycélium faible.
	23 »	Mycélium abondant, maximum de conidies.
Obscurité.	20 »	Mycélium faible.
	23 »	Mycélium faible, culture peu avancée, avec un très petit nombre de conidies.

Deux jours plus tard, l'équilibre s'est rétabli, toutes les cultures étant au même point ; celle dans l'obscurité est pourtant encore un peu en retard.

Il ressort de ces expériences que tous les rayons lumineux ne sont pas également favorables au développement du Champignon. *Les cultures sont surtout retardées dans l'obscurité, le mycélium lui-même subit ce retard.*

La même remarque peut se faire pour les cultures placées derrière la cuve à eau (mais pas derrière la solution d'esculine). La lumière continue ne semble pas défavorable, cependant dans le bleu le Champignon se développe moins rapidement. Le maximum s'est de nouveau rencontré dans le rouge et surtout derrière le verre jaune.

Ces résultats sont, à très peu de différence près, identiques à ceux obtenus pour *Botrytis* et *Sterigmatocystis nigra*.

## CONCLUSIONS

En résumé, les résultats des expériences faites sur ces divers Champignons pris, les uns parmi les Mucorinées, les autres parmi les formes conidiales d'Ascomycètes, tout à fait au hasard, sont très variables, non seulement dans ces deux groupes, mais encore pour chacune des espèces, prises en particulier.

Par rapport à ces résultats, je diviserai ces Mucédinées suivant ces deux groupes :

I. *Influence de la lumière sur les Champignons à sporanges.*

A. *Sur les substratums solides.*

Toutes les Mucorinées mises en expériences ont développé partout des sporanges. Une différence se fait seulement sentir dans la longueur des filaments sporangifères, qui peuvent être plus du double plus longs dans l'obscurité, la lumière rouge et jaune. Cette différence s'est fait sentir chez toutes ces Mucorinées.

J'ai également pu remarquer que, dans toutes ces cultures, le pointensemencé présente des sporanges de diverses grandeurs, avec columelles devenant toujours plus petites et le nombre de spores allant en diminuant. Les sporanges sont très souvent portés sur des pieds ramifiés. J'ai pu vérifier cela non seulement chez *Mucor Mucedo*, mais encore chez *Mucor flavidus*, *M. racemosus*, *Thamnidium* et même *Rhizopus nigricans*. Ce fait semble assez curieux pour ce dernier Champignon, qui possède pourtant la faculté de s'éloigner du centre d'ensemencement, grâce à ses stolons.

B. *Sur les milieux liquides.*

L'influence de la lumière varie selon l'espèce.

*Rhizopus nigricans* subit un retard de deux jours dans la maturation des sporanges, dans l'obscurité, en lumière rouge et jaune, comparativement à ce qui se passe dans la lumière totale et dans les radiations plus réfrangibles.

Les résultats n'ont pas varié avec la nature du liquide.

*Mucor racemosus* forme partout des sporanges, mais ceux-

ci ne forment pas de spores dans l'obscurité, quelques-unes dans le rouge et très rarement dans le jaune.

*Mucor flavidus* s'est comporté différemment selon les milieux liquides.

Dans le liquide Raulin, il a formé des sporanges dans la lumière blanche, mais point dans le jaune, le rouge et l'obscurité.

Dans un liquide Raulin plus étendu, il n'a formé nulle part des sporanges, seulement un mycélium abondant.

Dans le liquide Van Tieghem, qui lui convient le mieux, il s'est comporté tout différemment, les sporanges se sont formés en plus grand nombre dans l'obscurité, le rouge et le jaune.

*Thamnidium elegans* et *Mucor Mucedo* forment également leurs sporanges partout, mais en plus grand nombre dans l'obscurité, le rouge et le jaune, ceci dans différents liquides.

En somme, la cause déterminant l'apparition des sporanges réside plutôt dans un phénomène de nutrition. L'action des rayons lumineux est secondaire, cependant manifeste pour les espèces cultivées dans les milieux liquides.

L'esculine, qui arrête les rayons ultra-violet, ne semble pas avoir d'influence, les cultures se comportant comme en pleine lumière.

## II. Influence de la lumière sur les Champignons à conidies.

Il y a de nouveau deux manières d'être :

### A. En lumière alternative.

En cultivant tous ces Champignons derrière les différents verres colorés ou derrière les solutions, sans les éclairer pendant la nuit, nous les voyons former partout des conidies au bout du même nombre de jours. Les actions du jour et de la nuit se contrecarrent.

### B. En lumière continue.

L'influence varie suivant les espèces :

*Botytris cinerea*, *Sterigmatocystis nigra* et *S. lutea* produisent leurs conidies plutôt dans le rouge et le jaune. L'obscurité semble aussi défavorable qu'une trop vive lumière pour le développement général du Champignon. Derrière les cuves à

eau et à esculine, le Champignon développe ses conidies plus tardivement même qu'en lumière.

Pour d'autres, tels que *Amblyosporium*, le *Botrytis* indéterminé, ces différences de conditions lumineuses n'influent en rien sur leur développement.

Si les auteurs, que j'ai cités au commencement de ce travail, diffèrent d'opinion au sujet de cette influence de la lumière, cela provient principalement de deux causes :

1° Parce qu'ils n'ont pas travaillé tous avec les mêmes espèces ;

2° Parce qu'ils n'ont pas attaché assez d'importance à la nature du milieu de culture.

Brefeld, dans ses études sur les Coprins et les Piloboles, s'est certainement servi de substratums solides (fumier stérilisé). Il a obtenu pour certaines espèces des résultats incontestables. Malheureusement, aucune des espèces, mises par moi en expérience, ne s'est comportée comme le *Pilobolus microsporus*, par exemple, qui ne produit pas de sporange sur substratum solide dans l'obscurité.

En comparant les résultats obtenus pour les différentes espèces de Mucorinées, on verra qu'ils dépendent de la sensibilité propre à chacune. Quelques-unes seront indifférentes ; ce sont les *Thamnidium* et *Mucor Mucedo*, qui formeront leurs sporanges dans l'obscurité et dans les milieux liquides. D'autres, déjà plus sensibles (*M. flavidus*), ne produiront des sporanges dans les liquides que s'ils ont suffisamment de lumière, tandis que sur les substratums solides, ils seront aussi indifférents que les précédents. La lumière n'est nécessaire que si le milieu est défavorable. Les Champignons les plus sensibles seraient ceux qui, cultivés en milieux solides, ne parviendraient pas à former des sporanges en l'absence de lumière. Dans cette catégorie entrent le *Pilobolus microsporus* et les *Coprinus* de Brefeld qui se sont comportés ainsi.

Si cette manière de voir est juste, les Champignons de cette dernière catégorie ne doivent se cultiver que très diffici-

lement dans des solutions nutritives, ou ne pas s'y développer du tout. Cela semble bien être le cas pour les Piloboles.

D'autre part, il me semble de toute importance de tenir compte de la nature physiologique ou biologique du mycélium, en un mot du mode de vie du Champignon. Il va sans dire qu'un Champignon, qui développe peu de mycélium et, dans les conditions ordinaires de sa vie, préfère aux liquides les substratums solides, se trouve dans des conditions défavorables dans des milieux aquatiques.

Dans ce cas, il est obligé d'emprunter, pour son développement complet, une certaine énergie qu'il puise sous forme de lumière.

Par contre, certains Champignons (*Mucor Mucedo*, *Thamnidium*) développent dans les milieux liquides un mycélium abondant; ils puisent dans ce mycélium toute l'énergie nécessaire à leur complet développement et n'ont par conséquent pas recours à la lumière.

Cette dernière condition est réalisée au plus haut degré chez les Champignons à conidies (*Botrytris*, *Sterigmatocystis*), qui préfèrent les milieux liquides, et si l'on admet avec M. Elfving, que : 1° les synthèses que doit opérer le Champignon se font plus facilement en l'absence de la lumière; 2° que le développement du mycélium marche de pair avec la formation des organes reproducteurs, on en arrive facilement à comprendre pourquoi ces Champignons se développent mieux dans les rayons moins réfrangibles du spectre. Il serait cependant faux d'admettre que l'obscurité complète est favorable à cette catégorie de Champignons, puisque au contraire, j'ai toujours trouvé que ceux qui offraient une différence de développement, présentaient un accroissement plus lent et minimum dans l'obscurité, et maximum dans le rouge et le jaune.

Quoi qu'il en soit, puisque le développement du mycélium a une influence sur celui des organes reproducteurs, il me semblerait naturel de ramener tous ces phénomènes de sensibilité vis-à-vis de la lumière à un simple phénomène de nutrition.

## BIBLIOGRAPHIE

- J. BACHMANN, *Einfluss der äusseren Bedingungen auf die Sporenbildung von Thamnidium elegans Link* (Thèse, Lucerne, 1895).
- BAILLON, *Dictionnaire de botanique*, p. 755.
- BAINIER, *Observations sur les Mucorinées* (Ann. sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XV, 1883).  
— *Nouvelles observations sur les zygosporées des Mucorinées* (Ann. sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XIX, 1884).
- DE BARY, *Morphologie und Biologie der Pilze* (Ann. des sc. nat., série IV, Bot., t. 20, 1863).
- O. BREFELD, *Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze* (Heft I, II, III, IV, Bot. Zeit., 1876-1877).
- O. BREFELD, *Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie*, Heft VIII, 1888.
- C. DE CANDOLLE, *De l'influence des rayons ultra-violetts sur la formation des fleurs* (Arch. des sc. phys. et nat., troisième période, t. XXVIII, 1892).
- COSTANTIN, *Les Mucédinées simples*.  
(Bull. de la Soc. bot., 1887, p. 31).
- DUBIEF, *Manuel de Microbiologie*.
- FRED. ELFVING, *Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze*, 1890.
- KLEBS, *Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten*.  
— *Ueber Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse* (Biologisch. Centralbl., Bd. XIII, 1893).
- KLEIN, *Zur Kenntniss des Pilobolus* (Pringh. Jahrb. für Wissensch. Bot. Bd. 8, 1872).
- L. KLEIN, *Ueber die Ursachen der ausschliesslich natürlichen Sporenbildung von Botrytis cinerea* (Bot. Zeit., 1885).
- MANGIN, *Nouvelles recherches sur la membrane* (Bull. Soc. bot. fr., t. XL, 1893).  
— *Classification des mucilages* (Bull. Soc. bot. fr., 3<sup>e</sup> série, 1894).
- SACCARDO, *Sylloge Fungorum*.
- SCHIMPER, Bot. Zeit., 1891.
- SCHRETER, *Bemerkungen über Keller und Grubenspilze* (Jahresberichte d. schlesischen Gesellch. für Vaterl. Cultur, 1883 et 1884).
- SOROKINE, Bot. Jahresberichte, 1874.
- VAN TIEGHEM, *Recherches pour servir à l'histoire physiologique des Mucédinées* (Ann. sc. nat., 5<sup>e</sup> série, 1867, t. VIII).
- VAN TIEGHEM et LE MONNIER, *Recherches sur les Mucorinées* (Ann. sc. nat., 5<sup>e</sup> série, XVII, 1873).
- VAN TIEGHEM, *Nouvelles recherches sur les Mucorinées* (Ann. sc. nat., 6<sup>e</sup> série, I, 1875).
- VAN TIEGHEM, *Troisième mémoire sur les Mucorinées* (Ann. sc. nat., 6<sup>e</sup> série, IV, 1876).
- VAN TIEGHEM, *Action de la lumière sur la végétation du Penicillium glaucum dans l'huile* (Bull. de la Soc. bot. fr., 1881).
- WEHMER, *Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze* (Bot. Zeit., 1891).
- WILHELM, *Beiträge zur Kenntniss der Pilzgattung Aspergillus* (Thèse de Strasbourg, 1877).

ANNALES  
DES  
SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

---

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION  
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

**M. PH. VAN TIEGHEM**

---

TOME III. — N° 2

PARIS

MASSON ET C<sup>o</sup>, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1896

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en mai 1897.

Les *Annales des sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

---

**BOTANIQUE**

Publiée sous la direction de M. PR. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

---

**ZOOLOGIE**

Publiée sous la direction de M. A. MILNE-EDWARDS.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

---

*Prix de l'abonnement à 2 volumes :*

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

---

**ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES**

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

L'abonnement est fait pour un volume d'environ 300 pages, publié en plusieurs fascicules dans le courant d'une année.

*Prix du volume :*

Paris : 15 fr. — Départements : 16 fr. — Union postale : 17 fr.  
Le tome XXII est publié.

**Prix des collections.**

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.	(Rare).
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol. 250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol. 250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol. 250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol. 250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol. 250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol. 300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes.	330 fr.

# RECHERCHES ANATOMIQUES ET TAXINOMIQUES

SUR LES

## ONOTHÉRACÉES ET LES HALORAGACÉES

Par PAUL PARMENTIER.

---

### PRÉFACE

En entreprenant cette étude sur la *tige* et la *feuille* des ONOTHÉRACÉES et des HALORAGACÉES, je me suis proposé : 1° de rechercher si les caractères anatomiques pourraient servir à diagnostiquer les genres et les familles ; 2° d'essayer de circonscrire respectivement ces familles et ces genres, tout en révélant leurs affinités réciproques. Mes recherches ont été couronnées de succès.

On verra, en effet, avec quelle netteté l'anatomie définit ces diverses entités et comment il m'a été permis de considérer les *Ludwigia* comme devant rattacher les ONOTHÉRACÉES aux HALORAGACÉES, dont ils constituent le groupe nodal.

N'ayant pu obtenir des matériaux en quantité suffisante pour l'étude des types spécifiques, j'ai dû renvoyer cette question à une époque ultérieure.

J'adresse mes plus sincères remerciements à M. J. Poisson, assistant au Muséum de Paris, à M. le D<sup>r</sup> John Briquet, Directeur du Jardin botanique de Genève et Conservateur de l'herbier Delessert, à mon cher et ancien Maître, M. le D<sup>r</sup> Ant. Magnin, Professeur à la Faculté des sciences de

Besançon, ainsi qu'à M. H. Lèveillé, Secrétaire perpétuel de l'Académie internationale de Géographie botanique, pour les nombreux échantillons et les renseignements bibliographiques qu'ils ont bien voulu m'adresser.

Enfin, comme ce mémoire renferme des idées et des faits nouveaux, je suis heureux d'en faire hommage à M. le professeur Guignard, membre de l'Institut et de l'Académie de médecine, en témoignage d'une profonde reconnaissance et d'une respectueuse affection.

Baume-les-Dames, 20 février 1897.

## P. PARMENTIER.

### I. — HISTORIQUE.

Dès 1759, B. DE JUSSIEU avait assez bien fait connaître les *Onothéracées* et les *Haloragacées*, dont il avait fait la famille des *Onagrae*. ADANSON y annexa les *Epilobium*, *Circaea*, *Ludwigia*, *Trapa*, les *Melastoma*, les *Alangium*, quelques *Myrtacées* et même des *Rubiacées*, auxquels il avait reconnu des affinités avec les *Onagrae*. A. L. DE JUSSIEU crut devoir y ajouter des *Ternstræmiacées*, des *Saxifragacées*, des *Combrétacées*, des *Santalacées* et, en outre, des genres alliés tels que les *Mélastomacées* et les *Loasées*. Ainsi comprise, la famille devenait très hétérogène. Il faut remarquer aussi que A. L. DE JUSSIEU n'en séparait cependant pas les *Haloragis*. R. BROWN, en 1814, adopta la même opinion en ce qui concerne ce dernier genre, et établit que les Haloragées doivent figurer à côté des *Onagrariées*. Puis DE CANDOLLE, tout en partageant les mêmes vues, divisa les *Onagrariées* en six tribus, une de celles-ci est représentée par les *Trapa*. Les Haloragées, qui représentaient un ordre distinct, comprenaient trois tribus. Le tout formait vingt-quatre genres, desquels BAILLON retrancha les *Callitrichées*, deux genres douteux, le *Pleurostemum* et l'*Onosuris*, plus cinq types faisant

double emploi : ce qui ramenait la famille à seize genres alors connus.

Frappé du peu d'homogénéité des genres conservés par DE CANDOLLE, SPACH y établit une série de coupes ou genres que BAILLON ramena au rang de sous-genres ou de sections, à l'exemple de BENTHAM et HOOKER et de plusieurs autres botanistes.

En dernière étude (1), BAILLON admet vingt-quatre genres répartis en sept séries (*Oénothères*, *Gaura*, *Circées*, *Macres*, *Zénales*, *Gunnera* et *Pesses*), dans lesquelles les genres sont distribués de la façon suivante :

SÉRIES	GENRES
1. OÉNOTHÈRES.....	{ <i>Onothera</i> , (?) <i>Gayophytum</i> , <i>Ludwigia</i> , <i>Clarkia</i> , <i>Zauscheneria</i> , <i>Epilobium</i> , <i>Hauya</i> , <i>Fuchsia</i> .
2. GAURA.....	<i>Gaura</i> , (?) <i>Heterogaura</i> , <i>Congylocarpus</i> .
3. CIRCÉES.....	<i>Circaea</i> , <i>Diplandra</i> , <i>Lopezia</i> .
4. MACRES.....	<i>Trapa</i> .
5. ZÉNALES.....	{ <i>Haloragis</i> , <i>Meionectes</i> , (?) <i>Loudonia</i> , <i>Myriophyl-</i> <i>lum</i> , <i>Serpicula</i> , <i>Proserpinaca</i> .
6. GUNNERA.....	<i>Gunnera</i> .
7. PESSÉS.....	<i>Hippuris</i> .

Mes recherches anatomiques et morphologiques m'autorisent à subdiviser la grande famille des *Onagrariacées*, ainsi établie par BAILLON, en deux familles, *Onothéracées* et *Haloragacées*, qui comprennent elles-mêmes chacune deux sous-familles; et enfin à admettre dans chacune de celles-ci les genres suivants, parmi lesquels plusieurs sont subdivisés en sections :

(1) Baillon, *Hist. des Plantes*, t. VI, p. 458 et suiv.

FAMILLES	SOUS-FAMILLES	GENRES	SECTIONS
A. ONOTHÉRA- CÉES . . . . .	I. <i>Onothérées</i> . .	1° Onothera.	1. Euœnothera. — 2. Taraxia. — 3. Megapterium. — 4. Merioliix. — 5. Hartmannia. — 6. Cratericarpium. — 7. Boisdouvalia. — 8. Godetia. — 9. Sphærostigma. — 10. Blennoderma. — 11. Chylisma. — 12. Eulobus. — 13. Gayophytum. — 14. Clarkia (incl. Eucharidium).
		2° Zauscheneria.	
		3° Epilobium.	
		4° Hauya.	
		5° Fuchsia.	{ Encliandra, Eufuschia, Skinnera.
		6° Gaura . . .	{ Gauridium. Stenosiphon.
		7° Schizocarya.	
		8° Heterogaura (?)	
		9° Congylocarpus.	
		10° Circaea.	
		11° Diplandra (?)	
		12° Lopezia.	
		13° Riesenbachia (?)	
	II. <i>Ludwigées</i> . .	14° Ludwigia.	{ Jussiaëa, Prieurea.
B. HALORAGA- CÉES . . . . .	I. <i>Haloragées</i> . .	1° Trapa.	
		2° Haloragis.	
		3° Meionectes (?) (1).	
		4° Loudonia.	
		5° Myriophyllum.	
		6° Serpicula.	
		7° Proserpinaca.	
	II. <i>Gunnérées</i> . .	8° Hippuris.	
		9° Gunnera.	

## II. — DE LA CONSTANCE DES CARACTÈRES ANATOMIQUES ET DE LEUR IMPORTANCE TAXINOMIQUE DANS LES DEUX FAMILLES.

1° *Cristaux*. — On verra plus loin que les deux familles étudiées sont parfaitement caractérisées par les formes de cristallisation de l'oxalate de chaux. Les raphides appar-

(1) Le signe (?) indique que je n'ai pu étudier le genre qui en est affecté, par suite d'un manque absolu d'échantillons.

tiennent exclusivement aux *Onothéracées* et les oursins aux *Haloragacées*. Le genre *Ludwigia*, qui doit comprendre les *Jussiaea*, dont on a fait à tort un genre, et qui est comme le trait d'union entre ces deux familles, possède des raphides et des oursins. J'ai été frappé de la constance respective de ces formes cristallines, et longtemps je me suis demandé pourquoi, dans deux familles si rapprochées par la parenté, on ne rencontrait jamais d'oursins chez les Onothéracées, ni de raphides chez les Haloragacées. La seule explication plausible à cette remarquable particularité doit être tirée du milieu dans lequel croissent les plantes de chaque famille. L'influence de l'eau a provoqué la cristallisation en oursins de l'oxalate de chaux chez les Haloragacées; tandis que ce sel a cristallisé en raphides chez les Onothéracées. Le genre *Ludwigia*, dont les représentants sont presque toujours aquatiques, et dont le caractère ancestral est en outre attesté par la coexistence, sur la feuille, des poils 1-cell. de la première famille et des poils 1-sériés de la seconde, possède, je viens de le dire, à la fois des oursins et des raphides. L'origine commune et immédiate des espèces de ce genre ne leur a pas permis de se scinder comme l'ont fait les deux familles, en exprimant pour l'un ou l'autre système cristallin une affection prépondérante : voilà pourquoi les deux formes y sont mélangées à l'instar des poils.

On sait aussi que l'oxalate de chaux cristallise, soit dans le système du prisme droit à base carrée en fixant *six équivalents d'eau*, soit dans le système du prisme oblique à base rhombe en ne retenant que *deux équivalents d'eau*. Or le dérivé le plus important du premier système est l'octaèdre; c'est, en effet, sous cette forme et à l'état maclé que l'on rencontre le plus souvent l'oxalate. L'*oursin* n'est autre chose qu'un assemblage de nombreux octaèdres maclés.

D'autre part, on sait que les aiguilles des raphides appartiennent au système triclinobédrique, qui est une forme dérivée du prisme oblique à base rhombe.

Les oursins des Haloragacées, plantes aquatiques, possè-

dent donc six équivalents d'eau, et les raphides des Onothéracées, plantes presque toutes aériennes, n'en possèdent que deux. Je crois que dans ce phénomène, complexe il est vrai puisqu'on n'est pas encore parvenu à expliquer d'une manière satisfaisante pourquoi l'oxalate de calcium cristallise dans les végétaux suivant tel système plutôt que tel autre, je crois, dis-je, qu'à côté de l'action inhérente à l'individu, il faut placer, dans le cas actuel, celle du milieu. Mon explication me semble très plausible et je tenais à la faire connaître, malgré les exemples, très rares d'ailleurs, de plantes aquatiques où se rencontrent des raphides (*Lemna trisulca*, d'après SAUVAGEAU).

On rencontre, outre les raphides, dans le liber de la tige de quelques *Jussiaea*, ainsi que dans les mêmes tissus, la moelle et la feuille de l'*Hauya elegans*, de nombreux cristaux prismatiques. Chez ce dernier, ces cristaux sont très nombreux et ceux de la feuille sont parfois si longs (fig. 21) qu'ils s'étendent perpendiculairement d'un épiderme à l'autre. L'acide chlorhydrique les dissout tous sans exception.

2° *Poils*. — Toutes les formes de poils des deux familles se ramènent, par leur structure, à deux types; le premier comprend les poils 1-cell.; le second, les poils 1-sériés (Pl. I, fig. 1 à 16). Les poils 1-cell., qui appartiennent à la famille des *Onothéracées*, sont de trois sortes, savoir : 1° de rares poils courts et claviformes, à parois minces et lisses; 2° des poils ordinairement arqués et à parois finement verruqueuses; ce sont les plus communs; 3° des poils droits, ordinairement très longs, rarement très courts (fig. 7, *a* et *b*), à parois lisses, plus rarement verruqueuses. Les petits poils claviformes peuvent quelquefois s'allonger autant que ceux de la seconde forme, tout en s'amincissant sur toute leur longueur et en ne conservant que la tête caractéristique.

Le second type, appartenant aux *Haloragacées* et à la sous-famille des *Ludwigiées*, comprend des poils 1-sériés, paucicellulaires, rarement multicellulaires (*Trapa natans*),

à parois lisses ou parfois verruqueuses et ordinairement robustes. Des poils 1-cellul. peuvent coexister avec ces derniers sur la même plante. Dans tous les cas leur contenu est incolore.

Certains *Fuchsia* (*F. corymbifera*) possèdent exceptionnellement sur la feuille des poils 1-sériés, 2-cell., à cloison transversale très délicate. Cette particularité ne diminue en rien la valeur taxinomique de l'appareil tégumentaire ; elle facilite même un rapprochement entre les *Fuchsia* et les *Ludwigia*, tout en permettant de reconnaître que les premiers sont issus des seconds. Ces poils 2-cell. des *Fuchsia* peuvent devenir 1-cell. par réduction, c'est-à-dire que l'unique cloison existante se résorbe en commençant par son centre. Il est à remarquer que dans les poils où cette résorption doit s'opérer, la cloison qui en est le siège ne divise plus l'organe en deux parties à peu près égale, ainsi que cela arrive ordinairement, mais qu'elle s'est rapprochée de la base du poil et que la lumière supérieure en occupe la majeure partie de la longueur (fig. 10).

L'existence de poils paucicellulaires chez quelques *Fuchsia* est un phénomène d'adaptation au milieu aqueux et en même temps un caractère d'hérédité. En effet, les espèces chez lesquelles on rencontre ces poils possèdent souvent des lacunes aérifères dans le parenchyme cortical de la tige, comme certains *Ludwigia*.

J'appellerai aussi l'attention, dans le cas actuel, sur l'influence du milieu aqueux dans la structure des poils. Chez les Haloragacées qui, pour la plupart, sont aquatiques ou hygrophiles, les poils, on le sait, sont 1-sériés, tandis que chez les *Onothérées*, ils sont 1-cell. Il n'y a pas dans cette distribution qu'un simple effet du hasard ; les *Ludwigiiées* attestent le contraire, et je demeure intimement convaincu que le milieu aqueux doit avoir une action directrice prédominante sur la structure des poils. Ces petits organes jouent ici le rôle de flotteurs, et ils sont plus aptes à remplir cette fonction étant 1-sériés que 1-cell. Chez ces derniers,

en effet, une altération locale de la paroi permettra à l'eau de pénétrer dans le lumen et d'en chasser complètement l'air; dès lors la fonction cesse d'exister. Cette même altération survenant aux poils 1-sériés ne leur enlève jamais complètement leur provision d'air, puisqu'il reste des cellules intactes.

L'existence simultanée des deux sortes de poils chez les *Ludwigiiées* confirme encore les relations intimes qu'ont entre elles les deux familles, tout en donnant un caractère ancestral à la sous-famille dont elles dérivent.

Les poils ont, lorsqu'ils existent, une valeur taxinomique égale à celle des formes cristallines. Leur abondance plus ou moins grande ou leur absence complète, ainsi que l'épaisseur de leur paroi dépendent de l'action du milieu ambiant; elles ne constituent jamais qu'un simple caractère quantitatif et spécifique.

Les longs poils 1-cell. du pétiole des *Gunnera* n'infirmement pas non plus l'importance taxinomique de l'appareil tégumentaire, car les *Gunnera* diffèrent considérablement des Haloragacées vraies (Voir p. 103).

3° *Stomates*. — Répondent par leur faciès et leur développement aux types *renonculacé* et *crucifère*. Ceux du premier type sont surtout caractérisés par l'existence de 4-5 cellules irrégulièrement disposées autour du stomate. Ceux du second ne sont jamais enveloppés que de trois cellules, et dans ce cas, voici comment se développe l'appareil (Pl. II, fig. 25) : La cellule primordiale se divise d'abord en deux parties inégales par une cloison plus ou moins curviligne, puis la partie la plus volumineuse en deux autres parties par une seconde cloison inclinée environ de 60 degrés sur la première; enfin une troisième cloison, plus petite et curviligne, vient isoler la cellule mère spéciale en se développant dans la portion limitée sur deux faces par la partie concave des deux premières cloisons. Le nombre de celles-ci peut être plus considérable, mais leur inclinaison respective permet facilement la reconnaissance du mode de développement. Le type *cru-*

*cifère* est beaucoup plus répandu que l'autre ; on peut aussi les rencontrer tous deux sur la même feuille (fig. 23).

Les stomates existent ordinairement sur les deux faces de la feuille, parfois aussi sur la tige. Les feuilles submergées elles-mêmes n'en *sont point dépourvues*. C'est ainsi que chez les *Myriophyllum*, à feuilles souvent capillaires, on rencontre des stomates, répondant aux mêmes types que ceux qui caractérisent les deux familles. Comment doit-on expliquer l'existence de ces appareils sur des feuilles où manifestement ils ne remplissent aucune fonction ? Ce n'est évidemment pas par l'action du milieu qui provoque au contraire la disparition des stomates sur les organes où ils se sont développés. On ne peut expliquer cette *persistance* que par l'hérédité. Les *Haloragacées* sont issues de plantes amphibies, les *Ludwigiées*, chez lesquelles l'existence des stomates est une règle générale et constante. Et la *persistance* sur les feuilles submergées est si accentuée parfois que les stomates se développent, non seulement à la face supérieure, mais encore sur les bords inférieurs du limbe (*M. scabratum*). Certaines espèces cependant en paraissent totalement dépourvues (*M. spicatum*) ; tandis que d'autres (*Trapa natans*, *bispinosa*, etc.) n'en ont que sur l'épiderme supérieur de la feuille.

M. C. Sauvageau a, dans une thèse remarquable, démontré que si l'appareil stomatique disparaît par adaptation à la vie dans l'eau, ce n'est pas parce que cet appareil deviendrait nuisible à la plante, mais seulement parce qu'il lui serait inutile (1).

L'appareil stomatique ne possède donc pas ici une valeur capable de caractériser chacune des familles ni même de circonscrire les genres ; il retombe au rang des caractères spécifiques.

4° *Tissus mécaniques de la feuille et de la tige*. — La feuille ne possède aucune cellule scléreuse remplissant réellement

(1) Sauvageau, *Sur les feuilles de quelques Monocotylédones aquatiques* (Thèse de doctorat, 1891).

un rôle mécanique dans le mésophylle. Les faisceaux libéro-ligneux des nervures sont dépourvus de toute fibre péri-desmique excepté chez *Jussiaea suffruticosa*, var. *octofila* et *Ludwigia sphærocarpa*, où ces fibres forment un croissant appliqué contre la face inférieure du faisceau de la nervure médiane. On rencontre en outre un petit îlot de prosenchyme au-dessus du faisceau de la même nervure chez *Lou-donia aurea*. En revanche les parenchymes supérieur et inférieur, ainsi que le parenchyme cortical du pétiole sont presque toujours de nature collenchymatoïde, tout au moins dans leurs assises les plus externes; ils ont souvent aussi leurs cellules à contour sinueux et irrégulier.

Le péricycle de la tige possède presque toujours, contrairement à ce qui existe dans la feuille, des paquets de fibres mécaniques, parfois très développés, même chez les plantes aquatiques. Ces fibres, vues en section transversale, peuvent être très larges, à contour irrégulier et à vaste lumen (*Jussiaea*), ou être rondes ou ovales, à parois épaisses et conséquemment à lumen très étroit ou nul (*Onothérées*). Ces faisceaux mécaniques, qui caractérisent parfaitement les deux familles, peuvent exceptionnellement faire défaut chez certaines espèces (*Onothera brevipes*, *Eucharidium grandiflorum*, *Congylocarpus rubricaulis*, *Ludwigia palustris*, *L. natans*, *Goniocarpus cordiger*, *Haloragis depressa*, *Serpicula indica*, *Myriophyllum scabratum*, *M. rarifolium*, *Trapa natans* et *bispinosa*, *Gunnera lobata*, *G. monoica*, *G. magellanica*, *G. chilensis*, *Hippuris maritima*).

Cette absence de tissu mécanique dans le péricycle n'est pas absolument propre aux espèces aquatiques; elle a lieu aussi chez des plantes aériennes (*Haloragis depressa*, *Jussiaea suffruticosa*, *Eucharidium grandiflorum*, etc.). Le péricycle de la tige des plantes aquatiques peut donc posséder des fibres mécaniques ou en être dépourvu.

Les botanistes ont émis des opinions très différentes sur ces faits en contradiction flagrante avec les principes de la méthode expérimentale. M. Sauvageau a fort bien résumé

ces opinions dans la seule phrase suivante : « Si l'influence du milieu est incontestable, dit-il, je ne la crois pas absolue (1). » Et plus loin, pour donner une explication scientifique de ces faits, il ajoute : « Les Phanérogames qui vivent actuellement dans l'eau ont dû s'adapter peu à peu à l'existence dans ce milieu; l'état anatomique dans lequel nous les trouvons maintenant dépend assurément non seulement du temps depuis lequel l'adaptation a commencé, mais aussi de leur structure originelle et de leur résistance spécifique à l'adaptation, autrement dit des caractères qui leur ont été légués par hérédité. Assurément celles qui auront conservé des éléments de soutien devenus inutiles seront le petit nombre, mais elles seront d'autant plus intéressantes à mentionner. » Je partage entièrement cette manière de voir, et j'ajouterai que si l'existence d'éléments mécaniques dans la feuille des plantes aquatiques constitue l'exception, il ne saurait en être de même pour la tige où les caractères héréditaires se maintiennent ordinairement avec une persistance remarquable.

D'autres éléments mécaniques peuvent exister seuls ou concurremment avec ceux du péricycle dans la tige. Tantôt les cellules du parenchyme cortical, celles de la périphérie surtout, épaisissent considérablement leurs parois pour constituer du collenchyme (*Onothera brevipes*, *Eulobus californicus*, *Clarkia rhomboidea*, etc.). Cet épaissement peut être un véritable sclérenchyme (*Haloragis depressa*). Chez cette plante, les cellules épidermiques elles-mêmes offrent, en coupe transversale, l'aspect de cellules scléreuses (fig. 31). Tantôt enfin des tissus mécaniques secondaires se développent dans ce même parenchyme cortical, ou dans le liber externe, en des points très variables, sous forme de *scléréides* (cellules scléreuses tronquées) ou de *stéréides* (cellules très allongées et fusiformes), comme chez certains *Fuchsia* et chez *Hauya elegans*, *Gaura epilobioides* (Pl. III, fig. 32, 33).

(1) Sauvageau, *loc. cit.*, p. 23 et 24.

Chez *Trapa bispinosa*, le collenchyme ne se développe qu'à partir de la cinquième ou sixième assise externe et n'affecte que la paroi tangentielle (fig. 38, 39).

Ces diverses productions mécaniques ne constituent, bien entendu, que des caractères spécifiques.

5° *Faisceaux libéro-ligneux de la feuille et du pétiole.* — Le faisceau libéro-ligneux de ces organes est concentrique ou bicollatéral, voire même collatéral, c'est-à-dire que le liber externe enveloppe complètement les vaisseaux ligneux dans le premier cas, ou n'existe que sur les faces supérieure et inférieure dans le second cas, et seulement à la face inférieure dans le troisième cas. Mais c'est toujours le faisceau bicollatéral qui est le plus répandu, les autres ne sont que des exceptions, surtout chez les *Onothéracées*. Chez les *Haloragacées* ce faisceau est très petit et assez souvent 1-collatéral.

Le bois de ces faisceaux est toujours très réduit chez les plantes aquatiques. Le liber est parfois cristalligène.

L'existence de faisceaux latéro-supérieurs dans le pétiole, ainsi que leur nombre sont très instables. Il peut y en avoir trois paires (*Onothera grandiflora*), ou deux paires (*Haloragis stricta*), ou seulement une paire (*Haloragis depressa*, etc.) ou enfin manque absolu (chez le plus grand nombre des représentants des deux familles).

La bicollatéralité du faisceau libéro-ligneux constitue un excellent caractère commun aux deux familles.

6° *Liber périmédullaire de la tige.* — L'existence de ce tissu à la périphérie de la moelle, signalée déjà dans plusieurs familles par MM. de Bary (1877), Gérard, Van Tieghem (1870), Héral, Vuillemin, Lamounette, etc., est un caractère de famille exprimé ordinairement chez les *Onothéracées* et plusieurs *Haloragacées* (fig. 43, 44, 45 et 46). Ce liber est représenté par de petits massifs constitués par du parenchyme libérien et des tubes criblés, coïncidant assez souvent avec de très petits faisceaux mécaniques externes issus du liber primaire, c'est-à-dire que les uns et les autres se

trouvent aux extrémités d'un même rayon traversant le cylindre central. Dans d'autres cas cependant, le liber péri-médullaire est beaucoup plus étendu; il forme quatre gros massifs chez *Isnardia palustris* (*Ludwigia palustris*, fig. 43). Il est en général immédiatement en contact avec le bois primaire, ou bien il peut en être isolé par quelques cellules de la moelle.

Si l'on suit son développement sur de jeunes *Ludwigia palustris*, on constate qu'il commence à se former assez tardivement aux dépens d'un certain nombre de cellules médullaires. Celles-ci sont divisées tout d'abord en deux parties par une cloison orientée de diverses manières. Il résulte de ce cloisonnement unique un méristème qui donne directement des tubes criblés et du parenchyme libérien.

Je ferai aussi observer que souvent un tissu paraît ressembler à du liber, sans pour cela en posséder la qualité. Il faut être très prudent dans la recherche de ce tissu ailleurs qu'en son lieu normal de développement, et ne pas porter d'affirmation tant que les tubes criblés et les cellules-compagnes caractéristiques n'ont pas été décelés par le microscope.

M<sup>lle</sup> A. Frémont (1) a aussi reconnu l'existence de tubes criblés : 1° dans la moelle de la racine (*Onothera Fraseri* et *riparia*); 2° dans le bois secondaire de la racine (*O. parviflora*, *cruciata*, *macrocarpa*, etc.); 3° dans la moelle ultérieure de la racine (*Epilobium parviflorum*). M. Van Tieghem avait déjà cité, depuis longtemps (1870) et le premier, la présence de tubes criblés dans la moelle de la racine des *Cucurbitacées*; puis, en 1889, dans celle du *Vinca major*. N'ayant pas étudié la racine, par suite du manque d'échantillons convenables, je ne fais que mentionner les recherches précédentes et tout spécialement celles de M<sup>lle</sup> Frémont, puisqu'elles ont trait à la famille des *Onothéracées*. J'ajouterai néanmoins que l'existence de tubes criblés dans la racine ne se confirme pas toujours chez les divers repré-

(1) M<sup>lle</sup> A. Frémont, *Sur les tubes criblés extra-libériens dans la racine des Onothéracées* (in *Journ. de bot.*, n° 12, 1891).

sentants de la famille (Ex. : *Eulobus californicus* Nutt.). Chez cette espèce, la moelle fait complètement défaut dans la racine; les vaisseaux ligneux primaires s'étendent jusqu'au centre; le parenchyme ligneux secondaire est également dépourvu de tubes criblés. L'existence simultanée de tubes criblés pérимédullaires dans la racine et la tige, de même que la bicollatéralité des faisceaux libéro-ligneux du pétiole et de la nervure médiane, n'ont rien de bien surprenant. Il suffit, peut-être, que la racine possède la faculté de produire des tubes criblés pérимédullaires, pour que cette faculté s'étende à la tige, puis à la feuille. Ce serait là une tendance par enchaînement qui pourrait s'expliquer par l'ensemble des besoins physiologiques de la plante, de même que par les relations histologiques que ses divers organes ont entre eux.

7° *Lacunes aérifères de la feuille et de la tige* (1). — Toutes les plantes aquatiques ont leurs tissus conjonctifs creusés de canaux ou de lacunes aérifères. La plupart des *Ludwigia*, des *Halogaracées* et certains *Fuchsia* ont des lacunes de dimensions variables dans le parenchyme cortical de la tige. Ces lacunes sont bordées de cellules intactes; elles se sont formées par résorption rapide et totale des cellules dont elles occupent la place. Vues en coupe radiale, elles se superposent en discordance et ne sauraient être assimilées à des canaux aérifères où l'on rencontre assez fréquemment des cloisons transversales. Ces lacunes débutent généralement à partir de la deuxième ou troisième assise périphérique du parenchyme cortical, quelquefois même à partir de la septième assise (*Serpicula repens*) et n'intéressent jamais l'endoderme dont les cellules sont souvent plus larges que toutes les autres. Chez *Hippuris maritima*, ces lacunes, très nombreuses, commencent immédiatement sous l'épiderme et intéressent la totalité du parenchyme cortical.

Toutes les plantes des deux familles, à quelques exceptions

(1) Voir encore p. 101.

près, ayant la moelle de la tige résorbée plus ou moins complètement, je ne pense pas que l'on doive considérer ce grand et large canal aérifère comme un phénomène d'adaptation des plantes aquatiques au milieu aqueux, attendu qu'il se reproduit de la même façon et avec une égale intensité dans les tiges aériennes; il s'agit ici d'un caractère phylétique parfaitement héréditaire. Étant donnée la délicatesse des cellules médullaires, il ne m'a guère été possible, malgré les précautions que j'ai prises, de reconnaître, sur mes échantillons secs, si le canal médullaire était pourvu de cloisons transversales. Je suis néanmoins porté à admettre l'existence de ces dernières, tout au moins pendant la première période de développement de la lacune, car elles se sont maintenues chez une espèce (*Loudonia Behrii*) où, composées d'une seule assise de cellules, elles partagent le canal aérifère en compartiments sensiblement égaux.

La feuille des espèces aquatiques a généralement aussi son parenchyme spongieux creusé de lacunes, mais celles-ci sont irrégulières et ne présentent rien de plus remarquable que leurs homologues dans le mésophylle des feuilles aériennes. Chez quelques espèces cependant (*Serpicula indica*, genre *Trapa*, *Gunnera chilensis*, etc.) elles sont grandes et nombreuses. Chez les *Trapa* il s'en trouve même tout autour du faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane; mais elles ont une largeur respective très inégale, ce qui indique déjà qu'elles ne s'étendent pas invariablement sur toute la longueur du faisceau; elles paraissent dépourvues de diaphragmes.

Outre ces lacunes, certaines cellules de l'épiderme supérieur, considérablement développées, peuvent être assimilées à de petites lacunes remplissant probablement le rôle de flotteurs (Pl. V, fig. 53) (*Jussiza repens*, *Trapa natans*, *T. bispinosa*, etc.).

8° *Plan ligneux de la tige*. — Constitue un bon caractère de famille. Chez les tiges franchement aériennes, le plan ligneux du bois secondaire possède les caractères suivants :

Vaisseaux à ponctuations simples ou aréolées, à diaphragmes percés d'une seule et large ouverture, disposés sans ordre apparent dans toute l'épaisseur du bois. Parenchyme ligneux nul. Fibres ligneuses de largeur variable, à parois ordinairement minces, disposées en séries rayonnantes (fig. 47 à 49). Rayons médullaires inégaux et inégalement espacés, ne comprenant jamais qu'une seule file de cellules ovales (c. transversale) et rectangulaires, le grand côté dirigé parallèlement à l'axe de la tige (c. radiale).

Au contraire, chez les tiges des espèces aquatiques, le cylindre ligneux ne comprend que de larges trachées, en nombre réduit, disposées sur 1-2 cercles plus ou moins concentriques (fig. 38, 40). Les autres éléments du bois ont subi une réduction correspondante; les fibres sont plus larges et à parois minces et les rayons médullaires, nuls ou très rares.

9° *Mésophylle*. — Se compose ordinairement de 5-6 assises de cellules d'une épaisseur totale très variable. Parenchyme en palissade très développé chez la plupart des représentants des deux familles (fig. 50 à 54), pouvant même exister à la face inférieure du limbe (fig. 51), cependant quelquefois nul (*Gunnera* et certains *Myriophyllum*). Hypoderme nul.

La qualité du mésophylle constitue un assez bon caractère à ajouter à la diagnose de l'espèce.

Enfin le mésophylle et le parenchyme cortical de la tige, surtout chez les espèces aquatiques, ont fréquemment leurs cellules gorgées de nombreux grains d'amidon. A noter encore l'absence complète d'appareils sécréteurs.

### III. — DIVISION DES FAMILLES EN SOUS-FAMILLES ET RÉPARTITION RESPECTIVE DES GENRES.

Les *Onothéracées* et les *Haloragacées* sont deux familles étroitement affines et issues d'un même groupe nodal représenté par le genre *Ludwigia*. Ce genre, qui comprend environ 40 espèces, appartient aux portions chaudes de l'Asie,

de l'Afrique et de l'Amérique et, par le *L. palustris*, il s'étend du Cap de Bonne-Espérance jusqu'au Canada ; on le rencontre aussi en Europe. Ses caractères organographiques spéciaux le rapprochent beaucoup des *Onothera*, mais ceux tirés de l'anatomie l'en éloignent considérablement. Ce genre, qui comprend aussi les *Jussiaea*, possède à la fois des caractères communs aux deux familles, et ces caractères sont tellement importants, en raison de leur fixité et de leur répartition, qu'il n'y a pas à hésiter un instant sur le rôle qu'ont joué les divers *Ludwigia* dans la formation des familles. Ils possèdent : 1° les raphides et les poils des Onothéracées ; 2° les oursins et les poils des Haloragacées ; leurs aptitudes biologiques leur impriment des caractères internes qui rappellent tour à tour, dans la tige surtout, l'une ou l'autre famille. Toutes ces données peuvent se trouver accumulées chez le même individu (*Ludwigia sphærocarpa*, *Jussiaea grandiflora*, etc.). Certains représentants du genre accusent déjà, par une spécialisation naissante, le point de départ de chaque famille. Ex. : *Ludwigia parviflora*, *ovalis* et *palustris* pour les Onothéracées ; *Jussiaea suffruticosa*, *octonervia*, *grandiflora*, *Ludwigia alternifolia*, *sphærocarpa*, etc., pour les Haloragacées. On voit graduellement les poils 4-sériés, paucicellulaires, devenir, par réduction, 1-cell., tout en conservant leur faciès et leur dimension normale. Comme il n'est pas possible de rattacher le genre *Ludwigia* à l'une des familles plutôt qu'à l'autre, sans rencontrer les plus sérieuses objections, et qu'au contraire l'esprit le plus exigeant se trouve pleinement satisfait en adoptant l'hypothèse qui consiste à considérer les *Ludwigia* comme ayant été le point de départ ou le groupe nodal sur lequel se sont amorcées les deux familles, il n'y a donc pas à hésiter dans une alternative qui se trouve si nettement tranchée au double point de vue biologique et anatomique.

Ce point de classification établi, doit-on isoler le genre *Ludwigia* et en faire une famille distincte ? Certes, l'exagération ne serait pas excessive, car il existe bon nombre de

familles moins bien individualisées par leurs caractères internes. Néanmoins, à cause des caractères organographiques, voisins, comme je l'ai dit, de ceux des *Onothera*, mais dont ils diffèrent par le tube réceptaculaire, la réunion par 4 des grains de pollen, etc., et aussi à cause d'autres caractères communs à la plupart des genres des deux familles, je forme avec les *Ludwigia* une sous-famille des Onothéracées.

Une seconde question vient ensuite naturellement à l'esprit, c'est celle qui a trait à l'antériorité d'existence de l'une des familles sur l'autre. L'évolution de l'appareil tégumentaire permet de répondre à cette question. Il n'est pas, que je sache, un seul individu dans le règne végétal, chez lequel les poils sont tour à tour 1-cell. et 1-sér. ; ni un seul qui permette d'affirmer que les poils 1-cell. dont ses organes peuvent être couverts, soient devenus 1-sériés, même sous l'influence de cultures appropriées. Tandis que les exemples contraires sont innombrables. On peut rencontrer dans une même famille des plantes portant des poils 1-sériés et d'autres des poils 1-cell. ; or, pour peu que l'on suive ces petits organes dans la façon dont ils se comportent (Magnoliacées, par exemple) on ne tarde pas à constater ce phénomène de réduction si remarquable qui s'opère dans la structure du poil. Ce dernier étant par exemple 1-sér., 3-cell., à cloisons transversales assez régulièrement espacées, devient 2-cell., à cellule terminale très grande, pouvant occuper toute la longueur de l'organe, et à cellule basilaire comparativement beaucoup plus petite ; puis l'unique cloison transversale se résorbe insensiblement en commençant par le centre et finit, chez les représentants d'ailleurs bien différenciés par d'autres caractères qualitatifs, par disparaître complètement : le poil est devenu 1-cell.

Cette évolution, que j'ai suivie maintes fois pas à pas, me permet d'accorder aux Haloragacées la préexistence sur les Onothéracées. Les figures 10, 11 et 12, puisées chez les Ludwiggiées, nous montrent des poils 3-cell. passant au type 2-cell. par réduction.

Baillon avait jugé nécessaire de réunir ces deux familles en une seule (*Onograriacées*). « Cette famille, disait-il, est une de celles qu'on nomme par *enchaînement*. » Je ne saurais approuver une réduction poussée à de telles limites. En effet, si l'on examine attentivement les caractères morphologiques des plantes de cette famille, on demeure frappé par la grande variabilité de ces caractères. Les organes de la végétation, de la floraison et de la fructification offrent très peu de points communs, et c'est précisément sur leurs variations multiples que Baillon a pu baser ses divisions en séries, puis celles-ci en genres. Bien plus logique est la classification anatomique qui circonscrit nettement, dans leurs limites naturelles, les *Haloragacées* et les *Onothéracées*, tout en mettant en lumière les affinités réciproques, l'*enchaînement* en un mot, de ces deux familles.

**Tableau analytique des familles et sous-familles.**

FAMILLES	SOUS-FAMILLES	
ONOTHÉRA- CÉES.	I. <i>Ludwigiées</i> .	{ Raphides et oursins dans la feuille et la tige. Poils 1-cell. et poils 1-sér. .... }
	II. <i>Onothérées</i>	{ Raphides dans la feuille et la tige. Oursins nuls. Poils 1 cell. .... }
HALORAGA- CÉES.	I. <i>Haloragées</i> .	{ Oursins dans la feuille et la tige. Raphides nuls. Poils 1-sér. .... }
	II. <i>Gunnérées</i> .	{ Cristaux en oursins incons- tants. Raphides nuls. Poils plurisériés ou 1-cell. .... }
		{ <i>Ludwigia</i> (incl. <i>Jussiaea</i> )
		{ <i>Onothéracées</i> (autres genres).
		{ <i>Haloragacées</i> .
		{ Genr. <i>Hippuris</i> et <i>Gunnera</i> .

**A. ONOTHÉRACÉES.**

*Des genres.* — Je devrais adopter, dans cette étude, l'ordre successif d'apparition des familles, en commençant par la sous-famille des *Ludwigiées* et en continuant par les *Haloragacées*, puis finissant par la seconde sous-famille des *Onothéracées*. Mais je placerais cette dernière au second rang pour éviter une scission qui nuirait à la clarté de la classification.

1° La sous-famille des *Ludwigiées* ne comprend que le

genre *Ludwigia* (1) dont les représentants sont très voisins des *Onothera*. Ils ont, en effet, la fleur de ceux de ces derniers dans lesquels le tube réceptaculaire ne se prolonge pas au-dessus de l'ovaire, mais porte immédiatement au-dessus de son sommet, couronné de glandes épigynes, le périante et l'androcée (2). Les grains de pollen sont réunis par 4, chacun présentant trois ombilics ronds. C'est ce qui arrive dans les espèces dont on a formé le genre *Jussiaea*, genre qui, avec raison, n'est pas maintenu par Baillon. Les caractères anatomiques tirés de la tige et de la feuille sont absolument les mêmes de part et d'autre. Poils, cristaux, stomates, épidermes, mésophylle, tige, présentent les mêmes analogies. Les fibres mécaniques péricycliques des *Jussiaea* ont en général une section transversale plus large et plus irrégulière que celle des *Ludwigia*. Le diamètre des vaisseaux ligneux peut être très grand (*J. octonervia* Lam.) ou très étroit (*L. sphærocarpa*). Mais ce ne sont là que des différences individuelles et instables; elles n'ont donc qu'une valeur secondaire.

Dans une note publiée en décembre dernier (3), j'ai mentionné le *Ludwigia alternifolia* L. (*Prieurea*) comme ayant le mésophylle dépourvu de palissades et d'oursins : c'est là une erreur que je m'empresse de corriger. Les échantillons plus complets, qui m'ont été envoyés du Muséum de Paris, présentent un parenchyme en palissades et des oursins abondamment développés.

« Ça et là, nous dit Baillon, des étamines oppositipétales, au nombre de 1 à 3, s'observent dans les fleurs 3-mères d'une curieuse plante du Sénégal que De Candolle a nommée *Prieurea* et qui a été considérée comme une forme anormale des *Jussiaea* par les uns, des *Ludwigia* par les autres; ce qui unit plus intimement encore les deux types. » Je n'ai pas

(1) Par raison d'antériorité on devrait préférer le terme *Dantia*.

(2) Baillon, *Hist. des Pl.*, t. VI, p. 463.

(3) P. Parmentier, *Recherches sur le genre LUDWIGIA* (in *Bull. Monde des Plantes*, p. 29, 1896).

eu cette plante à ma disposition, mais j'ai reçu aussi du Muséum de Paris deux échantillons étiquetés *Ludwigia alternifolia* L. (*Priourea*) et *L. natans* Ell. (*Priourea*) provenant tous deux des États-Unis. Les caractères de ces deux plantes ne diffèrent en rien qualitativement et anatomiquement des autres *Ludwigia* pour autoriser une distinction spéciale des *Priourea*. Il y a bien lieu d'adopter l'opinion de Baillon et de considérer *Ludwigia*, *Jussiaea* et *Priourea*, comme constituant un seul et même genre (*Ludwigia*) dont les deux derniers groupes ne sont que de simples sections caractérisées uniquement et faiblement par la morphologie.

2° La sous-famille des *Onothérées*, très homogène et peu différenciée dans ses genres par les caractères anatomiques, l'est au contraire très clairement par ses poils 1-cell., clavi-formes ou aigus (fig. 1 à 7) et l'existence exclusive de rap-hides dans la feuille et la tige (fig. 50 et 51).

Elle comprend les genres morphologiques *Onothera*, (?) *Gayophytum*, *Clarkia*, *Zauscheneria*, *Epilobium*, *Hauya*, *Fuchsia*, *Gaura*, (?) *Heterogaura*, *Congylocarpus*, *Circæa*, *Diplandra* et *Lopezia*, établis par Baillon. Ce savant y faisait aussi entrer les *Ludwigia* qu'il plaçait à la suite des *Gayophytum*, et que j'ai distraits pour en faire, comme on l'a vu, la sous-famille des *Ludwigigiées*. Ce déroboement partiel des données histologiques rencontre une explication satisfaisante dans l'étude des caractères morphologiques ayant servi à différencier les genres. Je vais les examiner et montrer que la plupart d'entre eux sont loin de mériter l'importance taxinomique qu'on leur a attribuée.

D'après Baillon, les *Onothéracées*, telles qu'on doit les distinguer aujourd'hui, comprendraient trois séries (1° *Onothères*; 2° *Gaura*; 3° *Circées*).

La série des *Onothères* comprendrait encore les genres *Onothera*, (?) *Gayophytum*, *Clarkia*, *Epilobium*, *Zauscheneria*, *Hauya* et *Fuchsia*, établis par Baillon et intimement rattachés les uns aux autres par des sections transitoires (1).

(1) Voir *Caractères génériques*.

Cette série est caractérisée de la manière suivante : *Fleurs régulières ou à peu peu près. Loges ovariennes multiovulées. Style entier ou plus ou moins divisé au sommet. Fruit sec ou charnu. Graine sans albumen.*

Le genre *Onothera*, dont le type est fourni par l'*Onagre*, est différencié par ses fleurs ♂, son ovaire infère, 4-loc., surmonté d'un long tube, ses 4 sépales à préfloraison valvaire, ses 4 pétales tordus dans le bouton, ses 8 étamines disposées sur deux verticilles, à anthère introrse, 2-locul. et à filet libre, son style long et grêle et son fruit capsulaire et polysperme.

Le genre *Gayophytum*, dont l'autonomie est mise en doute par Baillon, ne diffère du précédent que par son ovaire 2-locul.

Le genre *Clarkia* ne possède absolument aucun caractère qui lui soit propre ou de nature à offrir une constance suffisante. Les *Clarkia* proprement dits ont le réceptacle des *Ludwigia*, et les *Eucharidium* (section du genre) ont celui des *Onagres* vraies.

Les genres *Epilobium* et *Zauscheneria* offrent cette seule particularité de porter dans la région chalazique de leurs graines un long bouquet de poils.

La fleur de l'unique espèce du genre *Zauscheneria* ressemble à celle de certaines *Onothères*; son réceptacle est prolongé au-dessus de l'ovaire en un tube infundibuliforme portant dans sa partie inférieure huit glandes. Cette espèce est suffrutescente.

La fleur des *Epilobium*, au contraire, n'a pas ce tube infundibuliforme, et par cela elle se rapproche de celle des *Ludwigia*. Les grains de pollen sont lâchement unis par 4; le stigmate peut être entier ou 4-lobé; les graines sont finalement portées sur une colonne centrale, libre ou à peu près.

La fleur de la seule espèce du genre *Hauya* offre une grande analogie avec la fleur à long tube réceptaculaire des *Onothera*; son fruit est capsulaire et ligneux.

Le genre *Fuchsia* ne diffère du précédent que par son fruit charnu et bacciforme, et ses sépales pétaloïdes plus ou moins épais.

Comme on le voit, les caractères distinctifs de ces divers genres sont, pour la plupart, très peu saillants, et chacun d'eux peut se rencontrer, à des degrés différents mais suffisamment comparables, dans plusieurs autres genres. Cette instabilité organographique nous fait voir une famille encore à l'état de nébuleuse et en voie d'évolution. Les genres *Onothera*, *Epilobium* et *Fuchsia* y ont acquis un développement considérable comparativement aux autres genres dont l'autonomie générique est fort contestable ou dont la fixation des caractères organographiques et histologiques est définitivement acquise, et conséquemment invariable. L'anatomie nous explique clairement cet état de choses, et si elle demeure impuissante dans la détermination de la plupart des genres de cette famille, c'est précisément à cause du doute qui plane encore sur l'authenticité de ces genres. Les sous-genres ou sections, parfaitement établis, reçoivent amplement son concours ; je vais en donner la preuve.

a. *Série des ONOTHÈRES.*

I. Genre *Onothera*.

1. *Section des EUONOTHERA* Torr. et Gr. — Comprend toutes les Onothères chez lesquelles les organes de la reproduction répondent au type Onagre.

Les représentants de cette section possèdent deux sortes de poils 1-cell., les uns très courts et claviformes (fig. 1) à parois minces et lisses ; les autres longs, robustes, à parois assez épaisses et verruqueuses et à extrémité libre plutôt aiguë qu'obtuse (fig. 3, 4 et 5). Les cellules de l'épiderme supérieur de la feuille sont reticulovilignes, celles de l'épiderme inférieur, onduleuses. Le liber externe de la tige est ordinairement dépourvu de raphides, et le parenchyme cortical de ce même organe est constitué par 4-6 assises de petites cellules irrégulières, allon-

gées tangentiellement et à parois souvent très épaisses.

2. *Section des TARAXIA* Nutt. — Comprend les Onothères pourvues d'un tube réceptaculaire long et grêle, d'un stigmate capité, d'un fruit sessile, parfois ailé, et d'une tige nulle ou très courte.

Dans les plantes de cette section les petits poils claviformes semblent faire défaut et les autres sont de deux sortes, mais de même forme. Les uns sont courts et verruqueux, les autres, deux fois plus longs et beaucoup plus larges, à parois lisses et minces (fig. 6). Le liber de la nervure médiane et du pétiole renferme des raphides. Les épidermes foliaires sont identiques à ceux de la section précédente.

3. *Section des MEGAPTERIUM* Spach. — Comprend les Onothères chez lesquelles le réceptacle se dilate autour du fruit en ailes verticales larges et peu épaisses.

Ici encore, absence de poils claviformes et présence des deux sortes de poils rencontrés chez les *Taraxia*, mais les plus grands sont beaucoup moins larges, plus longs et comparativement plus frêles que leurs homologues dans la précédente section. Les épidermes foliaires sont tous deux recticurvilignes et les stomates plus grands. Des raphides existent aussi dans le liber externe de la tige. Le parenchyme cortical de cette dernière est très développé (*O. macrocarpa*) ; il comprend 13-14 assises de cellules irrégulières, plus grandes et collenchymatoïdes dans la moitié externe. Les fibres péricycliques sont larges et peu épaisses. La mésophylle est très puissant et subcentrique.

4. *Section des MERIOLIX* Rafin. — Comprend les Onothères à pétales non entiers, à tube réceptaculaire plus court et à stigmate dilaté en forme de disque.

Les plantes de cette section possèdent de rares petits poils claviformes et de nombreux autres verruqueux de longueur moyenne, sensiblement égale à celle des mêmes poils chez les *Euonothera*, mais ils sont plus aigus et gardent le même diamètre presque jusqu'à leur sommet (fig. 5).

Les stomates sont aussi nombreux et aussi grands que chez les *Megapterium*. Le parenchyme cortical de la tige s'exfolie de bonne heure ainsi que le péricycle, pour faire place à un péricycle d'origine libérienne très puissant. Le liber externe renferme aussi des raphides et le bois est très vasculaire (fig. 47). Tout indique, chez les *Meriolix*, une hélio-xérophilie très accentuée.

5. *Section des HARTMANNIA* Spach. — Comprend les Onothères à stigmate profondément 4-lobé, à fruit souvent renflé vers le haut et à graines plongées dans des cavités distinctes du péricarpe.

Ces plantes possèdent aussi des poils claviformes, mais à tige élancée (fig. 2) et deux à trois fois plus longue, ainsi que d'autres poils, plus abondants, un peu plus longs, droits ou arqués, aigus et à parois lisses. Les stomates sont plus courts (26  $\mu$  environ); les cellules épidermiques, moins larges et reticulées. Le mésophylle est bifacial. Le parenchyme cortical et le péricycle s'exfolient également et sont remplacés par un péricycle. Le liber externe est cristalligène. Le bois, très puissant, a ses vaisseaux fréquemment groupés par 3-8 en files rayonnantes (*O. tetraptera*) et ses fibres ligneuses très peu épaissies.

6. *Section des CRATERICARPIUM* Spach. — Est caractérisée surtout par le fruit dilaté au sommet, les anthères petites et le stigmate 4-denté.

Les représentants de cette section ont beaucoup d'affinités avec ceux des trois dernières sections. On y rencontre les poils claviformes des *Hartmannia*, le mésophylle des *Megapterium* et le plan ligneux de la tige des *Meriolix*. Mais ils s'individualisent aussi par leurs poils épidermiques très longs, très nombreux, à parois très épaisses (fig. 9) et finement verruqueuses, leurs épidermes à grandes cellules onduleuses et le faible diamètre des vaisseaux ligneux de la tige.

7. *Section des BOISDUVALIA* Spach. — Les plantes de cette section sont caractérisées par un prolongement récepta-

culaire unfundibuliforme d'une longueur à peu près égale à celle de l'ovaire. Certains botanistes ont cru devoir faire un genre de cette section. Les caractères sur lesquels ils se sont appuyés ne sont ni meilleurs ni plus importants, dans ce cas particulier, que ceux relevés pour les sections précédentes. La dignité générique, accordée à l'ensemble des *Boisduvalia*, n'a donc pas de raison d'être.

Les caractères anatomiques sont aussi les mêmes que ceux précédemment énoncés. Poils claviformes des *Hartmannia* et poils longs, lisses ou verruqueux des *Onothera*, *Cratericarpium*, etc. Épidermes foliaires parfaitement onduleux ; stomates d'une longueur maximum de 28  $\mu$  ; parenchyme cortical de la tige persistant ou caduc de bonne heure (*B. densiflora*, *B. Volkemanni*), comprenant 3-4 assises de petites cellules à parois peu épaisses. Liber non cristalligène et bois peu vasculaire, à vaisseaux de très petit calibre.

8. *Section des GODETIA* Spach. — Très voisine de la précédente, est caractérisée simplement encore par le tube réceptaculaire supérieur à l'ovaire, qui est plus évasé, plus court dans cette partie, et s'atténue moins longuement que chez les *Boisduvalia*.

Chez les *Godetia* se retrouvent les très petits poils claviformes des *Onothera*. Les autres ont également une longueur assez réduite et sont tous verruqueux (fig. 3). Les épidermes foliaires sont recticurvilignes, les stomates ont une longueur moyenne de 29  $\mu$ . Le mésophylle accuse une héliophilie beaucoup plus faible que chez les *Boisduvalia*. Le parenchyme cortical de la tige y est aussi réduit (3-4 assises), ses cellules, primitivement ovales, sont devenues très irrégulières par suite d'un épaississement inégal et parfois puissant des parois. Les fibres péricycliques offrent une section transversale plus grande et une épaisseur pariétale plus accentuée que dans la section précédente. Les vaisseaux du bois, répartis de la même façon, c'est-à-dire sans ordre apparent, ont aussi un diamètre double.

9. *Section des SPHEROSTIGMA* Ser. — Les représentants de cette section ont la fleur beaucoup plus réduite ; le stigmate renflé en tête presque sphérique, le tube réceptaculaire très petit ou nul ; l'ovaire étroit et allongé.

D'après Baillon (1), les *Godetia* sont intermédiaires aux *Boisduvalia* et aux *Sphærostigma* ; ils sont, à la fois, inséparables les uns des autres. Je le crois aussi. Les *Sphaerostigma* possèdent les longs poils claviformes des *Boisduvalia* et des *Hartmannia* ; les autres poils paraissent manquer sur la feuille. L'épiderme foliaire supérieur est recticurviligne, l'inférieur peut être recticurviligne ou subonduleux. Le parenchyme cortical de la tige offre le même aspect que celui des *Godetia* (*S. paradoxum*) ou peut être plus puissant et lacuneux dans sa moitié profonde (*S. tenuifolium*). Les fibres péricycliques sont aussi vigoureusement développées que chez *Godetia Cavanillesii* Spach ou n'existent pas (*S. paradoxum*) ; dans ce cas, le péricycle est sclérifié irrégulièrement et ses cellules sont plus ou moins écrasées ou oblitérées. Le bois peut présenter les mêmes caractères que celui des *Godetia* et *Boisduvalia*, ou bien s'étendre presque jusqu'au centre de la tige (*S. paradoxum*) en réduisant d'autant la moelle, qui semble presque nulle, ainsi que le liber périmédullaire.

10. *Section des BLENNODERMA* Spach. — Les plantes de cette section, d'ailleurs faciles à confondre avec les *Sphærostigma*, possèdent cette particularité curieuse de la graine dont la surface devint mucilagineuse quand on la mouille.

Les *Blennoderma* sont très bien caractérisés anatomiquement. Ils possèdent les très petits poils claviformes des *Onothera*, etc. ; les poils, ordinairement arqués et finement verruqueux, des *Hartmannia*, *Onothera*, etc., ainsi que les larges et longs poils, à parois épaisses et lisses, déjà rencontrés précédemment. Les épidermes foliaires sont recticurvilignes à stomates longs et

(1) H. BAILLON, *loc. cit.*, p. 460, n. 40.

nombreux. L'épiderme de la tige a les cellules larges ; celles du parenchyme cortical sont régulièrement disposées dans les 2-3 assises périphériques [*Onothera* (BLENNODERMA) *Drumondii* Hook.]. L'avant-dernière assise interne a ses parois très épaissies et ses cellules très réduites et irrégulières ; les cellules endodermiques, comprimées entre cette assise et le péricycle puissamment mécanique, ont leur calibre rayonnant réduit, ce qui leur donne parfois une longueur tangentielle considérable. Les raphides du liber externe sont composés de grosses aiguilles. Les vaisseaux du bois sont ordinairement très larges et nombreux.

11. *Section des CHYLISMA* Nutt. — Cette section a été créée à cause des fruits qui sont linéaires-claviformes, pédicellés et obtus.

Elle aussi est parfaitement tranchée par l'anatomie. Les petits poils claviformes n'existent pas ; les poils verruqueux et arqués, rencontrés chez les *Blennoderma*, sont très nombreux, ainsi que d'autres poils très longs, grêles, à parois minces et lisses. L'épiderme et le parenchyme cortical de la tige offrent un exemple frappant de macrocytie (fig. 28) ; les cellules y ont acquis des dimensions extraordinaires (*O. brevipes* A. Gr.) comparativement à celles des tissus homologues chez tous les représentants des autres sections. Le bois est très peu vasculaire, et ses vaisseaux sont d'un calibre petit.

12. *Section des EULOBUS* Nutt. — Est représentée par la seule espèce *E. californicus*. La fleur et le fruit sont ceux des *Sphærostigma* ; l'orifice supérieur du réceptacle est garni d'un disque glanduleux et le fruit est réfracté à la maturité.

Dans cette plante se rencontrent les poils claviformes des *Hartmannia*, etc., et les poils arqués, verruqueux et aigus si fréquents dans les autres sections. La cuticule épidermique de la tige est très épaisse ; le parenchyme cortical, composé de 4-5 assises, a son hypoderme fortement collenchymateux,

l'endoderme à grandes cellules incolores et les autres assises médianes, chlorophylliennes (fig. 29). Le péricycle est composé de 4-5 couches de larges et épaisses fibres mécaniques; un périderme naissant enveloppe le liber qui est peu épais. Les vaisseaux du bois ont un faible diamètre et les fibres ligneuses, 2-3 fois moins larges que ces vaisseaux, ont conservé la minceur de leurs parois initiales.

On voit donc que l'anatomie, tout aussi bien que la morphologie, parvient à caractériser ces douze sections. Mais comme la raison d'être de ces sections est plus conventionnelle qu'effective, en ce qui concerne bon nombre d'entre elles, les caractères anatomiques qui s'y rapportent respectivement ne sont, à mon avis, que de bons caractères spécifiques; il en serait de même de ceux tirés de l'organographie.

## II. Genre *Gayophytum*.

J'ai dit plus haut que les représentants de ce genre se distinguaient surtout par leur ovaire 2-locul. au lieu de 4-loc. Excepté ce caractère, tous les autres répondent à ceux des Onothères dans lesquelles le réceptacle dépasse peu le sommet de l'ovaire. Ce caractère distinctif unique suffit-il à la création et au maintien de ce genre? Je ne le pense pas, d'autant plus que le nombre des loges ovariennes peut varier chez les espèces d'un même genre; c'est ainsi que chez les *Loudonia* (HALORAGACÉES), l'ovaire peut être indifféremment 2-4-locul. L'anatomie n'autorise pas davantage le maintien de ce genre. Les poils sont rares; je n'ai rencontré que les petits poils claviformes des *Onothera*. Le mésophylle indique une héliophilie très accentuée. L'épiderme de la tige peut avoir ses cellules isodiamétriques ou largement ovales (*G. humile*) ou allongées et peu larges (*G. ramosissimum*). Dans tous les cas, le parenchyme cortical est peu développé (2-3 assises) et ses cellules irrégulières ont presque toutes épaissi leurs parois. Le périderme n'était développé chez aucun des échantillons étudiés par moi, et les vaisseaux y étaient très étroits (c. transversale). L'absence

complète des poils, autres que les claviformes, l'état de développement des épidermes foliaires et la réduction du parenchyme cortical de la tige sont autant de caractères à la fois communs aux *Gayophytum* et aux *Sphærostigma*. Je me rallie donc à l'opinion de Baillon qui pensait que « le genre *Gayophytum* pourrait être réuni à titre de section des Onagres ».

### III. Genre *Clarkia*.

Je conteste également la raison d'être de ce genre qui est encore moins bien différencié que le précédent. Pourquoi Baillon l'a-t-il maintenu, puisqu'il avait reconnu qu'aucun caractère ne lui était absolument propre? Quant aux affinités si étroites qu'on lui a données avec les *Ludwigia*, elles ne sauraient exister davantage. Les caractères biologiques et anatomiques de ces derniers les en éloignent considérablement. Les *Clarkia* constituent, à n'en pas douter, une nouvelle section des Onothérées dont ils possèdent absolument tous les caractères internes et aussi les poils. Les *Eucharidium* ne se distinguent pas anatomiquement des *Clarkia* proprement dits, autrement que par des caractères spécifiques (fig. 30, 42).

### IV. Genre *Epilobium*.

Ce genre a été longuement étudié par moi sur tous les *Epilobes* français (1). Il est un point d'anatomie que j'ai négligé de mentionner, lors de mes premières recherches, à cause du doute qu'il laissait dans mon esprit quant à sa réelle interprétation; je veux parler de la bicollatéralité des faisceaux libéro-ligneux de la nervure médiane et du pétiole, ainsi que du liber pérимédullaire de la tige. Maintenant que j'ai passé en revue les deux familles, il m'est permis de dire que tous les genres, y compris le genre *Epilobium* et excepté les *Gunnérées*, possèdent les deux caractères précédents, non avec une égale expression, mais au contraire dans des proportions très différentes; certains individus même en

(1) P. PARMENTIER, *Recherches sur les Épilobes de France* (In *Rev. génér. de Bot.*, t. VIII, 1896).

semblent dépourvus, mais cette absence (?) n'infirmè pas la règle générale.

Les *Épilobes* ne possèdent aucun caractère anatomique qui leur soit propre et qui permette de les distinguer des autres genres.

#### V. Genre *Zauscheneria*.

Ce genre, si voisin du précédent, n'en diffère que par son appareil légumentaire composé surtout de très nombreux poils étroits et longs, à parois minces et finement verruqueuses.

Voilà donc deux genres individualisés exclusivement par la morphologie et par un seul caractère, le bouquet de poils des graines, tous les autres caractères appartenant aussi aux genres précédents. La distinction, quoique faible, est suffisante, je crois, à cause de sa constance.

#### VI. Genre *Hauya*.

Ne comprend qu'une seule espèce (*H. elegans*); c'est un arbuste des régions chaudes du Mexique, dont la fleur offre beaucoup d'analogie avec celle des *Onothera* à long tube réceptaculaire un peu dilaté supérieurement. Le fruit est capsulaire, ligneux et à déhiscence loculicide. Le gynécée, nous dit Baillon, est celui d'une Onagre.

Ce petit genre est admirablement caractérisé anatomiquement. Outre les raphides ordinaires de la famille, on rencontre dans la feuille et la tige d'innombrables cristaux prismatiques d'oxalate de chaux. Ceux de la feuille sont souvent si longs qu'ils s'étendent d'un épiderme à l'autre (fig. 21). L'épiderme supérieur est dépourvu de stomates (fig. 50). Le parenchyme cortical de la tige et le péricycle s'exfolient de bonne heure pour faire place à un péricycle puissant d'origine libérienne. Le liber renferme d'énormes scléréides (fig. 33). La moelle, non lacuneuse, se compose de cellules rondes, à parois épaisses, renfermant, les unes, une substance de couleur brun marron, les autres un grand nombre de petits cristaux prismatiques. Cette plante appartient, sans nul doute, par tous ses autres caractères, à la

famille des Onothéracées et elle doit être placée très près du genre *Fuchsia*.

#### VII. Genre *Fuchsia*.

Ce genre, ainsi qu'on l'a vu précédemment, diffère très peu, par ses fleurs, du genre *Hauya*. Baillon avait judicieusement exprimé cette affinité en disant « que les *Fuchsia* peuvent être considérés comme des *Hauya* à fruit charnu ». L'anatomie corrobore cette opinion, tout en permettant de distinguer respectivement ces deux genres. Les *Fuchsia* étudiés par moi avaient l'épiderme supérieur souvent privé de stomates; plusieurs possédaient des cellules scléreuses et tous de nombreux raphides dans le liber de la tige; ce liber y est puissant comme dans le genre *Hauya*. L'appareil indumentaire est le même dans les deux cas. Certains *Fuchsia* (*F. corymbifera*) possèdent en outre des poils 1-sériés, 2-cell. (fig. 10) dont il a été question précédemment, d'autres en sont privés (*F. lycioides*). Le parenchyme cortical de la tige des *Fuchsia*, en rapport direct avec les aptitudes biologiques de ces plantes, diffère assez souvent par l'existence ou l'absence de lacunes aérifères ou de très larges cellules cristalligènes devenant scléreuses et plus ou moins sinueuses (c. transv.). La moelle se résorbe en partie et n'épaissit ordinairement pas ses parois dans les portions persistantes. Le périderme peut être très puissant (*F. spinosa*) et avoir ses parois tangentielles épaissies.

On a divisé le genre *Fuchsia* en trois sections (1) caractérisées de la façon suivante :

1. *Encliandra* : fl. polyg. ; pét. étalés ; étam. courtes.
  2. *Eufuchsia* : fl. ♂ ; pét. nuls ou convolutés ; étam. exsertes.
  3. *Skinnera* : fl. ♂ ; pét. peu développés ; graines petites.
- b. Série des GAURÉES.

Cette série est caractérisée de la manière suivante :  
*Fl. régulières ; loges ovariennes (complètes ou incomplètes)*

(1) B. H., *Gen.*, 791. — ENDL., *Gen.*

1-2-ovulées. Ovules descendants, à micropyle intérieur et supérieur. Style à extrémité stigmatifère peu profondément divisée ou entière, souvent indusée à sa base. Graines descendantes, solitaires ou peu nombreuses, avec ou sans albumen.

Cette série ne diffère donc essentiellement de la précédente que par le nombre des ovules renfermés dans chaque loge, ainsi que par l'absence *inconstante* de l'albumen dans la graine.

Baillon y distingue quatre genres (*Gaura*, *Schizocarya*, (?) *Heterogaura* et *Gongylocarpus*). Il m'est impossible d'émettre une appréciation sérieuse sur cette subdivision, étant donné le petit nombre d'échantillons mis à ma disposition. Néanmoins j'ai pu étudier, outre les espèces types du premier genre, les *Gaura epilobioides*, *mutabilis*, *linifolia* et le *Gongylocarpus rubricaulis*, à l'aide desquels on a formé des sections, voire même des genres. Les caractères organographiques invoqués ici sont tirés soit de l'absence (*Stenosiphon*) ou de la présence (*Gaura*) d'une saillie squamiforme, plus ou moins prononcée, à la base libre et interne des étamines; soit de l'intégrité (*Gaura*) ou de la résorption plus ou moins accentuée des cloisons des loges ovariennes (*Stenosiphon*); soit de la présence ou de l'absence d'un bourrelet périphérique à l'extrémité stigmatifère du style (*Heterogaura*) ou de la forme des lobes stigmatiques (*Gauridium*); soit enfin de la façon dont s'ouvre le fruit (*Schizocarya*).

La série des *Gaurées* possède les mêmes poils que celle des *Onothérées*, le même plan ligneux de la tige, ainsi que la bicollatéralité des faisceaux libéro-ligneux de la nervure médiane et du pétiole. L'anatomie ne fournit aucun caractère de nature à différencier cette série de la précédente; j'en ai expliqué la raison plus haut.

Le genre *Gaura* est caractérisé par des poils claviformes à tige allongée et d'autres poils aigus, à parois minces et lisses, très petits (fig. 7 *a* et *b*) ou très longs. Les vaisseaux du bois ont en général un grand diamètre et le liber péri-médullaire est faiblement développé ou nul.

Le *G. mutabilis* (sec. *Gauridium*) possède les mêmes poils que les *Gaura* proprement dits, de rares fibres libériennes dans la tige, et des vaisseaux ligneux 3-4 fois moins larges.

Le *G. epilobioides* (sect. *Schizocarya*) est dépourvu de poils claviformes; ses longs poils aigus ont leurs parois très épaisses et verruqueuses. La jeune tige ne possède qu'un périoderme extralibérien, et son liber est dépourvu de fibres mécaniques; tandis qu'à un âge plus avancé, cette tige a perdu son parenchyme cortical qui a été remplacé par un périoderme endodermique, et de nombreuses fibres mécaniques se sont développées dans le liber (fig. 32). Fait curieux, il existe donc deux périodermes entre lesquels le péricycle se trouve enfermé.

Le *G. linifolia*, distingué génériquement sous le nom de *Stenosiphon*, est absolument glabre, son mésophylle très épais (200  $\mu$ ) est subcentrique comme celui des *G. epilobioides*, *mutabilis*, etc. Ses épidermes foliaires, vus de face, sont à cellules parfaitement polygonales (fig. 23). Mais ce sont là des caractères insuffisants qui sont loin de revêtir la dignité générique.

Il m'a été impossible de me procurer *Gaura heterandra* dont on a fait le type du genre *Heterogaura*, genre dont l'existence est mise en doute par Baillon.

Enfin le *Gongylocarpus rubricaulis*, plante herbacée du Mexique, qui possède le gynécée des *Gaura*, mais qui diffère de ces dernières par l'adhérence de l'ovaire, et conséquemment du fruit, avec le rameau qui le porte et la base du pétiole de la feuille axillante, n'est pas glabre comme l'affirme Baillon, car on rencontre sur les deux pages de la feuille, surtout sur les nervures, quelques petits poils arqués et verruqueux. L'épiderme de la tige possède une cuticule très épaisse; le parenchyme cortical, composé de 5-6 assises de cellules, parfois très allongées tangentiellement, a ses parois très collenchymateuses dans la moitié externe. Le péricycle est privé des filots mécaniques caractéristiques des autres genres; ses cellules sont irrégulières et inégalement

épaissies. Les aiguilles quadrangulaires des raphides du liber externe sont très épaisses et peu allongées (fig. 36). Le périderme est nul. Ce genre se trouve donc très bien caractérisé.

c. *Série des CIRCÉES.*

Cette série est caractérisée comme il suit : *Fleurs régulières, plus souvent irrégulières, 2-4-mères, à 2 étamines fertiles. Ovules 1-∞, descendants ou ascendants. Style simple; fruit sec; graines sans albumen.*

Les caractères distinctifs employés sont donc très instables, il n'y a guère de constant que l'absence d'albumen, car les deux étamines fertiles peuvent se réduire à une (genre *Lopezia*).

Baillon distingue quatre genres dans la série (*Circæa*, *Diplandra*, *Lopezia* et *Riesenbachia*). Je n'ai pu étudier que le premier et le troisième; les deux autres, monotypes, très rares en herbier, n'ont pu m'être communiqués.

Le genre *Circæa* est assez bien caractérisé par l'anatomie. Les épidermes sont onduleux (fig. 24); le supérieur est dépourvu de stomates (1); les poils sont de deux sortes : 1° des poils claviformes allongés; 2° des poils très longs et aigus. Le parenchyme cortical de la tige, puissamment développé, comprend jusqu'à 14 assises cellulaires, régulièrement disposées, les 2 externes étant peu collenchymatoïdes. Le péri-cycle renferme de rares fibres mécaniques; le péri-derme paraît nul et la moelle, dépourvue de lacune centrale.

Le genre *Lopezia*, dont les fleurs sont très irrégulières et monandres ou mieux à 1 seule étamine fertile, est aussi bien défini par l'anatomie que le précédent. Les poils claviformes paraissent faire défaut et l'appareil tégumentaire de la feuille et de la tige est abondamment représenté par de longs et robustes poils, à parois assez épaisses et verruqueuses, souvent enfoncés dans une saillie formée par les cellules épidermiques environnantes (*L. miniata*). L'épi-

(1) Sur les échantillons mis à ma disposition.

derme supérieur est aussi dépourvu de stomates; ses cellules, très grandes, sont lâchement onduleuses. Le parenchyme cortical de la tige n'est représenté que par 3-6 assises de cellules, à parois minces ou épaisses (*L. angustifolia*, *L. albiflora*, fig. 37). Le périderme est partout développé et la moelle est lacuneuse à son centre. Le liber périmédullaire est facile à distinguer.

## B. HALORAGACÉES.

*Des genres.* — L'étude de cette intéressante famille m'a fourni une preuve de plus en faveur de la détermination *anatomique* du genre. La plupart des anatomistes, mon regretté et cher maître, J. Vesque, en particulier, ont émis l'opinion qu'il était impossible de diagnostiquer le genre à l'aide des caractères anatomiques. J'ai déjà eu l'occasion de démontrer le contraire dans plusieurs travaux antérieurs, et l'on va voir immédiatement encore que les données tirées de l'étude de la tige ou du rhizome satisfont pleinement aux exigences de la systématique, quand il s'agit de genres parfaitement définis par l'organographie. Il ne saurait d'ailleurs en être autrement, si l'on pense que la création du genre est basée sur des caractères plus généraux que ceux appartenant à l'espèce, et qu'à côté des données génériques superficielles se placent toujours des caractères internes d'une égale valeur, tirés soit des tissus conjonctifs (formes et dimensions des cellules, épaississement de leurs parois, etc.), soit du bois (largeur des vaisseaux et du lumen des fibres, etc.), soit enfin de la présence de stomates sur les deux épidermes de la feuille ou sur l'un d'eux seulement, de la forme des poils (non de leur structure), etc., etc.

### Tableau déterminatif des genres.

#### a. Oursins dans la tige.

† Parenchyme cortical de la tige très lacuneux.

\* Cylindre central peu épais ne renfermant que des trachées.

1. Poils longs, 1-sér., non dilatés au niveau des cloisons .....

*Trapa.*

- 2. Poils nuls..... *Myriophyllum.*
- \* \* Cylindre central puissant avec vaisseaux ponctués.
  - 1. Poils nuls ou courts, paucicell., dilatés au niveau des cloisons..... *Serpicula.*
  - 2. Poils nuls. Fibres dans le liber de la tige... *Proserpinaca.*
- †† Parenchyme cortical non ou peu lacuneux.
  - \* Prosenchyme hypodermique et parench. cortical de la tige palissadique. Poils nuls..... *Loudonia.*
  - \* \* Prosench. et parench. palissad. nuls. Poils 1-sériés dilatés au niveau des cloisons, rarement nuls (feuilles linéaires)..... *Haloragis.*
  - \* \* \* Poils 2-3-sériés ou en massif, ou 1-cell..... *Gunnera.*
- b. Oursins nuls.
  - † Tige anormale. Parench. cortical non ou peu lacuneux ; poils 2-3-sériés ou 1-cell..... *Gunnera.*
  - †† Tige normale. Poils nuls. Parenchyme cortical très lacuneux ..... *Hippuris.*

Au début de ce mémoire, j'ai établi l'importance taxinomique de divers caractères anatomiques. Je crois encore utile d'y revenir pour montrer que tous les caractères retenus dans la confection du précédent tableau ont une valeur suffisante, dans le cas présent, pour permettre d'arriver à la détermination des genres.

Il est inutile, ce me semble, d'insister davantage sur la haute valeur des systèmes de cristallisation de l'oxalate de calcium, ainsi que sur la structure des poils. Mais il n'en est pas de même de l'existence des lacunes dans le parenchyme cortical de la tige ni du degré de développement du cylindre central. Ces deux caractères sont purement épharmoniques; ils sont le résultat de l'adaptation au milieu physique. Ils cesseront d'exister, objectera-t-on, dès que les causes qui peuvent les produire auront elles-mêmes disparu. Évidemment, si l'on se place exclusivement sur le terrain de l'expérience et que l'on n'envisage que l'action brutale du milieu, sans tenir compte des aptitudes physiologiques de la plante, l'objection sera fondée, et mes caractères n'auront aucune valeur sérieuse. Mais je ferai observer qu'un caractère, reconnu épharmonique, peut, malgré sa qualité, acquérir parfois une dignité taxinomique relative-

ment élevée, lorsqu'il relève en outre du régime normal de la plante. Chacun sait que les *Myriophyllum*, les *Trapa*, les *Serpicula*, etc., sont des plantes aquatiques et qu'on ne les rencontre jamais que dans l'eau. L'existence des lacunes est donc un caractère *constant* qui se trouve lié à deux facteurs : 1° le genre de vie de l'individu ; 2° le milieu aqueux. Voilà pourquoi j'attache à ce caractère une si grande importance. Il suffit d'ailleurs, pour en reconnaître la constance, d'examiner le plus grand nombre possible d'échantillons.

La réduction corrélative du cylindre central s'explique de la même façon que la présence des lacunes aérifères. Ces deux caractères existent presque toujours ensemble.

Je n'ai pas à m'occuper de ce qu'il adviendrait si l'on plaçait quelques-unes de ces Haloragacées aquatiques dans un milieu moins humide ou même tout à fait sec. Ce sont là des recherches de savants très délicates et fort curieuses, mais dont l'utilité *immédiate* en classification n'est pas généralement reconnue. En effet, pour arriver à expliquer l'action d'une cause déterminée sur les modifications histologiques, il importe tout d'abord d'isoler cette cause en supprimant autant que possible les autres. Cette manière de procéder est contraire à ce qui se passe dans la nature, où tous les facteurs ambiants sont concomitants et s'influencent mutuellement.

J'étudierai donc la plante telle qu'on la rencontre dans la nature, en concentrant surtout mon attention sur les individus recueillis dans les milieux variés où ils ont pu se développer normalement. C'est, je crois, le seul moyen rationnel de saisir le sens évolutif et la valeur taxinomique de chaque caractère interne.

La tige cannelée des *Loudonia* possède, dans ses parties saillantes et sous-jacentes à l'épiderme, des faisceaux de prosenchyme à éléments allongés (c. transversale) dans le sens du rayon et à parois épaisses (fig. 41). Sans nul doute, ces fibres proviennent de la différenciation de cellules du

parenchyme cortical, dont tous les éléments, moins l'endoderme, affectent la forme palissadique et sont riches en chlorophylle. Cette structure spéciale se rencontre, sans exception, chez *L. Behrii* Schl. et *L. aurea* Lindl. Comme le genre *Louðonia* ne comprend que 3 espèces, il est à présumer que la troisième, que je n'ai pas eue à ma disposition, possède les mêmes caractères.

En ce qui concerne le genre *Gunnera* (1), je tiens à dire tout d'abord que je doute fort qu'il appartienne à la famille. Ses caractères anatomiques l'en éloignent considérablement ; ils ne sont même pas constants entre eux, autant que j'en puisse juger par la comparaison que j'ai pu faire entre un échantillon frais (2) (*G. scabra*) provenant du Jardin botanique du Mans (Sarthe) et ceux qui m'ont été adressés du Muséum. L'échantillon frais appartient à une plante dont les feuilles sont de très grandes dimensions, très velues et à nervation palmée ; leur pétiole est de la grosseur du pouce. Les poils qui recouvrent cette feuille sont de trois sortes : 1° des poils 2-3-sér. (fig. 61) très onduleux et très nombreux, à parois minces ; 2° des poils en *écaille* (fig. 62) assez abondants sur la face inférieure des nervures ; 3° des poils en massif, multisériés, rougeâtres, courts, nombreux surtout sur le pétiole. Ce dernier organe présente une structure très curieuse (fig. 57 et 58) ; son appareil vasculaire se compose d'un grand nombre de cylindres centraux, à endoderme et péricycle propres. On sait que les feuilles des *Gunnera* sont appelées *radicales* parce qu'elles naissent directement sur le rhizome ; elles participent donc à la polystélie de ce dernier organe.

(1) Voir, 1° PH. VAN TIEGHEM et H. DOULIOT, *Sur la polystélie* (in *An. sc. natur.*, t. III ; 7<sup>e</sup> série).

2° REINKE, *Untersuchungen über die Morphologie der Vegetationsorgane von GUNNERA* (*Morphologische Abhandlungen*, 1873).

3° BERCKHOLTZ, *Beiträge zur Kenntniss des Morphologie und Anatomie von GUNNERA MANICATA* (*Bibliotheca botanica* de Cassel, n. 24 ; 1891). Il m'a été impossible de me procurer ce dernier travail.

(2) Dans cet échantillon, récolté le 10 février, le limbe foliaire n'était pas encore épanoui, mais le pétiole avait presque acquis toute sa longueur.

A ce sujet, qu'il me soit permis de rappeler les idées introduites dans la science par *MM. Van Tieghem et Douliot* (1) :

« Simples ou doubles, les faisceaux conducteurs peuvent affecter trois dispositions différentes. Ils peuvent être groupés en un cercle ou en plusieurs cercles concentriques autour de l'axe du membre considéré, unis tous ensemble par un conjonctif dont la région interne est la moelle, les portions intercalées aux faisceaux, les rayons médullaires et la région externe du péricycle, de manière à former un cylindre central entouré à son tour par l'écorce dont il est séparé par l'endoderme. Ils peuvent être groupés en plusieurs cercles autour d'autant d'axes diversement disposés, de manière à constituer tout autant de cylindres centraux distincts, ayant chacun sa moelle, ses rayons médullaires, son péricycle et son endoderme tous reliés et enveloppés par une écorce commune. Enfin, ils peuvent être isolés, non réunis en un cylindre central, individuellement enveloppés par un endoderme particulier et directement plongés dans la masse générale des corps qui ne se sépare pas alors en écorce et en conjonctif.

« Pour abrégé, appelons *stèle* l'ensemble de faisceaux conducteurs et de conjonctif qui compose un cylindre central ; nous dirons que la disposition de l'appareil conducteur est *monostélisque* dans le premier cas, *polystélisque* dans le second, *astélisque* dans le troisième. »

A cette feuille de *G. scabra* étaient joints deux échantillons, d'âges différents et également frais, étiquetés *rhizomes*. Il y a là certainement une erreur, étant donnée la structure de ces échantillons dont le système vasculaire répond à la structure primaire des racines, c'est-à-dire que des faisceaux ligneux centripètes alternent avec de petits massifs libériens (fig. 59 et 60) ; mais là s'arrête la comparaison, car la moelle, très développée, comprend, dans les parties

(1) VAN TIEGHEM et H. DOULIOT, *loc. cit.*, p. 275 et 276.

les plus âgées, de larges vaisseaux, à parois minces, lisses et assez nombreux. En coupe radiale, ces vaisseaux sont formés par de très larges et très longues cellules juxtaposées bout à bout et à parois transversales encore intactes. Il s'agit donc des racines de la plante en question, mais curieuses à faire connaître à cause de leurs vaisseaux médullaires fermés.

Les petites racines naissant sur les grosses ont leur appareil vasculaire constitué de la même façon que les premières, mais avec les vaisseaux médullaires en moins.

Les faisceaux ligneux radicaux comprennent de petites trachées externes, annelées ou spiralées, et de gros vaisseaux scalariformes dirigés vers la moelle.

Les nervures principales de la feuille, de même que celles des deux degrés suivants, sont polystéliques comme le pétiole; seulement le nombre des cylindres centraux s'y réduit considérablement, pour finir par un seul dans les petites nervures. Les vaisseaux de ces *stèles* sont réticulés, annelés ou spiralés.

De nombreux cristaux en oursins existent dans la feuille et la racine (?)

Le rhizome et la feuille de *G. chilensis* Poirét possèdent une polystélie en tous points comparable à celle de *G. scabra*, avec cette différence cependant que les stèles sont plus ou moins aplaties, voire même arquées, tandis que celles de *G. scabra* sont parfaitement circulaires. Les oursins sont aussi très abondants.

La tige de *G. monoïca* est *monostélique* et grêle. Son parenchyme cortical comprend 15-16 assises de cellules plus ou moins polygonales dans sa moitié externe et arrondies, avec méats dans l'autre moitié. Le cylindre central, difficile à analyser sur mon frêle échantillon, paraît comprendre, outre la couronne libéro-ligneuse régulière et continue, une seconde couronne enveloppée, discontinue en deux points diamétralement opposés, et à éléments libériens et

ligneux orientés comme ceux de la couronne externe ; au centre existe une moelle réduite et sclérifiée.

Le pétiole, vu en coupe transversale, présente un contour sensiblement triangulaire, et renferme un cylindre central de même forme, avec deux petits faisceaux latéro-supérieurs.

Au sujet des *G. magellanica* et *lobata*, MM. Van Tieghem et Douliot disent ce qui suit : « Le plus souvent, la stèle axile subit, au-dessus des cotylédons, d'abord une, puis deux et trois bipartitions et produit ainsi d'abord deux, puis trois et quatre stèles excentriques, disposées en un cercle unique dans l'écorce de la tige. Les choses peuvent rester ensuite indéfiniment à cet état et la tige adulte ne renferme que trois ou quatre stèles, circulaires ou plus ou moins aplaties en arcs (*G. magellanica*, *integrifolia*, *lobata*) (1). »

Mes échantillons du Muséum répondent au type *monostélisque*. Voici, dans ce cas, comment est constitué leur cylindre central :

Chez *G. magellanica* Lamk., le cylindre central comprend deux parties ; la plus importante, l'externe, affecte la forme d'un croissant dont les branches sont repliées brusquement en dedans à leur extrémité ; l'autre partie comprend une bande libéro-ligneuse dont les extrémités viennent s'appuyer, par leur liber, contre les coudes internes de la première, de telle sorte que l'ensemble a l'aspect d'un cylindre central unique, fermé extérieurement, mais plus ou moins arqué. La moelle est complètement sclérifiée, surtout dans la région de contact des deux faisceaux.

Chez *G. lobata* Hook, il existe une grande analogie de structure avec l'espèce précédente. On se fera une idée de la disposition du cylindre central en supposant un anneau suffisamment élastique sur l'un des points duquel on exerce une pression à l'aide du doigt, obligeant ainsi la portion pressée à faire hernie vers le centre (c. transversale).

(1) VAN TIEGHEM et H. DOULIOT, *loc. cit.*, p. 308.

Les oursins font absolument défaut chez ces trois dernières espèces.

Le pétiole de *G. magellanica* possède deux cylindres centraux principaux, placés horizontalement, et deux autres, beaucoup plus petits, *inférieurs*, logés dans des saillies longitudinales correspondantes du pétiole.

Celui de *G. lobata* est monostélique.

La nature des poils, la structure du pétiole et des rhizomes, la nervation des feuilles (fig. 55 et 56), sont si différentes de ce que j'ai rencontré chez les genres précédents, qu'il ne m'est réellement pas possible d'opérer aucun rapprochement du genre *Gunnera* avec les *Haloragacées*; il n'y a de commun que les oursins, mais ce caractère ne saurait primer ici sur la structure générale de la plante. Comme il m'est impossible en ce moment de dire à quelle famille les *Gunnera* appartiennent, je les maintiens provisoirement, à titre de sous-famille des *Haloragacées* (GUNNÉRÉES), en leur adjoignant le genre *Hipnuris* qui, lui, n'offre pas les mêmes anomalies internes, mais qui s'en rapproche par l'organisation de la fleur. Chez ce dernier, les oursins et les poils n'existent pas, et la tige présente dans son cylindre central une structure assez comparable à celle des *Myriophyllum* et des *Trapa*.

L'autre sous-famille, qui comprend les genres *Trapa*, *Haloragis*, *Loudonia*, *Meionectes*, *Myriophyllum*, *Serpicula* et *Proserpinaca*, portera le nom de HALORAGÉES, en raison de l'importance prépondérante du genre *Haloragis* sur tous les autres.

#### IV. — HISTOIRE DES GENRES.

A. ONOTHÉRACÉES. — Les relations organographiques et anatomiques qui unissent les *Ludwigia* aux *Onothera* sont si nombreuses que Baillon, en se basant exclusivement sur les premières, avait judicieusement placé le genre *Ludwigia* dans sa série des *Onothères*. Il n'était pas possible, en effet, de

mieux interpréter les données externes. Mais, hâtons-nous de le dire, ces données sont loin, au sujet de cette famille, de fournir un critérium satisfaisant et rationnel, car les organes dont on les a tirées ne possèdent aucune fixité. L'anatomie seule a nettement tranché la question en plaçant le genre *Ludwigia* au point de convergence ou de départ des deux familles. Si l'on examine attentivement les caractères morphologiques des plantes de ce genre, on les voit devenir presque graduellement conformes aux caractères distinctifs des autres genres. Le genre *Onothera* possède bien, lui aussi, de sérieux avantages, mais ceux-ci n'intéressent que la surface de la plante. Il n'est donc pas possible de substituer ce genre au précédent en qualité de groupe nodal. Le grand nombre de ses représentants, l'inconstance de leurs caractères morphologiques, tenus sans cesse en haleine par le milieu et une évolution persistante, le placent immédiatement à côté des *Ludwigia*; c'est lui qui est sorti le premier du groupe nodal et qui a donné naissance à tous les autres genres de la famille des *Onothéracées*. Par son ovaire multiovulé, il se rattache directement les *Epilobium*, *Zauschneria*, *Fuchsia* et *Hauya*, par sa fleur tétramère, diplostémone et son ovaire infère, il se rattache, indirectement, il est vrai, la série des *Gaura*, voire même celle des *Circées* (*Diplandra lopezioides*). Les caractères anatomiques fournis par la tige et la feuille rappellent, dans leurs grands traits, ceux des mêmes organes de tous les représentants de la famille.

Les *Epilobium* et les *Zauschneria* constituent une première branche de dérivation parfaitement individualisée par le bouquet de poils qui surmonte les graines. Les *Epilobium*, très rapprochés aussi des *Ludwigia* par le tube réceptaculaire du gynécée, viennent en première ligne à cause de la majorité des caractères tirés soit de l'appareil tégumentaire, soit des tissus de la feuille et de la tige. Ils sont suivis de très près, et en ligne directe, par les *Zauschneria* beaucoup moins nombreux et plus spécialisés.

La seconde série est ouverte par le genre *Fuchsia*, à la suite duquel il y a lieu de placer le petit genre *Hauya*. La fleur des *Fuchsia* renferme des caractères à la fois spéciaux et très variables, c'est pourquoi on a divisé le genre en trois sections (*Encliandra*, *Eufuchsia* et *Skinnera*). Néanmoins ses affinités avec les *Ludwigia* d'une part, et avec les *Onothera* d'autre part, sont attestées à la fois par ces mêmes caractères et ceux tirés de l'anatomie des tissus. Le parenchyme cortical de la tige peut devenir lacuneux comme chez la plupart des *Ludwigia*, ou se rapprocher de celui des *Onothera*. Les poils peuvent aussi être 1-sér. et 2-cell. comme chez les *Ludwigia*, ou devenir 1-cell. par réduction comme chez les *Onothera*. Ses affinités avec ce dernier genre sont en outre confirmées par le développement de l'appareil stomatique, le plan ligneux du bois secondaire de la tige, les poils, etc. Si à cela l'on ajoute l'importance prépondérante du genre sur son congénère, on comprendra facilement qu'il y a bien lieu de considérer les *Fuchsia* comme dérivés des *Onothera* les premiers de leur série, et aussi comme jouissant partiellement des mêmes caractères biologiques que certains *Ludwigia*.

Le genre *Hauya*, monotype, se rattache assez intimement au précédent : 1° par ses caractères floraux, ce qui avait fait dire à Baillon que les *Fuchsia* pouvaient être envisagés comme des *Hauya* à fruit charnu ; 2° par l'absence de stomates sur l'épiderme supérieur de la feuille, absence qui peut se manifester aussi chez certains *Fuchsia* ; 3° par l'existence de cellules scléreuses dans le liber de la tige ; cellules qui sont remplacées, chez quelques *Fuchsia*, par de véritables fibres. Mais les *Hauya* sont nettement distincts de ces derniers par les nombreux cristaux prismatiques dont la feuille et la tige sont pourvues. Il n'est pas possible d'admettre qu'un genre à évolution terminée et si faiblement représenté dans la nature, comme l'est le genre *Hauya*, puisse donner naissance à un autre genre, tel que le genre *Fuchsia*, si important à la fois par le nombre de ses repré-

sentants ainsi que par ses caractères organographiques et anatomiques. Les *Fuchsia* évoluent encore actuellement ; ils pourront, dans l'avenir, donner naissance à des individus qui, fourvoyés dans des adaptations très spéciales, s'en isoleront, pour constituer, à l'instar des *Hauya*, de nouvelles sections, peut-être même des genres, définitivement adaptés et conséquemment invariables.

Je place à côté de la série précédente celle des *Circées* dont je n'ai pu étudier que deux genres (*Circæa* et *Lopezia*). Les plantes de cette troisième série ont aussi l'épiderme supérieur ordinairement dépourvu de stomates. Leurs fleurs, souvent irrégulières, 1-2-andres, les individualisent assez nettement, mais malgré cela, leur rapprochement avec les *Onothera* est encore très évident. L'hermaphrodisme constant de la fleur, la tétramérie de l'ovaire et du périanthe de quelques représentants (*Diplandra lopeziioides*), les loges ovariennes multiovulées des *Lopezia*, sont autant de points de connexion de ces divers genres avec les *Onothera*. L'anatomie corrobore complètement aussi cette manière de voir.

La dernière série de dérivation est représentée par les *Gaurées*. Elle débute par le genre *Gaura* dont la fleur est aussi régulière que celle des *Onothera* et possède par ses diverses parties plusieurs autres points de ressemblance. Les *Gaura* ont, dans leurs organes végétatifs, des caractères histologiques, parfaitement comparables avec leurs homologues chez les *Onothera*. L'appareil tégumentaire, le développement des stomates, la structure essentielle de la tige, offrent sensiblement les mêmes analogies chez les deux genres. Un autre rapprochement de cette troisième série peut encore être fait avec les *Ludwigia*, malgré sa faible expression, c'est celui qui a trait au diamètre, parfois très grand (60  $\mu$ ) des vaisseaux du bois secondaire de certains *Gaura* (*G. parviflora*, *sinuata*, *epilobioides*, etc.), en comparaison de celui des mêmes vaisseaux de nombreux *Ludwigia*. Ce genre offre donc toutes les conditions requises pour

inaugurer la série, d'autant mieux qu'il est impossible de lui substituer les deux autres genres qui le suivent. Ces deux genres naissent séparément. L'un d'eux, le genre *Schizocarya*, se distingue par son double périderme de la tige et ses fibres libériennes (fig. 32). L'autre, le genre *Gongylocarpus*, ne possédant pas ces caractères, se reconnaît par la coalescence de l'ovaire avec le rameau qui le porte et le pétiole de la feuille axillante, ainsi que par les grosses aiguilles des raphides du liber de la tige.

B. HALORAGACÉES. — Les *Haloragis* ont été, sans nul doute, le point de départ de tous les représentants de la famille. Originaires de l'Asie, de l'Océanie et de l'île de Juan Fernandez, ils comptent une quarantaine d'espèces herbacées ou suffrutescentes, dont les aptitudes physiologiques variées, révélées par les caractères anatomiques, permettent des rapprochements assez intimes avec les représentants des autres genres. Baillon en avait fait le type de sa série des *Zénales* qui comprend en outre les genres *Meionectes*, *Lou-donia*, *Myriophyllum*, *Serpicula* et *Proserpinaca* (1), et dont les caractères organographiques sont les suivants : *Fleurs régulières, 2-4-mères, ♂ ou polygames, souvent petites. Style à branches distinctes, en même nombre que les loges ovariennes, auxquelles elles sont superposées. Ovules solitaires, descendants, à micropyle intérieur et supérieur. Fruit finalement sec, indéhiscent. Graines pourvues d'un albumen* (2).

Les stomates des *Haloragis*, en général très grands (30-40  $\mu$ ), répondent aux types *renonculacé* et *crucifère*. Leurs poils sont tous 1-sériés, et dilatés au niveau des cloisons; le mésophylle accuse une héliophilie variable, mais toujours franchement exprimée. Le parenchyme cortical de la tige est ordinairement dépourvu de lacunes, mais certaines espèces peuvent en posséder (*Goniocarpus mucronatus*, *cordiger*). Le cylindre central est puissamment développé et

(1) BAILLON, *Hist. des Pl.*, t. VI, p. 474.

(2) BAILLON, *loc. cit.*, p. 485.

presque toujours très vasculaire. Néanmoins il peut y avoir pénurie de vaisseaux et faible épaisseur du bois chez certaines espèces (*H. depressa*, *teucroides*, etc.). Comme on le voit, les principaux organes de la plante subissent, sous l'influence du milieu, des modifications anatomiques suffisamment nombreuses pour permettre aux espèces des autres genres de s'y amorcer. Cette amplitude de variations n'existe chez aucun de ces derniers. Ce n'est donc pas sans des raisons sérieuses que j'ai été amené à considérer aussi le genre *Haloragis* comme ayant été le premier issu des *Ludwigia*, et comme constituant le point de départ des *Haloragacées*.

Le genre *Loudonia* qui, d'après Baillon, n'aurait peut-être pas dû être séparé des *Haloragis* (1), à cause de leurs nombreux caractères organographiques communs, est nettement isolé par l'anatomie. En effet, il est le seul à posséder, dans la tige, des îlots hypodermiques de prosenchyme et un parenchyme cortical à cellules en palissades (fig. 41), son tissu ligneux, parfois très puissant, rappelle parfaitement celui de bon nombre d'*Haloragis*. Le péricycle renferme aussi de petits massifs de fibres mécaniques comme celui des *H. teucroides*, *Goniocarpus mucronatus*. Les affinités de ce genre avec le groupe nodal sont donc nettement exprimées.

Les genres *Serpicula* et *Proserpinaca* peuvent être placés dans une seule série de dérivation. Leurs stomates, de dimensions moyennes, répondant tous au type *renonculacé*, la grosseur de leurs oursins, l'assez grand développement du cylindre central de la tige, les dimensions respectivement égales des divers autres tissus de ce dernier organe, indiquent un rapprochement évident. L'organographie elle-même avait autorisé Baillon à placer ces deux genres dans la même série. Quant à leurs affinités avec le groupe nodal *Haloragis*, elles sont exprimées, mais avec une hygrophilie plus accentuée encore chez les *Proserpinaca* que chez les

(1) BAILLON, *loc. cit.*, p. 476.

*Serpicula*, par la structure de la tige et celle des poils (*Serpicula repens*).

Les *Proserpinaca* possèdent en outre quelques fibres mécaniques à la périphérie du liber de la tige.

Le genre *Myriophyllum*, quoique assez rapproché des genres dérivés précédents, ne saurait leur faire suite à cause : 1° de la structure du cylindre ligneux qui est très réduit et uniquement composé de trachées (fig. 40) ; 2° du très grand développement des lacunes ; 3° de l'exiguïté des cellules épidermiques de la tige. Le rapprochement de ce genre, qui comprend une quinzaine d'espèces, avec les *Haloragis* est déjà surabondamment prouvé morphologiquement, pour qu'il soit nécessaire de développer ici les caractères anatomiques qui le corroborent.

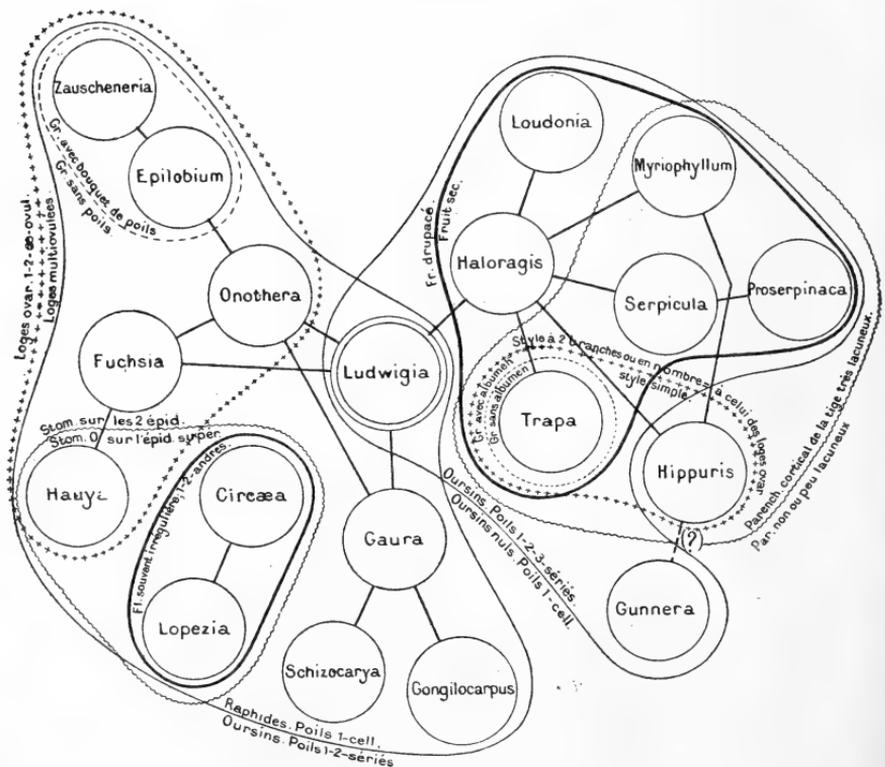
Le genre *Trapa* paraît assez nettement isolé par ses caractères internes et externes. Son fruit épineux, son style simple, ses graines dépourvues d'albumen, la grande épaisseur de son mésophylle, avec faisceau libéro-ligneux des nervures immergé, ses poils 1-sériés, longs, non dilatés au niveau des cloisons, lui impriment un cachet distinctif spécial. Malgré cela, les affinités du genre sont suffisamment attestées : 1° par la morphologie ; 2° les besoins de milieu ; 3° la structure du cylindre central ; 4° le faciès de tous les autres tissus (fig. 38, 39).

Le genre *Hippuris*, qui ne comprend qu'une ou deux espèces, peut être rapproché des *Haloragis* et des *Myriophyllum* en particulier par la structure de l'axe de ses rameaux aériens ; mais cette analogie est très faible en comparaison des caractères contraires. Absence complète de cristaux et de poils, longueur énorme des stomates (48  $\mu$ ), développement des lacunes immédiatement sous l'épiderme de la tige. Fleurs monandres, exceptionnellement 2-andres, style simple, ovaire 1-loculaire, aspect général de la fleur, sont autant de caractères qui éloignent le genre *Hippuris* des autres de la famille. On peut le rapprocher du genre

*Gunnera* par quelques données organographiques (1).

Il m'est difficile de rattacher le genre *Gunnera* à la famille des *Haloragacées*, autrement que par l'existence d'oursins dans la feuille et le rhizome. Mais je répète que ce caractère devient très secondaire en présence de l'ensemble des données organographiques et anatomiques. Les *Gunnera* ont quelques affinités par leur fleur avec les *Hippuris*, c'est pourquoi je les place à la suite de ces derniers. La place et le rang que j'ai assignés aux *Gunnera* dans la famille, ne sont pas définitifs, mais seulement provisoires.

Tableau résumant les principales affinités dans les deux familles.



(1) La tige des *Hippuris*, de même que celle des *Trapa*, *Haloragis*, *Myriophyllum*, est monostélique. Un parenchyme médullaire, ordinairement très réduit, existe chez presque tous les représentants de ces divers genres.

## Description morpho-histologique des genres.

## A. Onothéracées.

## 1. ONOTHERA (1) (100 espèces environ).

*Onothera* L., *Gen.*, n. 469. — J., *Gen.*, 319. — LAMK., *Ill.*, t. 279. — POIR., *Dict.*, IV, 550; *Suppl.*, IV, 141. — DC., *Prodr.*, III, 45. — SPACH, *Suite à Buff.*, IV, 353; in *Nouv. ann. Mus.*, IV (1835), 341. — ENDL., *Gen.*, n. 6115. — B. H., *Gen.*, 789, n. 8. — H. BN., in *Payer Fam. nat.*, 376; in *Hist. des Pl.*, VI, 458. — *Onagra* T., *Inst.*, 302, t. 156. — ADANS, *Fam. des Pl.*, II, 85 (incl. *Agassizia* Spach, *Onagra* Spach, *Baumannia* Spach, *Blennoderma* Spach, *Boisduvalia* Spach, *Calylopus* Spach, *Chamissonia* Link., *Chylisma* Spach, *Cratericarpium* Spach, *Godetia* Spach, *Hartmannia* Spach, *Holostigma* Spach, *Kneiffia* Spach, *Lavauxia* Spach, *Megapterium* Spach, *Meriolia* Rafin., *Pachylophus* Spach, *Sphærostigma* Endl., *Taraxia* Nutt., *Xylopleurum* Spach, *Gayophytum* A. Juss., *Clarkia* Pursh.).

*Morphologie.* — Plantes herbacées, annuelles ou vivaces, rarement suffrutescentes. Feuilles alternes, presque toujours entières. Fleurs ♂; sép. 4; pét. 4; étam. 8 sur 2 verticilles; anthères introrsées à filet libre; ovaire infère, 4-loc. ou 2-loc. (*Gayophytum*); style long et grêle; ovules anatropes; fruit capsulaire à déhiscence loculicide; ou s'ouvrant longitudinalement en 4 panneaux (*Gayophytum*), polysperme (*Euonothera*). Tube réceptaculaire plus court, stigmate dilaté en forme de disque; pétales non entiers (*O. ser-*

(1) M. le D<sup>r</sup> GILLOT, dans une intéressante communication [Le genre ONOTHERA : *Étymologie et classification* (In Bull. Soc. bot. de Fr., t. XL, p. 197; 1893)], a insisté sur l'opportunité de réformer l'orthographe latine du nom générique qui doit être écrit *Onothera* et non *OEnothera*, comme l'ont répété tous les auteurs, à l'imitation de LINNÉ.

Ce botaniste a, dans une bibliographie patiente, remonté jusqu'à THÉOPHRASTE, PAUL D'ÉGINE, DIOSCORIDE, GALIEN, etc., qui déjà parlaient d'une plante désignée sous le nom d'ὄναγρα, ὀνοθήρα, etc., en latin *onagra*, *onothera*. Tournefort et quelques auteurs ont adopté le nom d'*Onagra* qui a été traduit en français *Onagre* ou *Onagraire*. « La grande majorité des auteurs, nous dit M. le D<sup>r</sup> GILLOT, ont préféré le nom générique d'*OEnothera* sanctionné par l'autorité de LINNÉ, mais qui doit, à mon avis, être remplacé par la forme plus correcte, *Onothera*. » M. le D<sup>r</sup> SAINT-LAGER partage aussi cette opinion (Voy. D<sup>r</sup> SAINT-LAGER : *Les Anes et le Vin*; in Ann. Soc. bot. de Lyon, 1893).

La communication très documentée de M. le D<sup>r</sup> GILLOT est à lire en entier; elle donne, en effet, la conviction que le nom incorrect *OEnothera* doit être remplacé par celui d'*Onothera* qui seul est conforme aux textes ainsi qu'aux règles de la grammaire et de la lexicographie.

*rulata*). Réceptacle prolongé autour du fruit en ailes verticales, larges et épaisses (*O. missouriensis* et *macrocarpa*). Fruit ailé et sessile, tube réceptaculaire long et grêle; stigmate capité; tige très courte ou nulle (*O. ovata*, *Nuttallii*, *graciliflora*). Stigmate en outre 4-denté, anthères petites; fr. dilaté au sommet (*O. subulata*). Fruit souvent renflé en haut; stigm. profondément 4-lobé; gr. plongées dans des cavités distinctes du péricarpe (*O. tetraptera*, *rosea*). Réceptacle élevé au-dessus de l'ovaire en coupe infundibuliforme d'une hauteur égalant environ l'ovaire (*Boisduvalia*). Cette coupe est plus courte et moins atténuée inférieurement que chez les précédents (*Godetia*). Fleurs petites; stigm. capité; ovaire 4-locul., multiovulé, étroit et allongé, surmonté d'un prolongement très court ou nul (*Sphærostigma*). Graines devenant en outre mucilagineuses quand on les mouille (*Blennoderma*). Fr. linéaire-claviforme, obtus et pédicellé (*O. scapoidea* et *brevipes*).

Fl. rappelant, par leur organisation, celles des *Sphærostigma*; disque glanduleux à l'orifice supérieur du réceptacle; fr. 4-loc., réfractés à la maturité (*Eulobus*).

Fl. construites comme celles des *Onothera*, axillaires, petites, souvent rosées ou peu pédonculées, solitaires; réceptacle dépassant peu le sommet de l'ovaire; celui-ci est 2-loc.; fr. capsulaire à déhiscence longitudinale, s'opérant par 4 fentes. Graines lisses ou papilleuses. Herbes annuelles (*Gayophytum*).

Pétales unguiculés et souvent 3-lob.; réceptacle s'élevant peu au-dessus du fruit (*Clarkia*) ou prolongé en tube étroit et cylindrique (*Eucharidium*).

*Hab.* — Les deux Amériques, excepté *O. Tasmanica*, qui est originaire de Van-Diemen.

*Anatomie.* — Raphides ordinairement nombreux dans le mésophylle, le parenchyme cortical et assez souvent aussi le liber externe de la tige. Poils 1-cell., à contenu incolore; les uns claviformes, à paroi mince et lisse, très courts (48  $\mu$ ) (*Onothera*, *Meriolix*, *Godetia*, *Blennoderma*, *Gayophytum*,

*Eucharidium*) ou à tige 3-4 fois plus longue (*Hartmannia*, *Cratericarpium*, *Boisduvalia*, *Eulobus*, etc.); d'autres, ordinairement arqués, plus ou moins aigus, à paroi verruqueuse et plus épaisse, 4-5 fois plus longs que les premiers (*Onothera*, *Taraxia*, *Meriolix*, *Hartmannia*, *Godetia*, etc.) ou à paroi lisse (*Hartmannia*, *Boisduvalia*, etc.); les autres enfin, parfois très longs et grêles, à paroi lisse, mince ou épaisse (*Chylisma*, *Megapterium*, *Cratericarpium*, etc.), ou longs et larges (*Taraxia*, *Blenoderma*, etc.). Épidermes onduleux ou recticurvilignes, lisses, cellules grandes ou très grandes, le supérieur d'une épaisseur variant entre 10 et 30  $\mu$ ; l'inférieur entre 10 et 30  $\mu$ ; cuticules minces. Stomates sur les deux faces de la feuille, ordinairement nombreux, d'une longueur oscillant entre 25 et 40  $\mu$ , s'ouvrant au niveau épidermique, rarement exserts, entourés de 3 cellules (type *crucifère*), assez souvent de 4-5 (type *renonculacé*) et presque toujours dirigés dans le sens de la nervure médiane. Mésophylle très souvent bifacial, quelquefois subcentrique, d'épaisseur variable, comprenant 5-6 assises de cellules; parenchyme spongieux souvent creusé de petites lacunes. Chlorophylle abondamment répandue dans le parenchyme dense. Faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane bicollatéral, non immergé, à péri-cycle non mécanique, disposé en arc de cercle largement ouvert supérieurement. Parenchymes conjonctifs supérieur et inférieur clairs, à cellules plus ou moins irrégulières, parfois entièrement collenchymatoïdes ou seulement dans leur région hypodermique. Pétiole (base du limbe) creusé supérieurement d'une gouttière plus ou moins profonde, limitée par deux ailes dressées ou étalées, quelquefois décombantes, à contour inférieur plus ou moins sinusoïde. Faisceau libéro-ligneux principal simple et bicollatéral, arqué vers le haut; périderme non mécanique. Petits faisceaux latéro-supérieurs très souvent nuls; parenchyme cortical à cellules petites et collenchymatoïdes dans ses 2-3 assises externes, à cellules plus grandes, irrégulières, à parois

minces, non lacuneuses, dans ses autres parties. Hypoderme nul.

Épiderme de la tige à cuticule ordinairement mince, rarement épaisse (*Chylisma*, *Eulobus*, etc.), à cellules plus ou moins ovales, 2-3 fois plus longues que larges, peu épaisses (excepté *Blennoderma*, *Chylisma*, *Clarkia elegans*, *Gayophytum humile*). Parenchyme cortical non lacuneux (excepté *Sphærostigma tenuifolium*), comptant 3-5 assises de cellules, rarement davantage (12) (*Onothera macrocarpa*), ordinairement irrégulières et collenchymateuses dans la moitié externe, quelquefois entièrement, rarement de très grandes dimensions (*O. brevipes*). Assise endodermique composée de cellules plus larges que les autres. Péricycle renfermant des îlots de fibres mécaniques à section polygonale ou plus ou moins sinueuse. Ces fibres sont ordinairement peu épaisses (excepté *O. macrocarpa*, *Eulobus Californicus*, etc.) ou enfin nulles (*O. brevipes*). Périoderme issu du liber secondaire, pouvant provoquer de bonne heure l'exfoliation des tissus sus-jacents. Liber peu épais, souvent cristalligène, mais dépourvu de fibres mécaniques. Bois en général épais; fibres ligneuses à parois minces, disposées en séries rayonnantes; vaisseaux pourvus de ponctuations simples ou aréolées, à diaphragmes percés d'une seule et large ouverture circulaire ou ovale, d'un calibre faible, rarement 4-5 fois plus large. Rayons médullaires moniliformes, 1-sériés, à cellules 2-3 fois plus longues que larges (c. transvers.) ou rectangulaires et allongées dans le sens de l'axe de la tige (c. radiale). Parenchyme ligneux nul. Amas de liber péri-médullaire en contact avec le bois primaire. Moelle presque toujours résorbée, à cellules plus ou moins irrégulières et peu méatique dans les cellules persistantes.

2. ZAUSCHENERIA (1 espèce).

*Presl.*, II, 28, t. 52. — SPACH, in *Nouv. ann. Mus.*, IV, 405; *Suite à Buffon*, IV, 400. — ENDL., *Gen.*, n. 6122. — B. H., 788, n. 2. — H. BN., *Hist. des Pl.*, VI, 464.

*Morphologie.* — Espèce suffrutescente; feuilles alternes,

allongées, sessiles; fleurs axillaires et sessiles, jolies. Réceptacle dilaté en tube infundibuliforme et portant vers sa portion inférieure 8 glandes (4 ascendantes et 4 descendantes). Le reste comme dans le genre précédent (caractères généraux).

*Hab.* — Californie.

*Anatomie.* — Raphides nombreux dans la feuille, le parenchyme cortical et le liber externe de la tige. Poils nombreux sur les deux épidermes foliaires et la jeune tige, ainsi que sur les pédoncules floraux, 1-cellul.; les uns claviformes d'une longueur moyenne de 83  $\mu$ , à paroi mince et lisse; les autres très longs (500  $\mu$ ), aigus, à paroi mince et verruqueuse. Épidermes foliaires onduleux et lisses, d'une épaisseur de 13-16  $\mu$ , à cuticules minces et à cellules très grandes. Stomates sur les deux épidermes, d'une longueur maximum de 35  $\mu$ , s'ouvrant au niveau épidermique et entourés de 3-4 cellules (types précédents), plus petits que les cellules environnantes. Mésophylle bifacial, d'une épaisseur moyenne de 93  $\mu$ ; une seule assise de palissades remplissant environ le tiers du mésophylle; parenchyme spongieux lacuneux. Faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane non immergé, bicollatéral, quelquefois même concentrique, à périderme non sclérifié. Parenchymes supérieur et inférieur clairs, à cellules plus ou moins polygonales et à parois minces. Pétiole (?).

Épiderme de la tige d'une épaisseur moyenne de 16  $\mu$ , à cellules ovales tangentiellement, à cuticule épaisse; parenchyme cortical comprenant 3-4 assises de cellules irrégulières et très collenchymateuses. Fibres péricycliques en filots, à parois très épaisses. Ces divers tissus s'exfolient de bonne heure et sont remplacés par un périderme libérien, continu et clair. Liber cristalligène sans fibres mécaniques. Bois très vasculaire et puissamment développé; vaisseaux d'un diamètre moyen de 15  $\mu$ ; fibres ligneuses à parois de moyenne épaisseur. Rayons médullaires moniformes et 1-sériés. Liber périmédullaire bien développé (fig. 44).

Moelle en partie résorbée. Plan ligneux des *Onothera*.

3. *EPILOBIUM* (50 espèces environ).

L., *Gen.*, n. 471. — J., *Gen.*, 319. — GAERTN., *Fruct.*, I, 157, t. 31. — LAMK., *Dict.*, II, 373; *Supplém.*, II, 568; *Ill.*, t. 278. — DC., *Prodr.*, III, 40. — SPACH, in *Nouv. ann. Mus.*, IV, 403; *Suite à Buff.*, IV, 398. — ENDL., *Gen.*, n. 6121. — PAYER, *Organogr.*, 450, t. 94. — B. H. *Gen.*, 471. — H. BN., *Hist. des Pl.*, VI, 464. — HAUSSKNECHT, *Monogr. des Gattung Epilobium*, Iena, 1884. — P. PARMENTIER, *Rech. sur les Epil. de France*, in *Rev. génér. bot.*, t. VIII, p. 23; *Le Monde des plantes*; 1896. — D<sup>r</sup> GILLOT, *Rech. sur les Epil. de France (Analyse)*, in *Bull. Monde des Pl.*, 1896. — H. LÉVEILLÉ, *Les Onothéracées françaises (Genre Epilobium)*, in *Monde des Plantes*; 1896-97.

*Morphologie.* — Plantes herbacées ou suffrutescentes. Feuilles alternes ou opposées, entières ou faiblement dentées. Fleurs roses, blanches ou jaunes, régulières ou irrégulières, isostémones ou diplostémones, à pétales entiers, émarginés ou 2-lobés. Étamines dressées ou réfléchies-arquées; stigmates 4-fides ou entiers. Rhizome pérennant ou racines annuelles ou bisannuelles.

*Hab.* — Les deux continents.

*Anatomie.* — *a. Feuille.* — Poils simples, 1-cell., incolores, à parois minces, lisses ou légèrement verruqueuses, aigus ou claviformes, abondants ou n'existant que sur les nervures et les bords du limbe, ou nuls. Épidermes ordinairement onduleux, plus rarement subonduleux ou recticuligines; cuticules minces, lisses ou striées, stomates à cellules annexes, irrégulièrement disposées, en nombre variables, 3 à 6; plus petits que les cellules épidermiques, existant sur les deux épidermes, mais plus nombreux sur l'inférieur, s'ouvrant ordinairement au niveau épidermique, rarement inclus (*E.*<sup>3</sup> *Dodonæi*) ou exserts (*E. hirsutum*). Mésophylle bifacial, rarement homogène ou subcentrique, à lacunes nulles, renfermant toujours vers son milieu, rarement dans toute son épaisseur, des cellules à raphides. Nervure médiane à faisceau bicollatéral, non immergé, sans tissu mécanique, rattaché à l'épiderme supérieur par du parenchyme clair, fortement collenchymatoïde à la périphérie. Pétiole fréquemment nul; faisceau libéro-ligneux

principal bicollatéral, disposé en arc ouvert en haut, sans tissu mécanique, accompagné parfois de 2-4 petits faisceaux latéro-supérieurs. Parenchyme cortical clair, à cellules ordinairement arrondies et collenchymatoïdes à la périphérie ; plus grandes, de formes irrégulières et à parois minces dans sa moitié interne, renfermant souvent des raphides.

*b. Tige.* — Épiderme à cellules peu épaisses, allongées tangentiellement, rarement arrondies ; cuticule mince, lisse ou striée, avec ou sans poils (même structure). Parenchyme cortical ordinairement vert dans sa moitié externe, à grandes cellules, de formes irrégulières ou plus ou moins polygonales avec grand axe dirigé tangentiellement, à parois irrégulièrement épaissies, plus minces dans la moitié interne. Fibres mécaniques péricycliques, généralement très larges, à lumen petit, formant de petits et rares îlots. Périoderme mou, à cellules claires, issu du liber secondaire et en contact avec ce dernier tissu. Liber vert ou clair, composé exclusivement de tubes et de parenchyme, à éléments assez larges. Bois à rayons médullaires inégaux et inégalement espacés, nombreux, 1-sériés et moniliformes. Plan ligneux des *Onothera*. Moelle à larges cellules polygonales à parois minces, très délicates, disparaissant partiellement ou totalement, pour faire place à une lacune centrale.

4. HAUYA (1 espèce).

MOC et SESS., *Fl. mex. Icon. ined.*, ex DC., *Mém. Onagrar.*, 2, t. I; *Prodr.*, III, 36. — B. H. *Gen.*, 791, n. 11. — H. BN., *Hist. des Pl.*, VI, 466.

*Morphologie.* — Arbuste. Fleur se rapprochant de celle des *Onothères* à long tube réceptaculaire, peu dilaté vers le haut. Fruit capsulaire, ligneux et à déhiscence loculicide. Gynécée identique à celui des *Onothera*.

*Hab.* — Régions chaudes du Mexique.

*Anatomie.* — Raphides nombreux dans la feuille et la tige. Cristaux prismatiques, triangulaires, quadrangulaires ou à section plus ou moins polygonale, obliques, très nom-

breux dans la feuille et la tige. Certains de la feuille s'étendent d'un épiderme à l'autre (fig. 21). Poils claviformes nuls. Poils verruqueux aigus, 1-cell., d'une longueur moyenne de 200  $\mu$ , communs, mélangés à d'autres poils très longs (532  $\mu$ ), de structure identique, mais à paroi lisse. Épidermes masqués par l'appareil tégumentaire, recticurvilignes, d'une épaisseur variant entre 10-12  $\mu$ ; cuticule inférieure mince, la supérieure de moyenne épaisseur. Stomates nuls sur l'épiderme supérieur, d'une longueur maximum de 30  $\mu$ , nombreux, en général plus petits que les cellules environnantes, entourés de 4-5, rarement de 3 cellules. Mésophylle bifacial (fig. 50), d'une épaisseur de 84  $\mu$ , comprenant 5-6 assises, la supérieure transformée en palissades très longues et remplissant la moitié de l'épaisseur totale du mésophylle. Parenchyme spongieux peu lacuneux. Faisceau de la nervure médiane bicollatéral, non immergé, fortement recourbé en U, à liber très cristalligène; périodisme non sclérifié. Parenchymes conjonctifs supérieur et inférieur à petites cellules irrégulières et très collenchymatoïdes. Pétiole à contour très sinusoïde, ne renfermant qu'un seul faisceau bicollatéral. Parenchyme cortical comme celui de la nervure médiane.

Parenchyme cortical et péricycle de la tige exfoliés de bonne heure. Périoderme libérien puissamment développé, d'une couleur marron. à parois tangentielles épaissies, les rayonnantes restées minces. Liber très épais, très cristalligène et renfermant de nombreux scléréides (fig. 33). Bois puissant, très vasculaire. Vaisseaux d'un diamètre moyen de 42  $\mu$ , à ponctuations simples ou finement aréolées et à diaphragmes obliques percés d'une seule et large ouverture ovale. Plan ligneux des *Onothera*. Fibres ligneuses de moyenne épaisseur et à large lumen. Moelle non résorbée, à cellules arrondies, à parois assez épaisses, remplies, les unes d'une matière brun marron, les autres de cristaux. Méats petits.

## 5. FUCHSIA (40 espèces environ).

PLUM., *Gen.*, 14. — L., *Gen.*, n. 128. — J., *Gen.*, 320. — LAMK., *Dict.*, II, 564; *Suppl.*, II, 678; *Ill.*, t. 282. — DC., *Prodr.*, III, 36. — SPACH, *Suite à Buff.*, IV, 404. — ENDL., *Gen.*, n. 6125. — B. H., *Gen.*, 790, 1007, n. 10. — H. BN., in *Payer Fam. nat.*, 374 (incl. *Encliandra* Zucc., *Skinnera* Forst.); *Hist. des Pl.*, VI, 466.

*Morphologie.* — Arbustes, petits arbrisseaux ou plantes suffrutescentes, à feuilles entières ou dentées, ordinairement pétiolées, alternes, opposées ou verticillées. Fleurs élégantes, ♂ ou polygames (*Encliandra*), solitaires ou fasciculées, axillaires, rarement réunies en corymbes ou en grappes terminales, tétramères; sépales plus ou moins charnus et pétaloïdes; pétales tordus et sessiles, petits ou nuls (*Skinnera*); convolutés ou nuls (*Eufuchsia*), ou enfin étalés (*Encliandra*). Étamines exsertes (*Eufuchsia*) ou courtes (*Encliandra*). Fruit bacciforme et polysperme. Graines nombreuses, réniformes ou anguleuses, quelquefois petites (*Skinnera*). Tube réceptaculaire de forme variable.

*Hab.* — Mexique, Amérique méridionale, Nouvelle-Zélande.

*Anatomie.* — Raphides nombreux dans la feuille et la tige. Poils 1-cell., arqués et verruqueux, d'une longueur moyenne de 90  $\mu$ , excepté *F. corymbifera* où ils paraissent 1-sér., et 2-cell. (fig. 10), à paroi mince et finement verruqueuse. Poils claviformes, très rares, sur la face inférieure de la nervure médiane. Épidermes foliaires lisses, le supérieur recticurviligne, d'une épaisseur moyenne de 16-23  $\mu$ ; l'inférieur onduleux ou subonduleux, d'une épaisseur de 9-23  $\mu$ . Cuticules minces ou épaisses. Stomates parfois nuls sur l'épiderme supérieur, d'une longueur moyenne de 31  $\mu$ , plus petits que les cellules voisines et s'ouvrant au niveau épidermique (type *crucifère* prédominant). Mésophylle bifacial, rarement subcentrique. Parenchyme spongieux peu lacuneux. Faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane bicollatéral, non immergé, aplati ou en U très ouvert, dépourvu de périderme mécanique. Parenchymes conjonctif supérieur et inférieur à cellules irrégulières et collen-

chymatoïdes, surtout à la périphérie. Un seul faisceau libéro-ligneux bicollatéral dans le pétiole; contour de ce dernier parfois très sinusoïde. Parenchyme cortical à cellules petites et collenchymatoïdes dans ses 2-3 assises externes et à cellules plus grandes, irrégulières et à parois minces dans ses autres parties.

Épiderme de la tige à cuticule peu épaisse et à cellules allongées tangentiellement. Parenchyme cortical souvent lacuneux dans ses deux tiers internes, renfermant parfois d'énormes cellules à raphides à parois épaisses (*F. corymbifera*), ou entièrement collenchymateux. Péricycle muni d'îlots de larges fibres mécaniques très allongées (*C. radiale*). Périoderme sous-jacent clair ou brun marron, à parois tangentielles épaissies. Liber externe puissant et clair, renfermant quelquefois des fibres mécaniques éparses. Bois très vasculaire, à vaisseaux parfois très larges. Liber pérимédullaire parfaitement distinct. Moelle en partie résorbée ou intacte (*F. lycioides*). Plan ligneux des *Onothera*.

6. GAURA (20 espèces environ).

L., *Gen.*, n. 470. — J., *Gen.*, 319. — GAERTN., *Fruct.*, II, 205, t. 127. — LAMK., *Dict.*, II, 614; *Suppl.*, II, 711; *Ill.*, t. 281. — DC., *Prodr.*, III, 44. — SPACH, in *Nouv. ann. Mus.*, IV, 375; *Suite à Buff.*, IV, 381. — ENDL., n. 6131. — B. H., *Gen.*, 792, n. 16. — H. BN., in *Payer Fam. nat.*, 374; in *Adansonia*, XII, 36; *Hist. des Pl.*, VI, 468.

*Morphologie.* — Plantes herbacées, annuelles ou vivaces. Feuilles alternes, entières, très largement denticulées. Fleurs blanches ou rosées, diplostémones, solitaires ou glomérulées, à inflorescences en grappes ou en épis, simples ou ramifiés, à axes grêles; tétramères ou 3-mères, ♂, portées par un réceptacle prolongé au-dessus de l'ovaire en goulot étroit, rectiligne ou évasé; 4 sépales valvaires, souvent caducs; 4 pétales sessiles, à préfloraison imbriquée ou tordue. Étamines à filets libres, dilatés à la base en forme de saillie squamiforme plus ou moins accentuée. Anthère 2-loc.; ovaire infère, 4-loc., parois des loges complètes ou incomplètes. Stigmate 4-lob.; ovules au nombre de 1-2 dans

chaque loge, anatropes. Fruit sec, 4-loc., ligneux à la maturité, portant 4 saillies longitudinales, alternant avec les loges. Graines albuminées.

Lobes stigmatiques étroits et allongés (sect. *Gauridium*).

Squames hypostaminales très petites ou nulles. Cloisons ovariennes incomplètes (sect. *Stenosiphon*).

*Hab.* — Régions occidentales et chaudes de l'Amérique septentrionale.

*Anatomie.* — Raphides nombreux dans la feuille et la tige. Poils nombreux ou nuls, 1-cell., les uns claviformes, longs de 100  $\mu$  environ, les autres aigus, paroi lisse et mince, très courts (80  $\mu$ ) ou très longs (550  $\mu$ ). Épidermes à cellules reticulovilignes, le supérieur épais de 20-33  $\mu$ ; l'inférieur, de 14-30  $\mu$ . Cuticules minces ou épaisses. Stomates sur les deux épidermes, longs de 30-35  $\mu$ , plus petits que les cellules voisines, inclus ou s'ouvrant au niveau épidermique. Mésophylle bifacial ou subcentrique, d'épaisseur très variable (65-200  $\mu$ ). Parenchyme spongieux, non ou peu lacuneux. Faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane bicollatéral et non immergé, très aplati ou largement ouvert en U. Périderme non mécanique; parenchymes conjonctifs supérieur et inférieur à cellules irrégulières, souvent grandes, à parois très collenchymaloïdes dans la moitié externe surtout, et minces dans l'autre moitié. Pétiole (quand il existe) creusé supérieurement d'une gouttière limitée latéralement par deux ailes courtes diversement dirigées. Parenchyme cortical comme dans nervure médiane; un seul faisceau libéro-ligneux bicollatéral.

Épiderme de la tige à cellules oblongues tangentiellement; quelquefois écrasées (*G. parviflora*), à cuticule plus ou moins épaisse. Parenchyme cortical comprenant 4-6 assises, régulières ou non, de cellules collenchymateuses à la périphérie, plus hautes et à parois plus minces dans la moitié interne. Péricycle renfermant des paquets de fibres mécaniques; périderme développé ou non. Bois puissant, très vasculaire, à vaisseaux tantôt de faible dia-

mètre (33  $\mu$ ), tantôt à diamètre très large (53  $\mu$ ). Fibres ligneuses en séries rayonnantes, à parois minces ou épaisses. Moelle résorbée ou non (*Stenosiphon*). Plan ligneux des *Onothera*.

7. SCHIZOCARYA (genre nouveau).

Ces plantes ne diffèrent des *Gaura* proprement dits que par leur fruit qui s'ouvre supérieurement par 3-4 fentes.

*Anatomie* (1). — Raphides nombreux dans la feuille et la tige. Poils longs (330  $\mu$ ) très nombreux sur les deux épidermes foliaires et la jeune tige, 1-cell., paroi épaisse et verruqueuse. Épidermes à cellules recticurvilignes et lisses, d'une épaisseur moyenne de 32  $\mu$ ; cuticules épaisses. Stomates sur les deux épidermes, d'une longueur maximum de 36  $\mu$ ; plus petits que les cellules voisines, s'ouvrant au niveau épidermique et entourés de 3-4 cellules. Mésophylle subcentrique, d'une épaisseur moyenne de 233  $\mu$ , un peu lacuneux dans sa région médiane. Faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane bicollatéral, non immergé et enveloppé d'un périderme non mécanique. Pétiole (?).

*Tige. 1° Jeune.* — Cuticule épaisse; cellules épidermiques irrégulières ou plus ou moins écrasées; hypoderme très collenchymateux; les deux assises suivantes du parenchyme cortical à parois minces et chlorophylliennes. Endoderme à cellules plus grandes et à parois assez épaisses. Péricycle pourvu de paquets de fibres mécaniques. Bois sous-jacent peu développé. Liber sans fibres mécaniques.

*2° Plus âgée* (fig. 32). — Épiderme et parenchyme cortical exfoliés, remplacés par un premier *périderme d'origine endodermique*. Puis péricycle comme dans jeune tige. *Second périderme d'origine libérienne*. Liber renfermant des fibres mécaniques. Bois très vasculaire. Gros vaisseaux (53  $\mu$ ). Moelle plus ou moins résorbée.

(1) Caractères tirés du *Gaura epilobioides* H. B. K. dont on avait fait le type de la section *Schizocarya* (Échantillons du Muséum de Paris).

## 8. GONGYLOCARPUS (1 espèce).

*Morphologie.* — Plante herbacée à tige rougeâtre. Feuilles pétiolées, ovales-lancéolées, dentées et alternes. Gynécée identique à celui des *Gaura*. Ovaire infère adné avec le rameau qui le porte et la base du pétiole de la feuille axillante. Fruit turbiné, déformé et subdrupacé. (SEC. BAILLON.)

*Hab.* — Mexique.

*Anatomie.* — Raphides nombreuses dans la feuille et la tige, celles du liber à aiguilles très grosses (1). Poils d'une seule sorte, rares, sur les deux épidermes, 1-cell., arqués, verruqueux, d'une longueur moyenne de 116  $\mu$ . Épidermes lisses, le supérieur recticurviligne, épais de 21  $\mu$ ; l'inférieur subonduleux d'une épaisseur de 15  $\mu$ . Cuticules minces ou d'épaisseur moyenne. Stomates sur les deux épidermes, d'une longueur maximum de 36  $\mu$ , plus petits que les cellules voisines, s'ouvrant au niveau épidermique et entourés ordinairement de 3 cellules (type *crucifère*). Mésophylle bifacial, d'une épaisseur moyenne de 60  $\mu$ , comprenant 4-6 assises de cellules, la supérieure transformée en palissades très larges, remplissant la moitié du mésophylle; parenchyme spongieux peu lacuneux. Faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane bicollatéral, non immergé, enveloppé d'un périderme non mécanique. Parenchymes conjonctifs supérieur et inférieur à cellules irrégulières, parois minces, excepté dans les 2-3 assises externes qui sont collenchymatoïdes. Pétiole ne comprenant qu'un seul faisceau libéro-ligneux bicollatéral; ses autres caractères répondent à ceux de la nervure médiane.

Épiderme de la tige à cellules plus ou moins rectangulaires vues en coupe transversale, à cuticule épaisse (fig. 36). Parenchyme cortical composé de 5-6 assises de cellules inégales et irrégulières, parfois très grandes, ordinairement à

(1) Vues à un fort grossissement ( $\frac{500}{1}$ ), ces aiguilles paraissent formées par le groupement longitudinal de plusieurs aiguilles très fines.

parois fortement collenchymateuses. Péricycle dépourvu d'îlots mécaniques, à cellules irrégulières et à parois plus ou moins sclérifiées. Périoderme non développé. Bois puissant ; vaisseaux assez nombreux, 4-5 fois plus larges que les fibres ligneuses. Moelle lacuneuse à son centre.

9. CIRCÆA (6 espèces environ).

T. *Inst.*, 301, t. 155. — L., *Gen.*, n. 24. — GAERTN., *Fruct.*, I, 114, t. 24. — SCHKUHR, *Handb.*, t. 2. — DC., *Prodr.*, III, 63. — ENDL., *Gen.*, n. 6130. — H. BN., in *Payer Fam. nat.*, 375; in *Adansonia*, XII, 24; *Hist. des Pl.*, VI, 470.

*Morphologie.* — Herbes vivaces, peu ramifiées. Feuilles opposées, plus ou moins dentées et pétiolées. Fleurs petites, blanches ou rosées, pourvues ou non de bractées. Inflorescence en grappes simples ou ramifiées. Sépales 2, pét. 2, alternes avec les précédents, insérés sur un réceptacle prolongé en un tube court. Étamines 2, oppositisépales ; anth. 2-locul., avec filet libre. Ovaire 2-loc., oppositisépales. Stigmate 2-lob. et capité. Ovules 1-2, plus ou moins complètement anatropes, dans chaque loge. Fruits munis de poils crochus, 1-2-loc., courts et coriaces.

*Hab.* — Régions froides et tempérées de l'Europe, de l'Amérique septentrionale et de l'Asie.

*Anatomie.* — Raphides dans la feuille et la tige. Poils 1-cell., de deux sortes, les uns claviformes, à parois minces et lisses, d'une longueur de 166  $\mu$  ; les autres plus longs et aigus, parois lisses et minces. Épidermes (fig. 24) onduleux et lisses, le supérieur épais de 16-22  $\mu$ , l'inférieur de 10-15  $\mu$ . Cuticules minces. Stomates ordinairement nuls sur l'épiderme supérieur, d'une longueur maximum de 32  $\mu$ . Mésophylle bifacial, composé de 4-5 assises de cellules, la supérieure transformée en palissades qui remplissent environ la moitié du mésophylle. Parenchyme spongieux peu lacuneux. Faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane bicollatéral, non immergé, enveloppé d'un péricycle non mécanique. Parenchyme conjonctif supérieur à cellules plus ou moins arrondies et collenchymatoïdes ; l'inférieur à cellules plus

ou moins polygonales et à parois minces. Pétiole renfermant un faisceau bicollatéral en U très ouvert; faisceaux latéro-supérieurs au nombre de 2 ou nuls. Parenchyme cortical à cellules plus ou moins polygonales et parfois grandes, à parois peu épaisses.

Épiderme de la tige formé de petites cellules, 1-2 fois plus longues que larges, recouvertes d'une cuticule mince. Parenchyme cortical comprenant 10-13 assises de cellules, les 2 assises périphériques collenchymateuses. Péricycle renfermant quelques petits amas de fibres mécaniques. Péricycle ordinairement non développé. Liber ordinaire. Bois souvent très vasculaire, à vaisseaux 3-4 fois plus larges que les fibres, à parois percées de punctuations simples. Moelle non lacuneuse, à cellules plus ou moins arrondies.

10. LOPEZIA (8 espèces environ).

CAV., *Icon.*, I, 12, t. 18. — J., in *Ann. Mus.*, II, 317, t. 30, fig. 30. — DC., *Prodr.*, III, 62. — SPACH, *Suite à Buff.*, IV, 414. — ENDL., *Gen.*, n. 6129. — B. H. *Gen.*, 794, n. 13. — H. BN., in *Payer Fam. nat.*, 395; in *Adansonia*, XII, 37; in *Hist. des Pl.*, VI, 471.

*Morphologie.* — Plantes herbacées; feuilles alternes ou opposées, accompagnées de très petites écailles stipuliformes et caduques. Fleurs irrégulières, réunies en grappes à l'extrémité des rameaux. Sép. 4; pét. 4, alternes et dissemblables, ou 5 pét. avec 2 staminodes. Étam. postérieure seule fertile. Ovaire 4-loc., chaque loge multiovulée. Fruit capsulaire, 4-valv., à déhiscence loculicide. Graines s'unissant ordinairement 2 à 2 en une masse conique.

*Hab.* — Amérique du Nord.

*Anatomie.* — Raphides dans la feuille et la tige. Poils 1-cell., longs (250  $\mu$ ), à parois assez épaisses et verruqueuses, nombreux sur les deux épidermes. Épidermes foliaires lisses, le supérieur lâchement onduleux, d'une épaisseur moyenne de 20-26  $\mu$ ; l'inférieur très onduleux, épais de 13-15  $\mu$ . Cuticules épidermiques minces ou de moyenne épaisseur. Stomates nuls (?) sur l'épiderme supérieur, d'une longueur maximum de 36  $\mu$ , plus petits que les

cellules environnantes, s'ouvrant au niveau épidermique et entourés de 3-4 cellules. Mésophylle bifacial, composé de 4-6 assises, la supérieure transformée en palissades parfois très longues et pouvant remplir les  $\frac{2}{3}$  du mésophylle. Parenchyme spongieux non ou peu lacuneux. Faisceau de la nervure médiane bicollatéral, arqué vers le haut et enveloppé d'un périderme non mécanique. Parenchymes conjonctifs supérieur et inférieur à cellules irrégulières, ordinairement à parois minces et claires. Pétiole ne renfermant qu'un seul faisceau libéro-ligneux bicollatéral, enveloppé d'un parenchyme cortical identique au parenchyme inférieur de la nervure médiane.

Épiderme de la tige à cellules ovales (c. transv.), recouvert d'une cuticule mince. Parenchyme cortical comprenant 3-5 assises de cellules irrégulières, à parois ordinairement très collenchymateuses (fig. 37). Péricycle renfermant des paquets de larges fibres mécaniques, à parois épaisses, ou à cellules sclérifiées très irrégulièrement (*L. miniata*). Périoderme sous-jacent parfaitement développé. Liber externe clair et d'épaisseur variable. Bois puissant, peu ou très vasculaire. Vaisseaux à diamètre variable (22-55  $\mu$ ). Moelle en partie résorbée vers le centre avec îlots de liber périmedullaire.

#### 11. LUDWIGIA (40 espèces environ).

L., *Gen.*, n. 153. — J., *Gen.*, 319. — DESRX., in *Lamk. Dict.*, III, 613; *Supplém.*, III, 514; *Ill.*, t. 77. — GAERTN., *Fruct.*, I, 158, t. 51. — DC., *Prodr.*, III, 58. — SPACH, *Suite à Buff.*, IV, 340. — ENDL., *Gen.*, n. 6140. — B. H., *Gen.*, 788, n. 4. — H. BN., *Hist. des Pl.*, VI, 462. — *Nematopyxis* Miq., *Fl. ind. bat.*, I, p. 1, 630. — *Isnardia* L., *Gen.*, n. 156. — GAERTN., *Fruct.*, I, 158, t. 31. — LAMK., *Dict.*, III, 313. — *Dantia* Pet., *Gen.*, 49, t. 49 (1710). — H. BN., *Hist. des Pl.*, n. 3, p. 463, divise le genre en trois sections : 1° *Ludwigiaria* DC., nec L., 2° *Dantia* Pet., 3° *Jussiaea* L.

*Morphologie.* — Herbes vivaces ou annuelles, en général aquatiques, rarement frutescentes à la base. Feuilles alternes ou opposées, munies de stipules peu développées. Fleurs presque toujours axillaires, accompagnées ou non d'un bour-

geon qui leur est superposé. Tube réceptaculaire non prolongé au-dessus de l'ovaire, muni, à son sommet, d'une couronne de glandes épigynes et de verticilles floraux; 4-5, rarement 3-6 parties dans la fleur. Sépales valvaires; pétales plus ou moins développés, pouvant même manquer, au nombre de 4, petits (*Ludwigia palustris*). Étamines souvent en nombre double des sépales; au nombre de 4, épigynes, avec 1-2 autres supplémentaires (*L. palustris*). Étam. oppositipétales nulles ou représentées seulement par leurs filets (*Ludwigia* vrais). Pollen à grains réunis par 4, chacun présentant trois ombilics ronds (*Jussiaea*). Fruit poricide ou septicide.

« Çà et là, des étamines oppositipétales, au nombre de 1 à 3, s'observent dans les fleurs 3-mères d'une curieuse plante du Sénégal que DC. a nommée *Priourea*. » (Sec. BAILLON.)

*Anatomie.* — Raphides et oursins dans la feuille et la tige. Les oursins peuvent être petits (*Jussiaea repens*) ou gros (*J. suffruticosa*). Cristaux prismatiques dans le liber de quelques espèces (*J. suffruticosa*). Poils 1-cell., de longueur moyenne, assez rares, identiques à ceux des *Onothérées*. Poils 1-sériés, 2-3-cell., comme chez les *Haloragacées*, mais non dilatés au niveau des cloisons, et souvent robustes (fig. 8, 11, 12, 13). Épidermes foliaires recticurvilignes ou subonduleux, ordinairement à cellules petites, d'épaisseur variable. Cuticules minces. Cellules de l'épiderme supérieur parfois dilatées comme chez *Trapa natans* (*J. repens*). Stomates sur les deux épidermes, d'une longueur oscillant entre 24 et 38  $\mu$ , plus petits que les cellules environnantes, et répondant aux types *crucifère* et *renonculacé*. Mésophylle bifacial, rarement homogène, sans palissades (*L. alternifolia*), d'une épaisseur oscillant entre 60 et 100  $\mu$  (fig. 52). Parenchyme spongieux dépourvu de grandes lacunes. Faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane bicollatéral, disposé en U ou très étalé horizontalement. Péricarpe ordinairement dépourvu de fibres, rarement mécanique (*L. sphærocarpa*). Parenchymes supé-

rieur et inférieur à cellules fréquemment irrégulières et collenchymatoïdes. Pétiole ne renfermant ordinairement qu'un seul faisceau libéro-ligneux principal et bicollatéral, avec périderme à parois minces, rarement fibreux (*J. suffruticosa*); quelquefois deux faisceaux latéro-supérieurs (*L. palustris*).

Épiderme de la tige à cellules d'inégale épaisseur, plus petites chez les espèces franchement aquatiques que chez les autres. Parenchyme cortical lacuneux (fig. 34 et 35) ou non (*L. alternifolia*), ordinairement très puissant et cristalligène. Péricycle pourvu de rares et petits îlots de fibres mécaniques généralement à section très large. Périderme presque toujours nul (excepté *L. parviflora*, *alternifolia*). Liber externe souvent peu puissant et toujours cristalligène, sans fibres mécaniques. Bois répondant, par sa structure, tantôt à celui des *Onothérées* (*Ludwigia* terrestres), tantôt à celui des *Haloragacées* (*Ludwigia* aquatiques). Liber pérимédullaire parfaitement développé (fig. 43, 46). Moelle ordinairement intacte, parfois lacuneuse (*J. suffruticosa*).

## B. Haloragacées.

### 1. HALORAGIS (40 espèces environ).

FORST., *Char. gen.*, 61, t. 31. — POIRET, *Dict.*, VIII, 854. — LHÉR., *Stirp.*, t. 82. — DC., *Prodr.*, III, 66. — ENDL., *Atakt.*, t. 15; *Gen.*, n. 6138. — B. H., *Gen.*, 674, n. 2. — H. BN., in *Payer Fam. nat.*, 376; in *Adansonia*, XII, 22; *Hist. des Pl.*, t. VI, 474. — *Cercodia* MUFF., in *Comm. Gætt.*, III (1780), 1, t. I. — GAERTN., *Fruct.*, I, 164, t. 32. — *Cercodea* Lamk., *Ill.*, t. 319. — *Gonocarpus* Thunb., *Fl. jap.*, 5, t. 15. — GAERTN. F., *Fruct.*, 250, t. 25. — *Gonatocarpus* W., *Spec.*, I, 690. — *Gonjocarpus* Kæn., in *Ann. bot.*, I, 546, t. 12, fig. 5 et 6. — *Gonicarpus* DC., *Prodr.*, III, 67.

*Morphologie.* — Plantes herbacées ou suffrutescents. Feuilles de forme et de dimensions variables, opposées ou plus souvent alternes, surtout vers le haut de la plante; entières, dentées ou pinnatifides, munies de deux petites stipules caduques. Fl. petites, jaunes, verdâtres ou rougeâtres, axillaires à un certain niveau, ou terminales formant alors une inflorescence en grappe ou en épi; à pédicelles courts et souvent pendants ou nuls; tétramères, ordinairement po-

lygames, rarement ♂. Réceptacle de ces dernières en forme de sac muni de 4-8 angles, surmonté de 4 sép. et de 4 pét. alternes. Étam. 8, épigynes, sur deux verticilles; filets grêles, anthères basifixes, allongées, à déhiscence en fente latérale. Ovaire infère, 4-rarement 2-loc., parfois 1-loc. par disparition plus ou moins complète des cloisons. Styles 4-2, courts; stigmates plumeux ou papilleux. Un ovule anatrope et descendant dans chaque loge. Fruit anguleux ou ailé, plus ou moins pyramidal, drupacé au début et sec à la maturité. Graine albuminée; embryon axile; cotylédons très petits.

*Hab.* — Asie, Océanie, île de Juan Fernandez.

*Anatomie.* — Oursins dans la feuille, le parenchyme cortical de la tige, parfois aussi dans la moelle (*Goniocarpus mucronatus*). Poils 1-sér., aigus, parfois très épaisses, dilatés au niveau des cloisons, 2-3-cell., à contenu incolore (fig. 15, 16). Épidermes recticurvilignes et lisses, cellules grandes, le supérieur d'une épaisseur variant entre 17 et 34  $\mu$ ; l'inférieur, entre 11 et 25  $\mu$ . Stomates sur les deux faces de la feuille, parfois rares sur l'inférieure, dirigés ordinairement tous dans le même sens que la feuille, d'une longueur de 30-42  $\mu$ , entourés ordinairement de 3 cellules (fig. 25) ou plus rarement entourés de 4 cellules irrégulièrement disposées et répondant au type *renonculacé*. Mésophylle bifacial, parfois subcentrique (*Goniocarpus cordiger*); palissades bien développées, remplissant  $\frac{1}{3} - \frac{1}{2}$  du mésophylle. Parenchyme spongieux lacuneux ou non. Faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane non immergé, dépourvu de périderme mécanique, à bois composé uniquement de trachées, surmonté d'un parenchyme brun marron de nature libérienne. Pétiole inconstant, renfermant un faisceau libéro-ligneux bicollatéral et 1-2 paires de faisceaux latéro-supérieurs, tous dépourvus d'arc mécanique extra-libérien. Parenchyme cortical ordinairement collenchymatoïde, parfois franchement collenchymateux dans les angles, non lacuneux.

Épiderme de la tige à cellules souvent épaisses, rectan-

gulaires ou ovales, à cuticule souvent très épaisse (*H. depressa*, fig. 31). Parenchyme cortical comprenant 4-8 assises de cellules allongées tangentiellement (c. transvers.), méatique, plus rarement lacuneux (*Gonioc. mucronatus*); dépourvu de fibres ou de cellules mécaniques (excepté *H. depressa*); endoderme très distinct. Pérycyle formé par 1, rarement 2 assises de cellules, dont quelques-unes sont fréquemment transformées en fibres. Liber composé exclusivement de parenchyme et de tube cribreux. Couronne ligneuse épaisse, comprenant des fibres ligneuses et des vaisseaux; ceux-ci disposés sans ordre apparent, d'un calibre faible, à parois munies de ponctuations aréolées, quelquefois très allongées transversalement, à diaphragmes percés d'une seule et large ouverture. Fibres disposées en séries rayonnantes, parois épaisses et lisses, rarement ponctuées en forme de trachéides (*Gonioc. cordiger*). Parenchyme ligneux nul. Rayons médullaires inégaux, mais en général embrassant toute l'épaisseur du cylindre, ne comprenant qu'une seule file de cellules, plus ou moins moniliformes et à contenu brun marron, non cristalligènes. Moelle lacuneuse ou non, à cellules ovales, arrondies ou plus ou moins polygonales et méatiques. Liber périmédullaire formant quelques petits massifs contigus au bois primaire (fig. 45).

### 2. MEIONECTES (1 espèce).

R. BR., in *Flind. Voy. App.*, II, 550. — ENDL., *Gen.*, 1197. — B. H., *Gen.*, 675, n. 3. — H. BN., in *Adansonia*, XII, 34; *Hist. des Pl.*, t. VI, 476.

« Sont des *Haloragis* construits sur le type 2<sup>3</sup>, c'est-à-dire à 2 sép., 2 pét., 2 verticilles de 2 étam., et un ovaire à 2 loges 1-ovul. Plante herbacée et glabre. » (SEC. BAILLON.)

*Hab.* — Australie méridionale et Tasmanie.

*Observ.* — Il m'a été impossible de me procurer le *M. Brownii*, seule espèce connue du genre.

### 3. LOUDONIA (3 espèces).

LINDL., *Swan. Riv. App.*, 42, c. ic.; *Veg. Kingd.* (1846), 722, fig. 382. — ENDL., *Gen.*, n. 6139. — B. H., *Gen.*, 674, n. 1. — H. BN., in *Payer Fam. nat.*,

377; in *Adansonia*, XII, 34; *Hist. des Pl.*, t. VI, 476. — *Glischrocaryon* Endl., in *Ann. Wien. Mus.*, II, 209; *N. st. Mus. vindol.*, Dec., n. 88.

*Morphologie.* — Herbes vivaces; feuilles alternes, linéaires ou lancéolées-linéaires, entières, à peine charnues. Fl. jaunes, assez grandes, en inflorescence terminale et corymbiforme, 2-4-mères, 4-8-andres; ovaire muni de 4 ailes, 2-4-locul., cloison interloculaire disparaissant avant la maturité. (Le reste comme pour les *Haloragis*.)

*Hab.* — Australie méridionale et Tasmanie.

*Anatomie.* — Oursins dans la feuille, le parenchyme cortical de la tige, la moelle, parfois aussi le liber (*L. aurea*). Poils nuls. Épidermes recticurvilignes et lisses, d'une épaisseur moyenne de 26  $\mu$ ; cuticule de moyenne épaisseur. Stomates sur les deux épidermes, nombreux, d'une longueur de 36-43  $\mu$ , plus grands que les cellules voisines ou de même surface, type *renonculacé*, dirigés tous dans le sens de la longueur de la feuille. Mésophylle bifacial (*L. aurea*) ou subcentrique (*L. Behrii*), d'une épaisseur moyenne de 370  $\mu$ . Parenchyme spongieux non lacuneux. Faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane bifacial ou bicollatéral, non immergé (*L. aurea*) ou immergé (*L. Behrii*), surmonté d'un faisceau de fibres mécaniques et muni en dessous de quelques petits amas de fibres péridermiques.

Épiderme de la tige (fig. 41) assez épais, cuticule mince. Prosenchyme hypodermique formant des massifs à éléments très allongés (c. radiale). Parenchyme cortical à cellules palissadiques, riche en chlorophylle. Endoderme à cellules mûrifomes. Péricycle composé ordinairement de 2 assises de cellules. Paquets de fibres mécaniques sous-jacents, dérivés du liber primaire. Bois identique à celui des *Haloragis*, très développé (*L. aurea*) ou formant un anneau mince, peu riche en vaisseaux (*L. Behrii*). Liber périmédullaire peu ou pas développé. Moelle quelque peu lacuneuse à son centre, et formant une lacune médullaire divisée en chambres superposées par des diaphragmes de cellules à parois minces et délicates (*L. Behrii*).

## 4. SERPICULA (3 ou 4 espèces).

L., *Mautiss.*, 16. — J., *Gen.*, 318. — LAMK., *Ill.*, t. 758. — POIR., *Dict.*, VII, 122; *Suppl.*, V, 136. — DC., *Prodr.*, III, 65. — ENDL., *Gen.*, n. 6136. — B. H., *Gen.*, 675, n. 4. — H. BN., in *Payer Fam. nat.*, 377; *Hist. des Pl.*, t. VI, 478. — *Laurenbergia* Berg., *Pl. cap.*, 350 (nec H. BN.). — *Epilithes* Bl., *Bijdr.*, 734; *Mus. lugd. bat.*, I, 110.

*Morphologie.* — Plantes herbacées, feuilles alternes ou opposées, petites, entières ou dentées, linéaires, lancéolées ou ovales-lancéolées. Fleurs petites, monoïques, disposées en cymes ou en glomérules axillaires. Une des fleurs de l'inflorescence est longuement pédicellée et mâle, les autres sont femelles et presque sessiles. Fl. mâles : 4 sép., 4 pét., 4 étam. oppositipétales, ou 6-8 étam.; gynécée rudimentaire. Fl. femelles : 4 sép., 4 pét., ovaire infère; étam. rudimentaires ou dépourvues d'anthères, ou nulles; cloisons de l'ovaire incomplètes, à loges 1-ovul.

*Hab.* — Asie, Afrique et Amérique tropicales. Marais.

*Anatomie.* — Oursins, parfois très gros (fig. 20), dans le mésophylle et le parenchyme cortical de la tige. Poils 1-sér., paucicell., dilatés au niveau des cloisons (*S. repens*) ou nuls (*S. indica*, *veronicæfolia*). Épidermes recticurvilignes et lisses, d'une épaisseur moyenne de 13-15  $\mu$ , à cuticule d'épaisseur assez forte. Stomates sur les deux épidermes, d'une longueur oscillant entre 28 et 33  $\mu$ , plus petits que les cellules environnantes et s'ouvrant au niveau épidermique. Mésophylle bifacial ou homogène et sans palissades (*S. indica*). Parenchyme spongieux ordinairement lacuneux. Faisceau libéro-ligneux de la nervure principale parfois immergé, dépourvu d'arc mécanique extra-libérien. Pétiole aplati transversalement, renfermant un faisceau principal constitué comme celui de la nervure médiane et 2 petits faisceaux latéro-supérieurs.

Épiderme de la tige épais, à cuticule mince. Parenchyme cortical puissant constitué par des cellules isodiamétriques dans sa moitié externe et non lacuneux, et par des cellules oblongues, limitant de grandes lacunes dans l'autre moitié. Endoderme très évident, à cellules de calibre plus faible.

Péricycle à cellules à parois minces ou assez épaissies et écrasées (*S. repens*). Liber externe mou, de teinte marron, dépourvu de fibres mécaniques. Cylindre central puissant construit sur le même plan que celui des *Haloragis*. Liber pérимédullaire paraissant nul. Moelle lacuneuse à son centre.

#### 5. PROSERPINACA (2 espèces).

L., *Gen.*, n. 102. — J., *Gen.*, 68; in *Ann. Mus.*, III, 320, t. 30. — LAMK., *Ill.*, t. 50. — POIR., *Dict.*, VIII, 117; *Suppl.*, V, 369. — DC., *Prodr.*, III, 67. — ENDL., *Gen.*, n. 6137. — B. H., *Gen.*, 675, n. 5. — H. BN. in *Payer Fam. nat.*, 377; *Hist. des Pl.*, VI, 479. — *Trixis* Mitch., in *Eph. Cur. nat.* (1748), n. 23, c. ic. — GAERTN., *Fruct.*, I, 115, t. 24 (nec P. BR.).

*Morphologie.* — Plantes herbacées et aquatiques; feuilles alternes, entières, dentées ou pectinées et pinnatifides. Fl. ♂, axillaires, solitaires ou rapprochées en cymes, ordinairement 3-mères, rarement 4-mères; pétales 0; étam. sur un seul verticille, oppositisépales. Ovaire infère, 3-4-locul., chaque loge 1-ovul.

*Hab.* — Amérique du Nord. Antilles.

*Anatomie.* — Oursins innombrables dans la feuille et le parenchyme cortical de la tige. Poils nuls. Épidermes recticurvilignes et lisses, le supérieur ordinairement plus épais (17-20  $\mu$ ) que l'inférieur (10-15  $\mu$ ), à cuticules minces. Stomates (type *renonculacé*) sur les deux faces du limbe (*P. palustris*) ou diversement répartis sur les très petits segments du *P. pectinata*, d'une longueur moyenne de 34-38  $\mu$ , s'ouvrant au niveau épidermique ou à peine exserts (fig. 26). Mésophylle bifacial, aplati (*P. palustris*) ou arrondi (*P. pectinata*, fig. 54). Palissades larges et courtes, sur une seule assise (*P. palustris*) ou 4-5 fois plus longues que larges et sur 2-3 assises (*P. pectinata*). Parenchyme spongieux lacuneux. Faisceaux libéro-ligneux médian du limbe, petit et central (*P. pectinata*), ou demi-circulaire et beaucoup plus puissant (*P. palustris*). Arc mécanique extra-libérien nul. Épiderme de la tige assez épais ainsi que la cuticule, pourvu de stomates exserts (*P. pectinata*). Parenchyme cor-

tical très lacuneux. Péricycle renfermant des fibres mécaniques peu nombreuses et disséminées sur toute son étendue. Bois très vasculaire ; vaisseaux de petit calibre. Plan ligneux identique à celui des *Haloragis*. Massifs libériens périmédullaires (?). Moelle lacuneuse ou non.

6. MYRIOPHYLLUM (15 espèces environ).

VAILL., in *Act. Acad. Par.* (1719), t. 2, fig. 3. — ADANS., *Fam. des Pl.*, II, 471. — *Myriophyllum* L., *Gen.*, n. 1066. — J. *Gen.*, 18; in *Ann. Mus.*, III, 321. — SCHKUHR., *Handb.*, t. 296. — GAERTN., *Fruct.*, I, 334, t. 68. — LAMK., *Dict.*, IV, 189. — TURP., in *Dict. sc. nat.*, *Atl.*, t. 217. — DC., *Prodr.*, III, 68. — SPACH, *Suite à Buff.*, IV, 446. — NEES, *Gen.*, fasc. 8, t. 13. — ENDL., *Gen.*, n. 6135. — B. H. *Gen.*, 678, n. 8. — H. BN., in *Payer Fam. nat.*, 377; in *Adansonia*, XII, 35; *Hist. des Pl.*, t. VI, 477. — *Pentapterophyllum* Dill., *Nov. gen.*, 7. — *Pentapteris* Hall., *Helv.*, I, 454. — *Enydria* Velloz., *Fl. flum.*, I, t. 150. — ? *Hylas* Bigel (ex ENDL., loc. cit.). — *Purshia* Rafin., in *N.-York med. Repos.*, II, 361 (nec DC., nec Dennst., nec Spreng.). — *Burshia* Auctt. (erron.). — *Pelonastes* Hook. F., in *Lond. Journ. Bot.*, VI, 474. — *Mullofullon* Diosc. — *Belionkandas* Celt. (ex ADANS.).

*Morphologie.* — Plantes herbacées aquatiques; feuilles alternes, opposées ou verticillées, linéaires ou lancéolées-ovales, entières, dentées ou pinnatifides et pectinées quand elles sont submergées. Fleurs monoïques avec quelques fleurs ♂ interposées, 2-mères ou tétramères; placées à l'aisselle de feuilles plus grandes qu'elles (*M. verticillatum*) ou de feuilles plus petites de manière à former une inflorescence spiciforme terminale. Pétales imbriqués ou tordus; étam. 2-8; Fl. ♂ à gynécée rudimentaire ou nul; fl. ♀ à pétales plus petits ou nuls; étamines stériles ou nulles; ovaire 4-loc., à loges opposipétales; styles obtus ou plumeux en nombre égal aux loges. Celles-ci 2-ovul.; fr. sec ou drupacé, se séparant en quatre parties monospermes.

*Hab.* — Disséminés dans toutes les parties du monde.

*Anatomie.* — Oursins en nombre variable dans la feuille et la tige, quelquefois nuls dans la feuille (*M. spicatum*) ou dans toute la plante (? *M. elatinoides*). Poils nuls. Épidermes recticurvilignes et lisses, cuticules minces, à cellules ordinairement très convexes extérieurement, d'épaisseur inégale (10-33  $\mu$ ), larges sur les grandes feuilles, souvent étroites

sur les petites, submergées et rappelant parfaitement, par leur disposition, les cellules de rayons médullaires vus en coupe radiale. Stomates (fig. 27) en nombre très variable, sur les deux faces du limbe (*M. mexicanum*), sur la supérieure seulement (*M. elatinoïdes*, *scabratum*, *rariifolium*, etc.), ou nuls (*M. spicatum*), type *renonculacé*, d'une longueur oscillant entre 33 et 35  $\mu$ ; s'ouvrant au niveau de l'épiderme. Mésophylle bifacial dans les feuilles larges, en général homogène, sans palissades; lacunes nombreuses. Petit faisceau libéro-ligneux central, aplati transversalement, dépourvu de tout tissu mécanique externe et très pauvre en vaisseaux.

Épiderme de la tige à cellules petites, peu épaisses (fig. 40), à cuticule mince, dépourvu de stomates. Parenchyme cortical bien développé, comprenant 2-4 assises périphériques en tissu compact et tout le reste creusé de larges et nombreuses lacunes; à cellules gorgées d'amidon et dépourvues de chlorophylle. Cylindre central comprenant, extérieurement, un liber clair ou foncé et, intérieurement, une assise, rarement deux, de trachées annelées ou spirales, disposées en couronne, limitant une moelle réduite, plus ou moins lacuneuse. Liber périmédullaire nul ou d'une étude très difficile sur mes échantillons secs.

#### 7. TRAPA (2 ou 3 espèces).

L., *Gen.*, n. 157. — ADANS., *Fam. des Pl.*, II, 84. — J., *Gen.*, 68. — GAERTN., *Frucl.*, I, 127, t. 26. — LAMK., *Ill.*, t. 75. — DESRX., *Dict.*, III, 669. — TURP., in *Dict. sc. nat.*, Atl., t. 219. — DC., *Prodr.*, III, 63. — NEES, *Gen.*, II, t. 5. — SPACH, *Suite à Buff.*, IV, 443. — ENDL., *Gen.*, n. 6140. — BARNÉOUD, in *Ann. sc. nat.*, sér. 3, IX, 222, t. 12-15. — PAYER, *Organogr.*, 455, t. 106. — B. H., *Gen.*, 793, n. 21. — H. BN., in *Payer Fam. nat.*, 378; in *Adansonia*, XII, 24; *Hist. des Pl.*, VI, 473. — *Tribuloides* T., *Inst.*, 365, t. 431. — *Shringata* Jones, in *As. Res.*, II, 350; IV, 253.

*Morphologie.* — Plantes herbacées, aquatiques; tiges nageantes, frêles; feuilles de deux sortes, les inférieures, submergées, finement pectinées; les supérieures, flottantes, disposées en rosette, dentées, à nervation pennée, longue-

ment pétiolées. Pétiole ordinairement dilaté un peu avant la naissance du limbe. Fl. ♂, tétramères; 4 sép. (2 latér., 1 ant. et 1 supér.), valvaires; 4 pét. sessiles, à préfloraison imbriquée et chiffonnée ou quelquefois tordue. Étam. 4, périgynes, oppositisépales; anthère à déhiscence introrse ou marginale. Ovaire 2-locul., presque entièrement supère; style unique, à stigmate capité. Un ovule anatrope dans chaque loge. Fruit sec, coriace, indéhiscent, portant sur les côtés 2-4 saillies spinescentes, résultant de la persistance et de l'hypertrophie des sépales. Graines renfermant un embryon volumineux et des cotylédons très inégaux, le plus gros charnu, l'autre en forme d'écaille.

*Hab.* — Europe et régions chaudes de l'Afrique et de l'Asie.

*Anatomie.* — Oursins petits et nombreux dans la feuille et la tige. Poils longs, 4-sériés, non dilatés au niveau des cloisons (fig. 14), ou nuls. Épidermes recticurvilignes, à cellules petites, d'une épaisseur variant entre 10 et 28  $\mu$ , de deux sortes sur l'épiderme supérieur; les unes, plus grandes (fig. 53), jouent le rôle de flotteurs; les autres, de moitié moins épaisses, constituent l'épiderme normal. Stomates n'existant que sur l'épiderme supérieur, nombreux, d'une longueur de 32-34  $\mu$ , plus grands que les cellules environnantes et s'ouvrant au niveau épidermique. Mésophylle bifacial, épais de 216-255  $\mu$  (feuilles flottantes); les deux assises supérieures transformées en palissades très étroites et denses. Parenchyme spongieux très lacuneux. Faisceau libéro-ligneux des nervures immergé; le médian paraissant concentrique à liber externe (?); parenchyme cortical inférieur lacuneux. Péricycle non mécanique. Pétiole très lacuneux, renfermant un faisceau libéro-ligneux principal bicollatéral et 2-8 faisceaux latéro-supérieurs. Le renflement pétiolaire, également très lacuneux, sert aussi de flotteur.

Tige rappelant beaucoup celle des *Myriophyllum*, mais à parenchyme cortical puissamment développé (fig. 38, 39). Épiderme à cellules petites et à cuticule mince. Parenchyme

cortical dense, méatique ou non, dans son tiers externe, collenchymateux dans la moitié interne de cette partie (*T. bispinosa*); le reste du parenchyme creusé de grandes lacunes, excepté vers le centre où 5-6 assises de cellules forment un tissu dense. Grains d'amidon très abondants dans tout le parenchyme. Cylindre central à liber externe assez réduit et clair. Vaisseaux du bois (trachées) sur une seule assise disposée en couronne. Faisceaux libériens péri-médullaires nuls. Moelle lacuneuse et cristalligène.

8. HIPPURIS (1 ou 2 espèces).

L., *Gen.*, n. 11. — RETZ., *Obs.*, III, 7, t. I. — ADANS., *Fam. des Pl.*, II, 566. — HELLEN., *Diss. des Hippur.*, abo (1786). — J. *Gen.*, 18; in *Ann. Mus.*, III, 323, t. 30. — LAMK., *Ill.*, t. 5. — POIR., *Dict., Suppl.*, IV, 373. — GAERTN., *Fruct.*, II, 24, t. 84. — REICH., *Iconogr.*, t. 86. — DC., *Prodr.*, III, 71. — TURP., in *Dict. sc. nat.*, *Atl.*, t. 220. — NEES, *Gen.*, II, *fasc.* 8, t. 14. — SPACH, *Suite à Buff.*, IV, 443. — ENDL., *Gen.*, n. 6134. — B. H., *Gen.*, 675, n. 6. — H. BN., in *Payer Fam. nat.*, 378; in *Hist. des Pl.*, t. VI, 481. — *Limnopoce* Vaill., in *Act. Acad. Par.* (1719), t. 1. — *Pinastella* Dill., *Nov. gen.*, 168.

*Morphologie.* — Plantes herbacées, à rhizome rampant dans la vase. Feuilles verticillées, simples, entières, petites, linéaires ou lancéolées-linéaires. Fleurs solitaires, sessiles et axillaires, ♂ ou polygames, irrégulières. Androcée monandre et gynécée à ovaire 1-loc. et 1-ovul. Réceptacle en forme de sac comme chez les *Gunnera*; style grêle, subulé, muni de nombreuses papilles stigmatiques. Fruit drupacé, à noyau crustacé, monosperme. Graine renfermant un albumen très mince.

*Hab.* — Europe, Asie septentrionale et tempérée, Amérique antarctique et boréale. Eaux douces et saumâtres.

*Anatomie.* — Poils et cristaux nuls. Épidermes sinusoïdes, recticurvilignes et lisses, à cellules ordinairement polygonales et allongées dans le sens de la nervure médiane; cuticules de moyenne épaisseur. Stomates (fig. 22) sur les deux épidermes, mais très rares sur l'inférieur, d'une longueur maximum de 48  $\mu$ , plus grands que les cellules voisines, s'ouvrant au niveau de l'épiderme, tous dirigés dans le sens

de la nervure médiane. Mésophylle homogène, sans palissades, excepté sur les bords du limbe où se rencontrent des palissades, pauvres en chlorophylle et à parois assez épaisses. Lacunes petites, existant dans tout le mésophylle; chlorophylle assez abondante dans la moitié supérieure. Faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane simple et dépourvu de tissu mécanique extra-libérien.

Épiderme de la tige à cellules très petites, recouvertes d'une cuticule très mince, remplies d'une substance brun marron; stomates nuls. Parenchyme cortical devenant lacuneux dès l'épiderme, à cellules écrasées et comme chiffonnées. Liber brun foncé; vaisseaux du bois nombreux (trachées) et disposés sans ordre en une couronne aplatie. Liber pérимédullaire nul. Moelle à cellules écrasées, à parois minces et à contenu brun marron. Péricycle mécanique nul.

#### 9. GUNNERA (10 espèces environ).

L., *Mantiss.*, 16, 21; *Gen.*, n. 1272; *Amœn.*, VII, 495. — J. *Gen.*, 405, 462. — LAMK., *Dict.*, III, 61; *Suppl.*, II, 863; *Ill.*, t. 801. — ENDL., *Gen.*, n. 1889. — B. H., 676, n. 7. — H. BN. in *Payer Fam. nat.*, 79; in *Adansonia*, XII, 38; *Hist. des Pl.*, t. VI, 480. — A. DC., *Prodr.*, XVI, sect. II, 597. — *Perpenseum* Burm., *Prodr. Fl. cap.*, 26. — Panke Feuill., *Observ.*, II, t. 30. — *Misandra* Commers., ex J., *Gen.*, 405. — *Disomene* Banks et Sol. (ex FORST., in *Comm. Gœtt.*, IX, 55. — GANDICH., in *Freye. Voy. bot.*, 512). — *Milligania* Hook. F., in *Hook. Ic.*, t. 299. — *Pankea* OERST., *Pl. nov. centr. amer.*, 6 (in *Nat. For. Vid.*, 1857). — *Pseudo-Gunnera* OERST. — *Gunneropsis* OERST. — *Misandropsis* OERST., loc. cit.

*Morphologie.* — Plantes herbacées, vivaces, souvent scabres et hispides. Rhizome épais et court ou grêle et rampant, portant des feuilles dites radicales, à nervation palmée, longuement pétiolées, à limbe entier, lobé ou seulement crénelé, cordiforme, réniforme ou atténué à la base, parfois très grand. Fleurs polygames ou monoïques, disposées en épis ou en grappes composées. Dans les fleurs monoïques, les fleurs ♀ sont à la partie inférieure et les ♂ à la partie supérieure de l'inflorescence, munies ou non de deux bractéoles latérales. Fleurs ♂ : réceptacle sacciforme, ovoïde

ou comprimé, renfermant l'ovaire et supportant sur ses bords le périanthe et l'androcée; sépales rudimentaires (ordinairement 2); pétales 2-3 ou nuls, alternant avec les sépales; étamines 2 oppositipétales, épigynes; anthères basifixes, à déhiscence longitudinale et marginale, avortant dans les fleurs ♀. Ovaire infère, 1-locul. et 1-ovul., portant 2 styles munis de nombreuses papilles stigmatiques. Fruit drupacé à pulpe molle, à noyau crustacé et fragile; albumen abondant, embryons petits et cotylédons courts.

*Hab.* — Amérique méridionale (régions andine et antarctique), Océanie, Afrique (nord et sud).

*Anatomie.* — Oursins nombreux ou nuls. Poils abondants sur toute la feuille ou seulement sur le pétiole (fig. 17, 18, 19, 61 et 62), longs et larges, 1-cell. ou 1-2-sériés, en massif ou en écaille, parois minces, contenu incolore, quelques-uns claviformes (*G. monoica*). Épidermes recticurvilignes ou subonduleux, ou enfin onduleux, d'une épaisseur moyenne de 16-18  $\mu$ , à cuticules minces, parfois épaisses (*G. lobata*). Stomates généralement sur les deux épidermes et souvent circulaires, d'une longueur moyenne de 30-42  $\mu$ , à peu près tous dirigés dans le sens de la nervure médiane. Mésophylle homogène (sur mes échantillons) et palissades nulles, d'une épaisseur oscillant entre 73-140  $\mu$ , comprenant 6-9 assises, sans lacunes ou avec grandes lacunes (*G. chilensis*). Faisceau libéro-ligneux des grosses nervures dépourvu d'arc mécanique extra-libérien, concentrique et unique, ou à faisceaux fermés, épars et distincts, à endoderme propre (*G. scabra*), renfermé dans un parenchyme à cellules plus ou moins polygonales ou irrégulières. Pétiole de forme très inconstante, considéré à la base du limbe, renfermant 1-2 faisceaux libéro-ligneux principaux, concentriques et 0-2 faisceaux latéro-supérieurs, ou de nombreux faisceaux épars et fermés (*G. scabra*) (fig. 58). Parenchyme cortical à cellules plus ou moins polygonales ou irrégulières, collenchymateuses sur 6 assises environ à partir de la cinquième ou sixième assise externe.

Épiderme du rhizome à cellules petites ou grandes, recouverte d'une cuticule mince. Parenchyme cortical puissant, à cellules arrondies ou plus ou moins polygonales, méatiques et non lacuneuses, gorgées ou non de grains d'amidon. Péri-cycle non mécanique. Tige monostélisque ou polystélisque (*G. scabra*, fig. 59, 60) (Voir pages 103 et suiv.). Vaisseaux à punctuations aréolées ou trachées scalariformes (*G. scabra*) et à large diamètre (racine). Moelle intacte, parois minces ou sclérifiées. Stèles à vaisseaux annelés, spiralés ou réticulés (tige).

### CONCLUSIONS.

L'étude d'un grand nombre d'espèces appartenant aux divers genres des deux familles me conduit aux conclusions suivantes :

1° Le système de cristallisation de l'oxalate de calcium est très constant dans chaque famille et il permet de circonscrire nettement les *Onothéracées* et les *Haloragacées* (p. 68).

2° Les poils, lorsqu'ils existent, ont, par leur structure, une valeur égale à celle des cristaux (p. 70 et 82).

3° Le genre *Ludwigia*, qui possède à la fois les cristaux des *Onothéracées* et ceux des *Haloragacées*, ainsi que les poils caractéristiques des deux familles, constitue le groupe nodal de ces familles (p. 80).

4° La famille des *Haloragacées* s'est formée avant celle des *Onothéracées* (p. 82).

5° Les genres *Gayophytum* et *Clarkia* ne sont que de simples sections du genre *Onothera* (p. 93 et 94). Le genre *Jussiaea* n'est aussi qu'une section du genre *Ludwigia*.

6° La section *Schizocarya* du genre *Gaura* peut, par ses caractères anatomiques, être élevée à la dignité générique (p. 98 et 111).

7° Les caractères anatomiques, selon leur valeur respective, définissent admirablement les genres de la famille des *Haloragacées* (p. 100), ainsi que les types spécifiques des deux

familles. Ils sont loin d'avoir autant d'importance chez les *Onothéracées*; ceci tient à ce que les genres de cette famille sont eux-mêmes très mal définis par l'organographie (p. 85). Néanmoins, certains d'entre eux, surtout les petits, sont bien caractérisés par les données internes.

8° Le genre *Gunnera* ne me paraît pas appartenir à la famille des *Haloragacées* (p. 103).

9° Le rhizome des *Gunnera* possède une structure ordinairement très anormale. La racine de *G. scabra*, en particulier, renferme dans sa moelle des vaisseaux de *seconde formation primaire*. Son pétiole et sa tige sont caractérisés par de très nombreux cylindres centraux épars et fermés, à endoderme propre (type polystélisque) (p. 103 et suiv.). La tige de plusieurs autres *Gunnera*, celle des *Haloragis*, *Myriophyllum*, *Hippuris* est monostélisque.

10° Le milieu aqueux exerce probablement une grande influence sur le mode de cristallisation de l'oxalate de calcium (p. 68 et suiv.).

11° La structure des poils est aussi sous la dépendance du milieu; elle s'explique assez bien par la fonction de l'organe (p. 70).

12° Les stomates existent sur les deux faces de la feuille; celles des plantes aquatiques n'en sont pas dépourvues. La persistance de ces appareils sur des feuilles où ils sont inutiles, mais non nuisibles, est une conséquence de l'hérédité (p. 73).

13° Le faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane et du pétiole est enveloppé d'un périodème à cellules non mécaniques, aucune de ces cellules ne s'est transformée en fibre. Ce faisceau est bicollatéral (*Onothéracées* et certaines *Haloragacées*), rarement concentrique à la suite d'un contact établi entre les extrémités des deux arcs libériens.

Le périodème de la tige renferme ordinairement des îlots de prosenchyme; les tiges aquatiques ne font pas exception à ce caractère. Ici encore, comme pour l'appareil stomatique, il y a influence de l'hérédité (p. 74 et suiv.).

14° La plupart des genres des deux familles possèdent dans la tige un liber pérимédullaire constitué par des tubes criblés et du parenchyme libérien (p. 76). Beaucoup d'*Haloragis*, les *Myriophyllum*, les *Gunnera*, les *Trapa* et les *Hippuris* font exception.

15° Le canal médullaire de la tige, qui existe aussi bien chez les espèces aériennes que chez les aquatiques, constitue un caractère phylétique à l'abri de l'action du milieu physique (p. 78).

L'existence de lacunes aérifères dans le parenchyme cortical de la tige des plantes aquatiques est un excellent caractère taxinomique (p. 101).

16° Le périderme de la tige est d'origine libérienne, il est d'une persistance remarquable, excepté chez les *Haloragacées* qui en sont dépourvues, ainsi que quelques *Ludwigiées*. Une seule espèce (*Gaura epiloboides*) possède en outre un périderme d'origine endodermique (fig. 32).

17° Le plan ligneux du bois secondaire de la tige des espèces aériennes présente aussi une constance remarquable ; il en est de même du plan ligneux des espèces aquatiques.

18° Enfin, chacune des familles étudiées se subdivise nettement en deux sous-familles (p. 83).

## EXPLICATION DES FIGURES

---

<i>p.</i> Poil.	<i>p. chl.</i> Parenchyme chlorophyllien.
<i>Épid.</i> Épiderme.	<i>périd.</i> Périderme.
<i>p. coll.</i> Parenchyme collenchymateux.	<i>p. scl.</i> Parenchyme scléreux.
<i>end.</i> Endoderme.	<i>ours.</i> Oursins.
<i>f. pér.</i> Fibres péricycliques.	<i>p. c.</i> Parenchyme cortical.
<i>lib.</i> Liber.	<i>raph.</i> Raphides.
<i>coll.</i> Collenchyme.	<i>fs. lib.</i> Faisceau libérien.
<i>scl.</i> Scléréides.	<i>cr.</i> Cristaux.
<i>p. c. m.</i> Parenchyme cortical mince.	<i>lac.</i> Lacunes.
<i>v., v. l.</i> Vaisseaux.	<i>lib. périm.</i> Liber périmédullaire.
<i>pros.</i> Prosenchyme.	<i>f. l. l.</i> Faisceau libéro-ligneux.
<i>p. c. p.</i> Parenchyme cortical palissadique.	<i>lib. pr.</i> Liber primaire.
<i>b. pr.</i> Bois primaire.	<i>lib. sec.</i> Liber secondaire.
<i>b.</i> Bois.	<i>r. m.</i> Rayons médullaires.
<i>p. p.</i> Parenchyme en palissades.	<i>f. l., f. lg.</i> Fibres ligneuses.
<i>p. sp.</i> Parenchyme spongieux.	<i>péric.</i> Péricycle.
<i>f. lib.</i> Fibres libériennes.	<i>v. m.</i> Vaisseaux médullaires.

## EXPLICATION DES PLANCHES

---

### PLANCHE I.

- Fig. 1. — *Godetia Cavanillesii*. *Poil.* Gross. 300.  
Fig. 2. — *Boisduvalia densiflora*. *Poil.* Gross. 300.  
Fig. 3. — *Godetia Cavanillesii*. *Poil.* Gross. 150.  
Fig. 4. — *Clarkia rhomboidea*. *Poil.* Gross. 300.  
Fig. 5. — *Onothera brevipes*. *Poil.* Gross. 300.  
Fig. 6. — *Onothera ovata*. *Poil.* Gross. 150.  
Fig. 7. — *Gaura parviflora*. *Poil.* Gross. 90.  
Fig. 8. — *Ludwigia parviflora*. *Poil.* Gross. 300.  
Fig. 9. — *Onothera subulata*. *Poil.* Gross. 300.  
Fig. 10. — *Fuchsia corymbifera*. *Poil.* Gross. 300.

- Fig. 11. — *Jussiaea suffruticosa*. *Poil.* Gross. 150.  
 Fig. 12. — — — — — *Poil.* Gross. 150.  
 Fig. 13. — *Ludwigia alternifolia*. *Poil.* Gross. 300.  
 Fig. 14. — *Trapa natans*. *Poil.* Gross. 90.  
 Fig. 15. — *Haloragis teucroides*. *Poil.* Gross. 90.  
 Fig. 16. — — — — — *stricta*. *Poil.* Gross. 300.  
 Fig. 17. — *Gunnera monoica*. *Poil.* Gross. 150.  
 Fig. 18. — — — — — *Poil.* Gross. 150.  
 Fig. 19. — — — — — *magellanica*. *Poil.* Gross. 90.

## PLANCHE II.

- Fig. 20. — *Serpicula veronicæfolia*. *Cristaux*. Gross. 300.  
 Fig. 21. — *Hauya elegans*. *Cristaux*. Gross. 300.  
 Fig. 22. — *Hippuris maritima*. *Stomates*. Gross. 300.  
 Fig. 23. — *Stenosiphon virgatus*. *Épiderme*. Gross. 300.  
 Fig. 24. — *Circæa lutetiana*. *Épiderme*. Gross. 300.  
 Fig. 25. — *Goniocarpus mucronatus*. *Épiderme*. Gross. 300.  
 Fig. 26. — *Proserpinaca pectinata*. *Stomates*. Gross. 300.  
 Fig. 27. — *Myriophyllum mexicanum*. *Stomates*. Gross. 300.  
 Fig. 28. — *Onothera brevipes*. *Tige*. Gross. 150.  
 Fig. 29. — *Eulobus californicus*. *Tige*. Gross. 300.

## PLANCHE III.

- Fig. 30. — *Clarkia elegans*. *Tige*. Gross. 300.  
 Fig. 31. — *Haloragis depressa*. *Tige*. Gross. 300.  
 Fig. 32. — *Gaura epilobioides*. *Tige*. Gross. 150.  
 Fig. 33. — *Hauya elegans*. *Scléréides*. Gross. 300.  
 Fig. 34. — *Jussiaea grandiflora*. *Tige*. Gross. 150.  
 Fig. 35. — — — — — *octonervia*. *Tige*. Gross. 300.  
 Fig. 36. — *Gongylocarpus rubricaulis*. *Tige*. Gross. 300.  
 Fig. 37. — *Lopezia albiflora*. *Tige*. Gross. 300.

## PLANCHE IV.

- Fig. 38. — *Trapa bispinosa*. *Tige*. Gross. 90.  
 Fig. 39. — — — — — *Tige*. Gross. 90.  
 Fig. 40. — *Myriophyllum elatinoides*. *Tige*. Gross. 90.  
 Fig. 41. — *Loudonia Behrii*. *Tige*. Gross. 150.  
 Fig. 42. — *Clarkia rhomboidea*. *Tige*. Gross. 300.

## PLANCHE V.

- Fig. 43. — *Isnardia palustris*. *Liber périmédullaire*. Gross. 90.  
 Fig. 44. — *Zauscheneria californica*. *Liber périmédullaire*. Gross. 150.  
 Fig. 45. — *Haloragis teucroides*. *Liber périmédullaire*. Gross. 150.  
 Fig. 46. — *Jussiaea suffruticosa*. *Liber périmédullaire*. Gross. 150.  
 Fig. 47. — *Onothera serrulata*. *Bois*. Gross. 90.

- Fig. 48. — *Serpicula veronicæfolia*. Bois. Gross. 150.  
 Fig. 49. — *Stenosiphon virgatus*. Bois. Gross. 150.  
 Fig. 50. — *Hauya elegans*. Mésophylle. Gross. 300.  
 Fig. 51. — *Boisduvalia densiflora*. Mésophylle. Gross. 300.  
 Fig. 52. — *Jussiaea natans*. Mésophylle. Gross. 300.  
 Fig. 53. — *Trapa natans*. Mésophylle. Gross. 90.

## PLANCHE VI.

- Fig. 54. — *Proserpinaca pectinata*. Mésophylle. Gross. 150. (Une portion de ce mésophylle n'a pas été reproduite.)  
 Fig. 55. — *Gunnera magellanica*. Feuille. Gross. 1.  
 Fig. 56. — — lobata. Feuille. Gross. 1.  
 Fig. 57. — — scabra. Pétiole (!) Gross. 90.  
 Fig. 58. — — — Pétiole. (schéma).  
 Fig. 59. — — — Rhizome (?) (schéma).  
 Fig. 60. — — — Rhizome. Gross. 90.  
 Fig. 61. — — — Poil (jeune feuille). Gross. 100.  
 Fig. 62. — — — Poil ( — — ). Gross. 300.



# ACTION DE L'ALCOOL

SUR LA

## GERMINATION DES SPORES DE CHAMPIGNONS

Par M. PIERRE LESAGE.

---

Les recherches générales que je poursuis m'ont amené à étudier avec détail l'action de l'alcool sur la germination des spores de Champignons.

J'ai fait, dans ce but, de très nombreuses séries de cultures avec le *Penicillium glaucum* et le *Sterigmatocystis nigra* soumis à l'action diversement appliquée de l'alcool éthylique. Ce sont les résultats de ces cultures que je désire résumer dans cette note.

J'ai bien trouvé quelques différences dans l'attitude des deux Champignons, mais mon désir était moins de chercher ces différences que de vérifier sur une espèce les résultats fournis par l'autre. Tout ce que je vais exposer s'applique surtout au *Penicillium glaucum*, pour lequel j'ai déjà indiqué les conditions nécessaires et suffisantes à la germination des spores (1).

La première question que je me suis proposé de résoudre a été celle-ci : Des spores, placées à une température convenable et dans de l'air confiné, peuvent-elles germer quand cet air repose sur une solution alcoolique ?

Pour répondre à cette question, j'ai fait un grand nombre

(1) P. Lesage, *Recherches expérimentales sur la germination des spores du Penicillium glaucum* (Ann. des sc. nat. bot., 8<sup>e</sup> série, 1895, t. I, p. 309).

de cultures sur solutions alcooliques variant de 90 p. 100 à 1 p. 100 ; voici les faits les plus saillants que j'ai notés.

Après onze jours, les spores ont germé sur solution à 4, 15 p. 100 et n'ont pas germé sur solution à 6,25 p. 100 et au-dessus. La limite de germination était donc comprise entre 4,15 et 6,25 p. 100.

Après quarante-deux jours, dans une autre série, la limite s'est trouvée entre 6 et 7 p. 100.

Avec d'autres cultures et après soixante-douze jours d'observation, cette limite a été comprise entre 6 et 8 p. 100.

Enfin je retrouve encore cette limite entre 6 et 8 p. 100 dans une autre expérience qui a duré plus d'un an.

Dans ces divers cas, les spores étaient placées sur goutte de gélatine ordinaire et suspendues au moyen d'une lame de verre, au-dessus des solutions.

Je les ai quelquefois semées directement à la surface de la solution alcoolique ; alors la limite de germination a oscillé autour de 6 p. 100.

Il est bien entendu que je ne parle que de la germination des spores, sans me préoccuper du sort ultérieur du mycélium qui en naît.

D'après ce qui précède la limite de germination ne dépasse pas 8 p. 100. Pourquoi s'arrête-t-elle là ? et, pour prendre un exemple, à quoi cela tient-il que la solution à 9 p. 100 ne permette pas la germination ?

Deux causes peuvent être invoquées :

- 1° L'état hygrométrique insuffisant,
- 2° L'action spécifique des vapeurs d'alcool.

Voyons si l'état hygrométrique peut être insuffisant.

J'ai déjà démontré que les spores du *Penicillium glaucum* germent jusqu'à un certain état hygrométrique limite compris entre 0,84 et 0,82 et que, au-dessous, elles ne germent plus (1).

Quel peut être l'état hygrométrique au-dessus d'une solu-

(1) Loc. cit.

tion alcoolique à 9 p. 100 et, par exemple, à 10° C. pour fixer les idées?

A cette température, la tension maximum de la vapeur d'eau est de 9<sup>mm</sup>,165 ; pour atteindre l'état hygrométrique limite, il suffit que, au-dessus de la solution, la tension de la vapeur d'eau ne soit plus que de 7<sup>mm</sup>,515, comme le veut la formule :

$$\frac{f}{F} = \frac{7,515}{9,165} = 0,82$$

c'est-à-dire baisse de 1<sup>mm</sup>,650.

En calculant, d'après les données de Wüllner (1), la tension maximum à 10° C. des vapeurs au-dessus d'une solution contenant en poids 1 d'eau et 0,1 d'alcool, c'est-à-dire environ 9 p. 100 d'alcool, on voit que cette tension est égale à 11<sup>mm</sup>,688, alors que, à la même température, celle de la vapeur d'eau est, comme nous venons de le dire, de 9<sup>mm</sup>,165, et celle de l'alcool de 24<sup>mm</sup>,23, ce qui fait une somme de 33<sup>mm</sup>,395.

Si les liquides n'étaient pas miscibles la tension des vapeurs au-dessus d'eux serait de 33<sup>mm</sup>,395 ; mais ils sont miscibles en toutes proportions, aussi cette tension maximum au-dessus de leur mélange tombe jusqu'à n'être plus que de 11<sup>mm</sup>,688. On ne peut admettre que cette baisse porte exclusivement sur la tension de la vapeur d'alcool, elle doit porter aussi sur celle de la vapeur d'eau. Or il suffit d'une baisse de 1<sup>mm</sup>,650 sur cette dernière tension pour atteindre l'état hygrométrique limite.

On peut aussi bien et même mieux admettre cette petite diminution de 1<sup>mm</sup>,650 sur la tension maximum 9<sup>mm</sup>,165 de la vapeur d'eau que la très forte diminution de 20<sup>mm</sup>,057 sur la tension maximum 24<sup>mm</sup>,23 de la vapeur d'alcool. Dans ces conditions très vraisemblables, l'état hygrométrique, atteignant la limite ou devenant trop faible, suffirait à lui seul

(1) Wüllner, *Ueber die Spannkraft der Dämpfe von Flüssigkeitsgemischen*, (Ann. de Poggendorff, t. CXXIX, p. 353).

pour empêcher la germination des spores du *Penicillium glaucum*.

Cette manière de voir paraît en partie confirmée par mes cultures.

En effet, si une hausse de l'état hygrométrique suffit pour permettre la germination, c'est que la théorie mérite quelque créance.

Je crois avoir réalisé cette hausse de l'état hygrométrique en mettant au contact de la même atmosphère limitée, d'une part, la solution alcoolique dans un vase et, d'autre part, un peu d'eau pure dans un autre vase.

Dans ces conditions nouvelles, la germination a pu se produire non seulement sur solution à 9 p. 100, mais encore sur des solutions plus riches en alcool.

Entre autres cultures, en voici trois séries comparables et très instructives à ce point de vue :

L'atmosphère limitée dans laquelle je suspendais mes cultures était celle d'un flacon ordinaire d'une capacité de 90 centimètres cubes, les solutions alcooliques étaient de 2, 4, 6, 8, 10 et 12 p. 100.

Dans la première série la solution alcoolique était placée seule au fond du flacon.

Dans la seconde série, elle était mise dans un petit tube et de l'eau pure, en même quantité, autour, au fond du flacon.

Enfin la troisième série présentait une disposition inverse de celle de la seconde : eau pure dans le tube, solution alcoolique au fond du flacon. La différence résidait surtout dans ce que les surfaces libres des liqueurs étaient beaucoup plus petites dans un cas que dans l'autre, dans le même flacon.

Ces trois séries, mises en marche en même temps, sont toujours restées dans des conditions comparables.

Après soixante-douze jours, j'ai constaté que la limite de germination était entre 6 et 8 p. 100 dans la première série, ce qui est conforme à ce que nous savons ; entre 10 et

12 p. 100, dans la seconde ; elle n'était pas atteinte dans la troisième.

Dans une série à part avec solutions et eau pure, cette limite a été comprise entre 15 et 22 p. 100.

Mais il faut remarquer que les phénomènes se compliquent avec les rapports qui existent entre l'eau pure et la solution alcoolique, comme le montrent déjà les deux dernières des trois séries comparables ci-dessus.

Voici encore un cas curieux, du même genre, que je détache d'une longue série de cultures.

L'atmosphère limitée où se trouvaient ces cultures était celle d'un flacon d'une capacité de 300 centimètres cubes, au fond duquel l'eau pure et les solutions alcooliques étaient placées dans des tubes de mêmes dimensions. Quatre de ces flacons contenaient uniformément 5 centimètres cubes de solution alcoolique à 10 p. 100 ; mais l'eau pure était en quantité variable suivant le flacon : 2, 3, 8, 10 centimètres cubes.

Après plus de six mois, l'observation au microscope m'a fait voir :

Dans les flacons à 10 centimètres cubes, 8 centimètres cubes d'eau pure, qu'il s'était développé un mycélium très abondant ;

Dans le flacon à 3 centimètres cubes d'eau pure, que la germination s'était très mal effectuée et que le mycélium s'était arrêté de très bonne heure dans son développement ;

Enfin, dans le flacon à 2 centimètres cubes d'eau pure, qu'aucune spore n'était germée.

Ce qu'il faut surtout retenir, c'est que sur solutions alcooliques et eau pure, la limite de germination est plus élevée que sur les solutions alcooliques seules, de telle sorte que l'on est tenté d'admettre que sur certaines solutions alcooliques agissant seules, la germination peut être empêchée parce que l'état hygrométrique est trop faible, en dehors de toute autre cause.

Mais il y a aussi une action spécifique des vapeurs d'alcool, action qui est mise en évidence par ce fait qu'après un certain temps, les spores non seulement n'ont pas germé, mais encore ne peuvent plus germer, même quand on les remet dans les conditions ordinaires, nécessaires et suffisantes à la germination; elles sont tuées.

En effet, cette action nocive ne peut être due à un état hygrométrique trop faible, puisque des spores conservées pendant longtemps à l'air sec germent très bien quand on leur fournit de l'humidité.

Ce ne peut donc être que l'alcool qui tue ces spores.

Voyons comment j'ai constaté la toxicité des solutions alcooliques.

Dans toutes les expériences que je devais exécuter pour atteindre ce but, il fallait remplir deux conditions principales :

1° Soumettre les spores à l'action des vapeurs émises par les solutions;

2° Enlever ces solutions, chasser les vapeurs alcooliques et remettre les spores dans les conditions normales de germination pour s'assurer si réellement elles pouvaient encore germer ou si elles étaient tuées.

Ceci nécessitait une manipulation assez compliquée qui pouvait introduire dans les cultures des spores nouvelles et, dès lors, des causes d'erreur. Pour éviter ces causes, il était prudent de ne plus toucher aux cultures après leur mise en place et pendant toute la durée des expériences.

J'ai fait construire des appareils qui m'ont permis de remplir les deux conditions requises sans toucher aux cultures.

Chaque appareil (fig. 1) est complètement en verre et comprend trois parties :

1° Une éprouvette à pied A, avec tubulure latérale inférieure pour caoutchouc;

2° Un manchon B, avec tubulure latérale supérieure pour caoutchouc; ce manchon est usé à l'émeri dans sa partie in-

férieure pour s'ajuster exactement dans la partie supérieure de A ;

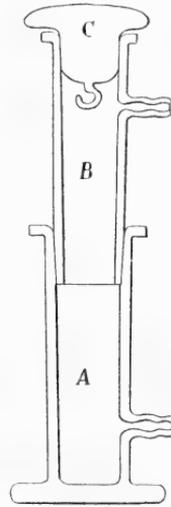
3° Un bouchon C, à tête, usé à l'émeri pour fermer hermétiquement B et portant inférieurement une boucle crochet.

Les cultures étant suspendues à ce crochet dans la partie B, les solutions alcooliques placées en A pouvaient être enlevées et remplacées par de l'eau sans toucher à ces cultures. En outre il était possible de faire passer, par le moyen des tubulures, un courant lent d'air pur afin d'enlever toute trace des vapeurs alcooliques dans A et B. Pour signaler tous les avantages de cet appareil, disons qu'il permet d'y faire le vide ou d'y introduire à volonté un gaz quelconque.

Voici la marche générale des expériences.

Plusieurs appareils étaient préparés en séries pour recevoir des cultures comparables et des solutions alcooliques de même titre, pour une même série, et de titres différents, pour des séries différentes. Ils étaient placés dans les mêmes conditions et, après des intervalles de temps égaux ou variés suivant les cas, on enlevait la solution alcoolique à l'un d'eux dans chaque série, on lavait A, on y mettait un peu d'eau pure ; ensuite on faisait passer lentement un courant d'air ayant barboté dans plusieurs flacons laveurs et on refermait les tubulures.

Les spores non tuées après l'action des vapeurs alcooliques germaient de telle sorte qu'on pouvait suivre à l'œil et de l'extérieur le développement du mycélium. Sur les cultures où ce mycélium n'apparaissait pas, les spores étaient tuées. On pouvait d'ailleurs, après un temps suffisamment long, vérifier, au microscope, qu'il n'y avait réellement pas eu de germination.



Ce n'a été évidemment que par de longs tâtonnements que j'ai pu arriver à avoir une notion des limites de temps d'action et de concentration après lesquelles les solutions alcooliques ont une action mortelle.

Voici les principaux résultats de ces recherches.

Les spores sont tuées dans un temps plus court sur une solution plus concentrée. Par exemple, sur solution seule à 22,5 p. 100, elles ont été tuées seulement après six jours, quand, sur solution à 45 p. 100, elles le sont après moins d'un jour et dans deux heures sur solution à 90 p. 100.

Suivant que l'atmosphère des appareils repose sur les solutions alcooliques seules ou, à la fois, sur les solutions et un peu d'eau pure tenue séparée, les résultats sont très différents.

C'est ainsi que, dans une série de cultures comparables, les spores sont tuées sur la solution alcoolique à 90 p. 100 seule, après deux heures d'action, alors qu'il faut cinq jours pour arriver au même effet sur la solution alcoolique à 90 p. 100 et un peu d'eau pure.

La température exalte l'action nocive des solutions alcooliques, comme je l'ai vérifié dans plusieurs séries d'expériences. Voici un exemple pris dans deux séries comparables de cultures placées, l'une dans une salle à 11° C., l'autre dans une étuve à 27° C., température optimum pour la germination ordinaire des spores du *Penicillium glaucum*.

Toutes les cultures étaient dans une atmosphère limitée reposant sur une solution alcoolique à 90 p. 100 seule.

A 11° les spores n'étaient pas encore tuées après deux heures et demie d'action, alors que dans l'étuve, à 27°, elles étaient tuées après une heure et demie.

En résumé :

Les solutions alcooliques agissant seules permettent la germination des spores jusqu'à une concentration limite comprise entre 6 et 8 p. 100.

Sur les solutions alcooliques et de l'eau pure tenues séparées, la limite de germination s'élève jusqu'à 15 p. 100.

Au delà de ces limites, les solutions alcooliques empêchent la germination et, à la longue, tuent les spores.

L'action devient toxique dans un temps très court sur les solutions agissant seules, dans un temps beaucoup plus long sur les mêmes solutions agissant en présence d'un peu d'eau pure.

Cette action toxique se produit d'autant plus rapidement que les solutions sont plus riches en alcool.

En élevant la température, on exagère cette action toxique.



ANNALES  
DES  
SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION  
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

**M. PH. VAN TIEGHEM**

TOME III. — N<sup>os</sup> 3 à 6.



PARIS

MASSON ET C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1897

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en septembre 1897.

Les *Annales des sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

**BOTANIQUE**

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

---

**ZOOLOGIE**

Publiée sous la direction de M. A. MILNE-EDWARDS.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

---

*Prix de l'abonnement à 2 volumes :*

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

---

**ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES**

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

L'abonnement est fait pour un volume d'environ 300 pages, publié en plusieurs fascicules dans le courant d'une année.

*Prix du volume :*

Paris : 15 fr. — Départements : 16 fr. — Union postale : 17 fr.  
Le tome XXII est publié.

**Prix des collections.**

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.	(Rare).
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843). . . . .	Chaque partie 20 vol. 250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853). . . . .	Chaque partie 20 vol. 250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863). . . . .	Chaque partie 20 vol. 250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874). . . . .	Chaque partie 20 vol. 250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884). . . . .	Chaque partie 20 vol. 250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894). . . . .	Chaque partie 20 vol. 300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes. . . . .	330 fr.

# RECHERCHES

SUR LE

# DÉVELOPPEMENT DE L'ARCHÉGONE CHEZ LES MUSCINÉES

Par M. L.-A. GAYET.

---

## INTRODUCTION

Il n'y a peut-être pas un groupe qui ait été plus étudié que les Muscinées, et pourtant on ne comprend pas encore ces plantes. D'où viennent-elles et où vont-elles? Voilà deux propositions philosophiques que les auteurs des travaux les plus récents n'ont même pas osé aborder. J'en excepte pourtant Leitgeb et Gœbel.

C'est pour arriver à nous faire une opinion sur ces questions si importantes que nous avons entrepris une série de recherches qui nous ont coûté six années de labeur continu, et que nous venons aujourd'hui consigner dans le présent Mémoire.

Nous avons eu l'idée de ce travail en assistant à une soutenance de thèse à la Sorbonne et nos premières investigations ont été faites au laboratoire de notre savant maître M. Van Tieghem. Nous avons travaillé ensuite à l'Institut de botanique de Montpellier dirigé par M. le professeur Flahault et enfin nos recherches ont été terminées à Poitiers.

Qu'il me soit donc permis d'adresser à MM. Van Tieghem

et Flahault l'expression de ma plus profonde reconnaissance pour les facilités de travail que j'ai trouvées auprès d'eux. Ils m'ont accueilli dans leurs laboratoires avec la plus grande cordialité et m'ont ouvert leurs bibliothèques et leurs collections avec un empressement et avec une complaisance que je n'oublie point. Qu'ils veuillent bien accepter la dédicace de mon modeste travail comme un bien faible hommage rendu à leur bienveillance et à leur courtoise hospitalité.

Je suis bien aise de remercier aussi très chaleureusement MM. Aman, Bescherelle, Boulay, Corbière, Douin et Husnot qui m'ont envoyé ou déterminé des plantes.

Avant de commencer l'exposé de ce Mémoire nous ferons remarquer qu'il se divise en trois parties : la première comprend l'historique du développement de l'archégone et les méthodes de travail que nous avons employées ; la deuxième est consacrée tout entière à nos recherches spéciales dans toutes les familles de Muscinées, pas une n'ayant été oubliée ; enfin la troisième contient nos conclusions générales ainsi que l'explication des planches et la bibliographie.

Enfin chaque partie est divisée en chapitres et chaque chapitre se termine généralement par un résumé de quelques lignes.

## PREMIÈRE PARTIE

---

### CHAPITRE PREMIER

#### HISTORIQUE.

Il y a eu trois périodes nettement distinctes dans l'histoire de nos connaissances anatomiques, physiologiques et phylogéniques sur les Muscinées. Leur point de départ a été le

célèbre Mémoire de Hofmeister qui a fait faire tant de progrès à la Cryptogamie (1). Après sa publication, les botanistes se sont livrés avec ardeur à l'étude de la génération sexuée, puis ils ont tourné leurs investigations vers la génération agame, et enfin, actuellement, ils commencent à s'occuper de rechercher quels ont été les ancêtres des Muscinées.

Je ne m'occuperai ici que du développement des organes femelles, mais je compte bien reprendre plus tard la génération asexuée.

Les archégonies des Muscinées étaient déjà connus des bryologues du siècle dernier, Schmidel et Hedwig, qui les assimilaient aux pistils des plantes supérieures.

En 1833 Mirbel (2) les appelle encore des pistils, dénomination qui persiste jusqu'à Schimper ; il ne nous donne aucun détail sur leur développement. Cependant nous devons retenir que ce savant fut le premier à soutenir que l'archégonie tire son origine d'un corps cellulaire ovale. Il reconnut en outre que ces organes, en vieillissant, prennent la forme d'une bouteille qui s'ouvre à son sommet par l'écartement « de ses utricules terminales s'étalant en rosace de manière à offrir un orifice évasé ». Il réussit enfin à constater l'existence d'un canal du col, mais il crut que la bouteille se perforait en tube dans toute sa longueur pour donner naissance à ce canal.

La même année Bischoff (3) étudia les organes de la fructification. « Il devrait y avoir une expression générale, dit-il, pour nommer le fruit des Cryptogames au moment où il apparaît comme partie distincte ; ses modifications dans les différentes familles s'indiqueraient facilement par une épithète ; ainsi dans les Muscinées on l'appellerait archégonie pistilliforme. » Nous lui devons donc l'expression d'arché-

(1) Hofmeister, *Vergleichende Untersuchungen*, 1831.

(2) Mirbel, *Recherches anat. et phys. sur le Marchantia* (Acad. des sc., 1833).

(3) Bischoff, *Bemerkungen über die Lebermoose* (Nova Acta, XVII, 1835, p. 920).

gone. Malheureusement il ne fut pas très heureux dans son appréciation sur la valeur morphologique de cet organe. Il assimila les Mousses et les Hépatiques aux plantes à fleurs et considéra les archégonies comme des feuilles métamorphosées.

Gottsche (1) n'a pas beaucoup fait avancer la question lui non plus ; il a pourtant fait remarquer la coloration bleue que prend l'intérieur de l'archégonie par l'action de l'iode.

C'est Hofmeister (2) qui a le premier donné un schéma de la croissance de l'archégonie. D'après ce savant, la structure et le développement des jeunes organes femelles correspondent exactement à la structure et au développement des jeunes anthéridies : « *Entwicklung und Bau ihrer ersten Rudimente entspricht genau denen der jüngsten Anthéridien.* »

Une cellule de la face supérieure se bombe et se divise par une cloison transversale, puis la cellule supérieure se subdivise de façon à donner deux séries de cellules alternes. Un cloisonnement radial amène alors la formation d'une sorte de colonne se composant de quatre rangées cellulaires, après quoi une de ces quatre rangées se dédouble tangentiellement pour former un cordon axile de cellules triangulaires. Les cellules de ce cordon se remplissent de gelée, sauf la cellule la plus inférieure qui grossit considérablement et devient la cellule embryonnaire. Chez les Mousses cette cellule n'est jamais aussi près de la base de l'archégonie que chez les Hépatiques.

Schimper, dans sa belle monographie des Sphaignes (3) n'a pas pu découvrir la rangée cellulaire axile, et ne s'est prononcé ni sur l'origine de la cellule oosphère, ni sur celle du canal du col : « *Welches der Ursprung dieser Keimzelle ist, ob sie einer axilen Zellenreihe angehört deren Existenz*

(1) Gottsche, *Ueber Haplomitrium Hookeri* (Nova Acta, XX, 1843, p. 317).

(2) Hofmeister, *loc. cit.*, p. 46, 37, 46, 66.

(3) Schimper, *Versuch einer Entwick der Torfmoose*, p. 49 (Mémoire français, p. 48).

ich nie bestätigen konnte, die aber doch eine grosse Wahrscheinlichkeit für sich hat, oder ob dieselbe aus einer der das Innere der Bauchtheils bildenden Zellen hervorgeht, das konnte ich nicht ermitteln. »

En somme, d'après ce qui précède, Schimper se rattache à l'opinion de Hofmeister. La cellule germinative ne serait que la cellule basilaire du cordon axile. Cela est exact, mais ce cordon axile n'a pas l'origine que lui attribuait Hofmeister.

Les recherches faites par M. Kny (1) en 1866 sur les Ricciées s'écartent au contraire notablement de celles de Schimper et de Hofmeister : la jeune cellule mère de l'archégone, après s'être isolée du thalle, prendrait quatre cloisons verticales et excentriques : « So wird der obere Theil des jungen Archegoniums aus einer centralen und vier um dieselbe geordneten peripherischen Zellen zusammengesetzt. » Ainsi, ces cloisons délimitent cinq cellules dont quatre sur les côtés et une au milieu ; celle-ci se divise alors transversalement pour donner en haut la cellule couvercle et en bas la cellule embryonnaire ; les cellules périphériques s'étirent ensuite et se divisent pour former le col de l'archégone : « Die Basalzelle stellt mit den ihr aufgesetzten vier peripherischen Zellen die Hülle für die centrale Keimzelle dar, welche erst dann sich abzurunden beginnt, wenn durch Langsstreckung der peripherischen Zellen und durch in denselben vollzogene Quertheilungen die kappenförmige Deckzelle von ihr abgehoben wird. »

Le canal du col se forme donc, d'après M. Kny, aux dépens d'un espace intercellulaire. Enfin le nombre des rangées longitudinales du col augmente jusqu'à six et même sept. Quant à l'orifice terminal du col, il a la forme d'un entonnoir.

M. Strasburger (2) se range à l'opinion de M. Kny, mais seule-

(1) Kny, *Entwicklung der Riccieen* (Jahrb. für wiss. Botanik, V, 1866 ; tirage à part, p. 16 et 17).

(2) Strasburger, *Geschlechtsorgane von Marchantia* (Pringsheim Jahrb., Bd. VII, 1870).

ment à l'égard des premiers stades. Une cellule de la face inférieure du jeune corps fructifère (chapeau) se sépare de celui-ci par une cloison, puis se divise en deux. Dans la cellule supérieure arrondie, on voit apparaître, presque en même temps, deux divisions latérales parallèles l'une à l'autre. A ces deux premières divisions, s'en ajoutent bientôt deux autres qui coupent les précédentes à angle droit. La cellule couvercle se détache ensuite et tout l'organe se compose maintenant d'une cellule centrale entourée de quatre cellules latérales et d'une cellule couvercle : « Das ganze Organ besteht nun aus einer mittleren centralen Zelle, welche von vier Seitenzellen und einer Deckelzelle umgeben wird (1). » Ensuite on voit la cellule centrale se diviser en deux parties ; l'inférieure donne l'oosphère ; la supérieure, qui sera la cellule de canal, pénètre entre les cellules du col et se laisse reconnaître sans interruption jusqu'au sommet de celui-ci ; on y voit apparaître des noyaux mais il n'y a point de cloisons entre eux : « Die Kanalzelle lässt sich unterbrochen bis an den Scheitel des Halses verfolgen, man sieht zellkerne... auftreten ohne jedoch dass eigentliche Scheidewande gebildet wurden. »

D'après M. Emil Kühn (2) l'archégone se forme par les cloisonnements répétés de la cellule terminale qui a la forme d'une pyramide à trois côtés. Cette cellule se cloisonne de façon à donner trois cellules latérales et une cellule axile. Les mêmes divisions se reproduisent ensuite : « Bald wölbt sich die obere Zelle starker und erfährt eine neue Theilung nach drei Richtungen ».

La deuxième cellule de la rangée axile naît donc comme la première aux dépens de la partie inférieure de la cellule terminale. Il en est de même pour les suivantes : « Ebenso die folgenden Zellen, nur muss bemerkt werden dass die Querwand immer nur dann erst auftritt, wenn die Scheitelzelle die dreifache Theilung erfahren hat. » Quant à la

(1) Strasburger, *loc. cit.*, p. 416 et 417.

(2) Emil Kühn, *Zur Entwicklungsgeschichte der Andræacen*, p. 31.

cellule oosphère, elle se forme aux dépens de la cellule inférieure de la rangée axiale.

Leitgeb, qui s'est surtout consacré à l'étude des Hépatiques, décrit le premier stade de la même manière que E. Kühn. Les premières divisions de la cellule mère donnent trois cellules latérales, une cellule centrale axile et une cellule couvercle. Les trois cellules latérales, aussi bien que la cellule centrale se subdivisent alors par une paroi transversale en deux étages de même hauteur. Les cellules latérales de l'étage inférieur formeront le ventre de l'archégone et celles de l'étage supérieur le col ; la cellule axile de l'étage inférieur forme l'oosphère et celle de l'étage supérieur est la cellule de canal qui s'allonge et suit l'accroissement en longueur des cellules latérales : « Sie folgt also einfach dem Längenwachtume der Scheitelzellen (1). » Ce savant n'a pas pu réussir à montrer que la cellule de canal se divisait transversalement ; c'est du moins ce qui résulte de la lecture du passage suivant (p. 41) : « Ebensowenig gelang es mir eine Theilung der Canalzelle in mehrere ubereinanderliegende Zellen nachzuweisen. » Il n'indique pas non plus comment se comporte la cellule couvercle ; cependant il dit qu'elle se divise et que les cellules provenant de la division s'allongent beaucoup et permettent au col de s'ouvrir très largement.

En 1872, M. Janczewski a soumis la question à un nouvel examen. Pour ce savant, la cellule terminale est inactive chez les Hépatiques, tandis qu'elle est active chez les Mousses où elle fournit, non seulement des segments latéraux, mais encore des cellules de canal : « Die Kappenzelle (Deckelzelle) bleibt aber hier nicht stationär, sondern wächst in die Länge, erzeugt adventive Segmente und Kanal-initialen, bis ihre Thätigkeit schliesslich erlisch (2) ».

(1) Leitgeb, *Wachsthumgesch. von Radula complanata* (Tirage à part, p. 41).

(2) Janczewski, *Vergleich. Untersuch. über die Entwicklung des Archegoniums* (Bot. Zeit., 1872, p. 412).

Enfin M. Hy (1) a publié en 1884 un travail remarquable par les considérations philosophiques qui accompagnent ses observations, mais il a surtout étudié la valeur morphologique de l'archégone et le développement du sporogone.

Ce court résumé historique prouve que le développement de l'archégone est loin d'être connu, bien qu'il ait été abordé plus d'une fois par des savants qui occupent ou ont occupé le premier rang dans la science. On peut remarquer que pas un des auteurs précédents ne s'est astreint à suivre le développement de l'organe femelle dans toutes les familles des Muscinées, à l'exception pourtant de M. Janczewski, et encore ce savant n'a-t-il pas étudié les Andrécées; de plus son Mémoire n'a pas de figures.

Je pense donc qu'une étude d'ensemble avec figures ne sera pas inutile, et c'est ce travail que je vais maintenant aborder, après avoir dit quelques mots des méthodes que j'ai employées.

## CHAPITRE II

### TECHNIQUE.

Nous avons employé deux méthodes pour obtenir nos préparations : 1° la méthode de la dissociation ; 2° la méthode des coupes.

La dissociation a été faite sur le porte-objet avec deux aiguilles montées ; une des aiguilles sert à maintenir l'objet, tandis que l'autre en dissèque les éléments. Pour faciliter la dissociation, on met au préalable les objets dans des liquides d'isolement : alcool au tiers, acide chromique à 0,01 p. 100 ; mais le réactif qui m'a donné les meilleurs résultats est un mélange d'acide acétique, de glycérine et de lessive des savonniers.

(1) Hy, *Recherches sur l'archégone et le développement du fruit des Muscinées* (Thèse, 1884).

Eau .....	70
Acide acétique.....	5
Glycérine.....	20
Lessive .....	5
	<hr/>
	100

Au bout de très peu de temps, les objets y deviennent très mous et se laissent entamer avec une facilité remarquable : il faut seulement faire attention à l'action de la soude sur le contenu des cellules.

Dans la méthode des coupes, il faut commencer par fixer les objets que l'on veut étudier, sans cela il est impossible d'avoir de belles préparations. En effet, on a souvent affaire à de jeunes organes qui n'ont que deux ou trois cellules très molles et qui se déforment avec la plus grande facilité.

Un des meilleurs fixatifs est sans contredit l'acide osmique ; malheureusement son emploi est si dangereux qu'on ne peut guère l'utiliser couramment.

On peut bien, de temps en temps, faire une préparation osmique, mais quant à travailler plusieurs années de suite en présence de vapeur d'acide osmique, il n'y faut pas penser. Nous avons donc cherché une autre méthode de fixation, et nous rappelant que, en chimie, l'arsenic et l'osmium sont très voisins l'un de l'autre au point de vue de leurs propriétés, nous avons été amené à essayer l'action de l'acide arsénique et celle de l'acide arsénieux.

Le premier nous a donné d'excellents résultats et il remplace avantageusement l'acide osmique, surtout quand on l'emploie avec le bichlorure de mercure.

Voici d'ailleurs la composition du fixatif que nous avons le plus employé au cours de nos recherches :

Acide arsénique à 1 p. 100.....	40 c. cubes.
Bichlorure de mercure en solution aqueuse saturée.....	40 —
Eau distillée .....	80 —
	<hr/>
	100 c. cubes.

Les objets fixés par ces deux poisons foudroyants, acide

arsénique et bichlorure de mercure, sont ensuite durcis dans la série ascendante des alcools à 45°, 90° et enfin dans l'alcool absolu. Bien fixer et bien durcir, voilà deux précautions essentielles si on veut faire de belles coupes.

Toutes les fois que les objets étaient assez gros pour pouvoir être coupés dans la moelle de sureau conservée dans l'alcool absolu nous l'avons fait, parce que cette méthode primitive est encore la meilleure, mais avec de très petits objets l'inclusion est indispensable ; c'est alors l'inclusion à la celloïdine qui nous a donné les meilleurs résultats, car avec elle on voit ce que l'on fait, tandis qu'il n'en est pas de même avec la paraffine.

Voici comment on opère : On commence par mettre les objets durcis dans une solution faible de celloïdine ; vingt-quatre heures après on les transporte dans une solution forte. Il n'y a d'ailleurs aucun inconvénient à les laisser plusieurs jours dans chacune des solutions : au contraire plus on les y laisse, mieux ils sont imprégnés.

Il faut maintenant procéder à l'inclusion. Dans presque tous les ouvrages de technique microscopique on recommande de la faire sur bouchon. Or ce procédé présente le très grave inconvénient de laisser de nombreuses bulles d'air dans l'inclusion : de plus il faut verser le liquide à plusieurs reprises ce qui désoriente les objets.

Voici un procédé qui m'a donné de meilleurs résultats : on étale une couche de celloïdine sur une lamelle de verre, puis on y porte les objets que l'on oriente avec soin. On les recouvre alors d'une mince pellicule de la solution faible qui les fixe définitivement, puis d'une couche de la solution forte ; on laisse évaporer un peu l'éther et on plonge enfin la lamelle et les objets inclus dans l'alcool à 40 degrés. La celloïdine se durcit et on peut ensuite la porter au microtome.

Mais tous ceux qui ont fait des coupes, avec cet instrument, dans des inclusions au collodion ou à la celloïdine, savent que ces coupes sont toujours épaisses et qu'il est bien

difficile d'obtenir ainsi de bons résultats. La celloïdine est excellente pour fixer les objets et pénétrer jusque dans les plus petits interstices, elle est très transparente, ce qui est une qualité inappréciable, mais, je le répète, elle ne donne pas de coupes très minces. Nous recommanderons donc de ne jamais la couper directement. Il faut diviser l'inclusion en petits morceaux et enfermer ceux-ci dans une substance qui se coupe très bien d'une part et qui soit transparente d'autre part, afin de conserver les avantages de la celloïdine. On peut prendre pour ce second enrobage le savon de glycérine.

Pour couper à la main, nous avons simplement débité l'inclusion à la celloïdine en petites plaques de 1 centimètre de long, 1 demi-centimètre de large et 2 millimètres au plus d'épaisseur, puis nous avons mis ces plaques dans la moelle de sureau. Dans ce cas, il faut avoir la précaution de mouiller le rasoir avec de l'alcool faible (40°) et non plus avec de l'alcool absolu, parce que celui-ci dissoudrait la celloïdine.

Nous allons maintenant dire quelques mots des méthodes de coloration que nous avons employées. Ces méthodes sont basées sur ce principe que les tissus différents ou les différentes parties d'une même cellule ne se comportent pas de la même façon vis-à-vis des matières colorantes. Cette propriété permet de mettre en évidence certains éléments qui seront fortement colorés alors que d'autres resteront incolores ou n'auront pas la même teinte.

Nous avons surtout fait usage de deux matières colorantes naturelles : le carmin et l'hématoxyline, et de deux dérivés de l'aniline : l'éosine et le vert de méthyle.

Un des meilleurs colorants nucléaires est le carmin acétique ; malheureusement son action est très lente et il faut user de patience lorsqu'on veut l'employer. C'est ce qui l'a fait remplacer par toute la série des carmins aluné, boraté, lithiné, etc. Ces réactifs sont bons, quelques-uns sont même excellents ; pourtant on peut reprocher aux meilleurs d'entre

eux de n'avoir pas gardé les propriétés éclaircissantes du carmin acétique.

J'ai donc cherché à préparer une solution carminée qui réunit les propriétés de ce dernier réactif à celles du carmin aluné de Grenacher, par exemple. Voici la formule qui m'a donné les meilleurs résultats :

On met 1 gramme de stannate de soude dans 100 grammes d'eau distillée et on chauffe lentement jusqu'à ce que la dissolution soit achevée. On ajoute alors 1 gramme de carmin en poudre et on continue de chauffer toujours lentement, mais de façon à atteindre l'ébullition et en agitant constamment. Enfin on laisse refroidir, on ajoute 1 gramme d'acide lactique et on filtre plusieurs fois.

On a ainsi un colorant très sûr que j'appellerai le *lacto-carmin* et qui réunit les trois qualités suivantes : électivité pour la nucléine, pouvoir colorant très fort grâce au stannate qui agit comme mordant, et enfin propriétés éclaircissantes dues à l'acide lactique.

L'hématoxyline que nous avons employée a été préparée de la même manière que le lacto-carmin ; les proportions seules sont un peu différentes : 1 gramme de stannate de soude, 2 grammes d'hématoxyline et 1 gramme d'acide lactique. L'hématoxyline au stannate de soude est une belle couleur d'un bleu violacé mettant très bien en évidence les contours des noyaux qui deviennent bleu intense ou violets, tandis que le protoplasme reste bleu pâle.

L'éosine et le vert de méthyle m'ont servi dans le procédé de la double coloration.

On sait que lorsqu'on emploie l'éosine comme seconde matière colorante, on ne peut guère songer à faire agir les deux réactifs simultanément, parce que, dans les lavages qui suivent, l'éosine s'en va toujours, en raison de sa grande solubilité.

Cependant il serait préférable, si on le pouvait, de faire la double coloration en une seule fois, attendu qu'on supprimerait ainsi une manipulation ; c'est pour arriver à ce résul-

tat que nous avons ajouté à l'éosine un peu d'acide picrique. On fait dissoudre 1 gramme d'éosine dans 100 grammes d'eau distillée et on ajoute ensuite 2 grammes d'acide picrique.

La *picréosine* ainsi obtenue résiste mieux au lavage que l'éosine et colore plus régulièrement ; elle met bien en évidence la structure vitreuse des cellules dégénérées (cellules de canal) : c'est grâce à elle que j'ai pu observer le petit perituis qui, dans l'ouverture de l'archégone, précède nécessairement l'entonnoir. On peut dire que cette matière colorante est le réactif des masses hyalines : elle forme un fond rose uniforme sur lequel se détacheront très nettement les colorants nucléaires : l'hématoxyline, carmin, violet de gentiane, etc.

En la mélangeant à parties égales avec une solution aqueuse de vert de méthyle au 1/50 on obtient un liquide violet excellent comme réactif à double coloration.

Après avoir coloré, il faut éclaircir.

Lorsque les préparations doivent être conservées dans la glycérine gélatinée on les éclaircit avec un mélange en parties égales de glycérine, d'acide acétique et d'eau distillée ; si au contraire elles doivent être montées dans le baume de Canada il faut employer l'essence de bergamote et éviter rigoureusement l'essence de girofle qui dissout la celloïdine.

## DEUXIÈME PARTIE

---

### CHAPITRE III

#### RICCIACÉES.

Les matériaux qui ont servi à l'étude de cette famille ont été recueillis pendant l'hiver de 1894-1895, aux environs

de Vallerauges (Gard), patrie du célèbre naturaliste de Quatrefages.

Les *Riccia glauca* L. et *Riccia sorocarpa* Bisch. sont très abondants dans cette localité, notamment sur les contremurs des jardins, où l'on en rencontre de fort beaux échantillons.

Les environs de Nîmes m'ont en outre fourni plusieurs espèces rares en France, telles que *R. ciliata* Hoffm.; *R. Bischoffii* Hueb. et *R. nigrella* DC. (ces derniers assez abondants sous le chêne à cochenille).

Les *R. glauca* possèdent un thalle disposé en rosette quelquefois incomplète, la face supérieure est d'un vert glauque tandis que la face inférieure est un peu plus pâle. L'extrémité des lobes paraît arrondie; en réalité, elle présente une très légère échancrure dans laquelle se trouve la cellule terminale. Le thalle se ramifie en dichotomie avec cette particularité que les deux lobes résultant de la ramification restent très longtemps accolés; ils tirent leur origine d'une cellule du pourtour du thalle, située à quelque distance de la cellule mère terminale du lobe primitif, et c'est parce que cette dernière continue de se cloisonner pendant un certain temps que les deux branches de la bifurcation restent soudées assez longtemps. Il résulte de ce qui précède que ce n'est pas la cellule terminale qui donne directement les deux cellules mères des lobes.

Vu par-dessous, le thalle se présente sous une forme demi-cylindrique ou bien avec une très forte arête médiane surtout vers l'extrémité des lobes; il tend à devenir plan à mesure qu'on se rapproche de la partie postérieure. La face inférieure porte de très nombreux poils blancs qui forment un épais feutrage; la face supérieure présente un sillon peu profond, les deux moitiés de chaque lobe étant légèrement inclinées l'une sur l'autre. Les archégones sont toujours placés à la face supérieure du thalle, mais ils n'occupent pas toujours la ligne médiane; ils naissent dans le voisinage du sommet des lobes et leur ébauche ne produit aucune modi-

fication dans l'accroissement terminal du thalle; ils tirent généralement leur origine d'une cellule marginale qui se divise tangentiellement de façon à donner un segment ventral et un segment dorsal : c'est aux dépens de ce dernier que l'archégone va se former. Quelquefois c'est une cellule médiane qui, par ses divisions, donne naissance à l'organe femelle. Cette cellule s'accroît très fortement en hauteur, de telle sorte qu'elle dépasse bientôt les cellules voisines dont elle se distingue d'ailleurs par son noyau un peu plus gros; il apparaît alors une cloison de séparation dirigée parallèlement à la surface du thalle et au niveau même de cette surface, de telle sorte que l'on a maintenant deux cellules superposées, la supérieure qui est la cellule mère de l'archégone, et l'inférieure qui appartient au thalle par sa position.

Cette cellule inférieure sert à compléter en dessous le ventre de l'archégone; son développement ne peut s'observer que dans les états très jeunes, parce que les cellules auxquelles elle donne naissance, prennent en vieillissant le même aspect que les cellules des tissus environnants. La figure donnée par M. Kny (1) (planche XLV, fig. 4, de son mémoire) est parfaitement conciliable avec mes observations sur ce point.

La cellule mère de l'archégone est arrondie vers le haut et contient un protoplasme très réfringent; elle se divise par trois cloisons longitudinales qui se rencontrent deux à deux sous un angle de 60 degrés environ; ces cloisons sont rarement verticales, le plus souvent elles sont obliques de haut en bas et de l'extérieur vers l'intérieur.

A ce moment l'organe se compose donc de trois cellules périphériques et d'une cellule centrale plus élevée; celle-ci ne tarde pas à se diviser en deux par une cloison transversale; la cellule inférieure a été appelée à tort cellule embryonnaire et la supérieure cellule couvercle (fig. 1, pl. VII).

D'après M. Janczewski (2), cette dernière cellule serait

(1) Kny, *Entwicklung der Riccien* (Jahrb. für Wiss. Bot., V, 1866).

(2) Janczewski, *Vergl. Untersuch. über die Entwicklung des Archegoniums* (Bot. Zeitung, 1872).

inactive chez les Hépatiques tandis que chez les Mousses elle contribue à l'accroissement de l'organe femelle. La suite du développement m'a toujours montré que la cellule dite couvercle se comporte de la même façon dans les deux classes des Muscinées; elle prend part à l'allongement de l'archégone aussi bien chez les Hépatiques que chez les Mousses. Je m'éloigne donc en cela de l'opinion du savant professeur de Cracovie (1).

Voici comment se fait le développement. Tout d'abord, on voit la cellule centrale se cloisonner transversalement, et il en est de même des trois cellules périphériques, avec cette particularité que leurs cloisons, toujours un peu obliques, ne sont pas au même niveau que la cloison survenue dans la cellule centrale (fig. 2 et 3, pl. VII). Ainsi ce n'est pas le même cloisonnement qui frappe à la fois les cellules périphériques et la cellule centrale : le cloisonnement de cette dernière est indépendant de celui des cellules périphériques. La bipartition de la cellule centrale donne une cellule supérieure qui est l'initiale des cellules de canal et une cellule inférieure qui est la cellule mère de l'oosphère.

Dès ce stade, le jeune archégone est donc formé d'une partie axiale et d'une partie périphérique. La partie axiale comprend la cellule terminale, la cellule mère de l'oosphère et entre les deux l'initiale des cellules de canal du col. La partie périphérique comprend un premier étage de trois cellules qui formeront le ventre de l'archégone et un second étage de trois cellules qui constituent le premier étage du col.

C'est alors que la cellule terminale de l'archégone se divise à son tour par trois cloisons obliques faisant avec l'axe de cet organe un angle de 45 degrés environ.

Ces cloisons apparaissent les unes après les autres et non pas simultanément; au moment de la division on trouve deux noyaux dans la cellule terminale (fig. 4, pl. VII), en même temps que cette cellule est plus développée d'un côté

(1) Janczewski, *loc. cit.*

que de l'autre (fig. 7, pl. VII), la portion plus développée ne tarde pas à être isolée par le cloisonnement : ainsi la cellule terminale contribue par sa division à la formation du col. Nous y reviendrons tout à l'heure.

Le mode de formation du ventre de l'archégone a été décrit très exactement et très complètement par deux anatomistes distingués, Kny (1) et Janczewski, et mes recherches sur ce sujet sont presque en tous points concordantes avec celles de ces savants. Les trois cellules périphériques destinées à former le ventre se divisent chacune radialement, donnant ainsi six cellules (fig. 6), après quoi survient un cloisonnement transversal, de telle sorte que le ventre est alors composé de deux étages (fig. 5). Il apparaît ensuite plusieurs autres cloisonnements qui sont encore dirigés dans le sens transversal, de telle sorte que, à cette phase, l'archégone s'accroît seulement en longueur, mais on aperçoit bientôt en voie de formation de nouvelles cloisons radiales qui sont destinées à l'élargissement ultérieur du ventre. La figure 13, planche VII, représente un de ces stades où le ventre de l'archégone est déjà formé d'un grand nombre de rangées cellulaires. La paroi reste toujours à un seul plan de cellules en épaisseur, cellules très granuleuses, foncées, avec un noyau très net. Ce n'est que rarement, et seulement çà et là, que l'on trouve quelques cloisons tangentielles. Les coupes longitudinales (fig. 12) montrent d'ailleurs ces cloisons tout aussi bien que les sections transversales.

Pendant ce temps, les trois cellules qui forment le premier étage du col se dédoublent chacune par une cloison radiale, après quoi les cellules résultantes (fig. 8) s'accroissent en longueur et se cloisonnent transversalement plusieurs fois de suite ; plus tard un étage quelconque du col pourra aussi se cloisonner transversalement ; il est donc incontestable que l'archégone s'allonge par croissance inter-

(1) Kny, *Ueber Bau und Entwicklung der Riccien* (Jahrb. für Wiss. Bot., V, 1866).

calaire, ce que l'on savait déjà; mais il n'y a pas que ce seul mode d'accroissement, on en trouve un autre, l'accroissement terminal que j'ai déjà signalé. La cellule qui surmonte l'archégone est une cellule *méristématique* qui produit à plusieurs reprises des segments latéraux tout comme chez les Mousses. Les trois cellules qu'elle donne à un même niveau se divisent chacune en deux par une cloison radiale, puis il se produit de nombreux cloisonnements transversaux dans les six cellules ainsi formées; on peut donc dire que l'archégone des Ricciacées est doué de croissance intercalaire et de croissance terminale.

Nous allons voir maintenant comment se forment les cellules de canal, car jusqu'ici nous ne nous en sommes pas encore occupés : c'est toujours la cellule mère de l'oosphère qui leur donne naissance.

Pour cela, nous avons déjà vu qu'elle se divisait en deux cellules superposées de taille très inégale, et nous avons donné à la supérieure, qui est la plus petite, le nom d'initiale des cellules de canal du col (fig. 2, pl. VII). Cette cellule se divise en deux parties et c'est par une nouvelle bipartition que prennent naissance les quatre cellules intérieures du col (fig. 7). De même que M. Janczewski, j'ai toujours trouvé que, chez les Ricciacées, le nombre des cellules de canal du col était constant et égal à quatre; mais je ferai remarquer que les extrémités de ces cellules ne concordent pas avec les cloisons de la paroi du col (fig. 7); c'est une preuve que la cellule terminale de l'archégone ne prend aucune part à la formation de ces cellules de canal; nous verrons plus tard ce qui se produit chez les Mousses.

Il m'a été également impossible de mettre en évidence la division en croix de la cellule terminale. Assez souvent j'ai rencontré une cloison (fig. 7) qui pourrait, au premier abord, faire croire à une telle interprétation, mais en regardant attentivement on voit que l'un des bords de la cellule terminale est fuyant et, si l'on abaisse légèrement le point, on aperçoit une petite masse protoplasmique dont une

moitié est en arrière de la cellule qu'on aurait crue unique.

Du reste, M. Janczewski a toujours trouvé, lui aussi, plus de quatre cellules à l'extrémité du col ; « leur nombre, dit-il, croît par des divisions radiales jusqu'à huit ; mais il oscille souvent entre six et dix (1) ».

Je considère ces cellules comme le résultat de la dernière division de la cellule terminale, et ce qu'il y a de remarquable, c'est qu'elles deviennent très allongées et se cloisonnent transversalement pour accroître l'archégone. Dans le cas où le nombre des cellules terminales est de 7 à 10, il y a nécessairement des cloisons qui alternent avec celles des cellules sous-jacentes (fig. 11) ; c'est probablement ce qui a fait croire à la division en croix de cette cellule.

Quant à la cellule mère de l'oosphère, elle grossit considérablement et subit une dernière bipartition donnant ainsi une petite cellule supérieure que l'on appelle la cellule de canal du ventre, et une grosse cellule inférieure qui est l'oosphère (fig. 10 et 11). Au moment de la division, le noyau expulse ses nucléoles que l'on retrouve pendant longtemps dans le protoplasme où ils deviennent peu à peu vacuolaires et finissent par disparaître. La membrane de la cellule oosphère est très mince, Kny pense qu'elle se résorbe au sommet. « Um diese Zeit wo sich das weiblicher Organ für die Empfängniss vorbereitet, scheint die zarte Membrane der Keimzelle wenigstens an ihrem Scheitel resorbirt zu sein. Nie ist es mir geglückt dieselbe nachzuweisen (2). » En réalité, elle se gélifie un peu sur tout son pourtour. Janczewski avait déjà constaté cette gélification, mais seulement sur la surface qui touche la cellule de canal du ventre, gelée, dit-il, « welcher die Mischung der Inhalte von beiden verhindert und beide Inhalte immer in gewisser Entfernung hält (3) ». Il y a une bordure gélifiée très nette et très mince

(1) Janczewski, *loc. cit.*, p. 385.

(2) Kny, *loc. cit.*, p. 18.

(3) Janczewski, *loc. cit.*, p. 385.

tout autour de l'oosphère, dont le protoplasme s'est un peu rétracté à la partie supérieure.

Les archégonés sont de plus en plus enfoncés dans le thalle parce que leur accroissement en longueur est plus petit que l'accroissement en épaisseur de ce dernier. C'est à peine si l'extrémité du col vient affleurer à la surface, lorsque ces organes sont arrivés à complet développement.

Au moment de la fécondation, les cellules de canal sont, comme on le sait, complètement gélinées et l'extrémité du col s'ouvre en forme d'entonnoir (fig. 11). Les cellules qui limitent cet entonnoir sont très renflées; elles maintiennent la goutte de mucilage destinée à arrêter les anthérozoïdes. J'indiquerai plus tard les remarques que j'ai faites sur la fécondation chez d'autres genres, mais que je n'ai pu vérifier sur les *Riccia*, parce que leur archégoné est trop difficile à isoler.

Après la fécondation, le ventre de l'archégoné grossit beaucoup, en même temps que ses cellules se divisent tangentiellement: il y a donc, à partir de ce moment, deux couches à la paroi ventrale.

Le col va maintenant disparaître, mais très lentement; il ne se flétrit que peu à peu. Tout d'abord ses cellules ne paraissent même pas souffrir, surtout celles du sommet; elles sont arrondies et restent très longtemps vivantes: ce n'est que peu à peu qu'elles perdent leur consistance et commencent à brunir. Elles sont gênées par la croissance du thalle, surtout dans la région inférieure du col, ce qui fait que les cellules de la région apicale, région qui est d'ailleurs un centre de croissance, peuvent se maintenir à l'état normal plus longtemps que les autres. Quoi qu'il en soit, le col finit par disparaître peu à peu d'une façon complète.

Quant à l'oosphère qui est maintenant devenue un œuf, elle se contracte très fortement, le réseau chromatique de son noyau devient à mailles très serrées; elle s'entoure d'une membrane à double contour et donne naissance à l'embryon dont nous n'avons pas à nous occuper ici.

Il arrive parfois que les cellules inférieures du ventre de l'archégone fécondé se multiplient très activement et donnent une sorte de pseudopode comparable à celui que nous trouverons plus tard chez les sphaignes.

**Genre *Sphærocarpus*, Mich.**

Le *Sphærocarpus terrestris*, Sm., se trouve sur la terre fraîche dans les champs et dans les bruyères ; c'est une petite Hépatique à thalle arrondi et mou, de couleur jaune clair ; son diamètre ne dépasse jamais guère 4 à 5 millimètres. J'ai pu étudier cette plante grâce à l'obligeance de M. Douin, qui l'a récoltée pour moi dans les environs de Chartres. Ce fervent bryologue, qui a suivi attentivement le développement de cette plante, l'a toujours trouvée dioïque (1).

Les archégonies de *Sphærocarpus* naissent à la face supérieure du thalle, en arrière de l'échancrure où se trouve le point végétatif ; ils sont entourés, comme on le sait, d'un involucre ouvert au sommet par un petit ostiole. Ils sont toujours courbés et par suite nettement asymétriques (fig. 14, pl. VII). Le nombre des rangées du col est de cinq et non pas de six comme le croit Campbell (2). « A cross-section of the neck of the archegonium (*Geothallus*) shows six peripheral cells, as in *Sphærocarpus* and the Marchantiaceæ, instead of only five, the number in the typical Jungermaniaceæ. »

M. Hy dans sa thèse (3) avait fort bien observé qu'il n'y a que cinq rangées de cellules au col, et je ne fais que remettre les choses au point.

Le développement de l'organe femelle se fait comme chez les Ricciées. La première cloison est presque au niveau du

(1) Douin, *Les Hépatiques d'Eure-et-Loir* (Rev. Bryol., 1894, p. 58).

(2) Campbell, *The Development of Geothallus tuberosus* (Annals, of Botany, 1896, p. 500).

(3) Hy, *loc. cit.*, p. 194.

thalle, comme Campbell l'a trouvé tout récemment dans une plante très voisine, *Geothallus tuberosus*, C. Cet auteur regarde l'archégone de cette dernière plante comme sessile (1); or on peut certainement en dire autant de celui du *Sphærocarpus*, étant donnée la position de cette première cloison.

L'oosphère a un protoplasme à grosses granulations (fig. 15, pl. VII), un noyau avec un gros nucléole qui contient lui-même une ou deux petites ampoules qui sont des nucléoles.

Il y a quatre cellules de canal du col comme chez les Ricciées, et la cellule de canal du ventre naît comme une cellule biconvexe (fig. 15). Cette cellule disparaît peu à peu, mais son noyau reste longtemps distinct; c'est ainsi que dans la fig. 14 elle est en voie de disparition alors que son noyau est encore très net. Il arrive quelquefois qu'on trouve deux cellules de canal du ventre superposées; le savant professeur Campbell a fait connaître des faits analogues dans une plante voisine récemment découverte, le *Geothallus tuberosus*: « In one case apparently two ventral canal-cells had been cut off successively (2). »

Aussitôt après la fécondation, l'oosphère est cylindrique avec un petit mucron protoplasmique vers le haut. Ce mucron que j'ai fort bien observé rappelle ce qu'on trouve chez les Anthoceros dont nous parlerons plus loin; c'est vraisemblablement le reste des anthérozoïdes qui ont opéré la fécondation.

Résumons maintenant les points nouveaux de ce chapitre sur les Ricciacées :

1° *La cellule terminale prend part à l'accroissement de l'archégone;*

2° *Les cloisonnements qui donnent les cellules de canal du col sont indépendants des cloisonnements des cellules périphériques;*

(1) Campbell, *loc. cit.*, p. 507.

(2) *Id.*, p. 501.

3° *L'archégone des Sphærocarpus a 5 rangées de cellules au col, ce qui le rapproche des Jungermanniées, mais il est sessile, ce qui le rattache aux Ricciées : les Sphærocarpus sont donc intermédiaires aux Jungermanniées et aux Ricciées ;*

4° *On trouve parfois 2 cellules de canal du ventre chez les Sphærocarpus.*

## CHAPITRE IV

### TARGIONIACÉES.

Les *Targionia* (Mich.) recherchent les lieux ombragés et les parois des rochers humides; on les trouve de préférence sur les terrains siliceux; c'est ainsi que j'ai rencontré ces plantes très abondamment développées sur le diluvium siliceux de la Costière, près de Nîmes, tandis qu'elles sont rares et mal développées dans les gorges calcaires du Gardon.

La ramification du thalle se fait de deux façons : 1° par bifurcation du sommet ou dichotomie ; 2° par formation de bourgeons ventraux non ramifiés qui portent les archégonies.

Ceux-ci ne sont jamais nombreux ; on en trouve le plus souvent 4 ou 5 ; il y en a rarement 6 à 8 ; on peut dire qu'ils forment une sorte de capitule, car ils sont fixés sur un renflement hémisphérique. Ce renflement ne se voit que lorsque les archégonies sont déjà assez âgées ; à l'état jeune, les organes femelles sont les uns à côté des autres sur une surface presque plane. On peut considérer ce léger renflement comme un archégoniophage rudimentaire qui, par évolution, a donné celui des Marchantiées : il est devenu terminal chez les *Fegatella* et nettement dorsal chez les *Lunularia*.

L'archégone des Targioniacées n'ayant pas été étudié depuis Hofmeister, je vais donner quelques détails sur son développement.

Une cellule superficielle du bourgeon ventral proémine au dehors ; son noyau prend la fuchsine de préférence au bleu de méthyle, tandis que c'est le contraire pour les cellules végétatives : cette cellule est donc déjà différenciée ; elle se divise en deux par une cloison située un peu au-dessus du thalle (fig. 16, pl. VIII).

La cellule inférieure est moins complètement plongée dans les tissus que la cellule analogue des Ricciées ; sous ce rapport les Targioniacées sont intermédiaires aux Ricciacées et aux Marchantiacées. La cellule supérieure est la cellule mère de l'archégone ; elle ne tarde pas à offrir trois cloisons obliques dont deux seulement sont représentées (fig. 17). Ces cloisons, très obliques dans leur partie supérieure, deviennent presque verticales à la partie inférieure ; elles se rencontrent latéralement deux à deux et délimitent ainsi trois cellules périphériques qui en entourent une quatrième un peu plus élevée. Un cloisonnement transversal de cette dernière donne deux cellules axiales, une inférieure, qui est la cellule mère de l'oosphère, l'autre, supérieure, qui est la cellule terminale (cellule couvercle).

A cette phase, le jeune organe femelle est donc composé de deux étages ayant chacun quatre cellules : (fig. 18), l'étage inférieur qui formera le ventre comprend trois cellules périphériques et une cellule centrale qui est la cellule mère de l'oosphère, ainsi que je l'ai déjà dit ; l'étage supérieur qui a la forme d'un dôme, et qui constituera le col, comprend aussi trois cellules latérales et une cellule axiale qui est la cellule terminale.

Les cellules de l'étage inférieur sont beaucoup plus foncées, plus granuleuses, que celles de l'étage supérieur ; la différence est très nette.

Bien que l'évolution des cellules axiales se fasse en même temps que celle des cellules périphériques, nous la traiterons à part pour la commodité et la brièveté de l'exposition.

Les trois cellules périphériques du ventre prennent chacune une cloison radiale, après quoi survient un cloison-

nement transversal qui donne par conséquent deux étages de six cellules. De nouvelles cloisons radiales ne tardent pas à apparaître. En effet on voit le protoplasme et le noyau se porter vers la partie interne de la cellule, puis celui-ci donner comme d'habitude le signal de la division (fig. 26, pl. VIII). En même temps il se fait de nombreux cloisonnements dans le sens transversal, de sorte que la paroi de l'archégone gagne à la fois en hauteur et en largeur (60 à 80  $\mu$  de hauteur ; 50 à 60  $\mu$  de diamètre ; fig. 21, 24 et 27, pl. VIII). Il est évident que ces chiffres varient un peu avec le degré de vigueur de la plante.

Enfin il faut ajouter que le ventre de l'archégone se complète toujours en dessous aux dépens de la cellule pédicelle qui se scinde tout d'abord en deux, la partie supérieure prenant ensuite deux cloisons en croix dont la première est dirigée suivant l'axe de l'organe (fig. 19).

D'après ce qui précède, le ventre de l'archégone s'allonge uniquement par croissance intercalaire.

Voyons maintenant le mode de formation du col. Tout d'abord, les trois cellules périphériques du premier étage du col se divisent en deux par une cloison radiale, de telle sorte que l'on trouve toujours six cellules en section transversale ; il peut cependant arriver que l'on en trouve sept ou même huit, mais cela est assez rare. Ces six cellules représentent le premier étage du col. Des cloisonnements transversaux donneront ensuite deux, quatre étages, etc. (fig. 22).

Il faut remarquer que cette croissance se fait surtout dans le voisinage de l'extrémité ; ce n'en est pas moins une croissance intercalaire analogue à celle que nous avons étudiée pour le ventre de l'archégone. Mais, tandis que pour ce dernier, c'était le seul mode d'allongement, pour le col, au contraire, on en trouve un autre : la croissance terminale qui est due à la division de la cellule couvercle.

Le noyau de cette cellule se divise en deux (fig. 19), puis on voit apparaître une cloison qui est à peu près inclinée de 45° sur l'axe de l'archégone (fig. 19 et 22).

La cellule terminale garde encore la propriété de se diviser, elle s'élargit et donne une autre cellule latérale, puis une troisième. Ces trois cellules, qui se rencontrent deux à deux sous des angles de 60 degrés, sont superposées aux trois cellules de la première rangée du col et elles se comportent absolument comme ces dernières jusque dans les moindres détails. Cloisons radiales et transversales y apparaissent dans le même ordre et avec la même disposition. Il n'y a pas à y revenir.

La division de la cellule terminale se produit à plusieurs reprises et à des niveaux différents ; la figure 24, pl. VIII, montre cette cellule redevenue très large et sur le point de se diviser à nouveau : cette même figure indique en outre la division transversale du dernier étage ainsi formé, témoin les deux noyaux de l'une des cellules de l'étage supérieur du col.

Le nombre des étages du col formés ainsi, aux dépens de la cellule terminale, est en général de trois ou quatre, et ce résultat serait en concordance avec ce qui aurait été trouvé par M. Janczewski chez les Mousses.

Je n'ai jamais trouvé, par exemple, que la cellule terminale prît part à la formation des cellules de canal dont il nous faut maintenant expliquer la genèse ; pour cela je vais reprendre un stade très jeune.

La cellule mère de l'oosphère se divise en deux cellules superposées (fig. 19 et 20) très granuleuses et de taille à peu près la même, comme M. Strasburger l'a trouvé aussi chez les Marchantia : la cellule supérieure qui suit le développement du col subit une double bipartition dans son noyau et dans son protoplasme de façon à donner 4 cellules superposées qui sont les 4 cellules de canal du col : ces cellules s'éloignent bientôt les unes des autres parce que les parois transversales qui les séparent se dédoublent presque aussitôt, et ensuite parce que le col est doué de croissance intercalaire (fig. 23).

Il peut y avoir quelquefois 8 cellules de canal du col,

mais cela est assez rare. Dans la figure 23, une des cellules de canal est déjà presque divisée, et les autres sont légèrement étranglées; d'ailleurs, une de mes préparations m'a montré nettement six cellules de canal dont deux sur le point de se dédoubler.

La cellule mère de l'oosphère subit alors une nouvelle bipartition et donne, comme on le sait, la cellule de canal du ventre, et la cellule oosphère (fig. 23 et 24).

A ce stade, l'archégone a presque atteint son développement complet; sa longueur totale est de 200  $\mu$  et la largeur de son ventre est à peu près le quart de cette dimension; exactement 53  $\mu$ ; le diamètre de l'oosphère est de 33  $\mu$  et celui de la cellule de canal du ventre de 10  $\mu$ .

La cellule oosphère grossit encore un peu et occupe alors presque toute la cavité ventrale, mais bientôt elle se contracte et prend une forme un peu allongée (fig. 25). A ce stade son noyau, qui a environ 10  $\mu$  de diamètre, possède un nucléole très net, avec 4 petits granules foncés, sur la nature desquels je suis loin d'être fixé.

A la fin du développement, la cellule terminale épuisée par ses cloisonnements successifs est toute petite; elle surmonte simplement l'archégone formant alors une véritable cellule couvercle; par sa gélification, elle ouvre le canal du col, et comme les cellules de canal se sont déjà gélifiées, il en résulte un cordon mucilagineux qui va à l'oosphère. La cellule de canal du ventre se gélifie la dernière (fig. 24).

Les archégonies complètement développés sont très grêles et presque cylindriques; ils ont leur partie inférieure gênée dans une fente très étroite qui est comprise entre la moitié supérieure du thalle qui a continué de s'allonger et une excroissance en forme de lame trigone, née sur les côtés et en arrière de l'archégoniophore.

Le col des organes femelles proémine au dehors avec une tendance à se recourber vers le haut, à se redresser (fig. 24). Comme nous allons retrouver cette courbure dans le genre

*Preissia*, chez les Marchantiacées, nous ne l'étudierons pas ici, nous réservant de l'expliquer dans cette dernière famille.

Après la fécondation, l'archégone est bientôt complètement entouré par l'involucre. La partie la plus inférieure du col ne se flétrit pas; elle s'ajoute au ventre pour contenir l'embryon. Les cellules du ventre se dédoublent tangentiellement, et la couche intérieure se charge de granulations comme chez les Pellia. Un peu après, il y a trois couches à la paroi, mais alors le développement appartient à l'étude du fruit.

En résumé les points nouveaux de ce chapitre sont :

- 1° *L'archégone est doué de croissance apicale ;*
- 2° *Le nombre des cellules de canal est de 4 comme chez les Ricciées (on en trouve pourtant quelquefois 8).*
- 3° *La cellule pédicelle qui fait défaut chez les Ricciées, existe chez les Targioniacées, mais elle y est peu développée ; sous ce rapport les Targioniacées font le passage aux Marchantiacées ;*
- 4° *Les archégonas asymétriques des Targioniacées rappellent ceux des Sphærocarpées et ceux des Marchantiacées ; la partie inférieure de leur col s'ajoute au ventre pour contenir l'embryon.*

## CHAPITRE V

### MARCHANTIACÉES.

J'ai étudié dans cette famille les genres *Preissia* Corda et *Marchantia* L.

Le thalle des *Preissia* est aplati et rampant, de couleur verte, violacée ou rougeâtre; il prend un développement luxuriant sur les rochers humides, aux environs des cascades, où il peut atteindre 4 centimètres de longueur; il porte sur sa face ventrale deux espèces de rhizoïdes comme les autres Marchantiées.

Sur le côté dorsal existent des tissus creusés de chambres

à air et recouverts par un épiderme pourvu de stomates saillants. Cette plante se ramifie en dichotomie ; son sommet en voie de croissance est à la base d'une échancrure assez profonde, l'échancrure apicale.

J'ai trouvé cette plante aux environs de Nîmes, dans les gorges calcaires du Gardon.

La face supérieure du thalle présente de petits mamelons verts, charnus et arrondis, cachés sous de très minces écailles membraneuses, et destinés à porter les organes sexués ; bientôt en effet on voit ces petits renflements s'élargir, écarter les écailles qui les entouraient et prendre la forme de petits chapeaux hémisphériques : ceux qui portent les archégones sont appelés des archégoniophores. Tandis que chez les Targioniacées, le support des archégones n'est pas ramifié, ici, au contraire, il est formé de quatre à six bourgeons soudés radialement, sauf à leur partie inférieure où ils sont plus ou moins libres. C'est en prenant de tout petits chapeaux qu'on a le plus de chances de rencontrer les états jeunes du développement de l'archégone ; on peut aussi les trouver sur les gros chapeaux, mais alors beaucoup plus difficilement.

D'une façon générale, les organes femelles sont d'autant plus âgés qu'on s'éloigne davantage du centre de l'archégoniophore.

Les jeunes chapeaux femelles ont été inclus dans la paraffine à 45°. Quand on fait cette inclusion, il n'est pas nécessaire d'orienter l'objet parce qu'il s'oriente de lui-même. On voit en effet les jeunes chapeaux se redresser verticalement de sorte que toutes les têtes seront parallèles à la surface libre de la paraffine. Évidemment, c'est une question de poids qui amène ce résultat : le chapeau étant moins lourd que le fragment de thalle qui lui est accolé, se retourne vers le haut, tandis que le thalle, jouant le rôle de lest, se dirige en sens opposé, c'est-à-dire vers le bas.

Les états très jeunes sont excessivement difficiles à obtenir, et j'ai certainement fait plus d'un millier de coupes

avant de trouver une préparation qui me donnât satisfaction. Le jeune archégone est plongé dans les tissus de l'archégoniophore et se distingue très difficilement de ces tissus : cependant sa réfringence n'est pas tout à fait la même, et si faible que soit la différence, elle permet une distinction qui ne laisse aucun doute. On pourrait le confondre avec les états très jeunes du développement des rhizoïdes, mais, pour peu que l'on soit familiarisé avec cette étude, on s'aperçoit tout de suite que la partie terminale des deux organes n'est pas du tout semblable : en effet, les jeunes rhizoïdes sont terminés par une cellule pointue, tandis que la cellule terminale des archégonies est large et obtuse, du moins avant sa segmentation. De plus, le mode de division de cette cellule n'est pas du tout le même. Le jeune archégone naît renversé et non pas horizontal ce n'est que plus tard qu'il prend cette position. Après le premier cloisonnement qui l'isole des tissus, la cellule mère de l'archégone donne une cellule pédicelle beaucoup plus développée que celle des Targioniacées. Il y a aussi une légère différence dans la direction des trois premières cloisons latérales qui sont verticales (fig. 30) au lieu d'être obliques, rappelant ce que nous trouverons plus tard chez les Marchantia.

La suite du développement est conforme à ce que nous avons exposé dans les chapitres précédents.

La figure 32, pl. VIII, montre la cellule terminale au moment où elle vient de se cloisonner, et c'est certainement un état semblable qui a fait croire que cette cellule se divisait d'abord en deux puis en quatre, pour donner quatre cellules en croix ; pourtant on peut remarquer qu'une des cellules est un peu plus grosse que l'autre, et en abaissant le point, on peut voir du côté opposé l'ébauche d'une autre cloison latérale.

Je vais maintenant dire quelques mots du mécanisme de la courbure de l'archégone. A mesure que cet organe se développe, son extrémité vient buter sous le chapeau contre

la face supérieure du thalle, et comme la croissance continue, il est obligé de se courber ; c'est alors que son extrémité libre, recherchant la lumière, se tourne vers le dehors, c'est-à-dire en sens opposé au pédicelle. Cet organe, d'abord vertical et renversé devient donc oblique, mais alors il se trouve soumis à l'action de la pesanteur qui le redresse de plus en plus de telle sorte qu'il devient bientôt horizontal et enfin recourbé vers le haut (fig. 40); on peut dire qu'il est doué de géotropisme négatif.

Les sections longitudinales axiales montrent que la courbure est bien due, comme Janczewski l'a indiqué (1), à une inégalité de croissance entre la face supérieure et la face inférieure ; les cellules des deux rangées inférieures sont plus allongées que celles des deux rangées supérieures ; de plus elles sont beaucoup plus nombreuses. Le protoplasme de ces cellules est réparti uniformément, et on ne trouve point de différence bien appréciable dans l'épaisseur de la membrane qui, pourtant, est un peu plus mince du côté qui devient convexe que du côté qui devient concave ; de plus cette membrane n'a pas le même aspect ; elle est plus réfringente et certainement beaucoup plus élastique du côté convexe. Sous l'influence de la turgescence de la cellule, il y aura courbure du côté le moins élastique, parce que l'autre côté absorbe plus d'eau, est mieux nourri et par suite s'allonge davantage.

Il y a encore une autre cause de redressement de l'archégone : c'est la croissance du chapeau. Les rangées de cellules situées entre le pied de ce chapeau et l'archégone s'accroissent très inégalement, les rangées inférieures s'allongent plus rapidement que les rangées supérieures de telle sorte qu'elles repoussent la base de l'archégone beaucoup plus que ne le font ces dernières. Cette action est si grande que les rangées cellulaires qui, tout d'abord, étaient convexes vers le haut, sont bientôt rectilignes et finalement convexes vers le

(1) Janczewski, *loc. cit.*, p. 387.

bas. Comme on le voit, il y a donc deux causes qui amènent le redressement de l'archégone, l'une intrinsèque, l'autre extrinsèque : la première appartient en propre à cet organe, la seconde en est indépendante.

Les sections longitudinales (fig. 38 et 40) montrent que la paroi de l'archégone, aussi bien celle du ventre que celle du col, est à une seule épaisseur de cellules, comme Janczewski l'a indiqué (1); j'ai pourtant trouvé dans le *Preissia* quelques cloisons parallèles à la surface (fig. 36, pl. VIII) dans la région qui sépare le ventre du col.

En section transversale, on trouve normalement six cellules au col (fig. 35), mais il peut arriver qu'il s'en forme une septième; en effet, en regardant à un fort grossissement, on voit l'ébauche d'une nouvelle cloison qui divise l'une des six cellules. Cette paroi en voie de formation n'est pas exactement radiale; elle ne va pas aboutir au canal du col comme les autres; elle est oblique et aboutit à l'une des parois latérales de la cellule qu'elle divise, mais c'est là un détail secondaire.

La cavité ventrale n'est pas sphérique; elle est au contraire allongée et de forme conique.

L'oosphère est formée d'un protoplasme très réfringent, à structure granuleuse plutôt que réticulée; il se colore en rouge par les réactifs à double coloration. Le noyau (fig. 39) est très visible; il prend fortement la matière colorante, sauf sur une bordure extérieure qui reste claire; la membrane nucléaire devient rouge avec le réactif colorant de M. Guignard (fuchsine acide et vert de méthyle); il en est de même de l'intérieur du noyau qui a la structure réticulée (réseau rouge) et renferme plusieurs nucléoles pourvus eux-mêmes de petites ampoules qui sont des nucléolules.

La cellule de canal du ventre et celles du col se comportent comme l'oosphère, sous l'influence des réactifs colorants: je vois là une nouvelle preuve que les cellules de ca-

(1) Janczewski, *loc. cit.*, p. 403.

nal ont toutes la même origine : si quelques-unes étaient adventives, leurs noyaux devraient se colorer comme ceux des cellules végétatives.

Il y a huit cellules de canal du col (fig. 36). M. Janczewski (1) n'en a trouvé que quatre, ce qui correspond sans doute à un stade plus jeune : ces cellules donnent un mince cordon de matière gélatineuse qui aboutit inférieurement à un petit amas granuleux (fig. 38) résultant de la gélification de la cellule de canal du ventre.

La membrane de la cellule oosphère est résorbée au sommet où elle se continue avec le cordon gélatineux (fig. 40).

Quant au pédicelle de l'archégone, il est plus ou moins enfoncé dans le thalle (fig. 32, 38, 41) ; ses cellules sont parfois très petites vers le point de contact avec le ventre.

Après la fécondation, la paroi ventrale se dédouble tangentielllement (fig. 41) : l'oosphère sphérique devient très foncée en passant à la dignité d'œuf. Il apparaît alors un commencement de périanthe très net (fig. 41), mais la suite du développement n'appartient plus à la génération sexuée.

#### Genre *Marchantia* L.

Les archégonies des *Marchantia* correspondent dans les traits essentiels de leur développement à ceux des *Preissia* ; ils ont été fort bien étudiés par M. Kny et par M. Strasburger. Je n'en dirai donc que quelques mots.

Je rappellerai d'abord que les cloisonnements latéraux sont au nombre de trois et non pas de quatre.

Les cellules de canal du col se forment comme d'habitude et leur nombre est de 8 comme chez les *Preissia*.

La cellule de canal du ventre est triangulaire en section verticale ; elle a la même teinte que l'oosphère. Celle-ci, au moment de la fécondation est beaucoup plus petite que

(1) Janczewski, *loc. cit.*, p. 388.

l'intérieur du ventre de l'archégone; la gelée du col peut donc descendre dans le ventre et entourer plus ou moins l'oosphère, ce qui facilitera beaucoup la fécondation.

Je vais dire maintenant quelques mots de deux phénomènes assez importants que j'ai trouvés dès 1892, au Muséum à Paris. On sait qu'il n'y a qu'une seule cellule de canal du ventre; or, j'ai rencontré un archégone qui en avait deux placées côte à côte. Nous avons vu que, chez les Sphærocarpées, on en trouvait aussi quelquefois deux, mais qu'elles étaient superposées, tandis que chez le *Marchantia* elles sont juxtaposées. M. Treub a découvert des faits analogues chez les Lycopodiniées.

Enfin, phénomène bien plus important, nous avons trouvé la cellule de canal du ventre fécondée à la place de l'oosphère, malheureusement nous n'en avons pas gardé le dessin. Je n'avais même mis que deux mots dans mes notes sur ce phénomène, lorsque l'année dernière un nouveau travail de M. Van Tieghem (1) m'a fait penser que la fécondation d'une cellule de canal chez les Mousses pourrait être considérée comme un changement de polarité analogue à ceux qui ont été signalés chez les plantes supérieures.

Nous pouvons maintenant résumer les points nouveaux de ce chapitre de la façon suivante :

1° *La cellule terminale de l'archégone prend part à l'accroissement de cet organe chez les Marchantiacées;*

2° *Le nombre des cellules de canal est de 8. M. Janczewski n'en a trouvé que 4, mais Strasburger a figuré 8 noyaux dans un de ses dessins;*

3° *La cellule de canal du ventre peut être exceptionnellement fécondée en place de l'oosphère.*

(1) Van Tieghem, *Acrogamie et Basigamie* (Journ. de Bot., 1895, p. 465).

## CHAPITRE VI

## JUNGERMANNIACÉES.

Nous avons étudié dans cette famille les genres suivants : *Pellia* (Rad.); *Madotheca* (Dum.); *Lophocolea* (Dum.); *Liochlæna* (Nees).

Genre *Pellia* Raddi.

Les *Pellia* se rencontrent communément près des sources, sur les rochers humides et les bords des fossés qu'ils tapissent souvent sur une grande longueur; le thalle est une lame mince généralement verte pouvant atteindre 1 centimètre de large et 1 décimètre de long.

Le *Pellia epiphylla* est monoïque; les archégonés apparaissent dans l'échancrure du bord antérieur du thalle dont ils n'arrêtent point la croissance. Ils sont au nombre d'une douzaine environ. Les premiers apparaissent dès le mois de mai; mais, c'est le mois de juin qui convient le mieux à leur formation; leur nombre diminue en juillet, et l'on n'en trouve plus que quelques-uns au mois d'août.

Pendant le développement des premiers archégonés, on voit apparaître immédiatement en arrière de leur point d'insertion un mince bourrelet cellulaire qui est la première expression d'une enveloppe destinée à les protéger; cette enveloppe est l'involucre qui est monophylle, denté et comme déchiré.

Il arrive souvent que les *Pellia* croissent dans l'eau courante; dans ce cas les archégonés sont toujours très rares; il n'en est pas ainsi lorsque cette hépatique ne reste submergée dans les fossés que pendant l'hiver.

Les archégonés sont placés dans de petites cavités ouvertes au sommet; ils sont portés par un tout petit mamelon que l'on peut comparer à l'archégoniophage rudimen-

taire des Targioniacées. Le jeune débute par le renflement d'une cellule superficielle du thalle. La cloison qui délimite la cellule basilaire est toujours convexe vers le haut (fig. 42, pl. IX). Il y a un contraste frappant entre l'aspect de cette cellule pédicelle et celui des cellules situées au-dessous et appartenant au thalle. Celles-ci sont granuleuses et foncées; celle-là, au contraire, possède un protoplasme homogène et transparent.

Le cloisonnement de la cellule supérieure étant normal, il est inutile de rappeler comment il se produit (fig. 42 et 43, pl. IX). Cette cellule reste méristématique, il est vrai qu'elle est peu active, mais enfin, elle fournit encore plusieurs segments qui contribueront à l'allongement de l'archégone; c'est ce que montrent les figures 44, 45 et 46. Le cloisonnement n'est pas longitudinal comme pourrait le faire croire un examen superficiel des deux derniers dessins, il est un peu oblique; sa netteté montre indiscutablement que la cellule terminale vient de se diviser latéralement. Après chaque cloisonnement, on voit se tasser les filaments chromatiques des deux noyaux et ceux-ci devenir de plus en plus nets à mesure qu'ils grossissent (fig. 44).

En général, les trois ou quatre cellules supérieures de chaque rangée longitudinale du col ont leurs cloisons très obliques (fig. 46 et 49); j'y vois une nouvelle preuve de la division de la cellule terminale; celles de la partie moyenne ont leurs cloisons nettement transversales par suite de l'allongement. Il arrive quelquefois qu'on trouve des archégonies un peu pointus (fig. 47), ce qui est éminemment favorable à l'observation de la cellule terminale.

Si on compare ce mode de développement avec celui que M. E. Kühn (1) a donné pour les Mousses du genre *Andræa*, on y voit un certain nombre de différences. En effet, pour ce savant l'archégone s'accroît uniquement par croissance

(1) E. Kühn, *loc. cit.*

terminale, tandis que pour nous l'accroissement est à la fois terminal et intercalaire. De plus E. Kühn fait dériver les cellules de canal du col de la cellule terminale, ce qu'il nous est impossible d'admettre ici, car on trouve assez souvent de jeunes archégones qui ont cinq cellules en hauteur, et qui ne possèdent pourtant qu'une seule cellule de canal au-dessus de l'oosphère.

Le nombre normal des cellules de canal est de 16, comme Janczewski nous l'a fait reconnaître (1). La figure 49, pl. IX, en montre 12 en deux groupes : 8 dans le groupe inférieur, et 4 dans le groupe supérieur. Les noyaux de ces cellules prennent fortement le bleu de méthyle, mais leurs parois se voient peu nettement ; pourtant on peut en distinguer quelques-unes sous forme de lignes transversales très réfringentes.

La cellule de canal du ventre a la forme d'une lentille plan-convexe, et non pas biconcave comme chez les Marchantiées ; on voit pendant longtemps sur l'oosphère la surface plane dont elle s'est détachée ; dans ma préparation cette cellule de canal a été dérangée par le rasoir de sa position normale ; de plus, elle commence à dégénérer.

L'oosphère est très foncée ; elle prend fortement les matières colorantes ; dans quelques cas, elle est à peu près le tiers de la longueur du ventre (fig. 49) ; après avoir donné la cellule de canal du ventre, elle devient peu à peu sphérique et granuleuse. Elle est relativement petite (30  $\mu$  de diamètre), la largeur totale du ventre étant à peu près quatre fois plus grande.

Je ne dirai rien du pédicelle qui a été parfaitement décrit par Janczewski, page 390 et 391 de son Mémoire : je noterai seulement que ses cellules sont un peu plus grosses d'un côté que de l'autre, lorsque l'archégone, né latéralement, doit se redresser. La trace de ce redressement se

(1) Janczewski, *loc. cit.*, p. 391.

retrouve encore dans les cellules du ventre qui sont, elles aussi, un peu plus développées du côté qui était en dessous.

Le ventre est généralement à deux épaisseurs de cellules, celles de la rangée externe étant plus nombreuses que celles de la rangée interne (fig. 50, pl. IX). Cette figure dit assez par elle-même comment les six cellules primitives ont engendré la paroi ventrale. On voit que chacune d'elles s'est divisée tangentiellement, et que dans les deux cellules résultantes, il s'est produit des cloisons radiales.

Le col est à cinq ou six rangées (fig. 51); je dois faire remarquer que j'ai presque aussi souvent trouvé le nombre six que le nombre cinq chez les Jungermanniiées à thalle; il arrive même parfois qu'on rencontre une 7<sup>e</sup> cloison comme on peut le voir dans la figure 51, mais cela est accidentel et par suite peu important.

Les cellules du col qui touchent au ventre, se dédoublent très souvent (côté gauche de la figure 49), par conséquent le col aura dans cette région deux épaisseurs de cellules, ainsi que Hofmeister (1) l'avait déjà observé. Enfin les cellules du ventre et celles du col sont parfois très allongées, rappelant les grandes cellules de l'organe femelle des Characées, et comme chez celles-ci ayant une tendance à la torsion ( $1/2$  circonférence au moins).

#### Genre *Madotheca* Dum.

Les matériaux d'étude de ce genre ont été recueillis dans les Cévennes et aux environs de Nîmes. Le *M. rivularis* Nees, se trouve sur les vieux troncs de hêtre à l'Aigoual, et le *M. platyphylla* Dum. croît aux Buissières de Dions (Gard). Les *Madotheca* ont leurs feuilles inégalement bilobées, le lobe inférieur plus petit est redressé vers le supérieur et les amphigastres sont nombreux.

(1) Hofmeister, *loc. cit.*

Le nombre des archégones dans chaque inflorescence est très variable (3 à 12), on peut dire qu'il y en a le plus souvent une demi-douzaine. Il est une cause qui influe sur ce nombre, c'est la précocité ou le retard de la fécondation de l'un d'eux. J'ai toujours remarqué que si un archégone, en avance de développement sur les autres, se trouvait fécondé, le nombre des organes femelles était restreint. Lorsque, au contraire, la fécondation est tardive, il se forme sans cesse de nouveaux archégones, sans doute pour qu'il en ait toujours de prêts lorsque les anthéridies s'ouvriront.

Les *Madotheca* sont monoïques, on trouve les deux espèces d'organes de reproduction dans la même inflorescence (fig. 52, pl. IX). Il arrive quelquefois que le bourgeon sexué, après avoir produit des anthéridies, retourne à l'état végétatif sans former d'archégones à son sommet, alors l'inflorescence est monoïque, mais ce cas est assez rare. Les fleurs femelles sont toujours à l'extrémité d'un axe terminal ou latéral. Sur un rameau de 4 centimètre environ, nous avons trouvé 8 inflorescences, c'est-à-dire une cinquantaine d'archégones parmi lesquels trois ou quatre seulement arriveront à bien mûrir leur fruit.

La cellule terminale a la forme d'un tronc de pyramide triangulaire renversé; quelquefois elle paraît en forme de coin (fig. 57), parce que l'un de ses côtés est plus développé que les deux autres (fig. 58, pl. IX). La figure 56 montre cette cellule sur le point de se diviser.

Les cloisons longitudinales sont très nettes (fig. 58); elles apparaissent sous forme de lignes claires. Le protoplasme de tout l'organe se colore très fortement, sauf celui de la cellule pédicelle qui reste légèrement teinté. Les cellules latérales se divisent transversalement (fig. 54); il en est ainsi pour la cellule interne, avec cette particularité que sa cloison n'est pas au même niveau que celles des cellules précédentes (même figure). Nous avons fait connaître des faits analogues chez les Ricciacées.

Un groupe de trois cellules latérales est destiné à compléter en dessous le ventre de l'archégone.

Il arrive parfois que la cellule centrale donne une cellule inférieure qui lui sert en quelque sorte de base. Ce fait, tout accidentel qu'il soit, n'en est pas moins important, parce qu'il rappelle ce qui a lieu chez les Characées. Cette cellule inférieure est très petite ; au contraire, la cellule qui la surmonte est beaucoup plus grosse et l'on voit bien qu'elle est destinée à donner l'oosphère. Il y a donc ici un étage inférieur de quatre cellules pour compléter en dessous le ventre de l'archégone, et il n'est pas possible d'admettre que ces quatre cellules tirent leur origine de la cellule pédicelle ; leur couleur est tout à fait différente ; elles ont la teinte des cellules placées au-dessus et s'écartent par là très nettement de la cellule pédicelle dont le protoplasma réfringent est si caractéristique.

La figure 54 montre la cellule supérieure très large et sur le point de se diviser : dans les figures 55 et 58, cette division vient de se produire, les dernières cloisons formées étant un peu obliques.

Il m'est arrivé plusieurs fois, au cours des manipulations que nécessitent les préparations, de voir le jeune archégone se redresser sous l'influence des courants du liquide véhicule ; je pouvais alors voir de face son extrémité distale, or je n'y ai jamais aperçu les quatre cellules résultant de la division de la cellule couvercle, mais bien une cellule terminale unique et très nette.

Leitgeb (1), qui a étudié en 1871 un genre très voisin, *Radula*, dit que la cellule terminale se divise et que les cellules résultantes s'allongent beaucoup et permettent à l'archégone de s'ouvrir très largement ; c'est une observation très exacte. J'ai retrouvé cet allongement dans le *Madotheca*, mais j'y vois le signe d'un cloisonnement destiné à la croissance de l'archégone.

(1) Leitgeb, *loc. cit.*, p. 42.

La section transversale du col est normalement à cinq cellules, ainsi que M. Janczewski l'a fait connaître pour d'autres *Jungermanniiées* (1); on en trouve rarement six.

Dans la figure 63, l'une des cellules, en voie de division, est beaucoup plus grande que les autres, elle n'est très foncée que d'un seul côté, son autre moitié est très claire, et vue sous le microscope, on dirait une place vide; avec les plus forts grossissements, on pressent l'ébauche d'une cloison que j'ai dû accentuer sur le dessin, pour bien indiquer comment se forme cette sixième rangée de cellules du col. Cette préparation colorée avec le lacto-carmin est d'une netteté irréprochable; le protoplasme s'est teinté en rose, et on voit qu'il occupe toute la cellule, laissant seulement sur les bords une très mince bordure blanche.

Quand on examine les coupes transversales (fig. 61, pl. IX), il faut faire bien attention de ne pas confondre les jeunes feuilles avec les sections des archégones. Ces jeunes feuilles sont condupliquées et leurs deux bords approchent si près l'un de l'autre qu'on dirait une coupe transversale du col ou du ventre. Je me hâte de dire que ces deux bords n'étant jamais soudés, la confusion n'est pas possible.

La section transversale du ventre est presque partout à deux plans de cellules en épaisseur, cependant il n'est pas rare de rencontrer plusieurs points où elle est à trois couches. La figure 62 fait bien saisir comment s'opère le passage d'une seule couche à deux, puis à trois et quelquefois même à quatre épaisseurs; chaque cellule s'est divisée tangentielllement et, aussitôt après, la moitié extérieure a pris une cloison radiale. Ce processus peut se suivre dans la plupart des autres cellules de cette préparation. Les cellules externes se divisent ensuite tangentielllement lorsqu'on passe de deux épaisseurs à trois. Il arrive même que la cellule interne se divise elle aussi tangentielllement et alors on peut avoir quatre plans de cellules à la paroi. Assez fréquemment,

(1) Janczewski, *loc. cit.*, p. 393.

enfin, on rencontre des cloisons obliques destinées à donner des cellules en forme de coin, sorte de moyen terme entre le cloisonnement radial et le cloisonnement tangentiel.

L'oosphère est presque à la base de l'archégone (fig. 60, pl. IX), ce qui contraste fort avec ce que nous trouverons chez les Mousses, par exemple chez les *Barbula*.

Au-dessus de l'oosphère se trouvent les cellules de canal ; celles du col se forment encore aux dépens d'une initiale analogue à celle des Ricciées, des Targioniées et des Marchantiées ; on trouve parfois, mais seulement à l'état jeune, que ces cellules correspondent à celles de la paroi. La cellule de canal du ventre se forme très tardivement. Chez les *Radula*, genre très voisin, Leitgeb ne put réussir à montrer que la cellule de canal se divisait transversalement : « Eben-sowenig gelang es mir eine Theilung der Canalzelle in mehrere übereinanderliegende Zellen nachzuweisen (1). »

Dans quelques archégonies, le calibre du canal n'est pas toujours uniforme, il peut être légèrement renflé vers le milieu ; très ténu à la partie inférieure du col, partie qui touche au ventre de l'archégone, il s'élargit ensuite un peu et se termine par une partie arrondie à l'extrémité supérieure.

L'ouverture de l'archégone se fait par une sorte de tube cylindrique très étroit qui précède l'écartement des rangées longitudinales. Ce petit pertuis est le commencement de l'entonnoir ; il a passé inaperçu parce qu'il faut saisir un état de développement juste à point ; je l'ai très bien observé grâce à la gelée du col qui y était engagée. Cette gelée, colorée en rose par la chroméosine, y formait un tout petit cordon cylindrique ; la fécondation se produit avant la formation de l'entonnoir, les anthérozoïdes passant par ce petit canal presque capillaire au début.

Les archégonies prennent l'aspect d'une colonne presque cylindrique ; on en trouve quelquefois d'aplatis sur les bords,

(1) Leitgeb, *loc. cit.*, p. 41.

par conséquent à symétrie bilatérale, comme la tige qui les porte. Complètement développés, ils ont de 300 à 400  $\mu$  de longueur ; leur pédicelle est le plus souvent d'une cinquantaine de  $\mu$ , et il en est de même de la hauteur du ventre ; cependant, dans quelques cas, le pédicelle est un peu plus allongé.

Après la fécondation, l'œuf se développe et l'archégone tire en quelque sorte le sommet de la tige, si bien que les archégonies non fécondés, qui étaient primitivement au sommet de cette tige, paraissent maintenant fixés sur l'enveloppe de l'embryon.

#### Genre *Lophocolea* Dum.

L'espèce que j'ai étudiée est le *L. bidentata* Nees. Je l'ai récoltée sur la terre, à la Seyrerède dans les Cévennes. Les feuilles sont bilobées avec lobes à peu près égaux, les amphigastres sont à quatre dents, les deux dents extérieures étant plus petites que celles du milieu.

Les archégonies sont nombreux dans chaque inflorescence (j'en ai compté huit dans l'une). En hiver on est sûr de la trouver à l'état convenable ; j'ai récolté cette plante en décembre et les archégonies y sont faciles à étudier.

La figure 64, pl. IX, représente un état très jeune ; on voit que la cloison qui délimite la cellule pédicelle est un peu oblique ; le premier des cloisonnements latéraux est aussi effectué ; la figure 65 appartient à un stade un peu plus âgé : son aspect est absolument le même que celui des *Madotheca* ; enfin la figure 65 est la vue latérale d'un archégone adulte qui s'accroît exactement comme celui des autres hépatiques.

J'ai aussi étudié le genre *Lioclæna*, Nees ; l'accroissement terminal y est facile à voir et on peut remarquer en outre que le col de l'archégone est tordu de 90 degrés environ (fig. 67 et 68, pl. IX).

## CHAPITRE VII

## SPHAGNACÉES.

Cette famille ne renferme que le seul genre *Sphagnum* Dill. J'ai étudié trois espèces : *Sphagnum cymbifolium*, var. *papillosum*, Lindb., *Sphagnum intermedium* Hoffm. et *S. acutifolium*, var. *rubellum*, Wills. Ces Sphaignes m'ont été envoyés les uns de Cherbourg par M. Corbière, les autres de Chartres par M. Douin ; j'en ai rapporté moi-même des Cévennes et des Alpes.

On a l'habitude de dire que les Sphaignes fleurissent l'hiver ; c'est un renseignement incomplet et qui m'a valu bien de la peine pour me procurer ces plantes à l'état convenable. En effet, je les ai étudiées pendant tout l'hiver de 1895, en allant les chercher régulièrement tous les mois, et ce n'est qu'au printemps que j'ai pu les trouver convenablement développées. Je ne veux pas dire par là qu'il ne se forme pas du tout d'archéogones pendant l'hiver, je veux seulement faire remarquer que c'est plutôt au commencement du printemps qu'on a chance de les rencontrer, parce que, à ce moment, il s'en forme en plus grand nombre.

Chaque inflorescence contient 4 à 5 archéogones (3 le plus souvent) et le premier formé est toujours axile, ainsi que l'avait remarqué Leitgeb (1) ; il tire son origine de la cellule terminale de l'archégoniophore.

Les premiers cloisonnements sont normaux (fig. 69 et 70, pl. IX). Je n'ai point trouvé les deux cellules nées selon le mode anthéridien, signalées par M. Janczewski ; leur observation me paraît due à une erreur d'interprétation. D'ailleurs ce savant ne leur attache pas une bien grande importance dans cette famille, si j'en juge par le passage suivant : « In seinem Aufbau spielen die beiden schief angelegten

(1) Leitgeb, *Stammchen und Antheridien von Sphagnum* (Sitz. ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., LIX).

Zellen gar keine so bedeutende Rolle mehr (1). » Il est donc inutile d'insister sur ce point.

Le col s'allonge par le cloisonnement de la cellule terminale (fig. 72 et 73), et sauf une ou deux exceptions on ne peut pas dire que les segments destinés à son allongement soient plus rares que chez les autres Mousses ; on trouve donc rarement le col très court en proportion du ventre.

L'ouverture du col se fait comme chez les autres Mousses ; les cellules du sommet s'écartent les unes des autres et forment un entonnoir dont les bords se recourbent en dessous ; on voit même tomber quelques-unes des cellules de l'entonnoir. Cette désagrégation des cellules terminales permet d'observer qu'il n'y a généralement qu'une seule assise au col. C'est aussi ce que montre la section transversale (fig. 77, pl. X). Schimper, qui avait bien vu ce détail, n'a donc pas eu tort de le figurer, ainsi que le dit M. Hy, dans sa thèse (2).

Cependant si on veut appeler col ce qui est au-dessus de l'oosphère, il a en effet une région où l'on trouve souvent deux et même quatre assises de cellules (fig. 78). On peut y apercevoir, en outre, les six cellules primitives qui, par des cloisons radiales, ont donné un grand nombre de rangées longitudinales.

Dans des Sphaignes venant des montagnes de l'Aigoual, j'ai pu constater une constriction au-dessus du ventre et une autre vers le tiers inférieur du col. Or, si on veut rapporter au col ce tiers inférieur qui a deux et quelquefois même quatre épaisseurs de cellules, on pourra dire, avec Janczewski, qu'une partie, sinon la moitié, de la périphérie du col a été employée à la formation de la périphérie du ventre : « Man könnte fast sagen dass die untere Hälfte der Halsperipheria zur Vervollständigung der Bauchperipherie ausgenützt werde (3). » Dans ces archégones le

(1) Janczewski, *loc. cit.*, p. 410.

(2) Hy, *loc. cit.*, p. 128.

(3) Janczewski, *loc. cit.*, p. 411 et 412.

pédicelle m'a paru moins long que dans les espèces de Cherbourg.

Le sommet du col est arrondi et légèrement renflé en massue (fig. 76) ; il a huit rangées de cellules au lieu de six. Le col est très souvent plus ou moins tordu (90 à 180 degrés) ; cette torsion atteint aussi le ventre, mais très peu (fig. 74, pl. X).

Tantôt le passage du ventre au col est plus accentué que le passage du ventre au pédicelle, tantôt c'est l'inverse qui a lieu.

Avant l'ouverture de l'organe femelle, le ventre est d'une belle couleur jaune, et le col un peu plus blanchâtre ; après l'ouverture ce dernier change de teinte, son canal devient jaune brun, comme on l'a vu pour les autres Muscinées.

D'après M. Hy (1), confirmant Janczewski, il y aurait toujours quatre assises de cellules au ventre. Je suis certain qu'il faut être beaucoup moins affirmatif, car je n'en ai bien souvent trouvé que deux (fig. 75) ; néanmoins j'ai aussi quelques préparations où il y en a quatre (fig. 79, pl. X).

Je vais dire maintenant quelques mots du pédicelle ; c'est un organe grêle un peu plus épais vers le haut que vers le bas ; sa forme est cylindro-conique (fig. 80) et il passe insensiblement au ventre. Comme c'est généralement l'archégone terminal qui se développe, il en résulte que le pédicelle, en croissant peu à peu, atteint la grosseur de la tige et semble la continuer : on dirait alors un phénomène de cortication.

En section transversale, le pédicelle offre un grand nombre de cellules (fig. 80) à parois à double contour, avec protoplasme très réfringent contenant un tout petit noyau semblable à celui des jeunes feuilles. La petitesse de ces noyaux végétatifs comparée à la grosseur du noyau de la cellule oosphère est remarquable.

(1) Hy, *loc. cit.*, p. 128.

L'oosphère (fig. 81, pl. X), est une grosse cellule elliptique, allongée dans le sens de l'axe de l'archégone (60  $\mu$  de diamètre dans sa plus grande longueur); son noyau est à peu près sphérique (20  $\mu$  de diamètre); il possède une membrane nucléaire qui se colore en rouge et en dehors de laquelle on distingue toujours une petite bande claire. On trouve toujours dans le noyau deux corps un peu plus clairs que le reste.

Ce sont deux nucléoles qui se colorent en rouge vif (fig. 82). Très grossi, le noyau montre un réseau à mailles plus lâches que celle du protoplasme; on voit sur un de ses côtés un petit corps qui est probablement un nucléole expulsé.

Le protoplasme a la structure réticulée avec mailles plus serrées dans le voisinage du noyau que près de la membrane cellulaire: le réseau se colore en rouge avec les réactifs à double coloration; enfin cette structure réticulée perd de sa netteté à mesure que l'oosphère arrive à maturité.

L'oosphère mûre a son protoplasme très dense; on y voit une foule de granulations colorées qui sont entourées d'une zone plus ou moins hyaline. Ces granulations sont des chromatophores dont quelques-uns ressemblent à des sphères attractives, de sorte que ces dernières sont toujours difficiles à voir.

La cellule de canal du ventre se colore comme la cellule oosphère. Le lacto-carmin mélangé au bleu de méthyle m'a montré entre quelques-unes des cellules de canal du col une très mince raie bleue qui est l'indice d'une membrane cellulosique.

Dans la figure 81, la cellule de canal du ventre est encore très visible quoiqu'en voie de disparition; bientôt elle sera complètement dégénérée; je n'ai pas observé la karyokinèse qui lui donne naissance. Cette cellule de canal a une forme biconvexe très nette; ses bords sont colorés en bleu et son centre en rouge par le réactif de Rosen: les

bords viennent de la membrane cellulaire gélifiée, tandis que le centre provient de la dégénérescence du protoplasme et du noyau.

L'archégone adulte n'atteint guère que 1 millimètre de hauteur environ (850  $\mu$ ). Le pédicelle est moins long que le ventre, lequel à son tour est généralement moins long que le col. Voici les dimensions trouvées : longueur du pédicelle 220  $\mu$ , hauteur du ventre 280  $\mu$ , longueur du col 350  $\mu$ . La largeur du ventre (170  $\mu$ ) est toujours moindre que sa hauteur.

La forme de l'archégone de *Sph. acutifolium* se rapproche beaucoup plus de celle de *Sph. cuspidatum*, figurée par M. Hy, que de celle de *Sph. papillosum* ; le ventre est moins ramassé et l'ensemble de l'organe est presque cylindrique. L'archégone figuré par M. Hy ne ressemble pas, quant à sa forme extérieure, à ceux que nous avons étudiés : c'est une colonne massive à col court ; pendant longtemps j'ai cru à une malformation, ce qui n'est sans doute point la vérité. Tout simplement c'est que nous n'avons pas étudié la même espèce : en effet sur le *Sph. intermedium* Hoff., espèce souvent confondue avec *S. cuspidatum* Ehr., j'ai trouvé des archégonies rappelant un peu, par leur forme, ceux de cette dernière plante.

Je considère donc cette forme massive étudiée par M. Hy comme très importante, car elle rappelle, avec son aspect de colonne, l'archégone des Hépatiques, plus que tous les autres organes femelles de Sphaignes que j'ai eu l'occasion d'étudier.

En résumé, nos observations faites au cours de ce chapitre sur les Sphaignes sont :

- 1° Les cellules nées selon le mode anthéridien n'existent pas ;
- 2° La croissance terminale se produit sans donner de cellules de canal ;
- 3° La cellule de canal du ventre est biconvexe ;
- 4° Le ventre de l'archégone n'a pas toujours quatre épaisseurs de cellules ;

5° *Le col n'a le plus souvent qu'une seule épaisseur de cellules ; il en a pourtant deux à sa partie inférieure, partie qui appartient physiologiquement au ventre.*

## CHAPITRE VIII

### ANDRÉACÉES.

Les Andréacées sont de petites Mousses noirâtres ayant le port de certains *Grimmia*. On les trouve de préférence sur les parois inclinées des rochers siliceux dans la zone sylvatique moyenne et supérieure, ainsi que dans la région alpine ; elles ne comprennent que le seul genre *Andræa*, Ehr.

J'en ai étudié deux espèces : *Andræa petrophila* Ehr., var. *alpestris* et *A. Rothii*, W, M, qui toutes les deux sont monoïques ; la première m'a été envoyée par M. Aman, de Lausanne, au mois de juillet 1895. Ce savant botaniste a récolté cette Mousse dans les Alpes Pennines sur des Gneiss, au grand Perron (2 000 à 2 600 mètres). Qu'il me permette de lui exprimer toute ma reconnaissance pour le service qu'il m'a rendu en cette occasion.

La seconde espèce, *A. Rothii*, vient du mont Lozère où elle est assez abondante ; je l'ai trouvée entre 1 200 et 1 600 mètres au roc de Malpertus, près du hameau de Costelades. J'ai aussi récolté *A. petrophila*, var. *sylvicola*, près de la tour de Malmontet, en dessus de la gare de Génolhac (Gard).

Les archégones des Andréacées ne sont jamais nombreux dans chaque inflorescence (2 à 6 chez *A. petrophila* ; 3 à 4 chez *A. Rothii*) ; pourtant j'en ai quelquefois trouvé jusqu'à 7 et 8 à la fin du printemps ; ce grand nombre s'explique sans doute par ce fait qu'il doit toujours y avoir des organes femelles prêts pour la fécondation, lorsque les organes mâles arrivent à maturité.

Le premier archégone qui apparaît se produit toujours, comme chez les Sphaignes, aux dépens de la cellule terminale du rameau sexuel; ceux qui se forment plus tard tirent leur origine des segments issus antérieurement de cette même cellule; les archégonies les plus jeunes étant sur les segments les plus jeunes.

Après la formation de la cellule pédicelle, Kühn (1) a fort bien remarqué que le jeune organe femelle est à ce moment tout à fait comparable à une jeune anthéridie. Cette comparaison, que Kny avait aussi faite pour les Ricciées, ne serait plus vraie à un stade plus avancé, car je n'ai jamais trouvé les deux cellules nées par des cloisons obliques alternes qui ont été signalées par M. Janczewski chez toutes les autres Mousses. La figure 83, pl. X, indique fort bien d'ailleurs que ces cellules n'existent pas ici: il ne peut y avoir de doute à ce sujet.

Le cloisonnement qui conduit à la formation des trois cellules latérales primitives et de la cellule mère de l'oosphère est remarquablement concordant avec celui des Hépatiques.

Le premier étage de trois cellules se subdivise ensuite en deux (fig. 83), et c'est seulement après ce cloisonnement que la cellule terminale produit de nouveaux segments latéraux.

Cette cellule a la forme d'une pyramide triangulaire plus ou moins tronquée, convexe vers le haut, concave vers le bas et légèrement arrondie sur les côtés; elle se cloisonne suivant trois directions de façon à donner des cellules latérales à plusieurs reprises.

La figure 84 représente un archégone d'âge moyen fortement coloré en rouge par la fuchsine: la cellule du sommet vient de se diviser; aussi est-elle très petite; les dernières cellules latérales formées sont aussi plus petites que les autres.

Kühn (2) a bien vu la rangée cellulaire axile (fig. 85, pl. X),

(1) Kühn, *loc. cit.*, p. 28.

(2) E. Kühn, *loc. cit.*, p. 31.

mais nous ne sommes pas du même avis sur son origine. Il pense que toutes les cellules de canal ont été formées par le cloisonnement de la cellule terminale : « Die Zweite Zelle der axilen Reihe entsteht ganz wie die erste indem eine Querwand den untern Theil der Scheitelzelle abschneidet. »

Je suis certain, au contraire, que les cellules de canal du col tirent leur origine d'une initiale qui provient de la cellule mère de l'oosphère, tout comme cela a lieu chez les Hépatiques.

Le nombre de ces cellules de canal du col est de 16, et si l'on en rencontre parfois seulement 8, c'est qu'on se trouve en présence d'un archégone encore en voie de développement.

L'oosphère est une grosse cellule elliptique (fig. 85) qui donne quelquefois une cellule de canal du ventre presque aussi grosse qu'elle.

Le ventre de l'archégone est généralement à deux épaisseurs de cellules (fig. 88); le col n'en a qu'une seule, sauf pourtant à sa partie inférieure où l'on en trouve deux; cette structure rappelle exactement ce que nous avons trouvé chez les Sphaignes, et il y a là un nouveau point de rapprochement entre ces deux familles de Mousses.

La figure 89, pl. X, représente une section transversale du col où les cellules sont en voie de bipartition; une cloison radiale est déjà formée dans l'une des trois cellules primitives. Une division analogue apparaît ensuite dans chacune des deux autres (fig. 90). Cette même figure montre en outre l'apparition d'une paroi tangentielle qui nous rend compte du processus par lequel on arrive à deux épaisseurs de cellules (fig. 91).

Le canal de cette partie inférieure du col est tout petit; les cellules qui le délimitent ont un contenu gris pâle et leurs parois sont très réfringentes et à double contour.

J'ai déjà dit que le col s'accroissait aux dépens du cloisonnement de la cellule terminale (fig. 83); je n'y reviendrai donc pas. Je ferai seulement remarquer qu'il y a un autre

mode de croissance, Janczewski ayant depuis longtemps montré qu'il y a une croissance intercalaire chez toutes les Muscinées (1).

Enfin M. Kühn croit que la cellule terminale se divise à la fin en croix : « Die Thätigkeit der Scheitelzelle erhält endlich ihren Abschluss, indem quer durch dieselbe eine verticale Wand hindurchsetzt, der in den beiden Tochterzellen eine zweite im rechten Winkel meist unmittelbar folgt (2). »

Je n'ai jamais rien vu de semblable, et si parfois j'ai rencontré des aspects qui, au premier abord, pouvaient faire croire à une telle disposition, il m'a toujours été facile de m'assurer qu'il y avait là une erreur d'interprétation. Je considère ce fait comme un reste des idées de Hofmeister sur le développement de l'archégone, et je l'explique par la disposition des trois derniers segments issus de la cellule terminale, segments qui ne correspondent pas aux cellules sous-jacentes.

A la maturité, on voit s'ouvrir le canal du col qui est toujours un peu élargi vers le haut et par conséquent légèrement conique. Les cellules terminales s'arrondissent comme chez les Sphaignes, en même temps que leurs parois deviennent noires et leur contenu jaunâtre.

La gelée qui remplit le col est très visqueuse et bien propre à arrêter les anthérozoïdes ; ceux-ci pénètrent en assez grand nombre jusqu'à la cellule oosphère, mais je n'ai point assisté au phénomène intime de la fécondation ; j'ai été plus heureux avec les Bryacées, comme on le verra plus tard.

Enfin, pour terminer l'étude des Andréacées, nous pouvons faire remarquer que leurs archégonies ont généralement l'aspect d'une colonne : ce n'est que rarement qu'on en trouve quelques-uns de très grêles et de très élancés : il en était ainsi chez les Sphaignes, et il est remarquable que cette ressemblance existe aussi dans les organes mâles de ces deux familles.

(1) Janczewski, *loc. cit.*, p. 407 et suiv.

(2) E. Kühn, *loc. cit.*, p. 33.

D'autre part on sait que les Hépatiques en général et les Jungermanniées en particulier ont aussi des archégonés à formes massives, et comme les Andrécées se rattachent aux Jungermanniées par le mode d'ouverture du sporange, on peut en conclure que ces plantes sont très proches parentes les unes des autres.

Nous pouvons maintenant résumer ainsi ce chapitre :

1° *Les Andrécées, qui s'écartent tant des autres Mousses par la déhiscence du fruit, ne présentent pas la plus petite exception dans le développement de leur archégone;*

2° *La cellule terminale produit des segments latéraux;*

3° *Les cellules de canal du col proviennent toutes d'une initiale issue de la cellule mère de l'oosphère.*

## CHAPITRE IX

### ARCHIDIACÉES.

Cette famille ne comprend que le seul genre *Archidium*, Brid.

Les *Archidium* sont des plantes grêles à thalle rameux de 1 à 2 centimètres de longueur. On les trouve sur la terre siliceuse fraîche, au bord des sentiers peu fréquentés, dans les bois et dans les bruyères humides. J'en ai reçu une belle provision de mon excellent collègue, M. Douin, que je ne saurais trop remercier. M. Husnot m'en a aussi envoyé de l'Orne; je lui renouvelle mes remerciements. Ces Mousses forment des touffes peu serrées d'un vert jaunâtre; elles sont paroïques ou synoïques; le plus souvent les organes mâles sont placés à côté des organes femelles. Il y a presque toujours de 3 à 5 archégonés dans chaque involucre.

La cellule terminale donne le premier archégone; ceux qui apparaissent ensuite tirent leur origine des dernières cellules latérales. Le premier seul se développe, en général, d'une façon complète.

Le développement de l'organe femelle se fait exactement comme chez les *Andréacées*.

La figure 92, pl. XI, représente un archégone où l'on n'a pas beaucoup de peine à reconnaître le cloisonnement ordinaire; il est entouré de paraphyses aussi longues que lui, mais que je n'ai pas représentées.

Il y a généralement une constriction très nette entre le ventre et le col; les cellules qui sont au-dessous de cette constriction sont très granuleuses, alors que celles qui sont au-dessus sont au contraire très claires; l'opposition est nette et frappante même dès le jeune âge; elle persiste souvent à l'état adulte, et même après la fécondation.

Il m'est arrivé maintes fois de trouver de jeunes archégonies qui me paraissaient avoir un pédicelle très long (fig. 93, pl. XI) avec des cellules disposées de telle sorte que j'aurais affirmé avoir affaire à un pédicelle formé aux dépens de plusieurs cellules initiales. Or tout ce que l'on sait de la génération asexuée de l'*Archidium* nous indique que ce genre est un des plus anciens que l'on connaisse parmi les Mousses. Il y avait donc beaucoup à supposer que les organes femelles devaient se rapprocher de ceux des *Hépatiques*, quant à leur mode de développement. Malgré toutes ces raisons j'aurais passé outre, car un fait est un fait, lorsque j'ai eu l'idée de mesurer la longueur de ce pédicelle et de la comparer à celle du pédicelle d'un archégone adulte. Or la dernière mesure (15  $\mu$ ) s'est trouvée moindre que la première (35  $\mu$ ); j'en conclus donc que j'avais considéré, à l'état jeune, comme appartenant au pédicelle, des cellules qui font sûrement partie du ventre. Je crois alors qu'il m'est permis d'affirmer que le jeune archégone de l'*Archidium* n'a qu'une seule cellule pédicelle. J'ai accentué sur le dessin la cloison qui le délimite supérieurement.

L'archégone adulte est souvent un peu aplati dans toute sa longueur; son ventre est indiqué par des cellules moins hautes que celles du col (fig. 94).

La moitié supérieure se flétrit et forme un ruban jaun-brun qui surmonte la génération asexuée.

Enfin j'ai rencontré des archégones qui prolongent des rameaux et qui paraissent produits par un phénomène de cortication. Ils ressemblent à ceux que j'ai signalés chez les Sphaignes dans un des chapitres précédents et ils nous font souvenir au développement de l'appareil femelle des Characées.

## CHAPITRE X

### PHASCACÉES.

Dans cette famille nous avons étudié les genres : *Ephemerum* (Hamp.), *Pleuridium* (Brid.) et *Phascum* (Schreb.).

#### Genre *Ephemerum*, Hamp.

Les Éphémères sont des plantes extrêmement petites et par suite très difficiles à se procurer à l'état convenable. J'ai été assez heureux de découvrir *E. recurvifolium*, Boulay, pendant l'hiver à Ligugé, près de Poitiers, sur des argiles provenant de granulites décomposées.

Chaque plantule donne 4 à 7 archégones, le plus souvent 4.

La figure 95, pl. XI, est caractéristique ; elle montre que l'archégone n'a qu'une seule cellule pédicelle, et, celle-ci mise à part, on croirait réellement avoir affaire à un organe femelle de *Riccia*. Voir cette figure suffit pour se convaincre que nous ne rencontrerons point deux cloisons obliques alternes pour donner deux cellules au-dessus du pédicelle : le genre *Ephemerum* représente donc un genre primitif, et je me réjouis de ce que mes recherches sur cette plante me conduisent à des conclusions absolument identiques à celles auxquelles le savant directeur du Jardin des Plantes de

Munich, M. Gœbel (1), est arrivé par une toute autre voie.

Le pédicelle se cloisonne d'une façon normale (fig. 96, pl. XI); ses cellules ont leurs parois beaucoup plus épaisses que celles du reste de l'archégone; elles sont jaunes, même dans les états jeunes, tandis que les autres parois sont claires et réfringentes. On peut même dire que, à ce point de vue, il y a souvent une transition brusque du pédicelle au ventre de l'organe femelle (fig. 97).

Le ventre n'a qu'une seule épaisseur de cellules (fig. 97, pl. XI), et il en est de même du col. Ce dernier a toujours six rangées de cellules (fig. 100).

Les cellules de canal se produisent comme je l'ai déjà indiqué; leur gélification a lieu comme d'habitude, il n'y a donc pas lieu d'insister.

Je vais au contraire dire quelques mots d'un phénomène que nous n'avons pas encore rencontré et qui est assez important; j'ai remarqué que l'extrémité de l'archégone se gélifiait comme les cellules de canal, de telle sorte qu'il n'y a pas ici production d'un entonnoir à l'extrémité du col, comme cela a lieu chez toutes les autres Muscinées. La modification porte sur les trois ou quatre derniers étages qui se transforment en une sorte de gelée renfermant une grande quantité de granulations grisâtres provenant de débris nucléaires.

La cellule de canal du ventre mérite, elle aussi, une mention à part. En effet, elle est dans quelques cas presque aussi grosse que la cellule oosphère, et je considère comme certain qu'elle peut être fécondée en place de cette dernière. C'est par analogie avec ce que j'ai signalé chez les *Marchantia* que je puis me permettre d'exprimer et de soutenir cette opinion.

L'archégone adulte a environ 240 à 250  $\mu$  de hauteur (fig. 98, pl. XI); son extrémité gélifiée arrête les anthérozoïdes au passage, et ceux-ci n'ont plus qu'à suivre le canal

(1) Gœbel, *Index bibl.*, n° 13.

du col pour atteindre l'oosphère. Il n'est pas rare de trouver deux archégones fécondés dans le même bourgeon.

Enfin, pendant le développement de l'embryon, on peut observer au-dessus de la coiffe, sous forme d'un petit ruban jaunâtre, une grande partie du col de l'archégone.

#### Genre *Pleuridium*, Brid.

Le genre *Pleuridium* renferme certaines espèces telles que *P. alternifolium* et *P. subulatum*, Brid., qui ressemblent tellement aux *Archidium* que, à l'état stérile, dit M. Husnot (1), on pourrait confondre ces plantes les unes avec les autres, si on se contentait d'un examen superficiel.

La remarque de notre savant bryologue m'a donné l'idée de comparer les organes femelles de ces deux genres. Or la ressemblance est si grande qu'on peut sûrement conclure que ces deux genres sont voisins l'un de l'autre et que les *Pleuridium* représentent eux aussi un genre très ancien.

J'ai trouvé ces plantes en assez grande abondance sur l'îlot de granulite de Ligugé qui occupe à peu près le centre du détroit du Poitou.

Les archégones apparaissent à l'automne, au nombre de deux à cinq dans chaque inflorescence. Les états jeunes, toujours difficiles à obtenir, ont un développement normal, et, de même que chez les *Ephemerum*, on n'y trouve point le cloisonnement selon le mode anthéridien (fig. 101, pl. IX). J'ai toujours remarqué que les cellules qu'on croirait opposées ne le sont point, une d'elles paraît beaucoup plus grande que l'autre; dans la figure 101, c'est celle de droite qui semble la plus grande parce qu'on la voit tout entière, tandis que l'on ne voit au contraire qu'une moitié de celle de gauche, laquelle paraît par conséquent plus petite.

De plus, jamais une section transversale à ce niveau ne m'a donné deux cellules, mais toujours trois, ce qui est ca-

(1) Husnot, *Muscologia gallica*, p. 65.

ractéristique. Je ferai la même remarque pour la figure 102 qui représente un état un peu moins jeune.

Il est inutile de répéter le mode de croissance de l'archégone, car il est analogue à ce qui a été décrit dans les premiers chapitres de cette étude.

La figure 103 montre que la cellule terminale est sur le point de se diviser ; en effet, son noyau est déjà dédoublé et la nouvelle cloison commence à apparaître. On peut remarquer que la direction de cette cloison ferait croire, là encore, à l'existence de deux séries de cellules alternes ; pourtant il ne peut y avoir de doutes.

La cellule pédicelle se divise longitudinalement puis transversalement ; la cloison transversale n'est encore formée que d'un seul côté (fig. 103, pl. XI), tandis qu'elle est complète dans la figure 104 qui représente un stade un peu plus âgé.

L'archégone adulte est légèrement renflé en massue à son extrémité terminale ; ses cellules de canal fournissent un contenu grisâtre et granuleux dans la partie axiale, clair et homogène à la partie périphérique (fig. 105). Ces parties claires se retrouvent aussi de distance en distance transversalement, révélant ainsi l'existence d'une paroi de séparation entre les diverses cellules de canal : les parties claires proviennent de la cellulose transformée, tandis que les parties grisâtres résultent, au contraire, de la modification du protoplasme et des noyaux.

La cellule de canal du ventre est presque aussi grosse que l'oosphère ; elle ne se gélifie que très longtemps après les cellules de canal du col ; sa forme est à peu près conique et non plus biconvexe. Son noyau possède un très gros nucléole entouré d'une auréole de substance claire ; il est très finement granuleux (fig. 107) et ce n'est que çà et là qu'on trouve encore quelques chromosomes assez gros. Cette pulvérisation des chromosomes est le signe précurseur de la disparition du noyau.

L'oosphère est formée d'un protoplasme homogène con-

tenant un énorme noyau entouré d'une mince membrane nucléaire. Ce noyau renferme un nucléole qui possède lui-même un nucléolule fort apparent et toujours central (fig. 108). Autour du nucléole, on trouve une mince zone hyaline qui se prolonge sous forme de mailles dans le reste du noyau. Les chromosomes sont des plaques foncées qui remplissent les mailles de la substance claire que nous venons de signaler ; leur nombre diminue quand l'oosphère arrive au moment de la fécondation, mais je ne sais pas si la diminution conduit à un nombre constant pour une même espèce : c'est presque certain, mais je n'ai pas eu l'occasion de le vérifier.

Le col a toujours six rangées de cellules (fig. 106), mais il est assez difficile d'en obtenir des sections transversales parce que celles-ci sont très petites et disparaissent dans l'alcool qui mouille le rasoir. On obtient de très bons résultats par le procédé suivant, qui peut d'ailleurs être appliqué aux autres Mousses. On fait durcir le sommet de la tige dans l'alcool absolu, on le met ensuite dans l'éther, puis dans une dissolution de celloïdine de consistance huileuse, enfin on laisse vingt-quatre heures dans la celloïdine épaisse. Lorsqu'on le retire il est imprégné de cette matière à inclusion, et l'on peut couper facilement dans la moelle de sureau sans avoir peur que les courants entraînent les différents fragments des coupes. Nous avons ainsi obtenu un grand nombre de préparations dont quelques-unes colorées par le lacto-carmin sont très belles.

Le ventre est à une seule couche de cellules, cependant sa partie inférieure en a souvent deux. Il y a toujours un doublement de la paroi, lorsque, après la fécondation, l'embryon commence à se développer.

**Genre Phascum, Schreb.**

Nous avons étudié le *Ph. bryodes*, Dicks, plante très commune, surtout dans la région méditerranéenne où elle croît

sur le bord des chemins et dans toutes les luzernes. Elle est monoïque. C'est en octobre et novembre qu'il faut récolter cette plante si on veut bien étudier les archégonas. Ceux-ci sont généralement en petit nombre; pourtant il m'est arrivé plusieurs fois d'en trouver une quinzaine dans le même bourgeon.

Au-dessus de la cellule pédicelle la division normale commence immédiatement. L'aspect est pourtant quelquefois le même que si l'archégonas était formé de deux séries de cellules alternes (fig. 109, pl. XI), mais ce n'est qu'une apparence, car dans la préparation, en abaissant le point, on aperçoit en dessous des cloisons qui appartiennent à une troisième rangée cellulaire. De plus les parois sont moins rectilignes que dans le cloisonnement des anthéridies, et enfin elles semblent relevées vers le haut, ce qui provient en réalité de ce que les cellules du pourtour sont incurvées pour embrasser les cellules axiales.

A ce stade, le jeune archégonas est donc bien une petite colonne cellulaire à plusieurs rangées; on comprend très bien néanmoins que Hofmeister (1), trompé par les apparences, ait cru à un développement analogue à celui des anthéridies.

La cellule terminale est concave vers le bas et convexe vers le haut; elle donne des segments latéraux (fig. 110), mais point de cellules de canal.

Celles-ci sont au nombre de six, ayant chacune un noyau allongé en forme de bâtonnet. J'en ai représenté une dans la figure 111.

L'archégonas adulte a une longueur d'environ 400  $\mu$ .

Le pédicelle est conique ou cylindrique; il a normalement 50 à 60  $\mu$ . Il arrive parfois que l'on rencontre quelques archégonas dont le pédicelle est très long, de sorte que l'oosphère se trouve placée à peu près à égale distance de la base et du sommet de l'organe; mais c'est un cas assez rare et probablement tératologique.

(1) Hofmeister, *Vergleich. Untersuch.*, p. 16 et 37.

Le ventre a de 70 à 80  $\mu$  de hauteur et à peu près autant de largeur ; l'oosphère a environ 20  $\mu$  de diamètre (fig. 111, pl. XI). La cellule de canal du ventre naît comme d'ordinaire sous forme d'une lentille biconvexe.

Le col a toujours six rangées longitudinales de cellules (fig. 112) ; il est assez long (270  $\mu$  environ) ; au moment de la fécondation, il est toujours largement ouvert en entonnoir ; ses deux étages supérieurs tombent, leurs cellules se désagrègent (fig. 113). Chacune est formée d'une membrane à double contour avec un protoplasme qui devient très granuleux avant de disparaître. Les cellules restantes sont flasques, tandis que les cellules supérieures sont encore arrondies et très vivantes, nouvelle preuve de la croissance terminale de l'archégone.

Si maintenant nous résumons en quelques lignes les faits principaux qui se dégagent de l'étude des genres *Ephemerum*, *Pleuridium* et *Phascum*, nous arriverons à ces conclusions que dans la famille des Phascacées :

1° *Les deux cellules nées selon le mode anthéridien n'existent pas ;*

2° *Les cellules de canal du col ont toutes la même origine.*

## CHAPITRE XI

### BUXBAUMIACÉES.

Cette famille comprend les genres *Diphyscium*, Mohr, et *Buxbaumia*, L.

J'ai pu étudier le *D. foliosum*, Mohr, grâce à l'obligeance de M. Husnot qui m'a envoyé cette plante de la Bretagne. Je l'avais bien trouvée dans les Cévennes, mais pas à l'état convenable. Cette Mousse se rencontre sur les talus très ombragés des terrains siliceux, dans la zone sylvatique. C'est au mois de février qu'il faut chercher les archégonies. La plante est dioïque, mais les deux espèces d'organes sexués se trouvent dans la même touffe. J'ai remarqué que le nombre des pieds femelles est toujours plus petit que le nombre des pieds mâles.

Les archégones entourés par un même involucre sont au nombre de dix à douze et non pas cinq ou six, comme on le met habituellement dans les flores.

L'archégone possède une seule cellule pédicelle (fig. 114, pl. XII). La cellule terminale se cloisonne comme d'habitude (fig. 115).

J'ai trouvé six cellules de canal du col dans un archégone qui est à peu près à l'état moyen de son développement : c'est ce que montre la figure 116 qui représente un archégone de 120  $\mu$  de longueur ; la deuxième cellule de canal à partir du sommet est plus allongée que les quatre autres ; nul doute qu'elle ne se scinde en deux.

La cellule de canal du ventre est presque aussi grosse que l'oosphère.

Il y a normalement six rangées de cellules au col (fig. 117, pl. XII) ; mais il n'est pas rare d'en trouver sept ; en vieillissant, les parois de ces cellules s'épaississent beaucoup et deviennent très jaunes ; le canal intérieur est très petit et fait songer à un espace intercellulaire.

Le développement de l'archégone des *Diphyscium* nous permet de considérer cette plante comme une forme de Mousse très ancienne. Comme les *Buxbaumia* sont aussi des formes archaïques, ainsi que l'a montré Gœbel, il en résulte qu'on a très justement rapproché ces deux genres dans une même tribu. Je crois qu'on doit aller plus loin et en faire une famille à part, famille primitive comme les Archidiacées et les Andrécées.

Le savant directeur du Jardin botanique de Munich est arrivé, par une toute autre voie à des conclusions absolument semblables (1).

## CHAPITRE XII

### BRYACÉES.

Dans cette famille, j'ai étudié les genres suivants : *Bar-*

(1) Gœbel, *Archegoniaten Studien* (Flora, 1892).

*barbula*, *Orthotrichum*, *Eucalypta*, *Bryum*, *Fissidens*, *Mnium*, *Fontinalis*, *Hypnum*.

**Genre *Barbula*, Hedw.**

Mes recherches ont porté sur une espèce monoïque *B. muralis*, Timm. et sur une espèce dioïque, *B. ruraliformis*, Besch.

La cellule mère de l'archégone est une cellule superficielle du sommet végétatif; elle est très facile à distinguer des jeunes paraphyses qui l'environnent, parce qu'elle est aussi large que longue (fig. 118, pl. XII), tandis que celles-ci sont beaucoup plus longues que larges; son contenu est aussi plus foncé que celui des paraphyses. Elle se cloisonne transversalement pour donner une cellule inférieure aplatie qui est la cellule pédicelle (même figure) et une cellule supérieure bombée qui va former le corps de l'archégone.

D'après M. Janczewski, il apparaît ensuite dans cette cellule supérieure une cloison oblique qui vient rejoindre la cloison transversale, puis une autre en direction opposée à la première. Et comme ce mode de développement est celui des organes mâles, il en résulte qu'on ne peut pas distinguer, à ce stade, un jeune archégone d'une jeune anthéridie.

Je suis absolument de l'avis de ce savant et j'ai vu, comme lui, ces cloisons qui, en somme, délimitent plusieurs cellules pédicelles, mais j'ai trouvé leur nombre très variable: c'est ainsi que dans le *Mnium affine*, Schwæger, on observe non pas deux mais quatre cloisons obliques alternes; il n'y en a que trois chez les *Barbula* (fig. 119 et 120, pl. XII) et enfin je suis absolument certain qu'il n'y en a pas du tout dans le genre *Eucalypta*.

De telles différences paraissent extraordinaires et il se pourrait bien qu'il y eût là une erreur d'observation. J'ai en effet remarqué que les cellules des deux rangées ne paraissent pas du tout de même grandeur, ce qui tient peut-être à ce qu'on ne voit qu'une moitié des plus petites, l'autre moitié appartenant à la face inférieure de l'archégone:

chaque face aurait ainsi une rangée et demie de cellules.

La figure 121 montre que la cellule terminale prend part à l'allongement de l'archégone, en donnant à plusieurs reprises des segments latéraux ; la dernière cellule formée a sa cloison supérieure oblique et il en est de même de l'avant-dernière. La figure 122 indique elle aussi que la cellule terminale est sur le point de se diviser ; en effet, elle est très allongée transversalement ; une préparation voisine de celle-ci montre que le noyau s'est dédoublé en deux autres d'inégale grandeur, l'un étant même beaucoup plus gros que l'autre. On commence en outre à y distinguer l'apparition d'une nouvelle cloison : il n'y a donc pas de doutes, la cellule terminale se divise. Les segments ainsi produits sont très granuleux et prennent fortement les matières colorantes, surtout le vert et le bleu de méthyle. Le nombre de ces divisions est variable avec les différentes espèces, plus grand chez celles qui ont un long col, plus petit chez celles qui ont le col plus court : il en était de même chez les Hépatiques.

Le cloisonnement de la cellule terminale est donc un phénomène important dans la croissance de l'archégone de toutes les Muscinées. Janczewski l'avait seulement signalé chez les Mousses, établissant ainsi une différence capitale entre ces plantes et les Hépatiques.

Voici d'après ce savant comment la cellule terminale se comporte : « Die Kappenzelle... trägt zur Verlängerung des Archegoniumshalses insofern noch bei als von ihr successive neue peripherische segmente und innere Zellen (Kanalinitialen) erzeugt werden (1). »

Nous différons sur ce point ; pour moi, comme je l'ai déjà dit, les cellules ont toutes la même origine, elles proviennent d'une initiale détachée de la cellule mère de l'oosphère, tandis que, pour le distingué professeur de Cracovie, ces cellules n'ont pas toutes la même origine : les unes viendraient de la cellule terminale et les autres de la cellule mère de l'oospore.

(1) Janczewski, *loc. cit.*, p. 407.

Il arrive parfois, surtout à l'état jeune, que les cellules de canal correspondent aux cellules de la paroi, mais le plus souvent il n'y a pas concordance (fig. 121, pl. XII). Ces cellules sont souvent à peu près de même taille; cependant on en trouve parfois qui sont plus grosses que les autres; d'une manière générale elles sont d'autant plus grosses qu'on se rapproche davantage du sommet, et la raison en est facile à trouver: c'est que l'archégone est un peu claviforme.

La cellule de canal supérieure est arrondie vers le haut et il est impossible de la supposer détachée de la cellule terminale. Le nombre des cellules de canal est de 12 dans ce genre; elles s'allongent fortement, deviennent cylindriques et très étroites, ce qui les distingue des cellules de la paroi: elles sont à peu près deux fois plus longues que ces dernières; leur noyau prend la forme d'un bâtonnet, en même temps que le protoplasme devient fortement granuleux: c'est le commencement de la désagrégation.

La transformation est souvent basipète; les plus élevées sont atteintes les premières, puis celles qui sont un peu au-dessous, et enfin celles qui sont à la base. La cellule de canal du ventre est toujours atteinte la dernière: on peut donc dire que la dernière formée est la dernière modifiée.

La masse géliforme ainsi produite remplit le canal du col et s'accumule surtout à la partie supérieure où le canal est plus large, l'archégone étant claviforme. Je n'insisterai pas sur ces détails qui sont consignés dans le beau Mémoire de M. Janczewski « ihr Protoplasma schmiltz zusammen und rückt meistens in die Keulenförmig angeschwollene Spitze hinein, wo der Kanal am geräumigsten ist » (1).

Le col n'a qu'un seul plan de cellules en épaisseur (fig. 124, pl. XII), excepté à sa partie inférieure qui fait transition au ventre: c'est exactement ce que nous avons trouvé chez les Sphagnacées et chez beaucoup d'Hépatiques.

La périphérie ventrale de l'archégone a deux couches de

(1) *Loc. cit.*, p. 410.

cellules, sauf à l'état jeune bien entendu (fig. 125). Cette figure montre que certains noyaux se sont portés vers la paroi intérieure des cellules, signe précurseur de la formation tangentielle des cloisons.

La partie de l'archégone située au-dessous de l'oosphère est très longue, et, d'une façon générale, on peut dire que le pédicelle est toujours beaucoup plus développé chez les Mousses que chez les Hépatiques.

La cellule pédicelle se divise transversalement en deux moitiés dans chacune desquelles apparaissent deux cloisons en croix; surviennent ensuite des parois tangentielles, puis des parois radiales, en même temps que le cloisonnement des cellules obliques alternes complètent en dessous le ventre de l'archégone.

L'organe femelle du *B. muralis* complètement développé a environ un demi-millimètre de longueur; son extrémité est un peu claviforme; l'oosphère est devenue tout à fait sphérique; son diamètre est de 13 à 15  $\mu$ ; il semble qu'elle ait très peu augmenté de volume, car à un stade très jeune (fig. 121) elle avait déjà 11  $\mu$ . Cela tient à ce que la cellule de canal du ventre (4  $\mu$ ) ne s'en était pas encore détachée. Si on la suppose enlevée, ce qui reste nous indique exactement le diamètre de l'oosphère, soit 7  $\mu$  environ: on voit donc qu'elle a grossi à peu près du double. Ses granulations sont moins sombres qu'à l'état jeune. Je n'ai pas observé sa fécondation.

#### Genres *Cinclidotus* P. B., et *Grimmia* Ehr.

Le pédicelle est très peu développé chez les *Cinclidotus aquaticus*, Br. E, tandis qu'il est très long et conique chez les *Grimmia pulvinata*, Sm. De même, le col est très court dans la première espèce, tandis qu'il est très long dans la seconde; d'ailleurs, d'une façon générale, les archégonies sont beaucoup plus courts chez les *Cinclidotus* que chez les *Grimmia*.

Dans ce dernier genre, l'extrémité terminale de l'archégone est un peu claviforme et contient souvent 8 rangées de cellules : cette intercalation de deux rangées se voit facilement en coupe transversale ; dans la vue de profil, on n'en aperçoit qu'une seule parce que l'autre est diamétralement opposée.

**Genre *Orthotrichum*, Hedw.**

Parmi les nombreuses espèces de ce genre, il en est trois que j'ai plus particulièrement étudiées ; ce sont : *O. anomalum*, Hedw. ; *O. diaphnum*, Schrad. ; *O. cupulatum*, Hoffm. ; la première se reconnaît à ses coussinets d'un vert d'olive, elle est très commune partout ; la deuxième est caractérisée par ses feuilles pilifères, elle abonde dans la région méditerranéenne ; enfin, la troisième se reconnaît à sa capsule bordée de rouge, je l'ai récoltée dans le parc de Versailles.

L'archégone se développe comme d'habitude. La figure 126, pl. XII, représente un état jeune (45  $\mu$  de hauteur) dans lequel on peut reconnaître la cellule pédicelle et les cloisonnements latéraux.

Le jeune organe femelle reste très longtemps cylindrique ; c'est ainsi qu'il peut atteindre 90 à 100  $\mu$  de hauteur, avant l'apparition des deux constriction qui séparent le col du ventre et celui-ci du pédicelle.

Il n'y a pas de cellules obliques alternes au-dessus de la cellule pédicelle, ce qui est encore à noter, du moins dans l'*Orthotrichum anomalum* (fig. 126).

La cellule terminale est indiscutablement méristématique. Ce qui a pu faire croire qu'elle se divisait en croix, à un moment donné, c'est qu'il arrive assez souvent qu'elle prend une cloison presque axiale. En réalité, cette cloison ne la divise point en deux cellules égales, elle isole tout simplement un segment latéral. J'ai vu bien souvent de jeunes archégonies redressés et j'ai toujours pu me convaincre de ce fait.

Je n'ai pas eu l'occasion d'observer le mode de formation des cellules de canal dans ce genre, mais il n'y a aucune raison pour que ce mode soit différent de celui que nous avons trouvé dans toutes les autres Muscinées.

**Genre *Encalypta*, Schreb.**

Dans ce genre, je n'ai étudié à fond qu'une seule espèce, la plus commune de toutes, *Encalypta vulgaris*, Hedw. Il faut la récolter au mois de décembre, du moins dans le Midi, si on veut bien observer les organes femelles.

Le jeune archégone n'a qu'une seule cellule pédicelle qui se divise plus tard en deux, une inférieure et une supérieure, par une paroi transversale bombée vers le bas. Dans la figure 127, pl. XII, on peut remarquer que la cellule supérieure s'est cloisonnée longitudinalement pour donner deux cellules grises qui sont pourtant beaucoup moins foncées que celles qui les surmontent, ce qui fait qu'on ne peut pas les supposer dérivées de ces dernières.

L'archégone d'âge moyen montre un pédicelle à deux étages de quatre cellules chacun (fig. 128). De plus, en voyant le sommet de cet archégone, on ne peut se dispenser d'accepter la division de la cellule terminale, comme nous l'avons indiqué.

Le col a la structure ordinaire, avec cette particularité que son canal s'élargit assez brusquement vers le haut.

A la maturité, le sommet de l'archégone se sépare souvent en trois branches qui rappellent la division suivant les trois plans obliques ; en même temps, les cellules terminales s'arrondissent et se décolorent, puis elles tombent peu à peu jusqu'à une certaine distance du ventre. Le reste du col prendra part à la constitution de la coiffe.

**Genre *Bryum*, Linn.**

Nous avons étudié deux espèces dioïques :

*Br. capillare*, L. et *Br. argenteum*, L. La première est une plante généralement robuste, très commune partout, sauf dans la région méditerranéenne où elle ne se trouve que dans les vallées fraîches ; elle doit être récoltée au printemps ; la seconde est moins développée, elle est remarquable par ses reflets argentés ou tout à fait blanc d'argent ; elle est encore plus abondante que la précédente, on la trouve sur les murs, sur les bords des routes, et même entre les pavés des trottoirs dans les villes ; on peut la récolter toute l'année ; il vaut pourtant mieux en faire provision vers la fin de l'automne ou au commencement de l'hiver.

Les archégonies sont très nombreux (5 à 15). Les figures 129 et 130, pl. XII, représentent un état jeune et un état moyen de cet organe chez le *Bryum torquescens*, Br. E. On peut y vérifier ce que nous avons déjà dit plusieurs fois sur la cellule pédicelle et sur la cellule terminale.

La gélification des cellules de canal donne un mucilage très abondant, dans lequel on peut reconnaître près de l'oosphère un reste de la cellule de canal du ventre (fig. 131).

Celui-ci a généralement deux épaisseurs de cellules à sa partie supérieure et trois à sa partie inférieure. Les cellules de la rangée interne sont un peu plus petites que les autres (fig. 133, pl. XII).

Le col a la structure normale, c'est-à-dire qu'il est formé de six rangées longitudinales de cellules : ce nombre doit être considéré comme constant, pourtant çà et là on trouve des coupes qui en montrent sept rangées.

Enfin le pédicelle est long et volumineux chez *Bryum capillare* ; il s'amincit de plus en plus à mesure qu'on se rapproche de la base ; sa forme est donc celle d'un cône renversé.

A la maturité, les archégonies s'ouvrent très largement, et comme la gelée qui remplit l'entonnoir est très abondante, les anthérozoïdes sont facilement arrêtés.

Les *Bryum capillare* étant dioïques, je me suis proposé

de chercher comment les anthérozoïdes arrivaient sur les plantes femelles lorsque les touffes mâles sont éloignées. A cet effet, j'ai isolé soigneusement une touffe femelle de *Br. capillare*, en ayant soin d'enlever tout le gazon qui l'entourait dans un rayon de 2 mètres environ. J'ai recouvert ensuite cette touffe femelle d'une toile métallique très fine pour empêcher les insectes de la toucher, et enfin j'ai entouré le bord inférieur de la toile d'un bourrelet imperméable d'argile afin d'éloigner l'eau de ruissellement. Plusieurs sillons creusés dans le sol avaient aussi pour but d'empêcher cette eau de passer sur la plante en expérience : dans ces conditions, je n'ai jamais obtenu de fécondation.

Lorsque, au contraire, j'ai laissé intact le gazon qui entourait le pied femelle, tout en ayant soin d'enlever les plantes mâles dans un rayon de plusieurs mètres, j'ai toujours obtenu la fécondation après une température humide ; j'en conclus donc que le passage des anthérozoïdes des touffes mâles aux touffes femelles se fait, lorsque les gazons sont épais et bien imbibés par la pluie ou par la rosée, parce qu'il y a alors un échange continu d'eau entre les différentes tiges de Mousses.

Une seconde expérience m'a montré l'intervention des animaux dans le phénomène de la fécondation des espèces dioïques, chez lesquelles les deux sortes d'organes sexués, mâles et femelles, sont encore éloignés les uns des autres.

Pour cela j'ai enlevé sur un espace de plusieurs mètres carrés une pelouse sur laquelle croissait le *Bryum capillare* et j'ai mis au centre de la surface dénudée une touffe femelle de cette même mousse. Je l'ai protégée encore contre l'eau de ruissellement, mais je ne l'ai recouverte ni d'une gaze, ni d'une toile métallique. Dans ces conditions les insectes en passant sur la plante y laissaient les anthérozoïdes qu'ils avaient pris sur la pelouse du pourtour, car j'ai toujours obtenu la fécondation, non pas de tous il est vrai, mais d'un grand nombre de pieds femelles.

De ces deux séries d'expériences qui ont été faites dans

les Cévennes, au voisinage de l'observatoire de l'Aigoual, on peut donc conclure que, chez les espèces dioïques, l'anthérozoïde est amené sur l'archégone :

1° *Par l'eau qui imbibe les différents brins de Mousses;*

2° *Par l'intervention des animaux.*

Lorsque la plante, tout en étant dioïque, a les deux espèces d'organes sexués dans la même touffe, la fécondation est beaucoup plus facile; les paraphyses en se gélifiant permettent aux anthérozoïdes d'atteindre l'organe femelle. Ces paraphyses sont donc, ainsi que Kienitz-Gerloff l'a montré en 1886 (1), non seulement des organes protecteurs, mais encore des organes de réserve d'eau pour les appareils sexués.

Les anthérozoïdes suivent le canal du col jusqu'à l'osphère et enfin l'un d'eux pénètre dans celle-ci (fig. 132). Je n'ai pas vu comment se faisait la fusion des deux éléments, mâle et femelle, mais dans le genre *Fissidens*, je suis allé un peu plus avant dans la question.

#### Genre *Fissidens*, Hedw.

Nos recherches ont porté sur le *Fissidens incurvus*, Schwægr, petite Mousse assez commune dans la région méditerranéenne. Les archégonies sont petits et on peut faire assez aisément des fécondations artificielles.

Les anthérozoïdes ont la forme ordinaire, courbés en arc à l'état jeune (fig. 136, pl. XII), avec plusieurs masses de protoplasme de rebut (fig. 137). Ils sont fortement attirés par des solutions sucrées, ainsi que l'a montré Pfeiffer, mais encore plus fortement par la gelée qui s'écoule du col de l'archégone. Voici l'expérience que j'ai faite à ce sujet. On étend sur la lame porte-objet une goutte d'eau contenant des anthérozoïdes et on s'assure que ceux-ci sont à peu près répartis uniformément en tous les points du liquide. Cela fait, on enfonce une aiguille à dissection au travers du col

(1) Kienitz-Gerloff, *Ueber die Bedeutung der Paraphysen* (Bot. Zeit., 1886, p. 248-251).

d'un archégone adulte, de façon que la pointe de cette aiguille retienne un peu de mucilage qu'on dépose ensuite au centre de la gouttelette d'eau du porte-objet. Le mucilage se dissout peu à peu dans l'eau et on peut considérer dans celle-ci une série de cercles concentriques qui contiennent d'autant moins gelée qu'ils sont plus éloignés du centre. Or, en regardant au microscope, on voit que les anthérozoïdes ne sont plus en même nombre dans tous les points du liquide : ils sont répartis comme la gelée ; très nombreux à l'endroit où la gouttelette de mucilage a été déposée, puis de plus en plus rares à mesure qu'on s'éloigne davantage de ce centre.

De même si on met sur le porte-objet plusieurs archégonés récemment ouverts, on constate que les anthérozoïdes s'amassent à l'ouverture du col ; il n'en est pas ainsi lorsqu'on prend des archégonés qu'on a longtemps fait tremper dans de l'eau plusieurs fois renouvelée pour leur enlever toute trace de mucilage. On peut donc dire que la gelée qui remplit le col de l'organe femelle attire en quelque sorte les anthérozoïdes ; elle a sur eux une action chimiotactique positive.

Ceux-ci pénètrent dans le col en grand nombre, pas assez pourtant pour amener un balancement de l'oosphère, comme Arnell l'a observé en 1875 sur le *Discelium nudum* (1). L'un d'eux seulement prend part à la fécondation, il pénètre dans l'oosphère et vient se placer contre son noyau ; il prend ensuite la forme d'un croissant, puis d'une sphère, en même temps que la mince bandelette de protoplasme qu'il possédait à sa périphérie se fusionne avec le protoplasme de l'oosphère. Le reste de l'anthérozoïde, c'est-à-dire son noyau, va se fusionner avec le noyau femelle (fig 135). Celui-ci possède à ce moment quatre chromosomes très distincts que l'on voit s'étirer un peu et venir se fixer par une extrémité sur le noyau mâle. Ce dernier est un

(1) Arnell, *Beobachtung der Befruchtung bei den Laubmoosen* (Bot. not., 1875).

centre d'attraction qui amène à lui peu à peu les chromosomes du noyau femelle.

Après la fusion, je n'ai jamais trouvé que quatre chromosomes dans le noyau de l'œuf; j'en conclus donc que chaque chromosome femelle se fusionne avec un chromosome mâle. Kruch (1) a trouvé des résultats différents chez *Riella* où le noyau de l'anthérozoïde a 8 filaments, celui de l'oosphère 8, et celui de la cellule embryonnaire 16.

#### Genre *Mnium*, Linn.

Nous avons étudié trois espèces de ce genre : *M. affine*, Schwægr; *M. punctatum*, L.; *M. hornum*, L. Toutes les trois sont dioïques.

On trouve au-dessus de la cellule pédicelle quatre cloisons obliques alternes (fig. 138, pl. XIII). Cette disposition explique, jusqu'à un certain point, pourquoi Hofmeister avait cru le développement de l'archégone analogue à celui de l'antéridie. J'ai déjà dit, à propos du genre *Barbula*, ce que je pensais à ce sujet, j'ajouterai que j'ai parfois rencontré au sommet d'un archégone, à l'état moyen de son développement, un cloisonnement paraissant analogue, nouvelle preuve qu'il n'y a peut-être point non plus, au-dessus de la cellule pédicelle, de cloisons obliques alternes.

La cellule terminale prend de nombreux cloisonnements (fig. 139), de sorte que l'accroissement de l'archégone est surtout notable au niveau de l'extrémité du col. Parfois il y a exagération dans cette production de cellules au sommet, de sorte que celui-ci devient le siège d'une malformation (fig. 141).

L'archégone a déjà atteint une assez grande longueur que son ventre n'est pas encore élargi; à ce stade l'organe femelle est donc tout d'une coulée; le diamètre de ce qui sera plus tard le col est le même que celui de la partie qui deviendra

(1) Kruch, *M. l. p.*, IV, 1890.

le ventre : en un mot pédicelle, ventre et col ont à ce moment-là le même calibre.

Le col a six rangées de cellules qui ont chacune la forme d'un trapèze régulier dont les angles sont arrondis et dont la petite base est placée du côté du canal. Si le nombre des rangées est normalement de six, il arrive très fréquemment aussi qu'on en trouve sept (fig. 140, pl. VII) ; une des cellules s'est divisée par une cloison radiale : les deux parties résultant de ce cloisonnement sont plus petites que les cellules voisines ; on voit bien que ce sont deux éléments qui proviennent de la partition d'un seul ; elles correspondent très exactement à un des côtés de l'hexagone qui limite extérieurement le canal.

L'ouverture du col se fait par la chute des cellules terminales. On voit ces cellules s'arrondir peu à peu et se désagréger une à une. Leur aspect est différent de celui des cellules sous-jacentes ; elles sont à peu près incolores, tandis que celles-ci sont jaunâtres, rappelant un peu la couleur orangée des paraphyses de la fleur mâle. Il arrive fréquemment que les cellules terminales se séparent en trois rangées doubles, après quoi elles s'arrondissent et tombent comme nous venons de le dire.

#### Genre *Fontinalis*, L.

Les Fontinales sont des Mousses pleurocarpes qui vivent dans l'eau ; nous avons trouvé le *F. Duriei* en abondance à la Fontaine de Nîmes, ainsi que dans le Gardon.

Les organes femelles de ce genre naissent sur le flanc de la tige d'un petit rameau conique qui porte cinq ou six feuilles protectrices.

On a l'habitude de dire qu'il n'y a pas de paraphyses chez ces espèces aquatiques, il est pourtant facile d'en voir quelques-unes.

Les archégones sont peu nombreux, 3 ou 4 sur chaque mamelon conique. Ils sont renflés à leur base et leur col est

très court; tout l'organe est d'ailleurs peu développé. C'est généralement l'archégone terminal qui est fécondé; les latéraux sont frappés d'avortement.

Enfin, j'ai encore étudié un certain nombre d'*Hypnum*, mais comme leur développement est absolument le même que celui des autres Bryacées, je crois inutile d'y insister.

## CHAPITRE XIII

### ANTHOCÉROTÉES.

Le thalle de l'*Anthoceros* (Micheli) a la forme d'une expansion allongée (10 à 25 mill.), plus ou moins lobée, souvent même ondulée-crispée. Cette plante qui est annuelle se trouve sous forme de larges plaques, dans les endroits humides, sur le bord des chemins, des fossés et des sources, quelquefois même dans les champs cultivés, par exemple dans le Perche. Je dois à l'obligeance de M. Corbière, de Cherbourg, les échantillons qui m'ont servi pour cette étude, et je suis bien aise de remercier encore une fois ce fervent bryologue.

L'*Anthoceros* est de couleur vert sombre; il est lisse ou papilleux à la face supérieure (*A. lævis*, L.; *A. punctatus*, L.). La face inférieure porte de très nombreux poils absorbants qui fixent la plante au sol. Les deux espèces se ramifient en dichotomie et le bord antérieur de chaque bifurcation présente une très légère échancrure. Il arrive souvent que la régularité de la dichotomie est détruite par de nombreuses branches adventives.

Le développement de l'archégone des *Anthoceros* a été étudié pour la première fois par Hofmeister (1), qui a très bien montré que cet organe est nettement différent de celui de toutes les autres Muscinées. D'après ce savant l'ar-

(1) *Loc. cit.*, p. 5.

chégone vient d'un cordon cellulaire né d'une cellule du deuxième degré et orienté perpendiculairement à la surface du thalle. Les cellules de ce cordon se remplissent de gelée et la cellule inférieure grossit considérablement pour donner la cellule embryonnaire ; en même temps les parois transversales des autres cellules se gélifient, ce qui permet aux anthérozoïdes de pouvoir atteindre l'oosphère : « Die Bildung der Archegonien von *Anthoceros* weicht wesentlich von der aller anderen Moose ab. Ein einfacher, von der oberfläche des jungen Sprosses nach innen gerichteter. Strang von Zellen.... füllt sich mit körnigen Schleime. Die unterste Zelle dieses Stranges schwillt stärker an (oosphère).... Die querwände welche die oberen Zellen des, das Archegonium darstellenden Zellstranges von einander trennen, werden darauf resorbirt. »

Dès 1872, Janczewski (1) a montré que ce développement n'était point aussi simple que cela, et Leitgeb en 1879 (2) a confirmé les résultats du savant professeur de Cracovie. Dans leur ensemble mes recherches ne s'éloignent pas de celles de ces deux savants ; cependant, j'ai fait quelques observations qu'il me paraît intéressant de signaler.

Les *Anthoceros* sont monoïques, pourtant quelques lambeaux isolés du thalle peuvent être unisexués. Les organes femelles et les organes mâles sont distribués irrégulièrement ; le nombre des archégonies est toujours beaucoup plus grand que celui des anthéridies, comme l'a fort bien remarqué Leitgeb ; cependant, j'ai souvent trouvé des portions de thalle où le nombre des organes femelles était bien inférieur à celui des organes mâles.

Le bord terminal du thalle présente plusieurs points végétatifs formés chacun par des cellules qui se comportent toutes de la même façon ; chacune donne des segments dorsaux et des segments ventraux comme une cel-

(1) Janczewski, *loc. cit.*, p. 413 et suiv.

(2) Leitgeb (V. *Index bibl.*, n° 30).

lule terminale en forme de coin ; ce sont les premiers qui forment les archégones, chacun se divise en deux cellules, une superficielle et une profonde ; cette dernière rappelle ce que nous avons trouvé dans le genre *Riccia* ; elle est destinée à compléter en dessous l'organe femelle. Quant à la cellule mère de l'archégone (cellule superficielle), je n'ai pas pu suivre son mode de développement ; je renvoie donc sur ce point au Mémoire de M. Janczewski. J'ai cependant remarqué qu'elle se divise transversalement pour donner en haut la cellule terminale de l'archégone, ce qui n'est point du tout l'opinion du savant que je viens de citer. Pour lui, la cellule interne, après les cloisonnements latéraux, se divise transversalement pour donner à la partie supérieure la cellule mère des cellules de canal, laquelle se divise ensuite transversalement en plusieurs parties, et c'est la cellule supérieure de cette rangée qui, prenant un rôle tout différent des autres, deviendrait la cellule operculaire. Je répète que j'ai toujours trouvé que la cellule terminale tire son origine directement de la cellule mère ; elle est donc, quant à son mode de formation, comparable à celle des autres Muscinées ; seulement elle se comporte d'une façon différente dans son évolution, en ce sens qu'elle ne prend jamais part à l'allongement de l'organe : c'est réellement une cellule operculaire.

Le ventre de l'archégone n'a point la structure absolument régulière que l'on trouve chez la plupart des autres Hépatiques ; j'ai en effet des préparations où il a deux épaisseurs de cellules (fig. 148, pl. XIII) et d'autres où il n'en a qu'une seule (fig. 149). Cela explique pourquoi Janczewski a trouvé une double couche à la partie supérieure du ventre et une couche simple à la partie inférieure.

La couche interne (fig. 148) est granuleuse et très foncée, celle qui est en dehors l'est un peu moins ; cependant elle se distingue très bien des tissus environnants ; au contraire les cellules du col sont à peu près de même teinte que les cellules voisines des tissus. La hauteur totale de cet archégone

est de 340  $\mu$  ; la hauteur du col 170  $\mu$ , c'est-à-dire approximativement la moitié de la hauteur totale ; le diamètre extérieur du ventre est à peu près égal à la hauteur du col, le diamètre intérieur est de 100  $\mu$ .

La hauteur du ventre comprend en général six à huit cellules ; il en est de même de celle du col qui se produit exclusivement par croissance intercalaire, ce qu'on savait déjà. Il n'est pas rare non plus de trouver deux épaisseurs de cellules au col, lequel suit en quelque sorte l'accroissement du ventre.

L'oosphère (fig. 150) est une grosse cellule granuleuse de 90 à 100  $\mu$  de diamètre environ ; son noyau possède deux zones très distinctes : une intérieure très foncée avec un nucléole plus clair et une extérieure moins foncée sur laquelle on voit une sphérule claire et un granule foncé. Ces deux derniers corps sont hétérogènes ; je pense que le granule foncé est apporté par l'anthérozoïde et qu'il se fusionne avec la sphère claire qui est vraisemblablement une sphère directrice. On trouve fréquemment sur l'oosphère une petite éminence (fig. 151) qui est le reste de l'anthérozoïde qui a effectué la fécondation.

Les cellules de canal se forment de la façon suivante : La cellule basilaire donne d'abord la cellule operculaire, comme je l'ai déjà dit, puis l'initiale des cellules de canal du col. Cette dernière se divise en deux (fig. 143, pl. XIII), puis une nouvelle bipartition donne les quatre cellules de canal du col (fig. 144). Ce nombre quatre peut se comparer aux 4 noyaux rencontrés dans le protoplasme du col de l'archégone des Ptéris ; c'est donc un point de rapprochement des Anthoceros et des Fougères. M. Janczewski a trouvé jusqu'à 10 et 12 cellules de canal.

Il se produit ensuite une cellule de canal du ventre d'après les règles ordinaires. Les parois transversales des cellules de canal se dissolvent tandis que les parois latérales se gélifient ; il y a alors un cordon gélatineux renflé un peu en massue à son extrémité supérieure (fig. 145). Cette même

figure montre que la cellule de canal du ventre n'est pas encore tout à fait transformée.

Revenons maintenant à la cellule operculaire. D'après M. Hy, cette cellule n'existerait pas chez l'*Anthoceros*. « Les cellules de bordure, dit-il, qui devraient être au nombre de quatre, si elles provenaient d'une cellule operculaire, sont toujours de même nombre que les cellules sous-jacentes du col. Il semble donc naturel de penser qu'elles procèdent, par cloisonnement transversal, d'initiales communes » (1).

Ce savant a bien observé les cellules de bordure, et je partage son opinion quant à leur nombre ; mais je ne suis pas de son avis sur leur origine ; elles proviennent d'une cellule terminale, tout à fait comparable à celle des autres Muscinées, et qui ne se divise pas nécessairement en quatre, comme nous l'avons déjà vu dans d'autres familles.

L'ouverture de l'archégone a lieu par un tout petit pertuis résultant de l'écartement des cellules de bordure, et non pas par destruction et par rupture de celles-ci, comme le croit Leitgeb. Ce pertuis rappelle celui que nous avons trouvé chez quelques Mousses.

L'archégone adulte a environ 360  $\mu$  de hauteur (ventre 150  $\mu$  ; col 210  $\mu$ ) ; bien souvent le col n'est pas plus élevé que le ventre. Dans la figure 145 le col proémine d'une hauteur de cellules. De plus, il m'est arrivé assez souvent que, par suite d'une déchirure des tissus du thalle, l'archégone s'est en quelque sorte individualisé ; j'en conclus qu'il est rattaché aux tissus du thalle moins solidement que ces tissus ne le sont entre eux. On dirait alors un archégone de *Riccia*.

Quoi qu'il en soit, si l'archégone des *Anthoceros* reste tout entier plongé dans le thalle, il n'en est pas moins fort bien différencié, contrairement à l'opinion de M. Hy, d'après lequel « c'est à peine si l'on saisit une légère différence

(1) Hy, *loc. cit.*, p. 127.

dans la dimension des cellules ; pour leur contenu, il est identique » (1).

L'aspect de ma figure 148, pl. XIII, ne me permet pas d'accepter cette manière de voir, et je suis certain que, si l'archégone est mal individualisé, il est au contraire parfaitement différencié.

Enfin je terminerai ce chapitre en rappelant que ce même savant avait appelé l'attention des botanistes sur les stomates qui sont à la face inférieure du thalle et qui par leur mode de développement rappellent des archégonies. Ces stomates se trouvent dans le voisinage de l'échancrure du thalle (fig. 152) et, comme on le sait, sont toujours remplis de gelée contenant des Nostocs (fig. 153) ; ils s'ouvrent d'autant plus largement qu'ils sont plus âgés (fig. 154). M. Vuillemin (2) a fait remarquer que ces organes étaient tout simplement des canaux gommeux (fig. 155). Cela est incontestable pour ce qui est de leur fonction actuelle, mais il se pourrait fort bien qu'ils représenteraient d'anciens archégonies, ayant changé de rôle parce qu'ils ne remplissaient plus leur fonction première, ceux de la face supérieure du thalle étant mieux placés qu'eux pour accomplir les fonctions de reproduction.

#### Résumons :

1° *L'archégone des Anthoceros est bien différencié, contrairement à l'opinion de M. Hy ;*

2° *Il possède 4 cellules de canal que l'on peut comparer à la cellule de canal des Ptéris qui a 4 noyaux ;*

3° *L'ouverture de l'archégone se fait simplement par écartement des cellules terminales, et non par destruction et par rupture de ces dernières.*

(1) *Loc. cit.*, p. 126.

(2) Vuillemin, *Homologie des Mousses* (Bull. de la Soc. des sc. de Nancy, 1886).

## TROISIÈME PARTIE

---

### CHAPITRE XIV

#### CONCLUSIONS.

Les recherches que nous venons d'exposer nous conduisent aux conclusions suivantes :

1° L'archégone des *Hépatiques* se développe, non seulement par croissance intercalaire, mais encore par croissance terminale ;

2° Chez les *Mousses* cette croissance terminale contribue fortement à l'allongement de l'organe femelle ; il n'y a donc pas seulement 5 ou 6 segments adventifs formés aux dépens de la cellule apicale ;

3° La cellule terminale ne donne point de cellules de canal, pas plus chez les *Mousses* que chez les *Hépatiques* ;

4° Les cellules de canal du col ont toutes la même origine ; elles proviennent toujours d'une initiale détachée de la cellule mère de l'oosphère ; il n'y en a point d'adventives qui seraient formées aux dépens de la cellule terminale ;

5° Chez les familles archaïques *Sphagnacées*, *Andréacées*, *Archidiacées*, on ne trouve point les deux cellules obliques alternes qui, d'une manière générale, ont été signalées au-dessus de la cellule pédicelle ;

6° L'archégone des *Anthocérotées* a un mode de développement très différent de celui de toutes les autres *Muscinées* ;

7° Chez les *Muscinées* dioïques dont les touffes mâles sont souvent très éloignées des touffes femelles, la fécondation de l'archégone se fait, lors des périodes de sécheresse, par le concours des animaux.

En outre de ces résultats généraux, voici maintenant un certain nombre de faits particuliers qui méritent aussi d'être signalés :

1° Les archégonés du genre *Spheroecarpus* ont 5 rangées de cellules au col comme ceux des *Jungermanniiées* ; de plus ils sont sessiles comme ceux des *Ricciées* : ce genre est donc intermédiaire aux deux familles que nous venons de citer ;

2° La cellule pédicelle est peu développée chez les *Targioniacées* ; sous ce rapport, ces plantes font le passage des *Ricciées* aux *Marchantiacées* ;

3° Les archégonés des *Targioniacées* sont asymétriques comme ceux des *Sphéroecarpées* et de beaucoup de *Marchantiacées* ;

4° Le nombre des cellules de canal du col est de 8 chez les *Marchantiacées* et non pas de 4 ;

5° La cellule de canal du ventre peut être exceptionnellement fécondée chez les *Marchantia* ;

6° Le col de l'archégone chez les *Jungermanniiées* à thalle a presque aussi souvent 6 rangées de cellules que 5 ;

7° Chez les *Sphagnacées*, le ventre de l'archégone n'a pas toujours 4 épaisseurs de cellules ;

8° Le col dans cette même famille n'a le plus souvent qu'une seule épaisseur de cellules, sauf à sa partie inférieure qui appartient physiologiquement au ventre ;

9° L'archégone des *Anthoceros* est bien différencié ; il possède 4 cellules de canal que l'on peut comparer à la cellule de canal des *Ptériss* qui a 4 noyaux.

Appliquons ces résultats à la classification. On a vu que chez les *Anthocérotes* l'organe femelle n'est pas individualisé mais qu'il est parfaitement différencié et que sa cellule terminale est toujours inactive. Au contraire, l'organe femelle de toutes les autres *Musciniées* est parfaitement individualisé en même temps que sa cellule terminale est toujours active. Les *Anthocérotes* s'écartent donc beaucoup de toutes les autres *Musciniées* sous le rapport de la struc-

ture et du développement de leur archégone ; on peut même affirmer que ces plantes s'éloignent au moins autant des Hépatiques que celles-ci des Mousses : il y a lieu d'en faire une classe à part.

D'un autre côté, il est facile de séparer les Hépatiques des Mousses, car la cellule terminale de l'archégone est beaucoup moins active chez les premières que chez les secondes. De plus nous avons vu que l'archégone des Hépatiques n'a qu'une seule cellule pédicelle, tandis que celui des Mousses en a plusieurs, sauf les réserves que nous avons faites.

Cet ensemble de caractères permet donc d'établir chez les Muscinées trois classes bien distinctes et non pas deux, comme on le fait ordinairement.

Mais quelle sera la place des Anthocérotées ? Il semble que ce soit tout naturel de les mettre à la base de la série, puisque leur archégone n'est pas individualisé : tel n'est pourtant pas notre avis. En effet, le degré d'organisation n'est pas en raison directe de la croissance de l'organe femelle ; nous n'en voulons pour preuve que la comparaison à ce sujet des Muscinées et des Cryptogames vasculaires : celles-ci ayant des archégonies beaucoup moins développés que celles-là. D'ailleurs on peut remarquer d'une façon générale qu'il y a réduction dans le développement des organes femelles depuis les Muscinées jusqu'aux Sélaginelles. Les Anthocérotées devront donc être mises au sommet de la série des Muscinées, et nous sommes heureux que cette conclusion tirée de l'étude de l'archégone soit en concordance avec celle qui résulte de l'examen de la génération agame : l'une et l'autre nous montrent que les Anthocérotées sont les Cryptogames cellulaires qui se rapprochent le plus des Cryptogames vasculaires.

Le tableau suivant résume les caractères des trois classes de Muscinées.

Archégone individualisé.  
Cellule terminale active.

Une seule cellule pédicelle.  
 Pas de coiffe véritable.  
 L'archégone renferme longtemps  
 la génération agame..... 1. HÉPATIQUES.

Archégone individualisé.  
 Cellule terminale très active.  
 Plusieurs cellules pédicelles.  
 Coiffe véritable.  
 L'archégone renferme peu de  
 temps la génération agame... 2. MOUSSES.

Archégone non individualisé.  
 Cellule terminale inactive.  
 Pas de cellule pédicelle..... 3. ANTHOCÉROTÉES.

Les relations étroites que l'on trouve dans la position et le développement des organes femelles des *Ricciées*, des *Targioniacées* et des *Marchantiacées* font réunir ces trois familles dans l'ordre des *Marchantiniées*. Nous avons vu d'autre part que les *Targioniacées* étaient intermédiaires aux *Ricciées* et aux *Marchantiacées*, et l'on sait aussi que les organes femelles, d'abord disséminés à la surface du thalle (*Ricciées*), se réunissent en groupe chez les *Targioniacées* et les *Marchantiacées* avec un passage graduel des uns aux autres. Si nous ajoutons que les organes femelles sont toujours anakrogynes et que leur col a toujours six rangées de cellules, l'ordre des *Marchantiniées* sera bien justifié.

Les *Sphærocarpées* (1), petit groupe bien étudié tout récemment par M. Campbell, font transition au second ordre des Hépatiques, les *Jungermanniniées*. En effet, les archégonies des *Geothallus* ont encore six rangées de cellules au col, tandis que les *Sphærocarpus* n'en ont que cinq comme les *Jungermanniniées*, ainsi que M. Hy l'avait déjà signalé dans sa thèse.

Les MousSES se subdiviseront elles aussi en deux ordres : en effet le sommet de l'archégone transformé en coiffe subit une rupture irrégulière chez les *Sphagnacées*, les *Andréacées* et les *Archidiacées*, et régulière chez les *Phascacées*, les

(1) Engler et Prantl, *Natürlichen Pflanzenfamilien*, p. 50.

*Buxbaumiacées* et les *Bryacées*. Cette division en deux ordres, *Sphaginées* et *Bryinées*, est exactement celle que l'on obtient en se basant sur la forme de la columelle ou sur la disposition de l'assise mère des spores.

Quant à la classe des *Anthocérotes*, elle ne comprend que trois genres dont deux étrangers nous ont été malheureusement inaccessibles.

Et maintenant d'où viennent les *Muscinées* ? et où vont-elles ?

Elles viennent des Algues et elles vont aux Cryptogames vasculaires : c'est ce que nous allons examiner.

Évidemment personne ne doute que les Muscinées ne tirent leur origine des Thallophytes et plus spécialement des algues, mais à notre avis on n'a pas assez insisté sur ce point et on n'en a pas donné de preuves. C'est en quelque sorte timidement que l'on a rapproché les archégonies des Muscinées de l'oogone des Algues. Et pourtant la vérité est là. Par deux fois, au cours de ces recherches, nous avons signalé la ressemblance de l'archégone de certaines Muscinées avec l'organe femelle des Algues. Des Sphaignes venant du lac Luitel (Alpes) nous ont offert dans certains cas une véritable cortication, rappelant celle qu'on rencontre dans quelques algues, par exemple dans les *Spermothamnium*, ou bien mieux encore dans les *Characées*. Il y a là une preuve directe que les Muscinées dérivent des Algues. Le savant M. Gœbel (1), par une toute autre voie, arrive aussi aux mêmes conclusions.

J'ai dit que les Muscinées allaient aux Cryptogames vasculaires ; voici sur quels arguments est fondée mon opinion à ce sujet. Il est bien clair que si on avait trouvé, individualisé dans la nature, un organisme tel que la soie et le sporogone d'une Muscinée, on n'aurait pas hésité à le considérer comme une plante à part.

La soie aurait été regardée probablement comme une pe-

(1) Voir *Index bibl.*, nos 12, 13 et 14.

tite tige et le sporogone comme un sporange. On aurait donné un nom à l'ensemble et nul doute que, en raison de la ramification possible de la soie, et de la présence de stomates sur le sporogone, on n'aurait rapproché cet organisme des Cryptogames vasculaires.

Or nous avons pu faire vivre, d'une vie indépendante, le sporogone de deux mousses très anciennes : *Andræa* et *Archidium*. Au cours de nos recherches nous avons été frappé de la facilité avec laquelle le jeune embryon se détachait de l'archégone; nous avons eu alors l'idée d'essayer d'en faire des cultures. Pour cela nous avonsensemencé, d'abord avec des embryons très jeunes, plus tard avec des archégonerécemment fécondés, des milieux nutritifs placés dans des flacons analogues à ceux dont M. Bonnier s'est servi pour faire la synthèse des Lichens, et nous avons pu obtenir la formation du sporogone dans les deux genres désignés.

Ainsi se trouve détruit le plus grand argument que l'on ait fait valoir contre l'homologie d'un sporogone et d'une Fougère feuillée. On ne doit donc pas regarder comme une difficulté invincible la possibilité de faire dériver la génération agame des Ptéridophytes du sporogone des Mousses. Pour nous le sporogone est un sporange comme celui des Cryptogames vasculaires ou plutôt un diodange, comme l'a fait remarquer M. Van Tieghem (1).

Évidemment nous ne prétendons pas tirer des faits précédents la conclusion que les Fougères descendent directement des Muscinées et en particulier de l'*Anthoceros* qui en est certainement l'espèce la plus voisine, mais nous tenons à faire remarquer que les Muscinées ne forment pas un groupe fermé et que si elles ne sont pas les ancêtres immédiats des Cryptogames vasculaires, on y trouve au moins des chaînons qui les relient à ces Cryptogames supérieurs. L'*Anthoceros* est un de ces chaînons.

(1) *Traité de botanique*, p. 972.

La génération sexuée comme la génération agame va nous faire passer aussi aux Cryptogames vasculaires. En effet, il n'est pas possible de contester les homologues des oosphères, puisqu'elles deviennent chez toutes les plantes vasculaires le point de départ d'un individu; tout au plus pourrait-on objecter que, chez les Thallophytes, l'œuf est une spore, mais nous savons aussi que chez les Floridées l'œuf donne un sporogone comparable à celui des Muscinées. On peut donc dire que oosphères, cellules de canal du ventre et cellules de canal du col sont homologues et se correspondent jusque dans les moindres détails chez les Mousses, chez les Fougères, chez les Prêles et chez les Lycopodées. Que les archégonies soient plus ou moins développés, qu'ils soient plus ou moins enfoncés dans le thalle, peu différenciés ou beaucoup, parfaitement individualisés ou non, ce sont toujours les mêmes organes, morphologiquement et physiologiquement. La parenté naturelle des Muscinées et des Cryptogames vasculaires est donc indiscutable, et on peut les réunir en un seul embranchement qu'on appellera les Archégoniées. Cet embranchement se reliera aux Phanérogames par l'intermédiaire des Gymnospermes, dont les corpuscules ou organes femelles ne sont autre chose que des archégonies et dont les organes mâles sont de vrais anthérozoïdes, si l'on s'en rapporte aux récentes découvertes de MM. Hirase et Ikeno.

## EXPLICATION DES PLANCHES

### PLANCHE VII.

*Riccia* (1-13). *Sphærocarpus* (14-15).

Fig. 1. — Très jeune archégone montrant les premières divisions de la cellule mère  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 2. — La cellule terminale se divise  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 3. — Coupe longitudinale; le ventre et le col sont ébauchés; il y a trois cellules axiales; l'inférieure est l'oosphère; la moyenne est l'initiale des cellules de canal, la supérieure est la cellule terminale  $\frac{420}{1}$ .

Fig. 4. — La partie inférieure de l'archégone s'enfonce dans les tissus  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 5. — La cellule terminale se divise; le noyau est dédoublé  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 6. — Section transversale d'un jeune archégone  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 7. — Les cellules situées au-dessous de la cellule terminale se divisent.

Fig. 8. — Section transversale du col avec six rangées de cellules  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 9. — L'archégone continue de s'enfoncer dans les tissus  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 10. — Coupe longitudinale axiale. Il y a quatre cellules de canal au-dessus de l'oosphère  $\frac{200}{1}$ .

Fig. 11. — Archégone adulte; les cellules de canal sont gélifiées  $\frac{200}{1}$ .

Fig. 12. — Coupe longitudinale du ventre; une cellule s'est dédoublée tangentiellement  $\frac{200}{1}$ .

Fig. 13. — Coupe transversale du ventre; un seul plan de cellules.

Fig. 14. — Archégone de *Sphærocarpus*; cet organe est asymétrique; les cellules de canal du col sont gélifiées; on trouve encore les traces de deux noyaux; la cellule de canal du ventre et l'oosphère sont bien visibles  $\frac{200}{1}$ .

Fig. 15. — Oosphère et cellule de canal du ventre  $\frac{500}{4}$ .

## PLANCHE VIII.

*Targionia* (16-29). *Preissia* (30-41).

Fig. 16. — Première ébauche de l'organe femelle de *T. hypophylla*.

Fig. 17. — Un jeune archégone avec sa cellule pédicelle divisée; la cellule terminale s'est cloisonnée latéralement et transversalement  $\frac{300}{4}$ .

Fig. 18. — Les cellules latérales sont divisées chacune en deux étages  $\frac{300}{4}$ .

Fig. 19. — La cellule terminale est en voie de division, et il en est de même de la cellule centrale  $\frac{300}{4}$ .

Fig. 20. — Le cloisonnement de la cellule centrale est achevé  $\frac{300}{4}$ .

Fig. 21. — Archégone d'âge moyen vu de profil  $\frac{200}{4}$ .

Fig. 22. — Dessin demi-schématique pour montrer le mode de développement des parois  $\frac{300}{4}$ .

Fig. 23. — Archégone d'âge moyen; quatre cellules de canal du col, une cellule de canal du ventre et l'oosphère  $\frac{300}{4}$ .

Fig. 24. — Archégone adulte; les cellules de canal du col sont gélifiées; la cellule de canal du ventre est elle aussi en voie de disparition  $\frac{160}{4}$ .

Fig. 25. — Coupe longitudinale du ventre; un seul plan de cellules; le noyau de l'oosphère montre quatre corpuscules en croix dont la signification n'a pas été élucidée.

Fig. 26 et 27. — Coupes transversales du ventre  $\frac{200}{4}$ .

Fig. 28. — Coupe transversale du col; six rangées de cellules  $\frac{200}{4}$ .

Fig. 29. — Oosphère et son noyau; celui-ci contient plusieurs chromosomes; le cytoplasme de l'oosphère est moins tassé autour du noyau que partout ailleurs. Imm. homog.  $\frac{1}{12}$ .

Fig. 30. — Jeune ébauche d'un archégone de *Preissia commutata*  $\frac{200}{4}$ .

Fig. 31 et 32. — Le même un peu plus âgé  $\frac{300}{4}$ .

Fig. 33. — Coupe transversale à ce dernier stade; six rangées de cellules.

Fig. 34 et 35. — Coupes transversales montrant la formation des cloisons radiales  $\frac{200}{4}$ .

Fig. 36. — Jeune archégone avec les cellules de canal et l'oosphère  $\frac{300}{4}$ .

Fig. 37. — Coupe transversale du ventre  $\frac{160}{1}$ .

Fig. 38. — Coupe longitudinale du ventre avec un reste de la gelée du col  $\frac{200}{1}$ .

Fig. 39. — Oosphère avec son noyau; filament nucléaire très net, noduleux. Imm. homog.  $\frac{1}{12}$ .

Fig. 40. — Les cellules de canal sont toutes gélifiées  $\frac{200}{1}$ .

Fig. 41. — Archégone fécondé; sa paroi ventrale est à deux plans de cellules en épaisseur  $\frac{300}{1}$ .

### PLANCHE IX.

*Pellia* (42-51). *Madotheca* (52-63). *Lophocolea* (64-66). *Liochlena* (67-68).

Fig. 42. — Très jeune archégone de *Pellia epiphylla*; formation de la cellule pédicelle et des trois cloisons latérales  $\frac{60}{1}$ .

Fig. 43. — Très jeune archégone. Ébauche du ventre et du col  $\frac{90}{1}$ .

Fig. 44. — L'archégone vu de profil; la cellule terminale se cloisonne; les cellules du pédicelle sont claires  $\frac{200}{1}$ .

Fig. 45. — Jeune archégone  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 46. — La cellule terminale se divise; on voit l'oosphère et quatre cellules de canal  $\frac{90}{1}$ .

Fig. 47. — Archégone d'âge moyen se terminant en pointe  $\frac{300}{1}$ .

Fig. 48. — Coupe transversale du pédicelle; les traits accentués rappellent que cette cellule s'est divisée en croix.

Fig. 49. — Oosphère et cellules de canal très nettes  $\frac{90}{1}$ .

Fig. 50. — Coupe transversale du ventre; deux plans de cellules  $\frac{90}{1}$ .

Fig. 51. — Coupe transversale du col; six rangées  $\frac{90}{1}$ .

Fig. 52. — Coupe longitudinale d'une inflorescence de *Madotheca rivularis*,  $\frac{100}{1}$ , montrant un très jeune archégone, une jeune anthéridie et la partie ventrale d'un organe femelle adulte.

Fig. 53. — Coupe longitudinale d'un très jeune archégone  $\frac{200}{1}$ .

Fig. 54. — Coupe montrant les premiers cloisonnements latéraux ainsi que les premières divisions de la cellule centrale  $\frac{300}{1}$ .

- Fig. 55. — Jeune archégone  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 56. — La cellule terminale est en voie de division  $\frac{150}{1}$ .
- Fig. 57. — Section longitudinale; cet archégone est un peu pointu  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 58. — Oosphère et cinq cellules de canal  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 59. — La paroi ventrale se dédouble tangentiellement  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 60. — Archégone presque adulte, non encore ouvert; le cordon gélatineux va jusqu'à l'oosphère.
- Fig. 61. — Coupe transversale d'un jeune bourgeon sexué  $\frac{90}{1}$ .
- Fig. 62. — Section transversale du ventre  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 63. — Section transversale du col montrant les cinq rangées de cellules; une sixième peut quelquefois apparaître tardivement  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 64. — Jeune archégone de *Lophocolea bidentata* Nees  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 65. — Le même mais un peu plus âgé  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 66. — Vue latérale de l'archégone adulte  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 67. — Archégone de *Liochlena*  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 68. — Archégone montrant une faible torsion du col; il y a deux noyaux dans une des cellules situées au-dessous de la cellule terminale  $\frac{200}{1}$ .

## PLANCHE X.

*Sphagnum* (69-82). *Andræa* (83-91).

- Fig. 69. — Très jeune archégone de *Sph. cymbyfolium*  $\frac{300}{1}$ .
- Fig. 70. — Formation des premiers cloisonnements latéraux; le noyau de l'une des cellules est dédoublé  $\frac{300}{1}$ .
- Fig. 71. — Archégone jeune de *S. subsecundum*  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 72. — L'archégone semble le résultat d'une cortication  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 73. — Pédicelle court; forme trapue, 250  $\mu$  de longueur.
- Fig. 74. — La torsion du col est de 90 degrés environ.
- Fig. 75. — Vue longitudinale; deux épaisseurs de cellules au ventre (*Sph. papillosum*)  $\frac{90}{1}$ .

- Fig. 76. — Adulte; le col n'est pas court en proportion du ventre.  
 Fig. 77. — Coupe transversale du col de la même espèce.  
 Fig. 78. — Coupe transversale de la partie intermédiaire au ventre et au col; canal étroit; on reconnaît les six cellules primitives.  
 Fig. 79. — Portion d'une coupe transversale du ventre; quatre plans de cellules  $\frac{150}{1}$ .  
 Fig. 80. — Coupe transversale de la partie supérieure du pédicelle  $\frac{120}{1}$ .  
 Fig. 81. — Oosphère avec son noyau; la cellule de canal a la forme d'une lentille biconvexe dont la paroi dégénérée se colore en bleu  $\frac{300}{1}$ .  
 Fig. 82. — Noyau très grossi. Imm. homog.  $\frac{1}{12}$ .  
 Fig. 83. — Très jeune archégone d'*Andræa petrophila*; 36  $\mu$  de haut.  
 Fig. 84. — La cellule du sommet très petite vient de se diviser  $\frac{200}{1}$ .  
 Fig. 85. — Archégone presque adulte avec les cellules de canal du col  $\frac{200}{1}$ .  
 Fig. 86. — Portion ventrale; cellule de canal du ventre  $\frac{200}{1}$ .  
 Fig. 87. — Extrémité en voie de croissance  $\frac{200}{1}$ .  
 Fig. 88. — Coupe transversale du ventre; deux plans de cellules.  
 Fig. 89. — Coupe transversale d'un très jeune col; quatre rangées cellulaires.  
 Fig. 90. — Coupe transversale du col adulte; six rangées de cellules  $\frac{200}{1}$ .  
 Fig. 91. — Coupe transversale de la région intermédiaire au col et au ventre; il y a deux épaisseurs de cellules comme au ventre, mais le canal est plus petit  $\frac{200}{1}$ .

## PLANCHE XI.

*Archidium* (92-94). *Ephemerum* (95-100). *Pleuridium* (101-108).  
*Phascum* (109-113).

- Fig. 92. — Jeune archégone d'*Archidium phascoïdes*  $\frac{200}{1}$ .  
 Fig. 93. — Cloisonnement de la cellule terminale  $\frac{300}{1}$ .  
 Fig. 94. — Adulte; la cellule de canal du ventre est presque complètement modifiée  $\frac{90}{1}$ ; 160  $\mu$  de hauteur.  
 Fig. 95. — Très jeune archégone d'*Ephemerum recurvifolium*  $\frac{200}{1}$ .  
 Fig. 96. — La cellule terminale va entrer en division  $\frac{300}{1}$ .

- Fig. 97. — Les cellules du pédicelle ont leurs parois plus épaisses que celles du reste de l'archégone  $\frac{300}{1}$ .
- Fig. 98. — Archégone adulte, 240  $\mu$  de hauteur.
- Fig. 99. — Coupe transversale du ventre  $\frac{300}{1}$ .
- Fig. 100. — Coupe transversale du col.
- Fig. 101. — Très jeune archégone de *Pleuridium alternifolium*; les lignes pointillées représentent le plan inférieur  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 102. — Cloisonnement de la cellule terminale  $\frac{300}{1}$ .
- Fig. 103. — Archégone jeune; le noyau de la cellule terminale est divisé  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 104. — Archégone d'âge moyen; 100  $\mu$  de hauteur.
- Fig. 105. — Les cellules de canal du col sont gélifiées  $\frac{300}{1}$ .
- Fig. 106. — Coupe transversale du col  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 107. — Noyau de la cellule de canal du ventre. Imm. hom.  $\frac{1}{12}$ .
- Fig. 108. — Oosphère et son noyau; autour du nucléole on trouve une zone hyaline qui se prolonge sous forme de mailles dans le reste du noyau. Imm. homog.  $\frac{1}{12}$ .
- Fig. 109. — Jeune archégone de *Phascum bryoides*  $\frac{300}{1}$ .
- Fig. 110. — Archégone d'âge moyen  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 111. — Ventre et commencement du col; on a représenté l'oosphère, la cellule de canal du ventre et seulement une cellule de canal du col  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 112. — Coupe transversale du col  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 113. — Le col s'ouvre en entonnoir; les cellules terminales tombent  $\frac{200}{1}$ .

## PLANCHE XII.

*Diphyscium* (114-117). *Barbula* (118-125). *Orthotrichum* (126).  
*Encalypta* (127-128). *Bryum* (129-134). *Fissidens* (135-137).

- Fig. 114. — Jeune archégone de *Diphyscium foliosum*  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 115. — Cloisonnement de la cellule terminale  $\frac{200}{1}$ .

- Fig. 116. — Age moyen; cinq cellules de canal du col dont une plus allongée se divisera en deux  $\frac{300}{4}$ .
- Fig. 117. — Section transversale du col; le canal très petit indique un espace intercellulaire.
- Fig. 118. — Très jeune archégone de *Barb. muralis*  $\frac{300}{4}$ ; la cellule pédicelle est formée, ainsi que la première cloison oblique.
- Fig. 119. — Cloisonnement de la cellule terminale  $\frac{200}{4}$ .
- Fig. 120. — Trois cloisons obliques alternes au-dessus de la cellule pédicelle ordinaire  $\frac{200}{4}$ .
- Fig. 121. — Oosphère et trois cellules de canal  $\frac{300}{4}$ .
- Fig. 122. — Archégone avec cellule terminale très large.
- Fig. 123. — Les cellules de canal sont gélifiées  $\frac{200}{4}$ .
- Fig. 124. — Coupe transversale du col (*Barb. ruraliformis*); six rangées de cellules; canal très petit  $\frac{200}{4}$ .
- Fig. 125. — Coupe transversale du ventre (même plante); quelques noyaux se portent vers la partie profonde des cellules, indice du cloisonnement tangentiel.
- Fig. 126. — Jeune archégone d'*Orthotrichum anomalum* montrant les premiers cloisonnements; 45  $\mu$ .
- Fig. 127. — Jeune archégone d'*Encalypta vulgaris*  $\frac{200}{4}$ .
- Fig. 128. — La cellule terminale contribue à l'allongement de l'archégone  $\frac{300}{1}$  environ.
- Fig. 129. — Jeune archégone de *Bryum torquescens*  $\frac{90}{1}$ .
- Fig. 130. — Archégone d'âge moyen, un peu claviforme au sommet  $\frac{90}{1}$ .
- Fig. 131. — Vue longitudinale du ventre et du col d'un archégone de *Bryum capillare*; les cellules de canal sont gélifiées, sauf celle du ventre qui ne l'est pas complètement  $\frac{200}{4}$ .
- Fig. 132. — Oosphère de *Bryum capillare*. Imm. homog.  $\frac{4}{2}$ .
- Fig. 133. — Coupe transversale du ventre (même plante)  $\frac{180}{1}$ .
- Fig. 134. — Coupe transversale du col (même plante)  $\frac{180}{4}$ .
- Fig. 135. — Noyau de l'oosphère de *Fissidens incurvus* avec quatre chromosomes et un nucléole expulsé  $\frac{630}{4}$ .
- Fig. 136 et 137. — Anthérozoïdes de la même plante avec une même bordure de protoplasme et plusieurs masses résiduelles.

## PLANCHE XIII.

*Mnium* (138-141). *Anthoceros* (142-155).

- Fig. 138. — Jeune archégone de *Mnium affine*  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 139. — Archégone d'âge moyen (même plante)  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 140. — Coupe transversale du col  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 141. — Malformation à l'extrémité du col (*Mnium hornum*)  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 142. — Formation de l'archégone d'*Anthoceros lœvis*  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 143. — Jeune archégone avec deux cellules de canal  $\frac{90}{1}$ .
- Fig. 144. — Quatre cellules de canal du col, la cellule de canal du ventre et l'oosphère  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 145. — Les cellules de canal sont gélifiées  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 146. — Archégone adulte avec l'oosphère  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 147. — Archégone avec l'œuf.
- Fig. 148. — Ventre à deux couches de cellules  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 149. — Ventre à une seule couche de cellules  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 150. — Oosphère avec sphères embryonnaires  $\frac{320}{1}$ .
- Fig. 151. — Oosphère fécondée  $\frac{300}{1}$ .
- Fig. 152. — Échancrure du thalle avec stomates  $\frac{60}{1}$ .
- Fig. 153. — Un stomate très grossi vu de face  $\frac{200}{1}$ .
- Fig. 154. — Coupe transversale de ce stomate.
- Fig. 155. — Canal gommeux se développant comme un archégone, d'après quelques auteurs.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

---

1. ARNELL. — *Eine Beobachtung der Befruchtung bei den Laubmoosen* (Bot. notiser, 1875).
2. BESSEY (CH.). — *Évolution et Classification* (Bot. Gazette, XVIII, 1893).
3. BISCHOFF. — *Bemerkungen über die Lebermoose* (Marchantieen und Riccieen, Nova Acta, XVII, 1835).
4. BOWLER. — *Théorie sur le strobile des plantes à archégone* (Annals of Botany, t. VIII, 1894).
5. CONWAY MAC-MILLAN. — *Archenema, protonema and metanema* (Botanical Gazette, XIX, 1894).
6. DOUGLAS, CAMPBELL (H.). — *On die relationships of the Archegoniata* (Bot. Gazette, t. XVI, 1891).
7. FARMER et REEVES. — *Présence de Centrosphères dans P. epiphylla* (Annals of Botany, VIII<sup>e</sup> vol., 1894).
8. GJOKIK. — *Ueber die chemische Beschaffenheit der Zellhäut bei den Moosen* (Öesterreich. botanische Zeitschrift, XLV, 1895).
9. GEBEL. — *Zur Embryologie der Archegoniaten* (Arb. des bot. Inst. Wurzburg, 1880).
10. GEBEL. — *Die Muscineen* (Encyclopædie der Naturwiss., 1882).
11. — — *Zur Keimungsgeschichte einiger Farne* (Ann. Jard. bot. de Buitenzorg, 1889).
12. GEBEL. — *Ueber die Jugendzustände der Pflanzen* (Flora, 1889).
13. — — *On the simplest form of Moss* (Flora, t. 76, 1892).
14. — — *Rudimentäre Lebermoose* (Flora, 77<sup>e</sup> vol., 1893).
15. GOTTSCHÉ. — *Ueber Haplomitrium Hookeri* (Nova Acta, XVII, 1840).
16. — — *Neuere Untersuch über Jungermanniee Geocalycæ* (Abhand. aus d. Gebiete der Naturwiss. herausgeg vom Naturw verein zu Hamburg, 1880).
17. HABERLANDT. — *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose* (Pr. I, XVII, 1886).
18. HOFMEISTER. — *Vergleichende Untersuchungen*, 1851.
19. — — *Zusätze und Berichtigungen zu der Untersuch.* (Jahrb. für wiss. Botanik, III, 1863).
20. HY. — *Recherches sur l'archégone et le développement du fruit des Muscinées* (Thèse, 1884).

21. JANCZEWSKI. — *Vergleich. Untersuch. über die Entwicklung des Archegoniums* (Bot. Zeit., 1872).
22. JANCZEWSKI. — *Sur les stomates d'Anthoceros* (Ann. des sciences naturelles, 5<sup>e</sup> série, t. XVI, p. 308).
23. KIENITZ GERLOFF. — *Ueber den genetischen Zusammenhang der Moose mit den Gefässkrypt. und Phanerog.* (Bot. Zeit., 1896).
24. KLEIN (J.). — *Sprossung an den Inflorescenzstielen von March. polym.* (Bot. Central., 1881).
25. KNY (L.). — *Entwicklung der Riccieen* (Jahrb. für Wiss. Botanik, V, 1886).
26. KNY (L.). — *Bau und Entw. von March. polym.*, 1890.
27. KRUCH (O.). — *Appunti sullo sviluppo degli organi sessuali e sulla fecondazione della Riella Clausoni* (M. l. p., IV, 1890).
28. KÜHN (Émil.). — *Entwicklungsgeschichte der Andræaceen* (Leipzig, 1870).
29. LEITGEB (H.). — *Wachsthumsgeschichte von Rad complanata* (in-8, 4 pl., 1871, Wien).
30. LEITGEB (H.). — *Untersuchungen über die Lebermoose*. 6 Hefte, Iena (1874-1881), gr. in-4; m. 57 planches.
31. LEITGEB (H.). — *Das Wachstum von Schistotega* (Mittheil. des Naturw. vereins, Graz, 1894).
32. LEITGEB (H.). — *Die Inflorescenzen des Marchantiaceen* (Sitz. der k. Akad. d. Wiss., 1880).
33. LINDENBERG. — *Monographie d. Riccieen* (Leop. Ak., 1836, mit 19 color. Kpfrt).
34. LORCH. — *Anatomie et physiologie des Mousses* (Flora, 1894).
35. LORENZ. — *Moosstudien* (172 p., 5 pl.). Leipzig, 1874.
36. MATTIER, DAVID (M.). — *Notes on the apical growth of Liverworts* (Bot. Gázette, XVI, 1896).
37. MILDE. — *Zur Kenntniss von Anthoceros und Blasia* (Bot. Zeit., 1851).
38. MIRBEL. — *Recherches anatomiques et physiologiques sur le Marchantia polymorpha* (Mém. de l'Acad. des sc., XIII, 1835).
39. PRINGSHEIM. — *Ueber Sprossung der Moosfruchte und den Generationswechsel der Thallophyten* (Journal de l'auteur, 1877).
40. ROSEN. — *Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen* (Beitr. zur Biol. der Pfl., V, 3<sup>e</sup> fasc., 1892).
41. RUSSOW. — *Beiträge zur Kenntniss der Torfmoose*. Dorpat, 1865.
42. SCHIMPER. — *Recherches anatomiques et physiologiques sur les Mousses* (Strasbourg, Thèse, 1848).
43. SCHIMPER. — *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Torfmoose*. Stuttgart, 1858 (avec 27 pl. col.).
44. SCHIMPER. — *Histoire naturelle des Sphaignes*. Paris, 1858.
45. SCHOTTLANDER (P.). — *Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen* (Beitr. zur Biol. der Pflanzen, VI, 1892).
46. STRASSBURGER. — *Geschlechtsorgane und Befruchtung bei Marchantia* (Pringsh. Jahrb., VII, 1870).
47. STRASSBURGER. — *Die Befruchtungsvorgänge bei March. polymorpha* (aus demselben Werke: Ueber Befruchtung und Zelltheilungen. Iena, 1878).
48. UNDERWOOD (L.). — *The evolution of the Hepaticæ* (Botanical Gazette, XIX, 1894).
49. VOCHTING. — *Ueber die Regeneration der Marchantien* (Pringsh. Jahrb., 1885).
50. VOIGT. — *Beiträge zur vergl. Anatomie der Marchantiaceen* (Bot. Zeit., 1879).

51. VUILLEMIN. — *Homologie des Mousses* (Bulletin de la Soc. des sc. de Nancy, 1886).
52. WARNSTOFF. — *Ueber das Reproductionsvermögen der Sphagna* (Bot. C., 1881).
53. ZACCHARIAS. — *Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen* (Bot. Zeit., 1887).

## MORPHOLOGIE

# DE L'EMBRYON ET DE LA PLANTULE

CHEZ LES GRAMINÉES ET LES CYPÉRACÉES

Par PH. VAN TIEGHEM

---

L'un des points les plus importants de la morphologie des Graminées et des Cypéracées, l'un de ceux aussi qui peuvent jeter le plus de lumière sur les affinités de ces deux familles entre elles et avec les autres familles de la classe des Monocotylédones, où tout le monde s'accorde à les placer, est sans contredit la conformation de l'embryon et de la plantule qui en provient à la germination. Et pourtant, malgré les nombreuses recherches dont il a fait l'objet, c'est encore aujourd'hui, dans l'histoire de ces plantes, l'un des sujets les plus controversés.

Dans un travail déjà ancien, inséré dans ce Recueil il y a plus de vingt-cinq ans, j'ai étudié à mon tour ce problème et, y faisant intervenir pour la première fois la structure des parties, j'ai cherché à en résoudre toutes les difficultés (1). Depuis lors, le cours de mes recherches m'a ramené à diverses reprises et encore tout récemment (2) vers cette intéressante question et m'a conduit, en définitive, à lui donner une solution très différente de celle que j'avais tout d'abord adoptée. Tandis que la première tendait à rattacher intime-

(1) Ph. van Tieghem; *Observations anatomiques sur le cotylédon des Graminées* (Ann. des Sc. nat. Bot., 5<sup>e</sup> sér., XV, p. 236, 1872).

(2) *Comptes rendus*, séance du 26 avril 1897.

ment les Graminées aux Cypéracées et ces deux familles à l'ensemble des autres Monocotylédones, la seconde, que la présente Note a pour objet d'exposer, porte, au contraire, à séparer profondément les Graminées des Cypéracées et en même temps de toutes les autres Monocotylédones.

Étudions donc à nouveau l'embryon et la plantule, d'abord chez les Graminées, puis chez les Cypéracées. Après quoi, nous serons en mesure de préciser, mieux qu'il n'a été fait jusqu'à présent, les affinités de ces deux familles entre elles et avec les autres Monocotylédones.

## I

### MORPHOLOGIE DE L'EMBRYON ET DE LA PLANTULE CHEZ LES GRAMINÉES.

A quelques rares exceptions près, le fruit des Graminées est un caryopse, c'est-à-dire, comme on sait, un fruit inséminé, composé d'un embryon, d'un albumen et d'un mince péricarpe intimement soudé à l'embryon et à l'albumen (1).

Appliqué contre l'albumen au bas de la face externe ou dorsale du fruit, l'embryon ne lui est pourtant pas tout à fait extérieur, comme il est admis. L'assise périphérique de l'albumen se prolonge, en effet, autour de lui et l'enveloppe complètement, en doublant la face interne du péricarpe. Fortement différenciée, comme on sait, dans la forme et le contenu de ses cellules qui sont, notamment, dépourvues d'amidon et riches en huile, cette assise périphérique a joué un rôle très important dans le cours des développements antérieurs. C'est elle qui a sécrété les diastases nécessaires à la digestion non seulement des diverses parties de l'ovule, mais encore de la zone interne du péricarpe et c'est elle aussi

(1) Ph. van Tieghem, *Sur les Phanérogames sans graines, formant le groupe des Inséminées* (Bull. de la Soc. bot., séance du 26 février 1897, et Comptes rendus, séance du 26 avril 1897, p. 873 et 875).

qui a absorbé, pour le transmettre aux parties profondes de l'albumen, le produit soluble de cette digestion; elle mérite donc bien le nom d'*assise digestive*. Mais si elle est digestive, elle n'est pas digestible. Aussi l'embryon, après avoir attaqué sur sa face externe, et de proche en proche, toutes les cellules amylacées de l'albumen, arrivé en contact avec elle, l'a-t-il respectée, se bornant à la comprimer assez pour que ses cellules ne puissent pas s'allonger radialement comme elles le font sur tout le reste du pourtour.

Dans la plupart des *Hordeum* (*H. murinum*, *jubatum*, *bulbosum*, etc.), les choses se passent sous ce rapport comme chez les autres Graminées; mais dans l'*Hordeum vulgare* et les espèces ou variétés cultivées voisines (*H. distichum*, *H. hexastichum*, *H. nudum*, *H. Zeocriton*, etc.), on observe une différence intéressante. Sur toute la face externe de l'albumen, ici profondément sillonnée en arrière, l'assise périphérique allonge davantage ses cellules dans la direction du rayon et les divise par deux ou trois cloisons tangentielles, de manière à former une couche de trois ou quatre rangs de cellules, comme l'a déjà remarqué M. Johannsen en 1884 dans l'*H. distichum* (1). C'est sans doute cette plus grande épaisseur de la couche digestive et la plus grande richesse en diastases qui en résulte, qui explique la préférence donnée de tout temps à l'Orge cultivée sur les autres Céréales, pour la fabrication du malt et de la bière. Toutefois, au voisinage de l'embryon, la couche se réduit progressivement à une seule assise et c'est sous cette forme amincie qu'elle s'étend ensuite, comme partout ailleurs, sur toute la face externe de l'embryon.

Ainsi disposé par rapport à l'albumen, l'embryon est ordinairement droit. Il tourne en bas sa radicule, qui est endogène, c'est-à-dire intérieure à l'écorce de la tigelle, dont l'extrémité inférieure la recouvre comme d'une poche.

(1) Johannsen, *Développement et constitution de l'endosperme dans l'Orge* (Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet, II, heft 3, 1884, p. 65 du Résumé français).

Il tourne en haut sa gemmule, et son unique plan de symétrie coïncide avec l'unique plan de symétrie du carpelle qui constituait le pistil et qui a donné le fruit.

Sur la face interne de la tigelle, tournée vers l'albumen, s'insère une grande pièce, qui s'étend à la fois vers le haut, vers le bas et sur les côtés, en forme de bouclier, de manière à couvrir toute la surface de l'albumen; son épiderme externe, en contact avec l'albumen, est d'ordinaire plus ou moins fortement palissadique; c'est ce qu'on nomme l'*écusson* ou l'*hypoblaste*. Sur la face externe de la tigelle, tournée vers le péricarpe, s'attache souvent, au même niveau, une pièce plus petite, qui ne s'étend que vers le haut, en forme de languette, et qui latéralement appuie d'ordinaire ses bords contre ceux de l'écusson; c'est ce qu'on nomme le *lobule* ou l'*épi-blaste*; elle fait défaut assez fréquemment. A la germination, ces deux parties ne prennent aucun accroissement. L'écusson, notamment, reste en place dans le fruit; les longues cellules de son épiderme palissadique, qui se dissocient parfois en forme de poils, sécrètent les diastases nécessaires à la digestion des cellules amylicées de l'albumen, puis absorbent les produits solubles de cette digestion. A partir de la disparition du rang de cellules amylicées en contact avec l'écusson, la digestion s'opère donc à distance et à une distance qui va croissant jusqu'à la dissolution des cellules amylicées les plus éloignées, situées en contact avec l'assise périphérique; elle s'arrête alors. L'assise digestive n'est pas plus attaquée à distance par la face interne de l'écusson à la germination qu'elle ne l'a été au contact par la face externe de l'embryon au cours de son développement avant la maturation du fruit. Elle est indigestible dans toute son étendue et demeure comme résidu, appliquée tout autour contre la face interne du péricarpe.

L'existence à la périphérie de l'albumen d'une assise profondément différenciée par la forme et le contenu de ses cellules, ne renfermant pas d'amidon, par exemple, lorsque l'albumen en possède, est, comme on sait, un fait général,

que les recherches de M. Guignard ont contribué à établir (1). Elle ne fait défaut, et pour cause, que dans les plantes peu nombreuses où il ne se constitue pas d'albumen (Limnanthées, Viciées, OEnothéracées, etc.). Partout aussi elle échappe, soit tout de suite, soit plus tard, à la digestion de l'albumen par l'embryon : elle est indigestible. Dans les plantes dites exalbuminées, c'est-à-dire où l'embryon digère complètement l'albumen avant la maturité de la graine, s'il y en a une, du fruit, s'il n'y a pas de graine, on la retrouve, en effet, en dehors de l'embryon à la maturité, tapissant la paroi interne du tégument séminal ou du péricarpe. Dans les plantes dites albuminées, c'est-à-dire où l'embryon ne digère qu'une partie de l'albumen avant la maturité de la graine ou du fruit, l'albumen restant est digéré plus tard à la germination, à l'exception toutefois de l'assise périphérique, qui persiste à la face interne du tégument ou du péricarpe et se trouve rejetée avec lui. Les choses se passent donc tout autour, dans le premier cas comme sur la face externe de l'embryon chez les Graminées, dans le second cas comme sur la face interne de l'embryon chez ces plantes.

Mais si, à partir de la maturité de la graine ou du fruit, cette assise périphérique est désormais partout sans emploi et se comporte comme un simple résidu, elle a joué partout un rôle très important au cours des développements antérieurs, qui ont abouti à cette maturité. Ce rôle a été à la fois sécrèteur et absorbant. C'est elle, en effet, qui pendant cette période d'abord sécrété les diverses diastases nécessaires à l'attaque, à la décomposition, à la dissolution, en un mot à la digestion des diverses substances solides constituant les tissus éphémères situés en dehors de l'albumen. C'est elle aussi qui a absorbé ensuite les produits solubles de cette digestion, pour les transporter à l'albumen sous-jacent et alimenter sa croissance. Elle mérite donc bien partout le nom d'*assise digestive*. Et c'est sans doute parce qu'elle s'est ainsi spécialisée comme

(1) Guignard, *Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal* (Journ. de botanique, VII, p. 4 et suiv., 1893).

assise digestive et que ses cellules ne renferment désormais que des produits de sécrétion, parmi lesquels, à côté des diastases, figurent en grande abondance les corps gras, qu'elle se montre plus tard indigestible, contrairement aux cellules formant la masse de l'albumen, lesquelles, toutes remplies de substances de réserve, ne sont pas digestives, mais se montrent éminemment digestibles.

Mais revenons à l'embryon.

Au-dessus des deux premières, la tigelle de l'embryon produit successivement plusieurs autres pièces, qui, différant par là des deux précédentes, sont complètement emboîtées l'une dans l'autre; elles forment ensemble la gemmule et s'accroissent toutes à la germination. La plus externe, qui a la forme d'une gaine fermée, de forme conique et sans limbe, est insérée sur la tigelle en superposition directe avec l'écusson; c'est la *piléole*, qui demeure jaunâtre et ne prend pas ou n'acquiert que très peu de chlorophylle. La seconde, engainante aussi, mais à gaine ouverte et surmontée d'un limbe, est située à 180 degrés de la piléole, c'est-à-dire en superposition directe avec le lobule; elle devient la première feuille verte de la plantule. La troisième, également engainante, à gaine ouverte et surmontée d'un limbe, est superposée à la piléole; elle devient la seconde feuille verte; et ainsi de suite, les feuilles poursuivant plus tard indéfiniment le long de la tige et de ses branches de divers ordres la disposition distique ainsi commencée.

Entre le niveau commun d'insertion de l'écusson et du lobule, et celui de la piléole, la tigelle offre le plus souvent un intervalle libre, qui s'accroît à la germination de manière à atteindre souvent un et parfois deux ou trois centimètres de longueur; la gemmule est portée alors sur un pédicule plus ou moins long. Quelquefois cet intervalle est presque nul et ne s'allonge pas à la germination, de sorte que la gemmule est sessile, sans pédicule.

Quelle est maintenant la valeur morphologique des diverses parties de l'embryon ainsi constitué, qui sont situées

au-dessous de la première feuille verte, c'est-à-dire de l'écusson, du lobule, de la piléole et du pédicule? C'est la question qu'il s'agit de résoudre.

Dans le travail cité plus haut, j'ai tout d'abord fait l'historique des diverses opinions émises sur ce sujet depuis Malpighi, en 1675, et montré qu'elles se rattachent à quatre manières de voir bien différentes (1).

Dans la première, l'écusson est la première feuille de la plante, son cotylédon tout entier; le lobule opposé est une seconde feuille indépendante, un second cotylédon rudimentaire; la piléole est une troisième feuille, située à 180 degrés de la seconde; le pédicule est un entre-nœud, séparant les deux premières feuilles opposées de la troisième. La première feuille verte se trouve donc être la quatrième feuille de la plante (Malpighi, A.-L. de Jussieu, Mirbel, Poiteau, Turpin, etc.).

Dans la seconde, l'écusson est encore le cotylédon, mais le lobule en est une simple dépendance; la piléole est la seconde feuille de l'embryon; le pédicule est l'entre-nœud situé entre la première et la seconde feuille. La première feuille verte est donc la troisième feuille de la plante (Schleiden, Schacht, Decaisne, Endlicher, Kunth, A. de Saint-Hilaire, etc.).

Dans la troisième, l'écusson et le lobule ne sont pas des feuilles, mais seulement des expansions inférieures de la tigelle ou de la radicule. C'est la piléole qui est la première feuille de l'embryon, son cotylédon. Le pédicule est la partie supérieure de la tigelle hypocotylée. La première feuille verte est alors la seconde feuille de la plante (L.-Cl. Richard, Cassini, Ad. de Jussieu, Lestibouois, Hofmeister, Demoor, Sachs, Gris, Duchartre, etc.).

La quatrième manière de voir, enfin, accorde à la première feuille de la plante, au cotylédon, les différentes pièces que les trois premières lui donnent séparément: l'écus-

(1) *Loc. cit.*, p. 236, 1872.

son est la partie médiane du cotylédon, son limbe; le lobule en est une dépendance opposée; la piléole en est la gaine ascendante, c'est-à-dire la ligule; le pédicule est alors, non pas un entre-nœud, mais le nœud cotylédonnaire lui-même, plus ou moins fortement allongé. La première feuille verte se trouve donc ici être la seconde feuille de la plante (Gärtner, Mirbel à une certaine époque).

C'est cette dernière solution que l'ensemble de mes observations anatomiques m'avait conduit à adopter; c'est aussi celle qui rattache le plus intimement les Graminées aux Cy-péracées et par elles à l'ensemble des autres Monocotylédones.

Depuis lors, les auteurs n'en ont pas moins continué à différer d'avis à ce sujet. Les uns, comme M. G. Klebs en 1885 (1) et Sir J. Lubbock en 1892 (2), ont accepté sans réserve les conclusions que j'avais formulées, ou, comme M. A. Schlickum, en 1896 (3), ne les ont modifiées qu'en un point accessoire, en regardant le lobule comme une dépendance non de l'écusson, mais de la coléorhize, c'est-à-dire de la tigelle. Les autres, au contraire, les ont repoussées pour admettre, soit la première des quatre opinions anciennes, comme M. Warming en 1879 (4), M. Hackel en 1887 (5) et M. E. Bruns en 1892 (6), soit la troisième, comme M. Tschirch en 1890 (7).

Il paraît donc nécessaire de procéder à un nouvel examen des choses, afin d'arriver, s'il se peut, à une solution définitive, de nature à recevoir l'assentiment unanime des botanistes.

(1) G. Klebs, *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Keimung* (Untersuch. aus d. bot. Institut, Tübingen, I, p. 570, 1885).

(2) J. Lubbock, *A contribution to our knowledge on seedlings*, II, p. 586, 1892.

(3) A. Schlickum : *Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monocotylen* (Bibliotheca botanica, 35, p. 56, 1896).

(4) E. Warming, *Der Graskeim* (Videnskab. Meddell. fra den Naturh. Foren., Kjöbenhavn, 1879-1880).

(5) A. Engler, *Natürl. Pflanzenfamilien*, II, 2, p. 10, 1887.

(6) E. Bruns, *Der Grasembryo* (Flora, LXXVI, p. 4, 1892).

(7) Tschirch, *Die Saugorgane der Scitamineensamen* (Sitzungsber. der Ak. der Wissensch., Berlin, 1890).

Mes premières recherches avaient déjà porté sur un nombre de genres assez grand pour qu'il ait fallu distinguer, dans l'embryon et la plantule des Graminées, trois types d'organisation. Dans le premier, la gemmule est pédiculée et le pédicule, plus ou moins fortement allongé à la germination, possède, notamment dans son écorce, le structure caulinaire normale. Dans le second, la gemmule est encore pédiculée, mais le pédicule, après avoir achevé sa croissance à la germination, offre dans son écorce, du côté de l'écusson, une méristèle à faisceau libéroligneux inverse. Dans le troisième, enfin, la gemmule est et demeure sessile, sans pédicule.

Bien qu'étendues à un nombre beaucoup plus grand de genres et d'espèces, mes nouvelles études ne m'ont fait connaître aucune disposition différente de ces trois là. Il suffira donc de reprendre, dans cet ordre, l'étude des trois types ainsi définis.

#### 1. — LA GEMMULE EST PÉDICULÉE ET LE PÉDICULE OFFRE LA STRUCTURE CAULINAIRE NORMALE.

Les Graminées qui se rattachent à ce type peuvent être groupées en deux catégories, suivant que la tigelle porte ou non un lobule en face de l'écusson.

1° *Il y a un lobule.* — Dans la première catégorie, prenons comme premier exemple une espèce quelconque du genre Chloride (*Chloris virgata, truncata, radiata, petræa, meccana, barbata, ciliata, polydactyla,* etc.).

L'embryon y est droit et entièrement dépourvu d'amidon. L'écusson a une partie ascendante libre appliquée contre la gemmule dont elle dépasse le sommet, et une partie descendante, également libre, appliquée contre la partie inférieure de la tigelle, dont elle atteint et dépasse l'extrémité. Il mérite donc bien son nom. Ses deux bords sont partagés chacun par un sillon longitudinal en deux lames, dont l'interne est appliquée contre l'albumen, tandis que l'externe se

replie autour des flancs de la tigelle, sans cependant la recouvrir sur plus de la moitié de son pourtour. Sur sa face externe demeurée libre, la tigelle porte, au même niveau, un lobule bien développé.

A la germination, entre le niveau d'insertion de l'écusson et du lobule et celui de la piléole, le pédicule s'allonge, de manière à atteindre ordinairement 3 à 5 millimètres. Sur la plantule ainsi développée, étudions de bas en haut la série des coupes transversales de la tige, à partir de l'insertion de l'écusson jusqu'au-dessus de celle de la piléole, ainsi que les coupes longitudinales axiles passant par le plan médian commun de l'écusson, du lobule et de la piléole.

Au niveau où s'attache l'écusson, la stèle de la tigelle émet au dehors une méristèle pourvue d'un seul faisceau libéroligneux, qui traverse horizontalement l'écorce et pénètre dans l'écusson, où elle se relève aussitôt dans sa partie ascendante en tournant vers l'intérieur, c'est-à-dire vers la tigelle, le bois, vers l'extérieur, c'est-à-dire vers l'albumen, le liber de son faisceau libéroligneux.

Du côté opposé, la stèle reste fermée ; elle ne fournit aucune trace de méristèle au lobule, qui demeure réduit à une écorce et à un épiderme.

Dans toute la longueur du pédicule, la stèle demeure étroite, ne comprenant que trois faisceaux libéroligneux faiblement individualisés, avec un péricycle et un endoderme à membranes épaissies et lignifiées. L'écorce qui la recouvre ne renferme aucune méristèle. En un mot, le pédicule offre une structure caulinaire normale.

A l'insertion de la piléole, la stèle émet, en deux points voisins de sa périphérie, situés du côté de l'écusson et séparés par un faisceau libéroligneux, deux méristèles qui divergent dans l'écorce et entrent dans la piléole, qui se sépare aussitôt.

Un peu plus haut, la stèle élargie, qui a complètement séparé ses faisceaux, émet cinq méristèles dont une médiane, qui pénètrent dans la première feuille verte, superposée au

lobule ; puis, elle en émet cinq autres, qui entrent dans la seconde feuille verte opposée à la première, et ainsi de suite.

Les choses se passent exactement de la même manière, pour l'embryon et pour la plantule, dans les genres *Trichloris*, *Zoysia*, *Tragus*, *Olyra*, etc. A cette seule différence près que l'embryon y est courbé dans son plan de symétrie, la région inférieure de la tigelle avec la radicule qu'elle renferme étant dirigée presque horizontalement en dehors, de manière à former avec la gemmule un angle presque droit, il en est de même encore, tant pour l'embryon que pour la plantule, dans les genres *Eleusine*, *Dactyloctenium*, *Leptochloa*, etc.

De cette structure de l'embryon et de la région inférieure de la plantule, on peut déjà tirer, pour ce groupe de genres, une série de conclusions, qu'il est utile de formuler dès à présent.

L'écusson est une première feuille sessile, non engainante, dont le limbe pelté a sa région inférieure indépendante de la tigelle et aussi longue qu'elle ; c'est un premier cotylédon. Cette feuille est pourvue d'une seule méristèle médiane, elle est uninerviée. La méristèle cotylédonaire s'échappe de la stèle au niveau même où la feuille s'attache à la périphérie de la tige et traverse, par conséquent, horizontalement l'écorce.

Le lobule est une seconde feuille sessile, non engainante et sans partie descendante, opposée à la première ; elle est dépourvue de méristèle, innerviée ; c'est un second cotylédon rudimentaire. L'absence dans ce lobule de toute trace de faisceau libéroligneux, circonstance qui, à l'époque de mes premières recherches sur ce sujet, m'avait paru suffisante pour lui refuser la qualité de feuille autonome (1), a perdu à cet égard toute valeur démonstrative, surtout depuis que j'ai établi dans un travail récent qu'il existe, notamment dans l'organisation florale d'un assez grand nombre de plantes, des feuilles entièrement dépourvues de méristèles (2). D'autre

(1) *Loc. cit.*, p. 249 et 251.

(2) Ph. van Tieghem, *Sur l'existence de feuilles sans méristèles dans la*

part, l'atrophie de cette seconde feuille s'explique très simplement. Fortement comprimée contre le péricarpe inextensible, la face externe de la tigelle, qui la produit, ne laisse pas à sa croissance la place nécessaire et en arrête le développement.

La piléole est une troisième feuille complètement engainante, réduite à sa gaine, qui est fermée et congrescente, pourvue de deux méristèles latérales sans médiane, binervée. Cette feuille est superposée à l'écusson, comme l'attestent d'un côté les points de départ rapprochés de ses deux méristèles, de l'autre la situation de sa fente terminale.

Le pédicule est un entre-nœud, situé entre la paire de cotylédons inégaux et la piléole, ne différant des entre-nœuds suivants de la tige que par l'étroitesse et la structure plus simple de la stèle, dont les faisceaux libéroligneux sont encore faiblement séparés. Ce premier entre-nœud de la tige peut donc porter à juste titre le nom d'*épicotyle*, qu'on lui a donné quelquefois.

La première feuille verte est la quatrième feuille de la tige, engainante comme la troisième, mais à gaine ouverte et surmontée d'un limbe, pourvue de cinq méristèles dont une médiane, imparinervée; cette feuille est superposée au lobule. L'entre-nœud situé entre la piléole et la première feuille verte, qui est le second entre-nœud de la tige, possède une stèle plus large et des faisceaux libéroligneux complètement individualisés. Les autres feuilles vertes suivent ensuite, comme on sait, dans l'ordre distique, toutes pareilles à la première, et séparées aussi l'une de l'autre par des entre-nœuds tout pareils au second.

Les trois premières feuilles de la plante sont donc très différentes entre elles et des autres : la première uninervée et bien développée, la seconde innervée et rudimentaire, la troisième binervée; les deux premières non engainantes et sans accroissement aucun à la germination; la troisième

engainante à gaine fermée et réduite à cette gaine, s'allongeant beaucoup à la germination : toutes les trois demeurant privées de chlorophylle. Le premier entre-nœud de la tige diffère aussi de tous les autres, notamment par la structure de la stèle, qui est étroite et où les faisceaux libéroligneux ne sont pas encore complètement séparés, autonomisés.

2° *Il n'y a pas de lobule.* — Pour étudier les genres qui se rattachent encore au premier type, mais qui n'ont pas de lobule, prenons, pour premier exemple, le Maïs cultivé (*Zea Mays*).

Excepté dans l'épiderme externe palissadique en contact avec l'albumen, l'écusson est pourvu ici de grains d'amidon, qui abondent surtout dans sa partie profonde. Sa partie ascendante libre recouvre le sommet de la gemmule ; sa partie descendante est libre aussi et recouvre l'extrémité inférieure de la tigelle en remontant du côté opposé. Latéralement, ses bords libres se développent sur les flancs de la tigelle jusqu'à venir se toucher en avant. Aussi la face libre de la tigelle, ainsi recouverte, ne porte-t-elle pas trace de lobule opposé à l'écusson. A la germination, en même temps que la tigelle forme en face de l'écusson un épaissement local qui en sépare les bords et en met à nu la face externe, le pédicule s'allonge et atteint d'ordinaire 8 à 10 millimètres. La piléole est aussi superposée à l'écusson, complètement engainante, à gaine conrescente et dépourvue de chlorophylle, tandis que la première feuille verte, située à l'opposite de la piléole, et les feuilles qui la suivent dans l'ordre distique, sont engainantes, mais à gaine ouverte.

Étudions maintenant la série des coupes transversales de la plantule, pratiquées à partir d'un niveau inférieur à l'insertion de l'écusson jusqu'à un niveau supérieur à l'insertion de la piléole (*loc. cit.*, pl. XIV, fig. 21-28), ainsi que les coupes longitudinales axiles passant par le plan médian commun de l'écusson et de la piléole.

A l'insertion de l'écusson, la stèle de la tige émet une mé-

ristèle pourvue d'un seul faisceau libéroligneux, qui traverse horizontalement l'écorce et pénètre dans l'écusson, où elle se ramifie, comme on sait, à la fois dans sa partie ascendante et dans sa partie descendante libre (*loc. cit.*, p. 260, fig. 22-23). Au-dessus de ce niveau et jusqu'à l'insertion de la piléole, le pédicule se montre formé d'un épiderme, d'une écorce sans trace de méristèle et d'une stèle à faisceaux libéroligneux non encore individualisés (fig. 24 et 25). Sous la piléole, la stèle émet, en deux points rapprochés du côté de l'écusson, mais séparés pourtant par un arc assez large, comprenant plusieurs faisceaux libéroligneux, deux méristèles, qui traversent l'écorce en divergeant et se relèvent tout entières, presque diamétralement opposées, dans la piléole, qui se sépare aussitôt (fig. 26, 27 et 28). En même temps, la stèle s'élargit, individualise complètement ses faisceaux libéroligneux et, plus haut, elle émet tout autour neuf méristèles, dont une médiane, qui passent dans la première feuille verte opposée à la piléole (fig. 28), et ainsi de suite.

Dans le Maïs, comme dans les Chlorides et les genres voisins, l'écusson est donc la première feuille de la tige, uninerviée, son premier cotylédon. Ce cotylédon, qui est ici amylicé, a aussi sa partie descendante libre et dépassant le sommet inférieur de la tigelle. Sa méristèle quitte aussi la stèle au niveau même où il s'attache à la périphérie de la tige et traverse, par conséquent, horizontalement l'écorce.

A l'opposite de l'écusson, le lobule, ou second cotylédon, avorte complètement. Il faut y voir le résultat d'une action plus forte de la même cause mécanique qui, dans le premier groupe de genres, a empêché la croissance normale du lobule.

La piléole n'en demeure pas moins la troisième feuille de la tige, superposée, comme il convient, à la première feuille, binerviée, sans nervure médiane, réduite à sa gaine, qui est fermée, conrescente et demeure presque privée de chlorophylle, comme dans les genres précédents.

La première feuille verte est aussi la quatrième feuille de la plante, située, comme il convient, à l'opposite de la troisième, feuille plurinerviée à nervure médiane, comme sont toutes celles qui la suivent tout le long de la tige dans l'ordre distique.

L'intervalle de tige situé entre l'écusson et la piléole est donc, ici aussi, un entre-nœud, le premier de la tige, un épicotyle.

Les choses se passent exactement comme dans le Maïs, c'est-à-dire avec cotylédon interne amylicé, à partie descendante libre et à méristèle traversant horizontalement l'écorce, avec avortement complet du cotylédon externe, avec épicotyle à structure caulinaire normale, avec piléole à deux méristèles séparées à leur point de départ par un arc assez large comprenant plusieurs faisceaux, dans les diverses espèces des genres suivants : *Andropogon*, *Anthephora*, *Cenchrus*, *Coix*, *Echinochloa*, *Euchlæna*, *Gymnothrix*, *Ischæmum*, *Oplismenus*, *Panicum*, *Paspalum*, *Penicillaria*, *Pennisetum*, *Saccharum*, *Setaria*, *Sorghum*, *Spartina*, *Trachys*, *Tricholæna*, etc.

Qu'il y ait ou non un lobule, que l'embryon renferme ou non de l'amidon, qu'il soit droit ou courbe, tous les genres qu'on vient d'étudier possèdent en commun ce double caractère d'avoir un écusson à partie descendante libre aussi longue que la tigelle, et dont la méristèle traverse horizontalement l'écorce, de manière que la portion de tige qui sépare l'écusson de la piléole est un véritable entre-nœud, un épicotyle, offrant la structure caulinaire normale. Ils forment dans la famille un premier groupe, que l'on peut nommer *Lysaspidées*, d'après la conformation externe de l'écusson (1), ou *Plagiodesmes*, d'après la course de la méristèle qui y pénètre (2).

(1) De λύω, je délie, et ἀσπίς, bouclier.

(2) De πλάγιος, transversal, et δεσμός, faisceau.

2. — LA GEMMULE EST PÉDICULÉE ET LE PÉDICULE  
A UNE MÉRISTÈLE CORTICALE INVERSE.

Les Graminées qui se rattachent à ce second type forment aussi deux catégories, suivant que la tigelle porte ou non un lobule en face de l'écusson.

1° *Il y a un lobule.* — Comme premier exemple de la première catégorie, prenons une espèce quelconque du genre Avoine, notamment l'Avoine cultivée (*Avena sativa*) (*loc. cit.*, pl. XIII, fig. 8-15).

L'écusson, complètement dépourvu d'amidon, a une partie ascendante libre, dépassant de beaucoup le sommet de la gemmule, et une partie descendante conrescente avec la tigelle, mais s'arrêtant à une certaine distance de son sommet, où elle forme un cran. Il a ses deux bords creusés d'un sillon et bifurqués suivant la longueur, la lame externe s'appuyant contre l'albumen, dont elle recouvre toute la surface, la lame interne s'appliquant contre la tigelle; celle-ci n'est toutefois embrassée par l'écusson que dans la moitié interne de son pourtour (fig. 8 et 9, *e*). Au même niveau et diamétralement opposé à l'écusson, s'insère sur la face externe libre de la tigelle un lobule bien développé (fig. 8 et 9, *l*). A la germination, le pédicule, c'est-à-dire la portion de tige comprise entre l'écusson et le lobule en bas et la piléole en haut, s'allonge assez inégalement suivant les plantules et peut atteindre jusqu'à 8 et 10 millimètres de long.

Étudions maintenant la série des coupes transversales de la plantule de bas en haut, depuis l'insertion de l'écusson et du lobule jusqu'au-dessus de l'insertion de la piléole, ainsi que les coupes longitudinales axiales passant par le plan médian commun de l'écusson, du lobule et de la piléole.

Au niveau de l'insertion de l'écusson et du lobule, la stèle de la tige demeure fermée, aussi bien du côté de l'écus-

son que du côté du lobule (figures 8 et 9). Ni l'écusson, ni le lobule ne reçoivent donc rien de la stèle à ce niveau. Tout le long du pédicule, la stèle reste ainsi close, étroite, avec ses faisceaux libéroligneux incomplètement séparés (fig. 10). Mais, dans l'écorce qui l'enveloppe on aperçoit, du côté de l'écusson, une méristèle formée, sous son endoderme propre, d'un périderme unisériel et d'un seul faisceau libéroligneux (fig. 10, *d*), qui tourne son liber en dedans et son bois en dehors.

Au sommet du pédicule, sous la piléole, la stèle s'ouvre du côté de l'écusson et émet une méristèle qui se recourbe immédiatement vers le bas (fig. 11, *a*) ; elle descend dans l'épaisseur de l'écorce tout le long du pédicule en tournant en dedans le liber, en dehors le bois de son faisceau libéroligneux et en s'éloignant peu à peu de la stèle pour se rapprocher de l'épiderme. C'est cette méristèle descendante, à faisceau libéroligneux inverse, que les coupes transversales du pédicule rencontrent à diverses hauteurs, comme il vient d'être dit. Parvenue à la base du pédicule, au niveau d'attache de l'écusson, la méristèle sort de l'écorce (fig. 8, *f*), pénètre dans l'écusson et y remonte jusqu'au sommet de la partie ascendante libre, avec son faisceau libéroligneux orienté normalement, c'est-à-dire tournant son liber en dehors, son bois en dedans (fig. 9, *c*).

Du côté opposé, la stèle reste fermée et ne contribue en rien, pas plus au sommet qu'à la base du pédicule, à la constitution du lobule, qui est et demeure réduit à une écorce et à un épiderme, sans trace de méristèle (fig. 8 et 9, *l*).

Mieux encore que dans la série des coupes transversales, la singulière course descendante de la méristèle de l'écusson apparaît clairement et tout entière sur les coupes longitudinales passant par l'axe du pédicule et la ligne médiane de l'écusson.

Dans mon premier travail, j'avais admis que le faisceau libéroligneux inverse qui parcourt l'écorce du pédicule dans la plantule des Avoines et des autres genres du même type

était une branche ascendante du faisceau de l'écusson (*loc. cit.*, p. 255 et suiv.) et non pas, comme il vient d'être dit, ce faisceau tout entier dans sa marche descendante. La course de ce faisceau a été correctement décrite dès 1886 par Mlle M. Lewin (1), plus tard par M. Bruns en 1892 (2), et enfin tout récemment par M. Schlickum en 1896 (3).

A l'insertion même de la piléole, la stèle s'ouvre de nouveau et émet, en deux points de la circonférence très rapprochés du côté de l'écusson (fig. 12, *i*), deux méristèles qui traversent horizontalement l'écorce en divergeant et pénètrent dans la piléole, où elles se relèvent presque diamétralement opposées, avec leur faisceau libéroligneux normalement orienté, liber en dehors et bois en dedans (fig. 13, *i*). Aussitôt après, la piléole se sépare tout autour (fig. 13, *p*).

A l'aisselle de la piléole, du côté de l'écusson, la tige forme un seul bourgeon, tantôt médian, tantôt un peu dévié latéralement (fig. 14, *b*), déviation qui s'observe aussi parfois dans le bourgeon axillaire de la première feuille verte (fig. 15, *b'*) et des feuilles suivantes.

Après le départ de la piléole, la tige, dont la stèle élargie a séparé complètement et multiplié ses faisceaux libéroligneux, a pris la structure normale, qu'elle conserve ensuite indéfiniment (fig. 12, 13, 14 et 15). A l'insertion de la première feuille verte, la stèle produit sept méristèles, dont une médiane, située à l'opposite de l'écusson, qui traversent horizontalement l'écorce et entrent dans cette feuille (fig. 15). Il en est de même plus haut, pour la seconde feuille verte, et ainsi de suite.

De cette structure de l'embryon et de la région inférieure de la plantule des Avoines (*Avena*), on peut tirer pour ce genre une série de conclusions qu'il est nécessaire de formuler dès à présent.

(1) M. Lewin, *Bidrag till hjertbladets anatomi hos Monokotyledonerna* (Bihang till kong. Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar, XII, Afd. III, n° 3, p. 20, 1886-1887).

(2) *Loc. cit.*, *passim*, 1892.

(3) *Loc. cit.*, p. 56 et suiv., 1896.

L'écusson est une première feuille sessile, non engainante, dont le limbe pelté a sa partie supérieure libre, dépassant la gemmule, et sa partie inférieure concrescente avec la tigelle, dont elle n'atteint pas le sommet; c'est un premier cotylédon. Cette feuille est pourvue d'une seule méristèle médiane, elle est uninervée. Mais, au lieu de quitter la stèle au niveau même où la feuille s'attache à la surface de la tige, c'est-à-dire à la base du pédicule, en traversant horizontalement l'écorce, comme dans les genres du premier type, la méristèle cotylédonnaire ne s'en sépare que beaucoup plus haut, au sommet même du pédicule et doit, par conséquent, avant d'entrer dans la feuille, parcourir, de haut en bas dans l'épaisseur de l'écorce, toute la longueur du pédicule. En d'autres termes, tandis que dans les genres du premier type le pédicule s'allonge entre le départ de la méristèle cotylédonnaire et celui des deux méristèles de la piléole, qu'il est par conséquent un véritable entre-nœud, un épicotyle, ici il s'allonge au-dessous du départ de la méristèle cotylédonnaire, qui demeure très rapproché de celui des deux méristèles de la piléole, il est par conséquent un nœud allongé et ne mérite pas le nom d'épicotyle. Entre l'insertion méristélique de l'écusson et celle de la piléole, il n'y a pas ici d'entre-nœud, il n'y a pas d'épicotyle. Bien que semblables en apparence à ce qu'elles sont dans les genres du premier type, les choses sont donc ici très différentes au fond. La ressemblance résulte de l'existence dans les deux cas d'une zone de croissance intercalaire. La différence provient de ce que cette zone est autrement localisée; dans le premier cas, elle est située entre les insertions méristéliques de l'écusson et de la piléole et sépare ces deux feuilles par un véritable entre-nœud; dans le second, elle est placée au-dessous de l'insertion méristélique de l'écusson, laisse par conséquent l'écusson rapproché de la piléole vers le haut, sans entre-nœud, mais allonge d'autant vers le bas le nœud cotylédonnaire.

Le lobule est une seconde feuille sessile, non engainante

et sans partie descendante, opposée à la première; c'est un second cotylédon rudimentaire. Elle est dépourvue de méristèle, innervée. S'il s'y différenciait une méristèle, il est probable qu'elle quitterait la stèle au sommet du pédicule, comme celle de l'écusson, et que le pédicule renfermerait dans son écorce, diamétralement opposées l'une à l'autre, dans le plan médian des feuilles, deux méristèles corticales inverses. Mais de telles Graminées ne sont pas connues jusqu'à présent.

La piléole est une troisième feuille, complètement engainante, réduite à sa gaine, qui est fermée et conrescente, pourvue de deux méristèles latérales sans médiane, binervée. Conformément à la disposition distique, cette feuille est superposée à l'écusson, comme l'attestent à l'intérieur le point de départ de ses deux méristèles, à l'extérieur la position de sa fente terminale et celle de son bourgeon axillaire.

Le pédicule, situé entre l'insertion apparente de la paire de cotylédons inégaux et l'insertion vraie ou méristélique de l'écusson, est un nœud, le nœud cotylédonaire, plus ou moins allongé vers le bas, comme il a été dit plus haut. De là, l'existence dans son écorce, du côté du grand cotylédon, d'une méristèle à faisceau libéroligneux inverse, qui lui donne une structure anormale et le caractérise comme tel. Ce n'est donc pas parce que, dans les genres du premier type, il existe un intervalle de tige entre l'écusson et la piléole que nous y avons regardé ces deux pièces comme deux feuilles distinctes et superposées; un pareil intervalle de tige peut, comme on vient de le voir dans les genres du second type, n'être qu'un nœud allongé. C'est parce que les insertions méristéliques de ces deux pièces y sont indépendantes. Dans le second type aussi, elles sont indépendantes, quoique rapprochées, et cela suffit pour y justifier la même conclusion.

La première feuille verte est la quatrième feuille de la tige, engainante comme la troisième, mais à gaine ouverte et

surmontée d'un limbe, pourvue de sept méristèles dont une médiane, imparinerviée. Conformément à la disposition distique, cette feuille est superposée au lobule. L'entre-nœud situé entre la piléole et la première feuille verte, qui est le second entre-nœud de la tige, possède non seulement une stèle plus large avec des faisceaux libéroligneux complètement individualisés et plus nombreux, mais encore une écorce entièrement dépourvue de méristèles. Les autres feuilles vertes suivent ensuite, dans l'ordre distique, toutes pareilles à la première et séparées aussi l'une de l'autre par des entre-nœuds tout pareils au second.

Ici donc, comme on l'a vu (p. 270) pour les genres du premier type, les trois premières feuilles de la tige sont très différentes entre elles et des autres; mais de plus, le tronçon de tige qui sépare les deux premières de la troisième a ici une valeur morphologique très différente de ceux qui suivent, puisqu'il n'est qu'un nœud, tandis que les autres sont des entre-nœuds.

La conformation et la structure tant de l'embryon que de la région inférieure de la plantule demeurent les mêmes que chez les Avoines dans les diverses espèces des genres suivants : *Achnodonton*, *Agrostis*, *Aira*, *Alopecurus*, *Ammophila*, *Anthoxanthum*, *Arrhenatherum*, *Bambusa*, *Brachypodium*, *Briza*, *Castellia*, *Chæturus*, *Chilochloa*, *Cornucopiæ*, *Cynosurus*, *Deyeuxia*, *Echinaria*, *Festuca*, *Gastridium*, *Holcus*, *Kæleria*, *Lagurus*, *Lamarckia*, *Leersia*, *Lepturus*, *Lolium*, *Melica*, *Nardurus*, *Oryza*, *Oryzopsis*, *Phalaris*, *Phleum*, *Piptatherum*, *Poa*, *Polypogon*, *Psilurus*, *Zizania*, etc., tous genres chez lesquels l'embryon et la plantule possèdent, en face de l'écusson, un lobule ou second cotylédon plus ou moins développé, mais toujours dépourvu de méristèle.

Dans le Riz cultivé (*Oryza sativa*), où l'écusson renferme de l'amidon, le second cotylédon, presque aussi long que la gemmule, est concrescent bord à bord avec l'écusson dans sa région inférieure et forme avec lui une gaine complète autour de la tigelle et de la gemmule. De plus, dans les

*Oryza*, *Leersia*, *Cornucopiæ* et *Bambusa*, l'embryon est courbé dans son plan de symétrie, à convexité tournée vers l'albumen, de façon que la radicule et la gemmule, dirigées en dehors, sont presque perpendiculaires l'une à l'autre, comme on l'a vu plus haut pour les *Eleusine*, *Leptochloa*, *Dactyloctenium*, etc. A la germination, la gemmule se dresse alors verticalement, tandis que la racine s'allonge horizontalement.

Dans les *Zizania*, *Leersia*, *Piptatherum*, le lobule est très développé, quoique toujours dépourvu de méristèle. Chez les *Leersia*, il offre même à sa base une partie descendante, qui le fait ressembler encore plus à l'écusson, comme l'a déjà remarqué M. Bruns (*loc. cit.*, fig. 24). Chez les *Zizania*, le pédicule est déjà très long dans l'embryon et l'on y voit déjà nettement la méristèle corticale descendante, encore sans vaisseaux; il n'est donc pas nécessaire ici d'avoir la plantule, que je n'ai d'ailleurs pas encore pu obtenir. Je n'ai pas réussi davantage jusqu'à présent à faire germer les graines des *Bambusa*, mais la coupe longitudinale médiane de l'embryon semble indiquer que la méristèle y descend avant d'entrer dans l'écusson. Il y a lieu toutefois de vérifier la chose sur la plantule développée.

2° *Il n'y a pas de lobule.* — A cette seule différence près que le lobule ou second cotylédon y avorte complètement, les choses se passent encore exactement de la même manière dans les diverses espèces des genres suivants : *Arundinella*, *Bromus*, *Ehrharta*, *Elymus*, *Michelaria*, *Phænosperma*, *Schismus*, *Serrafalcus*, *Sesleria*, etc. L'avortement complet du lobule dans ces genres s'explique d'ailleurs par une action plus profonde de la même cause mécanique qui a déterminé son avortement partiel dans les genres de la première catégorie, qui sont aussi les plus nombreux.

Tous ensemble, que l'embryon y soit droit ou courbe, qu'il renferme ou non de l'amidon, que le lobule y soit pré-

sent ou avorté, les genres que l'on vient d'étudier offrent donc deux caractères communs. La partie descendante de l'écusson y est conerescente avec la tigelle, dont elle n'atteint pas le sommet. La méristèle cotylédonaire ne quitte la stèle qu'au sommet du pédicule, immédiatement au-dessous de la piléole, et descend dans l'écorce tout le long du pédicule avant d'entrer dans l'écusson; il en résulte que le pédicule est un nœud allongé, et possède une méristèle corticale à faisceau libéroligneux inverse. Par ces deux caractères, ces genres forment dans la famille un second groupe, auquel on peut donner soit le nom de *Synaspidées*, d'après la conformation externe du cotylédon (1), soit celui de *Prénodesmes*, d'après la course de la méristèle cotylédonaire (2).

Ces deux caractères sont d'ailleurs liés l'un à l'autre, comme étant les deux effets d'une seule et même cause. Tout l'intervalle de tige compris entre le cran inférieur, qui marque la base de l'écusson, et le sommet du pédicule n'est pas autre chose, en réalité, que le nœud cotylédonaire allongé. Ce nœud allongé se compose donc de deux parties : l'une inférieure à l'insertion apparente du cotylédon, c'est la région où l'écusson est dit conerescent avec la tigelle; l'autre supérieure à l'insertion apparente du cotylédon, c'est le pédicule. De telle sorte que la différence entre les Lysaspidées et les Synaspidées réside essentiellement dans ceci, que chez les premières il y a formation d'un épicotyle, sans aucun allongement du nœud cotylédonaire, tandis que chez les secondes, il y a double allongement du nœud cotylédonaire, sans aucune formation d'épicotyle.

### 3. — LA GEMMULE EST SESSILE.

Les Graminées, d'ailleurs fort peu nombreuses, qui n'ont et ne développent pas de pédicule entre l'écusson et la piléole, où la gemmule est et demeure sessile, se répartissent

(1) De ἀσπίς, bouclier, et σύν, marquant union, conerescence.

(2) De περιγίσις, descendant, et δεσμός, faisceau.

aussi en deux catégories, suivant que la tigelle porte ou non un lobule en face de l'écusson.

1° *Il y a un lobule.* — Comme premier exemple de la première catégorie, prenons une espèce quelconque du genre Blé (*Triticum*), notamment le Blé cultivé (*T. sativum*).

L'embryon y est droit et dépourvu d'amidon, comme dans les Avoines et, en général, dans la plupart des Prénodesmes. La partie descendante de l'écusson est conorescente avec la tigelle, dont elle n'atteint pas l'extrémité, et sur le dos de laquelle elle s'arrête en formant un cran. Latéralement, l'écusson n'embrasse que la moitié environ du pourtour de la tigelle, qui produit en face de lui et au même niveau un lobule bien développé. Entre le niveau où s'insèrent l'écusson et le lobule, et celui où s'attache la piléole, il n'y a pas d'intervalle sur la tigelle et il ne s'en fait pas non plus à la germination; en un mot, il n'y a pas de pédicule : la gemmule est et demeure sessile. La piléole et les feuilles vertes qui la suivent et qui composent avec elle la gemmule n'en ont pas moins la même conformation et la même disposition que dans les genres qui se rattachent aux deux types précédents.

Étudions, ici aussi, la série des coupes transversales de la plantule, pratiquées depuis un niveau inférieur à l'écusson jusqu'à un niveau supérieur à la piléole (*loc. cit.*, pl. XIII, fig. 1, 2 et 3), ainsi que les coupes longitudinales axiales passant par le plan médian commun de l'écusson, du lobule et de la piléole.

Au niveau de l'insertion de l'écusson, la stèle de la tige émet sur sa face interne, tournée vers l'albumen, une méristèle, pourvue d'un seul faisceau libéroligneux, qui traverse horizontalement l'écorce et entre dans l'écusson, dans la partie supérieure duquel elle se relève en tournant, comme d'ordinaire, son liber en dehors, son bois en dedans (fig. 2 et 3). Sur sa face externe, elle reste fermée et ne donne pas trace de méristèle au lobule, qui se détache en même temps,

et qui demeure réduit à son épiderme et à son écorce. Puis, presque au même niveau, mais pourtant un peu au-dessus, la stèle émet, en deux points très rapprochés du côté de l'écusson et très voisins, par conséquent, de la méristèle qui vient de sortir, deux autres méristèles, qui divergent aussitôt à droite et à gauche en traversant l'écorce et se relèvent presque diamétralement opposées dans la piléole, qui se sépare aussitôt (fig. 2 et 3). La proximité des points de départ de la méristèle médiane destinée à l'écusson, et des deux méristèles latérales, destinées à la piléole, fait, sur les coupes transversales un peu épaisses, l'effet décevant d'une trifurcation d'une seule et même méristèle (fig. 2), et c'est cette apparente trifurcation qui m'a trompé dans mon premier travail (*loc. cit.*, p. 251).

Après la séparation de la piléole, la stèle de la tige émet sept méristèles, qui entrent dans la première feuille verte, superposée au lobule. Après quoi, elle en fournit sept autres à la seconde feuille verte, superposée à l'écusson et à la piléole, et ainsi de suite.

La même disposition que dans les Blés (*Triticum*) se trouve réalisée dans l'embryon et dans la plantule des *Agropyrum*, des *Ægilops* et des *Stipa*. Dans les *Stipa*, ainsi que dans les genres voisins *Nassella*, *Piptochætium*, etc., le lobule atteint, comme on sait, une grande dimension, mais n'en demeure pas moins dépourvu de méristèle (*loc. cit.*, p. 248).

Dans tous ces genres, l'écusson, le lobule et la piléole ont évidemment la même valeur morphologique que dans ceux de la première catégorie du premier et du second type. L'écusson est la première feuille de la plante, son premier cotylédon. Le lobule est la seconde feuille de la plante, opposée à la première au même niveau, son second cotylédon demeuré rudimentaire. La piléole est la troisième feuille de la plante, superposée au grand cotylédon, et les feuilles vertes suivent ensuite dans l'ordre distique.

La seule différence entre ces genres et ceux de la pre-

mière catégorie de chacun des deux types précédents est qu'il ne s'y opère de croissance intercalaire dans la région inférieure de la tige, ni entre l'insertion de la méristèle cotylédonaire et celle des deux méristèles piléolaires, comme dans le premier type, ni entre l'insertion de la méristèle cotylédonaire et l'attache extérieure du cotylédon, comme dans le second. En un mot, il n'y a pas ici d'épicotyle, et le nœud cotylédonaire ne s'allonge qu'au-dessous de l'insertion apparente de l'écusson.

2° *Il n'y a pas de lobule.* — Les choses se passent de même dans les genres *Secale* et *Hordeum* (*loc. cit.*, p. 251, pl. XIII, fig. 4 à 7), avec cette différence qu'ici le lobule avorte complètement sur la face opposée à l'écusson (1).

Dans l'*Hordeum vulgare* et les espèces cultivées voisines (*H. distichum*, *H. hexastichum*, *H. nudum*, *H. Zeocriton*, etc.), la méristèle cotylédonaire se bifurque latéralement avant de passer dans l'écusson, qui est ainsi binervié. Dans les autres espèces du même genre (*H. murinum*, *H. bulbosum*, *H. maritimum*, *H. jubatum*, *H. trifurcatum*, etc.), la méristèle cotylédonaire reste simple et l'écusson est, comme partout ailleurs, uninervié (2).

Qu'il y ait ou non un lobule, on doit se demander maintenant si ces quelques genres, où la gemmule est et demeure sessile, forment véritablement dans la famille un type à part, équivalant aux deux autres.

(1) Parmi les Graminées à lobule développé, M. Warming cite l'*Hordeum hexastichum* (*loc. cit.*, p. 447). Pas plus dans cette espèce que dans les autres, je n'ai aperçu la moindre trace de lobule.

(2) Palisot de Beauvois a restreint, comme on sait, le genre *Hordeum* à l'*H. vulgare* L. et aux formes cultivées voisines, en réunissant dans le genre nouveau *Zeocriton* l'*H. murinum* L. et les autres espèces spontanées (*Agrostographie*, p. 114, 1812). Cette séparation se trouve fortement corroborée par les observations qui précèdent. Les *Hordeum* ont notamment l'albumen fortement sillonné en arrière, entouré d'une couche de trois à quatre assises non amylacées, et l'écusson y est binervié. Les *Zeocriton* ont l'albumen non sillonné en arrière, entouré d'une simple assise de cellules non amylacées, et l'écusson y est uninervié.

Si l'on considère que la partie descendante de l'écusson y est partout conrescente à la tigelle, dont elle n'atteint pas le sommet, en d'autres termes, que le nœud cotylédonaire s'y allonge partout au-dessous de l'insertion apparente de l'écusson, on voit qu'ils se rattachent tous aux genres du second type bien plus intimement qu'à ceux du premier. Des deux types à la fois ils diffèrent, il est vrai, par l'absence totale de croissance intercalaire de la tige entre l'écusson et la piléole. Mais si cette croissance s'y opérerait, nul doute qu'elle ne se fit au-dessous du point de départ de la méristèle cotylédonaire et non au-dessus. En un mot, si la prénodesmie ne trouve pas le moyen de se manifester chez ces plantes, si ce sont des Prénodesmes à l'état latent, ce sont du moins toutes manifestement des Synaspidées.

Il se pourrait que le groupe des Lysaspidées eût aussi des représentants à gemmule sessile, qui seraient alors des Plagiodesmes à l'état latent. Jusqu'à présent, on n'en connaît pas.

Au point de vue de la conformation et de la structure de l'embryon et de la plantule, les Graminées ne forment donc, en définitive, que deux groupes distincts : 1° les Lysaspidées ou Plagiodesmes, chez lesquelles l'écusson a sa partie descendante libre et au moins aussi longue que la tigelle, et chez lesquelles il y a un épicotyle, toujours bien développé et doué de la structure caulinaire normale ; 2° les Synaspidées ou Prénodesmes, chez lesquelles l'écusson a sa partie descendante plus courte que la tigelle et conrescente avec elle, et chez lesquelles il n'y a pas d'épicotyle, mais où le nœud cotylédonaire subit, au-dessus de l'insertion apparente du cotylédon, un allongement plus ou moins grand, quelquefois presque nul, et possède en conséquence une méristèle corticale à faisceau inverse. Chez les premières, la croissance intercalaire de la région inférieure de la tige en forme le premier entre-nœud. Chez les secondes, elle en allonge le premier nœud.

## 4. — CONCLUSIONS.

De tout ce qui précède, il résulte que, chez toutes les Graminées, l'écusson, le lobule, quand il existe, et la piléole ont la même valeur morphologique.

L'écusson est la première feuille de la plante, uninerviée et non engainante, son premier cotylédon.

Le lobule en est la seconde feuille, toujours innerviée et rudimentaire, parfois avortée, diamétralement opposée à la première au même niveau, son second cotylédon. La présence de ce second cotylédon est d'ailleurs, comme on l'a vu plus haut, beaucoup plus fréquente qu'on ne le croit d'ordinaire. Ainsi, sur 83 genres étudiés sous ce rapport par M. Bruns en 1892, 54 se sont montrés pourvus de lobule, 29 seulement n'en possèdent pas (1) et sur 92 genres cités dans le présent travail, 61 ont un lobule, 31 seulement en sont dépourvus.

La piléole en est la troisième feuille, binerviée, engainante, à gaine fermée et réduite à sa gaine, superposée à la première, comme il convient.

La première feuille verte en est la quatrième feuille, imparinerviée, engainante, à gaine ouverte et surmontée d'un limbe, superposée à la seconde, suivant la règle.

C'est donc, en somme, à l'opinion de Malpighi, adoptée successivement par A.-L. de Jussieu, Mirbel, Poiteau, Turpin, M. Warming, M. Hackel, M. Bruns, etc., que mes nouvelles observations me rattachent aujourd'hui.

5. — CLASSIFICATION NOUVELLE DES GRAMINÉES, FONDÉE SUR LA CONFORMATION DU GRAND COTYLÉDON ET SUR LA STRUCTURE DE LA BASE DE LA TIGE.

Ce qui varie dans la famille, c'est, comme on l'a vu, d'une part la conformation de l'écusson, c'est-à-dire du grand coty-

(1) E. Bruns, *loc. cit.*, p. 26, 1892.

lédon, de l'autre la valeur morphologique et la structure de cette partie inférieure de la tige qui constitue dans l'embryon le pédicule de la gemmule. Les variations concomitantes de ces deux caractères, liés l'un à l'autre comme il a été dit, nous ont conduit, chemin faisant, à une classification nouvelle de la famille des Graminées, qu'il faut maintenant comparer avec la classification admise, laquelle est basée uniquement, comme on sait, sur les caractères extérieurs tirés de l'inflorescence.

Dès 1814, R. Brown a divisé les Graminées en deux grands groupes ou sous-familles : les *Panicacées*, où la tendance à l'avortement porte sur les fleurs inférieures de l'épillet, et les *Poacées*, où la tendance à l'avortement porte sur les fleurs supérieures de l'épillet (1). A ce caractère, un peu vague et parfois inapplicable, Bentham nous a appris en 1882 que le général Munro en a ajouté un autre en montrant que, dans les Panicacées, l'épillet est articulé à sa base au-dessous des glumes, qui se détachent avec lui, tandis que, dans les Poacées, il est articulé au-dessus des glumes, qui restent en place après sa chute. Mais ce second caractère, outre son peu de valeur intrinsèque, se montre parfois, comme le premier, inapplicable, notamment toutes les fois que l'axe de l'épillet n'est pas articulé du tout. Si l'on convient avec Munro de classer toutes les plantes à épillet non articulé parmi les Poacées, c'est là une convention tout à fait arbitraire, car il peut tout aussi bien y avoir des Panicacées à épillet non articulé.

Quoi qu'il en soit, la division primaire fondée sur ces deux caractères a été adoptée en 1882 par Bentham, qui subdivise les Panicacées en six tribus : *Panicées*, *Maydées*, *Oryzées*, *Tristéginiées*, *Zoysiées*, *Andropogonées*, et les Poacées en sept tribus : *Phalaridées*, *Agrostées*, *Chloridées*, *Festucées*, *Avéniées*, *Hordéées*, *Bambusées* (2). Cette même division pri-

(1) R. Brown, *General Remarks*, 1814.

(2) Bentham, *On Gramineæ* (Journ. of the Linn. Society, XIX, p. 29, 1882).  
— Bentham et Hooker, *Genera plantarum*, III, p. 1074, 1883.

maire, avec les mêmes subdivisions, a été admise aussi par M. Hackel en 1887 (1). Cette classification est résumée dans le tableau suivant :

Graminées. — Épillet articulé .....	} au-dessous des glumes, à fleurs inférieures stériles. PANICACÉES.	} Maydées. Andropogonées. Zoysiées. Panicées. Tristéginiées. Oryzées.

Comme on l'a vu par les exemples cités plus haut, notre division des Synaspidées ou Prénodesmes comprend les Phalaridées (*Anthoxanthum*, *Phalaris*, etc.), les Agrostées (*Agrostis*, *Achnodonton*, *Alopecurus*, *Chæturus*, *Cornucopiæ*, *Deyeuxia*, *Gastridium*, *Lagurus*, *Oryzopsis*, *Phleum*, *Polygonum*, etc.), les Avenées (*Aira*, *Arrhenatherum*, *Avena*, *Holcus*, etc.), les Festucées (*Brachypodium*, *Bromus*, *Castellia*, *Cynosurus*, *Echinaria*, *Festuca*, *Kæleria*, *Lamarckia*, *Michelaria*, *Nardurus*, *Poa*, *Serrafalcus*, *Sesleria*, etc.), les Hordées (*Ægilops*, *Agropyrum*, *Briza*, *Hordeum*, *Lepturus*, *Lolium*, *Psilurus*, *Secale*, *Triticum*, etc.), et probablement aussi les Bambusées (*Bambusa*, etc.), c'est-à-dire toutes les Poacées à l'exception des Chloridées. Mais elle renferme aussi les Oryzées (*Oryza*, *Leersia*, *Zizania*, etc.) et les Tristéginiées (*Phænosperma*, *Arundinella*, etc.), que la classification admise range parmi les Panicacées.

De son côté, notre division des Lysaspidées ou Plagiodesmes comprend les Panicées (*Panicum*, *Tricholæna*, *Echinochloa*, *Oplismenus*, *Cenchrus*, *Paspalum*, *Gymnothrix*, *Setaria*, *Penisetum*, etc.), les Maydées (*Zea*, *Coix*, *Euchlæna*, etc.), les Zoysiées (*Anthephora*, *Tragus*, *Zoysia*, etc.) et les Andropogo-

(1) Hackel in Engler : *Nat. Pflanzenfam.*, II, 2, p. 16, 1887.

nées (*Andropogon*, *Elyonurus*, *Saccharum*, etc.), c'est-à-dire toutes les Panicacées à l'exception des Tristéginiées et des Oryzées. Mais elle renferme aussi les Chloridées (*Chloris*, *Trichloris*, *Dactyloctenium*, *Leptochloa*, *Eleusine*, *Spartina*, etc.) que la classification admise classe dans les Poacées.

Il y a donc, entre la classification ancienne et la nouvelle, une concordance que l'on trouvera remarquable si l'on réfléchit à la profonde différence de nature des caractères invoqués. Mais il y a, en même temps, une discordance portant sur les trois tribus des Tristéginiées et des Oryzées d'une part, des Chloridées d'autre part, et l'examen de cette discordance mérite de fixer un instant notre attention.

En ce qui concerne d'abord les Oryzées, tout le monde s'accorde à reconnaître que cette tribu est intimement liée à celle des Phalaridées, dont elle ne diffère que par la place occupée par l'articulation de l'épillet, articulation située au-dessous des deux premières bractées de l'épillet dans les Oryzées, au-dessus de ces deux premières bractées chez les Phalaridées. Aussi, dans la *Flora australiensis*, Bentham avait-il réuni ces deux tribus en une seule, intermédiaire pour ainsi dire aux Panicacées et aux Poacées; et, si plus tard il les a de nouveau séparées, pour incorporer la première aux Panicacées, la seconde aux Poacées, c'est sans se dissimuler le caractère tout artificiel de cette séparation (1). Il n'est donc pas surprenant que la classification nouvelle vienne la faire disparaître en replaçant les Oryzées à côté des Phalaridées dans le groupe des Prénodesmes.

Quant aux Tristéginiées, tous les botanistes admettent que, par l'ensemble de leurs caractères externes, elles sont aussi intimement liées aux Agrostées que les Oryzées aux Phalaridées; elles ne diffèrent, en effet, des Agrostées que par la position de l'articulation de l'épillet, qui est sous les glumes et non au-dessus. C'est cette séparation, toute artificielle, ici aussi, que notre classification fait disparaître en rame-

(1) Bentham, *On the Gramineæ* (Journ. of the Linn. Society, XIX, p. 53, 1822).

nant les Tristéginiées à côté des Agrostées dans la subdivision des Prénodesmes.

Pour ce qui est des Chloridées, ces plantes forment un groupe très isolé et très nettement caractérisé, notamment par le rapprochement des deux rangées d'épillets sur l'une des faces de l'épi, qui par là devient dorsiventral. La désarticulation du fruit au-dessus des glumes, jointe à la présence de fleurs rudimentaires au-dessus des fleurs fertiles, les fait ranger parmi les Poacées. Malgré ces deux caractères, qui n'ont pas plus de valeur ici que les deux caractères inverses chez les Oryzées et les Tristéginiées, par la conformation de l'écusson, dont la partie descendante est libre et plus longue que la tigelle, et par la structure du pédicule, qui est un épicotyle, dépourvu de méristèle corticale, elles se rangent dans les Lysaspidées ou Plagiodesmes, à côté des autres Panicacées. Elles y occupent pourtant une place un peu à part, si l'on remarque que leur embryon est totalement dépourvu d'amidon et que le lobule y est, à l'exception des *Spartina*, toujours bien développé ; de même que les Oryzées, dont l'embryon possède de l'amidon, et dont le lobule est concrescent bord à bord avec l'écusson, occupent une place un peu à part chez les Poacées.

Le tableau suivant résume la classification nouvelle. On peut, si on le préfère, y donner à chacun des deux groupes primaires ou sous-familles un nom tiré de l'un de ses genres principaux, en excluant toutefois la terminaison *acées* réservée aujourd'hui d'un accord unanime aux familles. Si l'on adopte, à cet effet, la terminaison *oidées*, les Lysaspidées ou Plagiodesmes seront les *Panicoïdées*, et les Synaspidées ou Prénodesmes seront les *Avénoïdées*.

GRAMINÉES.....

Partie descendante du cotylédon libre. Un épicotyle. LYSASPIDÉES, PLAGIODESMES OU PANICOÏDÉES... }  
*Maydées.*  
*Andropogonées.*  
*Zoysiées.*  
*Panicées.*  
*Chloridées.*

Partie descendante du cotylédon concrescente. Pas d'épicotyle. SYNASPIDÉES, PRÉNODESMES OU AVÉNOÏDÉES. }  
*Oryzées.*  
*Phalaridées.*  
*Agrostées.*  
*Tristéginiées.*  
*Avénées.*  
*Festucées.*  
*Hordées.*  
*Bambusées (1).*

En étendant mes recherches, autant qu'il m'a été possible dans le travail actuel, aux principaux genres, au nombre de quatre-vingt-douze, qui constituent chacune des treize tribus ainsi groupées en deux sous-familles, j'ai aperçu çà et là quelques exceptions qu'il convient maintenant d'examiner une à une.

Le genre *Imperata I. arundinacea* a la partie descendante de son écusson concrescente avec la tigelle et son pédicule est muni d'une méristèle corticale. Il doit donc prendre rang dans les Synaspidées ou Prénodesmes. Or il est placé par Bentham et par M. Hackel dans les Andropogonées, c'est-à-dire parmi les Panicacées. Mais Bentham reconnaît que ce genre, ainsi que le genre voisin *Miscanthus*, font exception dans ce groupe, en ce que l'axe de l'épillet n'y est pas articulé à la base, ce qui le rapproche des Tristéginiées (2). Il convient donc de retirer ces deux genres des Andropogonées et de les classer dans la tribu des Tristéginiées et avec elle dans la sous-famille des Avénoïdées.

Une autre exception dans le même sens est offerte par le genre *Beckmannia (B. eruciiformis)*, où le pédicule se montre pourvu d'une méristèle corticale, et qui doit, en conséquence, être classé dans les Prénodesmes. Considéré jusqu'ici comme d'affinités douteuses, ce genre a été placé dans

(1) La place donnée ici aux Bambusées, parmi les Avénoïdées, conforme d'ailleurs à la classification admise, devra être contrôlée, comme il a été dit plus haut, par l'étude anatomique de la plantule.

(2) *Loc. cit.*, p. 64, 1882.

les Panicées par Bentham et Hooker, dans les Chloridées, c'est-à-dire parmi les Poacées, par M. Hackel. Il n'appartient, comme on voit, ni à l'une ni à l'autre de ces deux tribus, qui sont toutes deux des Plagiodesmes.

Il y a aussi quelques exceptions en sens contraire, c'est-à-dire quelques genres classés jusqu'ici, avec plus ou moins de certitude, parmi les Poacées, qui doivent être désormais reportés aux Panicoidées : tels sont les genres *Crypsis* (*C. aculeata*), *Heleochoa* (*H. schnænoïdes*, etc.), *Sporobolus* (*Sp. tenacissimus*, etc.), *Cinna* (*C. sobolifera*, etc.) et *Mibora* (*M. Devauxii*, etc.), classés dans la tribu des Agrostées ; tel est aussi le genre *Eragrostis* (*E. capillaris*, *poæoides*, *pectinacea*, etc.), rangé dans la tribu des Festucées. Ces divers genres ont l'écusson et la piléole séparés par un véritable entre-nœud, par un épicotyle entièrement dépourvu de méristèle corticale, et doivent, en conséquence, prendre place dans la sous-famille des Plagiodesmes.

Trois tribus à déplacer en bloc et, çà et là, quelques genres d'affinités douteuses à faire passer d'une tribu dans une autre : tels sont, en somme, dans l'état actuel de nos connaissances, les changements apportés par la nouvelle classification qui, dans ses traits généraux, concorde avec l'ancienne. Cette concordance est d'autant plus remarquable que les deux ordres de caractères invoqués sont plus différents, les nouveaux étant tirés de la base de la plante ou de son origine, les anciens de son sommet ou de sa fin.

#### 6. — DISPOSITION DES FEUILLES A LA BASE DES RAMEAUX.

Après avoir étudié dans ce qui précède la conformation et la disposition des feuilles portées par la base de la tige primaire, il est utile de jeter un coup d'œil sur la conformation et la disposition de ces membres à la base des rameaux qui naissent progressivement de bas en haut sur cette tige et qui sont d'abord des rameaux feuillés, puis des rameaux d'inflorescence, enfin des rameaux floraux.

1. *Rameaux feuillés*. — Ni l'écusson, ni le lobule ne forment de bourgeon à leur aisselle. Le premier rameau feuillé naît donc à l'aisselle de la piléole, qui n'en produit pas toujours. Puis, il s'en forme successivement à l'aisselle de chacune des feuilles vertes suivantes.

Le rameau produit d'abord, à sa base, du côté opposé à la feuille mère, une lame verte engainante, offrant sur sa face externe deux côtes saillantes et se terminant par deux pointes libres correspondant à ces côtes, à la fois bicarénée, comme on dit, et bifide; c'est ce qu'on nomme la *préfeuille*. Il porte ensuite, à droite et à gauche, dans l'ordre distique, une série de feuilles normales, engainantes à gaine ouverte, munies d'une seule côte dorsale et terminées aussi par une seule pointe; le distique du rameau est donc transversal. Cette règle peut souffrir çà et là quelques exceptions; ainsi, par exemple, dans le *Coix Lacryma-Jobi*, les deux rameaux nés à l'aisselle de la piléole, comme il sera dit plus loin, et ceux-là seulement, ont leurs feuilles disposées en avant et en arrière; le distique y est longitudinal.

Quelle est la nature morphologique de la lame bicarénée et bifide, de la préfeuille?

Depuis Bravais, presque tous les auteurs s'accordent à la considérer comme une feuille unique, première feuille du rameau, située à 180 degrés de la feuille mère, et à expliquer sa conformation bicarénée et bifide par la pression exercée sur elle par la tige, qui aurait empêché le développement de sa partie médiane. Dans cette manière de voir, le distique du rameau commencerait donc par être longitudinal, puis deviendrait brusquement transversal à partir de la seconde feuille.

Dans mon premier travail (1), j'ai montré que la préfeuille, toutes les fois qu'elle est fertile, comme dans le *Coix Lacryma-Jobi*, par exemple, possède, non pas un seul bourgeon situé sur la ligne médiane du côté de l'axe, comme il

(1) *Loc. cit.*, p. 254, en note, 1872.

convient à une feuille unique, mais bien deux bourgeons, situés l'un à droite, l'autre à gauche, et diamétralement opposés. J'en ai conclu qu'elle est composée de deux feuilles, insérées latéralement en face l'une de l'autre, mais concrescentes par leur bord interne dans leur région inférieure, et que c'est cette origine double qui explique à la fois la forme bicarénée et bifide de la lame totale. Avec elles commence le distique du rameau, qui est donc tout entier transversal.

Plus tard, M. Dutailly a confirmé cette manière de voir en montrant que la préfeuille apparaît tout d'abord sous forme de deux bourrelets distincts, latéraux, opposés et successifs; c'est ensuite seulement que les bourrelets confluent en arrière et deviennent l'objet d'une croissance basilaire commune (1).

2. *Rameaux d'inflorescence, formant les épillets.* — Sous les rameaux de l'inflorescence, qui constituent les épillets, la feuille mère avorte, comme on sait, presque toujours. On ne cite comme exception que l'*Anomochloa marantoidea*, où elle prend, au contraire, un grand développement. Il faut remarquer, toutefois, que, dans l'épillet terminal, les deux bractées inférieures, qui forment les glumes de cet épillet, ne sont pas autre chose que deux bractées portées par l'axe général d'inflorescence, sœurs par conséquent de celles qui avortent plus bas. Si elles se développent bien, on pourrait croire que c'est parce qu'elles sont stériles. Mais les suivantes, qui sont les glumelles inférieures de l'épillet terminal, se développent bien aussi et pourtant sont fertiles. D'autre part, dans certains genres, notamment dans les *Brachypodium*, la bractée mère du dernier épillet latéral se développe constamment et ne le cède même pas beaucoup en dimension aux deux glumes de l'épillet terminal. Tout ce qu'on peut dire, c'est donc que, le long de l'axe général d'inflorescence, les bractées, qu'elles soient fertiles ou stériles,

(1) Dutailly, *Sur la préfeuillè des Graminées* (Bull. de la Soc. Linn. de Paris, p. 213, 1879).

avortent dans la région inférieure et se développent dans la région supérieure.

Le rameau axillaire de la bractée mère avortée, c'est-à-dire l'axe de l'épillet latéral, n'offre jamais à sa base de lame adossée, bicarénée et bifide, en un mot de préfeuille. Il produit d'abord deux bractées indépendantes et diamétralement opposées, qui sont stériles et qui sont les glumes de cet épillet latéral. Presque toujours elles sont insérées latéralement, et presque toujours aussi elles sont suivies par les deux rangées également latérales des bractées mères des fleurs; en un mot, le distique y est et y demeure presque toujours transversal, comme dans les rameaux feuillés. Deux genres seuls font exception : les *Lolium*, où les deux premières bractées se posent la première en arrière (elle avorte ordinairement), la seconde en avant, et où le distique se poursuit ensuite longitudinal; et les *Hordeum*, où les deux premières bractées sont latérales, tandis que les bractées mères des fleurs sont situées en avant et en arrière, et où le distique, d'abord transversal, devient brusquement longitudinal à partir de la troisième bractée.

Dans les rameaux de l'inflorescence, la préfeuille des rameaux végétatifs est donc représentée par une paire de feuilles distinctes et diamétralement opposées, ce qui vient confirmer encore la nature double de cette préfeuille.

3. *Rameaux floraux.* — Le rameau floral, au contraire, se comporte comme le rameau végétatif. Il produit d'abord une lame adossée, bicarénée et bifide, conformée comme la préfeuille du rameau feuillé. Cette lame est considérée aussi par la plupart des auteurs comme une feuille simple située à 180 degrés de la bractée mère, devant sa conformation spéciale à la pression exercée sur elle par l'axe de l'épillet. Pourtant, Payer a montré, dès 1858, qu'elle apparaît sous forme de deux mamelons distincts, latéraux et opposés, qui ne se réunissent que plus tard du côté postérieur pour former une pièce unique douée d'une croissance basilaire

commune. Tout aussi bien que dans le rameau végétatif et pour les mêmes raisons, elle doit donc être regardée comme composée de deux bractées distinctes, latérales, concrescentes par leur bord postérieur dans leur région inférieure, libres seulement à leur extrémité. Dans quelques genres, comme les *Diachyrium* et *Triachyrium*, ces deux bractées latérales sont d'ailleurs, comme on sait, et demeurent entièrement libres dans toute leur longueur.

Au-dessus de ces deux bractées latérales, ordinairement concrescentes en arrière, commence la fleur proprement dite, dont nous n'avons pas à nous occuper ici.

## II

### MORPHOLOGIE DE L'EMBRYON ET DE LA PLANTULE CHEZ LES CYPÉRACÉES.

Le fruit des Cypéracées est, comme on sait, un achaine, c'est-à-dire un fruit sec indéhiscent, contenant une graine indépendante du péricarpe, un fruit séminé. La graine se compose d'un mince tégument, d'un albumen amylicé et d'un embryon dépourvu d'amidon.

L'embryon est situé dans l'axe de la graine triangulaire, à sa partie inférieure, enveloppé de tout côté, semble-t-il, par l'albumen. Il y a toutefois, à cet égard, une remarque intéressante à faire. L'assise périphérique de l'albumen est, ici comme chez les Graminées, fortement différenciée dans la forme, la dimension et le contenu de ses cellules, qui sont notamment dépourvues d'amidon et riches en huile. Dans la région supérieure de la graine, cette assise est simple, comme elle l'est tout autour chez les Graminées; mais dans la région inférieure, à mesure qu'elle se rapproche de l'embryon, elle allonge ses cellules perpendiculairement à la surface et les partage par des cloisons tangentielles, de manière à former une couche de plus en plus épaisse, pouvant compter, sur les

flancs de l'embryon, cinq à sept assises vis-à-vis des côtés et jusqu'à quinze assises vis-à-vis des arêtes de la graine; à l'extrémité même, elle se réduit de nouveau à une seule assise. C'est cette couche non amylacée, et elle seule, qui entoure l'embryon latéralement et à son extrémité inférieure; les grandes cellules amylacées viennent au contact de son extrémité supérieure, mais ne se prolongent pas autour de lui. Cette remarque a déjà été faite par M. E. Wilczek (1).

Contrairement à l'opinion admise, d'après laquelle il serait extérieur à l'albumen, *extraire*, comme on dit, chez les Graminées, intérieur à l'albumen, *intraire*, chez les Cypéracées, l'embryon est donc, en réalité, disposé par rapport à l'albumen de la même manière dans ces deux familles. Chez l'une et chez l'autre, il est extérieur à sa région centrale amylacée et digestible, intérieur à sa région périphérique non amylacée et indigestible. La seule différence est que, chez les Graminées, la région périphérique, là où elle enveloppe l'embryon, n'a, comme partout ailleurs, qu'une seule assise, tandis que, chez les Cypéracées, elle forme une couche plus ou moins épaisse. Les Cypéracées offrent donc, sous ce rapport, une disposition exactement inverse de celle que l'on rencontre exceptionnellement chez les Graminées dans l'*Hordeum vulgare* et les formes cultivées voisines (voir plus haut, p. 261), où la zone périphérique non amylacée de l'albumen forme une seule assise en dehors de l'embryon, une couche épaisse de trois ou quatre assises sur tout le reste du pourtour.

Ainsi disposé dans l'albumen, l'embryon a ordinairement la forme d'une toupie, tournant en bas sa partie pointue, en haut sa partie renflée limitée par une surface conique surbaissée en forme de chapeau, en contact avec les grandes cellules amylacées de l'albumen. Mais il offre, suivant les genres, deux conformations bien différentes, qui ont été

(1) E. Wilczek, *Beiträge zur Kenntniss des Baues von Frucht und Samen der Cyperaceen*, Inaugural Dissertation, Zurich, 1892, p. 20.

récemment étudiées et distinguées par M. A. Didrichsen (1).

Dans les *Carex*, *Rhynchospora*, etc., il est droit et sa tigelle, dirigée suivant l'axe de la graine, porte à son sommet inférieur la radicule, qui est exogène; vers son extrémité supérieure, elle est surmontée d'une pièce épaisse et large, terminée en forme de chapeau contre les cellules amyliacées de l'albumen, insérée sur tout son pourtour et enveloppant la gemmule d'une gaine close, pourvue seulement d'une petite fente latérale. La gemmule ne possède qu'une seule feuille, insérée sur le mamelon terminal de la tigelle à l'opposite de la pièce en forme de chapeau, c'est-à-dire du côté de la petite fente de la gaine. Si la pièce en forme de chapeau correspond en quelque manière à l'écusson, il n'y a donc rien ici qui corresponde au lobule, à la piléole, ni au pédicule de l'embryon des Graminées. L'unique plan de symétrie de l'embryon ainsi conformé coïncide avec le plan médian de la fleur.

Dans la plupart des autres genres (*Cyperus*, *Scirpus*, *Eriophorum*, *Ecklonea*, *Isolepis*, *Eleocharis*, *Fimbristylis*, etc.), l'embryon subit, pendant sa formation, à la fois un déplacement et une courbure dans son plan de symétrie. Le déplacement tend à diriger l'axe de l'embryon transversalement par rapport à l'axe de la graine et amène la radicule, exogène aussi et très peu développée, à être latérale. La courbure, laissant à sa place, c'est-à-dire vers le haut, la pièce en forme de chapeau, tourne vers le bas la gemmule avec la gaine qui l'enveloppe et lui donne en définitive la position occupée par la radicule chez les *Carex*. Dans certains *Scirpus* et *Eleocharis*, la gaine qui entoure la gemmule, ainsi dirigée vers le bas, est surmontée d'un limbe conique; vu sa forme et sa position, ce limbe a été pris, dans le *Scirpus lacustris*, pour la radicule elle-même par M. Klebs, par M. Wilczek et encore tout récemment par M. Schlickum, erreur que M. Didrichsen a signalée et rectifiée dès 1894.

(1) A. Didrichsen, *Om Cyperaceernes Kim* (Botanisk Tidsskrift, XIX, 1 Hefte, 1894, et XXI, 1 Hefte, 1897).

A la germination, la gemmule se développe d'abord en s'échappant par la fente de la gaine qui l'entoure et en se dirigeant dans tous les cas vers le haut ; c'est plus tard seulement que la radicule s'allonge à son tour en se dirigeant dans tous les cas vers le bas. La pièce en forme de chapeau, appliquée vers le haut contre l'albumen et dont l'épiderme n'est point palissadique, comme chez les Graminées, reste dans la graine ; mais elle se développe dans l'albumen en forme de massue, au fur et à mesure qu'elle en digère les grandes cellules amylacées et finit par en occuper toute la place, ne laissant en dehors d'elle que l'assise périphérique, qui n'est pas digestible, et le tégument de la graine (1). Ici, comme chez les Graminées, l'assise périphérique de l'albumen, bien que devenue une couche autour des flancs et de l'extrémité inférieure de l'embryon, persiste donc tout entière ; elle est, dans toute son étendue, digestive, mais indigestible.

D'abord fermée et tubuleuse, la gaine s'allonge aussi et s'ouvre largement au sommet du côté opposé à la massue intraséminale pour laisser passer la première feuille verte et les suivantes, qui se sont formées au-dessus d'elle sur l'extrémité de la tigelle et qui ont, comme elle, leur gaine fermée et surmontée d'un limbe. La première feuille verte est située, comme il a été dit, en face de la gaine ; la seconde feuille verte est placée à un tiers de la première et les autres suivent avec cette même divergence un tiers, qui se continue ensuite indéfiniment, comme on sait, tout le long de la tige.

Pendant la germination, la pièce qui s'allonge en forme de massue à l'intérieur de la graine et la gaine qui s'allonge au dehors en superposition avec elle ne demeurent pas en continuité l'une avec l'autre, comme elles le sont dans l'embryon. Elles vont s'écartant de plus en plus l'une de l'autre,

(1) C'est donc bien à tort que M. Pax affirme que, chez les Cypéracées, le cotylédon ne reste pas, comme chez les Graminées, inclus dans la graine (*Natürl. Pflanzenfam.*, von Engler, II, 2, p. 103, 1887).

par suite d'une croissance intercalaire de la tigelle, et finalement se trouvent séparées par un tronçon grêle qui peut atteindre 6 à 10 millimètres de long, tout pareil, semble-t-il, à celui qui résulte de l'allongement du pédicule de l'embryon chez la très grande majorité des Graminées.

Quelle est maintenant la valeur morphologique à attribuer à la pièce en forme de massue, à la gaine superposée et au tronçon de tige qui les sépare, c'est-à-dire aux diverses parties de la plantule situées entre la base de la racine terminale et l'insertion de la première feuille verte? C'est la question qu'il s'agit de résoudre.

Dans mes recherches antérieures, j'ai d'abord rappelé les deux opinions émises à ce sujet par les auteurs précédents : celle de Mirbel, qui tenait la massue pour le cotylédon tout entier et la gaine pour la seconde feuille de la plante, et celle de Ad. Jussieu, pour qui la massue n'étant, comme l'écusson des Graminées, qu'une expansion latérale de la tigelle, la gaine devenait le cotylédon tout entier. Puis, faisant intervenir, pour la première fois, dans l'étude de la question la structure des parties, j'ai conclu de cet examen qu'ici, comme je l'admettais alors chez les Graminées, la massue et la gaine superposée sont les deux parties d'une seule et même feuille, qui est le cotylédon de la plante, le tronçon de tige plus ou moins long qui les sépare résultant, ici aussi, d'une simple élongation du nœud (1).

Depuis lors, cette manière de voir a été adoptée par tous les auteurs qui ont étudié la question, notamment par M. Klebs en 1885 (2), par M. Tschirch en 1891 (3), par M. Wilczek en 1892 (4), par M. Didrichsen en 1894 (5) et par M. Schlickum en 1896 (6).

(1) *Loc. cit.*, p. 268, 1872.

(2) *Loc. cit.*, p. 571, 1885.

(3) Tschirch, *Physiolog. Studien über die Samen* (Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg, IX, p. 151, 1891).

(4) *Loc. cit.*, p. 25, 1892.

(5) *Loc. cit.*, 1894 et 1897.

(6) *Loc. cit.*, p. 50 et suiv., 1896.

Le travail actuel m'ayant conduit, comme on vient de le voir, à une tout autre interprétation des faits en ce qui concerne les Graminées, j'ai dû, malgré cet unanime assentiment, reprendre aussi l'étude de la question pour les Cypéracées.

Toutes les plantes de cette famille que j'ai pu étudier sous ce rapport, qu'il s'agisse de la tribu des Caricées (*Carex*, etc.), ou de celle des Scirpées (*Scirpus*, *Eleocharis*, *Cyperus*, *Fimbristylis*, etc.), se comportent de la même manière au point de vue de la structure de la région inférieure de la plantule. Il suffira donc de suivre dans un seul type, dans une Laiche (*Carex*) quelconque, par exemple, la marche des choses sur une série de coupes transversales pratiquées depuis un niveau inférieur à l'insertion de la massue intraséminale, jusqu'à un niveau supérieur à l'insertion de la gaine superposée, et aussi sur les coupes longitudinales axiles passant par le plan médian commun de la massue et de la gaine.

Au niveau d'insertion de la massue, l'étroite stèle de la tige reste fermée; la massue ne reçoit donc rien de la stèle à ce niveau. Dans toute la longueur du tronçon de tige interposé, la stèle demeure aussi fermée, mais l'écorce qui l'entoure contient, vers le milieu de son épaisseur, une méristèle à faisceau libéroligneux inverse, c'est-à-dire tournant son liber en dedans, son bois en dehors. En bas, cette méristèle entre dans la massue, qu'elle parcourt ensuite sans se diviser dans toute sa longueur, pour se terminer sous l'épiderme à son sommet. En haut, d'où tire-t-elle son origine? C'est le point important à décider.

Au niveau d'insertion de la gaine, la stèle élargie s'ouvre et émet une méristèle, qui traverse horizontalement l'écorce et entre aussitôt dans la gaine, où elle s'élève suivant la ligne médiane, normalement orientée, c'est-à-dire tournant en dehors le liber, en dedans le bois de son faisceau libéroligneux. Parvenue au sommet de la gaine, la méristèle ne se termine pas; son faisceau libéroligneux se reploie en dehors

et vers le bas, en tournant son liber en dedans, son bois en dehors, et descend ainsi tout le long du faisceau ascendant en s'y accolant presque, de manière que les deux libers se trouvent presque en contact. Dans toute la longueur de la gaine, la méristèle, en apparence simple, est donc en réalité double; elle renferme dos à dos deux faisceaux, qui ne sont que les deux parties d'un seul et même faisceau replié sur lui-même, et c'est pourquoi elle possède deux libers distincts presque en contact et deux bois distincts diamétralement opposés. C'est seulement dans le bas, mais encore à l'intérieur de la gaine, c'est-à-dire au-dessus de sa séparation d'avec la tige, que les deux faisceaux inverses ainsi adossés se séparent complètement, s'entourent chacun d'un péri-desme propre et d'un endoderme particulier, et forment enfin deux méristèles distinctes; l'interne, qui est le tronc primitif, se dirige en dedans et entre un peu plus bas dans la stèle de la tige, comme il a été dit; l'externe, qui en est la portion réfléchie, continue à descendre dans l'épaisseur de l'écorce de la tigelle, où elle forme la méristèle corticale inverse signalée plus haut, et se rend en définitive dans la massue intraséminale, où elle se termine, comme il a été dit.

On voit par là que, bien que séparées par une élongation de la tige, la massue intraséminale et la gaine superposée ne sont que les deux portions d'une seule et même feuille, qui ne reçoit de la tige qu'une seule méristèle et dont l'insertion vraie est située au niveau même de la gaine. Cette feuille est le cotylédon de la plante. En d'autres termes, il y a ici croissance intercalaire de la tige à la germination et cette croissance s'opère entre l'insertion vraie, méristélique et supérieure du cotylédon et son insertion apparente, corticale et inférieure, de sorte que le tronçon de tige qu'elle forme est à proprement parler un nœud, non un entre-nœud.

Immédiatement au-dessus de la gaine, la stèle élargie de la tige émet trois méristèles, dont une médiane, diamétralement opposée à la méristèle cotylédonaire, qui passent tout

entières dans la première feuille verte, opposée à la gaine; cette première feuille verte est donc ici la seconde feuille de la plante. Puis, elle forme de nouveau trois méristèles, dont la médiane à  $120^\circ$  de la précédente, pour chacune des feuilles vertes suivantes, et ainsi de suite.

Déjà aperçue par moi dans mon premier travail, la marche singulière de la méristèle cotylédonaire à la base de la tige des Cypéracées, qui y relie en une seule et même feuille la massue intraséminale et la gaine superposée, avait été décrite, notamment dans le *Cyperus reflexus*, comme ayant son point de départ dans la stèle au niveau de la massue intraséminale et non pas, comme il a été dit plus haut, au niveau de la gaine superposée (1). Les choses ont été, sous ce rapport, observées plus exactement par M. Schlickum, en 1896, dans le *Carex folliculata* et le *C. Pseudo-cyperus* (2). Toutefois, ce botaniste admet que la méristèle, échappée de la stèle au niveau de la gaine, se bifurque aussitôt, à l'insertion même, pour envoyer la branche interne ascendante à la gaine, la branche externe descendante à travers l'écorce du tronçon de tige inférieur à la massue. En réalité, comme on l'a vu, la méristèle ne se bifurque pas; elle se réfléchit seulement sur elle-même au sommet de la gaine et c'est le point, voisin de la base, où les deux moitiés, accolées jusque-là, se séparent, qui fait l'effet d'une bifurcation. C'est ce qui donne à la méristèle, en apparence simple, de la gaine cette constitution double, avec deux libers presque accolés et deux bois opposés, qui n'a pourtant pas échappé à M. Schlickum (3).

Les choses se passent ici, sous ce rapport, exactement comme dans certaines Iridacées, notamment dans le *Tigridia Pavonia*, où M. Schlickum les a décrites et figurées plus exactement (4). Toutefois, ce botaniste admet que, dans cette plante, la méristèle cotylédonaire se divise radialement vers

(1) *Loc. cit.*, p. 269, 1872.

(2) *Loc. cit.*, p. 50 et suiv., fig. 133, 1896.

(3) *Loc. cit.*, p. 51, fig. 136 et 137, 1896.

(4) *Loc. cit.*, p. 47, fig. 119, 120 et 124, 1896.

le milieu de la longueur de la gaine en deux branches, dont l'interne monte jusqu'au sommet de la gaine et s'y termine, tandis que l'externe descend d'abord dans la gaine, puis tout le long de l'écorce du tronçon de tige interposé, pour se terminer enfin dans la massue intraséminale. En réalité, ici comme chez les Cypéracées, la méristèle cotylédonaire ne se bifurque pas. Elle monte tout entière jusqu'au sommet de la gaine, et là, au lieu de se terminer, son faisceau se reploie sur lui-même en dehors et redescend le long du faisceau ascendant en accolant presque son liber contre le sien, jusque vers le milieu de la longueur de la gaine. Puis, il s'en écarte, s'entoure d'un périderme propre et d'un endoderme particulier, de façon que la portion descendante de la méristèle réfléchie se trouve désormais distincte de sa portion ascendante; ce qui simule une bifurcation. C'est donc par les *Tigridia*, et par les genres encore peu connus qui offrent le même caractère, que les Cypéracées se rattachent, à ce point de vue, le plus directement à l'ensemble des autres Monocotylédones.

En somme, contrairement à ce qui est arrivé plus haut pour les Graminées, l'opinion à laquelle mes premières recherches de 1872 m'avaient amené au sujet de la constitution de l'embryon et de la plantule des Cypéracées est encore celle que mes nouvelles observations, étendues à un beaucoup plus grand nombre de genres et d'espèces, me conduisent à adopter aujourd'hui. Il en résulte, non plus comme autrefois, une grande ressemblance, mais au contraire toute une série de profondes différences entre ces deux familles.

## III

## CONCLUSIONS.

SÉPARATION DES GRAMINÉES D'AVEC LES CYPÉRACÉES  
ET LES AUTRES MONOCOTYLÉDONES.

Ce sont ces différences qu'il s'agit maintenant de préciser.

Laissant de côté toutes celles, bien connues, que présente l'organisation florale, notamment la structure si différente du pistil, formé d'un seul carpelle fermé à placentation axile chez les Graminées, ce qui rend la fleur zygomorphe, de plusieurs carpelles ouverts à placentation pariétale basilaire, chez les Cypéracées, ce qui laisse la fleur actinomorphe, rappelons seulement celles que nous a révélées la morphologie du fruit, de l'embryon et de la plantule.

Chez les Graminées, le fruit est inséminé. L'albumen ne forme autour de l'embryon qu'une simple assise non amyliacée. L'embryon a sa radicule endogène.

Sa tigelle produit d'un côté une première feuille, uninnervée, non engainante, dont la partie inférieure descend le long de la tigelle. Cette feuille demeure à la germination incluse dans la graine; mais elle ne s'accroît pas dans l'albumen, dont elle digère à distance toutes les grandes cellules amyliacées pour en absorber, également à distance, le produit soluble. En un mot, c'est un cotylédon hypogé et non accrescent.

En face et au même niveau, la tigelle forme une seconde feuille, toujours rudimentaire, innervée et sans accroissement à la germination, parfois totalement avortée, qui est un second cotylédon.

En superposition exacte avec le premier cotylédon, elle porte une troisième feuille, binervée, première feuille de la gemmule, qui s'accroît à la germination, toujours engainante, à gaine fermée, réduite à sa gaine, et privée de chlorophylle.

Après quoi seulement, elle produit la première feuille verte, formée d'une gaine ouverte et d'un limbe, plurinerviée avec nervure médiane, bientôt suivie des autres feuilles vertes conformées de la même manière et disposées suivant l'ordre distique.

Entre l'insertion apparente des deux premières feuilles et celle de la troisième, la tige s'accroît d'ordinaire en un tronçon plus ou moins long dont la nature morphologique et la structure ne demeurent pas les mêmes dans toute la famille, mais y subissent deux modifications bien distinctes. Tantôt le tronçon se forme au-dessus des deux cotylédons et il sépare leurs insertions vraies, méristéliques, de celle de la troisième feuille; c'est alors un véritable entre-nœud, un épicotyle, dont la structure est normale: il en est ainsi dans les *Panicoïdées*. Tantôt il se forme au niveau même des deux cotylédons, ce qui entraîne un double phénomène: en haut, il sépare leurs insertions vraies, méristéliques, reportées vers le haut, de leurs insertions apparentes, corticales, rejetées vers le bas; en bas, il rend concrescente à la tige la portion descendante du grand cotylédon; le tronçon est alors simplement un nœud, le nœud cotylédonaire, allongé aussi bien au-dessus qu'au-dessous de l'insertion apparente des cotylédons, et son écorce renferme en conséquence dans sa région supérieure une méristèle inverse: il en est ainsi dans les *Avénoïdées*. De là, une subdivision des *Graminées* en deux sous-familles.

Chez les *Cypéracées*, le fruit est séminé. L'albumen forme autour de l'embryon une couche non amylacée plus ou moins épaisse. L'embryon a sa radicule exogène.

Sa tigelle produit d'un côté une première feuille, uninerviée aussi, mais complètement engainante, à gaine fermée, et n'en ayant, par conséquent, pas d'autre en face d'elle, en un mot, un unique cotylédon. Plus haut, elle forme, à l'opposite de la première, une seconde feuille, plurinerviée à nervure médiane, également engainante à gaine fermée, mais surmontée d'un limbe: c'est la seule feuille de la gemmule.

A la germination, le cotylédon se sépare en deux parties distinctes et superposées, qui s'éloignent de plus en plus l'une de l'autre par la formation d'un tronçon de tige qui est ici, comme chez les Graminées du groupe des Avénoïdées, le nœud cotylédonnaire allongé vers le bas, et qui est pourvu aussi, par conséquent, d'une méristèle corticale inverse. La partie inférieure demeure dans la graine et s'y développe en forme de massue dans l'albumen, dont elle digère au contact les grandes cellules amylacées, pour en absorber aussi au contact le produit soluble. La partie supérieure s'allonge au dehors en forme de gaine entourant la gemmule, et se fend au sommet pour laisser passer la première feuille verte, opposée au cotylédon, qui est la seconde feuille de la plante, puis les feuilles vertes suivantes qui ont aussi la gaine fermée et qui sont disposées suivant l'ordre tristique.

Par cet ensemble de caractères différentiels, tandis que les Cypéracées se rattachent intimement aux autres Monocotylédones, dont elles sont inséparables, les Graminées s'éloignent, au contraire, beaucoup de cette classe, dans laquelle on les a toujours rangées jusqu'à présent. Toutes ensemble elles forment un groupe de plantes différant à la fois des Dicotylédones par l'existence d'un seul cotylédon bien développé, pourvu de méristèle, et des Monocotylédones vraies par l'existence, réelle ou virtuelle, d'un second cotylédon rudimentaire en face du premier. Intermédiaire, en quelque sorte, entre ces deux classes, formé de plantes soit primitivement dicotylées, devenues monocotylées par avortement d'un des deux cotylédons, soit primitivement monocotylées devenues dicotylées par acquisition d'un second cotylédon demeuré rudimentaire, ce groupe peut être désigné sous le nom de *Anisocotylées* (1).

Dans mon premier travail, tout en essayant de rattacher le plus possible, au point de vue de la morphologie de l'em-

(1) De ἀνίσος, inégal, et κοτύλη, cotylédon.

bryon et de la plantule, les Graminées aux Cypéracées et par les Cypéracées aux autres Monocotylédones, j'avais pourtant insisté déjà sur la différence irréductible qui continuait à les séparer, différence qui consiste en ce que, chez ces plantes, l'écusson et la piléole ont toujours leurs méristèles propres, celles de la piléole ne faisant jamais retour à celles de l'écusson, tandis que chez les Cypéracées et chez toutes les autres Monocotylédones, la partie intraséminale du cotylédon et sa gaine supérieure libre superposée ont toujours des méristèles communes, qui font retour de la gaine supérieure à la partie inférieure superposée (*loc. cit.*, p. 273, 1872).

Comme celle de toutes les vraies Monocotylédones, la racine des Graminées a son épiderme totalement caduc dans la coiffe, et c'est l'exoderme dénudé qui prolonge ses cellules en poils et devient l'assise pilifère; en un mot, ce sont aussi des Liorhizes. Si donc l'on considère l'ensemble des Liorhizes, on voit maintenant qu'il y en a de trois sortes. Il y en a, comme les Nymphéacées, qui ont à l'embryon deux cotylédons également bien développés, qui sont dicotylées. Il y en a, comme les Graminées, qui ont deux cotylédons, dont un avorte plus ou moins complètement, qui sont anisocotylées. Il y en a, enfin, comme les Monocotylédones vraies, qui n'ont et ne peuvent avoir qu'un seul cotylédon, qui sont monocotylées. Les Climacorhizes aussi sont, comme on sait, un groupe hétérogène, qui renferme la plupart des Dicotylédones, toutes les Astigmatées et quelques Cryptogames vasculaires de la classe des Lycopodinées (*Isoetes*, *Lycopodium*, etc.).

Si l'on adopte la division primordiale des Phanérogames du sous-embanchement des Stigmatées en deux groupes primaires, d'après la nature du fruit, en distinguant les Séminées et les Inséminées, comme je l'ai proposé dans un travail récent (1), on voit que les Graminées

(1) Ph. van Tieghem, *Sur les Phanérogames sans graines, formant la division des Inséminées* (Comptes rendus, CXXIV, 1897).

se rangent dans le second de ces groupes, où elles font partie de la subdivision des Biategminées, tandis que les Cypéracées sont comprises, avec toutes les autres Monocotylédones vraies, dans les Séminées de la subdivision des Biategminées. La conformation du fruit vient donc ajouter une nouvelle différence à celles que fournit la morphologie de l'embryon et de la plantule pour éloigner encore davantage les Graminées de la classe des Monocotylées et pour caractériser plus nettement la classe nouvelle des Anisocotylées.

Les Graminées composent-elles seules cette classe des Anisocotylées, ainsi définie, ou faut-il leur adjoindre dans ce groupe quelques autres familles, parmi celles que l'on range jusqu'ici à côté d'elles dans la classe des Monocotylédones? C'est une question que les recherches à venir pourront seules décider.



SUR LE DÉVELOPPEMENT  
DES  
**POINTS VÉGÉTATIFS DES TIGES**  
CHEZ LES MONOCOTYLÉDONES

**Par M. J. BARANETZKY**

---

I

Plusieurs anatomistes se sont déjà occupés du mode de formation des tissus durables dans les points végétatifs des Monocotylédones.

Les premiers renseignements détaillés sur ce sujet appartiennent à Karsten (1), dont les recherches se rapportent en premier lieu au développement des points végétatifs de tiges chez les Palmiers. Son mémoire étant, du reste, principalement consacré à l'anatomie des organes adultes, les observations sur le mode de formation des tissus sont exposées en termes assez vagues, et, faute de figures, ne suffisent pas pour donner au lecteur une idée nette des phénomènes observés par l'auteur. D'après les notions données par Karsten, on peut se former l'idée suivante sur le mode de développement des points végétatifs chez les Monocotylédones. Le méristème primitif (cambium de l'auteur), tout homogène encore dans le sommet du point végétatif,

(1) N. Karsten, *Die Vegetationsorgane des Palmen*, Berlin, 1847.

revêt un peu plus tard dans ses parties centrale et périphérique l'aspect d'un parenchyme durable, en même temps que son assise intermédiaire reste en état cambial et que ses cellules continuent encore longtemps à se diviser énergiquement. Au moyen de ces divisions, la zone cambiale produit sur son côté interne le nouveau méristème et au milieu de ce dernier les faisceaux procambiaux, dont l'apparition s'achève donc dans la direction centrifuge. L'assise du tissu restée en dehors de la zone cambiale représente la future écorce, qui peut s'épaissir encore grâce à la même zone cambiale, produisant du nouveau méristème aussi sur son côté extérieur (*l. c.*, p. 13-15). Karsten semble attribuer un pareil mode de développement à toutes les Monocotylédones. Chez celles d'entre elles qui possèdent une gaine sclérenchymateuse séparant l'écorce du corps central, cette gaine représente le reste de l'assise cambiale (*l. c.*, p. 96-99).

Dans les ouvrages généraux de botanique, Schacht (1) professe, sur la marche des phénomènes qui nous occupent, des idées semblables à celles de Karsten, tandis que Schleiden (2) n'a trouvé dans le cône végétatif des Palmiers aucune zone formatrice spéciale. D'après Schleiden, les faisceaux procambiaux surgissent immédiatement dans le méristème primitif homogène et leur apparition a lieu presque simultanément dans tous les points de la section transversale.

A propos de ses recherches sur la course des faisceaux fibreux dans les tiges, Nägeli arrive à son tour à parler du mode de formation de ces faisceaux dans les points végétatifs (3). Mais ce savant nie définitivement l'existence dans le cône végétatif des Palmiers d'une zone productrice; il trouve plutôt, comme Schleiden, que les faisceaux se forment dans le méristème primitif homogène, mais il

(1) M. Schacht, *Lehrbuch d. Anatomie u. Physiol. der Gewächse*, 1859, t. II, p. 41.

(2) M. Schleiden, *Grundzüge d. Wiss. Botanik.*, 4<sup>e</sup> Aufl., p. 368.

(3) C. Nägeli, *Beiträge z. Wiss. Botanik*, I, p. 19 et 21.

diffère de Schleiden en ce que, d'après lui, l'ordre de l'apparition des faisceaux est en tout centrifuge.

Sanio est le premier qui ait exécuté des recherches histologiques précises sur la formation des tissus durables dans les points végétatifs des tiges. Pourtant ces recherches, qui avaient principalement pour objet les plantes Dicotylédones, ne s'étendaient que sur un nombre très restreint de Monocotylédones. De cette classe, Sanio n'a étudié que les *Ruscus racemosus* et *R. Hypoglossum*, pour étendre plus tard ses résultats au *Polygonatum latifolium* (1). Les premiers faisceaux procambiaux du *Ruscus* apparaissent dans la partie centrale de la tige et dès ce moment le méristème primitif situé entre ces faisceaux, ainsi que celui qui les recouvre immédiatement en dehors, commence à se cloisonner énergiquement en formant une zone circulaire très active, qui est, d'après Sanio, analogue à l'anneau formatif (*Verdickungsring*) des Dicotylédones. Cette zone, en produisant sur son côté intérieur de nouveaux faisceaux procambiaux avec le parenchyme interfasculaire, se renouvelle en même temps sur son côté extérieur par l'activité continuelle de ses cellules. De cette manière, la formation des faisceaux s'achève dans l'ordre centrifuge et, après avoir produit tous les faisceaux appartenant à une section transversale de la tige, la zone formatrice se transforme en anneau sclérenchymateux. L'assise périphérique du méristème primitif ne prend aucune part à la formation de la zone productrice pour donner plus tard de l'écorce. Cette dernière représente donc chez les Monocotylédones, aussi bien que chez les Dicotylédones, une couche autonome, issue directement du méristème primitif.

M. Millardet, à l'occasion de ses recherches sur le mode d'épaississement secondaire dans les troncs des *Dracæna* et des *Yucca*, a observé aussi des points végétatifs de *Dracæna*. Ces observations ont suggéré à l'auteur la conviction que,

(1) *Botan. Zeitung*, 1863, p. 383 et 409.

chez cette plante, l'ordre d'apparition des faisceaux est aussi centrifuge, mais il ne donne aucun détail sur le mode de leur formation (1).

Le développement des points végétatifs dans les bulbes d'*Allium Cepa*, dans les tiges de *Cordyline vivipara* et de *Tradescantia argentea* a été étudié par M. Falkenberg à propos de ses recherches sur la structure et la course des faisceaux fibreux dans les tiges des Monocotylédones (2). Dans toutes les plantes ci-dessus nommées, M. Falkenberg a trouvé le même mode de développement que celui indiqué par Sanio pour le *Ruscus* et le *Polygonatum*. L'assise sous-épidermique du méristème primitif est réservée aussi pour former plus tard de l'écorce, tandis que dans une zone plus profonde commencent les divisions énergiques, chez l'*Allium* presque exclusivement tangentiellles, qui produisent sur le côté intérieur des faisceaux procambiaux, entremêlés au parenchyme fondamental.

Un peu plus tard, M. Guillaud a étudié à son tour la structure et le développement des tiges de Monocotylédones, mais les résultats auxquels cet auteur est arrivé sur le mode de développement diffèrent beaucoup de ceux de la plus grande partie de ses prédécesseurs (3). Les recherches de M. Guillaud, il est vrai, se rapportent presque exclusivement aux tiges souterraines d'un assez grand nombre de plantes et, si l'on pouvait admettre qu'entre les tiges aériennes et les tiges souterraines il y a quelque différence essentielle dans le mode de leur développement, c'est par là qu'on pourrait expliquer le désaccord dans les résultats de cet auteur. Ainsi, M. Guillaud, conformément avec Nägeli, trouve que tous les faisceaux foliaires se forment directement dans le méristème primitif, en partant du centre de l'axe vers sa périphérie, et dans la même direction se diffé-

(1) *Mém. de la Société des Sc. Natur. de Cherbourg*, t. XI, 1865.

(2) P. Falkenberg, *Vergl. Untersuch. über d. Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen*, 1876, p. 49-50 et 144-145.

(3) *Annales des Sciences Natur.*, 6<sup>m</sup>e sér. t. V, p. 5.

rencie aussi le parenchyme fondamental. Il en résulte qu'en même temps que dans la région centrale le méristème a déjà pris l'aspect de tissu stable, il en reste encore à la périphérie une couche en état méristématique. C'est, d'après M. Guillaud, cette dernière couche qu'avaient observée les auteurs précédents et à laquelle ils avaient attribué le rôle d'une zone formative. M. Guillaud a, du reste, observé lui-même dans les points végétatifs une zone annulaire de méristème très actif, mais il lui donne une tout autre signification. Cette zone, que notre auteur désigne par le nom de « périméristème », et qui n'apparaît qu'assez tard, est située entre l'écorce et le cylindre central, en dehors des faisceaux procambiaux les plus externes. En se cloisonnant énergiquement, le périméristème peut produire chez certaines plantes (*Acorus Calamus*, *Iris florentina*, etc.) de nouveaux faisceaux, mais les faisceaux de cette provenance sont déjà caulinaires. Plus tard, le périméristème forme la gaine autour du corps central, ou bien ses cellules prennent l'aspect de parenchyme cortical ordinaire (*l. c.*, p. 12-88 et 116-125). D'après cela, il ne reste presque pas de doute que le périméristème est identique avec l'anneau formatif des autres auteurs, mais que M. Guillaud n'a réussi à l'observer que dans des stades déjà avancés.

Le dernier travail sur notre sujet qui a paru, est celui de M. Petersen se rapportant à un assez grand nombre de diverses familles de Monocotylédones. Je regrette de ne pas pouvoir lire le texte détaillé, rédigé en danois (1), et d'être obligé de faire l'usage du succinct résumé français et des comptes rendus insérés dans le « *Botanisches Centralblatt* » (t. 57, p. 388) et dans le « *Botanischer Jahresbericht* » (pour 1894, I, p. 551). On voit, par ces extraits, que l'auteur a observé chez beaucoup de Monocotylédones (Scitaminées, Broméliacées, *Tradescantia*, *Allium*) l'existence dans leur cône végétatif d'une zone cambiale, située entre l'écorce

(1) *Botanisk Tidsskrift*, Bd. 18, 1893, p. 112.

et le cylindre central. Par le cloisonnement régulier de ses cellules dans le sens tangentiel, cette zone ressemble beaucoup au cambium permanent de certaines Liliacées, à l'exception de sa courte durée. La même chose a lieu chez les *Ruscus* (les espèces étudiées par Sanio), tandis que chez le *Polygonatum multiflorum* les cellules de la zone productrice sont arrangées irrégulièrement, par suite de leur cloisonnement dans toutes les directions. D'un autre côté, chez les Orchidacées (*Vanilla*, *Vanda*, *Epidendron*), chez les *Pandanus*, dans les rhizomes de *Typha*, l'auteur n'a trouvé aucune zone productrice individualisée. Les observations de M. Petersen le conduisent à la conclusion, qu'entre les Monocotylédones pourvues d'un épaississement secondaire des tiges, comme les *Dracæna*, *Yucca*, etc., et celles qui n'en possèdent pas, il y a des transitions graduelles par le moyen des plantes qui sont pourvues aussi d'un cambium, mais de durée restreinte. La question concernant l'origine et le mode de formation des divers tissus n'est point touchée par l'auteur, qui finit par accepter le point de vue suivant lequel l'écorce des Monocotylédones provient d'une assise autonome de méristème primitif.

Ce court aperçu des travaux sur le mode de formation des tissus dans les points végétatifs des Monocotylédones fait voir que nos connaissances actuelles sur ce sujet se laissent récapituler dans les thèses suivantes :

1° D'après la majorité des anatomistes, la plus grande partie du parenchyme fondamental ainsi que des faisceaux fibrovasculaires du corps central proviennent de la zone génératrice, qui se forme de bonne heure dans le point végétatif à quelque distance de sa périphérie, en séparant l'écorce primaire du cylindre central. Sanio et le plus grand nombre des autres observateurs semblent avoir attribué le même mode de développement à toutes les plantes monocotylédones. M. Petersen n'a pas trouvé de zone génératrice dans le point végétatif des Orchidées et de quelques autres plantes, sans en avoir pourtant suivi le développement.

2° Conformément au mode de développement signalé par les auteurs, l'ordre que suivent dans leur apparition les faisceaux fibrovasculaires est centrifuge.

3° L'écorce primaire des Monocotylédones, comme celle des Dicotylédones provient d'une assise séparée de méristème primitif.

## II

Les premières observations que j'ai faites sur les points végétatifs du *Ruscus aculeatus* m'ont montré dans le mode de leur développement une circonstance d'une grande valeur, mais qui a échappé aux observateurs précédents. On ne saurait en attribuer la cause qu'à ce que les anatomistes, qui se sont occupés du même sujet, n'avaient pas à leur disposition d'aussi bonnes coupes des parties les plus jeunes des points végétatifs. Une telle supposition est d'autant plus autorisée, qu'excepté M. Petersen, aucun des auteurs ne donne de figures, et quant à celles de M. Petersen, elles représentent certainement, au moins pour les plantes étudiées par moi-même, des stades déjà très avancés. En effet, il est presque impossible d'obtenir dans les parties très jeunes des points végétatifs des Monocotylédones des coupes non troublées par le contenu cellulaire, sans leur avoir fait subir de traitement par certains réactifs.

A l'occasion de ses recherches sur les points végétatifs des Dicotylédones, Sanio recommande de dessécher préalablement les objets au point de leur faire prendre une consistance cornée, qui permet d'obtenir dans les tissus les plus délicats des tranches d'une grande finesse. De telles tranches Sanio éloignait le contenu cellulaire en les tapant dans une goutte d'eau avec un pinceau. Pourtant une telle manipulation, si extrêmement minutieuse qu'elle soit, la plupart du temps n'atteint son but que très incomplètement. Pour que les préparations puissent être par cette voie délivrées du contenu cellulaire, il est naturellement nécessaire

que l'épaisseur des tranches ne dépasse pas le diamètre des cellules méristématiques, ce qui est difficile à réaliser pour toute une rangée de tranches successives. Mais il est facile d'éloigner le protoplasme cellulaire par voie chimique et d'obtenir ainsi des préparations parfaitement précises, sans qu'elles aient même besoin d'être très fines.

Je procédais de la manière suivante : Les coupes étaient obtenues dans des points végétatifs de pousses, coupées à l'époque de leur croissance la plus énergique et puis séchées conformément à l'instruction donnée par Sanio, qui s'est justifiée parfaitement. Si le tissu est devenu trop raide et cassant, il suffit de placer l'objet pendant quelques minutes dans un espace saturé de vapeurs d'eau, pour que le tissu reprenne la souplesse nécessaire. Il faut seulement remarquer qu'après être restés très longtemps à l'état desséché, les points végétatifs deviennent souvent tout à fait impropres à la préparation, puisque leur protoplasme ne se gonfle même plus dans les réactifs, qui le dissolvent facilement dans un état plus frais. Des tranches convenables placées dans l'eau pure se redressent instantanément, après quoi je les ai mises pour quelques minutes dans l'eau de Javel. Devenues tout à fait transparentes et puis lavées dans l'eau, les tranches étaient transportées enfin dans une faible solution d'hématoxyline pour teindre les parois celluloses. Le protoplasme étant dissous par l'eau de Javel, les tranches colorées deviennent extrêmement précises et les cloisons les plus fines se font voir très nettement. La tinction d'hématoxyline est très durable et les préparations conservées dans la glycérine ne subissent presque aucun changement.

#### RUSCUS.

De toutes les plantes monocotylédones ce sont les espèces du genre *Ruscus*, dont le développement a été déjà étudié avec le plus de détails par Sanio et les autres observateurs. C'est pourquoi je commence mon exposition par ces mêmes

plantes, et cela d'autant plus que le genre *Ruscus* peut servir de représentant de l'un des nombreux types, qui se laissent discerner par rapport au mode de développement des points végétatifs chez les Monocotylédones.

J'ai étudié les *Ruscus aculeatus*, *R. racemosus* et *R. androgynus*; toutes ces espèces ne montrent aucunes différences essentielles dans le mode de développement.

Les coupes de la partie la plus jeune du point végétatif ont été obtenues pour le *R. racemosus* (Pl. XIV, fig. 1). La tige porte ici un appendice massif, qui présente le futur état ne contenant encore point de faisceaux procambiaux. Au centre de la tige même se trouvent déjà deux faisceaux procambiaux, qui se sont différenciés immédiatement dans le méristème primitif. Les cellules de ce méristème se cloisonnent dans toutes les directions, mais principalement en sens tangentiel, et cela d'autant plus qu'on s'approche de la périphérie. Dans les coupes un peu plus âgées, la section de la tige se montre le plus souvent ovale (chez les *R. racemosus* et *R. androgynus*), plus rarement (chez le *R. aculeatus*) triangulaire ou quadrangulaire. Les saillies qui communiquent à la section ces formes diverses sont les prolongements des cladodes, et de leur disposition sur le sommet de la tige dépendent les diverses formes de sa section transversale. Le méristème, qui forme les saillies, se distingue nettement de celui de la tige par ses cellules plus larges et peu actives. Dans le méristème de la tige, au contraire, les divisions tangentielles deviennent toujours plus nombreuses.

Dans les intervalles entre les saillies, savoir aux espaces où la périphérie des coupes est formée par le tissu de la tige même, c'est dans les 3 ou 4 rangées de cellules situées immédiatement sous l'épiderme que les divisions tangentielles sont les plus fréquentes. Ces divisions deviennent parfois (surtout chez les *R. aculeatus* et *R. androgynus*) si fréquentes et si régulières, que la zone sous-épidermique prend l'aspect d'un véritable cambium aux cellules très aplaties en sens radial (fig. 2). Cette zone possède effective-

ment les propriétés d'un cambium typique, puisque une telle activité y continue pendant tout le temps que dure le développement des tissus dans le point végétatif et nous verrons tout à l'heure que tous les tissus de la tige proviennent de cette mince couche sous-épidermique. C'est pourquoi je désignerai cette couche par le nom de couche ou *zone cambiale*.

Aux espaces où la périphérie de la tige porte les saillies formées par le tissu des cladodes, la zone cambiale se prolonge sous les bases de ces cladodes en séparant leur tissu de celui de la tige, mais en conservant partout le même caractère, pour former ainsi un anneau complet autour de la tige. La zone cambiale produit donc partout sur son côté interne le nouveau méristème qui, puisqu'il est issu d'une zone cambiale individualisée, représente déjà le *méristème secondaire*. C'est au milieu de ce dernier que prennent désormais naissance les nouveaux faisceaux procambiaux. Au commencement, comme on le voit dans la figure 2, la formation de ces faisceaux s'achève très près de la périphérie, dans une couche dont les cellules conservent encore leur forme aplatie. Mais plus tard, le méristème produit par la zone cambiale, en se cloisonnant dans toutes autres directions, forme une assise plus ou moins épaisse consistant en cellules minces (fig. 3) et une telle disposition des tissus méristématiques se conserve pendant toute la durée des phénomènes formatifs dans le point végétatif. La formation ultérieure des faisceaux procambiaux s'achève déjà dans cette assise aux minces cellules.

C'est sans doute la même assise qui a été observée par Sanio et qu'il a considérée comme analogue à l'anneau formatif (*Verdickungsring*) (1) des Dicotylédones. Il est vrai que le rôle de cette assise chez les Monocotylédones et les Dicotylé-

(1) Le nom « anneau d'épaississement » (*Verdickungsring*) donné à cette assise par les auteurs allemands ne me semble pas bien choisi, tandis que celui de « l'anneau formatif » en désigne justement le rôle, qui est celui de donner naissance aux faisceaux procambiaux.

done est le même ; elle sert partout à donner naissance aux faisceaux procambiaux, mais l'origine en est dans l'un et l'autre cas tout à fait différente. A mesure que l'anneau formatif s'épuise à son côté intérieur pour former les faisceaux et le parenchyme interfasciculaire, il se renouvelle sur son côté extérieur grâce aux divisions tangentielles dans la zone cambiale. Je veux appeler ici l'attention du lecteur sur le fait, que malgré l'activité incessante de la zone cambiale, l'anneau formatif reste toujours à la même distance à peu près de la périphérie, ce qui prouve que le méristème de cet anneau est issu, en effet, de la zone cambiale sous-épidermique.

De cette manière, excepté quelques faisceaux les plus centraux, tous les autres faisceaux d'une section transversale de la tige prennent naissance dans l'anneau à petites cellules de méristème secondaire et l'ordre de leur apparition est strictement centrifuge. Mais, chez le *R. aculeatus*, il se forme plus tard au centre même de la moelle encore un faible faisceau. Sa formation commence à l'époque où il existe déjà 3 et 4 rangées de faisceaux dont les plus internes ont différencié leurs premières trachées et où le parenchyme médullaire a pris l'aspect de tissu stable (fig. 1). Un groupe des cellules de ce parenchyme commence de nouveau à se cloisonner, mais le faisceau procambial qui en dérive reste toujours faible et son développement ultérieur ne marche que très lentement. Chez les *R. racemosus* et *R. androgynus*, un pareil faisceau central semble manquer ; du reste son apparition, même chez le *R. aculeatus*, n'est point constante et dans d'autres rameaux je l'ai cherché vainement.

A la formation d'un faisceau procambial chez les *Ruscus* participe le plus souvent un groupe tout entier de cellules méristématiques, qui commencent à se cloisonner en sens tangentiel par rapport au centre d'un tel groupe. Mais parfois une seule cellule de méristème s'accroît d'abord, puis se cloisonne en tous sens, après quoi les cellules envi-

ronnantes se cloisonnent aussi, comme dans le premier cas. Plus tard, les divisions dans les cellules d'un faisceau procambial s'accomplissent principalement dans la direction transversale au grand axe du faisceau, ce qui fait que les cellules se disposent en rangées longitudinales, comme dans les faisceaux des Dicotylédones.

Les cellules de méristème interposées aux faisceaux procambiaux cessent bientôt de se cloisonner, s'accroissent et le tissu revêt la forme de parenchyme fondamental ordinaire, dans lequel le méristème de l'anneau formatif se transforme graduellement sur son côté intérieur. Tous les faisceaux procambiaux étant formés, les cellules de l'anneau formatif cessent de se cloisonner, mais ne s'accroissent que peu dans les directions transversales; au lieu de cela elles s'allongent beaucoup et, en épaississant leurs parois, prennent la structure de fibres sclérenchymateuses, qui forment chez les *Ruscus* une gaine épaisse, entourant le corps central de la tige. Dans la zone cambiale sous-épidermique, les divisions s'éteignent aussi; ses cellules s'accroissent, s'arrondissent et forment cette couche superficielle de parenchyme, à qui, par analogie de situation topographique, on donne aussi le nom d'écorce primaire

Tout ce que j'ai dit jusqu'ici se rapporte également au *R. aculeatus* et au *R. androgynis*. Le *Ruscus racemosus* présente, dans le mode de développement des tissus, cette particularité, que la zone cambiale qui produit le méristème secondaire ne se trouve immédiatement sous l'épiderme que pendant les premiers stades du développement. Plus tard, à peu près à l'époque où se sont formées 2 ou 3 rangées de nouveaux faisceaux, la zone cambiale s'éloigne de l'épiderme à la distance de 3-4 rangées de cellules, tandis que les cellules de l'assise sous-épidermique ne se cloisonnent plus que radialement (fig. 5). Dans ses autres propriétés, la zone productrice du *R. racemosus* ne diffère pas de celle de deux autres espèces; son assise extérieure est formée de cellules cambiales, où les divisions s'opèrent principalement

en sens tangentiel ; son assise intérieure consiste en un méristème secondaire à petites cellules, qui se cloisonnent en tous sens, en donnant naissance aux faisceaux procambiaux et enfin à la gaine sclérenchymateuse.

Une autre particularité du *R. racemosus*, c'est le mode de formation de l'écorce. Après que tous les faisceaux procambiaux sont formés, l'activité du méristème s'éteint partout et les cellules de la zone cambiale en s'accroissant forment l'assise la plus interne de l'écorce, dont le parenchyme reçoit bientôt les méats intercellulaires et prend l'aspect d'un tissu durable. Ce n'est qu'à présent que les cellules de cette assise de l'écorce, voisines immédiatement de la gaine, commencent de nouveau à se diviser par des cloisons presque exclusivement tangentielles, en multipliant le parenchyme de l'écorce (fig. 6). De là vient, que même dans une tige développée et plus encore dans sa partie encore jeune, le parenchyme de l'écorce présente deux couches bien distinctes. La couche extérieure est formée de cellules disposées sans ordre visible, tandis que les cellules de la couche intérieure sont disposées en rangées radiales très régulières, tout comme dans l'écorce des racines.

#### EUSTREPHUS ANGUSTIFOLIUS.

Par rapport au mode de formation des fissures dans les points végétatifs, cette plante appartient au même type que les *Ruscus*.

Dans les plus jeunes coupes que j'ai obtenues, la section de la tige a une forme ovoïde (fig. 7). La partie plus large représente ici la base de la gaine foliaire, qui entoure la tige sur plus des deux tiers de sa circonférence. A ce stade, la tige n'a pas encore de faisceaux procambiaux, étant toute formée de méristème primitif homogène. Dans les cellules de ce méristème se laissent déjà voir les divisions tangentielles, surtout abondantes dans la plus large ainsi que dans la partie opposée de la section. Ces divisions s'achèvent dans

des rangées plus ou moins profondes du méristème et donnent principalement le tissu destiné aux gaines foliaires. Dans la zone limite entre le tissu de la tige et celui de la gaine (ce dernier se distinguant toujours par ses cellules plus larges) les divisions tangentielles continuent encore plus tard pendant assez longtemps.

Dans la partie centrale de la tige ne tardent pas à apparaître les premiers faisceaux procambiaux et aussitôt les cellules périphériques du méristème commencent à se cloisonner énergiquement. Comme chez les *Ruscus*, dans quelques rangées sous-épidermiques les divisions tangentielles sont les plus fréquentes et les cellules de cette assise restent plus larges que dans l'assise plus profonde du méristème secondaire, destinée à produire les faisceaux procambiaux. Du reste, chez l'*Eustrephus*, entre la zone cambiale sous-épidermique et l'anneau formatif issu de cette zone cambiale n'existe pas une différence aussi marquée que nous venons de la voir chez les *Ruscus*, et c'est parce que ici, dans la zone sous-épidermique même, les divisions radiales ne font point défaut (fig. 8).

Dans les parties de la périphérie où la tige est revêtue par le tissu de la gaine foliaire (fig. 8, A et B) la zone cambiale forme, comme chez les *Ruscus*, la limite entre le tissu de la tige et celui de la gaine. Le rôle de l'anneau formatif aux petites cellules est aussi le même, c'est-à-dire qu'il s'y forme successivement de nouveaux faisceaux procambiaux et que l'ordre de leur apparition est aussi centrifuge. Une particularité dans le mode de formation de ces faisceaux chez l'*Eustrephus*, c'est qu'ils prennent naissance au côté interne de l'anneau formatif, dans une assise du méristème dont les cellules se sont déjà élargies considérablement, circonstance, du reste, qui n'est bien marquée que dans les stades plus âgés du développement. Encore plus tard, mais à l'époque où la formation des nouveaux faisceaux en dedans de l'anneau formatif n'a pas encore cessé, une rangée des faisceaux apparaît aussi dans l'assise extérieure de cet anneau. Après

que l'anneau formatif s'est transformé en gaine sclérenchymateuse qui limite le corps central, ces faisceaux restent en dehors de la gaine en représentant les faisceaux corticaux.

Chez l'*Eustrephus*, les trachées spirales n'existent que dans les faisceaux les plus centraux de la tige, tandis que dans 2-3 rangées des faisceaux extérieurs le xylème est composé uniquement de vaisseaux ponctués et de trachéïdes.

#### BAMBUSA ARUNDINACEA.

Le point végétatif des tiges qui ont été prises à l'époque de leur croissance la plus énergique a la forme d'un cône très allongé, dont le sommet est privé encore de feuilles. La section transversale de la partie la plus jeune de la tige est ronde; un peu plus bas, où commencent à se former les premières feuilles, la section devient elliptique. Le méristème de la région centrale de la tige se montre dès le début très peu actif; en même temps, dans son assise périphérique apparaissent de nombreuses divisions tangentielles produisant le tissu de la gaine foliaire, qui forme plus tard un anneau complet autour de la tige (fig. 9). Le tissu pour la gaine étant produit en dehors, il en résulte que la zone productrice qui lui a donné naissance (reconnaissable par ses cellules aplaties) est située à son côté intérieur et marque toujours la limite entre le tissu de la tige et celui de la gaine (Pl. XV, fig. 10). Du côté de la figure où la gaine est séparée de la tige, le méristème de cette dernière laisse déjà voir dans ses rangées les plus profondes les nouvelles divisions tangentielles, destinées à former la gaine de la feuille prochaine. Il est très intéressant qu'aux divisions tangentielles qui donnent le tissu pour la gaine peuvent aussi participer les cellules de l'épiderme. Dans la figure 9, *a, a*, on voit trois cellules de l'épiderme qui se sont cloisonnées en sens tangentiel. Dans une partie de la figure 10, le tissu de la gaine semble être provenu principalement de l'épiderme. Une telle participation de l'épiderme à la formation du tissu de la gaine

foliaire, même chez les *Bambusa*, n'est pas du reste un phénomène constant. Du moins, dans d'autres bourgeons de cette plante, dont la végétation était moins énergique (qui étaient pris en janvier), je n'ai pu constater avec certitude un tel phénomène.

Les premiers faisceaux procambiaux se rencontrent chez les *Bambusa* non pas dans le tissu de la tige, comme chez les plantes décrites plus haut, mais dans l'assise de tissu appartenant à la gaine foliaire. Pour ce qui est de savoir si ces faisceaux prennent véritablement naissance dans le tissu de la tige ou dans celui de la gaine, il ne peut exister de doute, vu la circonstance signalée plus haut, que la limite entre le tissu de ces organes est toujours bien marquée par une assise de cellules à divisions tangentielles et qui conservent encore longtemps leur forme aplatie. Dans la figure 10, la partie dorsale de la gaine (qui est ici séparée de la tige) possède déjà un faisceau procambial et plus bas, après que la gaine s'est réunie avec la tige, ce faisceau se trouve situé dans l'assise extérieure de la tige, assise qui est le prolongement direct du tissu de la gaine foliaire. Ainsi, chez les *Bambusa*, dans le tissu de la tige elle-même les faisceaux procambiaux ne se forment point.

Dans l'assise qui représente le prolongement de la gaine, ces faisceaux se forment donc presque toujours très près, parfois seulement à 1-2 rangées des cellules de l'épiderme. Aussitôt que les premiers faisceaux procambiaux sont apparus, dans la zone méristématique qui les sépare de l'épiderme commencent les divisions tangentielles et il se forme ici une zone cambiale typique, qui reste active jusqu'à ce que tous les faisceaux procambiaux appartenant à une section transversale donnée de la tige (ordinairement 4-5 rangées) soient produits. Dans le méristème secondaire, produit par cette zone cambiale à son côté intérieur, se forment aussitôt des nouveaux faisceaux, qui apparaissent donc dans l'ordre centrifuge, tout comme chez les *Ruscus* et *Eustrephus*. Au commencement, le méristème au milieu duquel naissent les faisceaux procam-

biaux consiste en cellules assez larges, issues immédiatement de divisions tangentielles des cellules cambiales. Mais bientôt au niveau des premiers faisceaux dans ce méristème apparaissent les cloisons radiales. Il se forme ainsi une mince couche de cellules plus petites, couche analogue à l'anneau formatif des *Ruscus* et dès lors c'est dans cette couche que s'achève la formation des nouveaux faisceaux procambiaux (fig. 11). Mais ces derniers naissent toujours si près de l'épiderme, que souvent ce n'est que la partie intérieure d'un faisceau qui gît dans l'anneau formatif. Étant au commencement très rapproché de l'épiderme, cet anneau s'éloigne plus tard un peu de lui pour se transformer enfin en gaine sclérenchymateuse. A cause de la formation des faisceaux toujours près de l'épiderme, les plus extérieurs d'entre eux s'avancent plus tard sur la gaine. D'ailleurs, la gaine, chez le *Bambusa arundinacea* dans son état développé, n'est point continue; bien plutôt, de chaque côté des faisceaux qui y sont immergés, le tissu sclérenchymateux est interrompu par des lames de parenchyme ordinaire, qui unissent l'écorce au parenchyme fondamental du corps central. Ces portions de la gaine proviennent aussi de l'anneau formatif, dont les cellules s'accroissent ici en largeur et reçoivent la structure de parenchyme ordinaire.

Comme il a été dit plus haut, dans les entre-nœuds de la tige les faisceaux apparaissent généralement dans l'ordre centrifuge. Néanmoins, dans les coupes transversales faites immédiatement au-dessous d'un nœud, sur le côté qui correspond à la partie dorsale de la gaine foliaire, on trouve que les faisceaux les plus âgés sont situés plus près de la périphérie, tandis qu'en dedans d'eux se trouvent les faisceaux les plus jeunes. Cela provient de ce que les portions supérieures des faisceaux des *Bambusa* se forment simultanément avec les feuilles auxquelles ils sont destinés et que les faisceaux d'une feuille en passant dans la tige y restent encore quelque temps près de la périphérie. Sur le côté opposé du même entre-nœud, l'âge des faisceaux progresse régulièrement à mesure qu'on

s'approche du centre de la tige, toutes circonstances qui dépendent, comme je le dirai plus tard, de certaines particularités dans la course des faisceaux foliaires dans la tige.

Les cellules du méristème à la périphérie de la moelle commencent de très bonne heure à se cloisonner en sens tangentiel et bientôt il se forme ici une couche assez épaisse de cellules aplaties, rangées en séries radiales. La moelle ayant plus tard disparu, cette couche persiste en recouvrant les faisceaux. Dans les nœuds, où toute la moelle persiste, une telle couche ne se forme pas.

Les faisceaux les plus externes du *Bambusa arundinacea* ne contiennent pas de vaisseaux spiraux. Dans la deuxième et la troisième rangée à partir de la périphérie, on rencontre des faisceaux qui contiennent des trachées ainsi que d'autres qui en sont dépourvus, ce qui n'est pas égal dans diverses tiges, et parfois j'ai trouvé des trachées dans tous les faisceaux, excepté les plus externes. Dans ce dernier cas, il était facile de constater que les faisceaux situés plus près de la périphérie ne forment leurs trachées qu'extrêmement tard. La figure 12 représente un tel faisceau qui recevra encore sa trachée, mais qui présente déjà tout son phloème tout à fait différencié et dont les vaisseaux ponctués se sont déjà élargis très considérablement.

Chez le *Bambusa Metaki*, le développement du point végétatif s'achève d'une manière tout à fait semblable.

D'après les auteurs, la course des faisceaux foliaires dans la tige des Graminées ne diffère pas généralement du type commun, représenté par les Palmiers. Mais les observations de M. Falkenberg (*l. c.*, p. 125) sur les *Zea Mays* et *Panicum plicatum* lui ont montré cette particularité, que la plupart des faisceaux d'une feuille en entrant dans la tige y restent l'espace du premier entre-nœud près de la périphérie du corps central, après quoi ils s'approchent de nouveau vers la périphérie. Autant qu'on en peut juger d'après les observations faites sur les points végétatifs, la course des faisceaux chez les *Bambusa* est conforme à ce qui a été décrit par

M. Falkenberg. Les faisceaux qui entrent dans la tige de la partie dorsale de la gaine se rangent d'abord en dehors des faisceaux plus jeunes, appartenant à la feuille superposée. Dans le nœud suivant, quelques-uns de ces derniers se courbent brusquement vers la périphérie pour se placer en dedans des faisceaux plus développés. Mais en dedans de ceux-ci reste toujours encore une rangée de faibles faisceaux qui peut-être sont formés même plus tard, ce que je n'ai pas réussi à établir définitivement. Les faisceaux de la partie ventrale de la gaine, en entrant dans la tige, semblent atteindre dans le même nœud la position la plus centrale, et c'est pourquoi sur le côté correspondant de l'entre-nœud l'âge des faisceaux diminue régulièrement en s'approchant de la périphérie.

Par rapport au mode de formation des faisceaux procambiaux, les *Ruscus* (*Liliaceæ-Asparagoideæ* Engl.), *Eustrephus* (*Liliaceæ-Luzuriagoideæ* Engl.) et *Bambusa* (*Gramineæ*) appartiennent au même type. L'apparition des faisceaux procambiaux dans une section transversale de la tige s'achève dans l'ordre plus ou moins régulièrement centrifuge, mais les diverses portions de leur étendue longitudinale prennent naissance dans le méristème d'une manière différente. La portion supérieure du faisceau, en partant de son issue de la feuille jusqu'à la courbure qu'il fait près du centre de la tige, est formée du méristème primaire de la tige (chez les *Ruscus* et *Eustrephus*) ou de la gaine (chez les *Bambusa*). Chez les *Bambusa*, dans les faisceaux venant de la partie dorsale de la feuille cette portion est plus longue et semble se prolonger pendant deux entre-nœuds. Mais dans les faisceaux du côté opposé et, chez les *Ruscus* et *Eustrephus*, dans tous leurs faisceaux, elle est restreinte au premier nœud, où les faisceaux en venant de la feuille se rendent immédiatement au centre de la tige. Toute autre partie d'un faisceau prend naissance dans le méristème secondaire, produit par l'assise cambiale sous-épidermique.

Pour déterminer précisément la succession dans laquelle

sont formées les diverses portions d'un même faisceau, il serait nécessaire de savoir exactement le nombre des entrenœuds qu'il franchit dans la tige et qui est généralement assez considérable. Quant aux plantes étudiées par moi, la formation des faisceaux procambiaux les plus externes (c'est-à-dire des extrémités inférieures des faisceaux foliaires) s'achève si près de l'extrémité du point végétatif (4-5 entrenœuds à peu près de cette extrémité), qu'il est probable que ces extrémités sont formées les premières, du moins qu'un faisceau se forme dans toute son étendue plus ou moins simultanément.

Le mode de formation des tissus, décrit plus haut, présente un type de développement bien défini, qu'on peut nommer le *type centrifuge*. C'est le même mode de développement qui a été observé par tous les anatomistes précédents, qui se sont occupés du mode de développement des points végétatifs chez les Monocotylédones. De tous ces auteurs, c'est seulement Nägeli et M. Guillaud qui nient l'existence d'une couche productrice spéciale, qui produit les faisceaux et le parenchyme fondamental. Toutefois le « périméristème » de M. Guillaud n'est certainement pas autre chose qu'une telle couche productrice, mais qui n'a été remarquée par l'auteur que dans les stades déjà plus avancés, ce qui a pu arriver facilement si les observations de M. Guillaud ont été faites sur des coupes pas assez fines, obtenues sur des objets frais. Que cela ait été justement le cas, c'est ce qu'on peut conclure de la manière dont M. Guillaud caractérise son périméristème comme une couche « claire, grisâtre, granuleuse » (*l. c.*, p. 119-120), et c'est précisément par un tel aspect que se distingue le méristème sur les tranches épaisses des objets frais, après que les tissus ambiants ont perdu le caractère méristématique.

Tous les autres auteurs, comme nous l'avons vu, ont signalé l'existence d'une couche productrice spéciale. Mais ils ont tous placé cette couche à la limite intérieure de l'écorce, qu'ils ont par conséquent considérée comme une couche indé-

pendante du méristème primitif. Ici, je ne m'arrêterai que sur les auteurs les plus récents, de qui il y a lieu à supposer qu'ils ont fait leurs études sur des préparations suffisamment précises. Ainsi, le « Verdickungsring » de Sanio, que cet anatomiste a observé chez les *Ruscus racemosus* et *R. Hypoglossum*, n'est sans doute que l'anneau du méristème secondaire, issu de la zone cambiale sous-épidermique et dont les cellules, en se cloisonnant énergiquement dans toutes les directions, forment une couche effectivement très semblable à l'anneau formatif de la plupart des Dicotylédones. Seulement, Sanio n'a pas remarqué que le méristème de cet anneau lui-même est le produit de la zone sous-épidermique, ce qui est d'autant plus à expliquer que les observations de Sanio ont été faites sur le *Ruscus racemosus*, plante chez laquelle les divisions tangentielles dans la zone située immédiatement sous l'épiderme n'ont lieu que dans les stades plus jeunes du développement.

Tout ce que je viens de dire au sujet des avis énoncés par Sanio se rapporte également à M. Petersen, en ce qui concerne ses observations sur le *Ruscus racemosus*, d'autant plus qu'en général M. Petersen semble n'avoir observé que des stades de développement déjà très avancés. Du moins cela est à conclure des figures données par cet auteur pour deux espèces de *Ruscus* et pour le *Polygonatum multiflorum* (qui appartient évidemment au même type de développement). Dans ces figures, l'écorce est formée partout de parenchyme aérifère, déjà tout à fait inactif, et la figure donnée pour le *R. racemosus* ressemble parfaitement à ma figure 6, où les divisions tangentielles qu'on remarque sur la périphérie du corps central sont destinées uniquement à produire la couche intérieure de l'écorce. Enfin, M. Falkenberg ne parle des phénomènes du développement que très succinctement et ne donne point de figures.

#### DENDROBIUM NOBILE.

Par rapport au mode de développement des points végé-

tatifs, cette plante appartient à un type tout à fait différent de celui qui a été décrit jusqu'ici.

La plus jeune des coupes que j'ai obtenues montre la tige entourée sur les  $\frac{3}{4}$  de sa circonférence par la gaine foliaire, qui, dans la majeure partie de son étendue, a déjà conflué avec la tige (fig. 13). La limite entre les tissus de ces organes est marquée par une assise de cellules aplaties à cause de leurs divisions tangentielles. A ce niveau, la tige ainsi que la gaine qui l'entoure sont encore constituées par du méristème primitif homogène, dont les cellules ne se cloisonnent qu'assez lentement. Le méristème de la gaine se distingue par ses cellules un peu plus larges; mais ni dans la tige ni dans la gaine on ne trouve encore de faisceaux procambiaux. Dans une coupe suivante (fig. 14), la gaine a déjà entouré la tige complètement; dans la plus grande partie de la circonférence, leurs tissus sont unis quoique la limite reste toujours en partie visible, étant marquée par une assise de cellules aplaties (dans toutes les figures, cette assise est indiquée par une ligne ponctuée). A ce stade apparaît le premier faisceau procambial, qui est du reste formé non pas dans le tissu de la tige, mais (comme chez les *Bambusa*) dans celui de la gaine et notamment dans la partie dorsale de cette dernière (fig. 14). La figure 15 représente une des coupes suivantes: la gaine de la première feuille s'est unie à la tige presque dans tout le pourtour, mais la limite est encore reconnaissable en prolongeant à quelque distance le contour de la partie libre de la tige.

Le premier faisceau procambial (n° 1) est situé en dehors de cette limite, savoir dans la zone qui, bien qu'elle forme actuellement la couche périphérique de la tige, par son origine n'est sans doute que le prolongement du tissu de la gaine foliaire. A ce niveau, la coupe a traversé aussi la gaine de la deuxième feuille, qui n'est encore unie à la tige que par sa partie dorsale. Dans cette gaine sont ébauchés déjà quatre faisceaux procambiaux (n°s 2-5). La tige elle-même est toujours formée de méristème homogène,

dont les cellules se cloisonnent en tous sens. Un peu plus bas (fig. 16), la gaine de la première feuille a conflué définitivement avec la tige et la gaine suivante, dans laquelle est encore apparu un nouveau faisceau procambial (n° 6), se montre ici unie à la tige sur une étendue plus considérable. Dans les figures suivantes (fig. 17 à 20), on voit que c'est de la même manière que s'unit graduellement à la tige la gaine de la deuxième feuille, dont les faisceaux forment alors dans la tige la rangée la plus externe (fig. 20, n<sup>os</sup> 3, 2, 6).

Les divergences transversales entre les feuilles étant dans le bourgeon évidemment très petites, les points par lesquels commence la fusion avec la tige des gaines foliaires consécutives ne sont aussi que peu déplacés transversalement. Ainsi, sur le côté gauche de la figure 20, la périphérie de la tige est formée par la gaine de la deuxième feuille, tandis que sur le côté opposé s'est déjà unie à la tige la partie dorsale de la cinquième feuille. Mais comme les faisceaux procambiaux venus d'une feuille se prolongent dans la tige presque verticalement et qu'ainsi les faisceaux les plus périphériques de la tige appartiennent toujours à la feuille la plus prochaine, il s'ensuit que dans diverses parties de la circonférence les faisceaux périphériques appartiennent aux diverses feuilles. C'est ce qu'on peut voir dans la figure 20. Sur le côté gauche de cette figure, où la tige vient de confluer avec la gaine de la deuxième feuille, les faisceaux de cette dernière occupent dans la tige la position la plus périphérique (n<sup>os</sup> 3, 2, 6). En marchant d'ici à droite, on rencontre comme le plus périphérique dans la tige un faisceau de la troisième feuille (*a*), plus loin celui de la quatrième feuille (*x*) et encore plus loin les faisceaux de la cinquième feuille (*z, z*). De ce côté, les faisceaux de la deuxième feuille se trouvent, au contraire, presque au centre de la tige (n<sup>os</sup> 4, 5). On voit donc, que dans diverses parties de la tige les faisceaux les plus périphériques sont d'âge différent, en conformité avec ce fait qu'ils appartiennent à une feuille plus ou moins éloignée. En général, les faisceaux procambiaux les plus âgés sont situés toujours le

plus près de la périphérie de la tige, dont le centre est occupé par les faisceaux les plus jeunes. Ainsi, l'apparition des faisceaux dans la tige, conformément à l'ordre dans lequel naissent les feuilles sur le point végétatif, s'achève *dans l'ordre centripète*. Ce mode de formation des faisceaux ne se conserve du reste, dans sa forme typique, que dans les stades les plus jeunes du développement du point végétatif, son développement ultérieur se faisant d'une manière en partie tout à fait différente.

Comme je viens de le dire, on trouve les plus jeunes faisceaux procambiaux toujours dans la région centrale de la tige, où ils se forment immédiatement dans le méristème primitif. Ce dernier sert encore pendant assez longtemps de siège pour la formation des nouveaux faisceaux procambiaux, qui surgissent entre les préexistants sans ordre visible, et ainsi, aux stades moyens du développement, la partie centrale de la tige laisse voir des faisceaux d'âge très différent. Les faisceaux procambiaux formés postérieurement dans les espaces entre les faisceaux foliaires, ne sont que les anastomoses de ces derniers, puisque leur course dans la tige est très oblique. La formation de nouveaux faisceaux parmi les faisceaux plus âgés devient possible grâce à la propriété du parenchyme interfasciculaire chez les *Dendrobium* de rester pendant longtemps à l'état méristématique, et ce sont justement les divisions prolongées de ses cellules, qui contribuent principalement à l'épaississement de la tige dans les plus jeunes stades de son développement.

Mais ce qui est de plus d'importance dans les points végétatifs du *Dendrobium*, c'est que le phénomène de formation du méristème secondaire au moyen d'une assise cambiale sous-épidermique n'y manque pas plus que chez les plantes décrites plus haut. Sauf les plus jeunes stades de développement, pendant lesquels les cellules du méristème primitif se cloisonnent partout uniformément dans toutes les directions, dans les rangées sous-épidermiques commencent bientôt les divisions tangentielles. Ces divisions,

qui ont lieu dans une couche de tissu formant le prolongement de la gaine foliaire, se laissent observer aussitôt après que la gaine s'est unie avec la tige. Il se forme ainsi le méristème secondaire, qui recouvre d'une couche toujours plus épaisse les faisceaux venus d'une feuille immédiatement au-dessus. Au milieu de ce méristème, ne tardent pas à se former de nouveaux faisceaux procambiaux, situés par conséquent en dehors des faisceaux appartenant à la feuille la plus proche (fig. 21). La formation de ces nouveaux faisceaux ne commence du reste qu'assez tard, après que le sommet de la tige a déjà produit plusieurs feuilles et l'ordre de leur apparition est toujours *centrifuge*. Ces faisceaux, qui peuvent former encore 1-3 rangées, sont généralement plus faibles et présentent dans leur structure cette particularité que leur xylème ne possède que de larges vaisseaux scalariiformes. Quant au rôle de ces faisceaux, nous verrons bientôt qu'ils représentent les parties inférieures des faisceaux foliaires.

Les cellules de l'assise cambiale sous-épidermique se cloisonnent encore longtemps, et ne s'accroissent que peu; c'est pourquoi elles se distinguent plus tard par leurs dimensions moins considérables et forment définitivement l'hypoderme un peu épaissi de la tige. Une gaine limitant le corps central n'existe point chez le *Dendrobium*.

En ce qui concerne la course des faisceaux dans les tiges aériennes chez les Orchidées, nous n'avons à ma connaissance que les renseignements de M. Falkenberg pour l'*Epipactis palustris* et le *Cephalanthera pallens* (*l. c.*, p. 31). Par rapport à ces plantes, l'auteur est arrivé à la conclusion, que la fusion des faisceaux entre eux s'opère non pas à la périphérie comme dans le type ordinaire, mais au centre du corps central de la tige. En supposant une telle course des faisceaux chez le *Dendrobium nobile*, il serait difficile de se rendre compte du rôle des faisceaux, qui, comme nous l'avons vu, se forment déjà assez tard dans le méristème secondaire en dehors de tous les faisceaux foliaires. C'est pourquoi j'ai

tâché de suivre moi-même chez le *Dendrobium nobile* la course des faisceaux foliaires dans la tige.

Dans les tiges aériennes de *Dendrobium*, à mesure que l'on s'approche de leur extrémité, les entre-nœuds deviennent toujours plus charnus et leur épaisseur s'accroît au moins du double. La section transversale d'un entre-nœud inférieur, plus mince, montre tous les faisceaux rassemblés dans le cylindre central, bien limité contre l'écorce, qui n'a point de faisceaux. La disposition des faisceaux dans le corps central est tout à fait la même que chez les Palmiers, savoir : étant plus rares au centre, ils deviennent toujours plus nombreux vers la périphérie du cylindre central ; mais les faisceaux de diverses grosseurs sont partout entremêlés sans ordre visible. Dans un entre-nœud charnu, la disposition des faisceaux présente cette particularité, que la limite du cylindre central n'est que très vague, les divers faisceaux périphériques s'enfonçant dans l'écorce à diverses profondeurs. Dans le corps central lui-même, les faisceaux de toutes grosseurs sont dispersés plus ou moins uniformément. J'ai suivi la marche des faisceaux dans la partie charnue de la tige sur l'étendue de trois entre-nœuds et, bien que les faisceaux parcourent ici dans la tige une distance beaucoup plus considérable, leur trajet m'est devenu en tout parfaitement clair.

D'une gaine foliaire, la tige reçoit un anneau de gros faisceaux, qui s'éloignent peu à peu de la périphérie ; mais leur enfoncement dans le corps central ne s'opère que si lentement, qu'au bout du troisième entre-nœud ils n'en ont pas encore atteint le centre. En même temps, on voit d'autres faisceaux, plus menus, s'approcher aussi lentement vers la périphérie de la tige, où enfin les plus extérieurs d'entre eux se dirigent par petits groupes (de 3-4 faisceaux) vers les points de l'entrée dans la tige de nouveaux faisceaux, avec lesquels ils confluent (non pas tous dans un même nœud). Dans les régions centrales de la tige, je n'ai trouvé que les anastomoses entre les faisceaux séparés, anastomoses dont la di-

rection est du reste très peu oblique. Ainsi, il n'y a pas de doute que la course des faisceaux dans la tige aérienne du *Dendrobium nobile* ne diffère pas de celle chez les Palmiers ; mais, vu la longueur considérable des entre-nœuds, les courbures des faisceaux dans la tige ne sont ici que très faibles.

En tenant compte de la marche des faisceaux et de ce qui a été dit du mode de leur formation dans la tige, il est évident, qu'ici de même les diverses portions longitudinales d'un même faisceau sont d'origine différente. Les parties moyenne et supérieure d'un faisceau prennent naissance dans le méristème primitif, tandis que sa partie inférieure se forme dans le méristème secondaire, issu de la zone cambiale sous-épidermique. Quant à la succession dans laquelle sont formées chez le *Dendrobium* les diverses portions d'un même faisceau, en ne connaissant pas précisément le nombre des entre-nœuds qu'il franchit dans la tige, il est impossible de s'en former une idée positive. Toutefois, en examinant mes figures 14 à 20, on trouve que le faisceau procambial appartenant à la plus jeune feuille (n° 1) parcourt la distance de 5 entre-nœuds presque au même degré de développement, ce qui fait penser que, dans toute son étendue, il a été formé plus ou moins simultanément.

#### DRACÆNA ELLIPTICA.

Dans le point végétatif de cette plante, les faisceaux procambiaux apparaissent de même dans la couche externe de la tige, formant le prolongement direct de la gaine foliaire. C'est pourquoi, à mesure que le point végétatif produit de nouvelles feuilles, leurs faisceaux procambiaux surgissent dans la tige toujours en dedans des faisceaux de la feuille précédente et ainsi les faisceaux les plus intérieurs sont toujours les plus jeunes. Les fig. 22, pl. XV, et 23, pl. XVI, qui représentent les stades consécutifs de développement d'un même point végétatif, laissent voir clairement le mode de sa formation et l'ordre centripète suivant lequel

apparaissent les faisceaux procambiaux. Ce mode de développement est accompagné de divisions fréquentes dans les cellules du méristème et surtout dans la partie centrale de la tige. Après que le point végétatif a formé 3-4 feuilles, entre ses faisceaux foliaires se différencie encore de nouveaux faisceaux, qui ne sont du reste que les anastomoses entre les premiers. Encore plus tard, à peu près à l'époque où les divisions dans le parenchyme fondamental vont s'éteindre, il se forme encore des faisceaux procambiaux à la périphérie du corps central, parmi et même en dehors des faisceaux de la plus prochaine feuille.

Les divisions tangentielles dans la zone sous-épidermique, si caractéristiques pour la plus grande partie des Monocotylédones, ne sont que peu marquées chez les *Dracæna* et leur rôle dans la formation des tissus de la tige n'est ici que très insignifiant. Dans sa partie libre, la gaine foliaire chez le *Dracæna elliptica* s'accroît en épaisseur principalement au moyen de divisions tangentielles et surtout sur sa face inférieure (extérieure). Mais aussitôt que la gaine a conflué avec la tige ces divisions cessent ; un peu plus tard, elles reparaisent du reste encore, pour s'éteindre bientôt définitivement. La multiplication du parenchyme fondamental dans la couche extérieure de la tige s'achève donc de la même manière que dans sa région plus centrale, c'est-à-dire par le cloisonnement des cellules dans toutes les directions. Mais peu à peu, dans la partie centrale ainsi que dans la couche périphérique, toute l'activité cesse définitivement. Au contraire, dans la zone moyenne, correspondant à peu près à la limite du corps central, les divisions se font toujours plus fréquentes et, au niveau de la 4-5<sup>me</sup> feuille, cette zone active est déjà très marquée (pl. XVI, fig. 24). C'est cette même zone cambiale, qui persiste ensuite pendant toute la vie de la plante, en produisant sur son côté interne le méristème secondaire qui épaissit le tronc.

Au début, les divisions dans cette zone s'opèrent dans toutes les directions (fig. 24), ce qui est évidemment néces-

saire parce qu'à ce temps les tissus du cylindre central continuent encore à s'accroître. Cet accroissement étant fini, les divisions dans la zone cambiale deviennent aussitôt régulièrement tangentielles. Ainsi, chez le *Dracæna elliptica*, la zone cambiale permanente commence de si bonne heure son activité, qu'elle prolonge presque immédiatement l'activité du méristème primitif, et c'est ce que j'ai trouvé aussi chez une forme toute voisine, notamment chez le *Drac. Guilfoylei* (hort.). En même temps chez les *Drac. reflexa* et *Drac. marginata*, d'après les observations de M. Millardet (*l. c.*), le cambium permanent n'apparaît qu'à la distance de 20 centimètres à peu près de l'extrémité du point végétatif. Le *Drac. ensifolia*, comme j'ai observé moi-même, à la distance de 3-4 centimètres de l'extrémité, ne montrait encore dans la tige aucune trace de la zone cambiale.

#### ALOE ARBORESCENS.

Le développement du point végétatif s'accomplit ici d'une manière tout à fait semblable à ce que je viens de décrire pour le *Dracæna elliptica*. La zone cambiale commence aussi son activité tout près de l'extrémité du point végétatif.

D'après les auteurs (Schacht, M. Millardet) la course des faisceaux foliaires dans la tige des *Dracæna* ne diffère pas de celle des Palmiers, sauf que les faisceaux les plus externes du corps central chez les *Dracæna*, d'après M. Millardet, représentent un système à part des faisceaux caulinaires. Quoi qu'il en soit, le développement du point végétatif s'accomplissant comme il a été décrit plus haut pour les *Dracæna*, tous les faisceaux et dans toutes les parties de leur étendue prennent naissance exclusivement dans le méristème primitif.

Les *Dendrobium* et *Dracæna* présentent les exemples les plus précis d'un mode de développement où, au moins dans les premiers stades, les faisceaux procambiaux apparaissent dans la tige suivant l'ordre strictement centripète. En ce

point, le type de développement y diffère essentiellement du précédent, qui était centrifuge. Mais c'est seulement chez les *Dracæna* (et *Aloe*) que le type centripète ne change pas pendant tout le temps que dure la formation des tissus. Chez les *Dendrobium*, où dans le méristème secondaire, produit par le cambium sous-épidermique, se forment plus tard de nouveaux faisceaux, qui apparaissent dans l'ordre centrifuge, le type centripète se montre déjà considérablement modifié. Ainsi, le mode de développement observé chez les *Dendrobium* peut servir de représentant d'un type mixte, avec une zone cambiale sous-épidermique.

#### ALPINIA NUTANS.

Ce qui est assez caractéristique pour les Zingibéracées, c'est la présence de nombreux faisceaux corticaux, qui chez l'*Alpinia nutans* forment 3-5 rangées. Ces faisceaux, tout en étant foliaires, n'entrent point dans le corps central, mais, après avoir franchi quelques entre-nœuds dans l'écorce, ils s'unissent aux faisceaux analogues d'une feuille plus inférieure. La gaine foliaire est parcourue par deux rangées de faisceaux et ceux d'entre eux qui se trouvent plus près de la face antérieure de la gaine sont destinés à demeurer dans l'écorce, tandis que les autres entrent dans le corps central. Ces remarques préliminaires sont nécessaires pour faire mieux saisir le mode de formation et la succession dans laquelle apparaissent les divers faisceaux.

Dans le point végétatif de l'*Alpinia nutans*, on rencontre les premiers faisceaux procambiaux dans cette couche extérieure de la tige, qui est le prolongement direct du tissu de la gaine foliaire. Il en résulte, qu'à mesure que le point végétatif produit de nouvelles feuilles, leurs faisceaux apparaissent dans la tige suivant l'ordre centripète, tout comme nous l'avons vu chez les *Dracæna* et *Dendrobium*. En parcourant le point végétatif dans la direction de son extrémité à sa base, on trouvera donc les gaines foliaires toujours plus

âgées s'unissant à la tige, et l'on verra leurs faisceaux s'y ranger en dehors de ceux de la gaine précédente.

Mais cette succession générale devient plus compliquée grâce à la présence chez l'*Alpinia* des faisceaux corticaux qui, quoique formés de très bonne heure, n'en sont pas moins destinés à rester toujours le plus superficiels. Dans la figure 24 par *a, a, a* sont désignés les faisceaux qui appartiennent à la plus jeune feuille. Les faisceaux correspondants de la feuille suivante sont désignés par *b, b, b*. Dans la partie dorsale de cette deuxième feuille, on voit en outre une seconde rangée de faisceaux plus faibles *b', b', b'*, situés en dehors des premiers et qui sont formés un peu plus tard que ces derniers. Dès que la gaine de la deuxième feuille s'est unie à la tige, les faibles faisceaux *b', b'* y forment la rangée la plus extérieure (fig. 26). La gaine de la troisième feuille (qui possède aussi deux rangées de faisceaux, figure 27, *c, c, c* et *c' c', c'*) s'étant unie à la tige, les faisceaux *c' c'*, plus jeunes que ceux de la rangée plus interne (*c, c*), se trouvent donc placés le plus près de la périphérie. Or, comme je l'ai dit plus haut, les faisceaux *b', b'* et *c', c'* sont les faisceaux corticaux, qui n'entrent point dans le corps central et par conséquent ne peuvent être recouverts par les faisceaux appartenant au corps central. En effet, dans la partie jeune du point végétatif les faisceaux procambiaux corticaux (qui dans les figures sont désignés partout par les lettres accentuées) n'existent que jusqu'à ce qu'ils demeurent les plus extérieurs, c'est-à-dire qu'ils appartiennent à la plus prochaine feuille. Dès que la gaine de la feuille suivante s'est unie à la tige, les faisceaux accentués de la feuille précédente cessent aussitôt et la figure 27 ne montre déjà qu'un unique faisceau *b'*, mais celui-ci occupe encore dans la tige une position la plus périphérique. Les faisceaux corticaux parcourant plusieurs entrenœuds, leur disparition au bout du premier entre-nœud démontre que dans le méristème primitif ils ne sont formés qu'au premier entre-nœud de leur course dans la tige.

En outre, comme il est à voir dans toutes les figures, ce

n'est que dans la partie dorsale d'une gaine foliaire que se forme la rangée extérieure des faisceaux procambiaux, destinés à l'écorce. Les bords de la gaine n'en produisent point dans leur méristème primitif et pourtant une gaine développée envoie à la tige les faisceaux corticaux de toute sa périphérie.

Tous les faisceaux procambiaux, dont il a été question jusqu'ici, se forment immédiatement dans le méristème primitif. Une zone cambiale produisant le méristème secondaire n'existe encore point et l'accroissement du point végétatif en épaisseur s'opère exclusivement au moyen de divisions dans son méristème primitif. Mais, à peu près à l'époque représentée par la figure 26, c'est-à-dire quand la tige a produit environ trois feuilles, apparaît une zone cambiale qui reste active jusqu'à ce que soient formés tous les autres tissus de la tige. Dans la figure 26, cette zone est marquée par des traits. Dans les parties de la périphérie où les faisceaux désignés par les lettres accentuées (faisceaux corticaux) n'existent pas (et ce sont les parties qui correspondent aux bords de la gaine d'une feuille superposée), la zone cambiale apparaît au début presque immédiatement sous l'épiderme; dans les autres parties de la périphérie, elle prend naissance entre la rangée la plus périphérique des faisceaux (faisceaux accentués) et l'autre située immédiatement en dedans de celle-ci. La zone cambiale ne tarde pas à former dans la tige un anneau complet, dont les cellules par suite de leurs divisions fréquentes, presque exclusivement tangentielles, reçoivent une forme très aplatie, ce qui fait que cette zone en devenant très marquée rappelle beaucoup le cambium actif des Dicotylédones (fig. 28). Chez l'*Alpinia*, la zone cambiale produit le méristème secondaire sur sa face intérieure ainsi que sur sa face opposée, et à cause de cette dernière circonstance elle recule peu à peu de la périphérie.

Dans le méristème secondaire issu de la zone cambiale, prennent aussitôt naissance de nouveaux faisceaux pro-

cambiaux. En dedans de la zone cambiale, l'ordre de l'apparition des faisceaux est *centrifuge*, en dehors d'elle, au contraire, *centripète*. De cette manière, de chaque côté de la zone cambiale sont encore formées 2-3 rangées de faisceaux, qui semblent déjà tout à fait manquer de vaisseaux spiraux. Les faisceaux formés en dedans de la zone cambiale sont en général plus faibles que ceux qui naissent en dehors de cette zone; les derniers représentent les faisceaux corticaux, si nombreux chez les Zingibéracées.

Tous les faisceaux procambiaux étant formés, les cellules de la zone cambiale cessent de se cloisonner en sens tangentiel, mais se divisent à présent en sens radial et la zone cambiale prend l'aspect d'une assise à petites cellules isodiamétriques (dans la section transversale de la tige), franchement délimitée par rapport au gros parenchyme fondamental. Les cellules de cette assise, en épaississant plus tard leurs parois, forment la gaine circulaire, qui dans la tige des Zingibéracées sépare l'écorce du cylindre central.

#### HEDYCHIUM ANGUSTIFOLIUM.

La structure de la tige est la même que chez l'*Alpinia* et le développement du point végétatif n'en diffère aussi qu'en quelques détails. Par rapport au mode de développement, une particularité de l'*Hedychium* c'est que, dans le méristème primitif de la gaine foliaire, au lieu de deux (comme chez l'*Alpinia*), sont formées trois rangées de faisceaux, dont l'ordre d'apparition est centrifuge. Les deux rangées externes (qui par opposition à l'*Alpinia* forment des cercles complets tout autour de la gaine), représentent les faisceaux corticaux, qui n'entrent pas dans le corps central. Ainsi, à l'époque de la formation de la zone cambiale, en dehors d'elle se trouvent déjà deux rangées de faisceaux corticaux, qui ont pris naissance immédiatement dans le méristème primitif. La zone cambiale elle-même est ici beaucoup moins active que chez l'*Alpinia* et, dans le méristème secon-

daire qui en provient, il semble ne se former plus qu'une seule rangée de faisceaux de chaque côté de la zone cambiale. Cette dernière, son rôle étant fixé, se convertit de même en une gaine sclérenchymateuse.

L'*Hedychium floescens*, par le mode de développement, ne diffère pas de l'espèce précédente.

Je n'ai pas réussi à éclaircir chez les Zingibéracées décrites plus haut la marche des faisceaux dans toute leur étendue. Une section transversale de la tige d'*Alpinia* montre les faisceaux arrangés dans le corps central tout à fait comme chez les Palmiers. Chez l'*Hedychium*, ils y sont distribués plus ou moins uniformément. Pour ce qui est des faisceaux corticaux d'*Alpinia*, que j'ai poursuivis dans l'espace de deux entre-nœuds, j'ai pu constater qu'ils n'entrent point dans le cylindre central et forment un système cortical indépendant. Chaque feuille envoie à la tige une seule rangée de faisceaux corticaux (chez l'*Hedychium*, il en est de même) et comme l'écorce de l'*Alpinia* en contient 3-5 rangées, il est évident que c'est le même nombre d'entre-nœuds que traverse ici chaque faisceau avant de s'unir avec un autre. Dans la tige de l'*Hedychium*, l'écorce ne possède que 2-3 rangées de faisceaux, qui y parcourent ainsi une distance moins considérable. Chez l'*Alpinia*, les faisceaux appartenant au corps central, après être sortis de la feuille, ne s'enfoncent dans la tige que si lentement qu'au bout du deuxième entre-nœud je les ai trouvés ordinairement à demi distance à peu près du centre de la tige.

La marche des faisceaux dans la tige de l'*Hedychium Gardnerianum* a été étudiée par M. Falkenberg (*l. c.*, p. 76). D'après cet auteur, la tige souterraine et la tige aérienne présentent à cet égard une différence essentielle. Tandis que dans les tiges souterraines la marche des faisceaux est comme chez les Palmiers, les tiges aériennes présentent sous ce rapport un type différent : la fusion des faisceaux entre eux s'opère ici non pas à la périphérie mais au milieu du corps central, où les faisceaux s'enfoncent lentement en sortant de leurs feuilles. Par

suite d'un tel trajet des faisceaux, la région centrale devrait contenir des faisceaux plus minces et plus serrés qu'ils ne le sont vers la périphérie du corps central. Mais, comme je le disais plus haut, au moins chez l'*Alpinia*, c'est précisément le contraire qu'offrent les faisceaux dans une section transversale de la tige aérienne, et si les minces faisceaux agglomérés vers la périphérie du corps central ne représentent pas ici un système à part, ils ne sont que les extrémités inférieures des faisceaux foliaires, dont la course ne diffère pas alors de celle des Palmiers. Chez l'*Hedychium*, le mode de formation et la succession des faisceaux sont les mêmes que chez l'*Alpinia*, d'où il est bien probable que la marche des faisceaux chez ces plantes est aussi la même. Avec des faisceaux nombreux, épars sans ordre visible, c'est un travail pénible que d'en suivre précisément la marche sur l'étendue de quelques longs entre-nœuds. L'erreur est d'autant plus possible que, chez les plantes en question, il se forme de bonne heure de nombreuses anastomoses (fig. 27), qui par suite de la croissance postérieure des entre-nœuds en longueur prennent une direction presque longitudinale.

En acceptant que les minces faisceaux accumulés à la périphérie du corps central chez l'*Alpinia* représentent les extrémités inférieures des faisceaux plus centraux, il est évident qu'ici de même ces extrémités sont d'autre origine que les parties supérieures des faisceaux. Tandis que ces dernières se sont formées dans le méristème primitif, les portions inférieures des faisceaux ont pris naissance dans le méristème secondaire, issu de la zone cambiale. Encore plus hétérogène est l'origine des faisceaux corticaux, parce que ces divers faisceaux sont d'origine différente. J'ai indiqué plus haut que, chez l'*Alpinia*, dans le méristème primitif il ne se forme qu'une seule rangée de faisceaux corticaux, qui de plus n'est point complète et manque dans les parties de la périphérie qui correspondent aux bords de la gaine foliaire. Dans ces parties, la rangée la plus externe, autant que les rangées plus profondes des faisceaux de la partie dorsale de

la gaine, proviennent déjà du méristème secondaire. Il s'ensuit que les faisceaux corticaux venant de la partie ventrale de la gaine foliaire sont formés sur toute leur étendue dans le méristème secondaire. Quant aux faisceaux analogues venus de la partie dorsale de la gaine, ce n'est que dans le premier entre-nœud qu'ils sont formés dans le méristème primitif, les autres parties de leur étendue dans la tige ont déjà pris naissance dans le méristème secondaire. Chez l'*Hedychium*, où dans le méristème apparaissent deux rangées complètes de faisceaux corticaux, auxquels s'ajoute plus tard une seule rangée de faisceaux formés dans le méristème secondaire, les faisceaux corticaux, sur l'étendue de deux entre-nœuds, sont évidemment formés dans le méristème primitif.

Par le mode de formation des tissus durables dans les points végétatifs, les Zingibéracées ci-dessus décrites représentent encore un type mixte, où les faisceaux procambiaux apparaissent d'abord suivant l'ordre centripète et plus tard, en partie dans le même ordre, en partie dans l'ordre centrifuge. Du type des *Dendrobium*, ce mode de développement diffère pourtant non seulement par l'ordre d'apparition des faisceaux formés dans le méristème secondaire, mais aussi par la situation de la zone cambiale, qui surgit ici dans une assise assez profonde de la tige. C'est pourquoi le mode de développement chez les Zingibéracées représente *un type mixte, avec une zone cambiale interne*.

C'est encore un type un peu différent de tous les précédents que m'ont montré les représentants de la famille des Aracées, savoir l'*Epipremnum mirabile* et les espèces de *Philodendron*.

#### EPIPREMNUM MIRABILE.

Le corps central d'une tige adulte contient ici de nombreux faisceaux, surtout accentués dans sa région périphérique. L'écorce, très épaisse, et qui n'est séparée du corps

central par aucune gaine, est parsemée de robustes faisceaux, dont la présence ici dépend d'une certaine particularité dans la course des faisceaux chez les Aracées. D'après les observations de M. Van Tieghem (1), la course des divers faisceaux d'une même feuille chez les plantes de cette famille n'est pas la même. Les faisceaux venant de l'assise supérieure de l'épais pétiole, se dirigent immédiatement dans le corps central, où leur trajet ne diffère pas de celui des Palmiers. Les faisceaux du côté inférieur (extérieur) du pétiole ne s'enfoncent, au contraire, dans la tige que très lentement, en parcourant d'abord une distance considérable (de deux entre-nœuds environ) au milieu de l'écorce pour entrer plus tard à leur tour dans le cylindre central (*l. c.*, p. 178-179). Les faisceaux corticaux des Aracées représentent donc les portions supérieures des faisceaux, dont les extrémités inférieures appartiennent au corps central et qui, dans le pétiole, se prolongent plus près de sa face extérieure.

Le point végétatif de l'*Epipremnum*, en s'incorporant les massives gaines foliaires, s'accroît en épaisseur si brusquement, qu'il est très difficile à y suivre la succession des faisceaux avec toute la précision désirable. Dans la plus jeune partie du point végétatif, les premiers faisceaux procambiaux apparaissent de même dans cette assise du méristème, qui est le prolongement direct de la gaine foliaire, en y formant une simple rangée située dans la partie dorsale de la gaine. La gaine la plus jeune, avant qu'elle ait embrassé la tige complètement, est déjà si massive que le tissu de la tige ne présente (dans la section transversale) qu'une saillie insignifiante, placée entre les bords épais, non encore fermés de la gaine. A ce stade, une zone limite entre le tissu de la tige et celui de la gaine n'est pas encore à discerner. Une telle zone se fait donc visible chez l'*Epipremnum* un peu plus tard et la gaine de la feuille suivante est déjà séparée de la tige par une assise de cellules aplaties, se divisant

(1) *Ann. des Sc. natur.*, 5<sup>m</sup>e sér., VI, p. 72, 1866.

énergiquement par les cloisons tangentielles, assise qui est marquée principalement dans la partie dorsale de la gaine, où celle-ci s'accroît surtout en épaisseur. La gaine de la deuxième feuille s'étant unie à la tige, cette zone cambiale se montre située en dehors des faisceaux de la première feuille, en marquant en même temps, comme nous le verrons aussitôt, la limite du corps central de la tige. Dans la partie dorsale de la gaine de cette deuxième feuille, se trouvent déjà quelques rangées de faisceaux procambiaux, qui au niveau du nœud prennent une direction presque transversale et, traversant la zone cambiale, se mettent à son côté opposé. Je ne suis pas parvenu pourtant à préciser la situation qu'occupent dans le corps central ces nouveaux faisceaux par rapport à ceux de la feuille précédente.

La zone cambiale se prolonge le long de l'entre-nœud, en s'approchant graduellement de sa périphérie et en devenant en même temps toujours moins marquée, pour confluer au nœud suivant avec une pareille zone de la nouvelle feuille. Après que le point végétatif a produit environ trois feuilles, la zone cambiale revêt la forme d'un anneau plus ou moins complet, qui enferme un groupe serré des faisceaux occupant le centre de la tige et représentant son cylindre central. Dans les entre-nœuds, la zone cambiale ne produit le méristème secondaire qu'à son côté interne et ce méristème ne tarde pas à donner naissance aux nouveaux faisceaux procambiaux, qui apparaissent donc suivant l'ordre centrifuge. Ces faisceaux, qui sont ordinairement les plus minces, peuvent former encore deux à trois rangées (fig. 29).

Dans les stades plus jeunes, tous les faisceaux procambiaux d'un pétiole semblent se mettre au cylindre central et l'assise périphérique de la tige au premier temps paraît être privée de faisceaux. Ainsi, les faisceaux corticaux sont de formation postérieure; au moins les plus périphériques d'entre eux se forment certainement plus tard que les plus profonds.

La formation des faisceaux corticaux chez l'*Epipremnum* dépend de l'existence d'une autre zone cambiale,

située immédiatement sous l'épiderme. A l'époque encore très jeune, 2-3 rangées de cellules sous-épidermiques, surtout du côté correspondant à la partie dorsale de la gaine foliaire, commencent à se diviser par des cloisons principalement tangentielles en produisant à leur côté interne un abondant méristème secondaire. Celui-ci donne le tissu pour l'épaisse écorce, au milieu de laquelle se forment aussi les faisceaux procambiaux, au moins les plus externes. Le cambium sous-épidermique reste actif plus longtemps que ne l'est le cambium interne ; mais les propriétés cambiales ne s'y montrent ordinairement que dans les 2-3 rangées les plus externes des cellules. Les produits de leur activité ne font généralement que s'élargir, ce qui fait que la transition de cette zone active au parenchyme durable de l'écorce est souvent (surtout dans les stades plus avancés du développement) très brusque, comme le montre la fig. 32, qui se rapporte du reste au *Philodendron pinnatifidum*.

Toutes les deux assises cambiales se prolongent sans interruption de la tige au pétiole. Le cambium interne passe sur le côté supérieur du pétiole, où il est situé immédiatement sous l'épiderme et manifeste une activité extrêmement énergique, en produisant au moins la moitié du parenchyme fondamental du pétiole (fig. 30). Mais dans le pétiole cette assise cambiale produit le méristème secondaire en sens inverse de ce qu'elle fait dans la tige, savoir, par rapport à l'axe de la tige, à son côté extérieur (et par rapport à l'axe du pétiole, de son centre à la périphérie), comme on peut le conclure de l'âge des faisceaux procambiaux dans la moitié supérieure du pétiole (fig. 30). En même temps, l'assise sous-épidermique de la tige en passant dans le pétiole l'entoure sur ses flancs et sur son côté extérieur (inférieur). L'activité de cette assise cambiale est beaucoup moins énergique, quoique dans le méristème qui en provient se forment aussi de nouveaux faisceaux procambiaux (fig. 30).

Ainsi, les choses se passent comme si la base de la feuille continuait le long de l'entre-nœud entier, en con-

servant toutes ses propriétés anatomiques, circonstance, sur laquelle je ne veux qu'appeler ici l'attention du lecteur et que je discuterai plus tard avec plus de détails.

Le jeune méristème, dans les points végétatifs des *Philodendron*, contient une substance mucilagineuse, qui empêche l'action de l'eau de Javel sur le contenu cellulaire, de sorte que ce contenu en s'enflant fortement dans l'eau pure rend les préparations impropres à l'étude. De parties plus âgées du point végétatif, il est possible d'obtenir des préparations un peu plus précises, après avoir fait bouillir préalablement les coupes minces dans l'eau. De cette manière j'ai pu constater la présence chez le *Philod. macrophyllum* d'une zone cambiale entourant le corps central. Cette zone est même très marquée ici, et consiste en 4-5 rangées de cellules, qui entre autres se distinguent du parenchyme du cylindre central et encore plus de celui de l'écorce par leurs dimensions plus considérables. Chez le *Philodendron tripartitum*, la zone cambiale interne est aussi bien visible (fig. 31). La zone génératrice sous-épidermique, épaississant l'écorce, existe de même chez toutes les espèces citées de *Philodendron*. Mais en même temps que chez le *Phil. tripartitum*, par exemple, cette zone passe au parenchyme de l'écorce très graduellement, chez le *Phil. pinnatifidum* le passage en est très brusque, ce qui fait que dans les stades plus avancés la mince zone cambiale devient ici très prononcée (fig. 32).

Si les faisceaux des Aracées ressemblent dans leur course au type de Palmiers, il est évident qu'ici de même les extrémités inférieures des faisceaux prennent naissance dans le méristème secondaire, formant la couche périphérique du corps central, tandis que leurs parties supérieures sont d'autre origine. Mais les parties supérieures des différents faisceaux, marchant tantôt dans l'écorce, tantôt dans le cylindre central, leur origine n'est pas aussi la même. Pour les faisceaux qui d'une feuille passent immédiatement au cylindre central, leurs parties supérieures sont formées dans le méristème primitif, en même temps que les parties corres-

pendantes des faisceaux qui, marchant au milieu de l'écorce (au moins les plus extérieurs), sont formés dans le méristème secondaire, issu de la zone cambiale sous-épidermique. Aussi, pour ces derniers faisceaux, il est même probable que leurs diverses portions prennent naissance dans les méristèmes de trois origines différentes, savoir : *a*) dans le méristème primitif (la portion moyenne, parcourant le milieu du cylindre central), *b*) dans le méristème secondaire, produit par le cambium sous-épidermique (portion supérieure) et *c*) dans le méristème secondaire issu de la zone cambiale interne (portion inférieure).

De ce qui précède il résulte, que les phénomènes de développement des tissus dans les points végétatifs de l'*Epipremnum mirabile* et des *Philodendron* sont plus compliqués que chez aucune des autres plantes que j'ai étudiées. Comme il est très probable que les faisceaux formés dans le méristème primitif apparaissent dans la tige suivant l'ordre centripète, le mode de développement chez l'*Epipremnum* représente aussi un type mixte. Or, chez cette plante se trouvent réunies les particularités des *Dendrobium* d'une part et des Zingibéracées d'une autre, et, par là, le mode de développement de l'*Epipremnum* peut représenter un type mixte, avec deux zones cambiales, externe et interne.

### III

Les recherches que j'ai exposées dans la partie précédente se rapportent aux représentants de cinq familles de Monocotylédones, parmi lesquels ont été étudiées trois plantes de divers groupes de la vaste famille des Liliacées. Il résulte de ces recherches avant tout, que, par rapport au mode de développement des tissus stables dans les points végétatifs, la classe de Monocotylédones présente une grande diversité, qui frappe surtout en comparant ce que nous en connaissons pour les Dicotylédones. Même dans les plantes qui appartiennent à la même famille, comme

les *Ruscus* et *Eustrephus* d'une part et les *Dracæna* d'une autre, on peut trouver des types de développement tout à fait différents.

Pour toutes les plantes que j'ai étudiées, on ne doit distinguer pas moins de cinq types bien définis de développement.

Le plus simple d'entre eux, c'est le *type centripète*, observé chez les *Dracæna*, où le point végétatif tout entier et à toutes les époques de son développement est formé de méristème primitif, qui donne naissance à tous les faisceaux foliaires dans toute leur étendue. Dans une section transversale de la tige, les faisceaux procambiaux apparaissent suivant la direction de la périphérie au centre, ce dernier contenant donc toujours les faisceaux les plus jeunes. Une telle succession *endogène* dans la formation des faisceaux paraît propre jusqu'à un certain degré à la majorité des plantes monocotylédones (1). Mais chez la plupart d'elles, ce mode de développement se complique par l'apparition postérieure d'une zone cambiale, produisant le méristème secondaire, dans lequel continue la formation de nouveaux faisceaux.

Quelques-unes de ces plantes forment une telle zone immédiatement sous l'épiderme et, à mesure que la production du méristème secondaire marche dans l'ordre centrifuge, c'est dans le même ordre que se succèdent les faisceaux qui s'y forment. C'est un *type mixte*, avec la zone cambiale sous-épidermique, type qui peut être représenté par le *Dendrobium nobile*.

Chez d'autres, les premiers faisceaux procambiaux étant formés dans l'ordre centripète, il se forme une zone cam-

(1) Ce serait une injustice que d'oublier de mentionner à l'époque actuelle le nom de Desfontaines qui, il y a presque un siècle, envisageait le mode endogène de formation des faisceaux comme une propriété qui distingue les plantes monocotylédones. Du reste, d'après cet auteur, le phénomène en question a lieu dans les parties déjà développées de la tige, entre autres chez les Palmiers où tous les auteurs plus récents ont trouvé que dans les points végétatifs c'est toujours l'ordre centrifuge que suivent les faisceaux dans leur formation.

biale, non pas pourtant sous l'épiderme, mais à la périphérie du corps central et qui produit du méristème secondaire avec les nouveaux faisceaux procambiaux sur son côté extérieur, ainsi que sur son côté opposé. C'est le cas chez les Zingibéracées étudiées par moi (*Alpinia*, *Hedychium*) et qui, par là, offrent, dans le mode de développement des points végétatifs, *un type mixte, avec la zone cambiale interne*.

Enfin, chez l'*Epipremnum mirabile*, après l'apparition des premiers faisceaux procambiaux, formés dans le méristème primitif et probablement aussi dans l'ordre centripète, commencent à être actives deux zones cambiales séparées : l'une de celles-ci entoure, comme chez les Zingibéracées, le corps central, tandis que l'autre est située immédiatement sous l'épiderme. La zone cambiale interne ne produit pourtant (par opposition aux Zingibéracées) du méristème secondaire et des faisceaux procambiaux que sur son côté intérieur. Un tel mode de développement des points végétatifs présente donc *un type mixte, avec deux zones cambiales*, l'une externe et l'autre interne.

Tout à fait opposé au type centripète est le mode de formation des faisceaux procambiaux que j'ai rencontré chez les *Ruscus*, *Eustrephus* et *Bambusa*. Les premiers faisceaux qui apparaissent ici sont les plus centraux de la tige ; ceux qui les suivent sont formés dans la succession du centre à la périphérie et leur formation a déjà lieu dans le méristème secondaire, produit par la zone cambiale sous-épidermique. Conformément à l'ordre d'apparition des faisceaux procambiaux, ce mode de développement des points végétatifs représente *un type centrifuge*.

Il est avant tout à relever, que l'appartenance au type centripète ou centrifuge ne dépend pas d'une propriété anatomique quelconque des plantes en question. Cette diversité, en apparence si profonde, dépend plutôt en partie de l'origine, en partie de l'époque où sont formées les portions supérieures des faisceaux procambiaux. Chez les plantes appartenant au type de développement centripète, la for-

mation des portions supérieures des faisceaux a lieu presque simultanément avec la formation des feuilles à qui elles sont destinées. Aussi, à mesure que le cône végétatif produit de nouvelles feuilles dans la succession centripète, c'est dans la même succession que leurs faisceaux apparaissent dans le méristème primitif de la tige. Une autre circonstance qui détermine à un pareil degré la succession centripète des faisceaux, c'est la formation de leurs portions supérieures sur un espace plus ou moins considérable dans le méristème primitif. Ainsi, chez les *Bambusa*, bien que les portions supérieures des faisceaux y soient formées simultanément avec les feuilles, la succession des faisceaux est généralement centrifuge, et c'est parce qu'à l'exception de l'extrémité supérieure seule, toutes les autres parties d'un faisceau naissent ici dans le méristème secondaire, qui lui-même est formé dans la direction centrifuge. D'un autre côté, les types mixtes de développement ont lieu si les parties supérieures des faisceaux naissent dans le méristème primitif, tandis que leurs extrémités inférieures sont formées dans le méristème secondaire. Alors, à quelque distance de l'extrémité du point végétatif, savoir au niveau où commencent à se former les parties inférieures des faisceaux destinés aux feuilles prochaines, l'ordre de leur apparition devient déjà centrifuge (par exemple chez les *Dendrobium*). Des complications ultérieures dans la succession des faisceaux, observées par exemple chez les Zingibéracées, peuvent dépendre encore de la situation de la zone (ou de deux zones distinctes) cambiale et de l'hétérogénéité des faisceaux, par rapport à l'époque de leur formation.

Les faits exposés dans ce qui précède montrent que ce qu'il y a de très caractéristique dans les Monocotylédones, c'est la présence dans leurs points végétatifs d'une ou même de deux zones productrices bien individualisées. Par le mode de son activité, une telle zone productrice ne présente aucune analogie avec l'anneau formatif (Verdickungsring) dans les points végétatifs des Dicotylédones. Ce dernier n'est

autre chose qu'une couche définie du méristème primitif, qui ne se distingue que par les cloisonnements très énergiques de ses cellules en tous sens. Grâce à cette activité, l'anneau formatif des Dicotylédones peut s'accroître en épaisseur, en demeurant toujours une couche autonome, qui ne produit en dehors d'elle aucuns nouveaux tissus. Par contre, la zone productrice dans les points végétatifs des Monocotylédones a les propriétés d'un *cambium*, savoir, en restant elle-même sans changement pendant toute la durée de son activité, elle produit toujours en dehors d'elle du nouveau méristème, lequel, d'après cette origine, représente donc *le méristème secondaire*. L'anneau aux petites cellules que Sanio observait chez les *Ruscus* et *Polygonatum*, et que lui, ainsi que plus tard MM. Falkenberg et Petersen, considéraient comme analogue de l'anneau formatif des Dicotylédones, est donc formé du méristème secondaire, issu de la zone cambiale sous-épidermique qui a échappé à l'attention de ces auteurs. Ainsi, tandis que chez les Dicotylédones le point végétatif n'est composé toujours que de méristème primitif, qui donne ici naissance à tous les tissus durables primaires, chez les Monocotylédones c'est le cas le plus rare (que je n'ai observé que chez le *Dracæna elliptica*). Au contraire, chez les Monocotylédones qui suivent le type de développement purement centrifuge, à l'exception de la partie la plus centrale de la tige, tous les tissus plus périphériques proviennent déjà du méristème secondaire. Il est intéressant que le manque total dans le point végétatif d'une zone cambiale, n'a pu être constaté que chez le *Dracæna elliptica*, savoir chez une plante où, aussitôt après la différenciation de tous les tissus primaires, il se forme un *cambium* permanent. Il en serait à conclure que la présence d'une zone cambiale, qui chez les Monocotylédones se forme ordinairement déjà dans leur point végétatif, doit être envisagée au point de vue biologique comme un équivalent de l'absence dans la tige de ces plantes de quelques phénomènes ultérieurs destinés à l'épaissir.

Dans le travail de M. Petersen cité plus haut, cet auteur s'efforce à démontrer qu'entre les Monocotylédones à cambium permanent, comme les *Dracæna*, *Agave* et les autres, où il n'a pu trouver aucune trace d'une zone productrice, comme les Orchidées, il existe toutes les transitions au moyen de formes comme les Zingibéracées, les Commélinacées, l'*Allium*, pourvus d'une zone cambiale qui ne persiste que dans le point végétatif, et les Broméliacées où elle reste active pendant un temps plus long. Avec tout cela, M. Petersen semble n'avoir observé la zone cambiale que dans les plantes où cette zone est située à la périphérie du corps central, ce qui paraît être un cas plus rare. Les faits qui ont été exposés dans ce qui précède démontrent donc que la présence d'une zone cambiale dans le point végétatif est justement une particularité caractéristique des plantes monocotylédones. Une telle zone peut être située tantôt à la périphérie du corps central, tantôt immédiatement sous l'épiderme, et ainsi l'analogie indiquée par M. Petersen pour certains cas particuliers reçoit une autre signification. Il n'est pas à méconnaître une tendance marquée, propre aux Monocotylédones, à former leurs tissus au moyen d'un cambium spécial. Un cas intéressant de ce genre nous a été montré par le *Ruscus racemosus* : pour épaissir postérieurement l'écorce, une assise de cellules parenchymatiques qui ont déjà pris l'aspect d'un tissu établi, revêt ici de nouveau les propriétés d'un cambium. De même, chez les *Bambusa*, l'assise périphérique du parenchyme médullaire s'épaissit par voie de divisions exclusivement tangentielles de ses cellules.

À la différence dans l'origine des méristèmes dans les points végétatifs des Monocotylédones se rattache le fait, que parfois le même tissu durable dans les diverses parties d'une même tige est embryologiquement d'origine différente. Plus haut, en décrivant le mode de développement chez diverses plantes, j'ai indiqué déjà, qu'à l'exception des plantes qui suivent le type de développement purement endogène

(*Dracæna*), chez toutes les autres, un même faisceau dans les diverses portions de son étendue se différencie tantôt dans le méristème primitif, tantôt dans le méristème secondaire; quant aux faisceaux externes du pétiole chez l'*Epipremnum mirabile*, il est même probable que dans leur étendue dans la tige ils sont composés de trois portions d'origine différente. D'autre côté, même les divers faisceaux tout à fait homologues entre eux au point de vue anatomique, peuvent prendre naissance dans des méristèmes de différente origine. Un exemple intéressant de ce genre est présenté surtout par les faisceaux corticaux de l'*Alpinia nutans*. Ceux d'entre eux qui appartiennent à la partie dorsale de la gaine foliaire, dans l'espace du premier entre-nœud de la tige, se forment dans le méristème primitif et, dans la partie restante de leur étendue, dans le méristème secondaire; tandis que les mêmes faisceaux venant de la partie ventrale de la gaine sont formés sur toute leur étendue dans le méristème secondaire.

Le parenchyme fondamental peut avoir aussi une origine différente, ce qui dépend de la situation et du mode d'activité de la zone cambiale. Chez les plantes pourvues d'une zone cambiale sous-épidermique et avec l'ordre de formation des faisceaux centrifuges, c'est seulement le parenchyme de la partie la plus centrale de la tige qui provient du méristème primitif (et qui par là est analogue à la moelle des Dicotylédones); tout le reste du parenchyme interfasciculaire, ainsi que celui de l'écorce, proviennent déjà du méristème secondaire. Chez les plantes appartenant au type de développement centripète, ou à l'un des types mixtes, une partie considérable tout ou au moins du parenchyme interfasciculaire provient du méristème primitif. La gaine du corps central chez les plantes que j'ai étudiées ne se forme que du méristème secondaire, ou de la zone cambiale elle-même. Chez les *Ruscus*, *Eustrephus*, *Bambusa*, l'anneau aux petites cellules, qui a servi jusqu'à ce jour de siège à la formation des faisceaux, se convertit définitivement en gaine. Chez l'*Alpinia*,

la zone cambiale elle-même, après avoir suspendu son activité, revêt la forme d'une gaine limite. D'autre côté, le cambium sous-épidermique chez les *Ruscus*, *Eustrephus*, et les Aracées, en s'éteignant, prend l'aspect de parenchyme ordinaire, dont les cellules se distinguent du reste par leurs dimensions plus petites; chez les *Dendrobium*, ces cellules, en épaississant en outre leurs parois, forment une mince couche d'hypoderme.

Chez les plantes appartenant au type de développement centrifuge, la zone cambiale, qui est située toujours immédiatement sous l'épiderme, commence de si bonne heure son activité qu'à l'exception de la partie la plus centrale de la tige tout le reste de ses tissus est le produit de cette zone cambiale. On voit par là que chez les plantes en question il n'existe point d'assise de tissu correspondant à l'écorce primaire des Dicotylédones. Là, cette assise se différencie immédiatement dans le méristème primilif, et bien que sa limite intérieure ne soit marquée qu'après la formation de l'anneau formatif (Verdickngsring), une fois cette limite marquée, l'écorce primaire représente désormais une assise tout à fait autonome. Chez les Monocotylédones, qui ont un cambium sous-épidermique dans leurs points végétatifs, l'assise de parenchyme vert, qui dans une tige adulte entoure le cylindre central et qui est souvent séparée de lui par une gaine sclérenchymateuse, ne saurait porter le nom d'écorce primaire que par l'analogie de sa situation topographique avec l'assise homonyme dans la tige des Dicotylédones. L'origine de cette assise est donc, comme nous l'avons vu, tout à fait différente, parce qu'elle est formée par le méristème secondaire, issu de la zone cambiale sous-épidermique, et par conséquent elle a une origine commune avec tous les autres tissus de la tige, excepté sa région la plus centrale. Même chez le *Ruscus aculeatus*, où la zone cambiale, comme il a été décrit, s'éloigne bientôt de l'épiderme, l'écorce n'en représente pas moins déjà un tissu secondaire, puisque, au début, la zone cam-

biale s'y trouve aussi immédiatement sous l'épiderme.

Il est très intéressant de constater, que chez les Monocotylédones qui ne possèdent pas dans leurs points végétatifs un cambium sous-épidermique (*Dracæna*, Zingibéracées), il n'existe pas non plus une écorce primaire, au sens établi pour les Dicotylédones, et la même remarque s'appliquera probablement à toutes les Monocotylédones à feuilles engainantes. Sur un cône végétatif-court, portant les feuilles extrêmement rapprochées, leurs gaines sont situées ordinairement l'une en dehors de l'autre, presque dans le même plan, sans qu'il existe encore quelque trace de futurs entre-nœuds. Les sections transversales d'une telle partie du point végétatif laissent voir, qu'en partant du niveau où la gaine foliaire s'unit à la tige, la limite de leurs tissus se prolonge en bas, étant formées par une mince assise des cellules aplaties. La couche de tissu située en dehors de cette limite est le prolongement direct de la gaine foliaire. Sur les points végétatifs plus allongés, en suivant le mode de formation des feuilles, il est facile de s'assurer qu'effectivement la couche située en dehors de la zone limite appartient non pas à la tige mais à la gaine foliaire. Les minces coupes transversales de très jeunes parties des points végétatifs plus allongés, comme ceux d'*Eustrephus* (fig. 7), *Bambusa* (fig. 10), ou même de *Dendrobium* (fig. 13), laissent voir aussitôt le mode de formation d'une feuille. Pour cela, dans une assise de méristème située près de la périphérie du point végétatif, commencent les divisions tangentielles, qui, en produisant en dehors le nouveau tissu, donnent naissance à la saillie de la future feuille, phénomène que j'ai décrit déjà avec plus de détails pour le *Bambusa arundinacea*. Cette assise cambiale locale marque donc une limite réelle entre le tissu de la tige et celui formant la base de la gaine foliaire.

A la tige elle-même dans le cône végétatif n'appartient donc que la partie centrale du méristème, tandis que son assise périphérique est formée par les bases des gaines foliaires.

Plus tard, quand la tige commence à s'allonger en étendant ses entre-nœuds, les bases des gaines foliaires s'étendent aussi en longueur en formant l'assise extérieure du tissu des entre-nœuds. Il y aurait lieu de supposer, si la zone limite ne va pas jusqu'au niveau de la feuille suivante, qu'elle se borne en général à la région du futur nœud. En ce cas, le tissu produit par la tige pour former une feuille, ne participerait pas évidemment à la formation d'un entre-nœud. C'est pourquoi je dois appeler ici toute l'attention du lecteur sur le fait, qu'il n'est pas rare de voir, sur les coupes transversales, deux zones limites concentriques, appartenant aux gaines de deux feuilles consécutives. Un tel cas, emprunté au *Dracæna elliptica*, est représenté dans les figures 22 et 23, où les zones limites sont marquées par les lignes ponctuées. Cela ne laisse aucun doute, que la limite réelle du tissu d'une feuille s'étend jusqu'à la feuille suivante et par conséquent que ce tissu enveloppe la tige sur l'espace de l'entre-nœud entier. Ainsi, chez les Monocotylédones à feuilles engainantes *l'écorce de la tige, d'après son origine, n'est que le prolongement du tissu des gaines foliaires.*

Un tel rôle des gaines foliaires dans la formation de la tige chez la plupart des plantes monocotylédones est surtout frappant dans les chaumes de Graminées, qui plus tard deviennent creux. Au moins chez le *Bambusa* que j'ai étudié, le méristème de la tige elle-même dès les stades de développement les plus jeunes (fig. 9) se manifeste déjà comme très peu actif. Ses cellules ne se cloisonnent que très rarement, ce qui fait que leurs parois reçoivent un degré d'épaississement considérable et bientôt cette partie du méristème devient aérifère (fig. 10). Parfaitement active reste seulement l'assise extérieure du méristème du point végétatif qui, en étant située en dehors de la zone limite, est le prolongement direct de la gaine foliaire et dans laquelle naissent aussi postérieurement les faisceaux procambiaux. Le tissu appartenant à la tige elle-même forme plus tard la moelle, qui ne tarde pas à disparaître, après quoi tout le

tissu vivant du chaume ne consiste qu'en gaines foliaires, épaissies par l'activité du cambium sous-épidermique.

Mes recherches sur le mode de formation des tissus dans les points végétatifs des Monocotylédones conduisent donc aux résultats suivants :

1) Les tissus durables de la tige des Monocotylédones ne se forment que rarement dans le seul méristème primitif. Ordinairement à la formation de ces tissus participent en partie le méristème primitif, en partie le méristème secondaire produit par une ou même par deux zones cambiales distinctes.

2) L'ordre dans lequel sont formés les faisceaux est parfois purement centrifuge. Plus souvent pourtant, les faisceaux apparaissent dans la tige suivant l'ordre centripète, ou bien l'un et l'autre de ces types se combinent de diverses manières.

3) L'écorce primaire, comme une assise de tissu embryologiquement autonome, n'existe pas dans la tige des Monocotylédones.

## EXPLICATION DES PLANCHES

---

Toutes les figures sont copiées avec soin au moyen de la chambre claire d'Abbe. A l'exception des *Bambusa*, toutes les figures pour une plante appartiennent au même point végétatif. Les nombres entre parenthèses signifient le grossissement.

### PLANCHE XIV.

Fig. 1 (260). — *Ruscus racemosus*. Coupe d'une partie très jeune du point végétatif. Au centre de la tige se trouvent déjà deux faisceaux procambiens, formés dans le méristème primitif, qui, autour de ces faisceaux et surtout dans la zone sous-épidermique, commence à se cloisonner énergiquement et principalement par des cloisons tangentielles.

### Fig. 2-4. — *Ruscus aculeatus*.

Fig. 2 (260). — Un jeune stade de développement. 2-3 rangées de cellules sous-épidermiques représentant un cambium typique. En dedans de celles-ci, se trouve le méristème secondaire, dont les cellules en se cloisonnant en tous sens commencent à former une assise à petites cellules, au milieu de laquelle naissent les faisceaux procambiaux.

Fig. 3 (260). — Un stade plus avancé. La zone cambiale a l'épaisseur de 4-5 rangées de cellules. En dedans d'elle est situé l'anneau formatif à petites cellules du méristème secondaire.

Fig. 4 (135). — Au centre de la moelle, qui a déjà pris l'aspect d'un tissu durable, se différencie encore un nouveau faisceau procambial.

### Fig. 5 et 6. — *Ruscus racemosus*.

Fig. 5 (260). — Un stade de développement assez avancé. Quelques rangées de cellules, situées immédiatement sous l'épiderme, ne montrent pas de divisions tangentielles. Les propriétés d'un cambium se montrent ici dans une assise plus profonde, sous laquelle se trouve l'anneau formatif à petites cellules.

Fig. 6 (75). — Un stade très avancé, où tous les tissus de la tige sont déjà formés. Les cellules de l'écorce, voisines de la gaine (pas encore sclérifiées), commencent à se multiplier par des divisions tangentielles, en produisant l'assise interne de l'écorce, qui se distingue par l'arrangement de ses cellules en séries radiales.

Fig. 7 et 8. — *Eustrephus angustifolius*.

Fig. 7 (260). — Coupe transversale d'une partie très jeune du point végétatif où les faisceaux procambiaux ne se sont pas encore formés. Dans les assises de méristème, situées près de la périphérie, on voit les nombreuses divisions tangentielles, qui produisent le tissu pour les futures feuilles.

Fig. 8 (260). — La périphérie de la tige présente trois lobes bien prononcés, dont les latéraux (A et B), formés de méristème à cellules plus larges, sont les bords de la gaine foliaire. Le lobe médian est la tige elle-même, et dans cette partie la zone cambiale est située immédiatement sous l'épiderme, tandis que dans les parties qui appartiennent à la gaine elle traverse sous la base de la saillie, ce qui est surtout bien visible dans le lobe B. En dedans de la zone cambiale, se trouve l'anneau à petites cellules, sur le bord intérieur duquel se forment les faisceaux procambiaux.

Fig. 9. — *Bambusa arundinacea*.

Fig. 9 (260). — Coupe transversale d'une partie très jeune du point végétatif. Dans la région centrale le méristème, presque inactif, est entouré d'une assise dont les cellules se cloisonnent énergiquement et principalement dans la direction tangentielle. Chez *a, a*, trois cellules de l'épiderme se sont divisées dans le même sens.

## PLANCHE XV.

Fig. 10-12. — *Bambusa arundinacea*.

Fig. 10 (260). — Coupe transversale d'une partie un peu plus âgée du même point végétatif. Presque sur l'étendue de  $\frac{3}{4}$  de sa circonférence l'assise extérieure du point végétatif est formée par le tissu de la gaine foliaire. La limite interne de ce tissu est marquée par quelques rangées de cellules aplaties en sens radial. Dans la portion *b, b*, le tissu de la gaine semble être venu principalement de l'épiderme. Dans la partie où la gaine foliaire est séparée de la tige, le méristème de cette dernière commence à se diviser par des cloisons tangentielles pour former la feuille suivante. Dans la gaine déjà formée, s'est ébauché le premier faisceau procambial.

Fig. 11 (260). — Un stade de développement plus avancé (pris d'un autre point végétatif). 1-2 rangées de cellules sous-épidermiques se divisent sans cesse par des cloisons tangentielles. Dans les rangées plus profondes, les divisions s'opèrent, au contraire, dans le sens radial. Les faisceaux procambiaux se forment à la distance de 2-3 rangées des cellules de l'épiderme.

Fig. 12 (260). — Un faisceau qui doit former encore sa trachée.

Fig. 13-21. — *Dendrobium nobile*.

Fig. 13. (260). — Coupe transversale d'une partie très jeune du point végétatif ne possédant pas encore de faisceaux procambiaux. Sur un côté, la gaine

foliaire est déjà séparée de la tige ; sur le côté opposé, elle est encore unie avec la tige, mais la limite de leurs-tissus est marquée par une assise de cellules aplaties, qui ont produit le tissu de la gaine foliaire.

Les figures 14-20 ne représentent que les contours des coupes transversales, dans les stades successifs de développement du point végétatif. Les lignes ponctuées marquent la zone-limite entre le tissu de la tige et celui de la gaine foliaire, zone qui se distingue toujours par ses cellules aplaties.

Fig. 14 (75). — Dans l'assise appartenant à la gaine foliaire est apparu le premier faisceau procambial.

Fig. 15 (75). — La gaine de la première feuille s'est unie à la tige sur presque toute la circonférence ; la gaine de la deuxième feuille, possédant déjà quatre faisceaux (nos 2-5), commence à son tour à confluer avec la tige.

Fig. 16 (75). — La gaine de la première feuille s'est unie complètement avec la tige, dans laquelle git maintenant son faisceau n° 1. La gaine de la deuxième feuille se montre unie à la tige sur une étendue plus considérable, en ayant encore reçu un nouveau faisceau procambial (n° 6).

Fig. 17 (40). — La gaine de la deuxième feuille est unie avec la tige sur une moitié à peu près de la circonférence et ses faisceaux nos 4 et 5 sont situés maintenant assez profondément dans la tige ; en dehors d'eux se trouvent déjà les faisceaux *a, a*, appartenant à la gaine de la troisième feuille, qui de ce côté de la tige a conflué aussi avec elle sur une étendue assez considérable.

Fig. 18 (40). — La gaine de la quatrième feuille commence à son tour à s'unir à la tige et ses trois faisceaux (*x, x, x*), qui ont déjà différencié quelques éléments de phloème ou même de xylème, y sont placés en dehors des faisceaux de la troisième feuille (*a, a, a*).

Fig. 19 (50). — La gaine de la cinquième feuille commence à confluer avec la tige et c'est pourquoi son faisceau *z* se trouve déjà dans la tige en dehors du faisceau *x*. Sur le côté opposé, la gaine de la deuxième feuille reste toujours encore séparée de la tige à l'espace où se trouve le faisceau n° 2.

Fig. 20 (50). — Ce n'est qu'à présent que la gaine de la deuxième feuille s'est unie avec la tige sur le reste de sa périphérie ; aussi les faisceaux situés de ce côté, nos 2, 6, 3, occupent maintenant dans la tige une position la plus périphérique, tandis que les faisceaux de la même feuille nos 4 et 5 se trouvent presque au centre de la tige, en étant recouverts par trois rangées des faisceaux appartenant aux feuilles plus âgées (*a, a ; x, x ; z, z*).

Fig. 21 (40). — Le faisceau aux éléments différenciés de phloème et de xylème appartient à la feuille située immédiatement au-dessus, en étant formé dans le méristème primitif. Les faisceaux procambiaux situés en dehors de celui-ci sont formés déjà dans le méristème secondaire, produit par le cambium sous-épidermique.

#### PLANCHE XVI.

Fig. 22-24. — *Dracæna elliptica*.

Fig. 22 et 23 (40). — Représentent les contours des coupes transversales dans

deux stades successifs de développement du point végétatif. A mesure que les gaines des feuilles toujours plus âgées s'unissent à la tige, leurs faisceaux s'y montrent situés chaque fois en dehors des faisceaux d'une feuille précédente; ainsi les faisceaux les plus jeunes sont situés le plus près du centre de la tige. Par la ligne ponctuée est marquée la zone-limite entre le tissu de la tige et celui de la gaine et en divers endroits sont à voir simultanément deux zones-limites concentriques, appartenant aux gaines de deux feuilles voisines.

Fig. 24 (135). — Le cambium permanent commence à se former, mais ses divisions n'ont pas encore une direction définie. Les faisceaux de la prochaine feuille (aux trachées différenciées) restent encore en dehors de la zone cambiale.

Fig. 25-28. — *Alpinia nutans*.

Fig. 25 à 27 (40). — Permettent de suivre la disposition des faisceaux sur l'étendue de trois entre-nœuds successifs. Les faisceaux appartenant aux feuilles successives sont désignés partout par *a, a; b, b; c, c*; par les lettres accentuées (*a', b', c'*), sont désignés les faisceaux des mêmes feuilles, mais appartenant exclusivement à l'écorce. Dans les figures 26 et 27, par les traits est marquée la situation de la zone cambiale interne.

Fig. 28 (260). — La zone cambiale produisant, sur l'un et l'autre de ses côtés, le méristème secondaire.

Fig. 29 et 30. — *Epipremnum mirabile*.

Fig. 29 (135). — A la périphérie du corps central se trouve une zone cambiale, qui produit le méristème secondaire sur son côté intérieur. (Un stade très avancé, l'activité de la zone cambiale, va s'éteindre.)

Fig. 30 (100). — Coupe transversale près de la base d'un jeune pétiole. Toute la périphérie est occupée par une zone cambiale, située immédiatement sous l'épiderme et qui est surtout active sur la face supérieure du pétiole en produisant le méristème secondaire sur son côté intérieur.

Fig. 31 (135). — *Philodendron tripartitum*. La zone cambiale sur la périphérie du corps central.

Fig. 32 (135). — *Philodendron pinnatifidum*. La zone cambiale sous-épidermique qui reste encore active, tandis que tout le parenchyme cortical, que cette zone a produit, a déjà pris le caractère d'un tissu stable.



# SUR

# LE NOSTOC PUNCTIFORME

Par M. C. SAUVAGEAU.

---

Le *Nostoc punctiforme* (1) est l'une des plus minuscules espèces du genre, car les individus isolés sont à peine visibles à l'œil nu, et probablement aussi l'une de celles dont la distribution géographique est le plus étendue, car on l'a retrouvé dans des localités très diverses, et les auteurs lui attribuent les gonidies de plusieurs espèces de lichens appartenant aux genres *Peltigera*, *Lobaria*, etc. (2).

M. Hariot a montré en 1892 que l'*Anabæna* des racines de *Cycas* et de *Zamia*, et le *Nostoc Gunneræ* des racines de *Gunnera* doivent aussi être rapportés au *N. punctiforme*. A la même époque, un *Nostoc* qui s'est spontanément développé dans l'eau d'un assiette où j'avais établi une macération, m'a présenté la curieuse particularité de se dissocier en cellules isolées ou en très courts chapelets, grisâtres, capables encore de division en cet état que j'ai appelé *état coccoïde*. Nous avons comparé nos cultures, M. Hariot et moi, et conclu que

(1) *Nostoc punctiforme* Hariot = *Polycoccus punctiformis* Kützing = *Nostoc Hederulæ* Menegh. Voy. P. Hariot, *Le genre Polycoccus Kützing* (Journal de Botanique, t. V, 1896) et sur le *N. Hederulæ*: Bornet, *Notes algologiques*, 1880, p. 85, et Bornet et Flahault, *Révision des Nostocacées hétérocystées* (Ann. sc. nat., 7<sup>e</sup> s., t. VII, 1888, p. 189).

(2) Il a été l'objet récemment d'intéressantes expériences de la part de M. Bouilhac : En culture pure, il ne se développe pas dans un liquide nutritif sans azote, mais il croît fort bien, au contraire, dans le même liquide où l'on a introduit des bactéries provenant du sol et fixatrices d'azote (R. Bouilhac, *Sur la fixation de l'azote atmosphérique par l'association des Algues et des Bactéries*, C. R. de l'Acad. des sc., t. CXXIII, 1896).

nous avons affaire à la même espèce. On retrouvait dans les cultures provenant des racines de *Cycas* des cocci identiques à ceux que j'étudiais. C'est pourquoi, d'un commun accord, nous avons publié simultanément une note sur cette espèce, chacun exposant les résultats qui lui étaient personnels (1).

En 1894, j'ai observé à Lyon, dans une assiette où l'on avait autrefois mis des algues vertes, un développement spontané et abondant de *N. punctiforme*; j'ai obtenu, cette fois, non seulement l'état *Nostoc* et l'état coccoïde, mais aussi les hormogonies, les spores et la germination des spores. Il recouvrait le fond de l'assiette d'une couche de granules plus ou moins rapprochés, et aussi la surface de l'eau d'une pellicule chagrinée, terne, continue, se laissant rompre facilement, bleuâtre foncée ou d'un gris brunâtre, suivant qu'elle était due au *Nostoc*, à ses hormogonies, ou aux cocci.

\*  
\*\*

ÉTAT NOSTOC. — Les colonies submergées forment des granules séparés de  $1/10$  à  $1/5$  de millimètre, peu résistants à la compression; les colonies flottantes sont en granules encore plus réduits et un peu plus résistants. Un petit fragment de la pellicule flottante se résout par une légère compression en un grand nombre de colonies indépendantes, globuleuses ou en boudins compacts, entourées d'une mince gelée incolore, dont les cellules sont tellement serrées que l'on n'y voit point, à première vue, l'aspect caractéristique d'un *Nostoc*, mais on arrive à étaler le filament en comprimant davantage et avec précaution, ou en faisant agir l'acide sulfurique.

Les cellules végétatives, en petits tonnelets de 3 à 4  $\mu$  de largeur, à peu près aussi hauts que larges, ou plus arrondis,

(1) P. Hariot, *Sur une Algue qui vit dans les racines des Cycadées*; C. Sauvageau, *Sur l'état coccoïde d'un Nostoc* (C. R. de l'acad. des sc., t. CXX, 8 août 1892).

sont d'un vert bleuâtre assez foncé, granuleux. Les hétérocystes sont faiblement teintés en jaune. Presque toujours, une portion du trichome est transformée en spores ou kystes, et ce sont les cellules voisines des hétérocystes qui restent à l'état végétatif (Pl. XVII, fig. 1). Les kystes, oblongs, colorés en vert bleuâtre pâle avec quelques granulations plus foncées, de  $6,5 \mu$  à  $7,5 \mu$  sur  $4,5 \mu$  à  $5,5 \mu$ , ont leur plus grande dimension perpendiculaire à la longueur du trichome; leur membrane est mince et lisse. Par une trop forte compression, ils s'échappent de la colonie et leur place reste indiquée par une cavité de même forme creusée dans la gaine résistante. Les kystes sont parfois très nombreux et les portions de trichome non transformées deviennent rares; celles-ci, comme l'ont fait remarquer les auteurs de la *Révision des Nostocacées hétérocystées*, se colorent facilement par le bleu d'aniline pour lequel les kystes restent indifférents.

Certaines parties, plus franchement colorées, étaient dues à l'accumulation des hormogonies. On réussit à provoquer leur formation en déposant un fragment de la pellicule sporifère à la surface ou au fond de l'eau d'une autre assiette (1); le résultat est le même dans les deux cas. Après quelques jours, chaque fragment est entouré d'une pellicule d'hormogonies peu mobiles, car elles ne se répandent pas au loin; elles sont éparées, étalées dans une gelée commune diffluente et amorphe, de longueur très variable, sans hétérocystes et mesurent  $2,5 - 3 \mu$  de diamètre. Si le fragment est déposé contre le bord de l'assiette, on obtient une pellicule d'hormogonies en partie flottante, en partie exondée. Elles proviennent de colonies sporifères qui dissolvent partiellement leur gelée; les portions végétatives du trichome se déroulent, s'allongent en multipliant leurs cellules par une division parallèle aux cloisons et s'échappent. A ce moment, certaines cellules se transforment probablement

(1) Je me suis servi pour ces cultures de l'eau d'un bassin dans lequel vivaient des Algues et des plantes vertes; on l'a filtrée sur porcelaine, et versée dans des assiettes stérilisées.

en hétérocystes, car, contrairement à ce qui existe dans les colonies normales, on en voit parfois, dans la gelée maintenant les kystes, plusieurs presque incolores, en file, avec un seul épaissement en bouton orienté du même côté, comme si les cellules qui ne sont devenues ni des kystes ni des hormogonies avaient pris en périssant l'aspect hétérocystoïde.

Les hormogonies devenues libres continuent à se diviser transversalement et augmentent de longueur (Pl. XVII, fig. 2). Puis, cette division cesse, et elles acquièrent une gaine propre très mince; sur les préparations traitées au bleu d'aniline, on voit, en effet, à une distance de moins d'un  $\mu$ , une ligne bleu foncé, qui suit exactement le contour des cellules, très nettement limitée sur la face qui regarde l'hormogonie, diffuse et fondue sur la face externe; c'est l'origine de la gaine qui entourera la future colonie. Chaque hormogonie transforme ses deux cellules extrêmes en hétérocyste, et limite ainsi la longueur de la colonie. On voit les divisions ultérieures sur la figure 2. Avec plus ou moins de simultanéité, les cellules intercalaires s'élargissent jusqu'à doubler de largeur, puis chacune se divise suivant un plan perpendiculaire, ou tout au moins presque perpendiculaire, à sa largeur, en deux moitiés placées côte à côte. Un écartement, dû au gonflement de la membrane, se produit alors suivant les cloisons transversales entre les cellules superposées, mais de telle sorte qu'une cellule qui s'éloigne de celle située au-dessus d'elle, reste adhérente à celle située au-dessous, et inversement. Toutes les cloisons longitudinales restent intactes, une moitié seulement des cloisons transversales est épargnée, et les cellules du trichome sont attachées en zigzag continu disposé dans un plan. A ce moment, la communication protoplasmique entre deux cellules superposées se trouve naturellement à leur angle interne.

Les cellules de cette jeune colonie se comportent comme celles qui leur ont donné naissance. Elles conservent leur hauteur, et doublent leur largeur, mais, cette fois, leur plus grand

diamètre est dans le plan perpendiculaire au précédent, c'est-à-dire parallèle au plan des cloisons longitudinales. Une nouvelle division longitudinale se produit, perpendiculaire à la première, et un nouvel écartement par gonflement se produit encore suivant la moitié des anciens contacts longitudinaux et transversaux. Les cellules du trichome sont attachées en une spirale continue, disposée théoriquement suivant un prisme à base carrée; chaque cellule possède une face de contact longitudinale et une autre transversale, et les communications protoplasmiques sont les unes au milieu des cellules, les autres aux angles. La colonie étant alors très compacte, je n'ai pas pu suivre la direction du troisième cloisonnement; il est possible de deux façons: par le processus précédent ou par une division oblique dans chaque cellule, et dans ce dernier cas, il n'entraîne pas de nouveaux écartements. Quoi qu'il en soit, les tours de spire prennent ensuite plus d'ampleur, deviennent plus distincts et on les suit en faisant varier la mise au point. Les divisions ultérieures rentrent dans le cas général des plantes filamenteuses; les tours de spire, en augmentant le nombre de leurs cellules, perdent leur régularité, se plient, s'entremêlent et finalement la colonie prend un aspect très compact (1).

(1) Ce mode de division n'est pas spécial au *N. punctiforme*; on le trouve chez d'autres espèces du genre, mais j'ai cru bon de le décrire avec plus de précision qu'on ne l'a fait jusqu'ici, car il est d'une certaine importance au point de vue de la morphologie générale des Nostocacées.

La division en directions perpendiculaires fut observée par Thuret en 1844 sur le *N. verrucosum* (*Note sur le mode de reproduction du Nostoc verrucosum*; Ann. sc. nat., 3<sup>e</sup> sér., t. II, p. 319) et treize ans plus tard sur le *N. sphæricum* (sub nom. *N. vesicarium*) (*Observations sur la reproduction de quelques Nostochinées*, Mém. soc. sc. natur. de Cherbourg, t. V, 1857), et les figures qu'il a données de cette espèce (*loc. cit.*, fig. 7, 8, 9), correspondent à ce que j'ai vu chez le *N. punctiforme*. M. de Janczewski a observé le même phénomène sur un *N. lichenoïdes* (*Observations sur la reproduction de quelques Notochacées*, Ann. sc. nat., 5<sup>e</sup> sér., t. XIX, 1874), mais il remarque que le cloisonnement des hormogonies du *N. paludosum* et du *N. Linckia* (sub nom. *N. minutissimum*) est bien différent, puisqu'il se fait par des cloisons transversales ou obliques.

Certains auteurs, et Sachs en particulier, ayant interprété inexactement la description de Thuret, M. Bornet est revenu sur ce sujet dans les *Notes algologiques* à propos du *N. sphæricum* (*loc. cit.*, p. 111); de même chez les

L'ensemble des cellules ne se divise pas toujours simultanément. Parfois aussi, une cellule intercalaire de l'hormo-

*N. endophytum* (sub nom. *N. tenuissimum* (loc. cit., p. 111), *N. verrucosum* (loc. cit., p. 111 et 118), *N. commune* (sub nom. *N. ciniflorum* (loc. cit., p. 104 et 111), *N. microscopicum* (sub nom. *N. rupestre* (loc. cit., p. 104) il peut se former des cloisons obliques, ou verticales, ou en V, « de telle sorte que le plan de division laisse alternativement à droite et à gauche l'ombilic ou pore de chaque cellule consécutive. De cette manière les bandes transversales sont toujours adhérentes entre elles par leurs segments extrêmes. Aussi, lorsque la sécrétion de la gelée et l'augmentation de volume de la colonie déterminent l'écartement des rangées de globules, on voit que celles-ci forment une ligne continue en zigzag ou en spirale » (loc. cit., p. 111).

En somme, l'accroissement d'une hormogonie se fait, au début, de deux façons différentes suivant les espèces considérées.

Dans le premier cas, probablement le plus général, des divisions transversales vont d'abord se produire. Pour cela, les cellules tendent préalablement à s'allonger un peu, mais l'hormogonie étant plus ou moins fixée, elles se compriment mutuellement et font saillie à droite ou à gauche; les deux surfaces de contact entre cellules voisines ne sont plus parallèles, et la nouvelle cloison sera nécessairement oblique. Ceci augmente les ondulations du filament. Après quelques divisions, le zigzag s'accroissant, le filament se contourne en hélice; les cellules moins gênées reprennent leur forme régulière, mais, pour la plupart, leur orientation est perpendiculaire à celle qu'elles possédaient dans l'hormogonie, et les nouvelles divisions transversales, parallèles aux faces d'union des cellules, sont en même temps longitudinales par rapport à la direction de la colonie. Que les divisions soient dites transversales, obliques, ou longitudinales, les cellules restent accolées suivant les plans de division, comme cela se produit dans un *Nostoc* quelconque adulte, à l'état végétatif.

Dans le deuxième cas, celui du *N. punctiforme*, du *N. sphæricum* de Thuret... etc., il semble que le phénomène est indépendant de l'état libre ou fixé de l'hormogonie; les cellules s'accroissent dans le sens transversal, les premières divisions sont perpendiculaires ou presque perpendiculaires aux cloisons déjà existantes, et, pour que les cellules restent rangées en une file unique, il est nécessaire qu'un écartement partiel se produise. Plus tard, quand par ce processus, le filament a formé un zigzag hélicoïde, les divisions nouvelles, parallèles ou obliques aux cloisons existantes, rentrent dans le cas précédent.

Dans le premier cas, chaque cellule fille prend ultérieurement ses dimensions définitives; dans le second, chaque cellule fille naît approximativement avec ses dimensions définitives.

Les Stigonémées sont considérées comme plus élevées en organisation que les Nostocées, parce que leurs divisions perpendiculaires aboutissent à une vraie ramification. Mais une division longitudinale des cellules de *Nostoc* qui se ferait tout à fait en dehors des communications protoplasmiques entraînerait aussi une ramification. Or, le fait se rencontre. On sait que M. Zokal a annoncé que le *Diplocolon Heppii*, la seule espèce connue du genre jusqu'ici, serait, d'après ses cultures, une forme de croissance reliant le *Scytonema clavatum* au *Nostoc microscopicum* (Ueber die *Diplocolonbildung* Notarisia 1890), et M. Bornet, qui avait considéré autrefois le *D. Heppii*

gonie se transforme en hétérocyste ; un rétrécissement correspond à ce point mort et sépare en deux portions le boudin dû aux cloisonnements ultérieurs.

La production des kystes est parfois extrêmement précoce (Pl. XVII, fig. 3). Dans ce cas, l'hormogonie élargit ses cellules comme d'habitude, mais les cellules extrêmes subissent seules le premier cloisonnement longitudinal, puis continuent à se diviser ; celles de la région médiane, élargies, deviennent directement des kystes. Le contenu d'un kyste ne correspond donc pas au protoplasme d'une cellule, mais au protoplasme de deux cellules. On trouve même des hormogonies dont les cellules médianes sont déjà transformées en kystes, avant que les cellules extrêmes aient commencé à s'élargir. Avant leur complète différenciation, elles sont tellement identiques aux cellules destinées à se diviser que leur manque d'affinité pour certains réactifs, le bleu d'aniline en particulier, permet seulement de les distinguer.

Les kystes germent facilement entre lame et lamelle, en chambre humide (Pl. XVII, fig. 5 et 6). Leur couleur se fonce ; les granulations augmentent de netteté, le contenu protoplasmique se détache de la paroi, sauf en un point, de position variable, où le germe semble le dissoudre et fait saillie au dehors ; plus rarement, il n'y a pas amincissement et dissolution de la paroi, mais rupture, et la partie correspondante est rejetée de côté comme un couvercle. Ainsi, par opposition avec ce que nous verrons chez les cocci, la membrane des kystes ne se gonfle ni ne se gélifie, et le germe sort

comme distinct du *N. macrosporum* (*Notes algologiques*, p. 112 et 152), le considère actuellement comme n'étant qu'un état de cette espèce (*in* Setchell, *Notes on Cyanophyceæ*, II, Erythea, vol. IV, 1896, p. 193). Un *Nostoc* peut donc prendre de fausses ramifications à la façon des *Scytonema* et des *Tolythrix*. Mais il y a plus. En effet, M. Bornet a bien voulu me communiquer des exemplaires et des dessins d'un *Diptocolon* encore inédit, rapporté autrefois du Tonkin occidental par le R. P. Bon, qui présente d'indiscutables ramifications, à la manière des *Sirosiphon*. Les trichomes sont très contournés à l'intérieur d'une gelée commune durcie sur son pourtour ; en les suivant sous le microscope, ou mieux en gonflant par l'acide sulfurique, on voit çà et là de vraies ramifications.

toujours avant de se diviser. Le germe, toujours plus long que large, se divise ensuite plusieurs fois transversalement, et j'ai obtenu un grand nombre de jeunes trichomes d'une douzaine de cellules, que je n'ai pas suivis plus loin.

\*  
\*\*

ÉTAT COCCOÏDE. — Lorsque j'ai étudié le *N. punctiforme* en 1892, la pellicule brune superficielle était produite uniformément par des cocci ou des colonies de cocci; dans la plante de 1894, les colonies de cocci formaient des portions plus ou moins larges de la pellicule, ou bien des colonies isolées parmi les colonies normales. Les cocci ne peuvent être considérés comme un état maladif dû à de mauvaises conditions d'existence, mais comme un stade particulier de la végétation (Pl. XVII, fig. 7 et 8).

Un fragment, porté dans une goutte d'eau sur le porte-objet, répand dans le liquide de nombreuses cellules isolées, légèrement teintées en gris brunâtre ou olivacé, homogènes, sans membrane distincte. Les unes sont à peu près sphériques, les autres plus ou moins aplaties d'un côté, d'autres sont plus longues que larges. Leur plus grand diamètre varie de 3 à 7  $\mu$ . Généralement isolées, on en rencontre aussi, rapprochées par deux, tournant l'une vers l'autre leur face aplatie, comme si elles provenaient d'une segmentation récente; d'autres, beaucoup plus rares, placées en file de trois ou de quatre, à la façon des fragments de *Nostoc*, indiquent seules une parenté avec ces plantes. Les petits nodules sont constitués par des cellules semblables aux cellules libres, mais agglomérées et englobées dans une gaine commune; une légère compression les dissocie en cellules isolées; l'acide sulfurique produit le même résultat. Ces nodules se résolvent parfois tout entiers en cocci; d'autres fois, on trouve à leur intérieur des fragments de chapelet de *Nostoc*, de largeur normale ou plus grêles, de 2-2,5  $\mu$ , qui se colorent fortement par le bleu d'aniline sans action sur les cocci. La plasmolyse par la glycérine, même étendue, indi-

que l'existence d'une mince membrane autour des cocci ; le contenu contracté est toujours irrégulier, avec une ou deux saillies, absolument comme s'il était fixé à la membrane par des points d'attache qui représentent probablement les restes des anciennes communications protoplasmiques ; il reprend peu à peu ses dimensions et son aspect primitifs. Isolés ou non, les cocci ne sont pas un état quiescent ; ils se multiplient en conservant leurs caractères par un cloisonnement transversal tout à fait semblable à celui d'un *Nostoc*, mais suivi d'une prompte dissociation. Ils sont capables de subir la dessiccation, et des fragments de pellicule peuvent revivre après avoir été séchés pendant deux à trois mois sur du papier.

Leur germination est différente de celle des kystes. Je l'ai observée soit en cultures isolées sur lame de verre, soit sur la pellicule flottante mise en culture, qui devient alors beaucoup plus foncée. Un changement dans leur structure intime se produit dès le début, car le protoplasme se colore avec intensité par le bleu d'aniline, et la membrane, à peine sensible jusque-là à la safranine, se colore fortement en rouge. Le protoplasme devient bleu-vert foncé, ou ardoisé ; il augmente légèrement de volume et la membrane le suit dans son accroissement en devenant plus distincte. Puis, une division transversale le sépare en deux cellules souvent égales, qui s'arrondissent sur leur pourtour de manière à laisser un vide entre elles et la paroi, laquelle commence à s'épaissir en se gélifiant. Les dimensions de ce germe bicellulaire varient du simple au double et dépendent de celles du coccus. Ensuite, l'une des deux cellules se divise perpendiculairement à la première cloison formée, puis l'autre se divise de même à son tour ; un écartement partiel se produit, semblable à celui qui a lieu lors de la germination des hormogonies, et l'on a ainsi une petite colonie circulaire de quatre cellules entourée par la membrane générale qui s'est accrue pour suivre ce développement. La division continuant, on trouve fréquemment de petites colonies compactes d'une

vingtaine de cellules englobées dans la gelée commune. C'est là le procédé général de germination des cocci; mais parfois, par suite d'une moindre résistance de la gaine commune ou d'un accroissement plus rapide du jeune trichome, celui-ci, rectiligne, sort partiellement de la gaine qui ne revêt plus que l'une de ses extrémités. Mais, tandis que le germe des kystes se cloisonne seulement après la rupture de la paroi, les premiers cloisonnements des cocci ont lieu à l'intérieur de la paroi agrandie et gélifiée.

Enfin, parmi les nodules bien colorés dus au *Nostoc* à l'état végétatif, on en trouve en juillet, de couleur plus foncée, qui, écrasés sous une lamelle, au lieu de donner des tronçons assez longs, à cellules en voie de division et à extrémités étirées, déchirées, se résolvent en tronçons courts, sans kystes, de deux à quelques cellules nettement séparées, ou même en cellules isolées, bien colorées, mais plus arrondies, moins granuleuses; tous les intermédiaires existent entre ces deux états. Je ne doute pas qu'il s'agisse là du retour de la forme filamenteuse à la forme coccoïde.

\*  
\* \*

En plus des deux modes de propagation connus chez les Nostocacées hétérocystées, hormogonies et kystes, le *N. punctiforme* en présente donc un troisième, qui n'avait pas encore été signalé, par cellules isolées différentes des kystes, les cocci. Cependant, on a décrit chez quelques Nostocs certains phénomènes qu'il est bon de rappeler.

M. Bornet dit, dans son étude sur le *N. Linckia* (*Notes algologiques*, p. 88 et 89), qu'au moment de la germination, l'enveloppe de la spore cède sur un point de sa surface avant que le germe commence à se diviser, et cette division se fait par des cloisons parallèles entre elles. Partant de ces spores ou kystes, l'auteur a obtenu dans ses cultures de nouvelles colonies qui, à leur tour, ont produit des « spores de seconde génération ». Or, parmi celles-ci, les unes germent comme les précédentes; les autres gélifient leur tégument plus

mince et plus pâle, et le germe grossit beaucoup avant de sortir. « Fréquemment, l'article se divise en travers, puis chaque moitié se divise à son tour par une cloison perpendiculaire à la précédente, ce qui produit un filament de quatre cellules plié sur lui-même, et c'est sous cette forme qu'il est expulsé de l'exospore. Dans d'autres cas, les cellules se multiplient un assez grand nombre de fois et constituent un gros amas sphérique à l'intérieur du tégument considérablement distendu. » Ces deux procédés de germination rappellent bien ceux des kystes et des cocci du *Nostoc punctiforme*.

Le même auteur a étudié le *N. muscorum* (*loc. cit.*, p. 97). Les hormogonies arrivées au repos se comportent de deux manières différentes. Tantôt chaque hormogonie donne, par ses divisions successives, un nouvel individu, mais un seul. Tantôt, toutes ou presque toutes les cellules se séparent les unes des autres par une cloison plus ou moins épaisse ; puis, chaque cellule grossit, s'arrondit ou s'élargit transversalement, demeure souvent dans cet état pendant quelques semaines et enfin germe ; le contenu protoplasmique produit un nouveau trichome inclus à l'intérieur de la membrane primitive qui se gonfle de manière à suivre son accroissement. Ces cellules spéciales, dit l'auteur, sont bien différentes des kystes. Peut-être pourrait-on les rapprocher des « spores de seconde génération » du *Nostoc Linckia* et des cocci du *Nostoc punctiforme*, qui alors ne seraient pas une formation particulière à cette espèce.

## EXPLICATION DES FIGURES

---

### PLANCHE XVII

*Nostoc punctiforme.*

(Toutes les figures sont représentées au grossissement de 690 diamètres.)

- Fig. 1. — Portion d'un filament étalé par compression, appartenant à une colonie kystifère.
- Fig. 2. — Hormogonies à différents états. Quatre d'entre elles, arrivées à l'état de repos n'ont pas encore commencé à se cloisonner longitudinalement; l'une élargit ses cellules transversalement, et les deux autres commencent à se cloisonner perpendiculairement aux cloisons existantes.
- Fig. 3. — Jeunes colonies provenant d'hormogonies et qui produisent des kystes en leur milieu.
- Fig. 4. — Kystes isolés dans une colonie adulte qui s'est dissociée en hormogonies; on voit aussi trois hétérocystes à peine teintés.
- Fig. 5. — Germination des kystes après cinq jours de culture entre lame et lamelle de verre.
- Fig. 6. — Germinations plus avancées, après douze jours de culture.
- Fig. 7. — Cocci provenant d'un nodule dissocié.
- Fig. 8. — Germination des cocci.

# TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Des influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des Champignons, par M. A. Lendner.....	1
Recherches anatomiques et taxinomiques sur les Onothéracées et les Haloragacées, par M. P. Parmentier .....	65
Action de l'alcool sur la germination des spores des Champignons, par M. P. Lesage.....	151
Recherches sur le développement de l'archégone chez les Muscinées, par M. L.-A. Gayet.....	161
Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et les Cypéracées, par M. Ph. Van Tieghem .....	259
Sur le développement des points végétatifs des tiges chez les Monocotylédones, par M. J. Baranetzky.....	311
Sur le <i>Nostoc punctiforme</i> , par M. C. Sauvageau .....	366

# TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

BARANETZKY (J.). — Sur le développement des points végétatifs des tiges chez les Monocotylédones.....	311	cool sur la germination des spores des Champignons... 151
GAYET (L.-A.). — Recherches sur le développement de l'archégone chez les Muscinées....	161	PARMENTIER (P.). — Recherches anatomiques et taxinomiques sur les Onothéracées et les Haloragacées.. .....
LENDNER (A.). — Des influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des Champignons... 1		65
LESAGE (P.). — Action de l'al-		SAUVAGEAU (C.). — Sur le <i>Nostoc punctiforme</i> .....
		366
		TIEGHEM (PH. VAN). — Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et les Cypéracées.....
		259

# TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME

---

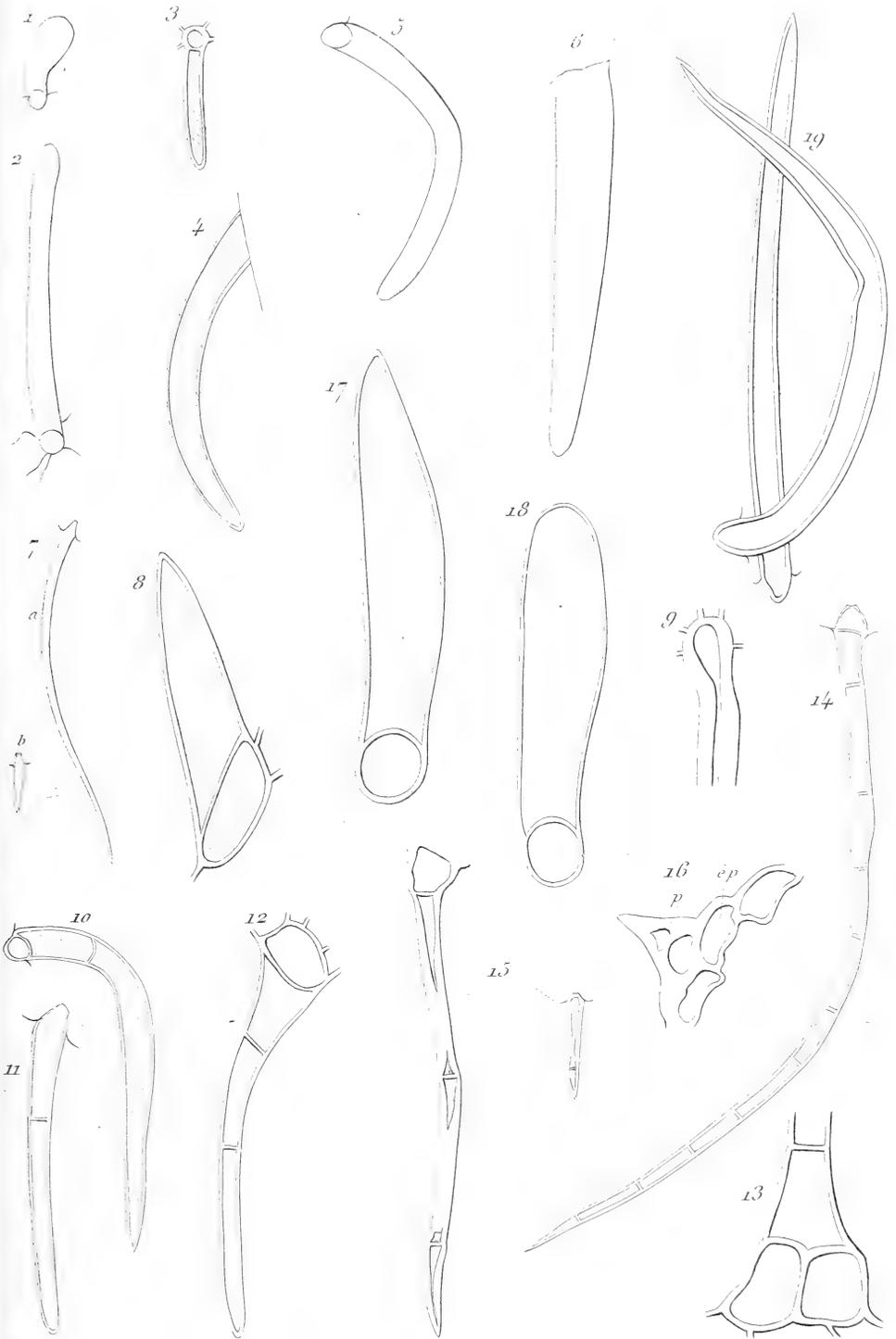
Planches I à VI. — Structure des Onothéracées et des Haloragacées.

Planches VII à XIII. — Développement de l'archégone des Muscinées.

Planches XIV à XVI. — Développement du point végétatif de la tige des Monocotylédones.

Planche XVII. — *Nostoc punctiforme*.

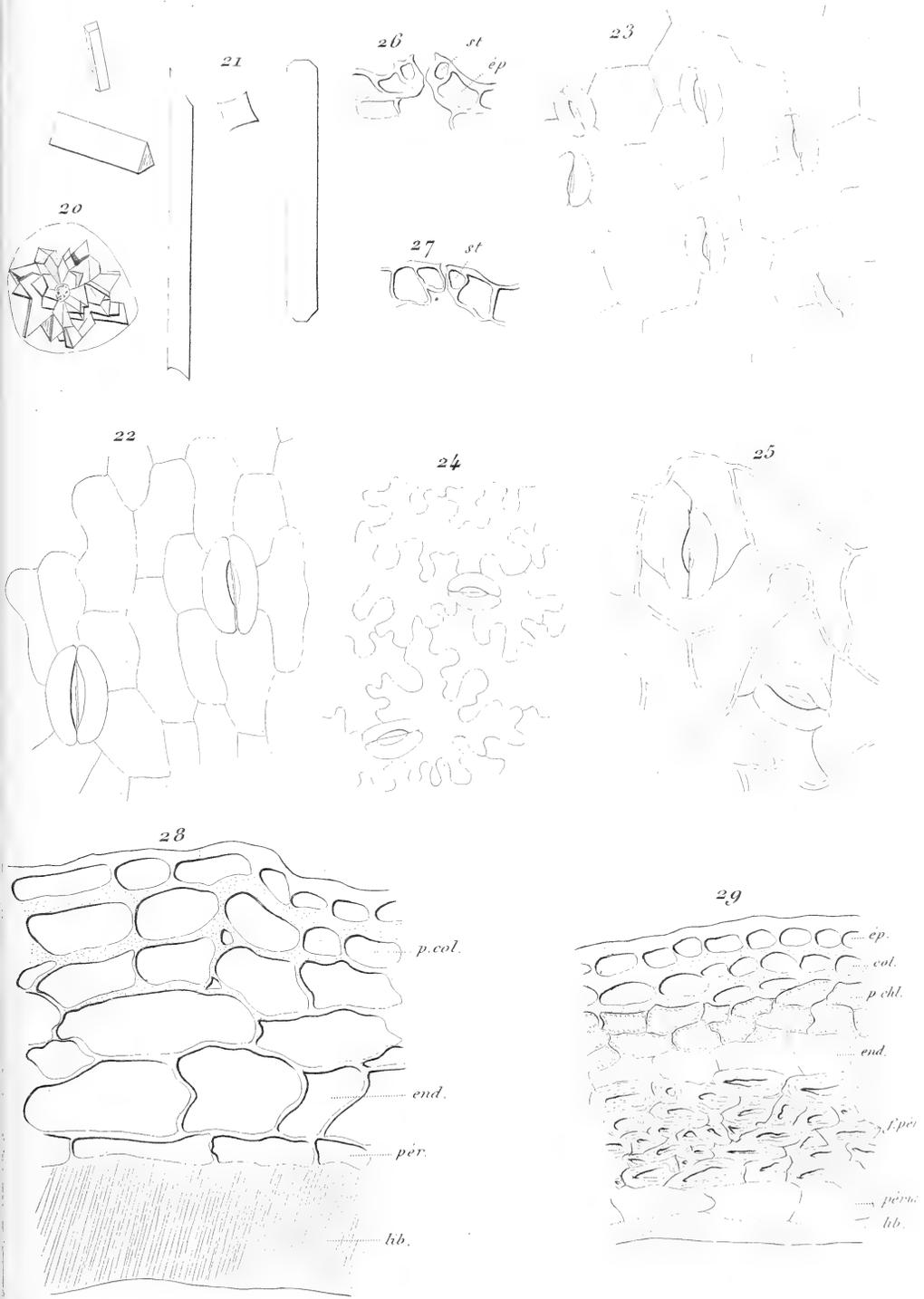
Figures dans le texte 1 à 7. — Développement des Champignons.



Parmentier del.

Humely sc.



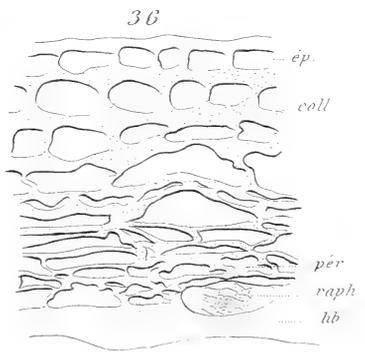
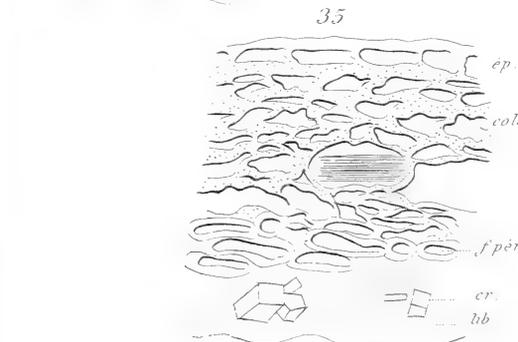
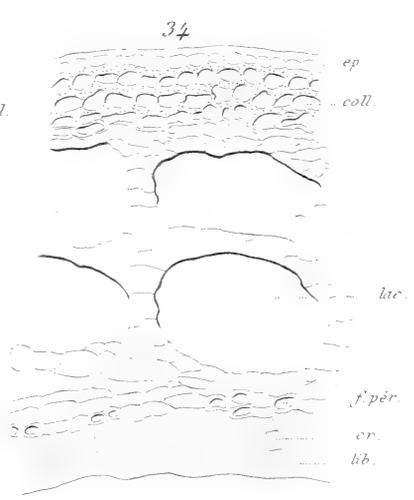
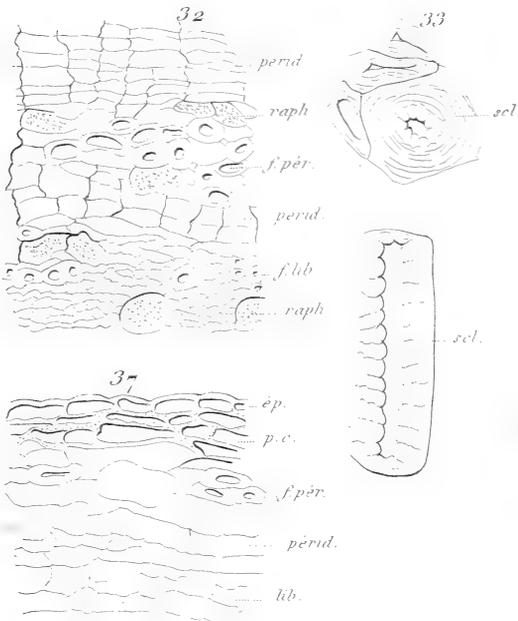
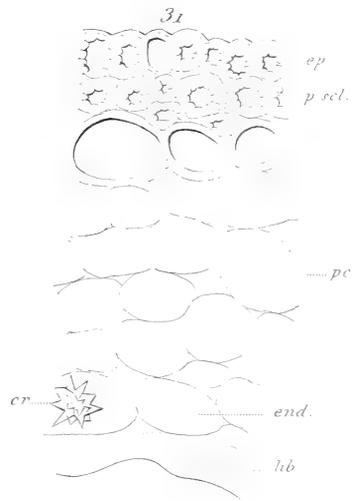
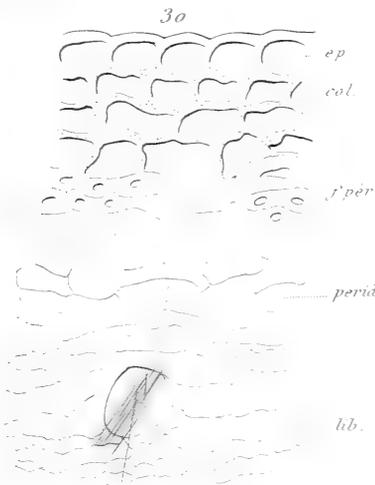


Parmentier del.

Himely sc

*Onothéracées et Haloragacées*





Farmentier del.

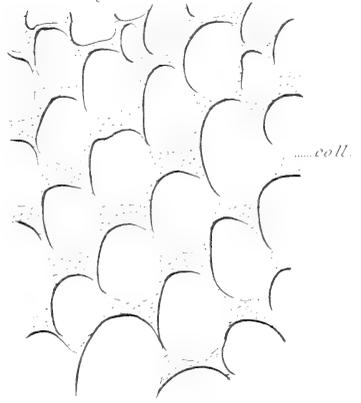
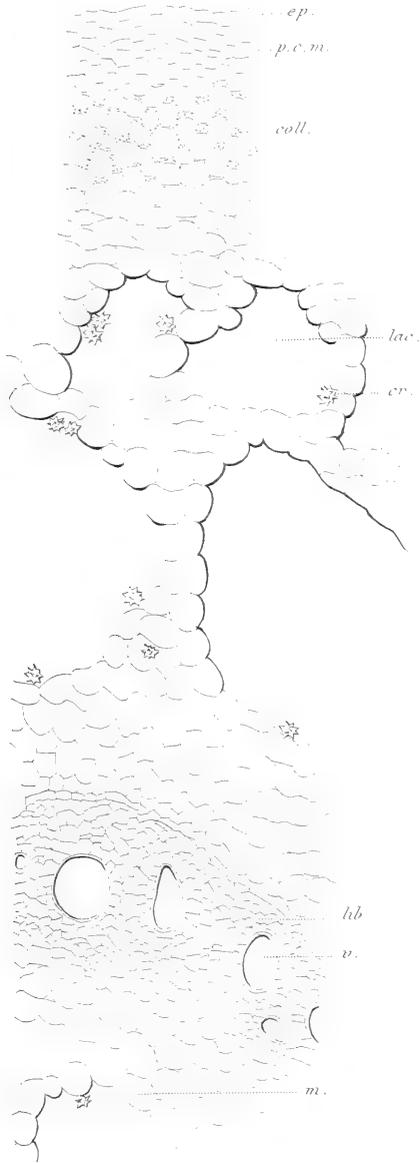
Himely sc.

*Onothéracées et Haloragacées*

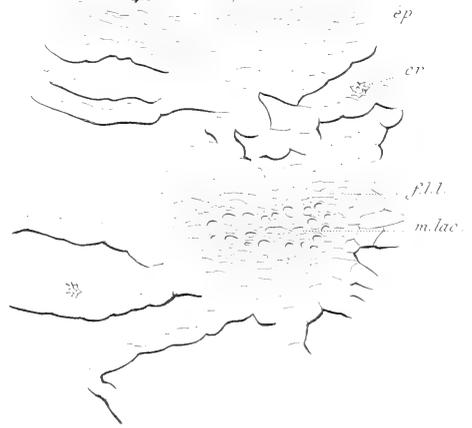


38

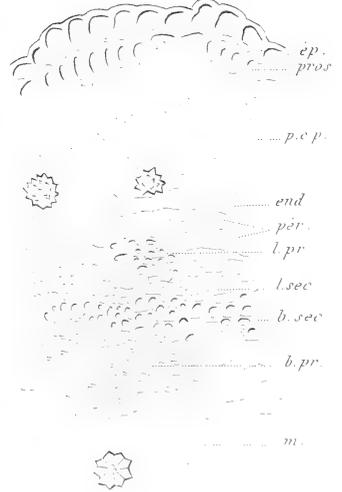
39



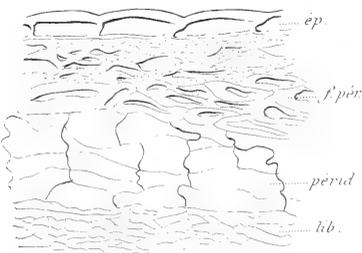
40



41



42



Parmentier del.

Himely sc.

*Onothéracées et Haloragacées*



43

44



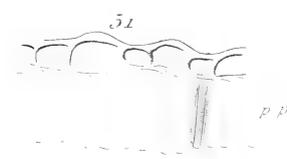
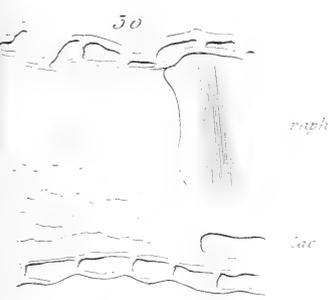
45



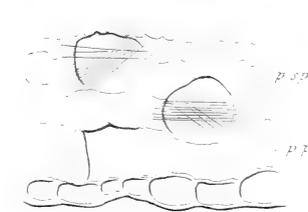
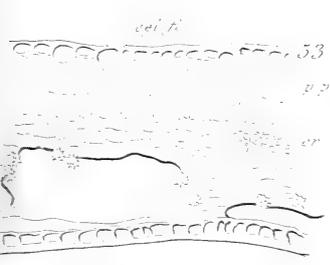
46



48



49

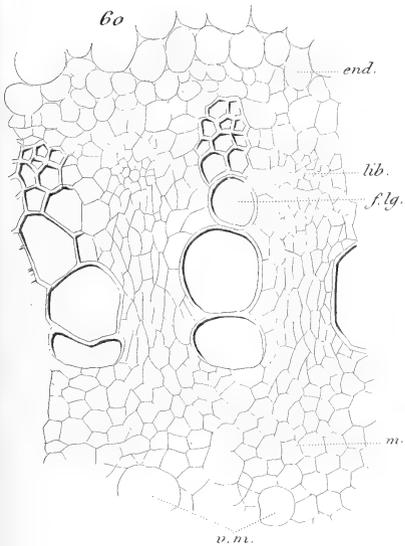
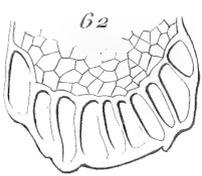
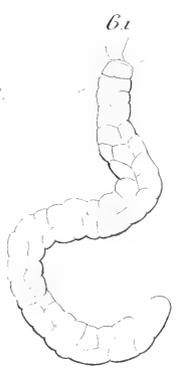
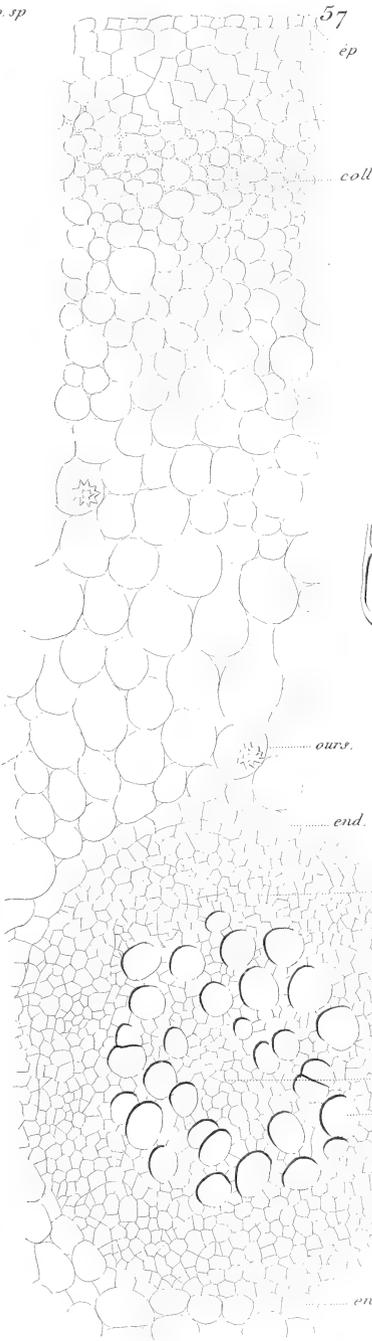
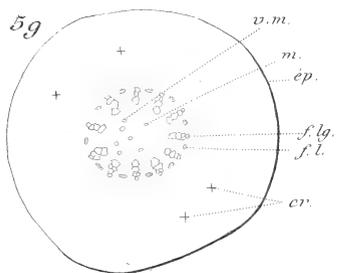
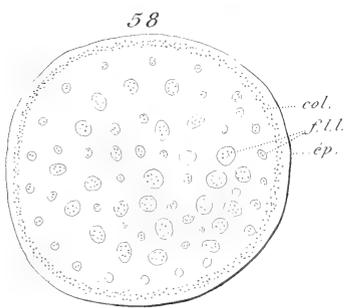
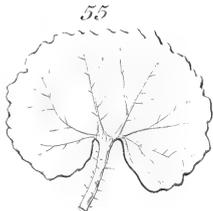
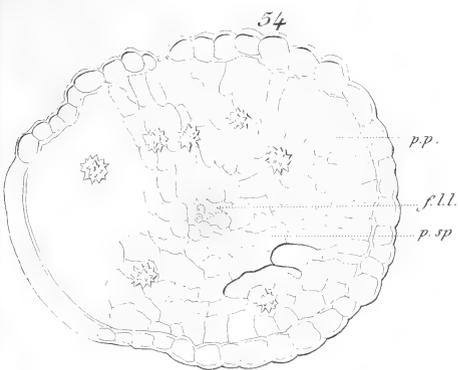


Parmentier del.

Himely sc.

*Onothéracées et Haloragacées*



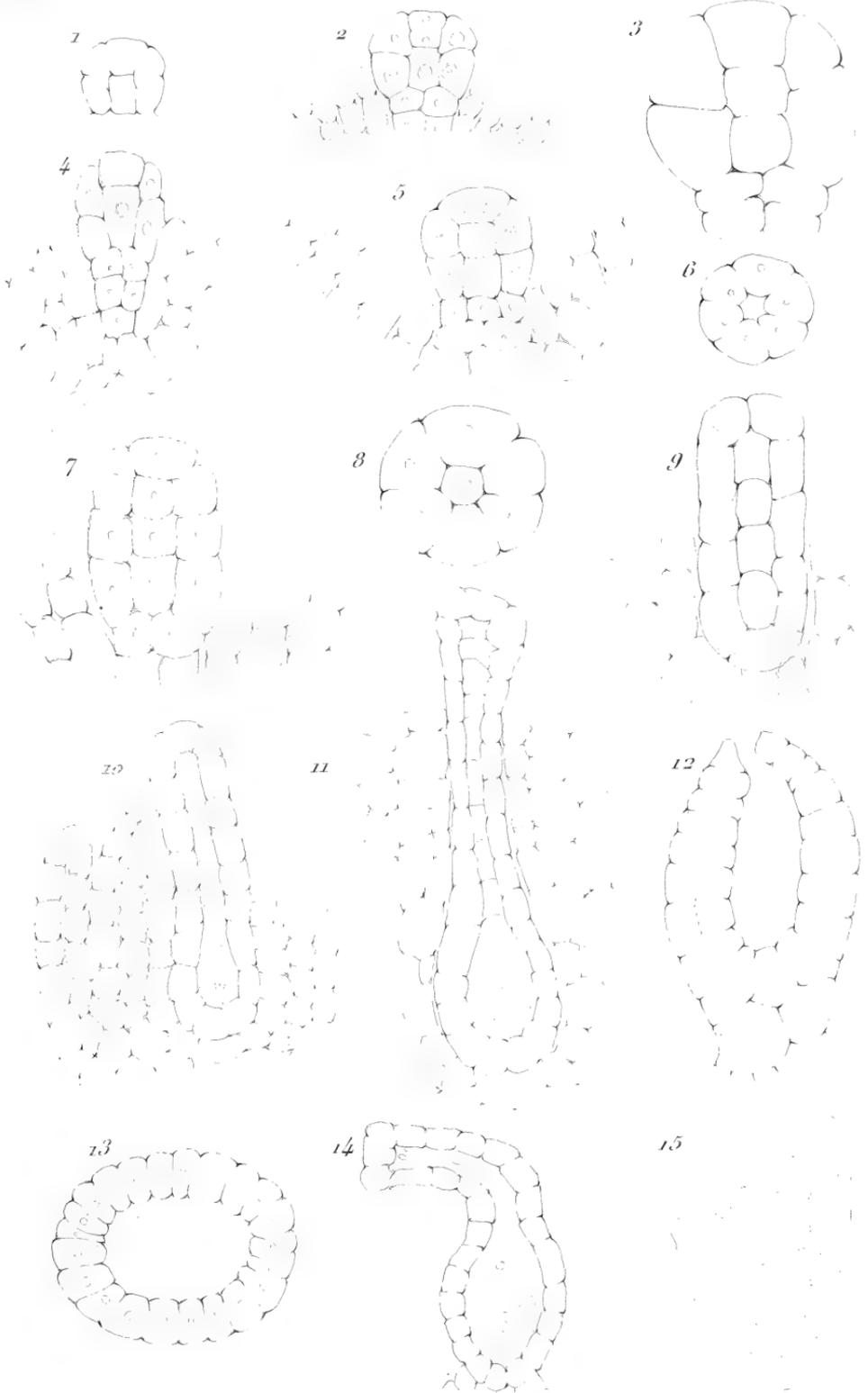


Farmentier del.

Himely sc.

*Onothéracées et Haloragacées*



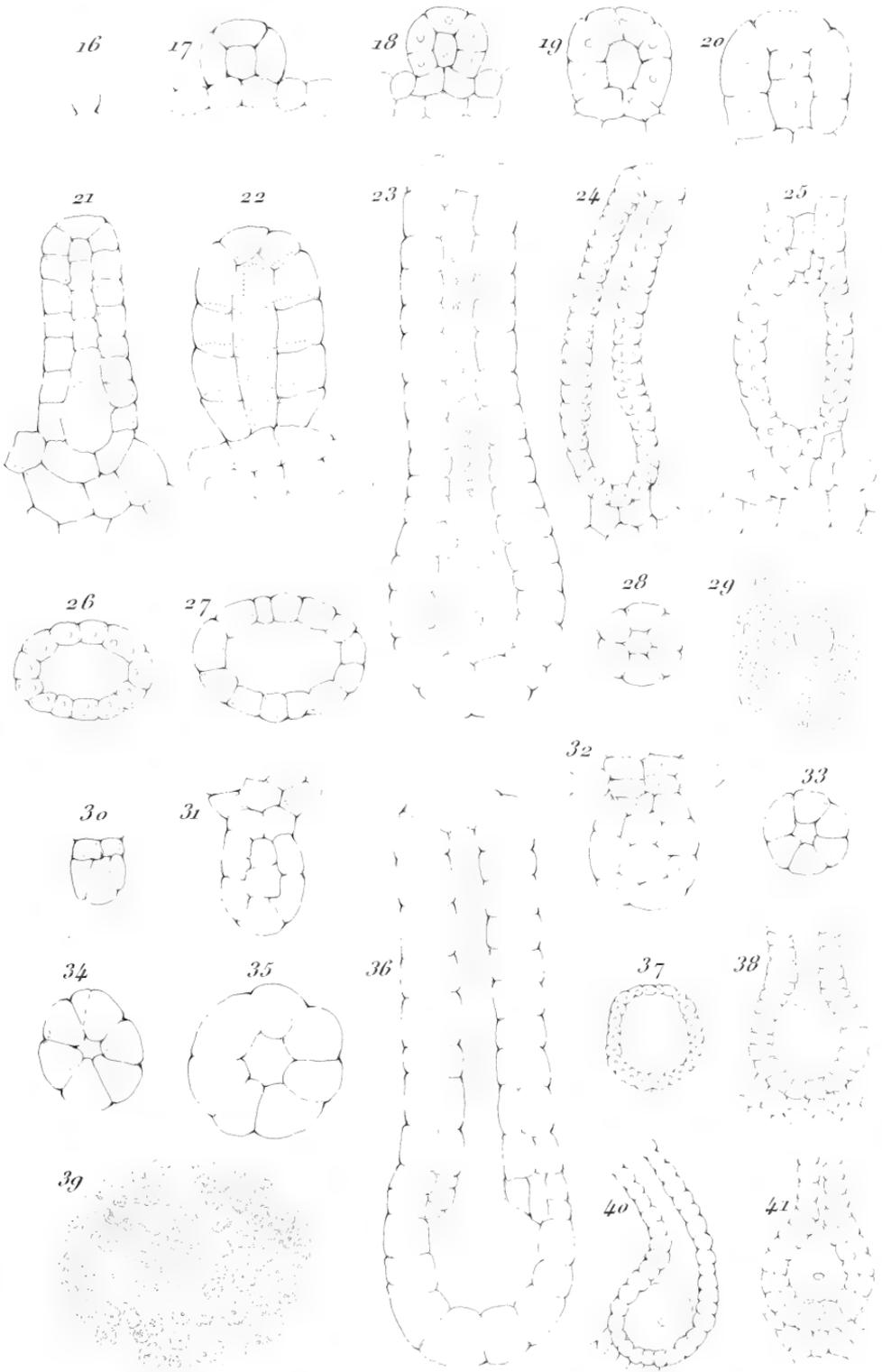


Gayet del.

Himely sc.

*Riccia* (1-13), *Sphaerocarpus* (14-15).



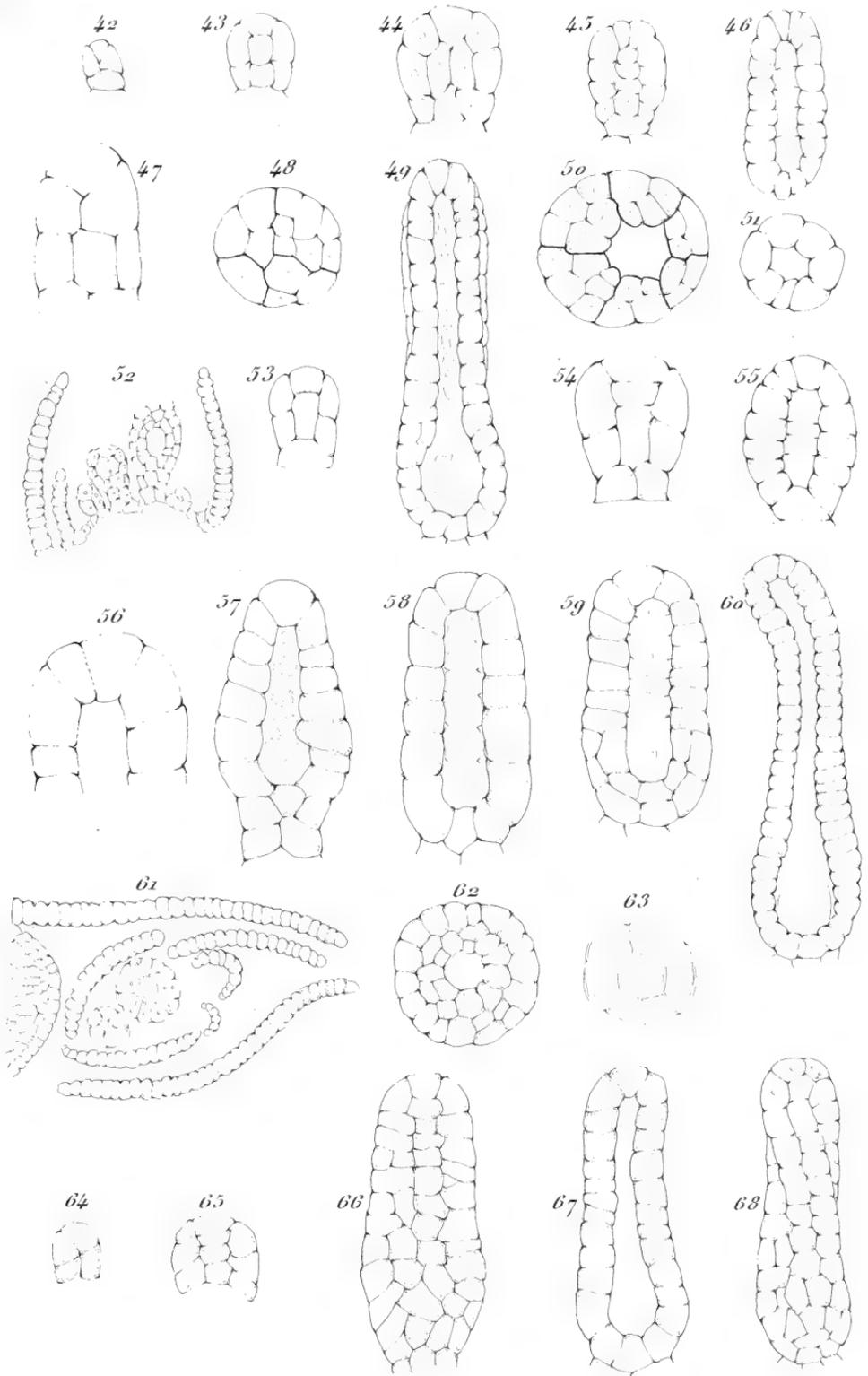


Gayet del.

Himely sc.

*Targionia* (16-29). *Preissia* (30-41).



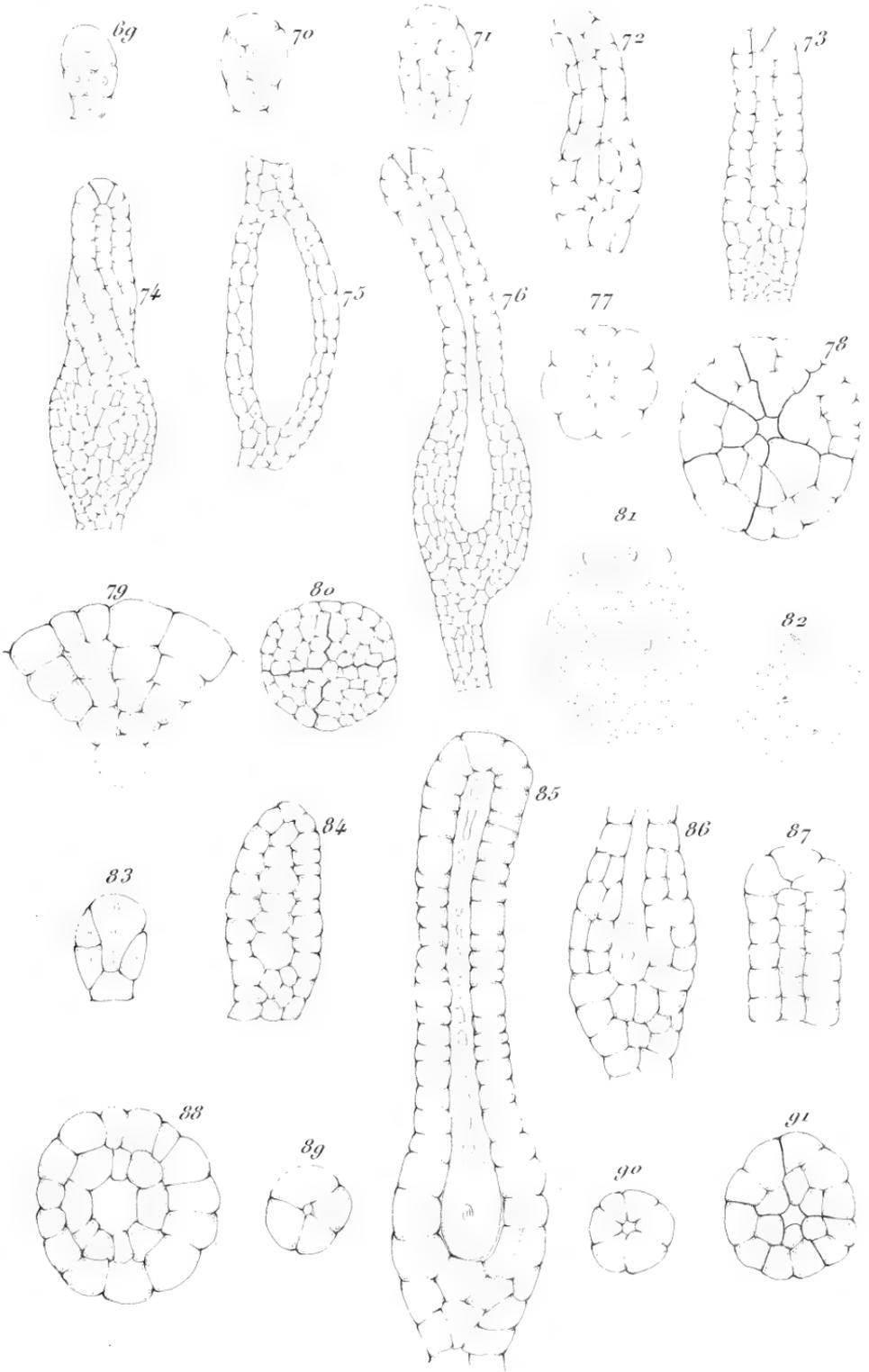


Gayet del.

Himely sc.

*Pellia* (42-51), *Madotheca* (52-63),  
*Lophocolea* (64-66), *Lioclæna* (67-68).



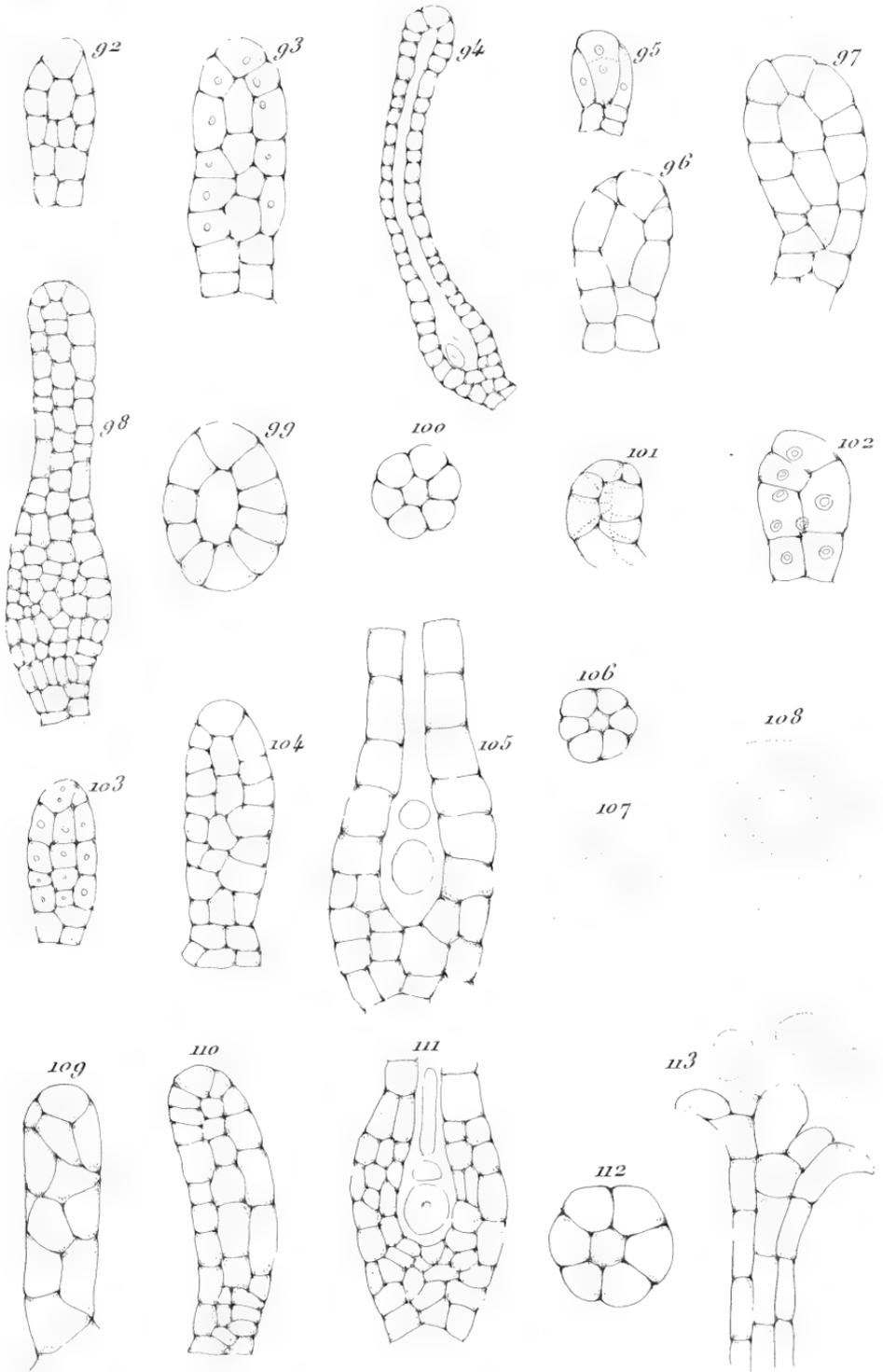


Gayet del.

Himely sc.

*Sphagnum* (68-82). *Andraea* (83-91).



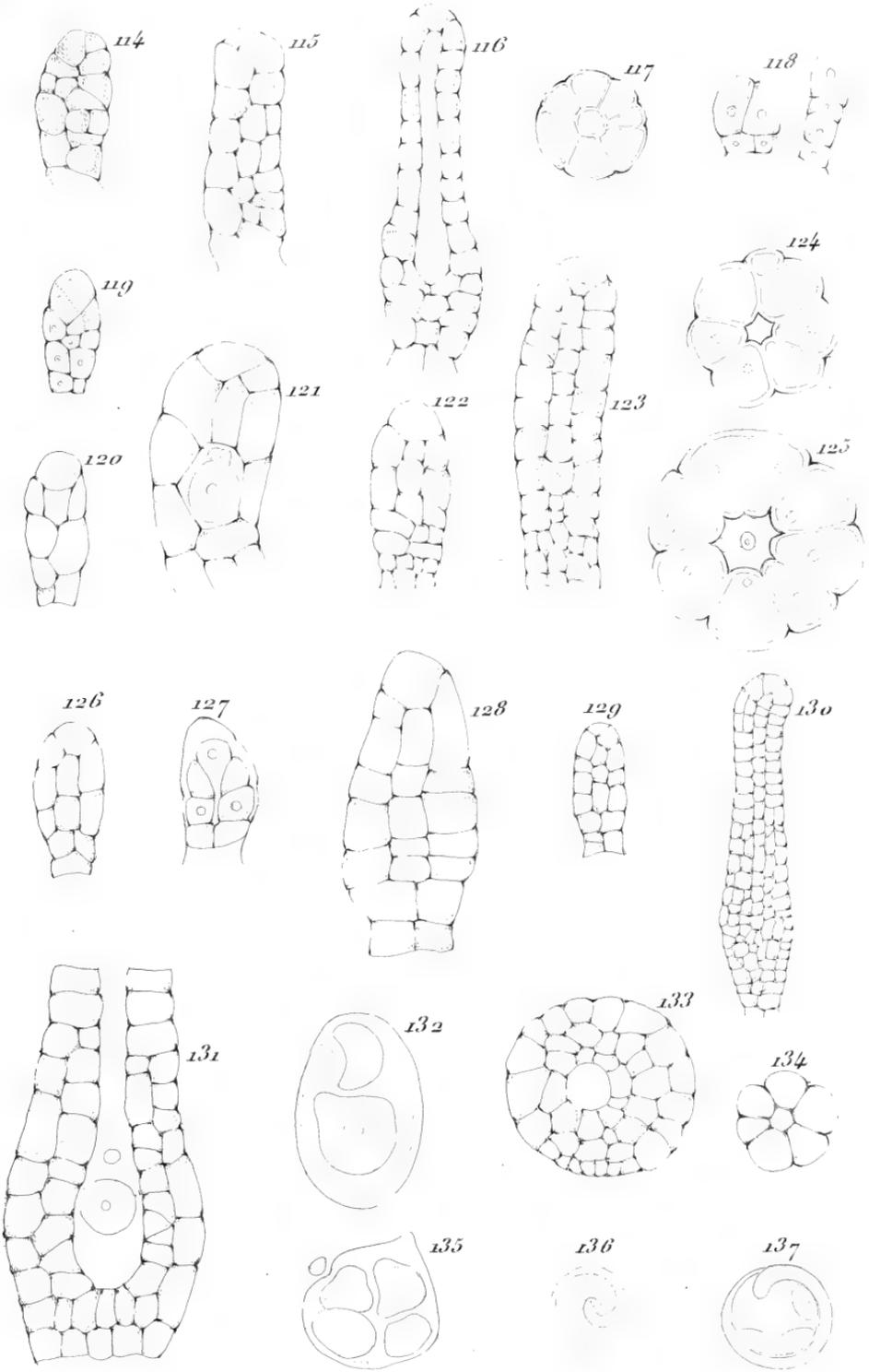


Gayet del.

Hübely sc.

*Archidium* (92-94). *Ephemerum* (95-100).  
*Pleuridium* (101-108). *Phascum* (109 - 113)





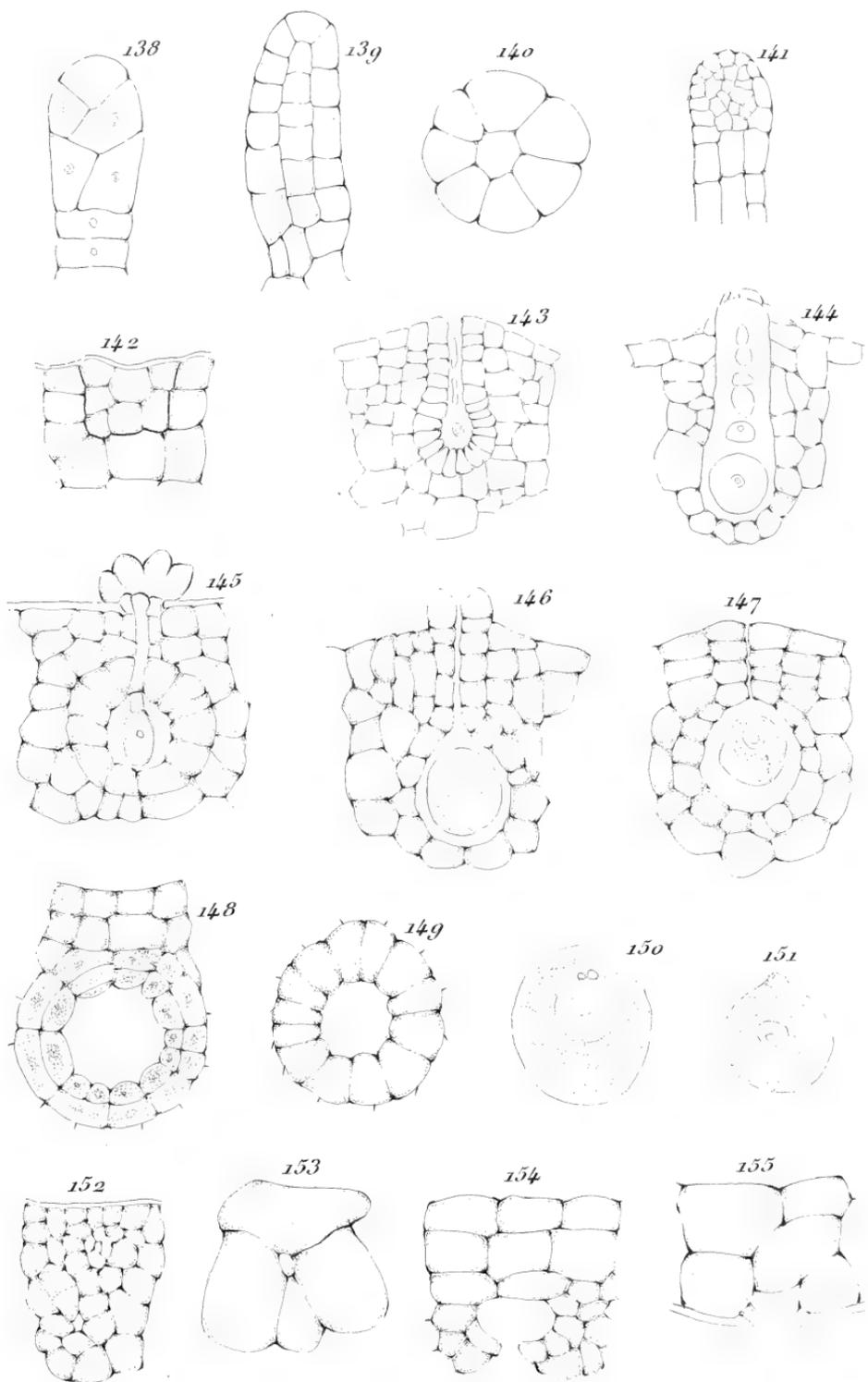
Gayet del.

Hübely sc.

*Diphyscium* (114-117), *Barbula* (118-125), *Orthotrichum* (126).

*Encalypta* (127-128), *Bryum* (129-134), *Fissidens* (135-137).





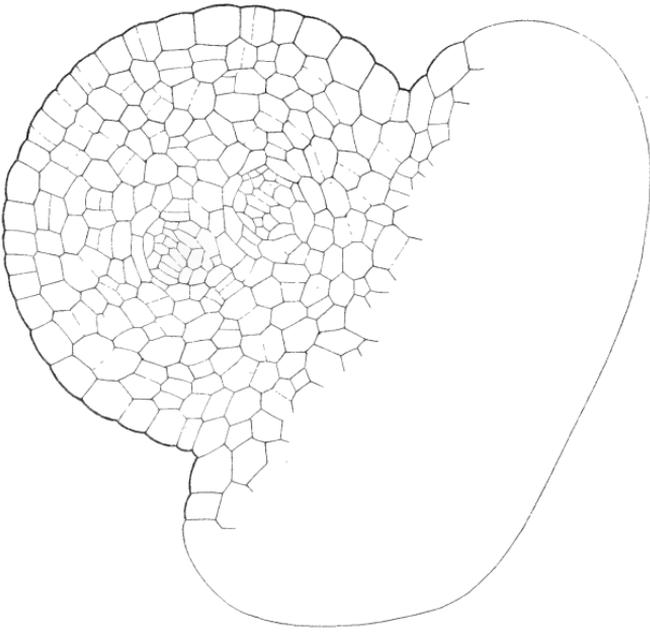
Gayet del.

Himeley sc.

*Mnium* (138-141). *Anthoceros* (142-155).

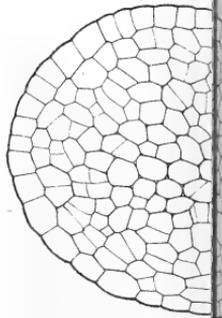
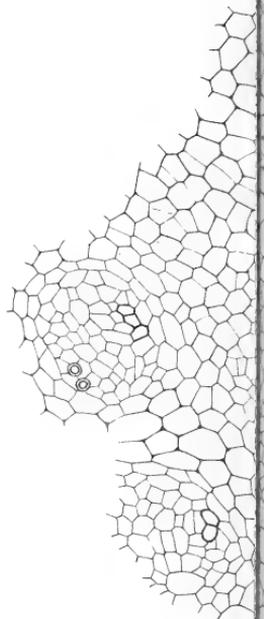
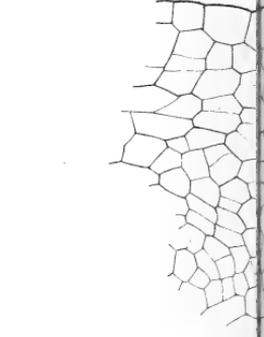
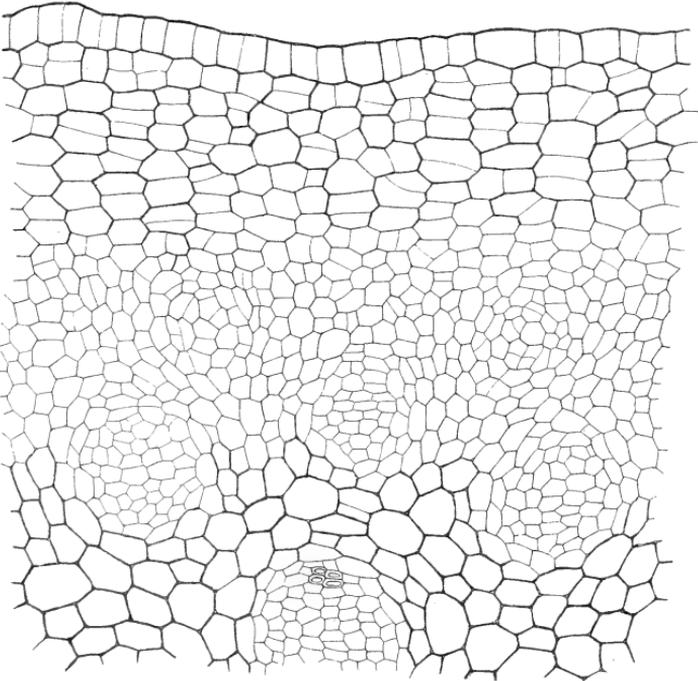


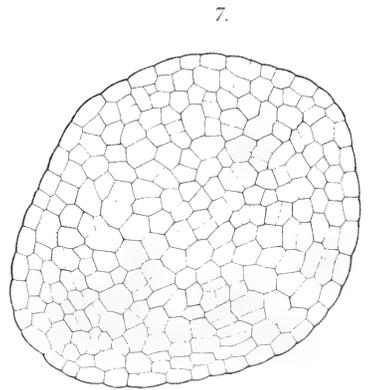
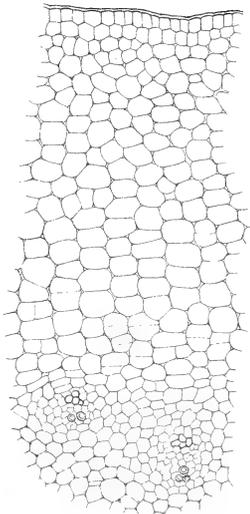
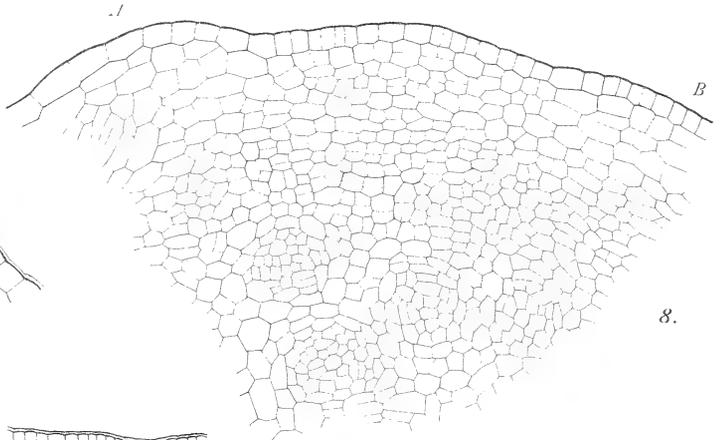
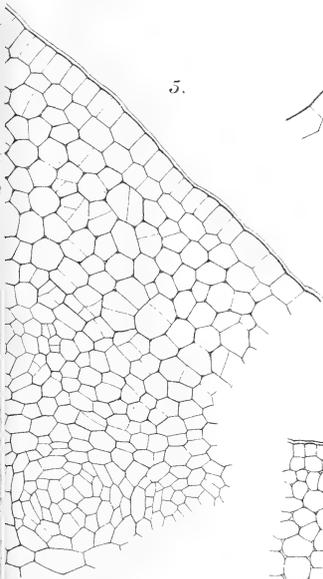
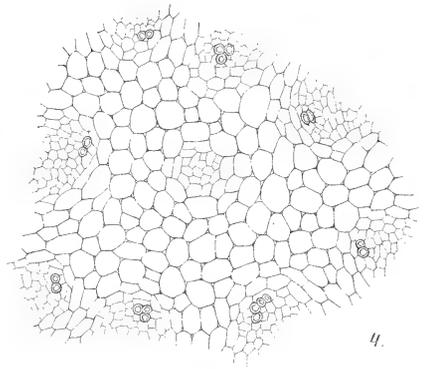
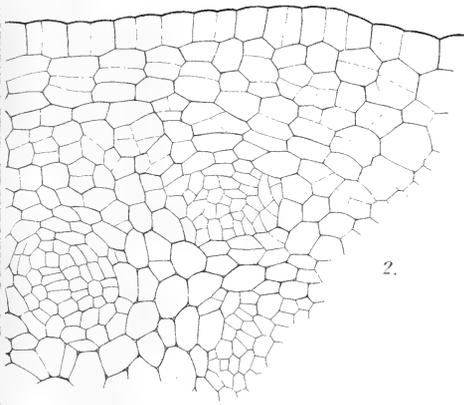




1.

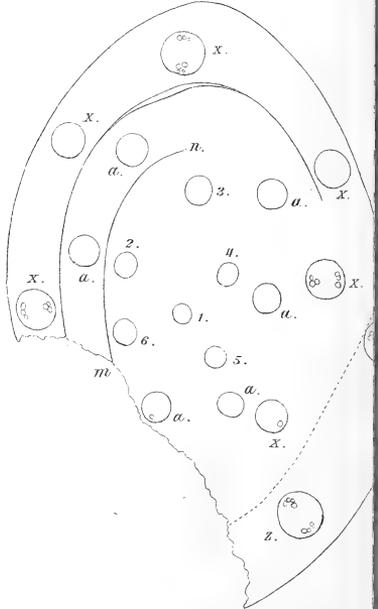
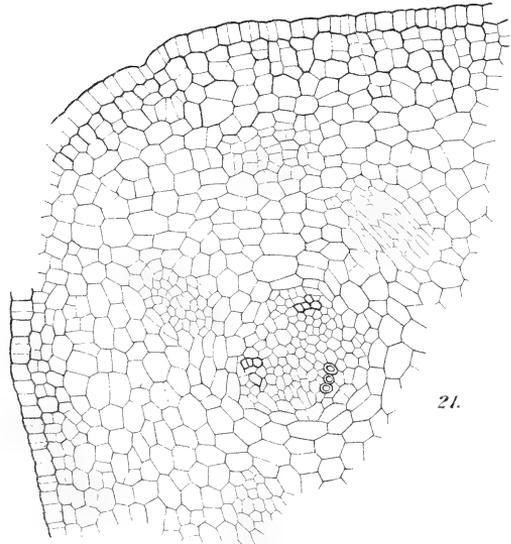
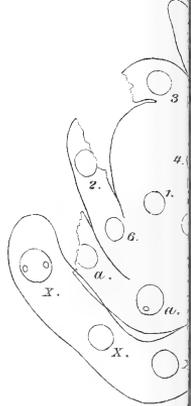
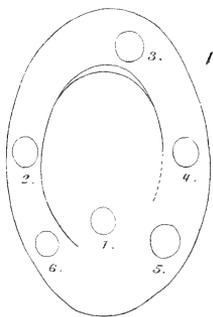
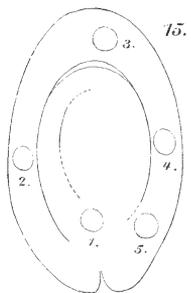
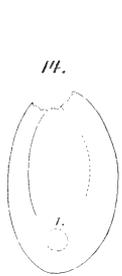
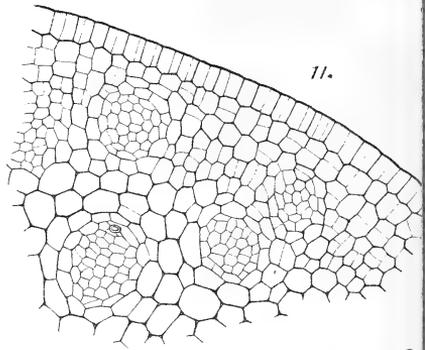
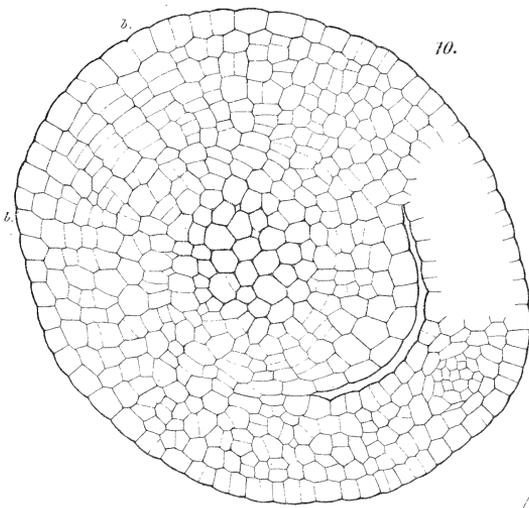
3.

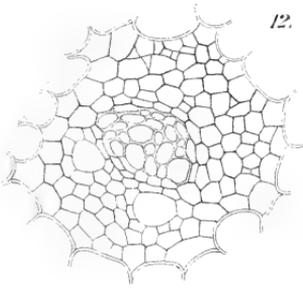




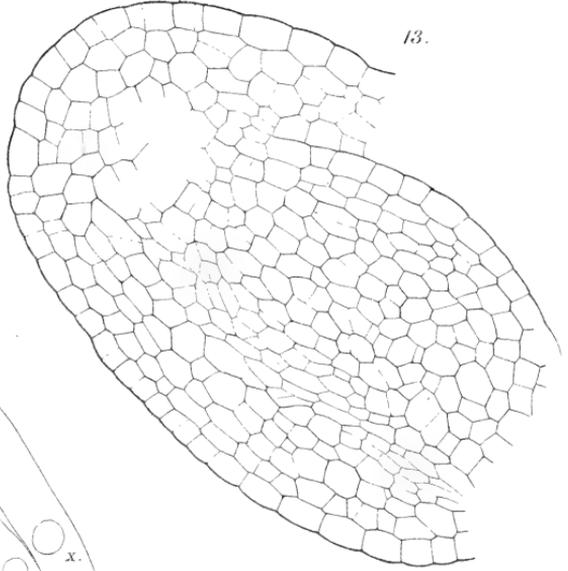




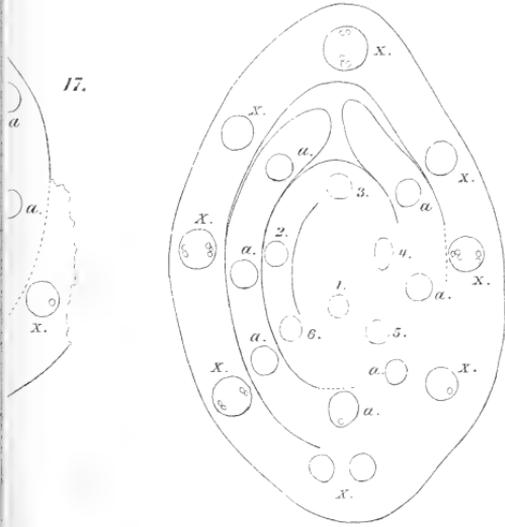




12.

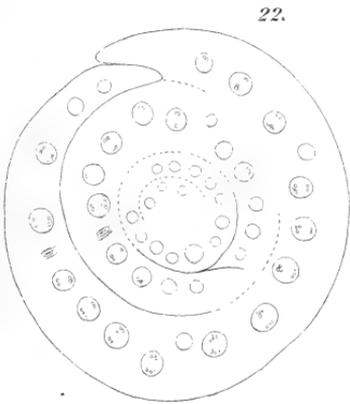


13.

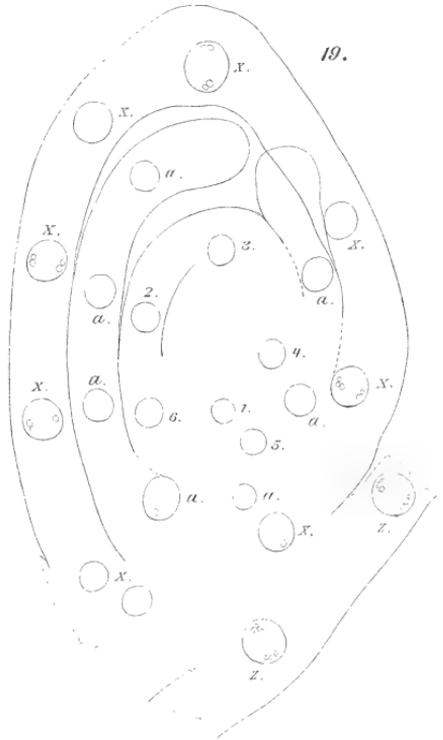


17.

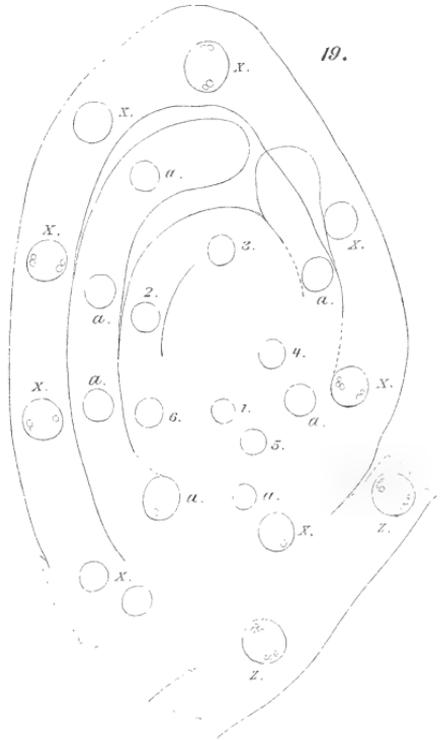
18.



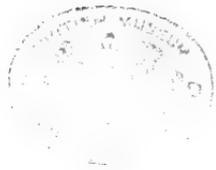
22.



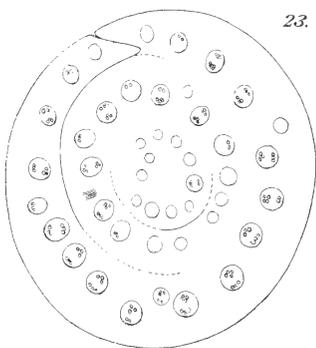
18.



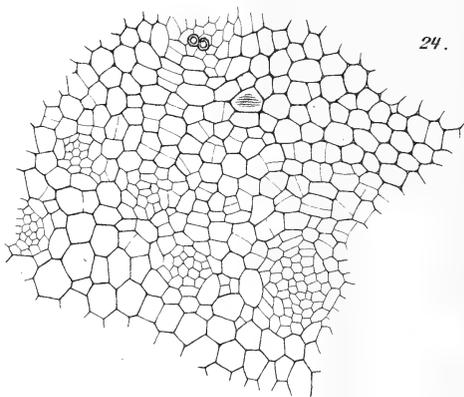
19.



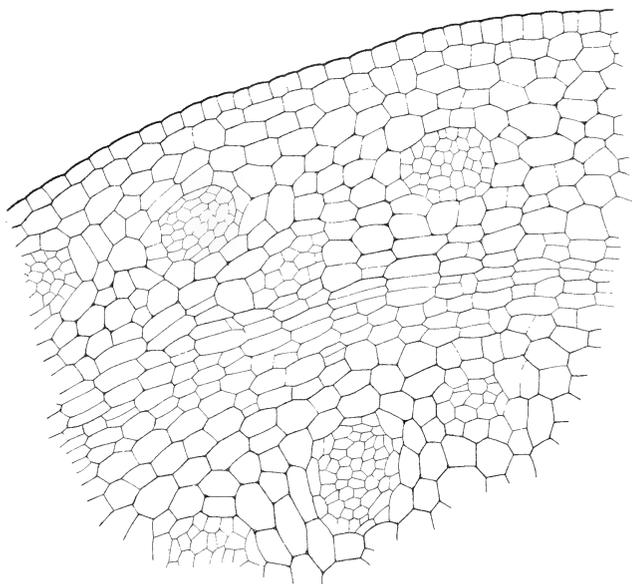




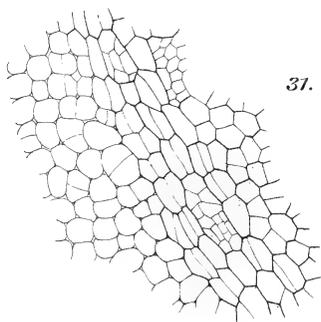
23.



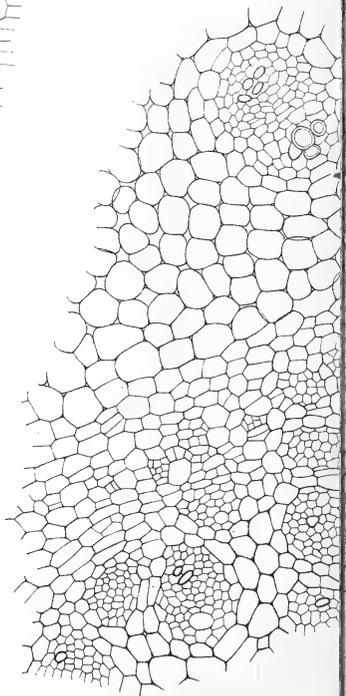
24.

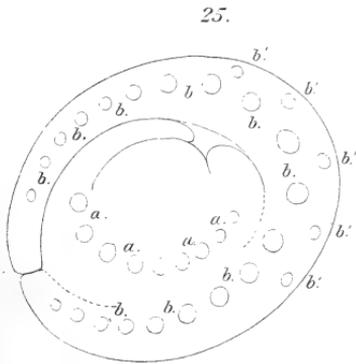
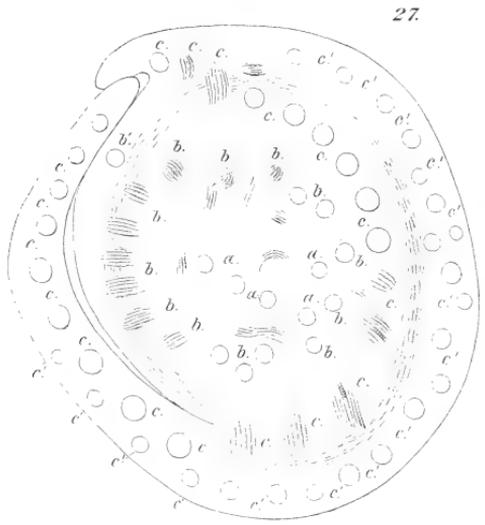
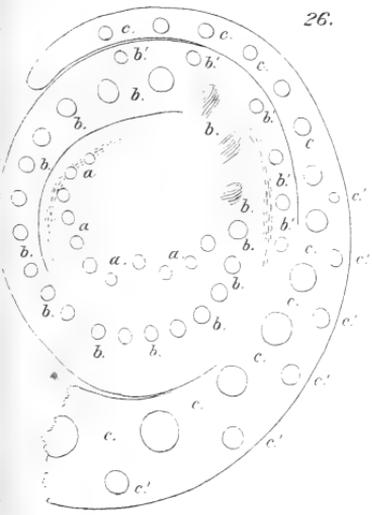


28.

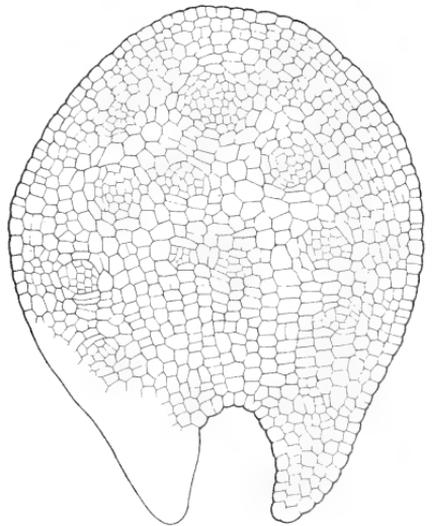


31.

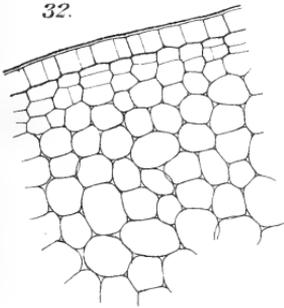




30.



32.







C. Sauvageau del.

Himeley sc.

*Nostoc punctiforme*.









