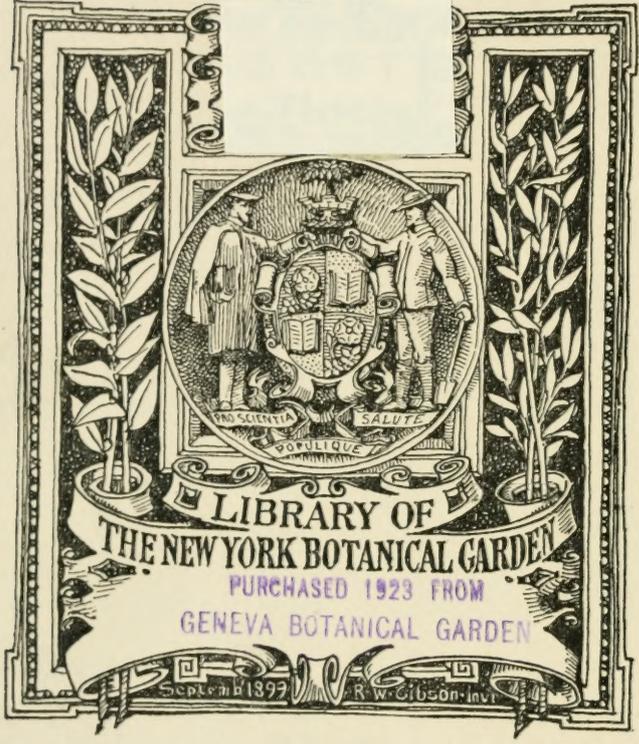


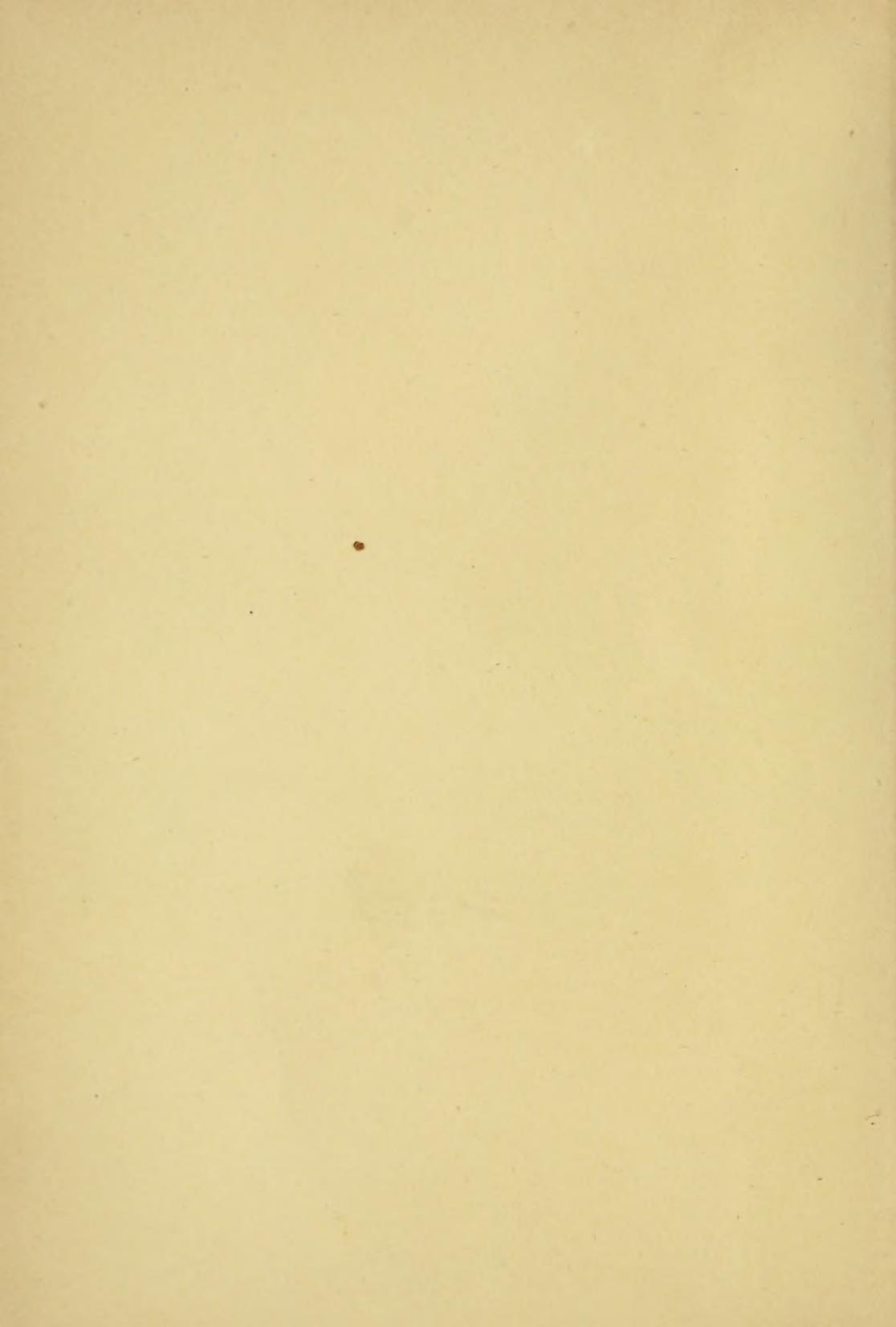
V. 4

XA .N5613

V. 4











A N N A L E S

DU

JARDIN BOTANIQUE DE BUITENZORG.

---

VOLUME IV.



ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE

DE

BUITENZORG,

PUBLIÉES PAR

M. LE DR. MELCHIOR TREUB,

Membre de l'Académie royale néerlandaise des sciences.

Directeur du Jardin.

---

VOLUME IV.

LIBRARY  
NEW YORK  
BOTANICAL  
GARDEN

---

LEIDE. — E. J. BRILL.

1884.

113613  
v. 4

## TABLE DES MATIÈRES.

	Pag.
<b>M. TREUB, Recherches sur les Cycadées.</b> 3. (Pl. I—III) . . . . .	1.
Embryogénie du <i>Cycas circinalis</i> . . . . .	1.
<b>M. W. BURCK, Sur l'organisation florale chez quelques Rubiacées.</b>	
Suite. (Pl. IV--VI). . . . .	12.
<i>Psychotria</i> L. . . . .	12.
<i>Saprosma</i> Bl. . . . .	15.
<i>Hydnophytum</i> et <i>Myrmecodia</i> . . . . .	16.
Série des <i>Chiococca</i> Baillon . . . . .	22.
<i>Polyphragmon</i> Desf. ( <i>Timonius</i> Rmph.) . . . . .	22.
<i>Chomelia</i> . . . . .	25.
<i>Canthium</i> Lam. ( <i>Plectronia</i> Dc.) . . . . .	26.
Série des <i>Oldenlandieae</i> . . . . .	30.
<i>Pentas</i> . . . . .	30.
<i>Hedyotis</i> . . . . .	30.
<i>Portlandieae</i> . . . . .	31.
Série des <i>Genipeae</i> . . . . .	33.
<i>Gardenia Stanleyana</i> Hook . . . . .	33.
<i>Gardenia citriodora</i> Hrt.?. . . . .	35.
<i>Gardenia resinifera</i> Krth. fig. 30, 31. . . . .	35.
<i>Gardenia curvata</i> T. et B. . . . .	36.
<i>Gardenia Blumeana</i> Dc. fig. 29. . . . .	36.
<i>Griffithia</i> W. et A. . . . .	37.
<i>Posoqueria</i> . . . . .	38.
<i>Randia</i> . . . . .	39.
<i>Scyphostachys</i> (fig. 35). . . . .	41.
<i>Eriostoma</i> . . . . .	41.
<i>Oxyanthus</i> . . . . .	42.
<i>Diplospora</i> . . . . .	43.
Série des <i>Spermacoceae</i> . . . . .	45.
Série des <i>Cinchoneae</i> . . . . .	45.
<i>Sarcocephalus</i> . . . . .	46.
<i>Uncaria</i> et <i>Hymenodictyon</i> . . . . .	47.
Série des <i>Coffeae</i> . . . . .	47.

	Pag.
Pavetta L. fig. 45 et 46. . . . .	47.
Stylocoryne W. et A. . . . .	49.
Coffea . . . . .	50.
Coffea Liberia (fig. 52) . . . . .	56.
Coffea Bengalensis Roxb. (fig. 53) . . . . .	57.
Conclusions et considérations générales. . . . .	58.
<b>W. BURCK.</b> Contributions to the Fern-Flora of Borneo. (Pl. VII) .	88.
<b>M. TREUB.</b> Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. 5. (Pl. VIII). . . . .	101.
L'embryon du Barringtonia Vriesii T. et B. . . . .	101.
<b>M. TREUB.</b> Études sur les Lycopodiacées . . . . .	107.
Le prothalle du Lycopodium cernuum L. . . . .	107.
Anthéridies . . . . .	126.
Archégonés . . . . .	128.
<b>H. GRAFEN ZU SOLMS LAUBACH,</b> Der Aufbau des Stockes von Psilotum Triquetrum und dessen Entwicklung aus der Brut- knospe . . . . .	139.
Literaturverzeichniss . . . . .	187.

LIBRARY  
NEW YORK  
BOTANICAL  
GARDEN

# RECHERCHES SUR LES CYCADÉES

PAR

M. TREUB.

3.

*Embryogénie du Cycas circinalis* <sup>1)</sup>.

Bien que M. Warming ait fourni de précieuses indications sur l'embryogénie des Cycadées, on ne connaît jusqu'à ce jour, pour aucune Cycadée, l'évolution complète de l'embryon. Après de nombreuses tentatives infructueuses, je suis enfin en état de combler presque entièrement cette lacune, pour le *Cycas circinalis*. Il reste toujours quelque chose à désirer, quelques stades du développement m'ayant échappé; mais, on voudra bien convenir, j'espère que, néanmoins, les traits principaux du développement de l'embryon de ce *Cycas*, peuvent être, maintenant, considérés comme connus.

Dans le courant des années 1881 et 1882 j'ai reçu jusqu'à six ou sept fois des envois considérables de graines de *Cycas*, de différents endroits de Java. J'ai dû examiner des centaines de graines avant de trouver les premiers stades que traverse l'embryon, et surtout avant de connaître les changements qui surviennent dans l'oeuf peu de temps après la fécondation. Si j'ai enfin pu atteindre au but que je m'étais proposé, c'est

1) Voy. pour les deux premières parties de ces recherches le Vol. II des Annales.

AUG 7 - 1923

surtout grâce à l'appui bienveillant qu'ont voulu me prêter M. l'assistant-résident Voet et M. le contrôleur Labaar, en m'envoyant, à plusieurs reprises, de grandes quantités de graines, récoltées dans les environs de Tjilatjap.

Les difficultés que l'on éprouve à obtenir une série sensiblement complète d'observations s'expliquent, d'abord parce que rien ne trahit, dans l'aspect de la graine, l'état dans lequel se trouve l'embryon qu'elle renferme; ensuite, parce que des graines du même âge peuvent renfermer des embryons tantôt plus tantôt moins avancés. Ainsi, il y a des graines encore attachées aux carpophylles et qui contiennent des embryons passablement développés, tandis que, d'autres fois, l'évolution de l'embryon ne paraît commencer que dans les graines détachées de la plante-mère. Une variabilité du même genre a été signalée pour d'autres Cycadées par M. Warming<sup>1)</sup>. Aussi je suis de l'avis de M. Bower, et je ne crois pas non plus qu'il faille attacher une grande importance au développement tardif que présente souvent l'embryon dans les graines de plusieurs Gymnospermes<sup>2)</sup>.

Le nombre des archéogones dans une graine de *Cycas circinnatis* varie le plus souvent, entre 3 et 6, comme chez d'autres Cycadées<sup>3)</sup>. Toutefois, on en trouve de temps en temps un plus grand nombre. Ainsi, dans le cas de la figure 1 Pl. I, il y en avait 8. Il en fut de même pour celui de la figure 2, où l'on voit proéminer le tissu au centre de l'enfoncement hébergeant les archéogones, nommé „cavité endospermique” par M. Warming<sup>4)</sup>. Des cas de ce genre conduisent vers ceux des figures 3 et 4, où il y a deux cavités endospermiques, présentant chacune un assez grand nombre d'archéogones.

Les archéogones n'ont que deux cellules de col, tel que M. Warming l'a indiqué<sup>5)</sup>; une ou deux fois j'ai vu une cellule

1) Warming, Rech. et rem. s. l. Cycadées; Overs. over d. K. D. Vidensk. Selsk. Forh. 1877, p. 4 (du tiré à part).

2) F. O. Bower, Germin. and Embryogeny of Gnetum Gnemon; Quart. Journ. Vol. XXII, p. 290.

3) Braun, Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen, 1875, p. 291.

4) Loc. cit. p. 3.

5) Loc. cit.

de col divisée par une cloison transversale. Le plus jeune état d'archégone observé par moi, est représenté, en section longitudinale dans la figure 5. Le protoplasma de la cellule centrale, contracté par l'alcool, ne constitue encore qu'un mince revêtement de la paroi; le noyau occupe le sommet. Bien que les cellules du col se soient déjà différenciées, il ne me paraît pas douteux que l'archégone en entier ait tiré son origine d'une seule cellule périphérique de l'endosperme, comme chez les autres Gymnospermes; cette cellule a dû donner naissance, par une segmentation en sens transversal, à un grand segment inférieur, la cellule centrale, et à un segment supérieur, la cellule-mère du col. De bonne heure celle-ci se divise, et, vues d'en haut, les cellules de col se distinguent aisément des éléments qui sont autour (fig. 6).

A mesure que la cellule centrale grandit, son contenu protoplasmique augmente. Le protoplasma devenu écumeux perd petit-à-petit ses vacuoles (fig. 7), et, finalement, la cellule centrale est occupée par un corps protoplasmique continu, chargé de nombreuses gouttelettes. Cela s'accorde parfaitement avec la description donnée par M. Warming <sup>1)</sup>.

Dans sa première communication, M. Warming avait indiqué l'existence d'une cellule de canal <sup>2)</sup>. Plus tard mon savant ami ne l'a plus retrouvée; il suppose que sa première indication, comme celle de M. Strasburger pour le *Cycas sphaerica*, repose en partie sur une confusion avec le noyau cellulaire.

Sur ce point, il ne me reste pas les moindres doutes pour ce qui concerne le *Cycas circinalis*; il n'y a jamais de cellule de canal (comp. la figure 8). Quant à la place qu'occupe le noyau cellulaire dans la cellule centrale, mes observations m'ont donné un résultat quelque peu différent de celui auquel est arrivé M. Warming. Dans les Cycadées examinées par lui, le noyau descend lentement vers l'extrémité inférieure de la cellule centrale <sup>3)</sup>. Chez le *Cycas circinalis* j'ai, invariablement,

1) Loc. cit.

2) Loc. cit. p. 4.

3) Warming, loc. cit. p. 3, et, Contrib. à l'hist. nat. d. Cycadées, 1879, p. 3.

trouvé le noyau à la même place, que les archégonies fussent plus ou moins jeunes ou adultes; savoir, au sommet de la cellule centrale tout près du col (fig. 7, 8).

La paroi de la cellule centrale s'épaissit notablement; elle est creusée par de nombreux canaux (ponctuations) plus rares vers le sommet (fig. 8, 9, 12). Cette structure a déjà été signalée par Miquel <sup>1)</sup> et par M. Warming <sup>2)</sup>. Le protoplasma ne renferme pas les corps fusiformes signalés par M. Warming <sup>3)</sup> et que j'ai vus moi-même chez d'autres Cycadées, mais il offre un très bel exemple d'une différenciation interne comme celle découverte notamment par M. Strasburger et M. Schmitz <sup>4)</sup>. Sur des coupes de pièces fixées par l'alcool on trouve très souvent dans les couches périphériques du protoplasma de l'œosphère des séries de fibrilles parallèles assez longues et très distinctes. La partie centrale du protoplasma n'est pas non plus homogène; par endroits on réussit à y mettre à découvert un réseau de fibrilles relativement épaisses.

N'ayant pas observé de tubes polliniques au moment qu'ils pénétraient dans les cols des archégonies, je ne puis rien dire sur la fécondation même.

Les oeufs récemment fécondés se reconnaissent à ce que leur grand noyau a disparu; près de leur sommet on y découvre, normalement à ce qu'il paraît, une à quatre formations globuleuses, qui par leur forme ressemblent à de grands noyaux, bien que je ne croie pas qu'on puisse les considérer comme tels. Je ne connais ni la nature ni le rôle de ces boules dont j'en ai représenté quatre dans la figure 10 et une, en haut, dans la figure 9.

Si l'on traite des oeufs nouvellement fécondés par des ma-

1) *Miquel*, Archives Néerlandaises, T. III, p. 209.

2) Le présent article est resté, presque entièrement terminé, pendant environ une année en portefeuille, à la suite d'une longue indisposition dont j'ai souffert pendant laquelle tout travail scientifique a été interrompu. Au moment où je puis enfin terminer la rédaction, je reçois le N<sup>o</sup>. 50, 1883, de la *Bot. Zeit.*, avec l'intéressant article de M. Goroschankin, dont je regrette de ne pouvoir tenir compte comme il le mérite.

3) *Loc. cit.* (1877) p. 3.

4) *Schmitz*, Niederrh. Gesellsch.; Sitz. ber. 13 Juli 1880.

tières colorantes, on réussit à en trouver dans le protoplasma desquels sont distribués une foule de petits noyaux. La figure 9 représente une partie d'un oeuf entouré de la paroi du „corpuscule”, en section longitudinale, prise d'après une préparation traitée par le vert de méthyle; on y voit un grand nombre de noyaux cellulaires teintés en vert. D'après nos connaissances actuelles, on peut dire sans hésiter que tous ces noyaux tirent leur origine du noyau fécondé de l'öosphère.

Peu de temps après tous ces noyaux vont se ranger contre la paroi (fig. 12); ils forment ensemble une couche dont les éléments sont séparés par des intervalles sensiblement égaux (fig. 11). En même temps le protoplasma quitte le centre de l'oeuf où il se forme une grande lacune. Bientôt il se fait une différenciation en cellules autour des noyaux, et le *proembryon*, car c'est ainsi qu'il faut nommer l'ensemble de ces cellules, affecte la forme d'un sac allongé, indiquée par la figure 13. La paroi de ce sac se compose d'une ou de deux rangées de cellules; seulement, dans le fond du sac les cellules sont plus nombreuses et forment un amas qui se distingue de bonne heure. Sur des coupes de pièces traitées par l'alcool, le proembryon en forme de sac est étroitement appliqué contre la „membrane du corpuscule”, excepté en bas, où l'amas cellulaire s'est retiré de la membrane à la suite d'une légère contraction (fig. 13, Pl. I). Ce fait s'est présenté dans toutes mes préparations; on verra d'ailleurs qu'il s'explique aisément.

Bien que l'öosphère ait été remplacée par l'oeuf et celui-ci par le proembryon, il convient de conserver le nom de „membrane du corpuscule”<sup>1)</sup>, parce que cette membrane ne devient *pas* l'enveloppe du proembryon; celui-ci se revêt d'une *nouvelle membrane*. Dans la fig. 1 Pl. II, qui représente, à un assez fort grossissement, la base d'une préparation un peu plus âgée que celle de la figure 13 Pl. I, *m* indique la membrane du corpuscule et *e* l'enveloppe nouvelle qui s'est formée autour du

1) Pour éviter la dénomination quelque peu surannée de »corpuscule” on pourrait dire: »membrane de l'öosphère”; seulement ce nom prêterait à des objections non sans fondement.

proembryon. Cette enveloppe est de nature cellulosique, elle se bleuit faiblement par le réactif de Schulze après un traitement préalable, de très courte durée, par la potasse caustique; grâce à son épaisseur, elle est très distincte dans cet endroit. Bien qu'elle se continue sur tout le pourtour du proembryon, il est beaucoup plus difficile de la distinguer vers le haut, parce que, à partir du sommet du proembryon elle s'amincit continuellement. Cependant en choisissant dans les préparations les endroits favorables on réussit très bien à la reconnaître.

Dans la figure 7 Pl. II j'ai représenté une partie d'une section d'öosphère; on y voit le protoplasma dans les canaux de l'épaisse membrane du corpuscule: *m*. La figure S représente une partie d'une coupe semblable, mais ici, à la suite d'une contraction exercée par l'alcool, plusieurs prolongements de la masse protoplasmique se sont retirés des canaux. J'ai ajouté les figures 7 et S, afin qu'on puisse, en les comparant aux figures 9 et 10, apprécier les changements qui surviennent. Le cas de la figure 9 est tout-à-fait comparable à celui de la figure S, seulement l'öosphère a été remplacée par le proembryon; c'est encore l'alcool qui a causé l'écart entre les cellules du proembryon *p r* et la membrane du corpuscule *m*. Cet écart permet de bien constater que toute la face du tissu proembryonnaire tournée vers la membrane *m*, s'est munie d'une enveloppe propre, recouvrant aussi les prolongements protoplasmiques. Pour ce qui est de ce dernier point, il me faut ajouter que parfois la continuité de cette enveloppe cellulosique au-dessus des prolongements du protoplasma, n'est pas distincte, comme vers  $\alpha$  et  $\beta$  dans la figure 10<sup>1)</sup>.

Le fait que le proembryon se revêt en entier d'une nouvelle membrane ne saurait avoir rien d'étonnant; les choses se passent comme chez l'œuf des Cryptogames. D'après les des-

1) Peut-être dans ces cas là, la communication avec le protoplasma des cellules environnantes, découverte par M. Goroschankin persiste à travers la nouvelle membrane. J'ajouterai à cette occasion que dans mes figures 7, 8 et 9 de la Pl. II les lamelles de la membrane recouvrant les canaux sont probablement de trop distincts; je ne doute pas que M. Goroschankin n'ait raison.

sins de M. Strasburger, il en est de même pour le *Gingko biloba* <sup>1)</sup>. Dans d'autres Gymnospermes les parois qui amènent les premières segmentations du proembryon, paraissent se rattacher directement à la membrane du corpuscule <sup>2)</sup>. Pour ce qui est des Angiospermes où l'œosphère est enveloppée d'une membrane cellulosique, celle-ci reste, après la fécondation, membrane du proembryon.

Avant de passer outre il s'agit de s'arrêter un instant encore à la nouvelle membrane de cellulose autour du proembryon chez le *Cycas*, et notamment à la partie considérablement épaissie de cette membrane là où elle recouvre le sommet. Cet épaississement local de l'enveloppe du proembryon, fait l'effet de constituer un nouvel exemple d'un mode d'accroissement de membrane que l'on pourrait nommer extérieur, et duquel M. Strasburger a récemment fait connaître plusieurs cas <sup>3)</sup>. En effet, cette membrane paraît devenir moins dense du dedans en dehors; sa substance passant lentement à une couche de granules occupant sa face externe. Ces petits grains se colorent en jaune par l'iode. Ils constitueraient ou bien contiendraient les éléments des nouvelles couches de la membrane, laquelle s'épaissirait ainsi en dehors et au dépens de matériaux tirés, non du proembryon même, mais des cellules endospermiques environnantes <sup>4)</sup>. Les figures 1 et 2 de la Planche III, fortement grossies, peuvent servir à illustrer le fait qui vient d'être décrit.

Après cette digression revenons à l'embryogénèse. Nous avons laissé l'embryon en forme de sac, comme dans le cas de la

1) Coniferen und Gnetaceen, Pl. XIII, fig. 60, 61.

2) Voy. aussi la figure 161, Pl. VI, de la 3<sup>ème</sup> édition de *Strasburger*, Zellbild. und Zelltheil.

3) *Strasburger*, Ueb. den Bau und das Wachstum der Zellhäute, 1882.

4) Ce passage a été écrit il y a un an. La belle découverte de M. Goroschankin vient d'expliquer comment le contenu des cellules endospermiques voisines peut facilement passer à travers la membrane du corpuscule. Il y a un autre point encore qui s'explique bien maintenant, grâce aux recherches de M. Goroschankin. Avant la fécondation l'œosphère du *Cycas* est remplie de protoplasma; après, lorsque la différenciation en cellules va commencer autour des noyaux alignés contre la membrane, la majeure partie de ce protoplasma a disparu; il est clair maintenant comment ce protoplasma a rapidement pu entrer dans les cellules de l'endosperme.

figure 13, Planche I. Il a été dit plus haut que la paroi de ce sac se compose d'une ou de deux rangées de cellules, excepté en bas, où, grâce à une segmentation plus activée, un massif de cellules se dessine de très bonne heure. La contraction exercée par l'alcool sur cette partie du proembryon s'explique maintenant; c'est la partie la plus épaisse de la nouvelle membrane cellulosique qui se contracte sous l'influence de l'alcool.

La figure 2, Planche II, représente un stade suivant du développement. En haut dans le sac la paroi est restée très mince; sur les flancs elle s'est épaissie et l'on voit, sur une assez grande étendue, *trois* rangées de cellules. Cet épaississement de la paroi du sac sur les flancs est dû au dédoublement de l'assise interne. En bas, le massif de cellules est devenu plus considérable; il constitue le sommet du proembryon. A mesure que le proembryon croit et s'allonge, le tissu compacte à son sommet devient toujours plus volumineux (fig. 3); seulement, et c'est ce qu'il s'agit de bien noter, *la cavité dans la partie supérieure du proembryon ne se remplit pas*; en haut, le proembryon continue, jusqu'à son dessèchement, à se présenter sous forme de sac. Le sommet du proembryon continuant son accroissement, s'allonge et perce la membrane du corpuscule. Dans la figure 4 j'ai représenté ce stade plus avancé, et dans lequel la différenciation du proembryon en trois parties vient de se faire; *em* est l'ébauche de l'embryon proprement dit, *susp.* est le commencement du suspenseur, *s.* est la partie du proembryon qui continue à se présenter sous forme de sac. Le sommet d'un jeune embryon proprement dit, est figuré en section longitudinale dans la figure 5. La disposition des cellules dans cette section axile indique le manque d'une cellule „terminale” et l'autonomisation précoce d'un épiderme. La figure 6 est prise d'après une section longitudinale d'un embryon un peu plus âgé que celui de la figure 4.

La fécondation et le développement de l'embryon tel qu'il vient d'être décrit, ont lieu dans la plupart des archégones d'une même graine (fig. 3, Pl. III). Les suspenseurs s'allongent, s'entortillent et poussent les embryons en avant dans

l'endosperme, où il se forme une cavité par la résorption des cellules endospermiques (fig. 13, Pl. III). En un mot, les choses se passent ensuite comme chez plusieurs Gymnospermes. Dans les figures 4 et 5 de la planche III on voit des faisceaux de suspenseurs portant leurs embryons au bout. Le développement des embryons proprement dits n'avance que très lentement pendant ce temps (fig. 6, 7). Plus tard il n'y a qu'un seul des jeunes embryons d'une même graine qui vient à bien <sup>1)</sup>; fait connu depuis longtemps d'ailleurs. De même on sait que le *Cycas* a deux cotylédones; ceux-ci sont de forme très peu constante (fig. 8, 11, 12). Encore, il est connu que les cotylédones sont soudés vers le milieu (voy. la section transversale de la figure 9) et libres plus bas, là où elles recouvrent le bourgeon comme l'indique la coupe transversale de la figure 10, à laquelle je prieraï de comparer la figure 14.

M. Warming a fait remarquer, à juste titre, combien les Cycadées se rapprochent, sous plusieurs rapports, du *Gingko* <sup>2)</sup>. Il se trouve maintenant que cette ressemblance se manifeste de même dans l'évolution de l'embryon. Bien que chez le *Gingko* le suspenseur ne se développe pas ou presque pas <sup>3)</sup>, et que la partie du proembryon en forme de sac ne s'y retrouve pas, il n'en est pas moins vrai que les changements qui surviennent dans l'œuf à la suite de la fécondation, sont sensiblement égaux, d'une part dans le *Cycas circinalis*, d'autre part dans le *Gingko biloba*.

1) Jamais je n'ai vu »les suspenseurs produisant des branches latérales se terminant par des embryons rudimentaires», dont parle Miquel (Arch. Néerl. T. III, p. 210).

2) Warming, loc. cit. 1877, p. 9 du résumé français.

3) Strasburger, Conif. und Gnetac. p. 312, Pl. XIII; et, Angiosp. und Gymnosp. p. 149.

## EXPLICATION DES PLANCHES.

### *Cycas circinalis.*

#### Pl. I.

- Fig. 1—4. Sommets d'ovules, montrant les «cavités endospermiques» avec de nombreux archégones. Grandeur naturelle.
- » 5. Section longitudinale d'un ovule, menée à travers un très jeune archégone. Gross. 110 diam.
- « 6. Partie d'une cavité endospermique vue d'en haut, montrant deux cellules de col. Gross. 110 diam.
- » 7. Partie supérieure d'un jeune archégone, en section longitudinale. Gross. 50 diam.
- » 8. Sommet d'un archégone adulte en section longitudinale. Gross. 210 diam.
- » 9. Archégone nouvellement fécondé en section longitudinale. Gross. 35 diam.
- » 10. Globules foncés se trouvant près du col d'un archégone nouvellement fécondé. Gross. 35 diam.
- » 11. Noyaux proembryonnaires alignés contre la membrane du corpuscule, vus de face. Gross. 55 diam.
- » 12. Noyaux proembryonnaires alignés contre la membrane du corpuscule, vus de profil. Gross. 55 diam.
- » 13. Jeune proembryon en section axiale. Gross. 22 diam.

#### Pl. II.

- Fig. 1. Sommet d'un jeune proembryon en section longitudinale; *e* nouvelle enveloppe de cellulose; *m* membrane du corpuscule. Gross. 95 diam.
- Fig. 2. Proembryon plus âgé en section axiale. Gross. 22 diam.
- » 3. Sommet d'un proembryon en section axiale. Gross. 22 diam.
- » 4. Embryon différencié; *em.* embryon proprement dit; *susp.* suspenseur; *s.* partie du proembryon en forme de sac. Faible grossissement.
- » 5. Sommet d'un jeune embryon en section axiale. Gross. 95 diam.
- » 6. Jeune embryon un peu plus avancé que celui de la figure 4, en section longitudinale. Signification des lettres comme pour la figure 4. Gross. environ 8 fois.
- » 7, 8. Parties de membranes de corpuscules, *m.*, avec du protoplasma des oosphères. Gross. 280 diam.
- » 9. Partie d'une section longitudinale à travers un oeuf récemment fécondé; *m.* membrane du corpuscule; *pr.* cellules du proembryon. Voy. le texte comme pour la figure précédente. Gross. 210 diam.

Fig. 10. Partie externe d'un jeune proembryon en section longitudinale;  $\alpha$  et  $\beta$ , endroits où la nouvelle membrane est peu distincte. Gross. 490 diam.

### Pl. III.

Fig. 1. Partie d'une nouvelle enveloppe cellulosique recouvrant la base d'un proembryon. Gross. 490 diam.

- » 2. Comme la figure précédente. Gross. 700 diam.
- » 3. Coupe menée perpendiculairement à travers une cavité endospermique dans une graine récemment fécondée. Deux fois grossie.
- » 4 et 5. Paquets de suspenseurs terminés par leurs jeunes embryons. Trois fois grossis.
- » 6. Suspenseur avec son embryon. Deux fois grossi.

Fig. 7. Embryon un plus âgé. Deux fois grossi.

- » Embryon plus avancé, avec son suspenseur. Grandeur naturelle.
- » 9. Coupe transversale d'un embryon, menée à l'endroit de la soudure des cotylédones. Sept fois grossie.
- » 10. Coupe transversale d'un embryon, menée près du bourgeon, là où les cotylédones sont libres. Quatre fois grossie.
- » 11, 12. Embryons adultes. Grandeur naturelle.
- » 13. Section menée perpendiculairement à la cavité endospermique à travers une graine fécondée. Les deux embryons que l'on voit sortir en bas ont été retirés à l'aide d'une aiguille de la lacune dans l'endosperme. Grandeur naturelle.
- » 14. Graine (en section) avec jeune plantule. Grandeur naturelle.

# SUR L'ORGANISATION FLORALE CHEZ QUELQUES RUBIACÉES.

PAR

M. W. BURCK.

(Suite).

---

## *Psychotria* L.

Dans la première partie de cet article <sup>1)</sup>, j'ai déjà exposé que le *Psychotria perforata* Miq., le *Ps. surmentoni* Bl. *β angustata* Miq. et le *Ps. montana* Bl. doivent être considérés tous les trois comme Rubiacées hétérostylo-dimorphes. Un simple regard jeté sur ces fleurs le faisait présumer, puisque toutes se montrent sous deux formes, dont l'une offre un style long et sortant librement avec des stigmates bien développés, tandis que dans l'autre, au contraire, ce sont les étamines, et non le style et les stigmates, qui attirent tout d'abord l'attention de l'observateur.

Pour appuyer mon opinion qu'elles devaient être considérées comme telles, je n'ai parlé que de la longueur moyenne des anthères et du diamètre moyen des grains de pollen dans les deux formes des deux premières espèces. Je peux ajouter que des pesages postérieurs des grains de plantes macrostylées et microstylées m'ont confirmé dans mon opinion. Dans les deux formes, les grains diffèrent considérablement en grandeur, et ce qu'il y a de curieux, c'est que tantôt les microstylées, tan-

---

1) Voir vol. III p. 195 de ces Annales.

tôt les macrostylées donnent le plus grand poids, comme on va voir.

La dimorphie hétérostylée, dans le genre *Psychotria*, est plus générale encore que je ne croyais d'abord, et est en même temps la manière dont beaucoup de genres analogues pourvoient à un croisement régulier d'individus distincts. Pour voir plus clair dans l'origine de cette intéressante pollénisation et celle des plantes dioïques, j'ai cru devoir suivre dans cette suite une autre méthode que dans la première partie de mon article. Il ne s'agissait plus de choisir les formes qui sont maintenant soit hétérostylées, soit dioïques, mais d'étudier l'organisation florale de toutes les formes possibles dont je pouvais disposer, afin de mieux saisir le rapport existant entre une pollénisation et l'autre. C'est la Monographie des Rubiacées de M. le Prof. H. Baillon <sup>1)</sup>, que j'ai prise pour guide, parce que j'y trouvais les genres des Rubiacées rangés en un nombre de „séries" embrassant des groupes plus grands de genres analogues, que les „Tribus" de M.M. Bentham et Hooker. Beaucoup de genres maintenus par ceux-ci comme différents sont réunis par M. Baillon en un seul et même genre.

Quant aux *Psychotria*, j'examinai encore quelques espèces de ce genre et quelques formes de *Chasalia Cammers.* et de *Cephaelis Vahl*, et la littérature me renseignait sur l'organisation florale des genres *Rudgea* et *Suteria*, qui s'y joignent. Toutes ces formes, avec le genre *Grumilea*, déjà traité, se rangent chez M. Baillon sous *Uragoga* L. Parmi les genres analogues j'examinai encore *Saprosma* Bl., *Hydnophytum* et *Myrmecodia* Jack; ces recherches me montrèrent que le *Psychotria expansa* Bl. (*Chasalia expansa* Miq.) et le *Psychotria robusta* Bl. (*Chasalia robusta* Miq.), *Chasalia lurida* Miq. et le *Chas. lurida*  $\beta$ . *megacoma*, tous les quatre, sont hétérostyle-dimorphes. L'organisation florale étant presque tout à fait conforme à celle des autres espèces de *Psychotria* décrites dans la première partie de cet article, il semit oiseux de s'y arrêter longtemps.

1) Baillon, Histoire des Plantes Tom. VII.

Pl. IV fig. 1 et 2 montrent les deux formes du *Psychotria expansa*, fig. 3 et 4 celles du *Chasalia lurida*  $\beta$  *megacoma*.

Pour le genre *Cephaëlis*, les deux espèces *C. Beerii* et *C. Ipecacuanha* que j'ai étudiées, doivent, sans le moindre doute, être considérées comme hétérostylées, quoique je n'aie pu disposer pour aucune des deux espèces des deux formes corrélatives. Les deux pieds de la première espèce dans notre jardin se montraient macrostylés avec deux stigmates papilleux bien développés sortant du tube et des étamines contenant du pollen enfouies entre les poils du tube.

L'autre espèce est cultivée pour la Radix Ipecacuanha médicinale, de sorte que j'en avais plusieurs exemplaires à ma disposition, mais, à mon grand étonnement, je n'en trouvai que des microstylés et aucun macrostylé.

Les deux espèces ont été toutes deux importées au Java, ce qui pourrait expliquer qu'on n'en trouve que d'une forme. Je peux ajouter qu'aucune de ces plantes ne produit un seul fruit.

D'après Darwin une espèce inconnue de *Suteria* et d'après M. Fritz Müller, le *Rudyea eriantha*, toutes deux de la flore brésilienne, sont de même hétérostylo-dimorphes.

Je veux insérer quelques mesurages d'anthères et de pollen, de même que les résultats des pesages de grains des deux formes différentes des plantes sus-nommées, en tant que j'ai eu l'occasion de les fixer.

Mettons 100 la longueur du stigmate et le diamètre moyen d'un grain de pollen d'une plante microstylée, nous trouvons pour les macrostylées :

Nom de la plante	stigmate	pollen.
<i>Psychotria expansa</i>	= 90	82
„ <i>robusta</i>	= 100	80
<i>Chasalia lurida</i>	= 108	96
„ <i>lurida</i> $\beta$ <i>megacoma</i>	= 106	87

Quant au poids des grains, le tableau suivant donne le résultat des recherches faites à ce sujet:

Nom de la plante.	Nombre des grains pésés, le même nombre pr. les deux formes.	Poids en milligrammes:		Poids moyen d'un grain des microstylées, celui des macrostylées = 100.
		microstylées.	macrostylées.	
<i>Psychotria perforata</i> .	50	667.5	752.5	88.7
» <i>montana</i> .	124	9570	9284	103
» <i>sarmentosa</i> var. $\beta$	90	1310	1345	97
» <i>expansa</i> .	85	2750	2400	114
» <i>robusta</i> . .	137	5445	5845	93

Je reviendrai sur la valeur de ces chiffres et sur les conclusions qu'on en peut tirer.

### *Saprosma* Bl.

Dans le genre analogue *Saprosma*, le *S. fruticosum* Bl. est hétérostylée; les deux formes, microstylées et macrostylées, se trouvent au jardin des plantes. Les stigmates des dernières sont encore ici beaucoup plus forts que ceux des microstylées et le pollen de la microstylée est en diamètre à la macrostylée dans le rapport de 100:98.

Du *Saprosma dispar* Hsskl. je n'avais qu'une seule forme, à tout point de vue semblable à la forme microstylée d'une espèce hétérostylée; d'une autre espèce inconnue jusqu'ici, il n'y avait au contraire que la forme macrostylée. Aucune des deux dernières plantes ne portait un seul fruit quoiqu'elles fussent en fleurs toute l'année.

On voit de ce qui précède que la Tribu des *Psychotricae* de Bentham et Hooker est très riche en espèces hétérostyles. D'autres genres, appartenant à la même tribu, se comportent d'une autre façon quant à leur organisation florale, comme nous le voyons dans les genres:

*Hydnophytum* et *Myrmecodia*.

Le *Hydnophytum montanum* Bl. (fig. 5 Pl. IV) porte de petites fleurs blanches sans pédoncule avec un limbe ordinairement à 4 lobes et autant d'étamines alternantes insérées sur le col du tube, dont les anthères sortent librement du tube dès que la corolle s'est ouverte. Entre les 4 anthères blanches ou jaune clair, on trouve le pistil à deux lobes ou à deux parties. Le style varie peu en longueur dans les diverses fleurs, de sorte que tantôt les stigmates vont jusqu'au pied des anthères, tantôt et plus généralement, s'étendent au-dessus de ces dernières. Quelquefois on trouve sur une seule plante des fleurs à styles plus ou moins longs sans aucune régularité et sans qu'on puisse constater une croissance postérieure du style. Les anthères varient moins et s'insèrent dans toutes les fleurs à la même hauteur.

Elles s'ouvrent bientôt après l'épanouissement de la corolle et en même temps les deux moitiés papilleuses du stigmate se séparent. On trouve très souvent une des moitiés, quelquefois toutes les deux, en contact immédiat avec les anthères de sorte que le propre pollen peut être déposé immédiatement sur le stigmate.

Il ne m'est jamais arrivé de trouver des insectes volants cherchant le nectar, qui puissent transporter le pollen d'une fleur d'un pied sur le stigmate d'une fleur d'un autre. Les seuls visiteurs de cette curieuse plante, que Rumphius, comme on sait, a désigné par le nom de *Nidus germinans formicorum nigrarum*, sont les fourmis. Elles habitent par centaines la partie inférieure de la tige <sup>1)</sup> creusée par des canaux, pour visiter sans cesse toutes les parties de la plante et surtout les fleurs, qui contiennent le nectar. En ces circonstances l'autopollénisation est la plus probable, mais en deuxième lieu le croisement entre les fleurs de la même plante peut se faire par ces habitants. Quand on considère que ces plantes pseudo-parasitiques se ren-

---

1) Treub, *Annales*; Vol. III, 2<sup>e</sup> partie.

contrent le plus souvent en grand nombre sur les branches d'un seul et même arbre, que toutes ces plantes servent de demeure à la même espèce de fourmis, la possibilité de croisement entre divers individus n'est pas absolument exclue, quoiqu'elle doive être beaucoup moins commune que l'autopollénisation ou la fécondation avec du pollen d'une fleur de la même plante. On l'admettra encore plus aisément en considérant que le corps de la fourmi se prête mal au transport du pollen.

Donc, le *Hydnophytum montanum* porte des fleurs organisées en vue de l'autopollénisation, qui n'exclut pas absolument le croisement. La plante est très féconde.

La deuxième des plantes nommées ci-dessus, le *Myrmecodia echinata* Gaud. est tout à fait analogue avec le *Hydnophytum* quant à sa croissance pseudo-parasitique et ses rapports avec les fourmis <sup>1)</sup>. Au contraire, sa construction florale s'écarte d'une manière très curieuse de celle de toutes les plantes connues jusqu'ici.

Les fleurs du *Myrmecodia echinata* ne s'ouvrent jamais. Les 4 lobes de la corolle portent chacun une bractée triangulaire recourbée en dedans et ces quatre bractées de la corolle se joignent si exactement les unes contre les autres qu'on ne voit ni orifice ni fente et qu'il faut tirer avec une certaine force pour les séparer. (Voir fig. 6 et 7 de Pl. IV, où la deuxième représente la fleur vue d'en haut, et la première la coupe longitudinale après éloignement d'un des lobes du limbe, ce qui laisse voir la forme et la jonction des bractées).

La corolle adulte a 4 étamines à anthères blanches alternant en position avec les lobes de la corolle. Les anthères se penchent les unes vers les autres et enferment tout à fait les stigmates repliés, qui ne vont qu'à la partie inférieure des anthères (fig. 6). Sous les anthères, l'on trouve un anneau de poils serrés courts et épais, ne laissant qu'un orifice au milieu par lequel passe le style. Toute la fleur est d'un blanc de porcelaine et transparente contre la lumière, de sorte que toutes

1) Treub, Annales, Vol. III, 2<sup>e</sup> partie.

les parties s'observent facilement et qu'on voit clairement un peu au-dessous de l'anneau de poils le niveau du nectar sécrété en abondance.

Il a été dit déjà que les lobes du stigmate sont repliés les uns sur les autres; un examen plus minutieux fait découvrir sur la face extérieure de nombreuses papilles et montre tout autour en même temps un grand nombre de grains de pollen ayant déjà formé leurs tubes prolifères.

En comparant des fleurs dans un stade plus jeune aux fleurs adultes, on voit que les anthères et les stigmates se comportent d'une tout autre façon. Le stigmate est fendu en quatre parties s'étendant en dehors au-dessus des anthères (voir fig. 8 où les 4 lobes du limbe ont été enlevés). Les quatre stigmates aussi papilleux sur la face interne que sur l'externe, ont encore cette particularité qu'ils n'alternent pas avec les anthères, comme on l'attendrait, mais qu'ils se placent vis-à-vis de celles-ci (voir fig. 9 représentant fig. précédente vue d'en haut).

Dans cet état, les anthères sont encore fermées, les fleurs peuvent donc être considérées comme étant dans le stade femelle, et comme c'est le premier stade, elles se montrent protérogènes, au moins elles ont un penchant à l'être sans le devenir tout à fait, puisque les stigmates fonctionnent encore quand les anthères sont crevées. Le tube commence bientôt à s'allonger et lève avec lui les anthères qui, passant auprès des stigmates, les ferment et s'ouvrent soi-mêmes. Les grains de pollen devenus libres forment immédiatement leurs tubes polliniques perçant à travers le stigmate. D'autres tombant dans le tube y germent aussi et même le petit nombre de ceux qui restent dans les anthères montrent un commencement de germination. Les plantes sont extrêmement fécondes, presque chaque fleur produit son fruit avec 4 graines propres à la germination.

Donc, les fleurs du *Myrmecodia echinata* se pollénisent elles-mêmes et non ordinairement, mais exclusivement. Les fleurs restent fermées, il est impossible que le pollen d'une autre fleur arrive jusqu'au stigmate.

La description précédente montre encore qu'elles ne sauraient être rangées parmi les fleurs cléistogames.

Outre que la corolle reste fermée et que le pollen germe très vite <sup>1)</sup>, elles n'ont rien de commun avec celles-ci. La corolle a extérieurement la grandeur normale et ne ressemble pas à un bourgeon non développé; les pétales ne sont pas rudimentaires; les étamines ont le nombre ordinaire des Rubiacées; les anthères sont remplies de beaucoup de pollen et bien développées, ni le style, ni les stigmates n'ont à aucun égard l'air d'être réduits en grandeur; — autant de caractères par lesquels les fleurs cléistogames se distinguent des fleurs normales de la même espèce. On pourrait plutôt les comparer à des plantes de marais, qui, en cas qu'elles se trouvent submergées, n'ouvrent pas leurs fleurs et mûrissent pourtant leurs fruits; mais ces dernières portent toujours des fleurs ouvertes, quand elles sont dans des circonstances ordinaires.

De même que le *Hydnophytum montanum*, la plante sert de demeure à des centaines de fourmis. Si nous considérons que, chez la première, les fleurs sont sans cesse parcourues par ces visiteuses pour cause du nectar abondamment sécrété, que, en ce cas, l'autopollénisation est nécessairement rendue très commune avec quelques rares cas de pollénisation de fleur à fleur ce qui, en tant que nous avons pu observer, ne donne pas d'avantage sur l'autopollénisation, tandis que la pollénisation de fleur à fleur d'individus divers est une haute exception, nous pouvons conclure que l'organisation florale de cette *Mycocodia*, dont les fleurs restent fermées, comparée à la pollénisation de *Hydnophytum*, ne peut avoir une influence bien grande ni mauvaise. On peut admettre que le grand nombre de fourmis répandues sans relâche sur toute la surface de la plante, sans chasser tous les autres insectes, ne les encourage non plus à une visite; aussi l'on ne risque pas trop en supposant que les fleurs fermées sont une adaptation contre les nombreuses visites de ces intruses, qui nuisent plus qu'elles ne profitent aux fleurs.

1) Nous verrons tout à l'heure que cela se voit souvent chez les Rubiacées.

Pourtant la construction florale de cette curieuse plante a encore beaucoup d'inexplicable. La couleur blanche de la corolle, le nectar abondant, la protérogynie, etc. s'expliquent par tout ce que nous savons des rapports entre les insectes et les plantes et ne sont pour nous qu'autant d'adaptations que la plante a obtenues dans le courant des siècles pour s'assurer les avantages indéniables du croisement.

L'utilité de la position tout à fait anormale des parties du stigmate, de sorte qu'elles alternent avec les pétales et se placent justement vis-à-vis des joints de ces dernières, s'expliquerait déjà tant soit peu, si ces pétales se séparaient si peu qu'il fût: les jeunes stigmates feraient immédiatement saillie et se prêteraient à recevoir du pollen étranger; mais comme nous avons dit, les pétales ne se séparent jamais et les stigmates ne reçoivent jamais du pollen étranger.

Occupons-nous maintenant d'une autre série de genres analogues. Prenons tout d'abord la série des *Anthospermeae* où Bail- lon range la plupart des genres que Bentham et Hooker répartissent dans les Tribus des *Goederieae* et *Anthospermeae*. De même que dans les Tribus des *Psychotrieae*, nous y trouvons des genres avec des espèces dicliniques, hétérostylées et homostylées.

*Serissa foetida* Commers. e. a. est une plante hétérostylée. Dans la forme macrostylée (fig. 11), on trouve un style faisant saillie du tube de la corolle avec deux longs stigmates filiformes, couverts sur toute la surface de nombreuses papilles, tandis que les anthères, à demi cachées entre des poils dans le tube vues d'en haut, se montrent à peine.

Dans l'autre forme, on trouve les rapports inverses (fig. 10): les stigmates, vus d'en haut, sont à peine visibles, tandis que les anthères sortent librement. Les stigmates, dans les deux formes, ne montrent pas de différence considérable. Les anthères et les grains de pollen sont plus grands chez les microstylées que chez les macrostylées. Les anthères de la première forme sont en longueur à celles de la deuxième forme dans

le rapport de 100 : 91 ; le pollen de l'une à l'autre, en diamètre, de 100 : 85.

*Hamiltonia suaveolens* *Rwb.* est encore à mes yeux une espèce hétérostylée, bien que je n'en eusse qu'une forme à ma disposition. Elle ressemble point pour point à une forme microstylée d'une espèce hétérostylée et montre 5 anthères faisant saillie du tube, et 5 stigmates bien développés, très papilleux et enfoncés dans le tube (fig. 12).

Le pied de notre jardin ne fructifie pas.

Si ces caractères nous amènent déjà à considérer l'espèce comme hétérostylée, la diagnose que Roxburgh en donne, nous fortifie dans cette opinion. L'expression „Stamina 5 fauci inserta *inclusa*” montre assez qu'il a décrit la forme macrostylée.

D'après Kuhn <sup>1)</sup>, le genre analogue des *Nertera* embrasse aussi des espèces dimorphes et Darwin décrit le *Mitchella repens* <sup>2)</sup>, espèce hétérostylée appartenant à cette Tribu. Dans quelques contreés de l'Amérique, cette dernière paraît être dioïque <sup>3)</sup> et, sous ce rapport, ressembler à *Coprosma* <sup>4)</sup>, qui contient aussi des espèces dioïques.

*Paederia* se comporte d'une autre façon.

J'ai examiné trois pieds du *Paederia verticillata* *Bl.* L'organisation florale dans les trois était la même. Les 5 anthères se soustraient à l'oeil sous les poils de la corolle, les stigmates ouverts paraissent au-dessus. Le style, avec les stigmates, a la double longueur de l'étamine. Je n'ai pas réussi à élucider la question si l'espèce est dimorphe, mais je ne le crois pas probable.

Sur le *Paederia tomentosa* *Bl.* il n'y a pas d'hésitation possible : il n'est pas hétérostylé. La grande variété de la position et de la longueur des étamines est très curieuse, non seulement pour les fleurs du même pied, mais aussi pour la même fleur. Il y en a avec 3 anthères au fond du tube et 2 en haut

1) Bot. Zeit 1867 pag. 67.

2) Diff. forms of Flowers pag. 125.

3) Mehan, Proc. Acad. of Sc. of Philadelphia 1868 p 183 (fide Darwin).

4) Darwin, Diff. forms of Flowers p. 285.

(fig. 15), et d'autres au contraire avec 2 anthères au fond et 3 au haut du tube. Des recherches, faites sur un grand nombre d'individus, me montraient clairement que ces deux positions diverses sont loin d'être les seules. Il arrive que les 5 anthères montent en une spirale et s'insèrent à distances régulières à 5 hauteurs diverses; ailleurs on voit les anthères rangées en sorte qu'une se trouve tout à fait au fond du tube, 2 autres dessus et le reste au-dessus de ces dernières; celles qui étaient placées plus haut, parurent être plus longues que celles placées inférieurement. Le diamètre du pollen n'offre pas de différence.

Le style est fendu presque jusqu'au pied en deux très longs stigmates filiformes, sur leur partie supérieure, de deux côtés couverts de papilles; la partie inférieure ne porte des papilles que sur le côté extérieur. La variété de la longueur des étamines sera traitée plus tard.

#### Série des *Chiococca* Baillon.

##### *Polyphragmon* Desf. (Limonium Rmph.)

*Polyphragmon sericeum* Desf. La diagnose de ce genre <sup>1)</sup> nous apprend d'abord que les plantes qui y appartiennent se distinguent par des fleurs polygamo-dioïques, puisqu'à côté des formes ordinaires ou hermaphrodites, on en trouve avec un pistil tout à fait rudimentaire. Cette dernière particularité se voit en effet, au moins dans l'espèce que j'ai examinée, ou une des formes ne fonctionne que comme mâle; le pistil, de même que le disque au pied du style, sont rudimentaires; le style fendu en deux par le haut, n'acquiert qu'une faible hauteur. Cependant on commettrait une grave erreur en admettant que l'autre forme porte des fleurs hermaphrodites.

Voici le résumé de mes recherches sur cette espèce.

Plus d'une fois déjà dans la première partie de cet article, j'ai exposé que les plantes hétérostylées et dioïques diffèrent

1) Miquel Flora Indiae Batavae Vol II, pag. 234.

non seulement pour la position relative et le degré de développement des organes de la génération, mais aussi pour la grandeur et la forme relatives des fleurs macrostylées et microstylées ou mâles et femelles. Dans aucune des espèces traitées jusqu'ici, cette différence n'était si grande que chez les fleurs des deux formes diverses de *Polyphragmon sericeum*.

Les fleurs que nous pouvons nommer mâles, leur gynécée se trouvant en état rudimentaire, sont plus longues que celles de l'autre forme, le tube au contraire est plus étroit de moitié (fig. 13). Le limbe est formé par 5 lobes pulpeux et rejetés. Les 5 longues anthères ont formé une colonne quinquagulaire occupant le centre du tube et en emplissant presque tout à fait la partie supérieure. L'extrémité des anthères, sortant un peu du col, est tant soit peu recourbée. Quand elles s'ouvrent, l'intérieur de la colonne quinquagulaire s'emplit du pollen abondant. Ce canal formant le seul passage à la partie inférieure du tube, un insecte cherchant le nectar, pénétrant avec sa proboscide dans le tube, emporte nécessairement une partie du pollen; tandis qu'une autre partie repoussée par l'animal, tombe au fond du tube. C'est ce qui explique qu'à toutes mes recherches, le court stigmate à deux lobes était couvert de pollen, dont quelques grains étaient en germination.

L'autre forme (fig. 14) a un ovaire très développé composé de 20 loges portant un style robuste terminé en dix longs stigmates. Ces stigmates placés en deux anneaux font saillie en dehors de la corolle en se dirigeant tous vers la périphérie de manière à défendre presque absolument l'entrée de l'espace contenant le nectar. Un insecte voulant porter ses parties buccales au fond de la corolle ne peut manquer d'y toucher.

Le large tube aboutit en 10 lobes (quelquefois moins) ployés en dehors; il contient un aussi grand nombre d'étamines, dont les anthères sont d'abord beaucoup plus petites que celles des fleurs mâles (dans le rapport de 100 à 57) et en deuxième lieu se serrent contre la corolle au lieu de former une seule colonne. Dans ces anthères brunes déjà en bourgeon, je ne trouvai jamais un seul grain de pollen, de sorte

qu'on doit considérer cette espèce comme complètement dioïque.

Les différences exposées entre les plantes mâles et femelles, la grandeur et la forme de la corolle, le stade de développement des pistils et des étamines, sont loin d'être les seuls caractères distinctifs des deux formes de la même espèce. Au contraire, sans examen de la construction florale, il est aisé de les reconnaître; la différenciation est si grande qu'elle s'observe mieux qu'entre les variétés de la même espèce.

Elle se voit d'abord dans l'inflorescence et puis dans la dimension, la couleur, le poil et la place des feuilles.

Les fleurs mâles de *Polyphragmon sericeum* sont placées en cymes dans les aisselles des feuilles les unes en face des autres; chez la plante femelle au contraire, on voit les fleurs placées séparément dans les aisselles.

Quant aux feuilles, dans les deux formes, les jeunes portent de longs poils couchés d'un blanc d'argent sur le pétiole et la face supérieure et inférieure, mais chez le mâle les poils sont beaucoup plus serrés que chez les femelles et le pétiole en est laineux au contact. Les feuilles de la femelle perdent bientôt leurs poils sur toute la face supérieure, le mâle les montre souvent encore sur des feuilles plus âgées. La couleur est visiblement plus pâle et moins luisante que celle des feuilles des plantes femelles chez lesquelles elles diffèrent considérablement en dimensions; de deux feuilles opposées, l'une est souvent beaucoup plus grande que l'autre; parfois les plus petites alternent en position; ailleurs elles sont placées d'un côté de la tige, tandis que les grandes se trouvent du côté opposé. Il arrive aussi qu'une branche porte des feuilles beaucoup plus petites qu'une autre; en tout cas elles sont toutes moins larges que celles d'un pied mâle. La largeur moyenne de 40 feuilles d'un arbre mâle parut être de 39 m. M., tandis que celle d'un pied mâle fut de 45 millimètres.

Une autre particularité fait encore mieux reconnaître les deux sexes à une distance; c'est que chez les individus femelles les feuilles tiennent plus longtemps aux branches, les mâles

ne portant dans la règle que 3 à 5 paires de feuilles à l'extrémité des branches.

En résumé: les mâles se distinguent des femelles par des fleurs plus longues et moins larges, placées dans une inflorescence dans l'aisselle des feuilles; par les poils des feuilles plus serrés, surtout sur le pétiole, qui restent sur les feuilles plus âgées; en dernier lieu par les feuilles plus pâles, moins luisantes et plus larges, plus uniformes en dimensions, et placées à l'extrémité des branches par 3 à 5 paires.

De quelques autres espèces du même genre, je cherchai, à mon grand regret, en vain les deux formes à la fois. *P. compressicaule* Miq. var.  $\beta$  *floribunda* montrait des fleurs tout à fait conformes à celles des individus mâles de l'espèce précédente. Du *P. pseudocapitatum* Scheff., je n'avais pour mon examen qu'un exemplaire femelle, de même que du *P. sericanthum* Miq. var.  $\beta$  *inaequisepala* (*Bobea inaequisepala* Miq. Flor. Sum. pag. 545). Il m'est donc impossible de décider s'il y a ici les mêmes différences pour la grandeur, les poils, la couleur, etc. des feuilles, que j'ai exposées chez le *P. sericeum*; seulement j'observe que chez l'individu femelle du *P. pseudocapitatum* et le mâle du *P. compressicaule* une paire de feuilles opposées différent toujours beaucoup en grandeur. Cependant il se peut que cette particularité se montre aussi dans l'autre forme, quoique d'une manière moins prononcée comme chez le *P. sericeum*; je n'en sais rien.

Le *Timonius Rumphii* Dc. paraît être une variété abondamment couverte de poils du *Polyphragmon sericeum* Desf., ayant sur le côté inférieur des feuilles des poils d'un éclat d'argent.

### *Chomelia.*

Bienque les 3 pieds du *Chomelia odoratissima* de notre jardin soient tous de la même forme, je ne doute pas que, appartenant avec *Polyphragmon* à la même Tribu, il ne soit un Rubiacée dioïque.

Le stigmaté en forme de bouton, peu ou pas papilleux et

non divisé, atteint à peine à un tiers de la longueur du tube de la corolle, tandis que les 5 anthères placées dans le tube étroit contiennent du pollen en abondance. Le pollen reste ici aussi amassé entre les anthères ouvertes, de sorte que les insectes cherchant du nectar doivent inévitablement l'emporter.

M. Baillon range dans la même série avec les deux genres nommés, les genres *Knovia*, *Pentanisia* et *Canthium* que Bentham et Hooker rangent dans les Tribus différentes de *Knoviae* et *Unguieraceae*. Sans doute elles sont analogues aux *Guettardeae* déjà nommées, tout en s'écartant par la construction des fleurs et leur organisation pour assurer la pollénisation de dehors. Le *Knovia lineata* Dc. est hétérostylé. Il est facile de distinguer les macrostylées avec leur stigmate papilleux et fendu et les 4 étamines, dont les anthères sortent du tube d'un petit bout de leurs sommets, d'avec les formes microstylées où les étamines et les stigmates se comportent d'une manière tout à fait opposée et pour la longueur et pour l'insertion. L'observation de Darwin <sup>1)</sup>, quand il conclut de la description de Wight et Arnott que ce genre doit être hétérostylé dans l'Inde, se trouve donc confirmée.

Sur le genre analogue *Pentanisia*, nous répétons ce qu'en rapporte Hiern <sup>2)</sup>, qui le dit appartenir au petit nombre de genres de Rubiacées dans l'Afrique tropicale qui sont dimorphes.

### *Canthium* Lam. (Plectronia Dc.).

Quant à ce genre, j'avais d'abord l'occasion d'examiner un pied de l'île de Bangka décrit par Teysman et Binnendyk sous le nom de *Canthium laeve* <sup>3)</sup>.

L'individu parut complètement dioïque, particularité qui ne se découvre qu'à une comparaison minutieuse des deux formes (fig. 16 et 17). Dans toutes les formes hétérostylées ou dioïques

1) Diff. forms of Flowers pag. 135.

2) On the peculiarities of Rubiaceae in Trop. Africa. Journal Linnean Soc. 1877 pag. 252.

3) Natuurkundig Tijdschr. van Ned. Indië Dl. XXVII, pag. 32.

décrites jusqu'ici, cette particularité se découvre immédiatement, soit par une différence frappante en forme et en grandeur ou position des organes de la génération, soit de tous les deux ou au moins d'un des deux, soit par un caractère quelconque exposé ci-dessus. Le *Canthium laeve* n'offre pas ces marques distinctives, de sorte que le matériel d'un herbier ne fera découvrir ni aux fleurs de l'arbre mâle, ni à celles de l'individu femelle la particularité de leur structure. On s'explique ainsi que cette Rubiacée a été décrite comme hermaphrodite. Dans les deux formes, les anthères et les stigmates ont la même position respective, et se développent avec la même force n'importe qu'ils puissent fonctionner ou non; les deux organes sont insérés à la même hauteur et pour des raisons qui vont être élucidées, j'étais enclin à ranger l'espèce parmi les protérandriques, lorsque la découverte qu'un pied à la fin de la floraison brillait avec nombre de fruits, tandis qu'un autre n'en avait produit aucun, me décida à examiner et à comparer plus minutieusement les fleurs à l'époque de la floraison suivante.

Les recherches ultérieures prouvèrent ce qui suit. Les 5 étamines dans le bourgeon sont étroitement serrées contre un gros stigmate en forme de disque; à l'épanouissement de la corolle, quand les anthères crèvent, elles déposent leur pollen en une épaisse couche au bord de cet organe, qu'on croirait alors entouré d'un rebord orange et luisant (fig. 18). Dès que les 5 lobes, de la corolle se replient en arrière, les anthères vides se replient de même en dehors, de sorte que le gros stigmate semé de pollen sur son bord, occupe à lui seul le centre de la fleur (fig. 16). En examinant de nouveau les fleurs au bout d'un certain temps, on découvre que la couche de pollen ne couvre plus le bord entier, comme immédiatement après que les anthères se sont ouvertes. Au contraire il y a des intervalles, qui se placent justement vis-à-vis des anthères vides, le reste porte toujours le pollen. Plus tard tout à disparu, et l'on ne voit que le stigmate nu. Par analogie avec des espèces protérandriques qui seront décrites dans la suite de cet article, je croyais la plante entrée dans le deuxième stade de son déve-

loppement et le stigmate prêt à recevoir le pollen de dehors. Mais je me trompais. Le stigmate ne fait pas germer le pollen étranger et n'est autre chose qu'un organe portant un laps de temps le pollen pour le céder petit à petit aux nombreux visiteurs. Il n'y a que le bord du stigmate qui a l'air granuleux et papilleux, le dessus est uni (fig. 18) et ne saurait fonctionner puisque les anthères ne touchent qu'au bord.

Dans les fleurs de l'arbre fructifère (fig. 17), le stigmate est d'une autre structure et se compose en réalité de deux parties superposées, une calotte granuleuse et papilleuse comme le bord du stigmate dans la forme décrite tout à l'heure et une partie inférieure, montrant quelques plis, mais pour le reste unie (voir fig. 19—20).

Les anthères tout à fait conformes en grandeur comme en position à celles de la forme précédente ne contiennent point de pollen. Le stigmate joue ici un tout autre rôle: les fleurs ne fonctionnent que comme femelles, comme les premières sont exclusivement mâles.

Tandis que la dernière forme, comme il a été dit, porte après chaque floraison nombre de fruits, la première n'en produit jamais une seule.

En comparant les ovaires des deux formes, l'on découvre de grandes différences en grandeur et en diamètre, l'ovaire du mâle étant tout à fait rudimentaire. En parlant de *Polyphragmon sericeum*, je fis déjà l'observation que ces différences en construction florale pour les mâles et les femelles vont ensemble avec d'autres différences qu'on peut considérer comme corrélatives.

Nous l'observons chez le *Canthium laeve* à un tel degré, que nous ne nous serions pas étonné qu'une des formes eût été prise pour une variété de l'autre. Chez les deux formes, les fleurs se placent dans les aisselles des feuilles, pour les femelles au nombre de 2 rarement 3, pour les mâles 4 à 7 dans une aisselle. Les feuilles d'un pied mâle sont considérablement plus petites que celles des femelles. Ainsi je trouvai comme moyenne d'un grand nombre de mesurages: longueur feuille du mâle 91,

sur largeur de 39 millimètres, avec longueur feuille de la femelle 103, sur une largeur de 40 millimètres. Enfin les premières sont plus foncées en couleur et plus luisantes (Pour le *Polyphragmon sericeum* cette dernière différence était en sens inverse).

Il y a dans notre jardin encore une plante de ce genre, originaire de l'île de Bangka. Elle est conforme en tous points à la précédente, porte des feuilles et des stipules tout à fait semblables et n'en diffère que dans ses fleurs qui, quoique de la même structure et de la même couleur que celle de *Canthium laeve*, sont hermaphrodites (fig. 21, 22). Si les fruits des deux plantes ne présentaient des formes dissemblables, je n'hésiterais pas à considérer cette plante hermaphrodite comme 3<sup>e</sup> forme d'une espèce polygamo-trioïque. Mais les fruits en sont sphériques, celles de la forme femelle de *Canthium laeve*, piriformes. Les feuilles se rapprochent pour la couleur et le lustre de celles de la forme femelle, le nombre des fleurs dans les aisselles de feuilles rappelle la forme mâle; la grandeur moyenne des feuilles (95 sur 36 millimètres) tient le milieu entre les deux formes.

Tant que la question n'est pas résolue, par une comparaison avec d'autres plantes trioïques, à quel degré les fruits d'une forme hermaphrodite peuvent s'écarter de ceux de la forme femelle, il convient de considérer la dernière plante de Bangka comme une variété hermaphrodite sous le nom de *Canthium laeve* T. et B. var. *fructibus sphaericis*.

*Canthium horridum* Bl. est hermaphrodite comme la précédente. Le stigmate a presque la même structure, quoique plus complètement protérandrique. Dans la période que le pollen se trouve encore autour de la partie inférieure plissée d'où les nombreux visiteurs l'emportent peu à peu, les deux moitiés du stigmate sont encore fermées et ne s'ouvrent que plus tard, quand la fleur entre dans son stade femelle.

*Canthium parviflorum* Lam. au contraire est dioïque; je n'en

ai pu avoir que la forme mâle, tout à fait conforme au *Canthium laeve* quant à la structure du stigmate.

Done, dans la série des *Chiococceae* de Baillon, nous trouvons des plantes hétérostylées (*Knovia*, *Pentanisia*), des dicliniques (*Polyphragmon*, *Canthium*) et des protérandriques (*Canthium*)<sup>1</sup>.

### Série des *Oldenlandicæ*.

#### *Pentas*.

Hiern<sup>2</sup>) cite e. a. le genre *Pentas* parmi les 5 genres des *Rubiacées*, embrassant des espèces hétérostylées dans l'Afrique tropicale. Je ne trouve pas mentionné que toutes les espèces soient hétérostylées. Une espèce africaine cultivée dans notre jardin a été examinée par moi. C'était le *Pentas carnea* Bth. fig. 23.

Quoique je n'en eusse à ma disposition qu'un pied macrostylé, je n'hésite pas à désigner l'espèce comme hétérostylée. Le style se termine en deux stigmates divergents, très papilleux. Les 5 anthères sont cachées dans le tube de la corolle entre de longs poils obliques et blancs, convergeant vers le centre du tube et en remplissent le dessus tout à fait comme chez *Mussaenda*.

La plante ne porte pas de fruits.

#### *Hedyotis*.

Dans le genre *Hedyotis*, on trouve des espèces homostylées et hétérostylées.

Le *Hedyotis venosa* Kth. est homostylée, les fleurs à 4 lobes renferment 4 étamines alternant avec les lobes de la corolle. Quoique la longueur du style varie beaucoup dans les diverses fleurs, les stigmates se voient pourtant ordinairement à la

1) Baillon range encore dans cette Tribu le genre *Mitchella* que j'ai déjà nommé dans la Série des *Anthospermeae* où Bentham et Hooker l'ont mis.

2) Hiern, l. c.

même hauteur que les anthères. La plante n'est pas dichogame : les stigmates sont bien développés et très papilleux à l'époque que les anthères crèvent. Dans la plupart des cas une des anthères est en contact immédiat avec le stigmate, celui-ci parut toujours chargé de pollen. Les fleurs ressemblent donc de près à celles de *Hydnophytum montanum* et l'autopollénisation est presque toujours inévitable.

*Hedyotis* (Spec. scandens)?

Cette espèce inconnue jusqu'ici me parut hétérostylée. Les recherches sur la longueur relative des anthères et du diamètre des grains de pollen amena les résultats suivants.

La longueur de l'anthère dans la microstylée est à celle de la macrostylée dans le rapport de 100:67; le pollen de la microstylée est un peu plus petit que celui de la macrostylée, dans le rapport de 100 à 102. Les stigmates de la deuxième forme sont beaucoup plus longs que ceux de l'autre.

Il paraît donc que cette dernière espèce quant à la pollénisation se comporte tout à fait comme deux autres espèces du Brésil, décrites par Darwin <sup>1)</sup>.

Il a décrit aussi comme hétérostylées deux espèces inconnues du Brésil appartenant aux *Coccosypselum* et *Lipostoma*, analogues aux précédentes, et *Houstonia coerulea* de l'Amérique septentrionale, tandis qu'il croit pouvoir conclure de la description du *Boucardia leiantha* qu'elle est de même hétérostylée. Kuhn mentionne des espèces dimorphes dans le genre analogue *Ophiorrhiza* et Hiern nomme dimorphes *Virecta* et *Otomeria*, toutes deux d'Afrique.

### *Portlandiace.*

La série des *Portlandiace*, si riche en genres américains, n'embrasse que très peu de genres appartenant à la flore de notre Archipel.

Le *Greenia latifolia* T. et B., les *Wendlandia densiflora* Dc. et *glabrata*

1) Darwin, l. c. pag. 133

De. et le *Rondeletia speciosa* Lodd. originaire du Cuba, cultivé dans notre jardin, furent les seuls représentants de toute cette série, que j'aie pu obtenir pour mes recherches.

Le *Greenia latifolia* parut être dioïque (fig. 24). Les fleurs jaunes ont 4 lobes, les étamines formant une colonne de la manière décrite chez le *Polyphragmon sericeum*, qui défend le passage à la partie inférieure de la fleur de manière que l'insecte est forcée de faire entrer sa proboscide dans le creux rempli de pollen. Le style dans cette forme est court et atteint avec les stigmates à peine à un tiers du tube de la corolle. L'ovaire est peu développé, l'arbre ne porte jamais de fruits. Dans un grand nombre de fleurs, je trouve le stigmate entouré d'une masse compacte de tubes polléniques. Les grains de pollen, tombés par leur propre poids ou poussés de la colonne pollinique par les insectes, trouvent évidemment au fond de la fleur les conditions favorables pour leur germination. Aucun tube pourtant n'avait pénétré dans le tissu du stigmate.

N'ayant pu obtenir la forme femelle, je n'ai pu l'étudier. L'expression „*Stylis filiformis exsertus*” dans la diagnose du genre jointe à la structure des fleurs qui viennent d'être décrites, amène nécessairement à la conclusion que la fleur doit être hétérostylée ou dioïque. Pourtant je crois tout doute que la fleur soit dioïque, presque impossible. Supposons un instant que la fleur décrite représente la forme microstylée d'une espèce hétérostylo-dimorphe, ne se fécondant pas soi-même, il serait difficile de comprendre comment jamais du pollen étranger serait transporté par un insecte sur le stigmate de cette fleur. Telles que les anthères sont posées, le pollen adhérent aux parties buccales d'un insecte ne peut manquer d'être enlevé par la colonne des anthères, avant d'atteindre le stigmate. Cette particularité jointe à l'analogie avec l'organisation florale de *Polyphragmon* et le développement visiblement faible de l'ovaire, ne me permettent pas d'hésiter un instant à ranger cette plante parmi les Rubiacées dioïques.

Le jardin contient 6 pieds de *Rondeletia speciosa* Lodd., dont

aucun ne porte de fruits et dont les fleurs sont toutes conformes à la forme macrostylée d'une espèce hétérostylée (fig. 25).

La plante semble tout à fait impropre à l'autofécondation; même en croisant divers individus, je ne réussis pas à obtenir un seul fruit. L'influence du changement du climat (la plante est originaire du Cuba) peut être pour quelque chose dans cette stérilité; mais, en tout cas, ce n'est pas la seule plante hétérostylée de notre jardin qui soit stérile pour „ownform” pollen.

Les deux espèces de *Wendlandia* en fleurs que j'ai pu étudier n'étaient ni dioïques, ni hétérostylées, mais toutes deux hermaphrodites et homostylées.

Les petites fleurs contiennent 5 anthères placées sur des étamines courtes (Pl. V, fig. 26); le style avec son stigmate à deux lobes est enfermé en bourgeon dans les 5 anthères, comme chez beaucoup d'autres Rubiacées. Nous l'avons déjà exposé chez le *Canthium laeve* et allons le trouver chez beaucoup d'autres. Dès que la corolle du *W. densiflora* *De* s'épanouit, les anthères crèvent. Le stigmate très papilleux est dans l'occasion de recueillir une partie du pollen, quoique la plus grande quantité reste dans les anthères ouvertes, qui se replient en dehors à la fois avec les lobes de la corolle. Chez le *W. glabrata* *De*, les anthères se plient d'abord en dehors et ne s'ouvrent pas avant d'être séparées du stigmate. L'autopollénisation n'est donc pas inévitable comme chez l'espèce précédente. Reste à savoir toujours si l'autopollénisation amène une autofécondation: je n'ai pu résoudre la question.

Au fond de la corolle, on trouve une abondante quantité de nectar; au haut du tube il y a un anneau de poils dirigés à l'intérieur, qui le ferme.

### Série des *Genipeae*.

#### *Gardenia Stanleyana* *Hook.*

Les fleurs du *G. Stanleyana*, dont le tube a une longueur de non moins de 15 centimètres, contiennent 5 étamines avec des anthères mesurant 4 centimètres et un style passant lentement en un long stigmate. Celui-ci montre des deux côtés de

haut en bas un sillon avec des bords repliés en dehors et de faible élévation (fig. 27 donne le style avec stigmate en grandeur naturelle).

Les 5 anthères se rangent dans la fleur non éclosée de telle sorte qu'à la pollination, qui se fait à l'éclosion de la fleur, la plus grande partie du pollen adhère dans une masse compacte autour du style enfermé. Le tiers supérieur du style sort déjà en bourgeon du cylindre des étamines. Il mérite d'être observé que sur cette partie supérieure, les bords du sillon sont plus larges et que le tissu sécrète un liquide très gluant. Ce fragment fonctionne donc surtout comme stigmate et offre aux grains de pollen toutes les conditions nécessaires à leur germination. Dès que les anthères, insérées immédiatement sur la corolle se sont ouvertes, elles se replient à la fois avec le limbe de la corolle en dehors laissant le stigmate chargé de pollen au milieu de la corolle.

Le tube porte à l'intérieur de nombreux poils, surtout entre les 5 anthères et au-dessous. Il est évident que ce système de poils rend ici d'excellents services pour saisir les grains de pollen qui y peuvent tomber. La partie supérieure du style destinée à enlever le pollen étranger du corps d'un insecte cherchant du nectar, est tordu sur son axe en sorte que le sillon gluant ou stigmate proprement dit entoure en spirale tout le sommet du style. Un insecte chargé de pollen d'une autre fleur, doit nécessairement en pénétrant avec sa proboscide dans le tube toucher au stigmate gluant, n'importe de quel côté il entre, et en s'enfonçant plus profondément il se couvrira de pollen. Peu d'insectes, sans doute, sont capables de pénétrer au fond d'un tube d'une pareille longueur, mais la quantité de nectar est tellement abondante que le tube en est rempli à mi-hauteur, et les insectes avec des parties buccales considérablement plus courtes en peuvent prendre. Ce ne fut que le soir que je réussis à observer un Sphynx comme visiteur; dans la journée je n'ai jamais vu aucun insecte sur la plante, quoiqu'elle attire les visiteurs de loin par ses belles fleurs d'une odeur tout particulièrement agréable.

Nous avons 4 pieds de cette espèce, qui brillent plusieurs fois par an avec un très grand nombre de magnifiques fleurs; jamais ils ne produisirent aucun fruit.

La pollénisation artificielle n'amena aucun résultat; le croisement de divers individus fut de même sans effet, ce qu'il fallait peut-être attribuer à ce que les 4 individus étaient obtenus par des boutures de la même plante-mère.

Le *Gardenia Stanleyana* paraît donc être extrêmement stérile pour son propre pollen, de même que pour le pollen de fleurs de la même plante.

### *Gardenia citriodora* Hrt.?

Le *G. citriodora* (fig. 28), espèce de grande fleur campaniforme, ressemble en gros à la précédente pour la manière dont le pollen se dépose autour du style sous le véritable stigmate.

La partie au-dessus des anthères est fendue sur une certaine distance, pour le reste sillonnée et tordue comme chez le *G. Stanleyana*. La torsion cependant est moins considérable, mais comme les deux lobes du stigmate s'écartent en haut de plus en plus, les parois intérieures et les bords sont tournés en tous sens, et la torsion plus faible suffit pour amener le même effet.

La plante se distingue particulièrement de la précédente par sa grande fécondité. Elle porte toujours un grand nombre de fruits. Comme exemplaire unique dans notre jardin, ses fleurs ont été nécessairement fécondées par le pollen du même individu.

### *Gardenia resinifera* Krth. fig. 30, 31.

Celui-ci montre un stigmate en massue à 6 lobes. Dans le bourgeon les anthères sont étroitement serrées autour du stigmate. A la pollination, le pollen est déposé en couches épaisses sur le stigmate.

De même que chez les *Gardenia Stanleyana* et *citriodora*, la partie supérieure du style, au point de vue physiologique, est divisée en deux parties: une inférieure destinée à recueillir le

pollen des anthères et une supérieure pour recueillir le pollen étranger. Le fragment supérieur de style est donc pour une moitié un organe destiné à fixer pour un laps de temps le pollen des anthères en le cédant petit à petit aux visiteurs, et pour l'autre un véritable stigmate. Cependant les parties papilleuses destinées à fonctionner comme stigmate ne sont pas placées au-dessus des autres, mais alternent régulièrement avec celles-ci. De même qu'il y a 6 bandes en relief sur le style en massue, fixant le pollen, on voit 6 sillons, dont les bords sont voûtés en dehors, couverts de nombreuses papilles et sécrétant un liquide gluant. Dans la fleur à peine éclose, les sillons n'ont qu'une largeur très faible, mais peu à peu les bords s'écartent pour montrer les véritables parties du stigmate à mesure que les bandes se ratatinent après avoir cédé tout le pollen. Une pareille organisation admet l'autopollénisation, quoiqu'elle dispose surtout à la pollénisation par le pollen étranger. La plante est beaucoup fréquentée des insectes et porte sans cesse de nombreux fruits.

*Gardenia curvata* T. et B.

Ce *Gardenia* dépose aussi son pollen sur le stigmate où il réside un laps de temps pour être emporté par les insectes.

Le stigmate se fend déjà avant l'épanouissement de la corolle en deux moitiés grosses, pulpeuses et fort gluantes. Ce fragment du style fixe donc le pollen sur sa paroi extérieure, et fonctionne avec sa paroi intérieure comme stigmate.

Le propre pollen touche facilement au bord du stigmate: l'autopollénisation est donc possible, même inévitable, quoique la construction facilite la pollénisation de dehors.

*Gardenia Blumeana* Dc fig. 29.

Jusqu'ici le sommet du style des *Gardeniae* traitées jouait un double rôle, en fixant le pollen des anthères et en fonctionnant d'ailleurs comme stigmate. Le *Gardenia Blumeana* n'offre

pas cette particularité: dans les fleurs d'un individu, il n'est que stigmaté sans autre fonction, dans une autre plante au contraire, il est métamorphosé en organe destiné à fixer le pollen.

Le *Gardenia Blumeana* est dioïque et se comporte quant à son organisation florale comme le *Canthium laeve* T. et B. déjà décrit.

Dans les fleurs mâles, le sommet du style n'est pas réduit en dimension, pas plus que chez la dite espèce. Aussi à première vue on ne la prendait pas pour unisexuée, et pourtant elle l'est. La plante dont une fleur est figurée en fig. 29 ne produit jamais de fruits, l'ovaire au reste est visiblement réduit. La réduction de cet organe est ici même plus forte que chez le *Canthium laeve* (comp. fig. 29 et 17), mais en revanche le sommet du style répond d'un degré mieux à sa nouvelle destination. Il porte 10 plis en relief, entre lesquels le pollen est déposé en couches si épaisses contre le sommet du style qu'on le dirait entouré d'un anneau d'anthers, le pollen reproduisant exactement leur forme.

La coupe ne montre aucun sillon ni aucun bord couvert de papilles; le sommet est totalement métamorphosé en organe absorbant le pollen.

Bien que je n'eusse pas sous les yeux un individu de l'autre forme, j'ose sans réserve nommer ce *Gardenia* une plante dioïque. La réduction de l'ovaire, le manque d'un stigmaté, la stérilité absolue de la plante, la grande analogie de l'organisation florale avec celle du *Canthium laeve* et plus encore avec les espèces du genre très analogue *Randia*, qui vont être traitées, tout cela suffit amplement, je crois, à justifier mon assertion.

#### *Griffithia* W. et A.

*Griffithia fragans* W. et A., *Gr. latifolia* T. et B., *Gr. excantha* Krth., *Gr. acuminata* Krth. fig. 32.

Chez ces 4 espèces de *Griffithia* W. et A., genre qui, avec *Gardenia* et le genre *Randia* Houst, à traiter tout à l'heure, et quelques autres, est réuni par Baillon dans un seul et même

genre *Genipa Plum.*, on trouve dans le bourgeon les 5 anthères placées autour du stigmate fendu et en forme de bouton, de telle façon que les anthères en crevant déposent en grande partie le pollen sur le côté extérieur du stigmate, tandis que le reste tombe et s'accroche à un anneau de poils sur le col du tube. En bourgeon les deux lobes du stigmate sont serrés l'un contre l'autre; la fente se fait pourtant bientôt, longtemps avant que tout le pollen soit emporté. On ne saurait donc nommer ces plantes protérandriques. La possibilité de l'autopollénisation n'est nullement exclue, car bien que, en bourgeon, les lobes du stigmate soient serrés l'un contre l'autre, les bords dévient assez pour laisser un sillon assez large, de sorte qu'une partie du pollen est déposé sur le côté extérieur du stigmate et touche nécessairement au sillon papilleux. Cependant toute l'organisation dispose à la fécondation avec du pollen de dehors.

### *Posoqueria.*

*Posoqueria hirsuta* peut se placer ici. Elle ne s'écarte que très peu de la précédente quant à sa construction florale. L'autopollénisation est ici encore inévitable, quoique la pollénisation de dehors soit favorisée.

Une masse dense de poils dans la partie supérieure de la corolle et un épaississement du style à la même hauteur garantissent que le pollen tombant ne gâte pas le nectar. Fritz Müller <sup>1)</sup> décrit la pollénisation d'une plante analogue qu'il appelle *Martha* (*Posoqueria?*) *fragans*. Pourtant elle diffère de notre espèce par la situation des lobes de la corolle dans le bourgeon, par la longueur des étamines, par la manière dont les anthères se sont transformées, par la longueur du style etc. et surtout par la façon dont se fait la pollénisation. Les étamines de *Martha* ont une tension élastique tout à fait intéressante. Quand une des supérieures est touchée à certain endroit

1) Bot. Zeit. 1866 N°. 17 Taf. VI A.

de son filament courbé et recourbé, l'anthère éclate avec un coup sec, et l'étamine inférieure monte avec une telle force que presque tout le pollen entre les anthères vidées est lancé contre l'objet cause de l'excitation (proboscide d'un sphynx) avec une vitesse initiale de 3 Mètres par seconde et sous un angle de 50° sur l'axe du tube.

### *Randia.*

Je ne crois pas affirmer trop en disant que les deux espèces de *Randia* que j'ai étudiées offrent les types les plus intéressants de plantes dioïques nées, dans la suite des siècles, de plantes hermaphrodites (fig. 33, fig. 34).

Il a déjà été exposé que le genre *Randia* ne diffère qu'en des points d'un intérêt secondaire des genres décrits *Gardenia* et *Griffithia* et que tous les trois avaient été rangés par Bail- lon dans le genre *Genipa*. En réalité la fleur des *Randiac* res- semble en divers points à celle des *Griffithiae*.

De même que chez le *Griffithia*, les anthères, avant l'éclosion de la fleur, sont repliées sur l'épais sommet du style composé de deux lobes, mais qui se tiennent encore. Le pollen reste sus- pendu un laps de temps entre une dizaine de bandes sur le côté extérieur du sommet du style, tandis que les anthères vides se replient en dehors avec les lobes de la corolle. L'anneau dense des poils placé ici plutôt dans le tube que sur le col et l'épaississement du fragment de style à la même hauteur, contre lequel se pressent les longs poils argentins de la corolle, servent ici évidemment à empêcher le pollen de tomber dans le nectar. Pour tous ces caractères, une fleur fraîche éclore des *Randia longispina* Dec., *Randia longispina* hort. Calc.<sup>1)</sup> et *Randia dumetorum* Lam. ressemble à une fleur de *Griffithia* et *Posoqueria* et un peu à celle du *Gardenia curvata* et *G. Blumeana*.

1) L'espèce dont il s'agit ici, du jardin de Calcutta, cultivée dans le jardin de Buitenzorg diffère véritablement en certains points, surtout pour le forme du fruit et pour ses branches non pendantes, de *R. longispina* de de Candolle. L'espèce ne me semble pas décrite jusqu'ici.

De même que nous avons déjà exposé pour les dernières, nous trouvons aussi chez les *Randia* des fleurs différentes sur divers individus.

La fleur d'un autre pied de la même espèce contient des anthères rudimentaires d'une couleur foncée déjà dans le bourgeon et sans aucun grain de pollen.

De pareils individus ne portent que des fleurs femelles, tandis que les autres n'ont que des mâles avec un ovaire très rudimentaire, comme on le voit assez en comparant fig. 33 à fig. 34, reproduisant les fleurs mâle et femelle de ce *Randia*. Le sommet du style dans les fleurs mâles s'est transformé encore en organe fixant le pollen, comme chez le *Canthium laeve* et le *Gardenia Blumeana*. A la description de cette dernière, nous observâmes déjà que cet organe avait poussé sa transformation d'un degré plus loin que chez le *Canthium laeve*, en vue de sa nouvelle fonction.

Chez les *Randia* la différenciation va encore plus loin; le sommet du style, à l'éclosion de la fleur de la même dimension que le stigmate de la femelle (voir fig. 34), commence peu à peu à s'empâter à la périphérie après avoir recueilli le pollen sur sa surface, et ne laisse enfin que deux fils foncés en couleur et desséchés (fig. 33). Je réussis à recueillir nombre de fleurs des deux espèces avec tous les divers stades d'empatement. Quant à cet empatement graduel, il ne peut être qu'une adaptation pour coller par la masse visqueuse le pollen au corps de l'insecte, et l'organe offre donc un exemple de différenciation plus parfaite.

En parlant des espèces dioïques *Polyphragmon sericeum* et *Canthium laeve*, j'avais déjà l'occasion de rappeler comment les différences dans l'organisation florale sont accompagnées d'autres différences qu'on peut considérer comme corrélatives. Ces différences ne manquent pas ici. Comme l'on voit des figures, le mâle porte une inflorescence à trois fleurs, tandis que les fleurs femelles se trouvent isolées.

Les feuilles aussi diffèrent considérablement pour les deux formes. Cependant chez cette espèce, les feuilles offrent de plus

grandes variétés chez le même individu, que n'en montrent les feuilles des deux diverses formes. Pourtant celles du mâle sont d'une couleur plus foncée, couvertes d'un poil rude au contact, tandis que celles de la femelle sont soit tout à fait lisses ou très peu velues et d'une couleur plus claire.

Nous n'avons qu'un pied femelle d'une 4<sup>e</sup> espèce originaire du Saïgon. Il montre un stigmate bien développé et des anthères sans pollen. L'espèce ne me semble pas encore avoir été décrite.

*Scyphostachys* (fig. 35).

Le *Scyphostachys coffeoides* est un *Rubiaceé* protérandrique. Le tube à 4 lobes est revêtu à l'intérieur de longs poils blancs d'un lustre soyeux, qui du milieu du tube font saillie bien au-dessus du col et alternent en masses touffues avec les anthères. Entre ces poils, se montrent à demi cachées, 4 anthères, abondamment pourvues de pollen. Au moment de l'éclosion de la fleur, le style est presque entièrement enfoncé entre les anthères; il n'y a que le sommet composé de deux lobes serrés l'un contre l'autre, qui surgisse au-dessus de la touffe de poils. Bientôt le style croît en longueur et fait saillie pour une grande partie au-dessus de la fleur. Les anthères en attendant se sont ouvertes, et le style croissant portant des poils rudes, brosse le pollen des anthères, le fixe entre ses poils et le porte en haut, tandis que les grains tombants sont retenus par les poils de la corolle. La fleur se trouve alors dans son stade mâle et le pollen est facilement emporté par les insectes; plus tard les deux lobes du stigmate s'éloignent l'un de l'autre et la fleur est devenue femelle. Les insectes portant du pollen déposent nécessairement du pollen sur les stigmates placés à peu près sur la même hauteur que le pollen dans les fleurs dans le premier stade.

*Eriostoma*.

Si chez *Griffithia* et *Posoqueria*, comme nous venons de voir,

l'autopollénisation est inévitable, quoique les fleurs soient organisées en vue de la pollénisation de dehors, nous trouvons chez l'*Eriostoma albicaulis* Boid. une construction où la chance d'autopollénisation a considérablement diminué. Ici de même, les anthères déposent leur pollen sur le style au moment que les lobes se déplient, mais chaque anthère porte un connectif et ces 5 connectifs forment dans le bourgeon un cône autour des stigmates encore fermés, de sorte qu'à la pollination, le pollen se place *en grande partie* au-dessous des stigmates proprement dits (voir fig. 36).

Toutefois le stigmate n'est pas entièrement enveloppé de ces connectifs, il reste possible que des grains de pollen soient déposés sur la partie inférieure du sillon du stigmate, qui montre en effet déjà dans les fleurs fraîches écloses des bords papilleux. Ces bords se développent plus tard considérablement. L'autopollénisation sans être tout à fait impossible, est devenue beaucoup moins probable et moins commune. Les insectes chargés de pollen touchent aux stigmates avant de se charger du pollen de la fleur. Bienque les anthères s'ouvrent les premières, il est évident que la plante ne saurait se nommer protérandrique.

Comme chez *Scyphostachys*, le style acquiert ici une longueur remarquable et emporte le pollen. Le col de la magnifique corolle est tapissée d'un épais revêtement laineux auquel l'espèce doit son nom; la touffe laineuse porte toujours des grains de pollen.

### *Oxyanthus.*

Mieux que chez *Eriostoma*, l'autopollénisation est empêchée chez l'*Oxyanthus hirsutus*. Le fragment supérieur et plus gros du style se compose de deux parties différentes du point de vue physiologique. La partie inférieure et plus longue recueille et fixe le pollen, la partie supérieure en forme de bouton fonctionne comme véritable stigmate. Dans le bourgeon ce dernier déjà fendu en deux parties surpasse le cylindre des anthères.

Le jeune stigmate est gluant sur sa surface: les papilles manquent pourtant, et l'on peut douter qu'il soit capable de faire germer le pollen. Dans une période postérieure, quand le pollen est presque entièrement emporté, la fleur est entrée dans son stade femelle et les papilles sur le stigmate sont nombreuses. La plante est donc protérandrique. Quoique la position du pollen par rapport aux stigmates fasse éviter l'autopollénisation, il est inévitable que les insectes sortant de la fleur et frôlant le stigmate y déposent du pollen de la fleur. La protérandrie doit donc être très utile à la plante.

Originnaire de Sierra Léone, elle ne porte pas de fruits dans notre jardin.

Il y a sans doute très peu d'insectes qui ont une proboscide assez longue pour atteindre au nectar de ces fleurs, dont la corolle seule mesure souvent deux décimètres. Une pollénisation artificielle me démontra pourtant que ce n'est pas la seule raison de la stérilité. Le changement de climat et de sol y doit être pour beaucoup.

### *Diplospora.*

Le *Diplospora viridiflora* et le *D. singularis* Krth. sont tous deux dioïques. Cependant cette dioécie ne se découvre pas à un examen superficiel: aussi n'ont-elles pas été décrites comme telles.

Dans les fleurs mâles le style n'étant pas réduit en longueur est aussi long que celui des fleurs femelles. Les stigmates au contraire offrent une différence considérable: ceux des mâles sont minces comme des fils et sans papilles, ceux des femelles plus épais et bien développés. Les anthères des fleurs femelles ne contiennent pas de pollen; en revanche l'ovaire des mâles comparé à celui des femelles est très petit. De même que chez le *Polyphragmon sericeum*, le *Canthium laeve* et les *Randiae*, il y a aussi chez ces *Rubiaceae* une remarquable différenciation dans les autres parties de la plante pour les deux formes, particulièrement dans les feuilles.

Le *Diplospora viridiflora* femelle a les feuilles visiblement plus

petites. Elles sont vert clair dessus et vert jaune dessous, celles du mâle au contraire vert foncé dessus et vert clair dessous, en outre extrêmement luisantes.

Ce qu'il y a de curieux, c'est que chez le *Diplospora singularis* <sup>1)</sup>, on voit justement le contraire. Le pied femelle porte les feuilles les plus grandes. Comme moyenne d'un grand nombre de mesurages, je trouvai pour les feuilles de la plante femelle une longueur de 146 sur une largeur de 58 millimètres, et pour celles des mâles une longueur de 108 sur une largeur de 33.

Une pareille différence pouvait facilement induire en erreur : en effet *Miquel* a décrit le mâle comme une forme particulière de l'autre. Le *Vangueria palembanica forma latifolia* de *Miquel* me parut être la forme femelle ; le *Vangueria palembanica forma angustifolia* le mâle <sup>2)</sup>. (*Canthium palembanicum* *Miq.* Cat. Hort. Bog.).

Baillon range les genres traités *Eriostoma* et *Diplospora* avec *Tricalysia* dans *Hypobathrum* *Bl.*

Hiern <sup>3)</sup> dit de *Tricalysia* qu'il faudra le compter peut-être parmi les genres dimorphes des Rubiaceae. Si cette assertion se trouve confirmée, l'on trouve dans le genre *Hypobathrum* des espèces hétérostylées (*Tricalysia*), homostylées (*Eriostoma*) et dioïques (*Diplospora*).

D'après Baillon, le genre *Fernelia* doit être rangé aussi dans la série des *Genipeae*.

Le *Fernelia buxifolia* *Lam.* me parut être dioïque ; les étamines dans les femelles ont subi une réduction plus forte que les pistils dans les mâles.

A la fin, il convient de rappeler le genre *Mussaenda* (fig. 37 et 38), dont j'ai déjà démontré dans la première partie de cet article que toutes les espèces examinées par moi, étaient dioïques, à l'exception du *M. cylindrocarpa nov. spec.* <sup>4)</sup>.

1) *Miquel*. Ann. Mus. Bot. IV pag. 250.

2) *Miquel*. Flora Sumatra pag. 544

3) *Hiern*, l. c. pag. 252.

4) Ann. du Jard. Bot. vol. III 2e partie pag. 108—113.

Série des *Spermacoaceae*.

Il n'y a qu'un petit nombre de genres de cette série, appartenant à la Flore de notre Archipel. Encore n'y avait-il que le genre *Spermacoce* L. que je pusse me procurer pour mes recherches. Darwin donne une description de *Spermacoce* (*Borreria*) *nov. spec.* du midi du Brésil <sup>1)</sup> qu'il trouva hétérostylo-dimorphe.

Le *Spermacoce* (*Borreria*) *verticillata*, espèce originaire de la Jamaïque, se comporte de même.

Je ne donne ici que les proportions entre les dimensions des anthères et des stigmates des deux formes.

Les anthères des microstylées sont à celles des macrostylées dans le rapport de 100 à 91.6, en revanche les stigmates des macrostylées sont beaucoup plus larges que ceux des microstylées en raison de 100 à 67.5.

*Asa Gray* <sup>2)</sup> croit que les genres *Spermacoce* et *Diodia* sont aussi hétérostylés dans les Etats-Unis; on ne peut cependant l'admettre qu'après des recherches ultérieures.

Le *Spermacoce assurgens* B. et P. du Brésil et le *Sp. hispida* L., plante fort commune ici, ne sont pas hétérostylés. Les anthères et les stigmates sont placés à peu près à hauteur égale; les papilles des derniers se montrent au moment que les anthères crèvent. Ordinairement on trouve le stigmate en contact immédiat avec une ou deux anthères, de sorte que dans la règle c'est l'autopollénisation qui se fait.

Série des *Cinchoneae*.

Dans la première partie de cet article <sup>3)</sup>, j'ai énuméré douze espèces du genre *Cinchona* qui toutes devaient être rangées parmi les hétérostylées (fig. 39 et 40).

Pour le moment j'y reviens pour mentionner la fécondité relative des macrostylées et des microstylées de *Cinchona succirubra* et *C. calisaya*.

1) Darwin, Different forms of flowers p. 127.

2) Vide Darwin, Different forms of flowers p. 135.

3) Ann. du Jard. Bot. vol. III 2<sup>e</sup> part. p. 116.

Chez la première je trouvai comme moyenne du nombre des grains dans un fruit, microstylé 34.5, macrostylé 22.3; la microstylée est donc plus féconde en raison de 34.5 à 22.3, ou 100 à 64.5.

*C. Calisaya* produisait aussi plus de grains par fruit chez la microstylée, dans le rapport de 48 à 26.6 ou de 100 à 55.4.

Je reviendrai sur ces chiffres.

Parmi les genres analogues, Fritz Müller <sup>1)</sup> nomme *Manettia* du midi du Brésil dimorphe, et Kuhn <sup>2)</sup>, le genre *Luculia*.

A l'exemple de Baillon je vais ramener la *Tribu des Naucleae* de *Bentham* et *Hooker* à cette série. On verra cependant qu'elle est très inférieure aux précédentes pour la façon dont l'auto-pollénisation est prévenue et la pollénisation par le pollen du dehors est assurée.

#### *Sarcocephalus.*

Dans le jeune bourgeon non éclos de *S. subdetus* et *S. dasyphyllus*, le sommet du style est partiellement renfermé par les 5 anthères. Comme fig. 41 et 42 le montrent, le sommet du style est en forme de massue et pourrait être divisé par un plan le traversant sur sa plus grande largeur en deux cônes obtus se touchant par la base.

Il n'y a que cette partie inférieure qui soit enveloppée des anthères. Aussi à l'éclosion de la corolle, quand les anthères s'ouvrent, le pollen, comme nous l'avons déjà vu chez beaucoup d'autres *Rubiaceae*, est déposé contre le style. Bientôt le style pousse en longueur et le pollen se lève tout un bout au-dessus du col de la corolle. Les insectes emportent alors ce pollen facilement. Par analogie avec la construction du stigmate de *Gardenia Stanleyana* et autres, on pourrait croire que le fragment supérieur du sommet du style serait organisé en vue d'une fonction comme véritable stigmate pour faire germer

1) Bot. Zeit. 1868 p. 113.

2) Bot. Zeit. 1867 p. 67.

le pollen de dehors. On se trompait. La partie supérieure ne fonctionne pas. Une coupe longitudinale de cet organe montre au microscope sur la partie supérieure des cellules épidermiques régulières pourvues de dehors d'une cuticule, sans qu'on voie une seule papille. La partie inférieure au contraire est papilleuse et fixe nombre de grains de pollen. Aussi il n'y a pas de différence de construction perceptible des jeunes stigmates et des plus âgés, qui ont déjà cédé leur pollen; on ne saurait donc dire que la fleur se trouvant d'abord dans le stade mâle passe plus tard en un stade femelle. Le même fragment du style remplit ici une double fonction, celle de fixer le pollen et celle de le faire germer.

Tout le mécanisme dispose plus à l'autopollénisation qu'à la pollénisation avec du pollen de dehors. Les insectes enlèveront surtout du pollen en sortant de la fleur. S'ils pouvaient céder le pollen en entrant dans une autre fleur avant d'enlever de nouveau pollen, nous pourrions encore considérer ce mécanisme comme servant à assurer le croisement. Dans les circonstances actuelles, cela est impossible.

#### *Uncaria* et *Hymenodictyon*.

L'*Uncaria gambir* (fig. 43) et le *Hymenodictyon timoranum* (fig. 44) ressemblent en gros à *Sarcocephalus*. Cependant le stigmate est d'une structure plus uniforme et recueille sur toute sa surface granuleuse et papilleuse le pollen sortant des anthères. Ces plantes non plus n'offrent pas de différence perceptible dans le stigmate, quand il est tout à fait chargé de son propre pollen, et quand ce pollen est enlevé en grande partie.

#### Série des *Coffeae*.

##### *Pavetta* L. fig. 45 et 46.

L'examen comparatif de l'organisation florale de diverses *Pavettæ* est très intéressante. Nous trouvons à côté d'espèces complètement protérandriques, d'autres espèces où il y a bien

un penchant pour cette organisation, mais où elle n'est pas du tout dans son développement entier.

Généralement les 4 anthères dans le bourgeon se serrent contre les stigmates fermés. Chez la plupart des espèces examinées le pollen, à la pollination, est déposé sur les stigmates fermés. La fleur est alors dans son stade mâle; plus tard quand le pollen est enlevé en partie ou entièrement, les stigmates papilleux se déplient et la fleur peut être considérée comme femelle. Il va sans dire qu'il y a ici encore quelque chance d'autopollénisation par les grains de pollen déposés sur la fente du stigmate. C'est comme cela que se comportent les *Pavetta angustifolia* R. et S., *P. grandiflora*, *P. paludosa*, *P. incarnata*, *P. coccinea*, *P. pauciflora* Bl., *P. amboinica* Bl., *P. macrophylla* Bl., *P. longipes* fl. *roscis* et autres.

Chez trois de ces espèces, le *P. amboinica*, le *P. incarnata*, et le *P. longipes*, les stigmates se recourbent plus tard de telle façon que leurs faces intérieures papilleuses touchent à l'extérieur du stigmate et rencontrent là les derniers grains de pollen non enlevés. C'est un phénomène que Hermann Müller a observé chez diverses autres plantes protérandriques et qu'il a expliqué comme un moyen par quoi la plante pourvoit à la fécondation, quand le pollen étranger a fait défaut au stigmate.

D'autres espèces, comme le *P. jambosaefolia* T. et B. et le *P. longiflora* A. Rich., chez lesquelles les anthères ne déposent qu'une petite partie sur le stigmate, et gardent le reste pour l'offrir aux visiteurs, les stigmates se sont écartés à la pollination. Les deux stades successifs, mâle et femelle, coïncident donc ici et l'autopollénisation n'est pas empêchée avec autant de soins que chez les espèces précédentes.

Il est clair que la disposition à la protérandrie est générale, qu'elle n'a pas atteint chez toutes les espèces le même degré de perfection et que les espèces chez lesquelles les stigmates écartés se recourbent après de plus en plus, doivent être considérées comme supérieures aux autres.

On comprend que beaucoup de pollen collé superficiellement au stigmate tombe au moindre mouvement. Les poils du col

qui empêchent que le nectar n'en soit sali manquent chez *Pavetta*; pourtant quelques espèces ont des poils sur le style, qui remplissent cette fonction. Chez quelques-unes p. ex. *P. longipes*, la partie supérieure du style renfermé ne porte qu'un petit nombre de poils rares; le *P. macrothyrsa* au contraire a un style tout couvert de poils serrés.

### *Stylocoryne W. et A.*

Baillon ramène le genre *Pavetta* L., avec *Stylocoryne W. et A.* et quelques autres genres à *Ixora* L.

En effet, *Stylocoryne* ressemble pour sa pollénisation au genre traité ci-dessus. Pourtant nous voudrions le nommer mieux organisé en tant que le pollen n'est pas posé superficiellement sur la face extérieure des stigmates, mais au contraire est tant soit peu retenu par une dizaine de bandes ou plis entre lesquels les anthères sont exactement placées dans le bourgeon.

Ces bandes sont surtout bien développées chez le *Stylocoryne Webera* (fig. 47 et 48). Si l'on considère que chez *Pavetta* p. ex. chez le *P. longipes* le style dans le bourgeon est souvent renfermé dans la partie inférieure des anthères, de sorte qu'à la croissance du style la plupart du pollen est emporté en boule sur le stigmate, et que la plus grande partie tombe immédiatement au moindre vent ou à la moindre secousse, l'on ne peut manquer de prendre l'organisation du *Stylocoryne*, que nous avons rencontrée au reste, quoique à un degré inférieur, chez d'autres *Rubiacées*, pour une organisation supérieure. Le *Stylocoryne Webera* a nombre de poils sur le col et quelques poils rares et rayonnants sur le style, tous destinés à retenir le pollen tombant.

Chez le *M. odorata* qui a des bandes du stigmate moins développées, la partie supérieure du style renfermé est couverte de poils laineux.

Observons encore que les moitiés du stigmate chez ces dernières espèces ne se fendent pas, mais que le sillon s'élargit peu à peu: l'autopollénisation est donc possible; si elle amène autofécondation, n'a pu être décidé par moi.

*Coffea.*

En 1869 <sup>1)</sup> Bernouilli fixa l'attention sur ce que le cafier (*Coffea arabica* L.) produit avant sa véritable floraison un grand nombre de fleurs qui se distinguent des fleurs ordinaires d'abord par des dimensions moins grandes, et en second lieu par ce qu'elles sont toutes femelles. Parmi ces fleurs anormales, on en trouve ça et là quelques normales, dont le pollen serait destiné à polléniser les femelles; cependant comme ce pollen ne suffit pas à la fécondation de toutes les autres, il s'ensuit nécessairement qu'un grand nombre des femelles ne produisent pas de fruits. La présence des fleurs anormales n'est pas universelle, comme nous l'apprenons d'Ernst <sup>2)</sup> qui ne les a jamais observées chez le cafier cultivé dans les environs de Caracas. Selon lui le cafier de Caracas fleurit immédiatement avec des fleurs normales, blanches, hermaphrodites et protérandriques.

Le fait qu'une plante dans des pays divers se développant au milieu de conditions différentes se comporte d'une manière différente est connue et se retrouve chez les *Rubiaceae*. Nous avons déjà observé que le genre *Psychotria* pour assurer la pollénisation avec du pollen étranger offre une organisation florale tout autre dans l'Afrique tropicale que dans notre Archipel et en Amérique. Au reste il ne serait pas difficile de donner chez cette même famille d'autres exemples d'une pareille différenciation importante.

J'avais amplement l'occasion de fixer ici mon attention à ce sujet intéressant et ai pu constater que sous notre climat le cafier cultivé ne se comporte ni comme celui de Caracas, ni comme celui décrit par Bernouilli.

De petites fleurs anormales se trouvent ici en grand nombre, non seulement avant la floraison, mais presque toujours; elles ne sont pas exclusivement femelles et ne portent jamais de fruits; quant aux fleurs normales, elles ne sont pas protérandriques comme aux environs de Caracas.

1) Bot. Zeit. pag. 17.

2) Bot. Zeit. 1876 p. 36.

Les fleurs anormales sont placées sur des pédoncules courts qui se groupent souvent en grand nombre et serrés dans les aisselles des feuilles et des stipules. Chaque pédoncule porte ordinairement une ou deux paires de feuilles rudimentaires et au sommet une ou deux de ces petites fleurs.

Ces fleurs — on en voit une fig. 49 — ont des lobes calicinaux à peine perceptibles. Les 5 lobes de la corolle sont verts et cachent dans leurs bords et sommets repliés chacun une anthère verte et luisante, qui ne s'ouvre pas, ne contient pas de pollen et, sans filament, adhère au lobe de la corolle; enfin chaque fleur contient encore un pistil avec deux stigmates ordinairement verts, quelquefois blancs. Dans la règle, ils tiennent l'un à l'autre, mais parfois aussi, ils sont séparés et même papilleux.

Les anthères prennent bientôt une couleur foncée et se trouvent encore dans les lobes de la corolle, étant déjà flétries.

Le gynécée n'est pas dans le même état rudimentaire; l'ovaire, il est vrai, est beaucoup plus petit que chez les fleurs normales, mais de même que celui-ci, il se compose de deux cases chacune avec un œuf qui n'a pas l'air malsain. Nous pouvons encore observer qu'il y a une grande différence de dimensions dans les fleurs anormales. On en trouve souvent de 2 à 3 fois plus petites que celle qui a été représentée dans la figure 7 fois grossie. Parfois l'on découvre entre le grand nombre d'anormales quelques fleurs normales, mais celles-ci sont relativement si rares <sup>1)</sup> qu'il me demandait beaucoup de temps et de peine d'en recueillir quelques-unes dans une grande plantation de cafiers. Je doute pourtant que Bernouilli ait raison en prétendant que le pollen de ces dernières est transporté sur les stigmates des anormales; elles n'ont pas de nectar, en tant que j'ai pu voir, et ces fleurs vertes n'attirant pas du tout l'attention, seront donc rarement visitées par les insectes.

Une soixantaine de ces fleurs soigneusement marquées ne rapportèrent aucun fruit et un surveillant indigène de cette plan-

1) Il s'agit ici du temps avant ou après la période de la floraison; durant cette dernière période les fleurs anormales ne manquent non plus.

tation, qui passe pour un excellent observateur, m'assura qu'elles n'en produisent jamais.

Les fleurs normales blanches (fig. 50) contiennent ordinairement 5 étamines, dont les anthères font saillie du tube, et dont le pollen n'est pas déposé sur le style ou le dehors du stigmate. Les stigmates papilleux et blancs se sont écartés au même moment que le pollen sort des anthères. Les fleurs ne sont donc pas du tout dichogames. Comme les stigmates sont placés ordinairement au-dessus des anthères, l'autopollénisation sans être tout à fait exclue, n'est pas favorisée. Il est remarquable cependant que chez la fleur du cafiar, comme chez d'autre *Rubiacées*, on observe souvent des différences remarquables dans la longueur du style et par conséquent dans la position des stigmates par rapport aux anthères. Bienque dans la règle les stigmates soient placées au-dessus des anthères, on rencontre souvent sur le même pied des fleurs dont les stigmates ne vont qu'à mi-hauteur des anthères, tandis qu'un des stigmates est en contact immédiat avec 1 ou 2 anthères; d'autres fleurs et toujours sur le même pied, ont des stigmates montant loin au-dessus des anthères. La longueur du style varie donc considérablement dans ces fleurs.

Parmi les nombreuses variétés du *Coffea arabica* L. cultivées au Java, il y en a une appelée „Café de Menado”. Elle offre deux formes de fleurs, c.-à-d. à côté des fleurs ordinaires hermaphrodites, on en trouve qui sont exclusivement femelles (fig. 51). Cette dernière forme porte le nom de „Café polysperme”.

Comme il apert d'une comparaison des figures, les fleurs de la plante femelle sont plus grandes que celles de l'hermaphrodite; la corolle a le nombre doublé de lobes, et porte 10 anthères qui ne mûrissent d'après mes observations pas un seul grain de pollen. Le gros style aboutit en un grand nombre (quelquefois 20) de stigmates filiformes rangés en 2 anneaux ou plus.

Il peut sembler étrange qu'avec les lobes de la corolle, les anthères destinées à aucune fonction, ont doublé en nombre,

mais ce qu'il y a de plus étrange encore, c'est que même les fleurs anormales offrent un nombre double de lobes et d'anthers.

Le nombre de grains par fruit est de 3, quelquefois de 4 et monte une seule fois à 6. Cette différenciation est sans doute la plus forte que la plante puisse offrir.

Quand des fleurs du caféier d'hermaphrodites qu'elle étaient, deviennent femelles de la manière ordinaire, on peut s'attendre que les *deux* grains, si caractéristiques pour une très grande division de cette Famille, soient plus fortes, mais l'augmentation en nombre doit être considérée comme une différenciation tout à fait anormale. C'est ce qui me fait supposer que la fleur femelle n'est qu'une anomalie produite par la culture: les fleurs ont pris leur forme actuelle par un „dédoublement” s'étendant jusque dans l'ovaire. Une autre anomalie très commune au „café polysperme” et de même amenée par la culture, spécialement par une nutrition abondante, appuie mon opinion. C'est que la plante montre une disposition particulière à la fasciation à ses branches finales, particularité qu'on n'observe chez aucune variété du caféier.

Le caféier de Ménado n'est donc gyno-dioïque qu'en apparence.

Avant de passer du *Coffea arabica* à l'organisation florale d'une autre espèce de ce genre, je voudrais dire un mot encore de ces fleurs anormales décrites ci-dessus en détails pour tâcher de donner une explication plausible de l'existence de ces produits totalement sans fonction.

Je ne sache aucun cas analogue chez les plantes européennes. Il y en a qui produisent à l'entrée du printemps ou vers la fin de l'automne des fleurs dont le développement sera incomplet. Mais on ne saurait les croire analogues aux fleurs dont il s'agit, d'abord parce que celles-ci se trouvent aussi pendant l'époque de la floraison, secondement parce qu'il est démontré que la température trop basse est cause du développement incomplet de ces fleurs hors de saison.

Il nous faut donc chercher une autre explication, et en voici

une qui ne me paraît pas invraisemblable. On peut se figurer que le cafier avant d'avoir une période de floraison proprement dite, produisait des fleurs durant toute l'année ou au moins fleurissait à plusieurs reprises dans le courant de l'année. Cette supposition n'a rien de risqué, si l'on considère que bon nombre de *Rubiacées* et les plantes analogues au *Coffea arabica* se comportent présentement encore de la sorte. Le *Coffea bengalensis* p. ex. fleurit toute l'année durant, le *Pavetta* porte toujours des fleurs, le *Stylocoryne* et le *Coffea angustifolia* ont plus d'une floraison par an.

Dans le courant des siècles le cafier a contracté une époque de floraison tombant dans ces régions aux mois de juin ou de juillet, quand on le voit paré de nombreuses fleurs voyantes, blanches et odorantes. Pour le reste de l'année il ne produit plus que des fleurs incomplètes. Je crois donc devoir considérer ces fleurs anormales comme des rudiments d'époques de floraison qui ne coïncident pas avec la véritable floraison. Cette opinion est fortement appuyée par le phénomène que la particularité de la production de ces fleurs anormales est non seulement propre à une ou à quelques variétés, mais à toutes les onze sans exception élevées dans notre jardin de culture.

L'explication du phénomène qu'une plante fleurissant toute l'année prend une époque de floraison fixe, se donne sans grande difficulté.

Quoique nous devons admettre que le climat dans son pays d'origine n'était jamais défavorable à la floraison, on comprend pourtant que la formation des fruits et des grains ait mieux réussi à certaines époques de l'année qu'à d'autres. Cette différence, à peine perceptible au début, devait se faire sentir à mesure que la plante passait de plus en plus de son état primitif où toutes les fleurs se fécondaient par leur propre pollen, dans une autre où elles dépendaient plus des visites des insectes. Nous avons déjà vu qu'un simple allongement du style, éloignant les stigmates des anthères, suffit à rendre la fleur tout à fait dépendante des visites des insectes. Il va sans dire qu'il n'y aura pas eu durant toute l'année un nombre égal

d'insectes, ce qui dépend naturellement de la manière de vivre de ces animaux, et que par conséquent l'allongement du style aura seulement profité à ces fleurs qui s'ouvraient au temps que les insectes avaient le plus besoin de nectar. La même différenciation nuisait au contraire à toutes les fleurs écloses à d'autres époques, vu que l'absence des insectes rendait le croisement impossible et que les chances de l'autopollénisation avaient diminué. Les plantes, au contraire, produisant un plus grand nombre de fleurs à l'époque où les insectes ont le plus besoin de nectar, avaient un grand avantage sur les autres: elles produisaient beaucoup de grains obtenus par croisement, excellent par une plus grande vertu végétative, une constitution plus robuste et une fertilité plus haute sur celles qui avaient été obtenus par l'autofécondation.

A mesure que la différenciation avantageuse, l'allongement du style, s'étendait sur un nombre plus grand de fleurs, le nombre des individus produits par croisement allait s'augmentant.

Au contraire toute autre différenciation profitable à cette époque pour assurer la pollénisation avec du pollen de dehors, était pour toutes les plantes produisant le plus grand nombre de fleurs à d'autres époques soit nuisible comme l'allongement du style, soit inutile comme l'augmentation en grandeur, en vivacité des couleurs de la corolle et en sécrétion de nectar, ou une odeur plus intense. Ces différenciations n'avaient donc nulle chance de devenir héréditaires; en revanche celles en *sens contraire* profitaient à la plante en laissant une certaine quantité de nourriture prise sur les fleurs, à la plante entière dans toutes ses parties <sup>1)</sup>.

Me fondant sur ce que nous savons des lois de la différenciation et de l'hérédité, de l'entremise des insectes à la pollénisation et des avantages des plantes croisées sur celles nées de l'autofécondation, je crois pouvoir établir que les fleurs actuellement normales du cafier se trouvent dans un état de développement progressif pour assurer de plus en plus le croi-

1) La floraison du cafier est simultanée avec l'époque où les abeilles dans ces contrées produisent le plus de cire et de miel.

sement avec des individus distincts; les fleurs anormales au contraire sont des rudiments d'autres époques de floraison se développant en sens inverse toujours de moins en moins pour ne se former plus du tout à la fin.

*Coffea Liberica* (fig. 52).

Le *caféier* de *Libéria*, plante d'une fécondité extraordinaire croissant très vite et d'une culture facile, qualités pour lesquelles il est de plus en plus cultivé, est une des plus belles Rubiacées. Bienqu'il ait une période de floraison bien définie, il porte pourtant toute l'année un petit nombre de ses belles et grandes fleurs blanches et extrêmement odorantes (fig. 52).

Ce caféier ne porte pas de fleurs rudimentaires: au temps de sa véritable floraison qui, chose curieuse ne dure qu'une journée, souvent seulement un petit nombre d'heures, il brille avec des centaines de fleurs. Celles-ci sont moins organisées en vue du croisement que celles de l'espèce précédente; les deux stigmates fort papilleux se trouvent presque toujours en contact immédiat avec les anthères ouvertes, et se couvrent ordinairement de pollen de la même fleur.

La plante paraît être très propre à l'autofécondation. Aussi devons nous reconnaître que cette espèce au moins ne dépend pas jusqu'ici des visites des insectes quoique le croisement, quand elle se fait, doive lui profiter comme à toute autre plante et que les vives couleurs, le nectar abondant et l'agréable odeur encouragent ce croisement en attirant les insectes.

L'autofertilité se voit non seulement au nombre d'insectes relativement petit avec une pareille productivité, qu'on trouve, mais aussi, dans une plantation de caféiers de *Liberica* en fleurs, par l'effet rapide du pollen sur les ovaires, visible à la chute précoce de la corolle. Dans une grande plantation, j'eus peine à découvrir un petit nombre d'abeilles pour polléniser ces milliers de fleurs; néanmoins à peine quelques heures après, toutes les fleurs rejetaient leurs corolles comme preuve que la fécondation se fut faite.

*Coffea Bengalensis* Roxb. (fig. 53).

Nous avons déjà observé en passant que *Coffea Bengalensis* est une plante sans véritable époque de floraison, fleurissant presque toute l'année durant. Les fleurs s'écartent en plus d'un point de celles des autres espèces de ce genre; le long tube de la corolle aboutit en 5 grands lobes et porte 5 longues anthères enfermées dans le tube. Il n'y a que leurs sommets qui sortent du col. Le style court passe en deux stigmates bien développés n'atteignant cependant qu'à  $\frac{1}{4}$  ou  $\frac{1}{3}$  de la longueur du tube. Les anthères serrées les unes contre les autres et formant pour ainsi dire un deuxième tube dans le tube de la corolle, sont fixées d'une manière mobile sur un filament très court inséré tout en haut un peu au-dessous du sommet des anthères.

Ces sommets, dans les fleurs fraîches écloses, sont courbés à l'intérieur et ferment ainsi presque entièrement l'entrée du tube. A la pollénisation le pollen reste en grande partie enfermé comme une masse compacte dans le tube formé par les anthères. L'insertion mobile des anthères est cause qu'en introduisant dans le tube de la corolle une épingle ou une barre mince, l'on voit ces anthères s'écarter en haut et se rapprocher en bas.

A l'examen microscopique, on trouve le stigmate couvert d'un dense réseau de grains de pollen avec leurs tubes germinatifs. Beaucoup de ces derniers ont déjà pénétré dans le tissu du stigmate. On comprend l'origine de ce pollen. Tombé par leur propre poids du cylindre des anthères, ou repoussé par la proboscide d'un insecte, ces grains de pollen appartiennent à la fleur même, trouvent ici toutes les conditions nécessaires pour leur germination et fécondent leur propre stigmate.

Il me semble qu'avec une pareille organisation florale le croisement avec d'autres individus, sans être tout à fait impossible, ne se fera que très rarement et comme par hasard. Un insecte emportant du pollen sur sa proboscide en sortant d'une fleur, doit nécessairement le perdre à l'entrée dans une

autre fleur. D'abord, le cylindre par lequel l'insecte pousse sa proboscide est assez étroit et rempli de pollen de la fleur même, secondement, le tube des anthères se rétrécit en bas, quand l'insecte tâche d'y pénétrer en haut et troisièmement les grains de pollen séjournant encore dans le cylindre des anthères, germent déjà et forment un réseau où le pollen qui peut tenir encore à la proboscide, doit inmanquablement s'accrocher.

Pas plus que les fleurs du *Myrmecodia echinata* déjà décrites, celles du *Coffea Bengalensis* ne se prêtent à être croisées avec du pollen d'autres plantes par l'entremise des insectes.

### Conclusions et considérations générales.

Nous venons d'étudier plus ou moins en détails l'organisation florale d'un nombre de 62 genres de *Rubiacées*. Ce nombre, il est vrai, est petit en considérant que Bentham et Hooker ont divisé cet ordre en 337 genres, mais il suffit à mes yeux pour mener à quelques conclusions sur l'organisation florale des *Rubiacées* en général, surtout puisque de plusieurs des genres nommés plus d'une espèce a été examiné. Parmi les formes traitées on trouve des espèces dicliniques à côté de monocliniques, parmi celles-ci des dichogames comme des homogames et parmi celles-ci des hétérostylées aussi bien que des homostylées. Dans quelques genres, toutes les espèces examinées parurent être dicliniques (*Polyphragmen*, *Diplospora*), dans d'autres toutes étaient hétérostylo-dimorphes (*Cinchona*) et d'autres enfin protérandriques (*Pavetta*). Quelques genres offraient l'homogamie passant en dichogamie, différenciation très claire surtout à la comparaison de genres analogues, comme *Griffithia* comparée à *Eriostoma* et *Oxyanthus*.

Il nous est arrivé aussi de rencontrer dans le même genre des espèces dicliniques à côté d'espèces homostylo-monocliniques (*Mussaenda*, *Morinda*); ou des dioïques, polygamo-dioïques et hétérostylées toutes dans le même genre (*Psychotria*) ou bien des hétérostylées à côté des homostylées (*Hedyotis*) etc. Chez *Myrmecodia echinata* il y avait une fleur s'éloignant de toutes

les autres formes, restant toujours fermée et ne pouvant se multiplier que par l'autofécondation. Bref, nous rencontrons chez les *Rubiaciées* plus de variété dans l'organisation florale que chez aucune autre des ordres soigneusement étudiés jusqu'ici. Aussi la rencontre fréquente d'espèces hétérostylées avec des homostylées et d'hétérostylées avec des dioïques dans le même genre, nous donne le moyen de pénétrer les causes qui ont pu amener la naissance des premières et de répondre à la question, si les plantes hétérostylées doivent être considérées comme étant en état de transformation en dioïques.

Or, Darwin <sup>1)</sup> croit trouver la cause du phénomène des plantes hétérostylées dans la grande variabilité en longueur des étamines et des styles tous les deux ou de ces derniers seuls dans les fleurs de divers individus de la même espèce, jointe à un certain degré de stérilité à l'autopollénisation. De sorte que chez une espèce avec des étamines très variables, il arriva que par le choix sexuel celles-ci furent ramenés plus facilement à deux systèmes de diverse longueur dans des individus différents, qu'à un système de longueur égale. L'illustre naturaliste explique alors par la loi de la compensation comment, dans les individus dont les étamines sont mieux développées, le pistil s'est réduit, et en sens inverse s'est développé dans ceux dont les étamines n'ont qu'une faible croissance.

Je ne saurais souscrire cette explication.

Si l'on admet, en appliquant la loi de la compensation, que toute différenciation en hauteur des étamines quelque faible qu'elle soit, coïncide avec un changement corrélatif du pistil, on se voit forcé d'ériger en loi qu'à un développement supérieur des étamines le style seul, quelquefois, mais pas du tout toujours le stigmate, est réduit en longueur, sans que les parties essentielles, „les ovules”, participent à cette réduction. Nous verrons tout à l'heure que le pesage et le dénombrement des graines des deux formes de plantes hétérostylées mènent au résultat que souvent ce sont les microstylées qui produisent des

1) The means by which plants may have been rendered heterostyled (Diff. forms of flowers pag. 161.

grains plus forts ou plus nombreux par fruit que les macrostylées. Il est clair que dans le cas où les microstylées paraissent plus fertiles que les macrostylées, on aurait autant de raisons d'admettre que le développement réduit du style et des stigmates compense le développement supérieur des ovules que celui des étamines. Cependant il faut encore rejeter cette hypothèse, puisqu'il y a des exemples que les macrostylées sont les plus fertiles.

Quand même on voudrait admettre qu'il n'y a en réalité compensation qu'entre l'allongement des étamines et la réduction du style et des stigmates sans que les ovules y participent, on reconnaît bientôt qu'il serait impossible d'admettre qu'avec une réduction du style et des stigmates, ce ne sont que les étamines qui se développent relativement le mieux. C'est une règle presque sans exception pour toutes les 47 espèces hétérostylées dont on a mesuré les dimensions relatives des grains de pollen dans les deux formes, que ceux-ci sont les plus grands dans les microstylées, c.-à-d. dans les formes aux plus longues étamines. Chez les mâles les parties essentielles participeraient donc à cette compensation.

Malgré tout ce que je viens de dire, je crois encore que pour expliquer la formation des plantes hétérostylées, il faut nécessairement avant tout tenir compte de la grande variabilité de la longueur des organes sexuels.

Le fait est par trop évident. Darwin dit qu'il y a une grande variété dans la longueur de ces organes chez les divers individus de l'*Amsinckia spectabilis*, du *Nolana prostrata*, du *Gesneria pendulina*, de l'*Oxalis acetosella* et chez les variétés cultivées des *Primula veris* et *vulgaris*. J'en peux citer quelques autres exemples empruntés des Rubiacées.

Le *Paederia tomentosa* Bl. chez lequel les étamines de la même fleur et des fleurs différentes du même pied occupent les positions les plus diverses, comme j'ai déjà décrit, offre sans doute un des exemples les plus frappants de la variabilité des organes mâles.

Quant au gynécée, on voit chez plusieurs plantes, particuliè-

ment chez le *Coffea arabica* des variations énormes dans la longueur de ces organes. Il y a des stigmates allant à mi-hauteur des anthères, d'autres sur le même pied surgissent du sommet au-dessus d'elles, et enfin il y en a qui montent assez haut au-dessus des anthères<sup>1)</sup>.

Le *Morinda citrifolia* se comporte tout à fait comme le cafier.

Voici ce que je crois en outre pouvoir accepter comme une règle. Quand dans une certaine espèce de quelque genre de n'importe quel ordre, les stigmates se trouvent au-dessus des anthères, ou celles-ci au-dessus de ceux-là, on trouvera le même phénomène chez les autres espèces du même genre. Or, chez les Rubiacées nous voyons des exceptions remarquables à cette règle. J'ai déjà démontré qu'il n'est pas probable que le *Morinda brachata* soit hétérostylée, pas plus que le *M. citrifolia*; au moins parmi les centaines de plantes que j'ai examinées de cette dernière, je n'en trouvai jamais une qui fût microstylée. La première espèce a les étamines longues avec un style court, chez la deuxième les stigmates vont toujours, un peu plus un peu moins, au-dessus des anthères. Dans les deux espèces analogues du même genre, nous rencontrons donc une différence remarquable dans la longueur des organes de la génération. On voit la même particularité en comparant les diverses espèces de *Coffea*, p. ex. le *Coffea arabica* avec le *C. Liberica* et le *C. Bengalensis*. Il se peut que le *Cephaëlis Ipecacuanha* et le *Cephaëlis Beerii* se comportent de même, quoiqu'il soit plus probable que les deux sont hétérostylées. La dernière ne porte jamais de fruits, et bien que je n'aie jamais trouvé un seul exemplaire macrostylé, ce n'est pas encore une raison pour nier leur existence, puisque toute la plantation où je cueillais mes fleurs, est obtenue par culture d'un petit nombre d'exemplaires envoyés dans le temps au Jardin, qui étaient peut-être tous microstylés.

Un autre fait mérite d'être noté; c'est que souvent chez les hétérostylées, on observe une différence de forme ou de longueur dans la corolle des microstylées et des macrostylées.

1) M. Baillon donne dans sa Monographie des Rubiacées p. 275, le dessin d'une fleur de *Coffea arabica* et au-dessous »fleur longistyle».

Chez les *Primula veris* et *sinensis* il y a différence en forme <sup>1)</sup>; chez le *Pulmonaria officinalis* la fleur des microstylées est la plus grande, chez le *Pulmonaria angustifolia* elle est la plus petite. Chez le *Cinchona Calisaya*, la fleur du microstylée est plus large, mais pas si longue que celle de l'autre forme, et des dessins exacts de M. Lang, dans le livre mentionné de Moens, on voit clairement que chez le *C. Ledgeriana* la fleur microstylée est la plus longue, tandis que chez le *C. officinalis* la macrostylée a la corolle la plus grande. Quand on tâche d'expliquer ces phénomènes encore par la compensation et de le faire rapporter à la réduction des organes sexuels, on arrive aux conclusions les plus bizarres.

C'est pourquoi, avec les faits exposés, je crois l'explication suivante plus plausible.

Nous pouvons admettre que les espèces actuellement hétérostylées sont nées de formes où les stigmates et les anthères, tous les deux, étaient renfermés dans le tube, à peu près à l'endroit où se trouvent à présent les stigmates dans les microstylées et les anthères dans les macrostylées. Mais parmi le grand nombre de fleurs de la même plante ou bien des fleurs de divers individus, il y en avait qui se distinguaient par un style plus long de sorte que les stigmates sortaient du tube. (Nous prenons donc une plante dans le stade où se trouve à présent le caféier). Rien ne nous empêche d'admettre qu'un allongement ou un changement de forme de la corolle est corrélatif avec l'allongement du style. La chance qu'offre une pareille fleur à l'autopollénisation est devenue très faible et celle de la pollénisation par le pollen des fleurs de forme normale a considérablement baissé. Y a-t-il maintenant parmi les nombreuses fleurs de l'espèce quelques-unes dont les anthères varient plus fortement que le style (comme chez *Paederia*), de sorte qu'une ou deux des anthères se trouvent à peu près au niveau des stigmates, il ne peut manquer que les insectes effectuent un croisement. Celui-ci offre tant d'avantages que nous

---

1) Darwin, Diff. forms of flowers p. 15 et 39.

pouvons supposer sans trop nous risquer qu'il se forme ainsi par une culture naturelle des macroanthérées à côté des macrostylées. Nous avons admis que l'allongement de la corolle est corrélatif avec la croissance du style, mais, il va sans dire, qu'on peut supposer aussi bien une corrélation avec l'allongement des étamines, et je crois même que rien ne nous défend de l'accepter pour d'autres espèces, c.-à-d. que dans les fleurs où les étamines variaient plus fort que le style, il s'est formé d'abord une macroanthérée avec allongement de la corolle, et que dans la suite du temps à côté de cette forme, est née une autre macrostylée, tout cela par culture naturelle. C'est ce qui nous explique que chez le *Pulmonaria officinalis* et le *Cinchona Ledgeriana* la microstylée et chez le *Pulmonaria angustifolia* la macrostylée porte les fleurs les plus grandes. Une pareille corrélation n'a rien d'extraordinaire. D'autres exemples de différenciation corrélatrice beaucoup plus frappants ont été déjà exposés chez les Rubiacées. Elles ne se bornaient pas à la fleur, mais s'étendaient à la longueur, la largeur, la couleur, le lustre et le poil des feuilles et même à l'inflorescence et position des feuilles, e. a. chez les exemplaires dioïques du *Polyphragmon sericeum*, des *Diplospora singularis* et *viridiflora*, et des *Randia dumetorum* et *longispina*, de même que chez les exemplaires mâles et femelles de l'espèce polygame, *Canthium laeve*. Il paraît encore que les microstylées peuvent être aussi fertiles que les macrostylées et que la „compensation” n'y est pour rien.

Afin d'arriver à la résolution de la question, si les plantes hétérostylées se trouvent en état de transformation penchant à la diocie, il peut avoir son utilité d'exposer dans un tableau succinct les espèces hétérostylées dont on a fait des mesurages de pollen avec indication de la forme la plus fertile de chaque espèce.

Si en effet ces formes doivent être considérées comme étant en transformation, le résultat des chiffres doit faire voir que l'une des deux a plus de qualités femelles, c.-à-d. produit du pollen plus grand en diamètre tout en étant moins fertile, tandis que l'autre, avec du pollen d'un diamètre plus faible,

produit un plus grand nombre de graines ou de plus lourdes.

Nous faisons observer que la fertilité relative des deux formes des espèces mentionnées dans le tableau n'a pas été calculé d'après la même méthode. Darwin la calcula avec des fécondations légitimes et illégitimes par des pollénisations artificielles pour constater par la comparaison des résultats la valeur de l'hétérostylée pour la plante elle-même. Après les brillants résultats de ses recherches où les grands avantages de la fécondation légitime ont paru si clairement, je n'ai plus cru nécessaire de faire de nouvelles pollénisations artificielles. Aussi je crois qu'il n'y a aucun inconvénient à considérer les fruits de plantes hétérostylées, recueillis dans la nature, comme produits d'un croisement légitime amené par l'intervention des insectes. J'ose d'autant plus avancer cette supposition, que j'ai de bonnes raisons pour admettre que la fécondation illégitime, au moins par le pollen de la même fleur, se fait moins souvent qu'on ne serait enclin à croire. Le *Cinchona Ledgeriana*, le *Cephaelis Beerii*, le *Saprosma dispar*, le *Saprosma* (spec?), le *Pentas carnea*, le *Rondeletia speciosa* et le *Hamiltonia suaveolens*, tous des espèces hétérostylées, dont il n'y a qu'une forme dans notre jardin, n'y fructifient jamais, quoiqu'il y en ait des microstylées et des macrostylées et que beaucoup fleurissent toute l'année. Il ne saurait être admis que les accouplements illégitimes avec pollénisation artificielle fussent stériles chez ces espèces.

Nous ne nous risquons pas trop en considérant les fruits de plantes hétérostylées venus par voie naturelle comme produits de fécondations légitimes, et rien ne s'oppose à ce que nous les comparons à ceux que Darwin a obtenus par une pollénisation artificielle. A l'exemple de Darwin, je comptai le nombre de graines dans les fruits des fleurs microstylées des deux espèces de *Cinchona* figurant dans le tableau. Chez *Psychotria* au contraire où le nombre maximum des graines ne surpasse jamais le nombre 2 et où ce maximum est toujours atteint à quelques rares exceptions près dans les microstylées, comme dans les macrostylées, j'ai pris une autre route en fixant le poids moyen des graines sur des pesages faits d'un grand

nombre de fruits des deux formes. Cette méthode offre encore un avantage sur l'autre. S'il se trouvait par hasard que les fruits des microstylées contiennent plus de fruits que les macrostylées, on pourrait croire que ce nombre supérieur est dû à la fécondation illégitime par le propre pollen, puisqu'il est évident que la chance d'autopollénisation est plus grande chez les microstylées. En constatant chez *Psychotria* que les graines des microstylées ont un poids plus fort que celles des macrostylées, on est plus fondé à tirer des conclusions sur une plus grande fertilité qu'en comptant les graines par fruit.

## TABLEAU

de la grandeur relative des grains de pollen et de la fertilité relative des macrostylées des espèces nommées.

Pollen et fertilité des microstylées = 100.

ESPÈCES	DIAMÈTRE DU POLLEN DES MACROST.	FERTILITÉ DES MACROST.
* <i>Primula veris</i>	67	» The number of seeds produced is smaller <sup>1)</sup> .
* » <i>sinensis</i>	57	
* » <i>elatior</i>	?	
* » <i>auricula</i>	71	
* <i>Linum perenne</i>	100 (?)	66
* » <i>flavum</i>	100	87,5
* <i>Pulmonaria officinalis</i>	78	moins fertile
* » <i>angustifolia</i>	91	83
<i>Cinchona succirubra</i>	100	81
» <i>calisaya</i>	110	64,6
<i>Psychotria montana</i>	plus petit	55,4
» <i>expansa</i>	82	97,4
		87
* <i>Primula vulgaris</i>	71	103
* <i>Hottonia palustris</i>	64 (d'après Darwin)	138
	61 (d'après Müller)	
* <i>Linum grandiflorum</i>	100	130 (?)
* <i>Polygonum fagopyrum</i>	82	plus fertile
* <i>Mitchella repens</i>	» a little smaller''	112
<i>Psychotria perforata</i>	68	112,7
» <i>sarmentosa</i> var $\beta$	79	102,6
» <i>robusta</i>	80	107,3

1) Darwin, Diff. forms of flowers pag. 17. Les chiffres pour les espèces marquées d'un astérisque ont été empruntés de l'ouvrage cité de Darwin.

Parmi ces 20 espèces, dont la fertilité relative des macrostylées et des microstylées est connue, les microstylées ont été trouvées les plus fertiles pour les 12 premières, et les macrostylées pour les 8 dernières. Une autre particularité saute aux yeux, c'est qu'à l'exception du *Cinchona calisaya*, les grains de pollen les plus forts se trouvent dans les microstylées (c.-à-d. celles dont les anthères font saillie en dehors) toutes les fois qu'il y a différence en diamètre pour le pollen des deux formes.

C'est une règle, non seulement pour les 19 espèces du tableau, mais pour toutes des plantes, au nombre de 47, chez lesquelles on a fait des mesurages de pollen <sup>1)</sup>. Le *Cinchona officinalis* fait aussi exception.

Dans la règle les anthères sont aussi plus grandes, mais avec plus d'exceptions. Ainsi les deux espèces de *Cinchona*, puis le *Chasalia lurida* et le *Chasalia lurida* var. *megacoma* et d'après Darwin encore le *Linum flavum* et le *Torsythia suspensa* ont les anthères les plus longues dans les macrostylées. Ces anthères plus grandes cependant contiennent toujours du pollen d'un diamètre égal ou plus petit que celui de l'autre forme, à la seule exception du *Cinchona officinalis*.

Les stigmates de même diffèrent souvent, mais pas toujours: onze mesurages ne donnaient pas de différence pour la longueur des papilles. Au reste des quelques chiffres suivants, il paraît déjà assez qu'on ne saurait conclure à une fertilité plus grande pour la raison que la forme ait un style long, saillant et à stigmates plus forts. Parmi les 12 espèces de notre tableau, dont les microstylées sont toutes plus fertiles que les macrostylées, il n'y a que les deux espèces de *Cinchona* qui aient des stigmates plus longs et plus papilleux. *Primula auricula*, *Pulmonaria officinalis*, *P. angustifolia*, *Psychotria montana* et *Ps. expansa* n'offrent aucune différence dans la construction du stigmate.

Ce qui précède nous montre clairement qu'il ne faut pas considérer les plantes hétérostylées comme étant en transformation à la diclinie. Une forme à style long, à stigmates plus forts

1) Voir Darwin, l. c. pag. 279. Table 34 et pour les espèces hétérostylées des Rubiacées décrites ici, le tableau précédent.

et à pollen d'un diamètre plus petit ne saurait être dite plutôt femelle et la forme à style court, à anthères saillantes et à pollen plus fort ne peut non plus être dite plutôt mâle.

Quant à la question si les plantes hétérostylées *peuvent* devenir dicliniques; si toutes ou au moins quelques-unes des espèces traitées de Rubiacées dicliniques ont eu pour ancêtres des hétérostylées, nous pouvons répondre par l'affirmative, tout en faisant remarquer déjà que de beaucoup le plus grand nombre de Rubiacées dicliniques ont une autre origine, comme on va voir. Il est évident que le *Psychotria aurantiaca* var. *subplumbea*, moi-même, descend d'une espèce hétérostylée. Sa grande analogie avec d'autres plantes dans le même stade, c.-à.-d. avec toutes les espèces traitées de *Psychotria* et de *Chasalia*, *Cephaëlis*, *Rudgea* et *Suteria* ne laisse aucun doute là-dessus; on a même une autre variété de la même espèce qui est encore hétérostylée.

Or, le *Psychotria aurantiaca* est parmi les espèces dicliniques décrites des Rubiacées la seule qui fasse clairement voir sa descendance de plantes hétérostylées.

Parmi les diverses espèces de *Mussaenda*, nous ne trouvâmes qu'une hermaphrodite, toutes les autres fonctionnaient comme des dioïques. En examinant la position relative des anthères et des stigmates dans les diverses espèces, on voit d'abord que toutes les espèces de ce genre quant à la longueur de leur style se rangent en deux rubriques, microstylées et macrostylées; les premières sont les mâles, les autres les femelles. Il en est tout autrement quant aux anthères. La plupart les ont insérées à  $\frac{2}{13}$  de la corolle, *M. cylindrocarpa*, espèce hermaphrodite, les insère à  $\frac{2}{5}$ , tandis que le *M. Afzeliï*, de même que toutes les fleurs femelles à anthères rudimentaires, les portent à mi-hauteur. L'insertion des anthères ne donne donc pas deux rubriques analogues à celles faites sur la longueur du style. Dans la seule espèce vraiment hermaphrodite, les anthères sont insérées le plus bas. Cette position différente est cause qu'il nous est impossible de faire aucune conclusion sur l'origine de ces plantes dioïques de plantes hété-

rostyle-dimorphes. Mettons pour un instant que l'exemplaire du *M. cylindrocarpa*, l'unique de notre jardin et peut-être du Java entier, est la forme macrostylée d'une espèce dimorphe peu ou pas du tout stérile à l'autopollénisation, et que l'autre forme se distingue par des anthères et des stigmates insérés à des hauteurs opposées, nous arriverions à la conclusion que chez *Mussaenda* les femelles seraient nées de *microstylées* et les mâles de *macrostylées*: le contraire de ce qu'on attendrait. Chez les *microstylées* se transformant en femelles, il y aurait eu alors corrélativement avec la réduction en longueur des anthères et la perte du pollen, une réduction en longueur des anthères aboutissant à ce que les organes devenus rudimentaires ne vont plus qu'à mi-hauteur de la corolle. Le style, au contraire, aurait crû et un peu surpassé en longueur le style des formes hermaphrodites, les sommets des stigmates faisant saillie de la corolle. Dans les autres fleurs au contraire, le long style se serait considérablement réduit en longueur et les étamines d'abord insérées à  $\frac{2}{3}$  auraient monté avec un développement plus fort des anthères et du pollen à  $\frac{2}{3}$  de la corolle. Notre conclusion serait celle de Darwin pour l'*Evonymus europaeus*<sup>1)</sup> et elle serait applicable à toutes les espèces examinées, excepté au *M. Afzelii*; la position irrégulière des anthères de cette dernière espèce s'oppose absolument que nous fassions la conclusion, quand même nous eussions le droit de considérer l'unique plante hermaphrodite du *M. cylindrocarpa* comme la macrostylée d'une espèce hétérostylée.

Pour le *Morinda umbellata* il n'est non plus probable qu'elle ait passé par hétérostyle à la diocie; les deux autres espèces de ce genre ne sont pas hétérostylées.

Or, ce qui n'est pas probable pour *Mussaenda* et *Morinda*, est absolument contraire à la réalité chez le *Canthium laeve*, espèce pour laquelle nous pouvons affirmer sur des données irréfutables qu'elle n'a pas passé par hétérostyle à la diocie, non plus que le *Gardenia Blumeana*, les *Randia dumetorum* et *longispina*.

1) Darwin, l. c. pag. 292.

Il y a encore le *Diplospora viridiflora* et le *D. singularis* avec le *Polyphragmon spec. div.*, le *Greenia latifolium* et le *Chomelia odoratissima*. Chez le genre *Canthium*, nous avons vu qu'il n'y avait pas trace d'une différence en hauteur d'insertion pour les anthères et les stigmates des mâles et des femelles. Dans une forme analogue de la même espèce restée hermaphrodite, le gros stigmate sert à la fois comme organe où le propre pollen est déposé pour être cédé petit à petit aux insectes et comme véritable stigmate pour faire germer le pollen rapporté; chez *C. laeve* le stigmate s'est différencié fonctionnant dans une forme exclusivement comme dépôt de pollen, et dans l'autre comme véritable stigmate.

Le même phénomène s'observe chez le *Gardenia Blumeana* et quoique pour *Diplospora* et *Randia* je n'aie pu trouver d'espèces analogues qui soient hermaphrodites, je crois ici le même changement probable.

Pour les diverses espèces de *Polyphragmon*, pour *Greenia latifolium*, nous manquons de toute espèce analogue restée monoclinaire de sorte qu'il est impossible en comparant celles-ci aux fleurs des dioïques d'arriver à une conclusion plausible sur leur origine.

Or, admettons un instant pour ces 3 genres qu'ils étaient autrefois hétérostylo-dimorphes et ce qui serait le plus probable que les mâles actuelles à style réduit représentent les microstylées comme les femelles les macrostylées du temps qu'elles étaient encore hétérostylées et hermaphrodites. Dans ce cas la construction florale des mâles nous enseigne que le pollen d'autres fleurs se dépose malaisément sur le stigmate de cette forme microstylée, puisque l'espace contenant le pollen, comme chez d'autres fleurs, entre les 4 ou 5 anthères constitue le seul passage à cette partie inférieure de la corolle, de sorte que le pollen apporté par les insectes se perd par le frottement avant d'atteindre le stigmate.

La construction florale nous dirait plutôt que le style et les stigmates occupaient autrefois le centre de la colonne d'anthères et que le pollen, à la pollination, fut déposé contre ces derniers comme cela se voit encore chez tant d'autres Rubiacées.

Il s'ensuit donc que parmi le grand nombre de Rubiacées dicliniques, il n'y a que *Psychotria aurantiaca* var. *subplumbea* qu'on puisse dire avec quelque certitude comme s'étant développée de plantes hétérostylées, toutes les autres étant nées de homostylées.

Pourtant l'*Asperula scoparia* en offre peut-être un second exemple. Selon Treviranus, au moins, cet *Asperula* de même que l'*A. pusilla* Hook seraient dimorphes <sup>1)</sup>. Malheureusement Darwin a démontré que la première <sup>2)</sup> ne l'est pas, mais fonctionne comme dioïque. Si un nouvel examen confirmait l'assertion de Treviranus, si la 2<sup>e</sup> espèce est vraiment hétérostylée, il y aurait de quoi faire supposer que l'*A. scoparia*, qu'on trouve à côté de l'autre en Tasmanie, a été de même hétérostylée. Si, au contraire, elle paraît aussi dioïque, *Asperula* appuierait la thèse que les homostylées passent plus aisément à la diclinie qu'à l'hétérostylie. L'*Asperula Cynanchia* L. et l'*A. odorata* L. sont tous deux homostylés <sup>3)</sup>. Quant à l'*A. Taurina* L., M. Hermann Müller a exposé <sup>4)</sup> que la plupart des inflorescences se composent de fleurs mâles et hermaphrodites, les premières étant les plus nombreuses, les autres étant très variables pour la longueur du style et l'état des stigmates. On pourrait considérer cette espèce comme forme intermédiaire entre les homostylées et les dioïques de Tasmanie.

Au reste, je ne crois pas difficile de prouver d'une autre manière la thèse avancée, savoir que les plantes homostylées plus ou moins <sup>5)</sup> régulièrement pollinisées avec du pollen d'autres fleurs par les insectes ou par le vent, passent beaucoup plus aisément à la dioécie qu'à l'hétérostylie. Darwin est d'une opinion opposée. „Although there is no reason to believe that

1) Bot. Zeit. 1863, p. 6.

2) Darwin l. c. p. 285.

3) H. Müller, Befruchtung p. 358, 359.

4) H. Müller, Alpenblumen p. 390.

5) Je dis »plus ou moins régulièrement», parce que la thèse n'est pas vraie pour les plantes croisées régulièrement comme les autostériles et celles dont la construction florale est organisée en vue des visites d'insectes à amener régulièrement un croisement comme chez *Papilionaceae* et *Orchideae*.

heterostyled plants are regularly becoming dioecious, yet they offer singular facilities, *as will hereafter be shown*, for such conversion,"<sup>1)</sup> et plus loin revenant au même sujet<sup>2)</sup>: „Dimorphic heterostyled plants offer still more strongly marked facilities for becoming dioecious; for they likewise consist of two bodies of individuals in approximately equal numbers, and what probably is more important, both the male and female organs differ in the two forms, not only in structure but in function, in nearly the same manner as do the reproductive organs of two distinct species belonging to the same genus. Now if two species are subjected to changed conditions, though of the same nature, it is notorious that they are often affected very differently; therefore the male organs, for instance, in one form of a heterostyled plant might be affected by those unknown causes which induce abortion, differently from the homologous but functionally different organs in the other form; and so conversely with the female organs.”

Je crois, au contraire, qu'une autre question prédomine, quand on veut juger sur le plus ou moins de facilité avec laquelle une plante hermaphrodite passe en une diclinique. Il s'agit de savoir, si les hétérostylées ont plus d'avantage que les autres à devenir dioïques. La réponse ne saurait être que négative.

Après le grand nombre de recherches faites à ce sujet et les résultats brillants et indiscutables obtenus, nous pouvons admettre avec pleine certitude que le croisement de plantes hermaphrodites offre un avantage prononcé sur l'autopollénisation. L'avantage se montre aussi bien dans un plus grand nombre de graines que dans les graines de meilleure qualité et des descendants plus vigoureux.

Plus le croisement est assuré et l'autopollénisation prévenue, d'autant mieux la plante est développée et armée pour le combat de la vie, ce qui nous porte à la conclusion que les plantes dioïques sont les mieux armées de toutes. La pollénisation de dehors est non seulement la seule possible, mais le pollen est aussi

1) Darwin, l. c. p. 258.

2) Darwin, l. c. p. 284.

toujours originaire d'un autre individu. Celui-ci, tout en étant analogue à l'autre et vivant apparemment sous les mêmes conditions, offre cependant quelques faibles différences, et ne produisant qu'une espèce d'organes sexuels, les forme plus complets, mieux développés comme on le voit clairement en comparant les plantes gynodioïques aux formes hermaphrodites. On a fait, il est vrai, l'objection que les plantes hermaphrodites se pollénisant elles-mêmes offrent un grand avantage sur les dioïques en tant que chez les premières chaque individu est à même de se multiplier, tandis que des dernières, il n'y a que la moitié des individus de la même plante qui peuvent fructifier, — et sur les monoïques en tant que celles-ci ne produisent que la moitié de ce qu'elles pourraient produire si toutes leurs fleurs étaient hermaphrodites. Cependant de pareilles objections n'ont de la valeur qu'au moment qu'il est prouvé qu'en tout cas pour toutes les plantes dans les circonstances les plus diverses du combat pour la vie, il importe plus d'avoir un nombre prodigieux de graines qu'un nombre relativement petit de graines mieux armées pour la lutte.

Rien ne s'oppose à ce que nous admettons qu'une espèce profite plus d'une postérité nombreuse, et une autre plus d'un petit nombre de descendants, mais mieux armés, soit que la lutte à soutenir soit moins ardente ou d'une autre nature. Ainsi l'on peut supposer qu'il y a eu pour toutes les plantes une période où la multiplication nombreuse était la plus utile, que pour quelques-unes le temps en est passé et qu'il est dans leur intérêt de se différencier avec une augmentation de nombre constante, tandis que d'autres au contraire persistent dans le premier état pour n'arriver que plus tard au stade de la différenciation.

Parmi les avantages des plantes dioïques j'ai nommé outre la certitude du croisement, celui de produire des organes sexuels plus complets et mieux développés que ceux des hermaphrodites.

Darwin a démontré la vérité de ce fait pour l'*Evonymus europæus*, le *Fragaria vesca*, plantes dioïques, et le *Thymus serpyllum*,

le *Satureia hortensis* et autres<sup>1)</sup> plantes gynodioïques. Nous pouvons l'admettre pour les dicliniques en général.

Darwin croit pouvoir l'expliquer par „the law of compensation”<sup>2)</sup> et se figure comme suit la naissance des plantes dioïques<sup>3)</sup>. Il suppose que quelques individus d'une espèce variaient dans ce sens qu'ils produisaient des graines plus grandes et mieux pourvues de nourriture que les autres de la même espèce. La production de ces graines étant très utiles pour l'espèce, la variété devait se multiplier rapidement. Comme conséquence immédiate, selon la loi des compensations, ces individus devaient produire toujours moins de pollen, surtout quand la plante vivait dans des circonstances difficiles, de sorte que les anthères se rapetissant toujours, devaient devenir à la fin rudimentaires. Un certain nombre d'autres individus de la même espèce devaient alors produire plus de pollen, chez lesquels, encore par la loi des compensations, les organes femelles devaient devenir rudimentaires, et la plante était devenue dioïque.

Cependant, il y a des objections importantes à faire contre cette explication.

Les recherches sur les plantes hétérotylées nous ont procuré des données auxquelles la théorie doit répondre.

Nous avons vu que chez presque toutes les *microtylées* le pollen était plus fort que chez les individus analogues de la même espèce. Ce pollen doit donc être devenu plus fort depuis que la plante est passée de l'homostylie à l'hétérotylie, ou bien le pollen des *macrotylées* est devenu plus faible. La première des deux suppositions est la plus probable. Or, le tableau de la fertilité relative des deux formes nous enseigne que ce développement supérieur du pollen des *microtylées* est restée sans influence sur la fertilité, dans 12 des 20 cas cités les *microtylées* donnant des graines plus nombreuses ou plus fortes. La même conclusion s'offre, si nous admettons que le pollen des

1) Darwin, l. c. p. 291, 293, 301, 303.

2) » Origin of Species.

3) » Diff. forms of flowers p. 280.

macrostylées est devenu plus faible depuis que la plante avait passé le stade de l'homostylie.

Cependant en admettant que la plante vit dans les conditions les plus désavantageuses, il est toujours difficile de s'expliquer pourquoi un des organes de la génération se développant plus particulièrement, ce développement se fait exclusivement au détriment des autres organes de la génération et pas plutôt au dépens de la plante entière ou au moins de toutes les parties florales. Quand une plante produit par des circonstances accidentelles moins de fleurs qu'à l'ordinaire, quand quelques pédoncules sont retranchés ou que les étamines sont enlevées par castration, la matière économisée sera répartie sur la plante entière et ne sera pas réservée pour le reste des fleurs ou même pour les organes sexuels exclusivement. Et ce qui est vrai dans ce cas de changement subit, inopiné, sera encore vrai pour la plante chez qui de génération en génération se montre une tendance toujours plus prononcée à mieux développer un organe sexuel quelconque ou dans le cas contraire à le réduire.

L'origine des plantes dicliniques, le développement supérieur de l'ovaire dans la fleur femelle ou de l'étamine dans la fleur mâle; la différenciation entre les organes mâles et femelles correspondants dans les deux formes des fleurs hétérostylées ne sauraient s'expliquer par la loi de la compensation.

D'ailleurs s'il y a compensation de sorte que le plus ou moins de développement d'un des organes de la génération résulte du moins ou plus de développement de l'autre, on n'a pas le droit de négliger les différences qu'offre la corolle chez les fleurs mâles et femelles. Il y a en effet des auteurs qui croient voir une compensation entre le développement des organes de la génération et celui de la corolle. Ainsi Hermann Müller<sup>1)</sup> en parlant du *Valeriana dioïca* chez lequel les fleurs au plus grand pistil ont la plus petite corolle. Le développement supérieur du gynécée balance immédiatement le développement inférieur

---

1) H. Müller, Alpenblumen pag. 473.

de la corolle. Pourtant le même auteur trouve la plus petite corolle chez les mâles de l'*Anemone alpina*, des *Geum reptans* et *montanum*, du *Dryas octopetala*, du *Veratrum album* <sup>1)</sup>. Mohl <sup>2)</sup> dit au contraire que, pour une espèce contenant des fleurs hermaphroditiques et mâles, ces dernières n'ont pas la corolle visiblement plus grande. Selon Darwin la corolle des femelles est la plus petite chez l'*Evonymus europaeus*, le *Rhamnus catharticus* et autres; le même phénomène s'observe chez les *Mussaenda Reinwardtiana* et *rufnervis* et chez le *Ganthium laeve*. Cependant rien de plus facile que de trouver un aussi grand nombre d'autres plantes chez lesquelles la corolle des femelles est la plus grande, p. ex. le *Polyphragmon sericeum*, tous les Compositae avec des fleurs femelles à la périphérie et des fleurs hermaphroditiques au centre, comme *Achillea*, *Anthemis*, *Matricaria*, *Chrysanthemum*, *Doronicum*, *Cineraria* etc. Au milieu de toutes ces compositae *Homogyne alpina* offre un spécimen curieux du cas contraire.

Il est de plus en plus clair que la loi de la compensation ne saurait expliquer tous ces phénomènes, qu'il y a d'autres lois, dont on voit ici l'application.

Jusqu'ici il est absolument impossible d'expliquer pourquoi chez certaines plantes s'acheminant vers la diclinie, on trouve l'avortement d'un des organes de la génération. Ce phénomène est sans doute causé par les mêmes lois inconnues qui font naître ou ont fait naître chez tant de familles le penchant de faire avorter tout un anneau d'organes sexuels ou quelques-uns de cet anneau. La question devient ainsi générale et comme la cause de l'existence des plantes unisexuées y touche de près, elle nous est encore absolument inconnue. Une chose est certaine, c'est qu'une pareille tendance une fois née chez des plantes *plus* ou *moins* croisées par l'entremise des insectes, cette tendance fera des progrès rapides puisqu'elle touche un organe qui n'est d'aucune utilité pour la plante. Dès que les étamines de quelques plantes et les pistils de quelques autres ne fonctionnent plus, le croisement avec un autre individu est assuré.

<sup>1)</sup> H. Müller, Alpenblumen pag. 541—542.

<sup>2)</sup> Darwin, Diff. Forms of Flowers p. 307.

Or, ce croisement produit des individus tellement supérieurs que ceux-ci l'emportent nécessairement sur les individus non-variés et les supplantent au bout d'un temps. La plante est alors devenue dioïque, et dans cet état ses organes génératifs se développeront beaucoup plus rapidement par le choix sexuel que dans l'état hermaphrodite, chaque fleur ne contenant qu'un organe qui tâche de se développer. C'est ce qui explique que les pieds dicliniques produisent de meilleur pollen et de meilleures graines que les hermaphrodites de la même espèce.

Revenons à notre thèse que les plantes homostylées qui sont *plus* ou *moins* régulièrement pollinisées de dehors par les insectes ou le vent passent beaucoup plus rapidement à la diclinie que les hétérostylées.

Étant donné que les dioïques sont les plantes supérieurement développées, nous pouvons considérer le penchant à la dioecie comme un penchant à un développement supérieur sans prétendre d'ailleurs que la dioecie soit l'état le plus avantageux sous toutes les circonstances et dans toutes les luttes à soutenir. Dioecie offre un grand avantage sur monoecie, c'est que le pollen doit nécessairement venir d'un autre individu de sorte que la plante ne court pas le danger d'être fécondée à la longue dans une parenté trop étroite. Pour les monoïques au contraire, il y a toujours le plus de chance que le pollen apporté par les insectes ou par le vent provient des fleurs mâles du même individu.

Cependant il faut se garder de considérer la tendance à la diclinie en général comme une tendance à un développement supérieur. Beaucoup de plantes qui profiteraient à être dioïques, perdraient à être monoïques. Examinons d'abord de quelle importance la dichogamie est pour les plantes. Chez les plantes dichogames qu'elles soient protérandriques ou protogyniques, la pollinisation avec du pollen de la fleur contenant le pistil est rendue presque impossible; mais la fécondation par le pollen du même individu est plus probable que celle par le pollen d'un autre individu. Dans toute inflorescence, n'importe laquelle, les fleurs s'ouvrent à des époques diverses, et l'on trouve sans

exception parmi les fleurs du premier stade — le mâle chez les protérandriques — quelques-unes du second stade. Cette différence sera encore plus grande pour l'ensemble des inflorescences d'un individu. Un insecte visitant la plante et volant de fleur en fleur ne peut manquer de porter du pollen d'une fleur à l'autre. C'est pourquoi tous les auteurs considèrent la dichogamie comme un degré de développement supérieur. M.M. Hildebrand <sup>1)</sup> et H. Müller appellent cette pollénisation un des caractères les plus avantageux par lesquels se distinguent des familles comme *Campanulaceae*, *Compositae* <sup>2)</sup> et autres.

On voit donc que pour la pollénisation, les dichogames se rapprochent des monoïques qui gardent cependant toujours deux avantages. L'autopollénisation est devenue une impossibilité et puis nous pouvons supposer que, chez les monoïques, les organes génératifs sont mieux développés, le choix sexuel les ayant portées en une période plus courte à une perfection supérieure à celle des hermaphrodites pour des raisons déjà exposées chez les dioïques. Ces avantages expliquent que les dichogames deviennent dioïques et même monoïques, comme nous le voyons dans la famille des *Compositae* tenant la tête des dichogames. Nous le voyons clairement entre autres chez les *polygamia necessaria* de Linné, chez *Carpesium Tussilago farfara* <sup>3)</sup>, *Gnaphalium leontopodium* <sup>4)</sup>. Parmi les *Compositae* gynomonoïques, il y en a beaucoup qui s'acheminent vers la monocie, e. a. l'*Erigeron alpinum* <sup>5)</sup>.

Hildebrand a exposé comment dans les plantes hermaphroditiques dont la protérandrie est très prononcée les étamines des fleurs les premières écloses avortent souvent „and this seems to follow from their being useless as no pistils are then ready to be fertilised” (Darwin <sup>6)</sup>). Dans les dernières fleurs ce sont les pistils qui ne se développent pas „as when they are ready for fertilisation all the pollen has been shed” (Darwin). Cepen-

1) Hildebrand, Geschlechtervertheilung 1867, p. 20.

2) H. Müller, Befruchtung p. 374, 378, 379 et autres passages.

3) H. Müller, Alpenblumen p. 454.

4) » » ibidem p. 434.

5) » » » p. 445.

6) Darwin, Diff. forms of Flowers p. 283.

dant il serait difficile d'expliquer par là la naissance des formes gynmonoïques et monoïques de formes protérandriques. Ce n'est pas la grande économie de la nature qui nous frappe le plus à la vue d'une forêt vierge dans les régions tropicales. Je crois plutôt que le grand avantage qu'il y a dans le croisement entre divers individus a porté les dichogames à la diclinie. L'avortement d'un organe n'étant pas toujours une perte est un pas dans la bonne direction. Reste à savoir, si la pollénisation des dichogames est beaucoup supérieure à celle des homogames dont la construction florale n'admet que l'autopollénisation, si le croisement des fleurs du même individu est supérieur à la fécondation avec le pollen de la fleur même. Les expériences faites par Darwin apprennent que ce n'est pas du tout le cas, un pareil croisement n'offre aucun avantage. Alors l'avantage de la dichogamie au-dessus de l'homogamie ne saurait plus être soutenue.

Cependant dans son dernier ouvrage, Darwin, et avec lui H. Muller croit pouvoir admettre un croisement régulier pour les dichogames e. a. pour *Campanula* 1). Les bourdons auraient l'habitude en visitant une inflorescence longue de commencer par les fleurs placées le plus bas pour monter peu à peu. Arrivés aux supérieures ils trouvent des fleurs dans le premier stade, le mâle pour les protérandriques et se couvrent de pollen qu'ils déposent sur les fleurs inférieures d'une autre plante. De cette façon le pollen de la dernière inflorescence d'une plante sera déposé sur la première de l'autre, mais il est clair que les insectes passant d'un individu à un autre amèneraient de même et plus sûrement même un croisement avec des fleurs non dichogames. Dans ce cas ils causent un croisement quand même les fleurs ne sont pas placées en inflorescences longues ou pendantes ou que les bourdons et les abeilles, s'écartant de leur conduite ordinaire par la présence d'autres insectes, commencent par les fleurs inférieures d'une inflorescence.

Tout bien considéré et nous fondant sur l'état actuel de nos

---

1) Alpenblumen, p. 402.

*connaissances de cette pollénisation*, nous ne pouvons pas admettre la dichogamie comme une supérieure, le critérium de supériorité étant pour nous le plus ou moins de sûreté avec laquelle le croisement est amené et la fécondation dans une trop étroite parenté est écartée.

Cependant considérant que la dichogamie constitue une pollénisation si commune que Sprengel croyait les dichogames déjà aussi nombreuses que les plantes à sexes séparés; considérant que grand nombre de protérandriques comme *Stylocoryne*, *Gardenia*, *Campanulaceae*, *Compositae* etc. ont pris des adaptations particulières qui retiennent pour un temps le pollen sur le stigmate ou le brossent des anthères, nous sommes amenés à regarder cette pollénisation plus compliquée que celle des non-dichogames, comme supérieure, c.- à.- d. destinée à assurer une meilleure fécondation.

Or, nous nous demandons si le petit nombre d'expériences faites jusqu'ici nous donnent le droit d'en tirer cette conclusion si générale que le croisement entre diverses fleurs du même individu ne donne aucun avantage sur la pollénisation par la fleur même.

Des expériences faites sur une échelle plus vaste pourraient apprendre qu'il y a très décidément de l'avantage, bien que cet avantage soit inférieur à celui du croisement d'individu à individu. Les dichogames constituent alors le passage des homogames normales aux dicliniques. Au reste dans ce qui précède, nous avons déjà vu que les espèces protérandriques ont plus d'une fois passé en dicliniques, e. a. les *Valerianeae* et les *Geranium* <sup>1)</sup>.

La thèse s'appuie surtout sur des recherches minutieuses faites sur 5 espèces: *Digitalis purpurea*, *Ipomoea purpurea*, *Mimulus luteus*, *Pelargonium zonale* et *Origanum vulgare*. Parmi ces 5 espèces, la 1<sup>e</sup> (espèce protérandrique) parut profiter à un croisement de diverses fleurs, beaucoup moins, cela s'entend, qu'à un croisement de divers individus. *Pelargonium zonale* (autre

1) H. Müller, Alpenblumen p. 176, 474, 540 et autres passages.

espèce protérandrique) n'y parut ni profiter, ni perdre; mais les trois autres y perdaient. Darwin dit: „The more act of crossing by itself does no good. The goods depends on the individuals which are crossed differing slightly in constitution, owing to their progenitors having been subjected during several generations to slightly different conditions, or tho what we call in our ignorance spontaneous variation”. Mais faut-il toujours des individus distincts pour obtenir ce minime degré de différenciation nécessaire pour augmenter la fertilité d'une plante? Le moindre changement dans les conditions vitales: changement de la température et de l'humidité du sol ou de l'air, entement sur un autre pied, isolement etc., tout cela a paru suffire pour rendre la fertilité à une plante stérile <sup>1)</sup>. De pareilles différenciations ne peuvent-elles pas aussi bien se présenter dans les diverses parties de la même plante que dans des individus distincts qui apparemment végètent dans les mêmes conditions? Les différentes inflorescences d'une plante dichogame ou même les diverses fleurs de la même inflorescence ne peuvent-elles avoir contracté la différenciation nécessaire pour produire ce grand effet? Les recherches n'ont-elles pas démontré que le croisement de divers individus de la même espèce ne donne aucun avantage en certains cas spéciaux, e. a. les accouplements illégitimes d'espèces hétérostylées. N'a-t-on pas vu même chez le *Linum grandiflorum* un pareil croisement de deux individus d'une stérilité pareille à celle de deux espèces de divers genres <sup>2)</sup>.

Nous avons déjà vu dans cet article que le *Psychotria aurantiaca* var. *subplumbea*, maintenant monoïque, était autrefois hétérostylée, que cette hétérostylie était née d'homorostylie et que le principal agent de cette transformation était la grande variabilité des organes mâles et femelles. Il est clair que cette plante pour arriver à son état actuel a dû se transformer sur quelques branches en sens inverse d'autres branches: les fleurs de quelques branches tendaient à faire avorter les étamines, pendant que celles d'autres branches avaient des étamines d'un

1) Darwin, Variations of animals and plants under Domestication, Chap. 18.

2) Darwin, Forms of flowers, Chap. III.

développement supérieur. Les formes monoïques des *compositae* sont très probablement nées des dichogames en passant par la gynomonocie, de sorte qu'ici les fleurs de la même inflorescence ont dû varier en sens divers. Il est même probable que toutes les monoïques se sont développées de cette façon.

Ne pouvons-nous pas poser la question si les différenciations dans les diverses parties d'une seule et même plante ou inflorescence, causant des variations si diverses et si importantes, n'ont pas égalé celles de deux individus divers élevés l'un à côté de l'autre et nés de graines du même pied?

Remarquons encore que plus d'une plante montre sur le même individu à côté de fleurs normales grandes ouvertes, des fleurs restant toujours fermées et qu'on nomme pour cela cléistogames. Les différenciations constitutionnelles dans une pareille plante, produisant des fleurs si diverses en grandeur, en fertilité, en fécondation, en grains de pollen etc. sont sans doute de la même nature que celles entre divers individus. Elles sont sans doute assez grandes pour produire cette faible différence de constitution qui doit avoir pour effet que les fleurs de la même plante croisées entre elles donnent des graines plus nombreuses et plus propres à la germination que les fleurs étant fécondées par autopollesinisation.

Nous en arrivons ainsi à la conclusion que des recherches faites sur une vaste échelle montreraient très probablement que pour beaucoup de plantes et particulièrement pour les dichogames la fécondation avec du pollen d'autres fleurs du même pied est préférable à l'autopollesinisation.

En tout cas, le passage à la diclinie, à la monocie aussi bien qu'à la diocie doit être avantageux pour toute plante dichogame, parce qu'il prévient le croisement entre les fleurs d'une parenté trop étroite et encourage celui d'individus distincts.

Dès qu'une des nombreuses lois inconnues dont parle Darwin produit chez une plante dichogame l'avortement des étamines dans un ou plusieurs individus, ce phénomène profitera tellement à ces individus qu'ils multiplieront beaucoup plus fortement que les autres. L'avortement ne nuisant sous aucun

rapport à la plante, doit nécessairement faire des progrès et la mener à la gynodioecie ou à la gynomonocie. Quand tôt ou tard dans les individus ou les fleurs restés hermaphrodites il naît une réduction des organes femelles, les cas d'autopollénisation deviendront plus rares encore et la plante sera bientôt diclinique.

Cette différenciation, probable, comme nous venons de voir pour les dichogames, l'est encore plus pour *Griffithia*, *Gardenia*, *Posoqueria*, *Eriostoma*, *Coffea*, *Canthium* et autres *Rubiaceae*, chez lesquelles l'autopollénisation est inévitable quoique le croisement avec d'autres fleurs ou d'autres individus soit souvent encouragé.

Pour beaucoup de ces espèces on peut compter outre le principe de l'avortement avantageux celui de la division du travail. On trouve chez quelques-unes p. e. *Gardenia*, *Canthium* et surtout *Sarcocephalus*, *Hymenodictyon uncaria* etc. un organe placé au milieu de la fleur et remplissant une double fonction. Il sert d'abord à recueillir et à fixer le pollen des anthères de la fleur même pour le céder aux insectes, et en deuxième lieu à faire germer le pollen étranger. Si l'organe est bien propre à la première fonction, il répondra mal à la deuxième. Il faut donc qu'une tendance à la réduction d'un des organes n'a pas beaucoup de chance à être redressée dans les descendants.

Restent encore les plantes hétérostylées. Nous savons que pour elles le croisement est inévitable, quand un insecte chargé de pollen passe d'une forme florale à l'autre, où il doit céder le pollen au stigmate. Toutes les fleurs du même pied étant de la même forme, la pollénisation entre les fleurs du même individu ne peut avoir lieu, à moins qu'elle ne soit illégitime et alors d'un faible effet. Les descendants nés d'une pareille fécondation illégitime sont inférieurs en nombre et plus faibles de constitution. Ils sont bientôt supplantés par les individus plus nombreux et mieux constitués nés des graines produites par une fécondation légitime. Au reste j'ai déjà expliqué que les accouplements illégitimes sont vraisemblablement moins nombreux qu'on ne croirait.

Donc, le croisement d'individus distincts est à peu près aussi

bien assuré que pour les dioïques et mieux que pour les monoïques. La plante n'a aucun intérêt à devenir dioïque. Tout avortement d'un des organes génératifs est préjudiciable ce qui nous explique qu'il sera redressé dans les générations suivantes pour disparaître peu à peu. Nous ne pouvons supposer que les organes de la génération arrivent à un degré supérieur avec la même rapidité que chez les plantes dicliniques, puisque ici il s'agit de *deux* organes pour chaque plante qui ne varieront pas toujours dans le même sens. Sous ce rapport les hétérostylées sont inférieures aux dicliniques tout en étant supérieures aux monoïques. Sur les dioïques, elles ont l'avantage que chaque individu peut porter des graines, tandis que chez les dioïques il n'y a que la moitié qui fructifient.

Ainsi les plantes dichogames, plutôt que les hétérostylées, doivent être considérées comme étant en transformation vers la diclinie: les premières y trouveront un grand avantage, les autres presque pas.

Hétérostylie et diclinie sont les stades extrêmes auxquels aboutiront les *Rubiacées* en se développant par une différenciation supérieure.

Pour conclure je joins ici une liste des espèces examinées avec indication de leur pollénisation <sup>1)</sup>.

Espèces hétérostylées	Espèces dicliniques (toutes <i>dioïques</i> à l'exception de <i>Ps. aurantiaca</i> var. <i>subplumbea</i> ).	Espèces dichogames.	Espèces chez lesquelles l'autopollénisation est commune ou de temps à autre inévitable.
<p>*<i>Psychotria perforata</i> Miq.            *<i>Ps. sarmentosa</i> Bl. var. <math>\beta</math>.            *<i>Ps. montana</i> Bl.            *<i>Ps. aurantiaca</i> var. <i>lutescens</i>.            *<i>Ps. expansa</i> Bl.            *<i>Ps. robusta</i> Bl.            *<i>Chasalia lurida</i>            *<i>Chasalia lurida</i> var. <math>\beta</math>            *<i>Cephaelis Beerii</i>.            *<i>C. Ipecacuanha</i>,  <i>Sutera</i> spec.  <i>Rudgea criantha</i>.            *<i>Saprosma fruticosum</i> Bl.            * " <i>dispar</i> Hsskl.            * " spec.            *<i>Serissa foetida</i>.            *<i>Hamiltonia Suaveolens</i>  <i>Nertera</i> spec.  <i>Mitchella repens</i>  <i>Coprosma</i> spec.            *<i>Knoxia lineata</i>.  <i>Pantansia</i> spec            *<i>Pentas carnea</i>.  <i>Hedyotis scandens</i>.  <i>Cocosypselum</i> spec.  <i>Lipostoma</i> spec.  <i>Honstonia coerulea</i>.  <i>Bouvardia leiantha</i>.  <i>Ophiorrhiga</i> spec.  <i>Virecta</i> spec.  <i>Otomeria</i> spec.            *<i>Rondeletia Speciosa</i>.            (<i>Tricalysia</i>) ?  <i>Spermacoce</i> (<i>Borreria</i>) spec.            *<i>Sp. (Borreria) verticillata</i>.            (<i>Diodia</i>) ?            *<i>Cinchona succirubra</i>.            *<i>C. Calisaya</i>.            *<i>C. Lidgeriana</i>.            *<i>C. officinales</i>.            *<i>C. Carabayensis</i>.  <i>C. micrantha</i>.  <i>C. Hasskarliana</i>.  <i>C. Josephiana</i>.  <i>C. caloptera</i>.  <i>C. cordifolia</i>.  <i>C. lancifolia</i>.  <i>C. Pahudiana</i>.  <i>Manettia</i> spec.  <i>Laeculia</i>.            (<i>Asperula pasilla</i>) ?</p>	<p><i>Mitchella repens</i>.  <i>Coprosma</i> spec.            *<i>Polyphragmon sericeum</i>.            *<i>P. compressicaule</i> var. <math>\beta</math>            *<i>P. pseudocapitatum</i>.            *<i>P. Sericanthum</i> var. <math>\beta</math>.            *<i>Chomelia odoratissima</i>.            *<i>Canthium laeve</i>.            *<i>C. parviflorum</i>.            *<i>Greenia latifolium</i>            *<i>Gardenia Blumeana</i>.            *<i>Randia longispina</i> (?).            *<i>Randia longispina</i>            *<i>R. dumetorum</i>.            *<i>R. Spec.</i>            *<i>Diplospora viridiflora</i>.            *<i>D. singularis</i>.            *<i>Fernelia buxifolia</i>.            *<i>Mussaenda Reinwardtiana</i>.            *<i>M. rufinervis</i>.            *<i>M. glabra</i>.            *<i>(M. sericea)</i> ?            *<i>M. acuminata</i>.            *<i>M. frondosa</i>.            *<i>M. Afzelii</i>.            *<i>Morinda umbellata</i>.  <i>Asperula scoparia</i>.  <i>A. taurina andromonoïque</i>.</p>	<p>*<i>Scyphostachys confoides</i>.            *<i>Oxyanthus hirsutus</i>.            *<i>Canthium horridum</i>.            *<i>Pavetta angustifolia</i>.            *<i>P. grandiflora</i>.            *<i>P. paludosa</i>.            *<i>P. incarnata</i>.            *<i>P. coccinea</i>.            *<i>P. pauciflora</i>            *<i>P. amboinice</i>.            *<i>P. macrophylla</i>            *<i>P. longipes</i>.  <i>Stylocoryne Webera</i>.            *<i>St. odorata</i>.  <i>Galium boreale</i>.            " <i>palustre</i>.            " <i>uliginosum</i>.</p>	<p>*<i>Hydnophytum montanum</i>.            *<i>Myrmecodia echinata</i>.            *(<i>Paederia verticellata</i>) ?            *<i>P. tomentosa</i>.            *<i>Hedyotis venosa</i>.            *<i>Canthium laeve</i> var. <i>fruct. sphaer.</i>            *<i>Wendlandia densiflora</i>.            *<i>W. glabrata</i>.            *<i>Gardenia stanleyana</i>.            *<i>G. citriodora</i>.            *<i>G. resinifera</i>.            *<i>G. curvata</i>,            *<i>Griffithia fragrans</i>.            *<i>Gr. latifolia</i>.            *<i>Gr. eucantha</i>.            *<i>Gr. acuminata</i>.            *<i>Posoqueria hirsuta</i>.            *<i>Eriostoma albicaulis</i>.            *<i>Mussaenda cylindrocarpa</i>.            *<i>Morinda bracteata</i>.            *<i>M. citrifolia</i>.            *<i>Spermacoce assurgens</i>.            *<i>Sp. hispida</i>.            *<i>Sarcocephalus subditus</i>.            *<i>S. dasyphyllus</i>.            *<i>Uncaria gambir</i>.            *<i>Hymenodictyon timoranum</i>.            *<i>Pavetta jambosaefolia</i>.            *<i>P. longiflora</i>.            *<i>Coffea arabica</i>.            *<i>Coffea liberica</i>.            *<i>C. bengalensis</i>.            *<i>Asperula Cynanchia</i>.  <i>A. odorata</i>.  <i>Galvum Mollugo</i>.            " <i>verum</i>.            " <i>silvestre</i>.</p>

1) Les espèces marquées d'un astérisque ont été examinées par moi-même.

Un très grand nombre est hétérostylée ou dioïque, un nombre relativement petit est dichogame, dans ce cas protérandrique, tandis que le reste, quantité assez considérable, porte des fleurs se pollénisant elles-mêmes.

Peu d'espèces sont protérandriques, mais nous avons déjà vu que plusieurs de la 4<sup>e</sup> liste montrent un penchant indéniable à le devenir.

Si les considérations que nous venons d'exposer dans cet article se trouvent affirmées, si, en effet, *Hétérostylie* et *Diocie* sont les deux stades extrêmes que les *Rubiacees* tâchent d'atteindre, il est clair que cette différenciation se montrera aussi un jour chez les espèces qui se pollénisent encore elles-mêmes. Nous pouvons déjà dire pour beaucoup d'entre elles, quel sera leur stade final, l'*hétérostylie* ou la *diocie*, et dans le dernier cas si le passage sera *direct* ou *indirect* par la protérandrie. *Hydnophytum*, *Hedyotis*, *Spermacoce*, *Morinda*, *Paederia* et peut-être *Coffea arabica* et *liberia*, toutes de la 4<sup>e</sup> liste, passeront beaucoup plus facilement à l'*hétérostylie* qu'à la *diocie*; la grande variété de la longueur des organes de la génération et la forme de la corolle l'annoncent assez clairement. *Griffithia*, *Posoqueria*, *Criostoma*, *Sarcocephalus*, *Uncaria*, *Hymenodictyon*, *Pavetta* et *Stylocoryne* au contraire obéiront à la loi de la division du travail pour le sommet du style, qui remplit encore une double fonction. Elles arriveront au degré de différenciation que nous avons trouvé chez *Canthium*, *Randia*, *Diplospora* et *Gardenia Blumeana*. Encore est-il probable que *Polyphragmon*, *Chomelia* et *Greenia*, espèces actuellement dioïques, se sont trouvées un jour dans le stade actuel de *Coffea bengalensis*.

## EXPLICATION DES PLANCHES.

### Pl. IV.

- Fig. 1 et 2. *Psychotria expansa* Bl. Formes macrostylée et microstylée. — Coupe longitudinale des fleurs,  $\frac{3}{1}$ .
- » 3 et 4. *Chasalia lurida*  $\beta$  megacoma. Formes microstylée et macrostylée, idem,  $\frac{3}{1}$ .
- » 5. *Hydnophytum montanum* Bl., idem,  $\frac{3}{1}$ .
- » 6. *Myrmicodia echinata* Gand., idem,  $\frac{3}{1}$ .
- » 7. idem, la corolle vue d'en haut,  $\frac{3}{1}$ .
- » 8. idem, la corolle après enlèvement des lobes pour montrer la position relative des anthères et des stigmates dans les jeunes fleurs,  $\frac{3}{1}$ .
- » 9, 10 et 11. *Serissa foetida*. Coupe longitudinale de fleurs microstylée et macrostylée,  $\frac{3}{1}$ .
- » 12. *Hamiltonia suaveolens* forme microstylée,  $\frac{3}{1}$ .
- » 13 et 14. *Polyphragmon sericeum*. — Coupe longitudinale de fleurs mâle et femelle,  $\frac{3}{1}$  et  $\frac{3}{1}$ .
- » *Paederia tomentosa*, corolle dépliée,  $\frac{3}{1}$ .
- » 16. Fleur mâle de *Canthium laeve* T. et B.,  $\frac{3}{1}$ .
- » 17. Fleur femelle de la même espèce,  $\frac{3}{1}$ .
- » 18. Stigmate de fleur mâle,  $\frac{3}{1}$ .
- » 19 et 20. Stigmate de fleur femelle,  $\frac{3}{1}$ .
- » 21. Fleur hermaphrodite de *C. laeve* var. *fruct. sphaericis*,  $\frac{3}{1}$ .

- Fig. 22. Stigmate de 21, vue d'en haut,  $\frac{3}{1}$ .
- » 23. *Pentas carnea* Bth. Fleur macrostylée,  $\frac{3}{1}$ .

### Pl. V.

- Fig. 24. *Greenia latifolia* T. et B., fleur mâle,  $\frac{3}{1}$ .
- » 25. *Rondeletia speciosa* Lodd. Fleur macrostylée,  $\frac{3}{1}$ .
- » 26. *Wendlandia densiflora*,  $\frac{3}{1}$ .
- » 27. Style de *Gardenia Stanleyana* avec sillon au stigmate et couvert de pollen sur la partie inférieure,  $\frac{3}{1}$ .
- » 28. *Gardenia citriodora*  $\frac{3}{1}$ .
- » 29. *Gardenia Blumeana*. — Fleur mâle,  $\frac{3}{1}$ .
- » 30. *Gardenia resinifera*,  $\frac{3}{1}$ .
- » 31. » » Coupe du sommet du style,  $\frac{3}{1}$ .
- » 32. *Griffithia acuminata*, Krth.,  $\frac{3}{1}$ .
- » 33. *Randia longispina* hst. Calc., inflorescence mâle,  $\frac{3}{1}$ .
- « 34. idem, fleur femelle.
- » 35. *Scyphostachys coffeoides*,  $\frac{3}{1}$ .
- » 36. *Eriostoma albicaulis*,  $\frac{3}{1}$ .

### Pl. VI.

- Fig. 37, 38. *Mussaenda Reinwardtiana*. Fleurs femelle et mâle,  $\frac{3}{1}$ .
- 39, 40. *Cinchona Lidgeriana*. Formes microstylée et macrostylée,  $\frac{3}{1}$ .
- » 41. *Sarcocephalus subditus*,  $\frac{3}{1}$ .

- Fig. 42. *Sarcocephalus subditus*. Coupe  
longitudinale du sommet du style,  $\frac{3}{1}$ .  
» 43. *Uncaria gambir*,  $\frac{2}{1}$ .  
» 44. *Hymenodictyon limoranum*,  $\frac{3}{1}$ .  
» 45. *Pavetta spec.*  $\frac{1}{1}$ .  
» 46. idem, sommet de style couvert  
de pollen,  $\frac{5}{1}$ .  
» 47. *Stylocoryne Webera*,  $\frac{4}{1}$ .  
» 48. Sommet de style avec plis pour  
fixer le pollen,  $\frac{4}{1}$ .

- Fig. 49. *Coffea arabica* L. Fleur anor-  
male,  $\frac{7}{1}$ .  
» 50. *Coffea arabica* L. fleur nor-  
male,  $\frac{3}{1}$ .  
» 51. *Coffea arabica* L. var. *coffea poly-*  
*sperme*,  $\frac{3}{2}$ .  
» 52. *Coffea Liberica*,  $\frac{3}{2}$ .  
» 53. *Coffea Bengalensis*,  $\frac{3}{2}$ .

CONTRIBUTIONS  
TO THE  
FERN-FLOA OF BORNEO

BY  
W. BURCK.

---

Mr. Teuscher, who in the course of the year paid a visit to Borneo in order to enrich the European hot-houses with some new and interesting plants made on our demand and with the Governments authority for the sake of our botanical Garden and Museum a collection of living and dried plants; the latter containing a series of sixty Ferns.

While arranging and working out Mr. Teuscher's plants I was happy enough to find another small collection of about 40 Ferns made in the years 1875 and 76 by the late Mr. Teysmann in the same part of the island and in the adjacent group of the Karimata-Islands, a collection which by various circumstances had been overlooked. Although our knowledge of the Borneo Fern-Flora has been considerably extended during the last years by the beautiful collections made by Mr. Beccari, the unwearied explorer of our Indian Archipelago and described by Baron Cesati<sup>1)</sup> and that of Mr. Burbidge worked out

---

1) Felci e specie nei gruppi affini raccolte a Borneo dal Signor Odoardo Beccari. Memoria di Vincenzo Cesati. Napoli 1876.

by Mr. J. G. Baker <sup>1)</sup>, our actual knowledge of the richness of the Fern-Flora of that Island is relatively poor compared with that of Java and Sumatra. The fact that out of the 88 species making up all together the collections of Teysmann and Teuscher, more than fifty are not mentioned in the lists of Mr. Cesati and Mr. Baker, notwithstanding that Mr. Teuscher visited nearly the same districts as were explored by Mr. Burbidge and formerly by Mr. Teysmann seems to me to prove this.

However in examining Mr. Cesati's catalogue more carefully I found that it is not so complete as he has considered it and as is stated by Mr. Baker; a great number gathered formerly by Mr. Korthals in the South of Borneo and described by Mettenius, Miquel and Kuhn in the 4 volumes of the *Annales Musei Botanici Lugduno Batavi* (1863—1869) being left out of account.

So then there remain of the 88 species, 20 which so far as I am aware have been gathered now for the first time in the Island; they are marked with a \*. One of them appeared to me to be quite new.

In order to complete Mr. Cesati and Baker's Catalogue I also give a list of the species formerly gathered in the Island by Korthals and described by the above named authors in the Leiden „*Annales*” which since that time have not been gathered again. They are printed in the following enumeration in a different type and are 33 in number.

\**Gleichenia circinata* Sw. Baker Syn. Fil. p. 11.

Ins. Karimatae Teysmann.

**Gleichenia longissima** Bl. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 48;

Gl. (Mertensis) longissima, Bl. Baker Syn. Fil. pag. 12 partim.

In Borneo legit Korthals.

**Gleichenia laevigata** Hk. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 49;

Gl. (Mertensia) flagellaris Spr. Baker Syn. Fil. pag. 14 partim.

In Borneo legit Korthals.

---

1) Report on a collection of Ferns made in the North of Borneo by Mr. T. W. Burbidge, by J. G. Baker F. R. S., F. L. S.

Journal of Botany, New Series vol. VIII. London 1879.

*Cyathea Brunonis* Wall. Baker Syn. Filic. pag. 16.

Borneo occidentalis. Teysmann.

The dehisced sori are elliptical as the undehisced ones in the specimens described by Mr. Cesati, Filici pag. 3.

*Alsophila squamulata* Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 52;

Baker Syn. Fil. pag. 41.

In Borneo australi legit Korthals.

*Matonia pectinata* R. Br. Baker Syn. Fil. pag. 45.

Hab. Ins. Karimatae: Teysmann.

*Hymenophyllum Smithii* Hk. Baker Syn. Fil. pag. 69.

Hab. Borneo occidentalis; Teysmann.

*Trichomanes javanicum* Bl. Baker Syn. Fil. pag. 83.

Hab. Borneo occidentalis: Teysmann.

*Trichomanes longisetum* Bory. Baker Syn. Fil. pag. 87.

Hab. Borneo occidentalis: Teysmann.

*Trichomanes gemmatum* J. Sm. Baker Syn. Fil. pag. 87.

Hab. Borneo occidentalis: Teysmann.

*Trichomanes foeniculaceum* Bory. Baker Syn. Fil. pag. 88.

Hab. Borneo occidentalis: Teysmann.

*Lindsaya gracilis* Bl. var. major Mett. Kuhn Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat.

Vol. IV pag. 276. *Lindsaya* (*Eulindsaya*) *cultrata* Sw. Baker Syn. Fil. pag. 105 partim. L. Lobbiana, Hk. Spec. Fil. I pag. 205.

In Borneo legit Wallace auct. Kuhn.

*Lindsaya* (*Eulindsaya*) *trapeziformis*, Dry. Baker Syn. Filic. p. 107.

Hab. Borneo occidentalis: Teuscher.

*Lindsaya* (*Eulindsaya*) *Borneensis* Hook. Baker Syn. Fil. pag. 107.

Hab. Borneo occidentales: Teuscher.

\**Lindsaya* (*Isoloma*) *Walkeræ* Hk. Baker Syn. Fil. pag. 109.

Hab. Borneo occidentalis: Teysmann.

*Lindsaya* (*Schizoloma*) *ensifolia* Sw. Baker Syn. Fil. pag. 112.

Hab. Borneo occidentalis: Teysmann, Teuscher.

*Lindsaya* (*odontosoria*) *chinensis* Mett. Kuhn. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat.

Vol. IV pag. 279; *Davallis* (*Stenoloma*) *tenuifolia* Sw. Baker Syn. Filic. pag. 102.

Hab. Borneo — herb. Mett. (auct. Kuhn).

*Adiantum caudatum* Linn. Baker Syn. Filic. pag. 115.

In Borneo legit Korthals, auct. Kuhn, Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. IV pag. 280.

\**Pteris* (*Eupteris*) *quadriaurita* Retz. Baker Syn. Fil. pag. 158.

Hab. Borneo occidentalis: Teuscher.

- Pteris arachnoidea* Klfs. Pt. (Paesia) *aquilina* L. *P. esculenta* Forst.  
Baker Syn. pag. 163.  
Hab. Borneo occidentalis: Teysmann, Teuscher.
- Pteris aquilina* L.  $\beta$  *lanuginosa* Hook. Spec. Fil. II pag. 197.  
In Borneo legit Korthals auctore Miquel. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. IV. pag. 98.
- Ceratopteris thalictroides* Breugn. Baker Syn. Fil. pag. 174 tab. III fig. 32.  
Borneo occidentalis: Teysmann.
- Blechnum orientale* Lam. Baker Syn. Fil. pag. 186.  
In Borneo australi legit Korthals auctore Kuhn, Am. Mus. Bot. Lugd. Bat. IV. pag. 284; in Borneo occidentali legit Teysmann.
- Asplenium (Thamnopteris) Nidus* L. Bak. Syn. Fil. pag. 190.  
Borneo occidentalis: Teysmann, Teuscher.
- Asplenium Nidus* L., var. *plicata* Miq. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. IV pag. 163. *Asplenium plicatum* Zpp. mss.  
In Borneo legit Korthals.
- Asplenium (Euasplenium) squamulatum* Bl. Baker Syn. Fil. pag. 192.  
Borneo occidentalis: Teuscher.
- Asplenium (Euasplenium) longissimum* Bl. Baker Syn. Fil. pag. 199.  
In Borneo australi legit Korthals vide: Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. vol. II. pag. 235 in Borneo occidentali: Teuscher.
- Asplenium (Euasplenium) hirtum* Kaulf. Baker Syn. Fil. pag. 205. *Asplenium pellucidum* Lam. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. II p. 235. Miquel ibidem Vol. IV pag. 165.  
In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. et Miquel; in Borneo occidentali: Teuscher.
- Asplenium (Euasplenium) macrophyllum* Sw. Baker Syn. Fil. pag. 209.  
In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. II. pag. 235 et Miquel ibidem pag. 165; in Borneo occidentali: Teuscher.
- Asplenium (Euasplenium) nitidum* Sw. Baker Syn. Fil. p. 215.  
In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. vol. II. pag. 236 et Miquel ibidem vol. IV. pag. 166; in Borneo occidentali: Teuscher.
- Asplenium (Darea) subaquatile* Cesati Felci pag. 20.  
Borneo occidentalis: Teuscher.
- Asplenium (Darea) Belangeri* Knze Baker Syn. Fil. pag. 223. *Asplenium tenerum* Forst. var. *laciniata* Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. II pag. 234 *Asplenium tenerum* Forst. le *Belangeri* Miquel Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. IV p. 164.  
In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. et Miquel l. c. in Borneo occidentali: Teysmann.

*Asplenium (Diplazium) porphyrorachis* Baker, Report in Journal of Bot. Vol. VIII 1879.

Borneo occidentalis: Teuscher.

**Asplenium (Diplazium) pallidum** Bl. Baker Syn. Fil. p. 230.

In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. vol. II. p. 237 et Miquel ibidem vol IV. pag. 166.

*Asplenium (Diplazium) Bantanense* Baker Syn. Fil. pag. 233. *Asplenium lineolatum* Mett. var. 1 Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. II pag. 238 Miquel ibidem Vol IV pag. 167.

In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. et Miquel l. c.; in Borneo occidentali: Teuscher.

*Asplenium (Anisogonium) cordifolium* Mett. Baker Syn. Fil. pag. 243.

*Asplenium integrifolium* (forma indivisa) Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. II pag. 237. Miquel ibidem Vol. IV pag. 166.

In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. et Miquel l. c. in Borneo occidentali: Teuscher.

**Asplenium (Anisogonium) esulentum** Pr. Baker Syn. Fil. pag. 244.

In Borneo australi legit Korthals vide Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. vol. II pag. 237 et Miquel ibidem vol. IV. pag. 167.

**Asplenium (Anisogonium) decussatum** Sw. var. **aculeolatum** Miq. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. IV pag. 167.

Hab. Borneo (australis?). Korthals.

\**Didymochlaena polycarpa* Baker Syn. Fil. pag. 248 *Mesochloena asplenioides* J. Sm.

Hab. Borneo occidentalis: Teuscher.

*Aspidium (Polystichum) semicordatum* Sw.  $\gamma$ . *crenatum* Hook. Spec. IV pag. 16 Baker Syn. Filic. pag. 249.

Hab. Borneo occidentalis: Teuscher.

The specimen gathered by Teuscher is the var.  $\gamma$ . *crenatum*, the same as has been collected by Wallace and Thos. Lobb. in Sarawak (vide Hk. Sp. l. c.); the specimens described by Mr. Cesati seem to be the normal fern. Col Beddome's Plate 35 Ferns Brit. India vol. I is the var. *s. truncatum*.

The sori are in eight rows in my specimens, four on each side; one row in the inner half, the three other ones in the half of the distance between the midrib and the edge.

*Aspidium platanifolium* Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol I pag. 239: Baker Syn. Fil. pag. 258.

In Borneo occidentali legit Teuscher.

**Aspidium angulatum** J. Sm. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 239 Miquel ibidem Vol. IV pag. 162. Baker Syn. pag. 258 N<sup>o</sup>. 51.

In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. et Miq. l. c.

**Nephrodium (Lastrea) immersum** Hk. Baker Syn. Fil. pag. 263. *Aspidium immersum* Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 230 et Miquel ibidem Vol. IV pag. 157.

In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. et Miq. l. c.

**Nephrodium (Lastrea) calcaratum** Hk. Baker Syn. Fil. pag. 264.

Borneo occidentalis: Teuscher.

**Nephrodium (Lastrea) crassifolium** Hk. Baker Syn. Filic. pag. 266. *Aspidium crassifolium* Bl. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 230 Miquel ibidem Vol. IV pag. 157.

In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. et Miq.

**Nephrodium (Lastrea) Blumei** Hk. Spec. Fil. IV pag. 135. *Aspidium intermedium* Bl. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 229 Miquel ibidem Vol. IV pag. 156.

In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. et Miq.

**Aspidium unitum** Mett.  $\alpha$  var. **glabra** Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I p. 230 Miquel ibidem Vol. IV pag. 157. *Nephrodium unitum* R. Br. Baker Syn. Filic. pag. 289 partim.

In Borneo australi legit Korthals.

**Nephrodium cucullatum** Baker Syn. Fil. pag. 290.

Borneo occidentalis: Teuscher

**Nephrodium Haenkeanum** Presl. Baker, Syn. Filic. pag. 290 *Aspidium multilineatum* Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 232. Miquel ibidem Vol. IV p. 158.

In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. et Miq.

**Nephrodium aridum** Baker Syn. Filic. pag. 291. *Aspidium obscurum* Bl. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 232 Miquel ibidem Vol. IV pag. 158.

In Borneo australi legit Korthals; in Borneo occidentali: Teysmann.

**Nephrodium lineatum** Pr. Hook Spec. IV p. 75 *Aspidium lineatum* Bl. ap. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 235. Miquel ibidem Vol. IV pag. 161. Baker Syn. Filic. pag. 291 (sub. *N. glandularium* J. Sm.)

In Borneo australi legit Korthals.

**Nephrodium heterocarpa** Moore. Baker Syn. Fil. pag. 293. *Aspidium heterocarpa* Bl. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 233.

In Borneo australi legit Korthals auct. Mett.

**Nephrodium truncatum** Presl. Bak. Syn. pag. 294. *Aspidium truncatum* Gaud. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 234. Miquel ibidem Vol. IV p. 160.

In Borneo australi legit Korthals.

*Nephrodium (Pleocnemia) Lenzeanum* Hk. Baker Syn. Fil. pag. 295. *Aspidium Lenzeanum* Kunze. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 236.

In Borneo australi legit Korthals.

*Nephrodium (Sagenia) vastum* Baker Syn. Fil. pag. 296.

Borneo occidentalis: Teysmann.

*Nephrodium (Sagenia) decurrens* Baker Syn. pag. 299. *Aspidium decurrens* Presl. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 237. Miquel ibidem Vol. IV pag. 161.

In Borneo australi legit Korthals.

*Aspidium palmatum* Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 238. Miquel ibidem Vol. IV pag. 162.

In Borneo australi legit Korthals.

*Nephrolepis exaltata* Schott. var.  $\beta$  *hirsutula* Baker Syn. Fil. pag. 301. *Nephrolepis hirsutula* Presl. Kuhn. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. IV p. 285.

In Borneo (australi)? legit Korthals auct. Kuhn in Borneo occidentali: Teysmann.

*Nephrolepis acuta* Presl. var. *rufescens* Baker Syn. pag. 301.

Hab. Borneo occidentalis: Teysmann, Teuscher.

*Nephrolepis biserrata* Schott. Kuhn, Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. IV pag. 286. *N. acuta* Pr. Baker Syn. Fil. pag. 301 partim.

In Borneo legit Korthals.

\**Oleandra nerüiformis* Cav. Baker Syn. Fil. p. 302.

Hab. Borneo occidentalis: Teysmann.

\**Polypodium (Phegopteris) crubescens* Vall.  $\beta$  *amboynense* Baker Syn. Fil. pag. 306.

Hab. Borneo occidentalis: Teysmann.

*Polypodium (Goniopteris) Urophyllum* Wall. Bak. Syn. Filic. pag. 315.

In Borneo occidentali legit Teuscher.

\**Polypodium (Goniopteris) proliferum* Presl. Bak. Syn. Fil. p. 315.

Hab. Borneo occidentalis: Teysmann.

*Polypodium (Dictyopteris) difforme* Bl. Baker Syn. Fil. p. 318. *Phegopteris irregularis* Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. I pag. 225.

In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. in Borneo occidentali: Teuscher.

*Polypodium (Eupolypodium) decorum* Brack. Baker, Syn. Fil. pag. 331. *Polypodium blechnoides* Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol II pag. 221.

In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. in Borneo occidentali: Teysmann.

- \**Polypodium (Goniophlebium) verrucosum* Wall. Baker Syn. Fil. pag. 344.  
Hab. Borneo occidentalis: Teysmann Teuscher.
- Polypodium (Goniophlebium) verrucosum* Wall. var. *cuspidatum* Mett. (non Bl.)  
Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. II pag. 223.  
In Borneo australi leget Korthals.
- Polypodium (Niphobolus) adnascens* Sw. Baker Syn. Fil. pag. 349. *Polypodium adnascens* Sw. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. II pag. 230.  
*Polypodium varium* Mett. ibidem pag. 230.  
In Borneo australi legit Korthals in Borneo occidentali: Teuscher.
- Polypodium (Niphobolus) acrostichoïdes* Forst. Baker Syn. Fil. pag. 350  
Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. II pag. 231.  
In Borneo legit Korthals auct. Mett. in Borneo occidentali: Teysmann, Teuscher.
- Polypodium (Niphobolus) nummulariaefolium* Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. II pag. 230. Baker Syn. Fil. pag. 351.
- \**Polypodium (Phymatodes) stenophyllum* Bl. Baker Syn. Fil. pag. 354.  
Hab. Borneo australis-Korthalis. (*Herb. Lugd. Bat.*) Specimen in the Leiden Herbarium gathered by Korthals in Borneo with which Mettenius was unacquainted.
- Polypodium (Phymatodes) longifolium* Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. II pag. 224. Baker, Syn. Fil. p. 355.  
In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. in Borneo occidentali: Teysmann, Teuscher.
- Polypodium (Phymatodes) irioides* Lam. Baker Syn. p. 360. *Polyp. irioides* Poir. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. II pag. 229.  
In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. in Borneo occidentali: Teysmann.
- Polypodium (Dipteris) Dipteris* Bl. Baker, Syn. Fil. pag. 362. *Polypodium conjugatum* Kaulf. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol II p. 229.  
In Borneo australi legit Korthals auct. Mett. in Borneo occidentali: Teysmann, Teuscher.
- Polypodium (Dipteris) bifurcatum* Bak. Syn. Fil. ed. II pag. 362.  
In Borneo occidentali leg. Teysmann et Teuscher.
- Polypodium (Phymatodes) incurvatum* Bl. Baker Syn. Fil. pag. 363.  
Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. II pag. 227.  
In Borneo australi legit Korthals auctore Mett. in Borneo occidentali: Teysmann.
- Polypodium (Phymatodes) nigrescens* Bl. Baker Syn. Fil. pag. 364.  
In Borneo australi legit Korthals fide Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. vol. II pag. 224 in Borneo occidentali: Teysmann et Teuscher.
- Polypodium (Phymatodes) Phymatodes* L. Baker Syn. Fil. p. 364.  
In Borneo australi legit Korthals fide Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. vol. II pag. 225; in Borneo occidentali: Teysmann et Teuscher.

*Polypodium (Phymatodes) lomariooides* Kunze. Baker Syn. Fil. pag. 365.

In Borneo occidentali leg. Teuscher et Tsm.

*Polypodium (Phymatodes) patelliferum* Nob. Pl. VII [Lecanopteris carnosa, Blume Enumeratio plant. Javae fasc. II pag. 120, L. carnosa et L. pumila Bl. Flora Javae Tab. XCIV, Polypodium lomariooides, Kunze Hooker Spec. Fil. V p. 79; Baker, Syn. Fil. p. 365] (*Davallia* (*Microlepia*) *deparioides* Ces. Felci pag. 13 fig. 4)?

Rhizome thick, without scales forming a crust on the stem of trees, surrounding the whole stem, the younger parts of the rhizome often covering the elder ones, in living state glaucous, yellow-brown when dry, the under side with numerous root fibres, the interior of the elder parts hollow and inhabited by a large quantity of ants; st. 3—6 in. l. brown, naked, glossy canaliculate at the under side, jointed on a conical processus of the caudex. Fronds dimorphous, glaucous, firm-membranaceous naked on both sides, pinnatifid nearly or quite to the rachis with an elongated apex; sterile fronds in. l.

in. br. segments  $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{4}$  in. l.,  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  in. br. oblong lanceolate obtuse the margin repand; fertile fronds 12—17 in. l. 3—4 in. br. with 20—40 lanceolate or ovate-lanceolate obtuse crenato-dentate segments  $2$ — $2\frac{1}{4}$  in. l. main veins conspicuous in the sterile pinnae, purplish-black as is the costa, veinlets immersed anastomosing copiously so as to form 2 or 3 rows of arcolae the costal ones the largest, areolae with copious free veinlets. In the fertile pinnae the main veins are conspicuous to the edge. Sori large, oblong immersed in a deep cavity one on each lobe of the margin, soriferous teeth often turned back on the upperside of the frond.

Ins. Karimatae legit Teysmann.

The species here described agrees in nearly all respects with Mr. Blume's description of *Lecanopteris carnosa*, except the peculiar rhizome. There is reason to believe however that Mr. Blume's artist paid not his full attention to that part, and when looking at the Plate it is evident that Blume's words „frons e rhizomate crasso carnosoque prosilit” are not clearly reproduced. I believe that part of this beautiful fern is very little known to pteridologists; all the specimens in our Herbarium are deprived from it and only possess the conical processus at the foot of the stipes. It is not doubtful I think that

this species is Blume's plant. A few weeks ago a large number of very nice living specimens were gathered in West-Java and transplanted in the Botanic Gardens, where they do very well, so I had the best occasion to study it.

Sir W. J. Hooker regarded this fern as being an abnormal form of *Polypodium lomarioides* Knze and so does Mr. Baker, but on various reasons I believe the species is a distinct one. Not only the rhizome is very different from that of *P. lomarioides* and *P. sinuosum* and wholly destitute of scales, but the venation too is quite distinct by its large costal areoles as can be seen in comparing the figures on Plate VII where a part of the fertile pinnae of both specimens and a part of the sterile pinna of the above mentioned is represented. Besides this the colour of the caudex and the frond, the texture, which is by no means coriaceous, the peculiar place of the sori and the circumstance that the same form has been gathered in very different parts of our Archipelago (I possess specimens from Java, Celebes and Borneo, Mr. Blume's specimens being gathered in the Moluccae) may prove this. However there is no reason, why to place the plants in question in a distinct genus as Mr. Blume did; undoubtedly it is allied to *Polypodium lomarioides* and must be placed near that species.

I cannot help thinking Mr. Cesati's *Davallia* (*Microlepia*) *deparioides*, Felci pag. 13 fig. 4) must be the same plant. In general outline and peculiar caudex and in various other respects it resembles it so very much that if not Mr. Cesati assured that the sori were indusiate when young I should think it was the same species.

***Polypodium* (*Phymatodes*) *longissimum* Bl. Baker Syn. Fil. pag. 366.**

In Borneo australi legit Korthals fide Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. vol. II pag. 224.

*Polypodium* (*Drynaria*) *quercifolium* L. Baker Syn. Fil. pag. 367.

In Borneo australi legit Korthals fide Mett Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. vol. II pag. 229; in Borneo occidentali: Teysmann, Teuscher.

\**Polypodium* (*Drynaria*) *Linnaei* Bory Baker Syn. Fil. pag. 368.

Hab. Borneo occidentalis: Teysmann.

\**Polypodium (Drynaria) rigidulum* Sw. Baker Syn. Fil. pag. 368.

In Borneo australi legit Korthals (*Herb. Lugd. Bat.*) Specimen in the Leiden Herbarium gathered by Korthals with which Mett. was unacquainted

**Polypodium (Phymatodes) palmatum** Bl. Baker, Syn. Fil. pag. 368. *Polypodium crenulatum*. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. II pag. 227.

Hab. Borneo australis: Korthals.

*Polypodium (Phymatodes) albido-squamatum* Bl. var. *varians* Baker Syn. Fil. pag. 369.

In Borneo occidentali legit Teuscher.

*Gymnogramme (Syngramme) Wallichii* Hk. Baker Syn. Fil. pag. 386.

Borneo occidentalis: Teuscher.

*Gymnogramme (Syngramme) alismaefolia* Hook. Baker Syn. Fil. pag. 386.

Borneo occidentalis: Teuscher.

*Gymnogramme (Selligoea) avenia* Baker Syn. pag. 388.

Borneo occidentalis: Teuscher.

**Gymnogramme (Selligoea) membranacea** Bl. Baker Syn. Fil. pag. 388. *Polypodium Selligoea* Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. II pag. 225.

In Borneo legit Korthals fide Mett.

*Gymnogramme (Selligoea) regularis*, Baker Syn. Fil. pag. 388. *Polypodium regulare* Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. II pag. 225.

In Borneo australi leget Korthals in Borneo occidentali: Teuscher.

\**Gymnogramme (Selligoea) macrophylla* Hk. Baker Syn. Fil. pag. 388.

Hab. Borneo occidentalis: Teysmann.

*Gymnogramme (Selligoea) Fici* Hook. Baker Syn. Fil. pag. 389.

Borneo occidentalis: Teuscher.

**Gymnogramme (Selligoea) heterocarpa** Bl. Baker Syn. Fil. pag. 389. *Polypodium heterocarpum* Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. II pag. 226.

In Borneo australi legit Korthals fide Mett.

\**Meniscium triphyllum* Sw. Baker Syn. pag. 391.

Hab. Borneo occidentalis: Teuscher.

*Antrophyum reticulatum* Klf. Baker Syn. Fil. pag. 393.

Borneo occidentalis: Teysman, Teuscher.

**Antrophyum callaeifolium** Bl. Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. IV pag. 171. *A. reticulatum* Baker Syn. Fil. pag. 393.

Hab. Borneo: Korthals et Wallace fide Mett.

*Vittaria (Euvittaria) elongata* Sw. Baker Syn. pag. 395.

Borneo occidentalis: Teuscher.

*Vittaria (Euvittaria) zosteracifolia* Willd. *Vittaria elongata* Sw. Baker Syn. pag. 395.

Borneo occidentalis: Teysmann.

\* *Vittaria (Taeniopsis) falcata* Knze, Baker Syn. Fil. pag. 395.

Hab. Borneo occidentalis: Teysmann.

\* *Vittaria (Taeniopsis) lineata* Sw. Baker Syn. Fil. pag. 396.

Hab. Borneo occidentalis: Teysmann.

*Taenitis blechnoides* Sw. et *T. blechnoides* Sw.  $\beta$  *interrupta* Wall. Baker Syn. Fil. pag. 397.

Borneo occidentalis: Teuscher.

*Drymoglossum piloselloides*, Prest. Baker Syn. pag. 398.

Borneo occidentalis; Teuscher.

\* *Acrostichum (Elaphoglossum) Borneense* nov. spec. Rhizome creeping densely rooting with brown-red very hairy fibres and with darkbrown hairs towards the extremity St. tufted, those of the barren fronds  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  in. l., those of the fertile  $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$  in. l., both winged by the decurrent base of the frond and deciduously scaly at the base with black hairlike scales; fronds 10—22 inches l.  $1$ — $1\frac{1}{4}$  in. br. from below the middle very gradually attenuated towards both extremities to a long acuminate apex and a decurrent wing on the stipes; fertile fronds  $1\frac{1}{2}$ —2 feet long and  $\frac{1}{4}$ — $\frac{3}{8}$  in. in the broadest part, texture coriaceous the costa canaliculated only in the under part, both sides naked and very glossy, colour grayish when dry, veinlets very close forked or simple conspicuous on both sides margin narrowly cartilaginous repand and very finely serrated especially in the barren fronds and towards the base, fertile fronds soriferous to the very base.

Hab. Borneo occidentalis. Teuscher.

The species is allied to *A. Norissii* Hk, *Melanostictia* Bl. and the African species *A. palustre* Hook. but quite different as to form of the frond, the gradually acuminate apex, the coriaceous texture, the serrated margin, the conspicuous venation a. s. m.

(The barren fronds are spotted with black spots not »punctis multis nigris elevatis resinosis), as Blume notices for his *A. Melanostictum*. I don't know whether these spots only occur in dried specimens.

*Acrostichum viscosum* Sw. var. *Salicifolia* Fee. Baker Syn. Fil. pag. 406 partim.

In Borneo australi legit Korthals fide Kuhn. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. IV. pag. 292.

*Acrostichum (Stenochlaena) scandens* J. Sm. Baker Syn. Fil. pag. 412.

Borneo occidentalis; Teuscher.

\* *Acrostichum (Gymnopteris) flagelliferum* Wall. Baker Syn. Fil. pag. 418.

Borneo occidentalis; Teuscher.

*Acrostichum (Photinopteris) rigidum* Wall. Baker, Syn. Fil. pag. 424.  
*Dryostachyum speciosum* Kuhn Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. IV  
 pag. 296.

In Borneo australi legit Korthals fide Kuhn. in Borneo occidentali: Teuscher  
*Acrostichum (Chrysodium) aureum*, L. Baker Syn. Fil. pag. 423. *Chry-*  
*sodium aureum* Mett.

In Borneo legit Korthals fide Kuhn Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. vol. IV. pag. 293.  
*Platycerium biforme* Bl. Baker Syn. pag. 425.

In Borneo legit Korthals fide Mett. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. Vol. IV. pag.  
 170; in Borneo occidentali legit Teysmann.

*Schizaea (Actinostachys) digitata* Sw. Baker Syn. Fil. pag. 430.

In Borneo legit Korthals fide Kuhn. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. vol IV. pag.  
 298; in Borneo occidentalis Teuscher.

*Schizaea (Lophidium) dichotoma* Sw. Baker Syn. Fil. pag. 430.

Borneo occidentalis; Teuscher.

**Schizaea Forsteri Spreng.** Kuhn. Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. pag. 299.

Baker Syn. Fil. pag. 430 partim. Hab. Borneo; Wallace (auct. Kuhn.)

*Lygodium (Eulygodium) circinnatum* Sw. Kuhn, Ann. Mus. Bot. Lugd.  
 Bat. IV. pag. 297. *Lygodium dichotomum* Sw. Baker Syn. pag. 437.

In Borneo australi legit Korthals fide Kuhn. in Borneo occidentali Teuscher.

*Lygodium (Eulygodium) scandens* Sw. Baker, Syn. Fil. pag. 437.

In Borneo legit Wallace: fide Kuhn, Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. IV. 298;  
 in Borneo occidentali: Teysmann, Teuscher.

**Angiopteris erecta Hoffn.** Kuhn, Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. p. 299.

Baker, Syn. Fil. pag. 440 partim.

In Borneo legit Korthals fide Kuhn.

\**Kaulfussia aesculifolia* Bl. Baker Syn. Fil. pag. 444.

Borneo occidentalis; Teuscher.

*Helmintostachys Zeylanica* Hk. Baker Syn. Fil. pag. 447.

In Borneo australi legit Korthals fide Miquel Ann. Mus. Bot. Lugd. Bat. vol.  
 IV pag. 91; in Borneo occidentali: Teuscher.

# NOTES SUR L'EMBRYON, LE SAC EMBRYONNAIRE ET L'OVULE

PAR

M. TREUB.

---

5.

## *L'embryon du Barringtonia Vriesei* T. et B.

L'embryon et la germination des Barringtoniacées, pris dans le sens de Miers<sup>1)</sup>, ont donné lieu à des interprétations fort différentes, énumérées et comparées avec beaucoup de soin, tant par Thomson<sup>2)</sup> que par Miers<sup>3)</sup>. Aussi, point n'est besoin d'entrer ici, de nouveau, dans des détails historiques; il n'y aurait qu'à répéter ce qui a été dit par ces deux auteurs. De même il est superflu d'insister sur l'analogie bien connue du singulier embryon de la plupart des Barringtoniacées avec celui de plusieurs Guttifères<sup>4)</sup>.

Les quelques lignes qui vont suivre sur le développement de l'embryon du *Barringtonia Vriesei*, feront voir combien Thomson avait raison en disant<sup>5)</sup>: „the structure is so simple, that

---

1) *J. Miers*, On the Barringtoniaceae; Trans. Linn. Soc. 2<sup>d</sup> Ser. Vol. I, 1875.

2) *Th. Thomson*, On the structure of the seeds of *Barringtonia* and *Careya*, Journ. Linn. Soc. Bot. Vol. II, 1858, p. 47.

3) Loc. cit. p. 48—54.

4) *J. E. Planchon et Triana*, Mém. s. l. famille des Guttifères, Ann. Sc. Nat., 4<sup>ième</sup> série, Bot. T. XVI, 1862, p. 301.

5) Loc. cit. p. 51.

it will require much less time to describe it than has been occupied in the enumeration of the views of previous observers”.

Les plus jeunes embryons observés par moi, sont représentés dans les figures 1 et 2 Pl. VIII; ce que l'on voit, en section longitudinale, dans ces figures, n'est encore que le proembryon, lequel ne se différenciera que plus tard en suspenseur et en embryon proprement dit <sup>1)</sup>. Dans les cas des figures 3 et 4 cette différenciation n'a pas encore eu lieu; elle commence seulement à se manifester dans le cas de la figure 5. Les trois grandes cellules segmentées qu'indique cette section sont probablement de celles qui initient la formation de l'embryon proprement dit. En effet, d'après ce que j'ai vu, l'embryon proprement dit prend naissance par la segmentation d'un nombre plus ou moins grand de cellules, faisant, notamment, partie de l'assise inférieure du proembryon; „inférieure”, par rapport à l'ovule. Cette espèce de *Barringtonia*, sois dit en passant, est de celles où il n'y a qu'un seul ovule dans lequel l'embryon se développe.

Dans les figures 6, 7 et 8 le suspenseur est indiqué par *s*, et l'embryon proprement dit par *e*. L'embryon globuliforme dans les cas comme celui de la figure 8 ne diffère en rien d'un embryon normal de plante dicotylédonée. On serait enclin à dire la même chose de l'embryon représenté en coupe longitudinale dans la figure 9, en tant que les deux excroissances terminales font l'effet de cotylédones. Elles constituent, en effet, de jeunes feuilles, mais il n'y a pas lieu de leur accorder le nom de cotylédones. Si l'on détache, par une section transversale, le sommet d'un embryon arrivé à cet état de son développement, l'inspection de son extrémité montre, d'abord, que le nombre des jeunes organes foliaires dépasse celui de 2, ensuite, qu'il n'y a pas opposition mais succession quelque peu spiralée de ces jeunes feuilles. Ainsi, dans la figure 10 j'ai représenté le sommet d'un jeune embryon, vu d'en haut, pré-

1) Je crois que le terme de »proembryon” est indispensable. et que l'on aurait tort de l'abandonner comme le propose M. Goebel (*Grundz. der Systematik und spec. Pflanzenmorphologie*, 1882, p. 337).

sentant trois feuilles  $f$  et une faible arête  $f'$  constituant, à ce que je crois, l'ébauche d'une quatrième feuille. Il convient de rappeler ici que les embryons des *Careya* et *Barringtonia* étudiés par Thomson, n'offraient que deux feuilles rudimentaires: „two minute and scarcely perceptible notches”. L'embryon du *Barringtonia Vriesei*, au contraire, produit encore plusieurs petites feuilles avant d'arrêter sa croissance apicale, lors de la maturité du fruit. Toutes les petites feuilles, tant les premières que celles venant après, restent à l'état d'écailles, renfermant dans leurs aisselles de faibles bourgeons. Ni le nombre ni la position de ces écailles ne sont constants; généralement les plus âgées sont au nombre de trois insérées à peu près à la même hauteur.

Afin de donner une idée de la disposition des écailles, j'ai représenté dans les figures 11 et 12 (grandeur naturelle) deux moitiés d'embryons dessinés en projection verticale, tandis que dans la figure 13 on voit un embryon en projection horizontale.

Les toutes petites feuilles qui occupent finalement le sommet de l'embryon forment ensemble une sorte de bourgeon terminal. Dans la germination cette partie apicale s'allonge en une jeune tige, produisant après un certain nombre d'écailles foliaires, des feuilles normales. Lorsque, par une raison quelconque, le développement du jeune axe est entravé, un, ou plusieurs, bourgeons axillaires des écailles de l'embryon commencent à pousser et le remplacent. A la même époque se montrent une ou plusieurs racines à l'extrémité opposée de l'embryon.

Ainsi, tandis que la tige pousse à l'un des pôles du fruit ovoïde, la racine perce au pôle opposé.

Mais, ce n'est pas seulement ce fait ainsi que le nombre et la forme des premières feuilles, ressemblant si peu à des cotylédones, qui méritent l'attention, l'organisation interne de l'embryon prête aussi matière à une observation non dépourvue d'intérêt.

Si l'on pratique une section transversale sur un jeune embryon chez lequel les premières folioles ne commencent qu'à se former, ou même à une époque antérieure, on remarque une

mince couche circulaire divisant le corps de l'embryon en une écorce et une moelle épaisse. Cette couche séparatrice indiquée dans la section longitudinale de la figure 9, composée d'éléments plus étroits que les cellules environnantes (fig. 14) et plus allongés qu'elles, comme on le voit sur des sections longitudinales, n'est autre chose que le commencement d'un manteau de tissu libero-ligneux, se formant indépendamment des faisceaux foliaires; il va sans dire, toutefois, que ces derniers s'unissent plus tard à lui.

Cette couche séparatrice entre la moelle et l'écorce a été la cause d'une grande partie des interprétations erronées de l'embryon des *Barringtonia*. Plusieurs auteurs ont considéré la moelle comme le véritable embryon, et l'écorce précocement différenciée comme un corps enveloppant résultant de la soudure intime de deux cotylédones.

Bien qu'une inspection quelque peu minutieuse de la couche séparatrice dans l'embryon laisse peu de doutes sur sa nature, celle-ci ressort encore mieux lors de la germination. On voit alors se former un cambium continu, vers la partie interne de la couche, ce cambium commence par produire très peu d'éléments ligneux et beaucoup d'éléments libériens. Plus tard la production de xylème devient plus importante; il se trouve en même temps que tout l'embryon, jusqu'à l'insertion de la tige (y compris la partie qui porte les écailles inférieures) perd son écorce.

On voit se dessiner sur tout le pourtour du liber une autre couche génératrice: un cambium subéreux. A la suite de l'activité de ce phellogène tout ce qui se trouve en dehors, c'est à dire toute l'écorce primaire, se dessèche et s'effeuille ensuite.

Sur des plantules plus âgées l'épaississement de la tige et de la racine ne laisse plus distinguer de prime abord l'endroit où se trouvait le tubercule embryonnaire. Mais, lorsqu'il reste des doutes sur la démarcation, une série de sections transversales suffit à les dissiper, l'épaisse moelle du tubercule embryonnaire tranchant distinctement sur la moelle de la tige proprement dite et sur celle de la racine.

Avant de terminer cette courte et simple notice il reste à dire deux mots sur l'insertion des racines, ou de la racine primaire, sur l'embryon.

D'après le troisième des dessins qui accompagnent l'article de Thomson on dirait que l'extrémité radulaire de l'embryon s'allonge en une racine. C'est ce que je n'ai pas pu constater. Les jeunes racines que j'ai vues prendre naissance avaient une origine interne; elles étaient insérées sur la couche séparatrice dont il a été question plus haut (fig. 15).

---

## EXPLICATION DE LA PLANCHE VIII.

---

Fig. 1—8. Proembryons et embryons en sections longitudinales; *s*, suspenseur; *e*, embryon proprement dit. Gross. 130 diam.

» 9. Embryon en section longitudinale; *s*, suspenseur. Gross.  $\pm$  20 diam.

» 10. Sommet d'un jeune embryon, vu d'en haut; *f*, jeunes feuilles; *f'* origine probable d'une plus jeune feuille. Gross. 33 diam.

Fig. 11, 12. Moitiés d'embryons en projection verticale. Grandeur naturelle.

» 13. Embryon en projection horizontale.

» 14. Partie de la couche séparatrice entre moelle et écorce de l'embryon. Gross. 130 diam.

» 15. Extrémité radulaire d'un embryon en germination, montrant l'insertion interne des racines. Grandeur naturelle.

---





# ÉTUDES SUR LES LYCOPODIACÉES <sup>1)</sup>

PAR

M. TREUB.

---

1.

## *Le prothalle du Lycopodium cernuum L.*

L'insuffisance des connaissances actuelles sur les prothalles des Lycopodes est généralement reconnue. Point n'est besoin d'insister sur ce fait.

L'historique du sujet pourrait se faire avec une rare brièveté, puisqu'il n'y a, au fond, à citer que trois ou quatre auteurs, auxquels nous devons des *indications* consignées dans de courtes notices. Toutefois l'intérêt que réclame la génération sexuée des Lycopodes, m'autorise à entrer dans quelques détails historiques.

### § 1.

Dans la première partie de la monographie de la famille des Lycopodiacées, présentée par Spring à l'académie royale de Bruxelles, le 3 Avril 1841, il est dit, d'après Link, «que Willdenow atteste avoir vu germer les spores du *Lycopodium clavatum*, et que depuis, cette même observation a été faite dans le jar-

---

1) »Lycopodiacées» prises dans le sens de »Lycopodinées isosporées.»

din botanique de Berlin sur diverses espèces de *Lycopodium* »<sup>1)</sup>. Je dois me contenter de cette citation, n'ayant pas l'occasion de consulter les mémoires de Link et de Willdenow. Il n'est pas douteux, d'ailleurs, que ces deux auteurs ont seulement mentionné le fait, sans indiquer le mode de germination de ces spores.

Spring lui-même dit avoir «obtenu à diverses reprises des jeunes plantes par la dissémination des spores des *Lycopodium clavatum* et *complanatum*»<sup>2)</sup>. Un compte-rendu quelconque de ses observations à cet égard fait malheureusement défaut.

Aussi, dans la seconde partie de sa monographie, présentée à l'académie royale de Bruxelles le 8 Janvier 1848, Spring avoue, à propos de la germination des spores des Lycopodes, que «le fait même ne semble être constaté jusqu'à présent qu'empiriquement et non pas scientifiquement, et que, par conséquent, il ne saurait avoir une importance décisive.»<sup>3)</sup> L'auteur ajoute dans une note: «On ignore encore entièrement *dans quelles conditions* on obtient cette germination. Les derniers essais dont j'ai connaissance ont été faits avec le pollen du *Lycopodium clavatum*, par le docteur Oschatz, à Berlin, qui m'écrivit n'avoir pas obtenu de résultats»<sup>4)</sup>.

Le raisonnement de Spring est judicieux. Seulement, il est peut-être permis d'admettre que l'hypothèse nouvellement émise par [lui, entrant pour quelque chose dans le peu de cas qu'il fit en 1848 de ses assertions antérieures sur la germination des spores de Lycopodes. Bien que cette hypothèse soit assez connue, je tiens à la rappeler avec les paroles mêmes de l'auteur. «Quelque paradoxal que cela puisse paraître, je n'hésite pas à dire que, dans mon opinion, les genres *Lycopodium*, *Psilotum* et *Thesipteris* se composent exclusivement de mâles, soit que primitivement, il n'en ait été créé que de tels, ou que les femelles se soient perdues par suite d'une de ces catastrophes géolo-

1) *Spring*, Monographie de la famille des Lycopodiacées, I, 1842, p. 14.

2) *Loc. cit.* pag. 16.

3) *Spring*, *loc. cit.* II, 1849, 318.

4) *Loc. cit.* Au bas de la page 318.

giques qui ont si profondément altéré les conditions extérieures sous lesquelles ces plantes étaient placées autrefois»<sup>1)</sup>.

Dans son célèbre travail de 1851, Hofmeister s'exprime de la sorte sur la question qui nous occupe. »La propagation des Lycopodiacées qui ne produisent qu'une sorte de spores, en forme de poudre, continue à être un énigme. Moi aussi je n'ai pas réussi, dans mes essais répétés de semer les spores des *Lycopodium clavatum*, *inundatum*, *Selago*. Ce qui est le plus probable pour le moment, c'est que ces plantes forment un prothalle, tirant son origine de la spore, lequel porte à la fois des anthéridies et des archégonies, comme le prothalle des Polypodiacées et des Equisétacées. Si cette supposition se trouvait être vraie, il faut convenir que leur mode de germination éloignerait ces genres du genre *Selaginella*, plus que la similitude du port et la structure du fruit ne les en rapprochent»<sup>2)</sup>.

A. M. de Bary revient l'honneur d'avoir le premier contribué à la solution de l'énigme.

»L'insuccès complet des essais tentés jusqu'ici pour obtenir la germination des vraies Lycopodiacées, telles que les *Lycopodium*, *Psilotum* et *Tmesipteris*, laisse une lacune importante et très regrettable dans l'histoire du développement des Cryptogames vasculaires, histoire d'ailleurs si bien connue déjà, grâce surtout aux heureuses observations de M. W. Hofmeister»<sup>3)</sup>. Ces mots se trouvent en tête de la notice de M. de Bary. Se disant que les spores de beaucoup d'autres Cryptogames n'avaient manifesté leur faculté germinative qu'après de nombreux semis infructueux, le savant auteur a voulu combler cette lacune. »J'ai institué, ainsi s'exprime-t-il, dans le cours de l'année dernière, aussi souvent que l'occasion s'en offrit, diverses expériences sur la germination de nos Lycopodiacées indigènes, et, dans mes herborisations, je cherchai à surprendre quelque-une de leurs spores au début de sa végétation. Mes essais et mes recherches

1) Loc. cit. II, page 317.

2) Hofmeister, Vergl. Unters., 1851, page 126.

3) A. de Bary, sur la germination des Lycopodes. Ann. Sc. Nat. 4 série, Bot., T. IX. 1158; pages 30 à 35, Pl. 4. (Extrait du n° 28 des Bulletins de la Société d'histoire naturelle de Fribourg en Brisgau.

sont à peu-près demeurés sans résultat ; cependant je suis parvenu à observer les premiers phénomènes de la germination du *Lycopodium inundatum*.»

Ayant semé en Septembre 1855, des spores de ce Lycopode, sur le même sol que celui qui avait nourri la plante-mère, M. de Bary découvrit parmi elles, dès le neuvième jour après leur semis, un prothalle formé de sept cellules. En Mars 1856 l'auteur se procura de nouveaux fragments du sol natal du même Lycopode, sur lesquels d'abondantes spores s'étaient disséminées naturellement. Vers la fin de Mai, M. de Bary put observer du moins vingt-cinq d'entre elles en des états plus ou moins avancés de germination. Je fais suivre ici en entier la description donnée par l'auteur de la germination des spores et de l'évolution des jeunes prothalles.

»De même qu'il arrive chez les Cryptogames analogues à celles dont il s'agit ici, la cellule interne de la spore tétraédrique du *Lycopodium inundatum* grandit et s'allonge au moment de la germination, prend la forme d'une vésicule à peu près arrondie, et saillit hors de *l'exosporium* qui se rompt et s'ouvre largement en trois lobes.»

»Plus tard, cette vésicule se partage, au moyen d'une cloison plane, en deux cellules secondaires hémisphériques : l'une de celles-ci, l'inférieure (*Basilarzelle*) reste indivise, grossit à peine et demeure entourée des restes de *l'exosporium* ; la cellule supérieure (*Scheitelzelle*), au contraire, par son développement et sa division successive en plusieurs utricules, détermine l'accroissement ultérieur de la plante.»

»Cette même cellule supérieure développe en effet dans son sein et à plusieurs reprises des cloisons alternatives, inclinées de chaque côté et se coupant réciproquement sous des angles très ouverts ; par ce moyen elle donne itérativement naissance à une cellule terminale de second ordre et à un utricule moyen, disciforme, semi-circulaire, et rétréci vers le milieu du corps cellulaire pris dans son ensemble.»

»Chacun de ces articles médians montre bientôt lui-même une cloison parallèle à sa surface extérieure qui la devise en deux

cellules inégales, l'une axile, petite et cunéiforme, l'autre périphérique, grande et semi-annulaire.«

»De ces divisions et multiplications cellulaires résulte, en définitive, un corps ovale composé d'une série d'utricules centrale, courte, irrégulière entourée latéralement de deux cellules périphériques, et recouverte avec celles-ci à la base et au sommet par une cellule terminale.«

»Quand le germe n'est encore que bicellulaire (et je ne l'ai vu qu'une fois en cet état), il ne renferme guère, comme la spore elle-même que de grosses gouttes oléagineuses, incolores. Plus tard celles-ci disparaissent. Les cellules périphériques se remplissent en grande partie d'un liquide limpide, cependant on y voit quelques grains très fins de chlorophylle appliqués à la paroi de l'utricule primordial. Les cellules centrales ou axiles sont au contraire abondamment pourvues d'un *plasma* grenu, trouble, souvent tout à fait opaque et qui contient parfois de la chlorophylle, mais qui peut facilement être incolore. Toutes les cellules possèdent en général un gros *nucléus* arrondi.«

»Les plantules (*Keime*) les plus d'éveloppées que j'aie vues présentaient, indépendamment des deux cellules extrêmes, quatre cellules axiles et quatre ou cinq cellules latérales ou périphériques, soit, en somme, onze cellules au plus. Les germes formés de sept ou huit utricules seulement étaient plus nombreux.«

»Tous mes efforts pour découvrir des plantules plus avancées dans leur développement sont demeurés sans résultat. Celles dont je viens de parler périrent toutes sans s'accroître davantage. Je n'ai malheureusement pu visiter qu'en automne et au premier printemps le lieu qu'habitait mon *Lycopodium inundatum*, et je n'y ai plus jamais rencontré la moindre trace de spores en germination.«

Ces résultats infirmèrent entièrement l'hypothèse de Spring, d'après laquelle les Lycopodes actuels seraient composés uniquement de mâles. Seulement, les corps obtenus dans ces semis de spores du *Lycopodium inundatum* pouvaient être envisagés de deux manières différentes. M. de Bary a été le premier à le reconnaître en ces mots. »Si l'on admet que les corps que j'ai

observés sont le fruit d'une végétation normale (ce qui est bien vraisemblable, en égard à leur commune similitude), il y a lieu de se demander s'il faut voir en chacun d'eux un *prothallium* rudimentaire analogue peut-être par sa forme et sa structure à celui des Ophioglossées (dont les premiers commencements sont encore inconnus) et destiné à porter plus tard des organes sexuels, ou bien plutôt un jeune archégone à cellule basilaire unique, et que devront sans doute ultérieurement féconder des spermatozoïdes issus, comme ceux des *Hydroptoides*, de spores spéciales, quoique semblables à celles dont les archégonies sont provenus. De ces deux analogies, la seconde me semble à la vérité la moins vraisemblable, mais il y a tant de rapports d'organisation entre les vrais Lycopodes et les *Selaginella*, qu'elle mérite d'être prise en considération, et qu'un jour, peut-être, preuve sera fournie de son exactitude.«

Ainsi, malgré l'importance de la communication de M. de Bary, elle laissa subsister un vague sur un point essentiel.

Cette incertitude continua jusqu'aux premiers jours de 1873, époque à laquelle parut la notice de M. Fankhauser <sup>1)</sup>.

Lors d'une herborisation dans l'Emmenthal, M. Fankhauser eut la bonne fortune de trouver des plantules du *Lycopodium annotinum*, dont quelques-unes étaient encore unies à leurs prothalles. Un prothalle fut trouvé ne présentant encore que l'ébauche d'une plantule. Le prothalle du *Lycopodium annotinum* est un corps blanc jaunâtre, creusé de sillons, notamment sur sa face supérieure, lesquelles séparent des proéminences irrégulièrement bombées, plus ou moins en forme de plis ou de bourrelets. La face inférieure est moins accidentée et porte des poils absorbants peu nombreux. Les anthéridies, entièrement enfoncées dans le tissu, se trouvent vers le dessus du prothalle; elles ne sont recouvertes que d'une seule couche de cellules. Les cellules-mères des anthérozoïdes sont très nombreuses.

M. Fankhauser n'a pas vu d'archégonies. D'après la position occupée par les plantules, il lui parut probable que les organes

---

1) I. Fankhauser, Ueber der Vorkeim von *Lycopodium*. Bot. Zeit. 1873, n° 1.

femelles avaient dû se trouver dans le fond des sillons. Quant au pied de la plantule, »à l'intérieur il se compose de larges cellules à peu près vides; vers le dehors les cellules sont plus étroites, à parois épaisses et brunes. Les cellules périphériques (du pied) proéminent quelque peu en forme de papilles.«

Du faisceau fibro-vasculaire, »qui occupe le centre de l'axe feuillé et de la racine primaire,« il se détache une courte branche entrant dans le pied.

Il résulte encore des observations de M. Fankhauser qu'un prothalle du *Lycopodium annotinum* peut donner naissance à plus d'une plantule. Les cellules du prothalle ne renferment jamais d'amidon, mais, dans certaines couches, un grand nombre de gouttelettes oléagineuses.

M. Fankhauser arrive aux trois propositions suivantes.

»Le prothalle des Lycopodiées est souterrain et dépourvu de chlorophylle.«

»Ce prothalle produit à la fois des archégonés et des anthéridies. Les Lycopodiées n'ont, par conséquent, qu'une sorte de spores.«

»Les Lycopodiées sont des Isosporées se rattachant le mieux aux Ophioglossées.«

En terminant, l'auteur s'exprime de la sorte sur la germination.

»Pour ce qui est enfin de la germination des Lycopodiées, celle-ci paraît dépendre de circonstances tout à fait spéciales, que je ne connais pas encore.

Bien que j'aie tâché d'imiter, sous tous les rapports, les conditions dans lesquelles j'avais trouvé les plantules à l'état libre, je n'ai pas réussi jusqu'ici à faire continuer le développement des spores au delà de deux cellules. L'acte de la germination est le même que celui décrit par le professeur A. de Bary.«

Il est probable que la communication de M. Fankhauser aura engagé plusieurs botanistes à se remettre à chercher des prothalles de Lycopodes. Si elles ont été faites, ces tentatives sont restées sans résultat

Une fois encore l'essai a été répété d'obtenir de ces prothalles en semant les spores; savoir par M. Beck. N'ayant pas à ma

disposition le recueil dans lequel M. Beck a publié son article, je reproduis ici en traduction libre, quant à l'essentiel, l'aperçu donné par M. Weiss dans le »Bot. Centralblatt«. <sup>1)</sup>

L'auteur (M. Beck) commence par faire remarquer que ses expériences ne peuvent servir qu'à compléter quelque peu les résultats obtenus par M. de Bary et M. Fankhauser.

Les spores des *Lycopodium inundatum*, *annotinum*, *clavatum*, *alpinum* et *Selago*, semées dans l'eau, ne montrèrent aucune trace de germination, après plusieurs mois. Les semis sur substratum solide, dans différentes conditions de lumière, de température et d'humidité, restèrent sans résultat pour les *L. alpinum*, *annotinum* et *Selago*. Les spores du *Lycopodium clavatum* présentèrent un premier vestige de germination, après deux ans <sup>2)</sup>. Celles du *L. inundatum* déjà après un mois et demi.

Une des fentes dans l'exospore se montre chez le *Lycopodium inundatum*, dans la direction d'une des arêtes, les deux autres fentes se font entre les deux autres arêtes. La première segmentation de la papille, contenant de la chlorophylle, amène la formation d'une petite cellule basilaire (*Fusszelle*) et d'une grande cellule apicale. Celle-ci se segmente par des cloisons inclinées et alternantes. Les segments se divisent ensuite par des cloisons parallèles à la périphérie. Les prothalles les plus avancés, observés par M. Beck, ne comptaient que 10 cellules.

Il y a 6 ans, ne pensant pas que j'irai un jour habiter moi-même un pays tropical j'ai fait des efforts pour obtenir des prothalles de Lycopodes tropicaux; dans l'espérance que ces formes se montreraient moins refractaires aux recherches que les Lycopodes d'Europe.

Dans ce but je fis, dans les serres du jardin botanique de Leide, des semis de spores. En même temps j'essayai de trouver de jeunes plantules dans l'herbier, dans les fragments de

1) *Bot. Centralblatt*, Vol. VI, pag. 306.

2) Il paraît, d'après *Bot. Jahresbericht*, Vol. VIII, pag. 474, que la papille ne s'est pas même segmentée une seule fois, dans les semis de M. Beck du *Lycopodium clavatum*.

sol compris entre les touffes de racines de Lycopodes des cantrées chaudes. Ni l'un ni l'autre de ces essais ne m'a donné le moindre résultat.

Arrivé à Buitenzorg j'ai bientôt tâché de trouver des prothalles de Lycopodes. Peu s'en est fallu que déjà la première année j'eusse trouvé ceux du *Lycopodium cernuum*. Une circonstance fortuite m'a induit en erreur et m'a fait perdre la piste. Plus tard j'ai semé des spores d'autres Lycopodes sur des troncs d'arbres au jardin. Un de ces semis m'a enfin donné des résultats, après un temps d'attente si long que j'avais déjà perdu tout espoir de réussir. Maintenant je connais les prothalles de trois espèces de Lycopodes, et probablement, je pourrai décrire aussi celui d'une quatrième espèce.

Je commence par la description détaillée du prothalle du *Lycopodium cernuum*.

## § 2.

Disons d'abord quelques mots du prothalle adulte de notre Lycopode, pour y revenir plus tard après avoir exposé toutes les phases de la germination.

Dans la figure 1<sup>a</sup> de la Planche XI, j'a représenté, en grandeur naturelle, un des *plus grands* prothalles que j'aie vus. On voit le même prothalle 5 fois grossi dans la figure 1<sup>b</sup>, et grossi 25 fois environ dans la figure 1<sup>c</sup>. Il se compose, d'une partie cylindrique à position verticale: un petit axe, si l'on veut, et d'une touffe de petits lobes bombés et sinués, simulant quelque peu des folioles, surmontant cette partie cylindrique. Vers l'autre bout de celle-ci sont implantés des poils absorbants, au milieu desquels surgit un appendice en forme de tubercule, (*t* dans la figure 1<sup>c</sup>) dont l'origine sera expliquée plus bas.

La moitié inférieure du prothalle s'étant trouvée dans le sol, n'est que d'un vert jaunâtre; ses éléments ne renferment pas beaucoup de chlorophylle. La moitié supérieure, au contraire, présente beaucoup de grains de chlorophylle dans ses cellules; notamment la touffe de lobes est d'un vert foncé (voir surtout la figure 1<sup>b</sup>).

Les anthéridies et les archégonés du prothalle monoïque, se trouvent vers le haut de la partie cylindrique. Les organes, insérés sur tout le pourtour du cylindre, constituent une sorte d'anneau ou de couronne, tout près de la touffe de lobes.

Ce prothalle, décrit en quelques mots, quant à l'essentiel, peut être considéré comme typique. Nous allons voir maintenant comment se fait l'évolution et quelles sont les déviations, assez fréquentes, du type.

En semant des spores j'ai réussie à cultiver de jeunes prothalles dans ma chambre. Bien que leur développement ait beaucoup dépassé celui des prothalles du *Lycopodium inundatum* cultivés par M. de Bary et M. Beck, je n'ai pas pu obtenir jusqu'ici, dans mes cultures, des prothalles adultes. Toutefois, il ne reste pas de lacune dans l'histoire du développement des prothalles du *Lycopodium cernuum*, parce que les plus âgés de ceux que j'ai cultivés se rattachent directement, sans interruption aucune, aux plus jeunes des exemplaires trouvés par moi dehors.

J'ai semé les spores sur une espèce de terre glaise, sur laquelle croissent les prothalles dans leurs stations naturelles. En prenant les précautions de rigueur, et ayant soin que l'humidité soit assez grande et la lumière pas trop intense, conditions que j'ai appris à connaître en observant les stations, il n'est pas trop difficile de cultiver de jeunes prothalles. Environ 4 à 6 semaines après les semis, on trouve en grand nombre les premières phases de la germination. Il n'y aurait aucune utilité à vouloir mieux préciser le moment auquel la germination commence, parce que il y a, à cet égard, d'assez grandes différences individuelles entre les spores; il y a des retardataires qui ne commencent à germer que longtemps après le temps normal.

La spore tétraédrique à base convexe, s'ouvre par trois fentes, normalement à ce qu'il paraît, suivant les trois arêtes latérales (fig. 1, 2 Pl. IX). La papille qui commence à se produire, par cette déchirure de l'exospore, renferme de petites gouttelettes huileuses et quelques grains de chlorophylle. A mesure que les jeunes prothalles grandissent et se segmentent, l'huile disparaît

et les grains de chlorophylle dans les cellules deviennent plus nombreux et plus grands.

Pour faciliter l'exposition des faits je nommerai un instant, *centre de l'exospore* l'endroit de cette membrane où les trois valves restent unies, après la déhiscence de la spore. Si l'on place les spores qui ont commencé à germer de façon à ce que les centres de leurs exospores se trouvent en bas, on reconnaît que la direction de la première cloison dans la papille n'a aucun rapport avec la place du centre de l'exospore. Si l'on se représente toutes les spores placées de la manière indiquée, cette première cloison est tantôt perpendiculaire (fig. 3, Pl. IX), tantôt horizontale ou presque horizontale (fig. 5), tantôt plus ou moins inclinée (fig. 4, 6). La première cloison est probablement, soit perpendiculaire à la verticale, soit perpendiculaire à la direction dans laquelle a eu lieu préalablement la plus grande croissance, suivant la règle de Hofmeister. L'exospore adhère longtemps aux jeunes prothalles. On le voit dans presque toutes les figures de la Planche IX, où il est indiqué par *sp.* pour plusieurs d'entre elles.

Nommons, «la postérieure» et «l'antérieure», les deux cellules résultant de la première segmentation de la papille.

La postérieure ne paraît, normalement, ne plus jamais se segmenter. On la reconnaît souvent, même dans des prothalles assez avancés, à un amas central de protoplasma incolore (fig. 7, 8, 9, 12, 14, Pl. IX). La cellule antérieure grandit et se segmente par une cloison oblique; la nouvelle cellule apicale résultant de cette segmentation, se divise par une cloison inclinée en sens inverse. Bref, il y a, pour se servir d'une expression usitée, croissance avec cellule terminale, se segmentant en deux directions opposées. Le plus souvent chaque segment est divisé, par une cloison sensiblement parallèle à la surface, en une cellule centrale et une cellule périphérique.

Les figures 4 à 8 de Planche IX montrent des jeunes prothalles tels qu'ils viennent d'être décrits.

On n'aura pas manqué de remarquer que ces premiers stades de l'évolution du prothalle chez le *Lycopodium cernuum* sont

absolument identiques à ce qui a été décrit, il y a plus de vingt-cinq ans, par M. de Bary, pour le *Lycopodium inundatum*. Tout comme chez ce Lycopode, j'ai vu se former chez le mien, de la façon indiquée, un corps ovoïde, se composant d'environ une dizaine de cellules. A l'exception d'une, la »postérieure«, toutes ces cellules tirent leur origine de la cellule dite »antérieure.« —

Si le développement s'est arrêté là dans les cultures de M. de Bary et de M. Beck, cela s'explique, peut-être, en partie parce que la croissance du prothalle entre dès ce moment dans une nouvelle phase; du moins il en est ainsi pour le *L. cernuum*. Pour pouvoir entrer dans cette phase, les prothalles réclament peut-être des conditions particulièrement favorables et difficiles à réaliser en Europe.

En effet, une fois le corps ovoïde formé, l'accroissement terminal change de nature. La cellule terminale cesse de produire deux séries de segments, en se cloisonnant obliquement; elle s'allonge et se segmente par une cloison transversale. Ce mode de segmentation se répète. De cette manière il se forme une file de cellules, surmontant le corps ovoïde primordial auquel je donne le nom de *tubercule primaire*. Dans la figure 8, Planche IX, la cellule terminale paraît se préparer au nouveau mode de segmentation. Dans le cas de la figure 9, la première cloison transversale s'est produite. Enfin, les figures 10 et 11 montrent le tubercule primaire surmonté d'une file de trois cellules, tandis que dans la figure 12 la file comprend cinq articles.

Bientôt la file, prolongement dressé du tubercule primaire, commence à s'épaissir et à se segmenter, généralement à partir du tubercule (voy. p. ex. les fig. 14—16, Pl. IX). Plus tard, des dédoublements, suivis de divisions ultérieures, se présentent aussi dans les articles supérieurs de la file (fig. 13). Les jeunes prothalles arrivés à ce stade de leur développement présentent souvent déjà une anthéridie (*an.* fig. 13, 14). Je signale ce fait, sans entrer ici dans une digression sur le développement des anthéridies. Plusieurs fois j'ai rencontré des prothalles, comme celui de la figure 16, ayant une sorte de coude, lequel

renferme alors généralement une anthéridie à l'*endroit* indiqué par *an.* dans la figure 16. Tout porte à assigner aux files de cellules surmontant les tubercules primaires, un géotropisme négatif assez prononcé.

On serait enclin, et je l'étais moi-même au début, à considérer la file de cellules, prenant naissance vers le sommet du tubercule primaire, comme production anormale, causée par l'insuffisance de lumière. On aurait tort cependant.

Il est hors de doute que la différenciation en un tubercule issu de la spore, et une partie d'abord plus grêle qui le surmonte, est normale et dans la nature du *Lycopodium cernuum*. La preuve manifeste en est que cette différenciation est souvent encore très bien visible dans des prothalles trouvés à l'état libre, ce dont on sera mis en demeure de juger tout à l'heure. Encore, il est certain que les ramifications de jeunes prothalles commencent souvent par être très minces et par affecter la forme de files de cellules, ne s'épaississant que plus tard.

Cependant, il est vrai que la file surmontant le tubercule primaire, était très souvent anormalement longue dans mes cultures, à cause de défauts dans l'éclairage si difficile à régler. C'était, notamment, le cas dans une seconde série de mes cultures, à laquelle se rapportent les figures 1 à 6 de la Planche XII, figures auxquelles je reviendrai plus bas.

Je me permettrai seulement de faire remarquer encore à propos de l'allongement excessif de la file de cellules chez un grand nombre de mes prothalles cultivés: d'abord, qu'un pareil phénomène se présente sans aucun doute, assez souvent dans la nature, lorsque des spores germent dans de petites crevasses du substratum; ensuite, qu'il y en avait, parmi les prothalles de mes cultures, qui ne le présentaient pas du tout (fig. 1, 4. Pl. X; fig. 4. Pl. XI). Du reste, je n'ai qu'à répéter ce qui a été dit plus haut; la preuve que je ne décris pas de phénomènes anormaux se trouve dans ce que le développement des prothalles observés dans mes cultures, se rattache directement aux plus jeunes spécimens trouvés par moi à l'état libre.

Revenons à la description des jeunes prothalles. Elle renfermera les preuves des assertions que je viens d'émettre.

Le prothalle de la figure 1, Planche X, présente deux prolongements du tubercule primaire; l'un, sur le sommet, d'une épaisseur de 4 à 5 cellules, occupant la place de la file de cellules dans les dernières figures de la planche précédente; l'autre, latéral. Le prolongement apical renferme une anthéridie (dans la direction *an.*).

Le tubercule primaire de la figure 2, Planche X, est surmonté de deux files de cellules, l'une presque entièrement dédoublée, l'autre encore simple.

Les prothalles des figures 3 et 4, de la même planche, sont particulièrement intéressants.

Dans celui de la figure 3, le tubercule primaire, bien distinct, est surmonté d'une file de cellules entièrement dédoublée; celle-ci a donné naissance à une ramification latérale, épaisse et aplatie, entièrement comme un lobe d'un prothalle plus âgé. Dans celui de la figure 4, la file de cellules s'est transformée en un cylindre d'une épaisseur de 4 à 5 cellules.

Ajoutons que les prothalles représentés dans les figures 1 à 4 de la Planche X, étaient âgés de deux mois.

Dans les figures 5<sup>a</sup> et 5<sup>b</sup> j'ai représenté, à des grossissements quelque peu différents, deux vues du plus jeune prothalle que j'ai trouvé à l'état libre. Le partie inférieure du tubercule primaire était couverte de grains de sable, que je n'ai pas pu enlever sans risquer d'endommager le précieux petit prothalle; c'est pourquoi les cellules d'en bas ne sont pas indiquées. Le tubercule primaire est surmonté de deux lobes; l'un, dressé, ayant à peu près les mêmes dimensions que le lobe latéral du prothalle de la figure 3; l'autre, plus petit et incliné.

Dans la figure 4, Planche XI, on voit, au même grossissement que la figure 5<sup>b</sup>, Planche X, un prothalle des mes cultures. Dans ce prothalle cultivé, le tubercule primaire est moins bien démarqué que dans le prothalle des figures 5, Planche X, trouvé à l'état libre. Sauf ce détail, les deux pro-

thalles se ressemblent beaucoup, présentant les deux un prolongement dressé et un lobe latéral, plus jeune.

En somme, le prothalle des figures 5<sup>a</sup> et 5<sup>b</sup> de la Planche X se relie immédiatement aux prothalles de mes cultures représentés dans les figures 1 à 4, Planche X, et 4, Planche XI.

Les figures 6, 7 et 8, Planche X, représentent trois prothalles assez jeunes trouvés à l'état libre. Dans tous les trois le tubercule primaire se reconnaît aisément; surtout dans celui de la figure 7. Ce prothalle de la figure 7 s'est renversé sur un de ses flancs, là où se montrent les poils absorbants; sur le flanc opposé des lobes ont pris naissance. Aussi ce prothalle-ci ne montre pas bien la différenciation en une partie cylindrique et une couronne de lobes, dont j'ai parlé plus haut. Cette différenciation est suffisamment nette au contraire, dans les prothalles des figures 6 et 8. Chez ceux-ci le tubercule primaire est surmonté par un corps cylindrique, lequel porte des lobes vers son sommet. Sur le prothalle de la figure 6 on reconnaît deux archégones et une anthéridie; sur celui de la figure 8, un archégone et trois anthéridies (à gauche) <sup>1</sup>).

Chez le prothalle de la figure 2, Planche XI, la démarcation du tubercule primaire n'est plus visible; c'est là un fait qui se présente plus souvent (ainsi dans les prothalles des figures 6 et 4 de la même planche). Par contre, la partie cylindrique, dans la figure 2, se distingue bien de l'endroit où se produisent les lobes. C'est l'inverse de ce que l'on voit dans le prothalle de la figure 3, Planche XI, où la démarcation du tubercule primaire est très nette, tandis que le prothalle proprement dit, si cette expression est permise, ne s'est pas bien différencié en corps cylindrique et en couronne de lobes. D'ailleurs, et il s'agit de bien le dire, il arrive assez souvent, chez des prothalles où l'on distingue aisément une partie cylindrique d'une touffe terminale de lobes (comme dans la figure 1, Planche XI),

---

1) Un des trois prothalles (fig. 6, 7, 8, Pl. X) montrait encore, attaché au tubercule primaire, les restes de l'exospore, lorsque je l'examinais pour la première fois. J'ai omis de noter lequel des trois prothalles c'était; plus tard l'exospore s'est détaché du tubercule.

de trouver sur les flancs du petit axe, un ou deux lobes, à une distance passablement grande de la couronne terminale.

La différenciation en *tubercule primaire*, *partie cylindrique* et *couronne de lobes* se rapporte au prothalle-type du *Lycopodium cernuum*; mais, elle est bien loin de se manifester toujours distinctement, ce qui ressort d'ailleurs, de l'inspection de mes figures et des descriptions que je viens de faire. Il sera superflu de dire que le tubercule marqué *t.* dans la figure 1<sup>c</sup>, Planche XI, et dont j'ai parlé plus haut, n'est autre chose qu'un tubercule primaire.

Il s'agit d'expliquer encore le choix du terme, *tubercule primaire*. Cette expression paraît impliquer qu'il peut y avoir des tubercules secondaires. En effet, cela est possible. J'ai constaté la formation de tubercules que l'on peut nommer secondaires, dans la seconde série de cultures, dont j'ai dit quelques mots ci-dessus, chez laquelle des conditions moins favorables d'éclairage avaient amené un allongement excessif des files de cellules. Dans ces cas l'allongement extraordinaire des files, les fait incliner et retomber le plus souvent sur le sol. On voit alors souvent des articles devenir le siège d'une segmentation active, à la suite de laquelle naissent des amas de cellules en forme de tubercules. Sur la face en contact avec le sol ces *tubercules secondaires* peuvent produire des poils absorbants; c'est même généralement le cas. Les figures 1, 2 et 3 de la Planche XII représentent quelques uns des prothalles en question; *t. p.* indique le tubercule primaire, *t. s.* un tubercule secondaire, et *p. a.* une cellule qui s'est allongée ou qui commence à s'allonger en un poil absorbant.

Evidemment je ne puis pas assurer que de pareils *tubercules secondaires* peuvent donner naissance à des prothalles adultes et normaux; seulement la chose est loin d'être impossible.

Dans les figures 4 et 5 de la Planche XII j'ai ajouté d'autres prothalles des mêmes cultures. J'ai figuré les prothalles de la Planche XII, (bien que l'on ne puisse pas les considérer comme normaux,) en partie parce que de pareils cas se rencontrent certainement de temps en temps dans la nature; mais surtout

parce qu'ils faciliteront beaucoup, plus tard, le comparaison entre les prothalles du *Lycopodium cernuum* et ceux d'autres espèces du même genre.

Avant de passer à la description des organes sexuels, disons quelques mots sur l'accroissement des diverses parties du prothalle normal.

Pour ce qui est du tubercule primaire, on s'éloigne certainement bien peu de la vérité, en disant que sa croissance, laquelle d'ailleurs s'arrête vite, est également due à toutes les cellules; voyez la section axile d'un tubercule primaire dans la figure 3, Planche XIII. Il ne paraît pas y avoir de région dans le tubercule où la croissance des cellules et leur segmentation consécutives se localisent de préférence.

Quelques unes des cellules superficielles du tubercule s'allongent en poils absorbants, généralement peu nombreux. Lorsque une de ces cellules va s'allonger en poil, elle commence par présenter dans sa paroi externe un épaissement en forme de ménisque. Ce n'est bien là qu'un dépôt de matière cellulosique, devant servir à la construction de la paroi du poil.

Si je n'ai presque pas parlé jusqu'ici de poils absorbants, dans ma description du développement du prothalle, c'est que ces poils se montrent tard, comme l'indiquent clairement les prothalles figurés dans les Planches IX et X. Il n'y a pas, pour les prothalles du *Lycopodium cernuum*, de place plus ou moins nettement déterminée où naît le premier poil absorbant, dès le début de la germination, comme cela se voit chez d'autres Cryptogames vasculaires. Aussi, au point de vue morphologique, les poils absorbants des prothalles qui nous occupent, sont peu importants. Encore, au point de vue physiologique leur importance paraît être moindre qu'elle ne l'est chez la plupart des autres prothalles; et cela non seulement parce que, dans les jeunes prothalles du moins, les cellules superficielles du tubercule primaire effectuent évidemment l'absorption sans s'allonger en poils.

Toutefois, si l'on voit, dans des cas comme celui de la figure 7,

Planche X, des tubercules primaires de prothalles assez agés, encore entièrement dépourvus de poils absorbants, cela tient à une autre raison. C'est qu'alors les cellules périphériques des tubercules renferment toutes (fig. 3, Pl. XIII) les filaments d'un champignon endophyte, appartenant probablement au genre *Pythium*. Les cellules dans lequel ce *Pythium* se trouve ne paraissent pas pouvoir s'allonger en poils absorbants. L'endophyte s'étend plus tard aussi dans la partie du prothalle au dessus du tubercule primaire. Ce qu'il y a de remarquable, c'est que chez les cellules périphériques les filaments du champignon se trouvent dans le lumen des cellules, tandis qu'en pénétrant à l'intérieur du prothalle, ils s'engagent presque uniquement *entre* les cellules, en les déplaçant (fig. 4, Pl. XIII).

L'endophyte, s'est trouvé dans tous les prothalles que j'ai récoltés dehors, à divers endroits éloignés l'un de l'autre. Il fait si peu de mal aux prothalles, contrairement au *Pythium Equiseti* <sup>1)</sup>, que je suis tenté de le ranger plutôt parmi les commensaux que parmi les parasites. Le champignon est si fréquent que, même dans mes cultures, j'ai rarement trouvé de jeunes prothalles où il n'habitait pas une ou deux cellules du tubercule primaire. Cependant, il s'agit de ne pas croire qu'il soit assez répandu dans les cellules du jeune prothalle, pour lui attribuer le nombre resté et l'apparition tardive des premiers poils absorbants. <sup>2)</sup>

La partie cylindrique. le *corps* du prothalle, porte généralement en bas des poils absorbants. Il en était ainsi dans le cas quelque peu anormal de la figure 1, Planche X, et dans les cas parfaitement normaux des figures 1, 2, 3, 5 et 6 de la Planche XI. Pour ce qui est de l'accroissement de ce *corps*, toutes les cellules y prennent, peut-être assez longtemps une part plus ou moins active, Mais, il est hors de doute que plus tard la croissance se spécialise. Cette spécialisation est souvent

1) *Sadebeck*, Unters. ueb. *Pythium Equiseti*, Cohn's Beitr. Heft III, 1875, p. 117.

2) Avant de quitter les tubercules primaires, je ferai remarquer que dans la section de la figure 1, Planche XIII, la coupe a passé à côté de l'axe du tubercule primaire (*t. p.*).

bien distincte surtout dans l'accroissement en épaisseur. Ainsi dans la figure 2 de la Planche XIII on voit une section transversale d'une partie cylindrique de prothalle. Cette section démontre, sans commentaires aucuns, que l'épaississement se fait presque en entier, au moyen de l'accroissement et de la segmentation des cellules appartenant aux assises périphériques.

L'allongement de la partie cylindrique du prothalle est souvent moins distinctement spécialisé. Néanmoins, on peut hardiment avancer, en termes généraux, qu'il y a croissance apicale. Vers le sommet de la partie cylindrique l'ensemble des jeunes cellules engendre de nouveaux lobes, et constitue en même temps une sorte de méristème contribuant à l'allongement du cylindre. Seulement, il arrive fréquemment que l'on rencontre des irrégularités. Ainsi dans le cas de la figure 1, Planche XIII, on voit à droite (en haut) un tissu encore jeune, donnant naissance à de nouveaux lobes et participant à l'accroissement du cylindre; à gauche, au contraire les cellules ne sont, évidemment, plus du tout ou très peu en voie de croissance et de segmentation. Bien que dominant tantôt d'un côté et tantôt d'un autre, l'allongement doit cependant se faire en général assez régulièrement. C'est ce qu'il faut bien admettre si l'on tient compte, de la forme régulière qu'affecte si souvent le corps du prothalle et, notamment, de la remarquable symétrie dans la touffe terminale de lobes. — Avant de dire quelques mots sur le mode d'accroissement des lobes, il reste un point à signaler brièvement.

Dans des prothalles âgés on observe fréquemment que les cellules du corps renferment beaucoup d'amidon (fig. 11, Pl. XIII), tandis que les lobes n'en contiennent pas ou très peu. Ceux-ci forment la fécule, laquelle s'emmagasiné dans les cellules du corps. On se rappellera que d'après M. Fankhauser, les prothalles du *Lycopodium inundatum* ne renferment jamais d'amidon, mais seulement de l'huile. —

Les lobes du prothalles du *L. cernuum* ont généralement une épaisseur de deux cellules (voy. la section de la fig. 9, Pl. XIII). Vus de face, de jeunes lobes étroits, comme celui des

figures 6, 7 et 8, Planche XIII, peuvent offrir une disposition des cellules, ayant dû résulter d'une croissance à l'aide d'une cellule terminale. Lorsqu'un jeune lobe est assez large dès le commencement, tel que dans le cas de la figure 10, Planche XIII, il ne peut être question d'accroissement au moyen d'une seule cellule terminale.

Quel que soit au commencement le mode de croissance des lobes, plus tard lorsqu'ils grandissent et s'étendent, toute trace de cellule terminale unique a disparu. Les lobes ont une croissance apicale très distincte, à laquelle toutes les cellules supérieures paraissent prendre une part sensiblement égale. Il se peut qu'il y ait une certaine régularité dans les segmentations des cellules qui bordent le lobe, mais je doute fort qu'il y ait une règle nettement déterminée. Je prierai le lecteur de comparer, à ce qui vient d'être dit, le lobe de la figure 5, Planche XIII.

#### *Anthéridies.*

A part les quelques anthéridies qui se développent sur les jeunes prothalles, les organes mâles occupent une place facile à préciser. On les trouve, tel qu'il a été indiqué ci-dessus, vers le haut de la partie cylindrique du prothalle, sur tout le pourtour du corps, tout près de l'endroit où les lobes sont insérés (comparez, à cet égard, la fig. 1, Pl. XIV. représentant un lambeau détaché de la surface d'une prothalle). Parfois les anthéridies montent quelque peu sur les bases des lobes, mais ce n'est pas le cas généralement.

Quant à leur développement et à leur forme, les anthéridies ressemblent le plus à celles des Ophioglossées, pour autant qu'on les connaît, et à celles des Marattiacées. 1)

L'anthéridie du *Lycopodium cernuum* tire son origine d'une cellule périphérique. Celle-ci commence par se diviser à l'aide d'une cloison parallèle à la surface, en une cellule externe et

---

1) *Jonkman*, Geslachtsgeneratie der Marattiaceën, Utrecht, 1879, p. 42—46, Pl. III et IV.

une cellule interne; celle ci, dite *centrale*, est la génération des anthérozoïdes. La cellule externe ne subit ici, le plus souvent, que deux divisions (voy. les figures 7, 8, Pl. XIV) perpendiculaires à la surface, à la suite desquelles il se délimite une cellule triangulaire, ressemblant beaucoup à la cellule de couvercle de l'anthéridie des Marattiacées. Chez d'autres Lycopodes cette ressemblance est encore plus complète.

Dans le *L. cernuum*, je n'ai pas vu se brunir la cellule de couvercle après la déhiscence de l'anthéridie. Ce phénomène se présente, au contraire, chez plusieurs autres Cryptogames vasculaires et même chez d'autres espèces de *Lycopodium*.

Le développement de la cellule centrale de l'anthéridie ne présente rien de particulier. Aussi je renvoie aux figures 2, 3, 4, 5, 6 et 9 de la Planche XIV, qui en disent assez. L'anthéridie se bombe quelque peu sur sa face externe; la convexité ne devient pas plus forte que dans le cas de la figure 9. Les anthérides du *L. cernuum* semblent ne pas différer de celles du *L. annotinum*, pour autant qu'il est possible d'en juger par la notice de M. Fankhauser. Il ne se forme pas de manteau ou d'enveloppe d'éléments étroits autour de la cellule centrale, tel que M. Jonkman l'a décrit pour les Marattiacées <sup>1)</sup>.

Par des circonstances indépendantes de ma volonté, je ne puis pas fournir des données assez complètes sur les anthérozoïdes. Lorsque la prochaine saison pluvieuse m'aura permis de faire une nouvelle récolte de prothalles, je me propose de revenir sur ce point. Les quelques anthéridies que j'ai vues s'ouvrir, tirées de ma seconde série de cultures, n'étaient pas bien développées et je crains que les anthérozoïdes elles mêmes furent quelque peu anormales. Les relations entre le corps de l'anthérozoïde et la vésicule n'étaient pas claires. Je ne puis affirmer qu'une chose, savoir que les anthérozoïdes ressemblent beaucoup à celles des *Selaginella*; comme celles de ce genre ci, elles n'ont normalement que deux cils vibratiles. Les cas où ce nombre est plus grand (3, 4) ne sont certainement pas normaux (fig.

1) *Jonkman*, loc. cit., p. 45, Pl. IV, fig. 83—90.

11, 12, Pl. XII). Je renvoie finalement aux figures 6 à 10 de la planche XII, tout en convenant qu'elles laissent des doutes sur plusieurs points.

### *Archégonies.*

Ceux-ci se trouvent aux mêmes endroits que les anthéridies, sur les mêmes prothalles. La figure 10 de la Planche XIV représente un fragment de prothalle, légèrement comprimé et faiblement grossi sur lequel on distingue 7 archégonies et 2 anthéridies, près de la place où s'insèrent les lobes. Pour les archégonies il est encore beaucoup plus rare que pour les anthéridies, de les trouver sur la base d'un lobe.

L'évolution des archégonies n'offre rien de remarquable non plus, et il suffit de renvoyer aux figures 11, 12, 13, 14 et 15 de la Planche XIV, montrant les stades successifs. Dans le cas de la figure 15 (d'après une pièce conservée dans l'alcool) l'archégonie ne commence qu'à s'ouvrir. La figure 16 représente un archégonie avorté; tant dans l'oosphère que dans les cellules de canal, le protoplasma avait entièrement disparu. J'ai trouvé cet archégonie, avec la singulière cloison entre la cellule de canal inférieure et la cellule-mère de l'oosphère, sur un prothalle déjà fécondé, c'est-à-dire portant une plantule. Les cols des archégonies sont courts, mais cependant un peu plus élevés que chez les Marattiacées <sup>1)</sup>. Il ne se montre pas de cellule dite „basale”, lors du développement de l'archégonie; pas plus, du reste, que chez les Equisétacées, les Ophioglossées et les Marattiacées. Tandis que dans cette dernière famille, l'archégonie s'entoure en bas d'une assise de cellules étroites, suivant les investigations de M. Jonkman, on ne voit rien de pareil dans le *L. cernuum*.

Les figures 17 et 18 montrent, en sections axiales, des archégonies non fécondées. Ceux-ci se reconnaissent facilement, à l'épaississement des membranes de la cellule-mère de l'oosphère et des cellules de l'étage inférieur du col.

1) *Jonkman*, loc. cit. Pl. IV. fig. 102, 103.

## § 3.

Malgré toute la peine que je me suis donnée de me procurer autant de prothalles que possible, il n'est pas question que je puisse décrire aujourd'hui, le développement de l'embryon du *Lycopodium cernuum*. Il est inutile d'insister sur les difficultés qui se sont présentées, d'autant plus que je finirai par récolter assez de prothalles pour traiter amplement l'embryogénie dans la suite de ces études.

Toutefois, déjà maintenant je suis à même de dire quelque chose de l'embryon et de la jeune plantule. Je me plais à croire que l'on ne m'en voudra pas de publier ces fragments, parce que je suis en état de faire connaître ainsi une particularité bien remarquable des plantules du *Lycopodium cernuum*; je veux parler de l'absence de radicule (*racine primaire*).

Normalement chaque prothalle ne donne naissance qu'à une seule plantule. Une ou deux fois j'ai cru voir deux plantules ayant tiré leur origine d'un même prothalle (cela s'accorderait avec ce que M. Fankhauser a décrit pour le *L. annotinum*. Je n'ose affirmer positivement la chose pour le *L. cernuum* ayant vu plusieurs fois une concrescence de deux prothalles ce qui peut devenir facilement une cause d'erreur.

Dans les figures 1 et 2 de la Planche XV j'ai représenté des sections longitudinales de deux jeunes embryons, encore entourés de tous les côtés de cellules de prothalle (*p. r.*). Une comparaison minutieuse des mes autres coupes de ces deux prothalles, me semble autoriser à considérer comme axiles les sections des embryons tels qu'ils sont représentés dans ces figures 1 et 2. En les examinant il paraît, d'abord qu'une moitié du jeune embryon, se distingue de très bonne heure par ce que ses cellules sont plus larges; ce serait *le jeune pied* (*p. fig. 2*). Ensuite on dirait que l'autre moitié de l'embryon, celle qui surmonte l'ébauche du pied dans les deux figures, s'accroît à l'aide d'une seule cellule terminale.

Pour ce qui est de ce dernier point, je crains fort que les

apparences ne soient trompeuses, bien que j'aie fait de mon mieux pour produire aussi fidèlement que possible les cloisons dans les deux jeunes embryons. Ma crainte repose sur ce que, en admettant le bien fondé de l'idée sur l'accroissement suggérée par l'inspection des figures 1 et 2, il y aurait une bien grande différence, selon les vues actuelles, entre l'embryon du *L. cernuum* et celui des autres Cryptogames vasculaires. Aussi, je m'abstiens entièrement de toute déduction théorique se fondant sur les cas des figures 1 et 2. Je renvoie la discussion sur les premiers stades de l'embryon, au paragraphe spécial que je me propose de consacrer plus tard à l'embryogénie du *L. cernuum*. On ne tardera pas à voir, qu'il faut s'attendre chez l'embryon et la plantule dans le genre *Lycopodium*, à mainte déviation du type considéré comme général pour la grande majorité des Cryptogames vasculaires.

Les figures 3a à 3d, de la Planche XV, se rapportent à la plus jeune plantule que j'aie vue; abstraction faite des embryons des figures 1 et 2. La plantule affectait la forme d'un petit cylindre à position verticale, inséré dans le prothalle à l'aide d'un pied étroit, et présentant, à côté de ce pied, le commencement d'une protubérance. L'esquisse de la figure 3a, faite à un faible grossissement, pourra servir à en donner une idée. J'ai réussi à rendre la plantule entièrement transparente. Aussi je puis affirmer que la figure 3b en représente une section (optique) rigoureusement axiale, et que j'ai pu indiquer les cloisons des cellules, dans cette figure, avec toute l'exactitude voulue. Le pied p., ne laisse pas le moindre doute sur sa nature. Il n'en est pas de même pour la protubérance latérale à côté. On serait enclin, a priori, à la considérer comme la jeune tige. Cependant, après avoir examiné de nombreuses plantules un peu plus âgées, j'incline plutôt à l'envisager comme la *première feuille*; il est vrai qu'il faudrait admettre alors que les cellules initiales de la tige n'ont pas encore revêtu de caractère assez distinct pour pouvoir les reconnaître. C'est encore un point qu'il s'agira d'élucider. Dans les figures 3c et 3d on voit des sections optiques de la protubérance en

litige, obtenues en tournant la jeune plantule transparente.

Je nommerai *tubercule embryonnaire* la moitié inférieure de la plantule, à commencer au dessous du pied et de la protubérance latérale (fig. 3*b*). Les cellules de ce tubercule sont larges; on voit dans la figure deux cellules périphériques d'en bas qui commencent à s'allonger. La figure 4 de la Planche XV a été dessinée d'après une section axile d'une très jeune plantule, dont malheureusement la partie supérieure avait été endommagée lors de la récolte du prothalle. Dans cette figure on distingue à l'extrémité du tubercule embryonnaire trois cellules périphériques qui se sont allongées en poils absorbants.

La figure 5 de la Planche XI représente une plantule, très jeune encore, fixée au prothalle dont elle provient. Elle se compose du tubercule embryonnaire et de la première feuille.

L'esquisse de la figure 6, Planche XV, est faite d'après une plantule un peu plus âgée. Le pied (*p.*) et la première feuille se reconnaissent tout-de-suite; la seconde feuille ne se voit qu'à moitié, son sommet s'étant brisé; le tubercule embryonnaire est garni, en bas, de nombreux poils absorbants. Dans la même planche les figures 5*a* et 5*b* représentent deux sections transversales, menées à des hauteurs différentes, à travers une plantule comme celle de la figure 6. La section de la figure 5*a* a passé par la moitié supérieure du tubercule et par le pied (*p.*); celui-ci est entouré des cellules du prothalle. La section de la figure 5*b* a été menée tout près de l'extrémité du tubercule embryonnaire; on remarquera dans cette figure, que le tissu du tubercule est lâche en cet endroit, les cellules laissant entre elles d'assez grands méats.

Dans la figure 1 de la Planche suivante, XVI, on voit une plantule à trois feuilles, chez laquelle dans la position choisie pour la dessiner, le pied n'était pas visible. On voit de nouveau le tubercule garni de longs poils absorbants en assez grand nombre. Tout comme dans la figure 6 de la planche précédente, on remarquera quelques stomates sur les feuilles.

Les figures 2, 3 et 4 de la Planche XVI sont consacrées à des sections où l'on voit nettement la jonction des plantules

avec leurs prothalles. Les figures peuvent servir à démontrer que, dès le début, la plantule occupe une position verticale; fait déjà signalé plus haut. On voudra bien comparer aussi, à cet égard, la figure 6 de la Planche XI.

Les trois figures (2 à 4) de la Planche XV, chez lesquelles *pl.* indique la plantule, *pr.* le prothalle et *p.* le pied, font voir et c'est là un point important, que le tubercule embryonnaire, ainsi que le pied, se compose uniquement de tissu parenchymateux sans aucune trace de faisceaux libéroligneux. Il n'y a dans la figure 3, qu'une des feuilles dans laquelle on découvre un faisceau. Comme je viens de le dire, le pied est petit et étroit; la membrane qui le recouvre se fait remarquer par son épaisseur (voy aussi fig. 5*a*. Pl. XV). Je ne me prononcerai pas encore sur la nature des protubérances, composées de jeunes cellules, que l'on voit entre la première feuille et le pied, dans les figures 2 et 4. Les cellules, de la base du tubercule, qui s'allongent en poils, se comportent entièrement comme leurs voisines analogues du prothalle. Dans le cas de la figure 4 les cellules du corps du prothalle et celles du pied renferment de nombreux grains d'amidon (voy. aussi le pied dans la figure 5*a*, Planche XV).

Le tubercule dans le cas de la figure 4 mérite bien son nom en tant qu'il s'est considérablement épaissi, parfois cet épaississement devient plus prononcé encore.

On remarquera, notamment dans les figures 3 et 4, qu'au centre les cellules du tubercule, formant ensemble une sorte de noyau, sont plus étroites que vers la périphérie; c'est là la seule marque de différenciation, si l'on veut appliquer ce mot, que j'ai réussi à constater à l'intérieur des tubercules embryonnaires.

Les jeunes plantules décrites jusqu'ici vécurent absolument sans racine. Il nous reste à nous occuper de l'apparition de la première racine. Disons d'abord, qu'elle peut se montrer bien tard. Une plantule peut posséder plusieurs feuilles et ne pas présenter l'ébauche de sa première racine; pour ce qui est de ses rapports avec le sol, elle dépend encore entièrement du

fonctionnement des poils absorbants de son tubercule embryonnaire. A cet égard une pareille plantule présente une différenciation physiologique tout aussi peu avancée que le prothalle.

Parmi une trentaine de jeunes plantules, j'ai réussi à en trouver une dans laquelle j'ai pu observer où et comment la première racine prend naissance. La préparation dont je vais m'occuper est représentée dans la figure 1, Planche XVII dans laquelle *t* indique le tubercule primaire, *f.* une feuille, et *r.* l'ébauche de la première racine.

A propos de cette figure 1 je ferai remarquer que j'avais tranché longitudinalement toute la plantule en une série de minces lames. Chez plusieurs de celles-ci le tubercule embryonnaire offrait une épaisseur beaucoup plus notable que dans la préparation figurée; mais, cette dernière seulement renfermait l'ébauche de la première racine. On voit que cette première racine prend naissance *latéralement* et à *l'intérieur* du tubercule embryonnaire. Son point végétatif dans le cas de la figure 1, ne s'est pas encore bien différencié. J'ajouterai à ce sujet que l'accroissement terminal des racines du *Lycopodium cernuum*, a lieu de la manière décrite pour d'autres Lycopodes, par M. Bruchmann <sup>1)</sup> et par moi-même. <sup>2)</sup>

La section de la figure 2, Planche XVII, est axile par rapport à la racine et à la tige, mais elle a passé loin du centre du tubercule embryonnaire, *t.* Aussi, les deux figures suivantes de la même planche, sont beaucoup plus instructives, parce que, chez elles, un seul coup d'oeil suffit à faire comprendre les rapports entre la première racine et le tubercule embryonnaire.

La figure 3, Planche XVII, est prise d'après une plantule non entamée par le rasoir, mais à laquelle j'avais imprimé une très légère pression, après un traitement préalable par la potasse caustique.

La figure 4 fait voir une section, rigoureusement axile tant dans la tige que dans la racine, et chez laquelle j'avais eu le

1) *Bruchmann*, Wurzeln v. *Lycopodium* und Isoëtes, Jenaische Zeitschr. VIII. 1874, p. 350.

2) *Treub*, Méristème de la racine, Leide 1876, p. 60.

bonheur de faire passer, en même temps, le rasoir pas le milieu du tubercule embryonnaire.

Ces deux figures démontrent, aussi clairement que possible, en premier lieu: l'origine latérale de la première racine; en second lieu: que, pas plus qu'au commencement, il n'entre, plus tard, de faisceau fibro-vasculaire dans le tubercule embryonnaire.

A propos de ce manque de différenciation dans le tissu du tubercule, j'ai finalement, à signaler un fait de la même nature et non moins intéressants, se présentant assez souvent chez la première feuille de la plantule. Il arrive que cette première feuille ne renferme pas de faisceau fibro-vasculaire non plus, ou du moins pas un seul élément spiralé. Il en était ainsi, par exemple, pour la première feuille (*f* 1) de la plantule de la figure 3, Planche XVII. Par suite, on peut rencontrer de jeunes plantules composées, d'une feuille (adulte et pourvue de stomates) du tubercule embryonnaire et du pied, et ne renfermant, dans aucune de ces trois parties constitutives, de faisceau libéro-ligneux. Ou du moins, s'il existe une trace de faisceau dans la feuille, celui-ci ne s'y trouve qu'à un état rudimentaire <sup>1)</sup>.

Avant de terminer il me reste seulement à dire que parfois le prothalle se conserve longtemps après avoir produit une plantule. On trouve de jeunes plants assez grands déjà, auxquels on voit encore en bas, le prothalle (ainsi dans le cas de la figure 7, Planche XI).

Bien que je réserve les discussions théoriques au paragraphe final de ces études, il y a un point, auquel je ne puis me défendre de consacrer quelques mots, déjà maintenant.

---

1) Afin d'éviter tout malentendu, je tiens à dire expressément que dans la plupart de mes jeunes plantules la première feuille avait un faisceau, bien qu'il fut mince.

Je veux parler de la remarquable ressemblance existant entre la jeune plantule (génération asexuée) et le prothalle (génération sexuée). Ressemblance, due surtout au peu de différenciation, tant externe qu'interne, dans la jeune plantule. Externe, en tant que la racine primaire (embryonnaire) fait défaut; interne, puisque les faisceaux libéro-ligneux manquent, soit tout-à-fait, soit presque entièrement. Le fait que le prothalle du *Lycopodium cernuum* est un peu plus différencié que ne le sont les prothalles connus des autres Cryptogames vasculaires, rend cette ressemblance encore plus frappante.

Je crois pouvoir affirmer que nulle part chez les Cryptogames vasculaires, l'analogie entre la jeune génération asexuée et la génération sexuée n'est aussi grande que dans le *Lycopodium cernuum*; fait assez intéressant pour qu'il soit permis de le signaler spécialement dès aujourd'hui.

---

## EXPLICATION DES PLANCHES.

(Pl. IX à Pl. XVII *Lycopodium cernuum* L.)

### Pl. IX.

La spore que l'on voit dans toutes les figures, excepté la figure 13, est indiquée dans quelques-unes par *sp.*; *an.* indique l'endroit où se trouve une anthéridie.

- Fig. 1, 2. Spores venant de s'ouvrir, la papille commence à se produire, dans la seconde de ces figures la papille présente la première cloison. Gross. 300 diam.
- „ 3—6. Stades successifs de spores en voie de germination; section axiles. Gross. 450 diam.
- „ 7, 8. Spores en voie de germination; états plus avancés; sections axiles. Gross. 340 diam.
- „ 9. Jeune prothalle en section axile. Gross. 450 diam.
- „ 10. Jeune prothalle en section axile. Gross. 340 diam.
- „ 11. Jeune prothalle vu d'en haut, avec la spore d'où il tire son origine. Gross. 180 diam.
- „ 12. Jeune prothalle en section axile. Gross. 300 diam.
- „ 13. Partie supérieure d'un jeune prothalle, en section axile. Gross. 130 diam.
- „ 14. Partie inférieure d'un jeune prothalle, en section axile. Gross. 230 diam.
- „ 15, 16. Jeunes prothalles vus d'en haut. Gross. 180 diam.

### Pl. X.

- Fig. 1—4. Jeunes prothalles vus d'en haut, choisis dans mes cultures; *sp.* dans la figure 1 indique la spore, *an.* la direction dans laquelle se trouve une anthéridie. Gross. 130 diam.
- „ 5a et 5b. Deux vues différentes d'une jeune prothalle trouvée par moi à l'état libre. Gross. de la figure 5a, 130 diam; de la figure 5b, 95 diam.
- „ 6. Prothalle plus âgé, vu d'en haut; montrant deux archégones (teintés en gris) et une anthéridie. Gross. 95 diam.
- „ 7. Prothalle plus âgé, vu d'en haut. Gross. 75 diam.
- „ 8. Prothalle plus âgé, vu d'en haut; montrant trois anthéridies et un archégone (teinté en gris). Gross. 60 diam.

### Pl. XI.

- Fig. 1a. Un des plus grands prothalles que j'aie pu trouver. Grandeur naturelle.
- „ 1b. Le même prothalle de la figure précédente, environ 5 fois grossi.
- „ 1c. Le même prothalle des deux figures précédentes. Gross.  $\pm$  25 fois.
- „ 2. Jeune prothalle trouvée à l'état libre. Gross. 35 diam.

- Fig. 3. Jeune prothalle trouvé à l'état libre. Gross. 45 diam.  
 „ 4. Jeune prothalle tiré de mes cultures. Gross. 95 diam.  
 „ 5. Prothalle portant une tres jeune plantule. Gross. 35 diam.  
 „ 6. Plantule avec son prothalle, Grossissement faible (environ 20 fois).  
 „ 7. Plantule plus âgée montrant encore distinctement son prothalle (teinté en vert); deux fois grossie.

## Pl. XII.

- Fig. 1—6. Jeunes prothalles anormalement diveloppés, par des défauts dans l'éclairage; *sp.*, spore; *t. p.*, tubercule primaire; *t. s.*, tubercule secondaire; *p. a.*, poil absorbant ou cellule qui commence à s'allonger en poil. Gross. 95 diam.  
 „ 6—10. Anthézoïdes, dont il n'est pas certain qu'elles soient normales. Gross. 640 diam.  
 „ 11, 12. Anthézoïdes anormales. Gross. 640 diam.

## Pl. XIII.

- Fig. 1. Prothalle en section longitudinale, la coupe n'a pas passé par le milieu du tubercule primaire (*t. p.*) Gross. 60 diam.  
 „ 2. Partie cylindrique d'un prothalle en section transversale. Gross. 75 diam.  
 „ 3. Tubercule primaire de prothalle, en section longitudinale. Les cellules externes renferment un *Pythium*. Gross. 120 diam.  
 „ 4. Fragment de section d'un tubercule primaire, où l'on distingue les filaments du *Pythium*, dans les cellules externes et entre les cellules internes. Gross. 300 diam.  
 „ 5. Lobe de prothalle. Gross. 130 diam.  
 „ 6—8. Jeunes lobes de prothalle, vus de face. Gross. 130 diam.

- Fig. 9. Section longitudinale menée perpendiculairement à la surface d'un lobe de prothalle. Gross. 130 diam.  
 „ 10. Jeune lobe de prothalle, vu de face. Gross. 300 diam.  
 „ 11. Prothalle en section longitudinale. Les points noirs indiquent les grains d'amidon (colorés par l'iode) répandus en grande quantité dans le corps du prothalle. Gross 40 diam.

## Pl. XIV.

- Fig. 1. Partie de prothalle, montrant 3 lobes et 3 anthéridies. Gross. 130 diam.  
 „ 2—6. Jeunes anthéridies en sections longitudinales. Gross. 300 diam.  
 „ 7, 8. Couverts d'anthéridies, vus d'en haut Gross. 300 diam.  
 „ 9. Anthéridie presque adulte en section longitudinale. Gross. 300 diam.  
 „ 10. Esquisse d'une partie de la surface d'un prothalle, montrant 7 archégonés et deux anthéridies. Gross. 75 diam.  
 „ 11, 12. Sections longitudinales de jeunes archégonés. Gross. 300 diam.  
 „ 13, 14. Archégonés plus avancés, en sections longitudinales. Gross. 300 diam.  
 „ 15. Section axile d'un archégone en voie de s'ouvrir. Gross. 300 diam.  
 „ 16. Section axile d'un archégone avorté, trouvé dans un prothalle portant une jeune plantule. Gross. 300 diam.  
 „ 17. Partie d'une section longitudinale de prothalle, montrant un archégone non fécondé entre les bases de deux lobes. Gross. 130 diam.  
 „ 18. Trois archégonés non fécondés, d'après une section transversale d'un prothalle. Gross. 300 diam.

## Pl. XV.

- Fig. 1. Section sensiblement axile d'un jeune embryon encore enveloppé dans les cellules du prothalle (*pr.*) Gross. 300 diam.

- Fig. 2. Section sensiblement axile d'un embryon plus âgé, sur le point de percer le prothalle; *p.* pied de l'embryon, *pr.* cellules du prothalle. Gross. 300 diam.
- „ 3a. Jeune embryon (teinté en gris) avec la partie du prothalle dans laquelle son pied est inséré. Gross. 75 diam.
- „ 3b. Section rigoureusement axile de l'embryon de la figure précédente, *p.* pied. Gross. 230 diam.
- „ 3c et 3d. Sections dans d'autres directions de la protubérance latérale du même embryon. Gross. 300 diam.
- „ 4. Partie basilaire d'un embryon un peu plus âgé en section axile. Gross. 230 diam.
- „ 5a et 5b. Sections transversales menées par la même plantule à des hauteurs différentes. La section de la première figure passe à travers le pied *p.* encore inséré dans le prothalle; la section de figure 5b est menée tout près de l'extrémité basilaire du *tubercule embryonnaire*. Gross. 130 diam.
- „ 6. Jeune plantule, *p.* pied. Gross. 40 diam.

## Pl. XVI.

- Fig. 1. Jeune plantule. Gross. 33 diam.
- „ 2. Plantule et prothalle en section longitudinale; *pr.* prothalle; *p.* pied; *pl.* plantule. Gross. 75 diam.
- „ 3 et 4. Plantules et prothalles en sections longitudinales; *pr.* prothalle; *p.* pied; *pl.* plantule. Gross. 40 diam.

## Pl. XVII.

- Fig. 1. Partie de section longitudinale d'une jeune plantule; *t.* tubercule de la plantule; *f.*, feuille, *r.*, ébauche de la première racine. Gross. 130 diam.
- „ 2 et 4. Plantules en sections longitudinales, *t.* tubercules des plantules; *r.* premières racines. Gross. 33 diam.
- „ 3. Plantule en entier légèrement aplatie après un traitement par la potasse caustique; *t.* tubercule embryonnaire de la plantule; *r.* première racine; *f.*, première feuille. Grossie environ 15 fois.

# DER AUFBAU DES STOCKES VON *PSILOTUM* *TRIQUETRUM* UND DESSEN ENTWICK- LUNG AUS DER BRUTKNOSPE.

VON

H. GRAFEN ZU SOLMS LAUBACH.

Den Anstoss zu der vorliegenden Untersuchung habe ich durch die Beschäftigung mit der Palaeophytologie erhalten. Es war mir dabei klar geworden, dass über mehrere Gruppen lebender Gewächse, die für die Vergleichung mit den fossilen grosse Bedeutung haben, so eingehende Untersuchungen wie sie wünschenswerth wären nicht oder doch nur Bruchstückweise vorliegen. Obenan unter denselben steht die Familie der Psilotaceae. Als ich dann im Jahre 1879 nach Göttingen übersiedelte wurde mein Interesse durch einen Zufall der Gattung *Psilotum* aufs neue zugewandt. In den Warmhäusern des botanischen Gartens fand sich nämlich *Psilotum triquetrum* so zu sagen spontan vor, und erschien bald auf diesem bald auf jenem Kübel, ohne dass darauf irgend wie geachtet worden wäre. Dadurch wurde mir die Frage nach der Herkunft der betreffenden Pflanzen nahe gelegt. Nachdem ich mich nun mit dieser durch beinahe 5 Jahre beschäftigt habe, sind es lediglich äussere Gründe die mich bestimmen vorläufig abzubrechen und das im Laufe dieser Zeit Gewonnene zu publiciren. Die Arbeit war von Anfang an für diese Zeitschrift bestimmt, sie mag nun als weiterer Beitrag zur Kenntniss der Lycopodinen neben Treubs interessanter Abhandlung

über die Prothallien von *Lycopodium*, deren Entdeckung ich in Buitenzorg mit zu erleben das Vergnügen hatte, stehen. Wie lückenhaft sie immer noch ist weiss ich genau, ich habe auch bereits weitere Materialien zumal von *Psilotum flaccidum* in Java zusammen gebracht und hoffe auf den Gegenstand zurückzukommen sobald ich diese verarbeitet haben werde. Hätte ich indessen mit der Veröffentlichung des bislang Gewonnenen darauf warten wollen, so würde diese auf nicht absehbare Zeit hinaus verschoben worden sein.

In neuester Zeit hat Bertrand (37), auf rein anatomischen Grundlagen fussend, eine Darstellung der Morphologie von *Psilotum* gegeben. Den Schluss dieser Arbeit, die mir momentan nicht zu Gebot steht, habe ich nicht gesehen, auch weiss ich nicht ob er bereits erschienen. Trotzdem gehe ich auf anatomische Verhältnisse in der vorliegenden Abhandlung nirgends ein, und zwar deshalb weil ich Bertrands Grundanschauung für verfehlt halte, die die Definitionen der Glieder des Pflanzenkörpers auf anatomischer Basis zu reformiren resp. zu präcisiren bestrebt ist. Gelegentlich einer ganz anderen Fragestellung gedenke ich wohl einmal die Anatomie von *Psilotum* für sich allein zu behandeln.

Das spontane Auftreten des *Psilotum triquetrum* auf Blumentöpfen und Kübeln ist schon seit lange bekannt. Bei G. F. Kaulfuss (2) findet sich pag. 10 die folgende Stelle: „Herrn Dr. Fischer in Gorenki ist *Bernhardia triquetra* zufällig an einer Palmenwurzel erwachsen, und Herr Inspector Otto erzählt mir dass bei ihm *Bernhardia dichotoma* ganz getrennt von der Mutterpflanze in vielen Töpfen an Pflanzenwurzeln erscheine“. Leider ist es mir nicht gelungen eine etwaige Originalmitteilung Fischers aufzufinden, von welcher ein Citat nicht gegeben wird. Jedenfalls darf man daraus entnehmen, dass die Pflanze ihre Einführung in die Europäischen Gärten einem Zufall verdankt, und mit aus dem Vaterland importirten Stämmen irgend welcher Art herübergekommen sein wird. In Java habe ich sie besonders häufig in dem die Basis der Cocostämme umgebenden Wurzelgeflecht bemerkt. Im übrigen hat man auch in anderen Gärten, in welchen ich Erkundigungen einzog, zum Bei-

spiel in Leipzig, Jena, Moskau, verschiedentlich Psilotum auf vorher davon freien Kübeln sich entwickeln sehen.

Bei meiner Ankunft in Göttingen waren überall nur schwächliche Triebe der Pflanze zu finden, nirgends eine Spur von Fructification. Wie sich dann herausstellte rührte dies daher, dass man die Sprosse beim Krauten vielfach abgebrochen, dass man auf ihre Anwesenheit beim Verpflanzen keine Rücksicht genommen hatte. Dass dies der einzige Grund, davon konnte ich mich in den folgenden Jahren zur Genüge überzeugen; die Pflanzen wuchsen nur dann in erwünschter Weise, wenn jeder Eingriff, vor allem aber das Verpflanzen der sie tragenden Töpfe, vermieden wurde. Selbst das Abschneiden einzelner, zumal jüngerer, oberirdischer Triebe reicht vielfach aus um den ganzen Stock in seiner Entwicklung zu stören, und um längeren Wachstumsstillstand zu veranlassen. Man muss denn auch, wenn anders man sein Material vermehren will, nicht geringe Geduld haben. Grosse mit oberirdischen Sprossen besetzte Rhizomstücke, die, im Januar 1880 aus dem gleich zu erwähnenden Farnstamm gewonnen, in eigene Töpfe gesetzt wurden, haben ohne abzusterben, aber auch ohne irgend neue Triebe über die Erdoberfläche zu senden 3 Jahre unverändert gestanden. Erst im Lauf des Winters 1882—83 ist, eine ziemliche Strecke von den alten entfernt, ein neuer Laubspross hervorgetreten. Die ganze Wachsthumsthätigkeit der Pflanze hat sich in der Zwischenzeit, wie mich die Untersuchung eines der damals allein gepflanzten Individuen belehrte, auf Erzeugung der fragilen verästelten Rhizomsprosse concentrirt. Die übrigen Exemplare gleichen Ursprungs sind noch heute (Frühling 1884) ziemlich kümmerlich und himmelweit von üppiger Entwicklung entfernt.

Man hätte bei dem spontanen Auftreten der Pflanze auf den Töpfen an Sporenaussaat und Prothallienbildung denken können. Ich hegte indessen von vornherein nach dieser Richtung hin nur wenig Hoffnung, da sich die Verbreitung ohne Schwierigkeit auf Fragmente des fragilen Rhizoms zurückführen liess, die beim Umtopfen in die zur Kübelfüllung bestimmten Erdvorräthe gelangt sein konnten. Es war ihnen dann, zumal in

grösseren Scherben, Gelegenheit geboten, sich im Lauf der Zeit bei ungestörter Entwicklung im Innern der Wurzelballen zu vollständigen Stöcken zu regeneriren. Es stimmte hierzu die Thatsache dass die ersthervorbrechenden Triebe fast stets nur vom Centrum des Ballens kommen und dicht neben dem Stamm der Kübelpflanze erscheinen, wie sie im hiesigen Garten auf den Culturegefässen von *Angiopteris evecta*, *Dracaena umbraculifera* und *Hernandia caribaea* verschiedentlich sich ergab. Nur dann wenn die Kübel lange Zeit hindurch nicht gewechselt werden, und das Holz ihrer Dauben inwendig mürbe zu werden beginnt treten sie gerne auch an deren Rand auf. Bei näherer Untersuchung findet man alsdann stets, dass diess auf Rhizomzweige sich zurückführt, die, aus dem Ballen seitlich herausgewachsen, sich in dem faulen Holz der Kübelbretter üppig verästelt haben.

Als nun im Januar 1880 bei Gelegenheit des Verpflanzens eine Anzahl Doubletten aus dem überfüllten Orchideenhaus ausgeschieden werden mussten, befand sich darunter ein alter ungefähr Meterhoher Stamm von *Asplenium esculentum* Forst., der mit einer überaus dicken Hülle langer paraleler von oben herabkommender Wurzeln umkleidet war, aus welcher an verschiedenen Stellen Laubtriebe des *Psilotum* hervorbrachen. Um nun die sich bietende Gelegenheit zu genauerer Feststellung des Sachverhalts zu benutzen präparirte ich die Stöcke des Epiphyten mit möglichster Sorgfalt aus dem Wurzelgeflecht heraus, was freilich ihrer Fragilität halber trotz aller Vorsicht nicht ohne vielfaches Zerbrechen abging. Während ich nun so die schwarzbraunen schichtenweis über einander lagernden Wurzelfasern von einander zu trennen suchte, entdeckte ich plötzlich mitten zwischen ihnen eine Nestartige Anhäufung mulmiger gelblicher Substanz die in der Farbe ungefähr mit den *Psilotum*-rhizomen übereinstimmte. Nähere Betrachtung ergab, dass dieser Mulm aus lauter gehäuften winzigen jungen *Psilotum*-pflänzchen bestand, die ganz vollständig waren und nirgends Bruchstellen aufwiesen. In der Hoffnung, nun auch die Prothallien zu finden aus denen sie hervorgegangen, wurde alsbald die gesammte Erd- und Wurzelmasse mit Ausnahme weniger zu wei-

terer Cultur bestimmten Stücke einem ausgedehnten Schlammprozess unterworfen; die dabei gewonnenen Fractionen wurden sämmtlich aufs genaueste durchmustert. Zwar fanden sich die erhofften Prothallien nicht, dafür aber zahllose Brutknospen sehr eigenthümlicher Art, deren Zugehörigkeit zu *Psilotum* durch den Fund von Rhizomstückchen festgelegt werden konnte, die dieselben in Menge erzeugten. Aus ihnen waren die erwähnten Keimlinge erwachsen, deren Basis sie in zahlreichen Fällen noch anhängen (T. 18, f. 1, 19, f. 12).

Die einzelne Brutknospe (T. 18. f. 4, 5, 7, 10) stellt eine kurzgestielte Zellfläche von eiförmiger oder eilänglicher Gestalt dar. Sie ist abgeplattet und wird von einfacher Schicht grosser Zellen gebildet, deren Lagerung im fertigen Zustand bereits auf ihre Entwicklungsweise mittelst zweischneidiger Segmentabschneidender Scheitelzelle schliessen lässt. Es konnte zum Ueberfluss besagte Entwicklungsweise an verschiedenen Rhizombruchstücken studirt werden, unter deren Scheitel gerade die Bildung solcher Brutknospen im Gange war. (T. 18. fig. 3, 6, 8, 9).

Durch Nägeli und Leitgeb's Untersuchungen (15) weiss man, dass das Rhizom von *Psilotum* aus zweierlei verschiedenen Sprossen besteht; aus solchen mit behaarter Oberfläche, die stets unter dem Boden verbleiben, und aus anderen mit glatter Epidermis die endlich ihre Spitzen zu oberirdischen Laubtrieben zu erheben pflegen. Bei den ersteren bildet jede Epidermiszelle aus der Mitte ihrer Aussenfläche ein Wurzelhaar in Form einer Kegelförmigen Ausstülpung von kreisrundem Querschnitt, welches entweder in rudimentärem Zustand als kurze stumpfe Papille verbleibt; oder, sich an der Basis durch eine Scheidewand abtheilend, zu grösserer oder geringerer Länge auswachsen kann. Wie die ganze Epidermis ist auch das Wurzelhaar von der derben Cuticula überzogen; seine Membran zeigt soweit sie erwachsen die für die subterranean Sprosse von *Psilotum* charakteristische dunkelbernsteingelbe Färbung. Verwachsung mit benachbarten Erdtheilchen kommt ebenso wie anderwärts, nur spärlicher zur Beobachtung. Unter gewissen Umständen nun, von welchen nachher die Rede sein wird, bilden eben diese Wurzelhaare ihre noch

wachsende Spitze zur Brutknospe um. Diese schwillt ein wenig an, es tritt aus dem Scheitel der Anschwellung eine sich bald erweiternde und an der Basis durch eine Scheidewand abgliedernde Protuberanz hervor. So sitzt denn also die Mutterzelle der Brutknospe der spindelförmig erbreiterten Haarspitze auf (T. 18. f. 6). In ihr wird zunächst durch eine wenig geneigte Wand die Hypophyse abgeschnitten, die demnächst weiter durch eine schräge Längswand in 2 übereinander gelegene Zellen zerfällt, bevor sie in Dauerzustand übergeht. In der oberen Zelle folgen weiterhin wechselnd geneigte Theilungen; es entstehen so zwei Reihen alternirender Segmente. Deren Anzahl ist wechselnd, gewöhnlich sind es 5—8, bei eiförmigem Gesamtumriss der Körperchens; in extremen Fällen sehr langer Entwicklungsdauer habe ich ihrer bis 18 gezählt, wobei dann die regelmässige Eiform verloren zu gehen pflegt. Jedes Segment mit Ausnahme des der Scheitelzelle nächsten wird noch durch eine Längswand in eine Binnen- und eine schmalere Randzelle zerlegt, dann hören alle Theilungen auf. Bald fällt die ausgewachsene Brutknospe ab, ein mehr oder weniger langes Stück des sie tragenden Wurzelhaares wie ein Stielchen mitnehmend (vgl. die Bild. auf T. 18). Mit Ausnahme ihres durchsichtig bleibenden Randes nimmt sie dunkelbraune oder gelbbraune Färbung an, die in den Zellmembranen ihren Sitz hat und beiderseits, in der Mitte der Fläche beginnend, gegen den Rand hin fortschreitet. Im ausgebildeten Zustand weist die Brutknospe eine derbe Cuticula auf, die den Aussenwandungen ihrer Zellen fest aufliegt. Dieselbe bleibt bei Schwefelsäurebehandlung schliesslich als durchsichtiger Sack erhalten. Doch findet die durch die Säure bewirkte Zerstörung der Zellen unter ihrem Schutz nur sehr langsam statt. In concentrirter Chromsäurelösung werden die Brutknospen sehr schnell blass und durchsichtig; nach kurzer Einwirkung hebt sich die Cuticula ab, zuerst am Stiel dann auf beiden Flächen des Körperchens, sie erweitert sich schliesslich zu einem blasenartig abstehenden Sack, der ringsum nur an der Randkante mit der Zellmembran in Verbindung bleibt.

Innerhalb der Einzelzellen der Brutknospe findet sich stets ein grosser Zellkern mit centralem Nucleolus. Er liegt, inmitten eines dichten reichlich mit Stärkmehlkörnern durchsetzten Plasballens, gewöhnlich einer der inneren Wände an. Von dieser „Kerntasche“ gehen verschiedentlich verzweigte Plasmafäden nach aussen, sie mit der dünnen körnigen Wandplasma-schicht in Verbindung setzend. Auch in ihnen findet sich reichlich Amylum, oft soviel dass das ganze Lumen davon erfüllt sein kann.

Ob die Weiterentwicklung der Brutknospe zum Keimpflänzchen eine vorgängige Ruheperiode erfordert oder nicht, weiss ich nicht mit Bestimmtheit zu sagen; es ist mir ersteres übrigens nicht allzuwahrscheinlich. Ich fand in dem oben erwähnten gelben Mulm ruhende Individuen in Menge neben einzelnen im Auswachsen begriffenen und neben Keimlingen verschiedenster Grösse gleichzeitig vor. Immer sind es die Randzellen die behufs der Keimentwicklung auswachsen; ein Unterschied ist zwischen den Segmenten, der Scheitelzelle und der Hypophyse nicht zu bemerken (T. 18, f. 1, 10; T. 19, f. 11, 12). Es können deren mehrere auswachsen; dann entspringen mehrere Keimpflänzchen aus derselben Brutknospe, welche freilich bis auf ein gefördertes bald zu verkümmern pflegen. Häufig auch bringen es die ausgewachsenen Zellen gar nicht zur Bildung von Keimpflanzen, sondern erzeugen unmittelbar neue Brutknospen, die dann den Mutterbulbillen seitlich ansitzen. Dergleichen Gruppen aus einander hervorgesprosser Bulbille sind gar nicht eben selten zu finden. In beiden Fällen aber beginnt die Weiterentwicklung der Randzelle in gleicher Weise. Ihre Oberfläche erhebt sich als Kegel oder als Halbkugel, die Vorwölbung wird dann durch eine ungefähr in die Flucht ihrer Basallinie fallende Scheidewand abgetheilt. Der so entstandenen Tochterzelle fällt die weitere Entwicklung nach einer oder der anderen Richtung zu, sei es dass sie sich zur Gemmenbildung haarförmig verlängert, sei es dass sie anschwellend durch Längstheilungen in mehrere neben einander gelegene Zellen zerfällt, deren ich öfters 2, 3 und 4 constatirt habe. In dem so gebildeten jugendlichen Zellkörper

treten weiterhin Quertheilungen auf, sein grosszelliges Meristem lässt bald keinerlei Regelmässigkeit in der Zellagerung mehr erkennen. Schon zur Zeit wo der junge Keimling nur aus wenigen Zellen besteht, können einzelne derselben, die Entwicklungsfähigkeit einbüssend aus ihrer Oberfläche lange Wurzelhaare produciren. Unter intercalaren Theilungen sämmtlicher Zellen entwickelt sich das Pflänzchen weiter; es wird zu einem kleinen, eiförmigen, allmählig gegen's Vorderende sich verbreiternden Körper, dessen Basis die Brutknospe anhängt (T. 18. f. 1; T. 19. f. 9, 10, 12). Zuletzt fängt dieser Basaltheil an in Dauergewebe sich zu verwandeln; seine Oberfläche nimmt gelbe Farbe an und bedeckt sich mit Wurzelhaaren. Von nun an ist die in häufiger Zelltheilung verharrende Scheitelpartie an ihrer Farblosigkeit leicht zu erkennen, so dass man darüber ob das Pflänzchen noch im Wachsthum begriffen ist oder nicht, nicht leicht in Zweifel kommt. Im letzteren, gleichfalls häufigen, Falle nemlich färbt sich seine ganze Oberfläche, sich ringsum mit Wurzelhaaren bedeckend, gelb. Diese letzteren können dann zur erneuten Produktion von Brutknospen schreiten (T. 19, f. 10).

Aus dem bisherigen geht bereits hervor, dass von einer Segmentabscheidenden Scheitelzelle an der jugendlichen Keimpflanze nicht die Rede sein kann. Auch dann wenn sich die meristematische Scheitelregion bestimmter abgegrenzt hat, ist, wie mich die Untersuchung einer sehr grossen Zahl von Individuen lehrte zunächst von einer solchen in keiner Weise die Rede (T. 21, f. 4, 6). In dem durchsichtigen grosszelligen Gewebe lassen sich nirgends mit Sicherheit Grenzen erkennen, die erlauben würden die Descendenz bestimmter einzelner Mutterzellen zu unterscheiden. Überhaupt ist von der Haare bildenden Epidermis abgesehen in diesem Alterszustand noch keinerlei Gewebedifferenzirung nachweisbar; ein Gefässbündel fehlt vollständig, es ist lediglich homogenes Parenchym vorhanden. Eben diese einfache Struktur bleibt auch weiterhin noch lange unverändert erhalten.

Die Umstände unter denen an den Keimpflanzen Bulbille erzeugt werden, scheinen darauf hinzudeuten dass deren Entstehung mit einer zu normaler ungestörter Entwicklung nicht genügen-

den Zufuhr von Nahrungsstoffen in Beziehung steht. Es spricht hierfür auch das was über ihr Auftreten an der älteren Pflanze eruiert werden konnte. Nicht nur im Januar 1880 nämlich, sondern auch später habe ich beim Untersuchen von Psilotumtöpfen wiederholt die fraglichen Brutknospen gefunden; gewöhnlich waren kleinere, wie es schien zufälliger Weise abgebrochene, Rhizomstücke damit besetzt, nur in einem Fall sind sie mir an dem kräftigen zusammenhängenden Stock einer älteren Pflanze vorgekommen, welche sich im Februar 1883 beim Verpflanzen des Angiopteris-kübels ergeben hatte. Und auch hier fanden sie sich blos auf einigen schwächtigen neu ausgetriebenen Seitensprossen, die gerade unter einer alten Verletzungsstelle des Muttergliedes entwickelt waren.

Auf diese Wahrnehmungen hin habe ich dann mit bestem Erfolg den Versuch gemacht, die Brutknospenbildung absichtlich hervorzurufen. Am 15 Oktober 1881 waren auf einem bis dahin freien Blumentopf mehrere Psilotumtriebe erschienen; die Pflanzen waren der Untersuchung geopfert worden. Einige Rhizomspresse wurden geköpft und dann in mehrere kleine Stücke zerbrochen; diese wurden in kleinen Töpfen gelegt. Als ich die Töpfe am 22 Mai 1882 revidirte, fanden sich die Stückchen grossentheils noch ganz unverändert vor; indessen trugen sie an der Oberfläche einzeln stehende Bulbille. Eines der Fragmente hatte aber einen lateralen Vegetationspunkt erzeugt, der ringsum von einem ganz dichten Pelz von Brutknospen umgeben war. Es geht daraus hervor dass gerade die kleinsten Bruchstücke der Vermehrung der Pflanze am allerausgiebigsten zu dienen in Stand gesetzt sind. Freilich scheint es als wenn die weitere Entwicklung der Bulbille auch nur unter gewissen Bedingungen erfolge. Ausser dem beschriebenen ersten Keimpflanzenfund ist es mir nur noch ein einziges Mal gelungen dergleichen, die sich durch anhängende Brutknospen mit Sicherheit erkennen liessen, in sehr geringer Quantität zusammen mit entwickelten Rhizomen zu finden. In den oben erwähnten behufs Erziehung von Brutknospen angestellten Culturen dagegen konnte deren Weiterentwicklung nicht beobachtet

werden, wenschon deren zwei seit dem 22 Mai 1882 wo ich in ihnen die Bulbille constatirte weiter cultivirt worden sind. Jetzt sind in ihnen die alten Rhizomstücke verfault, ein Auswachsen der Bulbille hat aber noch nicht stattgefunden. Andere dicht mit Brutknospen besetzte Stücke, am 1 Februar 1883 gelegt, lassen in diesem Sommer (1884) ebenfalls noch keine Weiterentwicklung erkennen.

Kehren wir nun zu der Entwicklung des jungen Keimpflänzchens zurück. Dasselbe hat unter weiterer Vermehrung der an seinem vorderen Ende gelegenen Zellen Keulenform angenommen. Seine Länge kann nun 2—3 mm. betragen, häufig ist es komma- oder hakenförmig gekrümmt, stets ganz allmählig gegen das spitze Hinterende verschmälert. Jetzt bildet dasselbe seine erste Dichotomie (T. 19 f. 8.). Ob vorher eine Scheitelzelle auftritt, die behufs des Dichotomirens wieder verloren geht, kann ich nicht ganz bestimmt sagen. An keinem der zahlreichen unverzweigten zur Untersuchung gekommenen Pflänzchen habe ich eine solche, von sicher begrenzten Segmenten umgeben, beobachtet. Trotzdem halte ich es aus später zu erörternden Gründen für möglich, dass die Keimpflanze in manchen Fällen wenigstens noch vor der ersten Gabelung zur Scheitelzellbildung gelange. Sei dem nun wie ihm wolle, so kommt die Dichotomie in jedem Fall in der Weise zu Stande dass ein mittlerer Querstreif der verbreiterten Scheitelfläche unter Gelbfärbung und Haarentwicklung in Dauerzustand übergeht. Dadurch wird das vorher einheitliche Scheitelareal in zwei getrennte etwas seitlich verschobene Flecke zerlegt. Bei weiterem Wachsthum der somit etwas divergirenden Scheitelflächen treten bald die beiden spreizenden Gabelsprosse hervor.

Untersucht man nun die Scheitel derartiger Gabelsprosse von der Fläche, so findet man der Regel nach je eine deutliche wohlgebildete dreiseitige Scheitelzelle, in deren Umgebung die Grenzen der letzten beiden oder auch dreier Segmente unzweifelhaft zu sein pflegen. Macht man Längsschnitte, so ist das Gleiche leicht zu erkennen, die Segmentgrenzen sind gewöhnlich für die der Scheitelzelle zunächst benachbarten Complexe deutlich. Man

vergleiche hierzu die Abbildungen auf T. 20 und 21 nebst der dazugehörigen Figurenerklärung. Die erste Theilung scheint das Segment in eine Aussen- und eine Binnenzelle zu zerlegen. In der äusseren pflegen dann 2 an einander ansetzende Schrägwände zu folgen. Indem eine ähnliche Theilungsweise auch fürderhin in den Oberflächenzellen häufig wiederkehrt kommt es wiederholt zur Bildung kleiner dreizelliger Complexe, in welchen eine dreieckige Zelle von zwei anderen begrenzt wird, die sich zu ihr ganz ähnlich wie die Segmente zur Scheitelzelle verhalten. Es dürften hierher die von Nägeli und Leitgeb für's Rhizom unserer Pflanze beschriebenen angeblichen Blattscheitelzellen gehören, auf welche weiterhin noch zurückzukommen sein wird.

Studirt man Jugendzustände der eben dichotomirenden Keimpflanzen so gewinnt man Einsicht in die Vorgänge, welche zur Entstehung der Segmentabscheidenden Scheitelzelle aus der vorher homogenen Meristemmasse führen. Es zeigt sich am höchsten Punkt der Wölbung eine in starker Zellvermehrung begriffene Gruppe, in deren Oberflächenansicht mitunter gar keine Einzelzelle der Form und Lagerung nach, als Scheitelzelle angesprochen werden kann, während in anderen Fällen eine oder mehrere annähernd 3eckige und je von zwei anliegenden Segmenten flankirte Elemente erscheinen. Diese können a priori sowohl Scheitelzellen als auch lediglich Produkte des oben erwähnten oft wiederkehrenden Theilungsmodus der Oberflächenzellen sein. Zerlegt man nun solche zuerst in Flächenansicht studirte Scheitel in nicht zu dünne Längsschnitte, die man nachträglich durchsichtig macht (das erprobteste Mittel ist längeres Verweilen in Kalialkohol und Glycerin) so gelingt es nicht allzuschwer im einzelnen Fall den wirklichen Thatbestand festzustellen. Sehr häufig überzeugt man sich dann vom Vorhandensein der 3seitig-pyramidalen Scheitelzelle mit ihren Segmenten normaler Lagerung. Durch Aufrichten der dicken Schnitte lässt sich öfters bestimmen welche der 3eckigen Oberflächenzellen die wirkliche Scheitelzelle vorstellt, welche anderen das Vorhandensein einer solchen bloß vortäuschen. Mitunter aber er giebt die Flächenansicht sich auch als völlig trügerisch; kei-

nes ihrer dreieckigen Elemente zeigt in der Profilsicht die charakteristischen Eigenthümlichkeiten einer Scheitelzelle. Hier ist dann eine solche noch nicht (T. 21 f. 4, 5, 7, 8), oder doch nur in statu nascenti vorhanden; es liegt die Annahme nahe dass eine der dreieckigen oberflächlichen Zellen bei weiterem Wachsthum unter Eintreten rascher und regelmässiger Segmentfolge über die andern das Uebergewicht gewinne und sich zur Scheitelzelle constituire. Und es ist mir ein Scheitel untergekommen der diese Annahme zu bestätigen scheint. (T. 21 f. 9, 10). Seine Oberfläche liess eine ganze Anzahl 3eckige Zellen erkennen, ohne dass doch eine oder die andere derselben mit irgend welcher Berechtigung hätte als Scheitelzelle angesprochen werden können. Der Längsschnitt aber ergab eine durch Inhaltsbeschaffenheit und Membrandicke wohl begrenzte Gruppe in der eine mittlere Zelle (x) Segmentähnlich von zwei anderen umschlossen wird, deren eine bereits die normale Quertheilung aufweist. Indessen fehlt der vermuthlichen Scheitelzelle noch der spitze Abschluss gegen unten, die Hauptwand des jüngsten Segments setzt noch nicht an die ihr vorhergegangene an. Im Fall diess die nächste gethan haben würde, wäre das bestimmte charakteristische Bild einer normalen 3seitig-pyramidalen Scheitelzelle gewonnen gewesen.

Wir sehen also wie sich in dem vorher homogenen Vegetationspunkt langsam und allmählig die Entwicklungsweise mittelst einziger Segmentabschneidender Scheitelzelle herausgestaltet. Anfänglich waren alle Zellen des Pflänzchens in Theilung begriffen; seine Scheitelfläche wurde von zahlreichen anscheinend regellos gelagerten Zellen gebildet, die sich als die Descendenz einer unbestimmten aber kleinen Zahl ursprünglicher Mutterzellen erwiesen. Ein Beispiel ähnlichen Verhaltens ist bei den Farnen bekannt, wo die blattbürtigen Adventivknospen, von *Asplenium Bellangeri* zum Beispiel, aus einer Gruppe von Epidermiszellen hervorgehend, sich zunächst mittelst unregelmässiger Theilungen aller Initialen weiterbilden, bis dann im Lauf der Entwicklung die normale tetraëdrische Scheitelzelle aus einem der oberflächlich gelegenen Elemente hervorgeht. Sowohl hier

als bei der Psilotumkeimpflanze kann, falls der in Ausgliederung begriffene Scheitel abstirbt, ein anderer zum Ersatz aus den daneben gelegenen Meristemtheilen entstehen. Bei Psilotum findet man das sogar sehr häufig (T. 21 f. 6). Einzelne Zellen oder ganze Zellgruppen bräunen sich; die Scheitelzelle tritt neben ihnen in seitlicher Stellung auf. Somit ist es zweifellos dass sie nicht einer bestimmten genetisch festgelegten Mutterzelle entstammt.

Es ist von Wichtigkeit diese Thatsache festzustellen gegenüber den in neuester Zeit wiederholt gemachten Anläufen, die die Hansteinsche Anschauung vom Bau des Phanerogamen Vegetationspunkts umzustürzen suchen, und die alles beherrschende Einzelscheitelzelle wieder zu Ehren bringen wollen. Am schärfsten nimmt in dieser Richtung Dingler (34) Stellung, der eine Anzahl von Coniferen untersucht hat, und theils auf sie, theils auf anknüpfende allgemeine Betrachtungen gestützt, einmal die Möglichkeit des Vorhandenseins mehrerer Scheitelzellen im einheitlichen Vegetationspunkt überhaupt bestreiten möchte, und ferner nicht anzunehmen geneigt ist, dass im Entwicklungsgang eines und desselben Sprossendes das Scheitelzellwachsthum schwinden und wieder auftreten könne. Weit gemässigter sprechen sich Leitgeb<sup>1)</sup> und Schwendener<sup>2)</sup> aus. Mit dem folgenden von ersterem Autor formulirten Satz (l. c. H. I p. 11) sind beide in Uebereinstimmung: „das endliche Herrschendwerden einer einzigen Zelle, dieses Herausarbeiten einer Scheitelzelle muss an mit Spitzengewachsthum versehenen Organen (Zellflächen und Zellkörpern) immer dann eintreten; wenn sich die im Scheitel gelegenen Zellen in gesetzmässiger Weise durch Längswände (parallel oder schief zur Längsachse des Organs) theilen und nicht ihre Anordnung entweder beiderseits einer durch die Wachsthumaxe gelegten Ebene (bei in einer Schicht liegenden Zellen), oder

---

1) *Hubert Leitgeb*. Untersuchungen über die Lebermoose Heft I p. 10 seq. Heft III p. 6, Heft IV p. 16, Heft VI p. 2.

2) *S. Schwendener*. Sitzgsber. d. Ges. Natf. Freunde zu Berlin 16 Dec. 1879. Bot. Ztg. 1880 p. 716. — Ueber Scheitelwachsthum der Phanerogamenwurzeln, Sitzgber. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1882, p. 183 seq.

rings um die Wachstumsachse selbst das Herrschendbleiben 2er oder mehrerer Scheitelzellen ermöglicht". Hier wird also ausdrücklich die Möglichkeit mehrerer Scheitelzellen zugegeben: es wird ferner, da das vorausgesetzte Spitzenwachstum in den Sprossspitzen der Phanerogamen allgemein vorhanden, diesen Scheitelzellwachstum zugesprochen. Noch einen Schritt weiter als Leitgeb ist Schwendener gegangen, indem er ausdrücklich das Vorkommen 4gliedriger Initialgruppen constatirt, welches Dingler (34) freilich bestreiten möchte. Und ferner hat er sich für viele Wurzeln wenigstens überzeugt, dass Schichtenweise Differenzirung gesonderter und von einander unabhängiger Meristeme, wie sie Hansteins Anschauung fordert thatsächlich vorkommt, wenschon er dieselbe in viel eingeschränkterem Maasse als man sonst anzunehmen gewohnt ist statuirt. Eine ähnliche Anschauung hat dann auch Haberlandt<sup>1)</sup> vertreten.

Gegenüber dem das Vorkommen mehrerer gleichwerthiger Scheitelzellen überhaupt bestreitenden Standpunkt Dinglers mag bei dieser Gelegenheit doch an die Florideengattung *Chylocladia* erinnert werden, deren Wachstumsverhältnisse sich, zwar kurz doch wesentlich richtig, bei Kny<sup>2)</sup> und dann wieder bei Berthold<sup>3)</sup> beschrieben finden. Dass des letzteren Autors Abbildung völlig Naturgetreu möchte ich den »auf geometrischen Bedenken fussenden« Zweifeln Askenasy's<sup>4)</sup> entgegen hervorheben. Schon die Keimpflanze der *Chylocladia kaliformis*, die ich seinerzeit in Neapel untersuchen konnte, zeigt 4 grosse über's Kreuz gestellte Scheitelzellen (T. 22 f. 3 u. 4), die sich direct aus den Segmenten der ursprünglichen Quadrantentheilung der Spore entwickeln. Eine jede derselben gliedert zeitlebens eine einzige Segmentreihe

1) *G. Haberlandt*. Ueber Scheitelzellwachstum bei den Phanerogamen. Mitth. des Naturw. Vereins für Steiermark 1880. Dieses Autors neues Werk (Physiologische Anatomie Leipzig 1884) ging mir erst während des Druckes dieses Aufsatzes zu und konnte desshalb nicht mehr angezogen werden.

2) *L. Kny*. Ueber ächte und falsche Dichotomie im Pflanzenreich. Sitzber. d. Ges. natf. Freunde zu Berlin 16 Januar 1872. — Bot. Ztg. 1872 p. 704.

3) *G. Berthold*. Beiträge zur Morphologie u. Physiologie der Meeresalgen Pringsheims Jahrb. Vol. 13. 1882. p. 686.

4) *E. Askenasy*. Referat über Bertholds Arbeit. Bot. Ztg. 1883. p. 565.

in Richtung der Peripherie ab, und wird somit zur Mutterzelle eines Sectors des Pflänzchens. Dabei ist der für die Corallineen allenfalls mögliche Einwand, man habe es mit einer Gruppe je für sich wachsender Zellreihen zu thun, hier bei den Gestaltsverhältnissen des Röhrenförmig hohlen Thallus ausgeschlossen, dessen Sektoren offenbar mit Nothwendigkeit auf gegenseitige Verbindung angewiesen sind und zusammen ein Ganzes bilden. Sobald dann bei weiterem Wachsthum des Pflänzchens der centrale Hohlraum auftritt, womit Verbreiterung der Scheitelfläche Hand in Hand geht, wird die Zahl der Sektoren dadurch vermehrt, dass einzelne an den Grenzen der ursprünglichen Segmentreihen gelegene Zellen sich zu Scheitelzellen neuer Sektoren ausbilden. Anfangs liegen diese secundären Sektorenscheitel den 4 ursprünglichen Scheitelzellen noch unmittelbar an (vgl. Bertholds Abbildung l. c.), bei weitergehender Verbreiterung der Scheitelfläche wird aber ihre Zahl beträchtlich vermehrt, indem sie gleichzeitig in grössere Entfernung vom Centrum zu liegen kommen und ringsum von erwachsenen Zellen anderer Sektoren begrenzt werden. Daraus geht denn auch Leitgeb und Schwendener gegenüber hervor, dass thatsächlich mehr als 2 resp. 4 Scheitelzellen vorhanden sein können. Im übrigen kann ich mich im Wesentlichen beiden Autoren anschliessen, insbesondere scheint mir der oben citirte Leitgeb'sche Satz unzweifelhaft richtig. Ich gebe Schwendener auch unbedingt zu, dass es noch vieler sorgfältigen Untersuchungen bedürfen wird, bevor wir zu einer klaren Uebersicht der vorkommenden Fälle verschiedenartigen Scheitelwachsthums gelangen werden. Das beweisen schon die widersprechenden Angaben die in den neueren Publikationen in Hülle und Fülle vorliegen, und die weitere womöglich zunächst an denselben Pflanzen durchgeführte Nachuntersuchungen dringend wünschenswerth machen. Vermuthlich wird sich dabei herausstellen, dass die gewohnte Eintheilung in Scheitel mit Scheitelzelle und mit Initialmeristem nicht die zutreffende, dass man vielmehr Scheitel mit Schalenförmig gesonderten Meristemen von den einheitlichen zu unterscheiden haben wird. Bei den ersteren

ist ja eine gemeinsame Scheitelzelle a priori unmöglich; bei den letzteren werden die Vorkommnisse mit einer oder mehreren, sowie die ohne deutliche Scheitelzelle Specialfälle einer Erscheinungsreihe sein. Es dürfte dann weniger verwunderlich erscheinen, wenn wir dieselben bei einer und derselben Pflanze abwechselnd auftreten sehen.

Was schliesslich die von Dingler an den Gymnospermenscheiteln gefundenen und zum Theil neuerdings von Korschelt <sup>1)</sup> bestätigten Verhältnisse angeht, so halte ich diese jedenfalls für sehr beachtenswerth, zum wenigsten soweit sie die Stammspitze betreffen. Ich hatte weder Zeit noch Absicht mich in eine generelle Untersuchung dieser Fragen einzulassen. darf aber doch nicht verschweigen, dass Dingler's Abbildung der Scheitelfläche von *Ceratozamia* aufs schönste mit dem mir für *Psilotum* bekannten stimmt, und dass ich ausserdem an einigen zur Orientirung hergestellten Präparaten aus dem Primärspross der Keimpflanze von *Ginkgo* ganz analoges gesehen habe. Man vergleiche das von *Ginkgo* entnommene Bild (T. 18. f. 2).

Kehren wir zu unserem *Psilotum*pflänzchen zurück. Wir sehen wie sich die Nachkommenschaft beliebiger oberflächlicher Meristemzellen zu den Scheiteln der Dichotomiesprosse gestaltet, in welchen es endlich zur Ausbildung je einer tetraëdrischen Scheitelzelle kommt. Die Keimpflanze wächst nun, in völlig normaler Weise ihre beiden Zweige verlängernd, einige Zeit lang fort. Dann tritt an diesen entweder gleichzeitig oder successive erneute Dichotomie ein, die ungefähr senkrecht zur vorhergehenden zu erfolgen pflegt, so dass das junge Pflänzchen der Regel nach die Gestalt eines vierarmigen Ankers erhält (T. 19. f. 1, 7; vgl. auch f. 2, 3, 6). Dabei geht der Dichotomie das Schwinden der Scheitelzelle vorher, so dass indem die Mitte des Vegetationspunkts in Dauerzustand übertritt wieder zwei zunächst Scheitelzelllose seitliche Initialflächen entstehen.

In diesen wird aber dann sehr bald die Scheitelzelle in der

1) *P. Korschelt*, Zur Frage über das Scheitelwachsthum bei den Phanerogamen. Bericht d. Deutschen botan. Gesellsch. 1883. Bd. I. p. 472 seq. tab. XV.

obengeschilderten Weise aus einem der oberflächlich gelegenen Elemente regenerirt. Ich habe mich von diesem Thatbestand in einer Menge von Fällen überzeugt, wobei sorgfältig solche Astspitzen ausgesucht wurden, bei denen auch nicht der leiseste Grund für die Annahme vorlag, dass sie etwa ihr Wachsthum zu sistiren im Begriffe ständen. So lange die Dichotomiezweige noch sehr klein eben angelegt sind, ist eine Scheitelzelle nicht wahrzunehmen, später tritt dieselbe mit gewohnter Klarheit wieder hervor. Es bleibt, wie schon erwähnt, unter solchen Umständen die Möglichkeit bestehen, dass auch noch ganz unverzweigte Keimlinge es eventuell bis zur Bildung der Scheitelzelle bringen könnten, die dann bei der ersten Gabelung wieder verloren gehen müsste. Aber ich habe wie gesagt das tatsächliche Vorkommen dieses Falles nicht constatiren können. Beide Dichotomiezweige wachsen gewöhnlich in gleicher Weise aus. Nur selten und vereinzelt kommt Förderung des einen oder des anderen, und damit sympodiale Entwicklungsweise hinzu. Das minder begünstigte Sympodialglied bleibt dann an der Seite des anderen als seitlicher Buckel erhalten; eine vollständige Geradestreckung der Scheinaxe habe ich niemals beobachtet; durch die Richtungsänderung des geförderten Sprosses waren derartige Gabelungen meist leicht als solche kenntlich. Indem der geschilderte Entwicklungsgang sich fortdauernd an allen Zweigspitzen, soweit diese nicht zu wachsen aufhören, wiederholt, wird aus dem Keimling allmählig ein Korallenartig reich dichotomisch verästeltes Büschchen, an dem die primäre Axe (das Fusstück der ersten Dichotomie) wegen ihrer schlanken zugespitzten Gestalt noch lange nach Verlust der erzeugenden Brutknospe erkannt werden kann (T. 19, f. 6, 7). Endlich geht sie zu Grunde, und dann ist das Pflänzchen, wenn überhaupt, von einem reichlich verzweigten Fragment eines älteren Stockes nur noch auf anatomischem Wege zu unterscheiden.

Über das erste Auftreten des Gefässbündels in den Zweigen der Keimpflanze kann ich leider keine bestimmten Angaben machen. Alle meine Keimlinge, soweit sie als solche noch mit Sicherheit erkennbar waren, erwiesen sich als durchaus Gefäss-

los. Auf der anderen Seite zeigten alle untersuchten Rhizomfragmente älterer Pflanzen ein Gefässbündel, freilich von sehr wechselnder Stärke. In einigen verästelten langstreckigen aber dünnen Zweigen fand ich dasselbe indessen ausserordentlich reducirt, von winzigem Querschnitt, und blos aus 2 Gefässen und wenigen dünnwandigen Elementen bestehend. Hätte ich in diesem Zweig, der leider abgebrochen war, mit den Schnitten weiter nach rückwärts gehen können, so würde sich, wie ich vermuthe, eine allmähliche Abnahme haben constatiren lassen, die bis zum völligen Schwinden des Bündels geführt haben würde. Man vergleiche hierzu die Bilder, die Bertrand (37) p. 298 von Gefässbündelquerschnitten schwacher Zweige giebt, sowie den dazu gehörigen Text.

An dem Rhizom der erwachsenen Pflanze lassen sich, wie schon von Nägeli und Leitgeb (15) angegeben wurde, dreierlei verschiedene Zweigformen unterscheiden. Erstens nämlich solche die, mit einfachem terminalem Vegetationspunkt versehen, ringsum an ihrer ganzen Oberfläche mit braunen Haaren bedeckt sind, und abgesehen von ihrem centralen Gefässbündel den Gabelsprossen der Keimpflanze vollkommen gleichen. Weiterhin solche, bei denen der braune Überzug von Wurzelhaaren an kleinen kreisförmig begrenzten Stellen eine Unterbrechung erleidet, die sich als ebensoviele Vegetationspunkte mit glatter und spiegelnder Oberfläche zu erkennen geben. Einzelne derselben sieht man häufig zu Seitenzweigen auswachsen. Endlich solche bei denen der Haarüberzug schwächer und kürzer werdend, bei weiterem Wachsthum gänzlich verloren geht; bei denen ausser den eben beschriebenen seitlichen Vegetationspunkten und zwischen denselben die bekannten lanzettlichen, der Regel nach als Blätter bezeichneten, Schüppchen auftreten. Die beiden erstgenannten Zweigformen bilden wesentlich den unterirdischen Stock der Pflanze, die letzteren sind bestimmt, über den Boden tretend, sich zu grünen Laubtrieben auszubilden. Wir sehen von ihnen zunächst ab um zuvörderst die beiden erstgenannten Kategorien zu behandeln.

Rhizomzweige der ersteren Art bezeichnet Bertrand (37) als

„Branches souterraines simples“ und als „Sympodes de branches souterraines simples“. Die der zweiten und dritten Kategorie zusammen machen seine „Cladodes simples“ und „Sympodes cladodiques“ aus. In Gegensatz zu den „Branches“ characterisirt ihr Autor diese „Cladodes“ mit folgenden Worten: „Cône végétatif avec plusieurs centres de formation“. Diese Vegetationscentra sind aber, wie sich aus der weiteren Darstellung ergibt, nur aus dem Vorhandensein mehrerer Gefäßstränge in den betreffenden Trieben der Pflanze erschlossen, nicht direkt beobachtet. Es entspricht das vollkommen der höchst subjectiven construirenden Auffassung des betreffenden Autors, deren Principien man in seiner „Théorie du faisceau<sup>1)</sup>“ nachlesen wolle. Den Bau der Sprossscheitel hat Bertrand durchaus verkannt; er bildet für seine „Branches“ keine Scheitelzelle, sondern sogar ein schichtenweis differenzirtes Meristem ab. Unter diesen Umständen wird es weiter keiner ausführlichen Darstellung seiner Ideen bedürfen, zumal es wohl wenige Botaniker geben mag, die mit ihm geneigt sind die gesammte Morphologie auf Verlauf und Anordnung der Gefäßbündel in den Gliedern der Pflanze zu gründen.

Es werden bei Bertrand ferner ganz positive Angaben über die morphologische Beschaffenheit der Verzweigungssysteme und über die Orientirung der aufeinanderfolgenden Dichotomien im Raum gemacht. Ich habe in beiderlei Hinsicht so bestimmt fixirte Resultate wie dieser Autor nicht gewinnen können, zumal schienen mir die Dichotomieebenen ziemlich verschiedenartig und wechselnd zu sein, keineswegs alle wie Bertrand will derselben Fläche anzugehören. Dass ferner die Mehrzahl der von ihm als Sympodien bezeichneten Zweige in Wirklichkeit keine solchen sind und deshalb hier nicht in Frage kommen können wird weiterhin ausgeführt werden.

Bei den beiden in Frage stehenden Sprossformen des erwachsenen Stockes ist das Scheitelwachsthum mittelst tief eingesenk-

---

1) C. E. Bertrand, Théorie du faisceau. Bulletin scientif. du dép. du Nord. 2 série. 3 année 1880. nos. 2, 3, 4.

ter Segmentabschneidender tetraëdrischer Scheitelzelle genau in der Weise entwickelt wie bei der Keimpflanze. In allen wohl ausgebildeten raschwüchsigen derartigen Trieben ist es bei einiger Übung leicht sich von deren Vorhandensein zu überzeugen. Sie fehlt nur dann wenn man eben getheilte Spitzen von Zweigen der ersten Kategorie untersucht, wobei es sich dann um dasselbe Verhältniss handelt, welches oben bei Besprechung der Keimpflanze des längeren auseinandergesetzt worden ist. Ebenso wie dort kann auch sympodiale Ausbildung der Gabelungen hinzu kommen. Wenn aber Bertrand, wie gesagt, solches von all' den seitlichen Anlagen der in zweiter Linie erwähnten Sprosse annimmt, so ist er im Irrthum, denn diese entstehen ursprünglich seitenständig in akropetaler Folge am Mutterglied. Wir sehen also die Verzweigung an einem Stock einmal auf dem Weg der Dichotomie, ein anderes Mal auf dem der seitlichen Knospenbildung vor sich gehen.

Wenn man nemlich an den mit weissen seitlichen Fleckchen versehenen Rhizomtrieben den Ursprung dieser untersucht, so überzeugt man sich dass sie stets in unmittelbarer Scheitelnähe angelegt werden, also in einer Region in der sie von dem umgebenden gleichfalls meristematischen Gewebe äusserlich nicht unterschieden werden können. Indem dieses dann weiter rückwärts in Dauerzustand übergeht, treten sie, da sie meristematisch verbleiben deutlicher hervor. Der Längsschnitt eines Sprosses an dem eben eine solche seitliche Anlage entstanden gewährt mit der Loupe gesehen das in den Fig. 6, 7, 8, 11 der Tafel 22 dargestellte Bild. Man sieht im Scheitelmeristem zwei locale Verdichtungen deren eine apical gelegen; die andere zur Seite gerückt ist. Zu jedem dieser oberflächlich gelegenen dichten und undurchsichtigen Punkte läuft ein in Entstehung begriffenes Gefässbündel. Genauere Untersuchung ergiebt weiterhin dass jedem der beiden undurchsichtigen Punkte eine normale Segmentbildende Scheitelzelle angehört. Eine dieser Scheitelzellen ist die apicale mittelst deren der Spross sich verlängert; die andere ist die seitlich neu entstandene. Beide liegen räumlich so nahe nebeneinander, dass die Annahme, es sei die ursprüng-

liche Scheitelzelle wie bei der Dichotomie der erstbehandelten Zweige verschwunden, es seien dann an ihrer Stelle 2 neue aufgetreten, a priori keinen Boden hat, und dass nicht bezweifelt werden kann, dass wir es hier mit seitlicher Neubildung einer solchen zu thun haben, welche bei gleichzeitig fortdauernder Thätigkeit der terminalen hinzutritt. An einigen Präparaten habe ich mich sogar durch Verfolgung der Segmentgrenzen davon überzeugen können dass die neue Scheitelzelle in einem der letzten, wahrscheinlich im 4<sup>ten</sup> Segment entstanden war. Ob übrigens dieser ihr Entstehungsort in Bezug auf die Segmente ein constanter, möchte ich bezweifeln; es werden da vermuthlich Differenzen vorkommen, was sich indessen nur sehr schwer und unter Zuhilfenahme sehr ausgedehnter Materialien wird feststellen lassen. Sobald nun die seitliche Scheitelzelle ausgegliedert ist, schneidet sie einige Segmente ab die in Aussen- und Binnenzellen zerfallen. Sowohl sie selbst als auch die Aussenzellen dieser Segmente sistiren bald alle weiteren Theilungen und erscheinen alsdann inmitten des umgebenden kleinzelligen Meristems wie ein Nest verhältnissmässig grosser und tief ins Gewebe eingreifender Elemente (T. 22, f. 5, 9, 10).

Erneute Thätigkeit der Scheitelzelle tritt erst dann wieder ein wenn die zunächst ruhende Anlage auszuwachsen beginnt, wobei es indessen auch sehr häufig vorkommt dass sie nicht weiter betheiliget wird, dass vielmehr aus den Segmenten ein reichliches Meristem hervorgeht, in dem sich eine oder die andere Zelle zur neuen Scheitelzelle hervorarbeitet (T. 21, f. 1; 22, f. 1). Unterbleibt das Auswachsen so geht die ganze Anlage zuletzt, gewöhnlich unter Bräunung der Initialgruppe zu Grunde.

Nachdem ich mich einmal von der wirklich statthabenden seitlichen und Segmentbürtigen Entstehung besagter Anlagen überzeugt hatte, hegte ich doch noch immer die Vermuthung dass deren Zahl am erwachsenen Spross durch Hinzukommen adventiver Bildungen noch vermehrt werden möchte. Allein viele auf diese Fragestellung gerichtete Untersuchungen ergaben mir stets ein negatives Resultat; ich konnte nicht einen einzigen

Fall finden der in dieser Weise hätte gedeutet werden müssen. Deshalb glaube ich, dass Bertrand (37) wohl im Grossen und Ganzen Recht hat, wenn er den Psilotumtrieben die Fähigkeit der Adventivknospenbildung abspricht. Damit stimmen auch die von ihm angestellten Vermehrungsexperimente überein, die ich nicht wiederholt habe; bei welchen sich ergab (l. c. p. 263, 267) dass die Vermehrung nur dann gelingt, wenn an den dazu benutzten Rhizomfragmenten irgend welcher Vegetationspunkt erhalten ist. Deswegen wuchsen Zweige der ersten Kategorie, an beiden Enden abgebrochen, niemals zu jungen Pflanzen aus (sie können eben nur Brutknospen erzeugen), während an denen der zweiten Art in solchem Fall das Auswachsen von den lateralen Anlagen seinen Ausgang nahm. Immerhin ist dennoch in einem gewissen Sinn die Bildung adventiver Glieder der Pflanze eigen, wenn man nemlich die Regeneration der durch etwaige Beschädigung verlorenen Scheitelzelle aus dem noch meristematischen segmentbürtigen Gewebe als solche rechnen will. Wie schon erwähnt tritt diese bei Psilotum mit äusserster Leichtigkeit ein, sie ist auch für die Pflanze von grosser Wichtigkeit, da die nackten Scheitel der unterirdischen Triebe in dem von ihnen durchwucherten Boden den mannigfaltigsten Fährlichkeiten ausgesetzt sind. Werden sie zerstört so können die seitlichen Anlagen auswachsen; wird auch deren Scheitelzelle beschädigt so können sich in der Peripherie des Meristems mehrere neue bilden, so dass es nicht selten vorkommt, dass man aus einer ursprünglichen Anlage mehrere Triebe hervorwachsen sieht. Es ist begreiflich dass dieser Umstand die Unregelmässigkeit der Rhizomverzweigung unserer Pflanze beträchtlich steigert. Wie sehr er derselben gelegentlich nützlich werden kann, das zu beobachten hat man in den botanischen Gärten an solchen Pflanzen alltäglich Gelegenheit, denen die oberirdischen Triebe abgeschnitten oder sonstwie beschädigt werden. Man sieht alsdann an deren Basis die seitlichen Anlagen alle oder zum Theil zu Sprossen auswachsen, die sich gewöhnlich krüppelig und kümmerlich entwickeln, häufig auch bald ihr Wachsthum einstellen. Dann brechen aus ihrem Basaltheil immer wieder neue ähnliche

Triebe hervor, die oftmals zu zweien und dreien neben einander der gemeinsamen breiten und flachen Anlage entsprossen.

Eine eingehendere Darstellung aller dieser Verhältnisse fehlt in der Literatur. Nägeli und Leitgeb's Behandlung (15) ist gar zu kurz gefasst, generalisirt auch zu sehr, und lässt die scharfe Scheidung der differenten Glieder vermissen. Was die Figuren anlangt so geben f. 8 u. 9 exacte Bilder von Längsschnitts- und Oberflächenansicht eines subterranean Sprosses. Bei f. 12 heisst es in der Tafelerklärung: „Oberflächenansicht des Scheitels eines Rhizoids; v, v 2 Scheitelzellen, die eine gehört dem Rhizoid die andere einer Blatt- oder Astanlage an. Ich möchte aber fast an der Richtigkeit dieser Deutung des Bildes zweifeln, da man, wenn eine der dreieckigen Zellen wirklich die functionirende Scheitelzelle wäre, nach meinen Erfahrungen, mehr Segmentgrenzen müsste erkennen können. Ferner müsste die Entstehung der Tochtterscheitelzelle unmittelbar am oberen Rand des Segmentes befremden, von dem sie doch in den von mir beobachteten Fällen durch einen Zellstreifen getrennt war. Es wird nicht angegeben welcher Art das Rhizoid gewesen, ich möchte aber wohl glauben dass die Figur einen in Theilung befindlichen Scheitel ohne deutliche Scheitelzelle darstelle, auf welchem man als Folge der bekannten eigenthümlichen Theilungsweise sehr vielfach derartige dreieckige Zellen findet. Da jedoch der zugehörige Längsschnitt fehlt wird diess nicht mit Sicherheit festgestellt werden können. Auch die Deutung der fig. 11 ist mir durchaus zweifelhaft. Denn die Zellen a, b, c, die als Scheitel von Blatt- resp. Zweiganlagen angesprochen werden, stehen gar zu gedrängt bei einander und bei der supponirten Scheitelzelle des Ganzen. Sollte nicht auch dieses Präparat einem Scheitel entnommen sein, der in Verbreiterung begriffen keine dominirende Einzelzelle mehr erkennen lässt.

Noch erübrigt die Besprechung der Rhizomzweige dritter Kategorie, die wie oben erwähnt bestimmt sind zu den über den Boden tretenden grünen Laubtrieben auszuwachsen. Diese richten von Anfang an ihre Spitze schräg nach oben. Gewöhnlich

entstehen sie durch Auswachsen seitlicher Anlagen der Sprosse zweiter Art, mitunter erleidet der Gipfel eines solchen direkt die Umänderung. Er ändert dann in charakteristischer Weise Aussehen und Wachstumsrichtung, indem die gelbbraune Färbung sowohl, als auch die Wurzelhaarbildung allmählig schwinden, während gleichzeitig die Entstehung von Spaltöffnungen anhebt. Auch die seitlich hervorsprossenden Laubtriebe haben in ihrem untersten Theil noch die Beschaffenheit von Rhizomzweigen, die ebenso wie bei jenen allmählig in einer Übergangsregion verloren geht.

Alle Laubsprosse weisen fernerhin unterwärts die gleichen seitlichen Anlagen wie die in 2<sup>ter</sup> Linie betrachteten Rhizomsprosse auf, und das nicht nur an ihren behaarten Basalthteilen, sondern auch an dem grüngefärbten Stamm und seinen ersten Verzweigungen. Weiter nach oben kommen sie dann freilich gänzlich in Wegfall. Im Falle ungehinderter Entwicklung des Laubsprosssystems pflegen sie vollkommen zu verkümmern; oder es werden doch nur die untersten von ihnen zu kegelförmigen, ihre Entwicklung bald einstellenden, warzenartigen Vorsprüngen ausgebildet. Nur bei Beschädigungen oder beim Absterben des Haupttriebes treten sie dann, sich weiterbildend, an dessen Stelle. Wir werden darauf nochmals zurückkommen. Hier mag nur noch erwähnt sein, dass *Psilotum flaccidum* sich in dieser Beziehung etwas anders verhält als die gewöhnliche Art <sup>1)</sup>. Bei jenem nehmen nemlich die Laubtriebe eine viel bedeutendere Stelle in der Oekonomie der Pflanze ein; sie richten sich nicht unmittelbar auf sondern bilden eine weithin kriechende, nur allmählig emporstrebende Basalpartie aus, die den Übergangscharacter zwischen Rhizomglied und Laubspross zur Schau trägt und deren seitliche Anlagen der Regel nach zu normalen Rhizombüscheln auswachsen. Und letzteres tritt häufig noch in einer Region ein, in der bereits die grüne Chlorophyllfärbung Platz gegriffen hat. Natürlich tragen diese Verhältnisse nicht wenig

1) Die zu dieser Untersuchung benutzten Materialien von *Psilotum flaccidum* verdanke ich Dr. Treubs Güte, der mir die Pflanze lebend, und in Alkohol, zu wiederholten Malen übersandte.

zu der raschen peripherischen Ausbreitung des Stockes dieser Species bei.

Gleich oberhalb der Übergangsregion beginnt der junge Laubtrieb die bekannten lanzettlichen Anhänge zu erzeugen, die von den Autoren als Blätter bezeichnet zu werden pflegen. Gleichzeitig nimmt er die kantige Form an, die ihm und seinen Verzweigungen von nun an dauernd erhalten bleibt. Sehr bald nachdem er über die Bodenfläche getreten ist, beginnt sein Scheitel in rascher Aufeinanderfolge Verzweigungen zu entwickeln, die im erwachsenen Zustand das Aussehen normaler Dichotomien bieten. Gelegentlich, jedoch nicht allzu häufig, kommen in den untersten Verzweigungen des Laubsprosses von *Psilotum triquetrum* auch Trichotomien vor. Wenn im erwachsenen Zustand die Fusstücke dieser untersten Dichotomien oft Fingerslänge aufweisen, so ist das fast vollständig auf das ausgiebige nachträgliche Wachstum derselben zu schieben. Denn der Anlage nach folgen die Theilungen des Scheitels einander stets so rapide, dass man bei Untersuchung wachsender Spitzen stets 2 oder gar 4 bereits ausgebildete Vegetationspunkte, in jugendlichem Zustand und zusammen von den älteren Blättern umhüllt, vorfindet, deren Theilungsebenen alsdann kreuzen, was bei der gedrängten Stellung sich auf mechanische Gründe zurückführen lassen dürfte. Ob diese Vermuthung richtig oder nicht, das würde sich durch Untersuchung des eben über den Boden tretenden Sprosses von *Psilotum flaccidum* direkt prüfen lassen. Hier fallen nemlich alle Dichotomien in eine Ebene. Ist sie stichhaltig, so müssen dieselben hier in langsamerer Folge entstehen, sich erst dann wiederholen wenn die Sprosse bereits durch eingetretenes ausgiebiges Wachstum weiter auseinander gerückt sind. Andernfalls müssten freilich andere inhaerente Gründe für diese Stellungsdifferenz bedingend sein. Leider habe ich dergleichen junge Laubspresse des *Ps. flaccidum* nicht untersuchen können; die mir in lebendem Zustand aus Buitenzorg gesandte Pflanze starb ab ohne dergleichen producirt zu haben. Durch wiederholte Gabelung wird die reiche büschlig-dichotome Verästelung des oberirdischen Sprosses bei *Psilotum triquetrum*

erzielt. Dabei nimmt in jeder folgenden Zweiggeneration die Kräftigkeit der Glieder in regelmässiger Weise ab; es geht, in direkter Beziehung zu der Stellung der Blätter, damit eine Änderung ihrer polygonalen Querschnittsform Hand in Hand.

Die sämtlichen Endverzweigungen nemlich sind dreikantig und tragen ihre Blätter in dreizeiliger Anordnung, meistens einer ziemlich regelmässigen  $\frac{1}{3}$  Stellung entsprechend, die indessen in Folge ungleicher Internodienstreckung undeutlich werden kann. Unterwärts in den älteren Dichotomiegliedern nimmt die Kantenzahl des Querschnitts allmählig, aber durchaus nicht in regelmässiger Folge, zu; das Fussstück des ganzen Laubsprossbüschels (Bertrands „cladode souche“) hat stets mehrkantig-sternförmigen Umriss. An allen diesen nicht dreikantigen Trieben ist auch überall eine andere Blattstellung als  $\frac{1}{3}$  vorhanden, deren genauere Bestimmung mir jedoch in keinem Einzelfall hat gelingen wollen, da die Störungen der Regelmässigkeit wie sie die ungleiche Internodienstreckung hervorbringt hindernd in den Weg treten. Man findet in der That die Blätter einmal weit von einander gerückt, dann wieder dicht zusammengeschoben, und ist es unmöglich an dem kantigen und häufig gedrehten Stengel die Orthostichen zu erkennen. Einfacher gestaltet sich die Sache bei *Psilotum flaccidum*. Hier ist durchweg, in allen Verzweigungsgenerationen, die regelmässige  $\frac{1}{3}$  Stellung vorhanden, auch an den basalen Gliedern des Büschels, wenschon sich diese durch stumpf dreikantige Querschnittsform von den anderen, die abgeflacht und bandartig platt erscheinen, unterscheiden.

In Bezug auf die Blattstellung von *Psilotum* finden sich einige wenige Angaben in der Literatur vor. Am schärfsten spricht sich Frantl (27) darüber aus. Es heisst bei ihm p. 92: „Ich konnte an Sprossen von *Psilotum*, die auf eine längere Strecke regelmässige Blattstellung mit Divergenz  $\frac{1}{3}$  zeigten (an stärkeren Stämmen kommen höhere Divergenzen mit longitudinalen Verschiebungen vor) nachweisen, dass bei der sogenannten Dichotomie der eine Spross die Blattstellung fortsetzt, während der andere in der Blattachsel entspringend mit Prosentese  $\frac{1}{3}$  seine

Blattspirale (in allen beobachteten Fällen homodrom) beginnt. Das Tragblatt ist aber dem Achselspross auf eine Strecke angewachsen." Was den hier geschilderten Einsatz der Blattstellung an den Dichotomiesprossen betrifft (Prantl lässt sie freilich nicht als solche gelten, wir kommen nachher auf diesen Punkt zurück, einstweilen mögen sie so nach dem Aussehen im erwachsenen Zustand bezeichnet sein), so habe ich denselben allerdings in einzelnen die letzten Generationen des Verzweigungssystems betreffenden Fällen annähernd so gefunden; in der Regel ist es mir aber unmöglich gewesen eine so bestimmte Anordnung der Blätter zu erkennen. Immerhin könnte dieselbe auch in diesen Fällen dennoch vorhanden gewesen sein, was ich den grossen Untersuchungsschwierigkeiten gegenüber gern einräumen will. Bei *Lycopodium* haben weder Cramer <sup>1)</sup> noch Hegelmaier <sup>2)</sup> eine bestimmte desbezügliche Regel nachweisen können. Im übrigen spricht für einen regelmässigen Zweigeinsatz das Verhalten des in seiner Blattstellung viel einfacheren und übersichtlicheren *Psilotum flaccidum*, von dem in T. 23, f. 9 ein eben gegabelter Sprossgipfel, in T. 23, f. 10, 11 das Verhalten im ausgebildeten Zustand dargestellt ist. Bei weitem für die Mehrzahl der Fälle (19 unter 24 aufgenommenen Exemplaren) stellt sich die Sache wie in f. 10. Auf das letzte unter der Gabelung befindliche Blatt a folgen die Anfangsblätter der beiden Zweige an deren Aussenseite derart als ob der Spross ungetheilt weiter ginge; an dem dem Blatt a zunächst stehenden Zweig ist das erste Blatt superponirt, an dem ferneren wird die Distichie des Fussstücks einfach fortgesetzt. Der seltenere in f. 11 dargestellte Fall unterscheidet sich nur dadurch, dass das Blatt a an dem ihm zunächst stehenden Spross heraufgerückt ist. Das kann man mit Leichtigkeit an dem Umstand erkennen dass der Zweig nun mit zwei superponirten Blättern beginnt, woraus zu schliessen dass nicht  $\varphi$  sondern das hinauf-

1) C. Cramer, Über *Lycopodium* Selago. Nägeli u. Cramer, Pflanzenphysiol. Untersuchungen, Heft III. 1855. p. 11.

2) F. Hegelmaier, Zur Morphologie der Gattung *Lycopodium*. Bot. Ztg. 1872. p. 815.

verschobene  $a$  das Endblatt des Fusstückes darstellt. Das Bild des in Gabelung begriffenen Vegetationspunktes (T. 23. f. 9) stimmt damit vollkommen überein; Blatt  $\beta$  kann hier deshalb nicht das letzte des Fusstückes sein, weil ihm die Anfangsblätter beider Theilspresse gegenüber fallen würden. Blatt  $a$  ist gleichfalls ausgeschlossen, da bei seiner Endblattstellung, an der Aussenseite des abgewandten Gabelzweigs Superposition der Blätter  $a_1$  und  $\beta$  statt haben würde. Es bleibt somit das Blatt  $a_1$  allein übrig, und hier stimmt denn auch alles; die Anfangsblätter der Zweige  $\beta$  und  $b$  entsprechen in ihrer Lage genau den am entwickelten Glied vorhandenen Verhältnissen. Es ist leicht einzusehen dass in Folge des ausgiebigen Intercalarwachsthums nicht nur  $\beta$  immer, sondern mitunter auch  $a_1$  auf die Aussenseite der Gabelglieder zu stehen kommen. Ähnliche Verschiebungen werden nun auch, und wie ich vermuthe noch in ausgedehnterem Maasse bei *Psilotum triquetrum* statt haben. Und wenn das zu der minder übersichtlichen Blattstellung hinzukommt, so erklärt sich, warum in so vielen Fällen keine sichere Vorstellung vom Zweigeinsatz erhältlich war.

Eine sonderbare, allerdings seinen Theorien conforme, Anschauung von dem Aufbau des Laubsprosses und seiner Auszweigung hat Bertrand (37) entwickelt, die hauptsächlich auf die Anordnung der Gefässbündel, auf die Zunahme der Kantenzahl und auf die anscheinend regellose Blattstellung in den unteren älteren Theilen des Sprosssystems begründet erscheint. Er hält nämlich die *Cladodes souches*, d. h. das Fusstück des ganzen Systems und die Fusstücke seiner älteren Dichotomien, für Agglomerate Büschelartig mit einander verwachsener Sprosse, die er mit den Fasciationen vergleicht. Er erklärt ihre wechselnde Kantenzahl und die Anordnung ihrer Blätter, seiner „*règle des coalescences*“ entsprechend, dadurch dass bei dem Zusammenwachsen der Sprosse die an die Verwachungsseite derselben fallenden Kanten und Blätter in Wegfall kommen müssen. Es ist, nach dem oben über Bertrands Grundprincipien gesagten, wohl nicht nöthig ausführlich auf die Kritik dieser Anschauung einzugehen.

Während die unterirdischen Glieder des Stockes eine zeitlich unbeschränkte Entwicklung bieten, ist diess bezüglich der Laubprossysteme keineswegs der Fall. Ihre sämtlichen Verzweigungen, bei kräftigen fructificirenden Sprossen in grösserer Anzahl als bei sterilen oder schwächlichen auftretend, werden wie erwähnt in rascher Folge angelegt; zuletzt erfolgt die Streckung der Endglieder, die sich dann noch einige Zeit ohne weitere Theilung unter Spitzenwachsthum verlängern, um schliesslich zeitweilig oder für immer in Dauerzustand überzugehen.

Besonders an sehr kräftigen fructificirenden Sprossen habe ich Wiederaufnahme des Wachsthums nach längerer Ruhepause beobachtet; die neu zugewachsenen Stücke erzeugten dann auch noch, freilich nur spärliche, Dichotomien. Im Anfang dünn und steril erstarkten sie bald und brachten wiederum reichliche Früchte zur Reife. Derartige Sprossbündel hängen dann, durch das Gewicht ihrer Spitzen niedergezogen, über den Rand der Culturefässe herunter. Möglicherweise tritt dieses, bei Culturexemplaren nur an ausnahmsweise kräftigen Stöcken beobachtete, periodische Weiterwachsen in der Heimath unter günstigen Umständen in ausgedehnterem Maasse ein. Im übrigen scheint ihre Entwicklungsdauer in einer gewissen Beziehung zum Hervorbrechen junger Triebe aus dem Rhizom zu stehen. Sobald deren nemlich ein paar neue hervorgetreten sind, wird in allen Fällen das Wachsthum der alten für immer sistirt. Schon Hofmeister (9) ist diess aufgefallen. Er sagt pag. 126: „Es ist bei diesen Lycopodiaceen das Auftreten von Sprossen mit begrenztem Wachsthum und beschränkter Lebensdauer, welche ausschliessend zur Fruchtbildung bestimmt sind, eine Erscheinung die aufs lebhafteste an die Bildung der Wedel der Farne erinnern muss.“ Längere Dauer als die des *Ps. triquetrum* scheinen dagegen die Laubtriebe von *Psil. flaccidum* zu besitzen, die zahllose Dichotomien aufweisend, als Rossschweifähnliche Büschel von Meterlänge und mehr aus den Ästen der Waldbäume herabhängen. Die Pflanze findet sich nicht in der allernächsten Umgebung Buitenzorgs, ich habe sie auch dort bloss in zahlreichen Individuen gesehen, die die einheimischen Sammler von den

Bergen gebracht hatten. An ihnen allen fand sich nur ein einziges im Hervortreten begriffenes Sprosssystem. Auf Rinde gebunden und an den Schattenbäumen der Gärtnerei aufgehängt, begannen dieselben gegen das Ende meines Aufenthaltes wohl weiter zu wachsen, neue Triebe erschienen aber noch nicht über der Bodenfläche. Vielleicht dass ich solche werde beobachten können, wenn die Einführung des Gewächses in unsere Treibhäuser, die leider bereits einmal fehlschlug, bei erneutem Versuch gelingen sollte.

Einer genaueren Untersuchung des Scheitelwachsthums innerhalb dieser Laubsprosssysteme stellen sich nun leider grosse und schwer überwindbare Schwierigkeiten entgegen, die theilweis in der Beschaffenheit der Objekte, hauptsächlich aber in der Spärlichkeit des Materials begründet sind. Denn man muss wie schon mehrfach erwähnt, wenn anders man nicht seine ganzen Pflanzen einbüßen will, mit der Wegnahme wachsender Spitzen, noch viel mehr aber mit der eben aus dem Boden tretender Sprosssysteme ganz ausserordentlich vorsichtig verfahren. Und die sparsamen Materialien die ich bei der langsamen Entwicklung der Pflanze allmählig aufgesammelt habe, reichten zur Klarstellung der Verhältnisse nicht aus. Bei den grossen Untersuchungsschwierigkeiten sollte man zu diesem Behuf das Objekt in grösster Menge zur Disposition haben. So liegt denn hier die empfindlichste Lücke in dieser Untersuchung vor. Freilich ersieht man aus der Literatur dass es auch Anderen nicht besser als mir ergangen. Es findet sich nemlich nichts bezügliches als die einzige gelegentliche Bemerkung Strasburger's (21) die hier folgt (p. 117): „Von Psilotum sei hier noch bemerkt dass dasselbe eine dreiflächig zugespitzte Scheitelzelle nur an den unterirdischen Wurzelähnlichsten Rhizoiden erkennen lässt, dass die oberirdischen Theile hingegen eine solche Scheitelzelle nicht besitzen, vielmehr ein wahrhaft pinselförmiges Wachsthum zeigen.“

Immerhin habe ich nun nach und nach eine ziemliche Anzahl der in Frage stehenden Spitzen genauer Musterung unterzogen, und kann nach dem was ich gesehen die Angaben Stras-

burgers in solcher Allgemeinheit nicht für zutreffend halten. Denn erstens kommt eine Segmentabschneidende Scheitelzelle thatsächlich nicht selten vor (T. 21, f. 2; T. 22, f. 11), wenngleich sie in der grösseren Mehrzahl der Fälle allerdings nicht erkannt wird; und dann habe ich das „wahrhaft pinselförmige“ Wachsthum, also einen deutlich coaxialen Bau des Vegetationspunkts auch in solchen Fällen nicht finden können, wo sie wirklich nicht nachweisbar war. Es mag noch hinzugefügt werden, dass die sämtlichen mir untergekommenen Fälle mit zweifelloser Scheitelzelle den fructificirenden Endverzweigungen des Sprosssystems angehörten, bei welchen die Scheitelfläche von geringerem Umfang zu sein pflegt, bei denen auch weitere Auszweigungen der Regel nach nicht mehr entstehen. Zumal von *Psilotum flaccidum* wurden häufig solche Präparate gewonnen, doch lagen mir auch von der anderen Art einige vor. In früheren Entwicklungszuständen des Laubsprosses, so lange derselbe noch reichlich dichotomirt, konnte ich auf dem breiten Scheitelareal allerdings so wenig wie Strasburger eine Scheitelzelle nachweisen, und das gleiche gilt von den hier sich findenden Anlagen seitlicher Glieder. Indessen möchte ich es einstweilen, der Untersuchungsschwierigkeiten halber, vermeiden, mich definitiv darüber auszusprechen. Wenn sich freilich die Sache wirklich so wie hier angedeutet verhalten sollte, so würde es nahe liegen das Hervortreten und Schwinden der Scheitelzelle in direkte Beziehung mit der grösseren oder geringeren Verbreiterung des Meristemscheitels, oder was dasselbe ist, mit dem mehr oder minder intensiven und beschleunigten Wachsthum in den abgegliederten Segmenten zu setzen.

In der ganzen bisherigen Betrachtung haben wir uns ausschliesslich an den ausgewachsenen Spross gehalten und dessen Verzweigung demnach einstweilen nach dem Augenschein unbedenklich als Dichotomie bezeichnet. Es fragt sich aber der Thatsache gegenüber, dass bei denselben Rhizomgliedern sowohl derartige Dichotomie als auch progressive Bildung seitlicher Glieder vorkommt, in wie weit wir zu solcher Bezeichnung wirklich berechtigt sind. Sehen wir ja doch dass desbezüglich neuer-

dings verschiedentlich Zweifel geäußert werden, dass Sadebeck (30) p. 299 geradezu sagt: „Die Verzweigung ist wie bei den übrigen Lycopodiaceen eine monopodiale“ wobei er sich für die Rhizomspresse auf Nägeli und Leitgeb (15), für die hier vor allem in Frage kommenden oberirdischen auf Prantl (27) stützt. Da ist nun aber zu bemerken dass letzterer sich auf eine Entwicklungsgeschichtliche Begründung seiner Ansicht gar nicht eingelassen, dieselbe vielmehr, in dem Wunsch eine Annäherung an die Farne zu gewinnen und unter dem Eindruck von Hegelmaier's Studien an Lycopodium (Bot. Ztg. 1872. p. 821) direkt aus der Betrachtung der Blattstellung am erwachsenen Spross abgeleitet hat. Eine solche Beweisführung erscheint aber, wenn man das oben über den Zweigeinsatz gesagte berücksichtigt kaum ausreichend, und es wird sich um so mehr empfehlen mit ein paar Worten darauf einzugehen, als diese Frage für den Palaeophytologen ganz besondere Bedeutung besitzt. Offenbar kann bei den angezogenen, progressive laterale Anlagen bildenden, Sprossen wirkliche Dichotomie nur in dem Fall eintreten, wenn wie Nägeli und Leitgeb (15) p. 150 bereits ausführen die Scheitelzelle selbst die Theilung erfährt, oder wenn dieselbe zunächst verloren geht und dann dem homogenen Scheitelmeristem zwei völlig gleichwerthige Höcker entspriessen. Persistirt sie dagegen und entsteht neben ihr eine neue in den Segmenten, nun so haben wir eben eine seitliche Anlage wie die anderen vor uns, die sich von diesen höchstens durch ihre frühe Weiterentwicklung, durch welche der Mutterspross aus seiner Richtung abgelenkt wird unterscheidet. Und schliesslich gilt bei Licht besehen, genau dasselbe auch von der ächten Dichotomie, die dann eintreten kann, wenn die progressive Bildung von Seitengliedern bis in die Scheitelzelle selbst hineinrückt. Insofern stimme ich vollkommen mit Hegelmaier überein, der auf Grund seiner Untersuchungen an Lycopodium sich dahin ausspricht dass eine scharfe Scheidung beider Verzweigungsformen nicht überall thunlich erscheine (vgl. auch Nägeli u. Schwendener, Microscop, 2<sup>te</sup> Aufl. p. 619), und werde mit all' den erwähnten Autoren die Verzweigung der Lycopodiaceen gern für eine mo-

nopodiale erklären, im Falle dieselben den Gegensatz zwischen monopodial und dichotom fallen zu lassen und letztere Verzweigungsform als eine blossе Modification der ersteren zu betrachten geneigt sind.

So wenig wie Nägeli und Leitgeb habe ich jemals an einem der in Rede stehenden Sprosse eine Mediantheilung der Scheitelzelle gesehen, ich habe auch niemals einen solchen, nach deren Verschwinden, in Bildung zweier gleichen Zweighöcker angetroffen. Präparate aber die eine oder die andere seitliche Anlage in solcher Stellung zeigten, dass sie füglich als Pseudodichotomien in statu nascenti gedeutet werden konnten, habe ich zu oft wiederholten Malen in Händen gehabt. (T. 22. f. 6), wenn ich gleich nicht in der Lage bin ein solches mit allem Detail abzubilden, weil es sich nemlich niemals so traf dass die Schnittebene genau durch beide Scheitelzellen gegangen wäre. Mehr als diesen Wahrscheinlichkeitsbeweis kann ich freilich nicht erbringen, da es ja nicht möglich zu ermitteln, wie Sprosse die man zerschneiden muss sich weiterhin verhalten haben würden. Leider fällt bei den ringsum behaarten Zweigen der ersten Kategorie, die ihre Scheitelzelle vor der Gabelung verlieren, sie an den Gabelsprossen regeneriren, jeder Anhaltspunkt zur Beurtheilung der hier in Frage stehenden Entwicklungsdifferenz fort. Ob beide Höcker ins Scheitelareal sich gleichmässig theilen, ob einer das Mutterglied abschliesst, der andere ein wenig seitlich entsteht, das zu entscheiden erfordert Beobachtungen der subtilsten Art, die noch dazu dem subjectiven Ermessen den weitesten Spielraum lassen, da man ja doch nicht im Stande ist bis zu den Uranfängen beider Höcker zurückzugehen, wie es eigentlich erforderlich wäre. Indessen müssen schliesslich auch hier mutatis mutandis die obigen principiellen Erwägungen Geltung haben.

Die Laubtriebe sind wie erwähnt bezüglich ihrer Zweigentwicklung noch nicht hinreichend untersucht, es liegt indessen kaum ein Grund vor bei ihnen anderes Verhalten anzunehmen als bei denjenigen Rhizomsprossen deren unmittelbare Verlängerung und Fortsetzung sie bilden. Wir werden also wohl wagen dürfen die dort gewonnene Anschauung auf sie direct zu über-

tragen, natürlich unter Vorbehalt weiterer eingehender Untersuchung. Alsdann würde sich bei ihnen die Sache ganz einfach wie folgt stellen. Die im Scheitelmeristem zur Anlage gelangten Glieder wachsen theils alsbald und die Hauptspresse zur Seite drängend zu „Dichotomien“ aus, theils stellen sie bald ihr Wachstum ein und persistiren als laterale schlafende Augen, die für den Fall der Beschädigung des Sprosssystems als Reserven dienen. In den unteren Gliedern des Büschels überwiegen diese letzteren, daher das Basalstück auch eventuell in der Lage ist die meisten Reservetribe zu produciren, weiter oben vermindert sich ihre Zahl, vielleicht weil alles Bildungsmaterial für die zahlreichen alsbald austreibenden Zweige verwendet werden muss.

Zum Schluss erübrigt uns noch die Entstehung der Blätter am Laubtriebe zu betrachten, über welche ich leider gleichfalls zur Zeit nicht allzuviel sagen kann. In der Literatur findet sich auch wieder nur eine einzige bezügliche Angabe. Bei Nägeli und Leitgeb (15) p. 150 heisst es nemlich: „Es wurde schon oben erwähnt dass die gewöhnlichen dickeren Sprosse des Rhizoms an den unbehaarten Theilen des Vegetationskegels hier und da kleine Blättchen zeigen. Zunächst der Vegetationsspitze erscheinen dieselben als kleine Höcker, welche auf dem Längsschnitt betrachtet die gleiche Zellengruppirung wie die Astanlagen zeigen, nur mit dem Unterschied dass wir keine Abzweigung des Cambiumcylinders unter sie verlaufen sehen. Auch an diesen Rhizomsprossen die bestimmt sind in beblätterte Stengel auszuwachsen (und das gleiche gilt auch für die Enden der oberirdischen Stengel selbst) finden wir in den der Scheitelzelle zunächstgelegenen Segmenten die nämlichen keilförmigen Zellen, wie sie vorhin an den wurzelähnlichen Rhizomsprossen erwähnt wurden. *Da andere Zellen oder Zellgruppierungen die sich etwa als Btaltanlagen deuten liessen nirgends zu beobachten sind, so müssen wir diese keilförmigen Zellen nicht blos als die Mutterzellen der Aeste, sondern auch als diejenigen der Blätter betrachten.* Dafür dass sie in der That nicht blos Astanlagen sind, sondern dass aus ihnen auch Blätter gebildet werden, spricht ebenfalls noch ihre grosse Zahl, welche mit der Zahl der an ober- und unterir-

dischen Theilen zu beobachtenden Verzweigungen in gar keinem Verhältniss steht." Dieser Satz hat die Anschauungen aller Autoren bis in die neueste Zeit beherrscht (vgl. Sadebeck (30) p. 295); auch Dingler (34) p. 58 adnot. fusst darauf wenn er meint der Psilotumscheitel entspreche ganz den verwickelten Verhältnissen bei der Anlage der Blätter der Gymnospermen. Ja das daraus gezogene Resultat wird neuerdings von Nägeli<sup>1)</sup> sogar zu weiteren Beweisführungen allgemeiner Art benutzt. Wenn schon es nun misslich ist einer solchen direkten Angabe zu widersprechen, so möchte ich diese Sache doch noch nicht für so durchaus ausgemacht halten. Die zahlreichen dreizelligen Complexe, die in den Segmenten immer wieder auftreten, und auf die sich die citirte Darstellung offenbar bezieht, haben oben p. 161 bereits Erwähnung gefunden. Dass aber aus ihnen gerade, oder doch aus einzelnen von ihnen die Spross- und Blattanlagen hervorgehen, davon habe ich mich nicht zu überzeugen vermocht, wenschon ich die Möglichkeit nicht positiv in Abrede stellen kann Man vergleiche übrigens hierzu das bei Hegelmaier<sup>2)</sup> bezüglich *Lycopodiums* gesagte und den oben gesperrt gedruckten Passus der Nägeliu. Leitgeb'schen Darstellung. Für diejenigen Sprossanlagen die so dicht am Vegetationspunkt deutlich als solche hervortreten, weiss ich nicht in welcher Weise man den exacten Beweis eines derartigen Ursprungs führen will; für die Blätter hoffe ich an dem streng zweizeiligen *Ps. flaccidum*, von welchem ich jetzt aus Java das nöthige Material mitgebracht habe, die Sache späterhin wieder vornehmen zu können. Eine Klarstellung dieses Fragepunkts halte ich bei *Ps. triquetrum*, seiner unregelmässigen Blattstellung halber, für hoffnungslos. Sobald bei dieser Species die Blatthöcker als solche kenntlich werden kann ich wenigstens nicht die Spur einer Segmentumlagerten Scheitelzelle mehr finden, zahlreiche keilförmige

---

1) *Carl von Nägeli*. Mechanisch physiologische Theorie der Abstammungslehre 1844. p. 413.

2) *Friedrich Hegelmaier*. Zur Morphologie der Gattung *Lycopodium* Bot. Ztg. 1872 p. 798.

Zellen von unregelmässigem Aussencontour nehmen die Wölbung ein.

*Psilotum triquetrum* bringt Fruktifikationen erst dann hervor wenn der Stock ein gewisses Alter und eine gewisse Kräftigkeit erreicht hat. Wir haben gesehen dass derselbe zuerst Jahrelang unterirdisch in saprophytischen Weise vegetirt. Dann beginnt er grüne Laubtriebe über den Boden zu senden, die, anfangs schwächlich, nach und nach an Kräftigkeit zunehmen. Mitunter kann es ziemlich lange dauern bis die ersten fruktificirenden Sprosssysteme auftreten; ihre Bildung unterbleibt ganz sobald die geringsten Entwicklungsstörungen einwirken. So war zum Beispiel an den zahlreichen spontanen Pflanzen des Göttinger Gartens, als ich dessen Direction übernahm, seit Jahren kein fruktificirender Stengel gesehen worden, was wesentlich auf das in regelmässigen Intervallen wiederkehrende Umtopfen geschoben werden muss. Auch allzu schattiger Standort scheint für die Species nicht günstig zu sein und hemmend auf die Entwicklung von Früchten einzuwirken. Alle Pflanzen die auf stark beschatteten Kübeln wachsen sind heute noch schwach und steril, ob schon seit Jahren jede Schädlichkeit von ihnen fern gehalten wurde. Die äusseren Verhältnisse der Fruktifikationen sind allbekannt. An denselben Stellen wo sonst die einfachen lanzettlichen Blätter sich finden, werden nun kuglig- dreiknöpfige kurzgestielte Körper entwickelt, die an der Basis von zwei unterwärts verbundenen spitzen Blattzipfeln flankirt und gestützt werden. Jeder der drei Ausbuchtungen entspricht ein sporenerfülltes Fach, welches bei der Reife in einer über seine Mittellinie von oben nach unten verlaufenden Spalte aufspringt. Schon lange vorher ist diese in Form einer flachen Längsfurche kenntlich (vgl. Kickx (17). Bei diesem Autor findet man auch Details über die häufigen Anomalien, die zumal an recht kräftigen Trieben bezüglich der Zahl der Sporenbehälter vorkommen. So sind Früchte mit vier Behältern häufig, in sehr seltenen Fällen können deren sogar 5 beobachtet werden. Noch häufiger ist Verminderung ihrer Zahl. Der Augenschein lehrt alsdann dass von den drei ursprünglichen Anlagen nur eine oder zwei zu wirk-

licher Ausbildung gelangten. An dem die Frucht flankirenden zweispaltigen Blattgebilde kommt gleichfalls häufig ein dritter Zipfel hinzu, der indess nur in den seltensten Fällen bis unten hin frei, und den beiden andern gleichgebildet ist, gewöhnlich nur als mehr oder weniger tiefe Spaltung eines derselben auftritt (T. VI fig. 8). Man findet ferner ausnahmsweise nicht selten die Frucht auf einem längeren Stiele, der dann dick und polygonal ist und den Habitus eines winzigen Sprossgliedes zur Schau trägt. Seiner Spitze sitzt dann ausser der Frucht auch das 2-spaltige Blättchen auf. Besonders von Brogniart (4), Göbel (3) und Bertrand (37) ist diese Anomalie beachtet und zum Ausgangspunkt für verschiedenartige morphologische Betrachtungen gemacht worden. In ihrem Anfang und in ihrem Ende setzt die fruktifizierende Region eines jeden Sprosses keineswegs scharf gegen die sterile ab. Man findet hier vielmehr Blättchen vor, die zwischen der lanzettlichen Form der sterilen und der tief 2 spaltigen der die Früchte stützenden die Mitte halten, indem sie mehr oder weniger tief eingeschnitten oder vollständig zweispitzig aber ohne achselständige Frucht erscheinen. Indessen lässt sich im letzteren Fall bei genauer Untersuchung fast immer das Rudiment des zwar angelegten aber nicht zur Ausbildung gelangten Fruchtzapfens in Form eines häufig gebräunten Höckerchens erkennen. Dasselbe steht, wie man sich leicht überzeugt, in der Bucht zwischen den Zipfeln an der inneren Seite des beide verbindenden Randes, also an dem 2-theiligen Blättchen selbst und keineswegs in dessen Achsel am Spross. Als Beweis für ein solches Verhalten ist übrigens schon von Brogniart (4) die beschriebene Anomalie der Ausbildung eines längeren Stieles unter der Frucht verwerthet worden.

Es haben nun bekanntlich die Autoren diesen anscheinend einfachen Fruchtapparat einer höchst verschiedenartigen morphologischen Ausdeutung unterworfen. Während man sich in älterer Zeit mit dem äusseren Augenschein begnügte (so noch bei *Bischoff* (3)), und meinte die Frucht stehe in der Achsel eines zweispaltigen Blattes, ähnlich wie die von *Lycopodium* in der Achsel des Tragblattes, wurde späterhin ihr Aufsitzen auf dem

Blättchen allgemein anerkannt. Nur darin gingen die Ansichten noch auseinander, dass sie, sich auf die Entwicklung so wie auf allgemeine phylogenetische Betrachtungen stützend, das ganze Organ den jeweiligen morphologischen Anschauungen gemäss in verschiedenartiger Weise interpretirten. Die einfachere und ältere Anschauung hält den ganzen Apparat für ein Blatt dessen Abschnitte sich verschieden verhalten, indem die einen fertil, die andern steril werden. Das Verhältniss des Tragblattes und Sporangium der Lycopodeen wird in diesem Fall gewöhnlich mit dem beim Ophioglossaceenblatt obwaltenden verglichen. So ohne eingehendere Behandlung bei *R. Brown* (1) und bei *Hugo von Mohl* (5). Mit ausführlicher Begründung ferner bei *A. Brongniart* (4). Hier heisst es p. 29 u. 30. „Mais si on examine les espèces où les fructifications forment des épis bien distincts et sont recouvertes par des écailles peltées, pédicellées et d'une forme toute spéciale, on verra que c'est sur le pédicelle de l'écaille à une distance bien sensible de son point d'attache sur la tige, et quelquefois près de son extrémité, que la capsule est fixée; ces capsules sont donc réellement épiphyllées et non axillaires comme presque tous les auteurs même paraissent l'avoir admis. Le mode d'insertion devient encore plus apparent dans le genre *Tmesipteris* où les capsules sont fixées sur de véritables feuilles d'une forme toute spéciale, à une distance très notable de leur base, dans le point où elles se divisent en deux folioles. Une disposition parfaitement analogue a lieu dans le *Psilotum triquetrum*, dans lequel on voit les feuilles si petites de ces plantes se transformer en une sorte de pédicelle plus ou moins allongé, terminé par deux petites écailles qui accompagnent la capsule trilobée de ces plantes.” Vorzügliche Abbildungen begleiten diese Darstellung. Die gleiche Anschauung wird noch von *Sprung* (8) und von *Kirck* (17) vertreten. In prägnanter Weise tritt die Durchführung des Vergleiches mit den Ophioglossaceen bei *Mettenius* (13) auf. Derselbe sagt p. 98: „Es dürfte in erster Linie hervorzuheben sein ..... dass die Beziehungen, in welchen der Fruchtstand der Ophioglossaceen zu dem sterilen Theil des Blattes steht, die nämlichen sind,

wie die des einzelnen Sporangiums von *Lycopodium* zu dem Deckblatt der Aehre in dessen Achsel es zu entspringen scheint vgl. *Abh. d. Kgl. Ges. d. W. zu Leipzig VII. p. 625*, Beziehungen die bei der Vergleichung von *Lycopodium* mit *Psilotum* oder *Tmesipteris* ebensowenig als bei *Ophioglossum Bergianum*, dessen Fruchtstand von dem sterilen Theil des Blattes gelöst ist, verkannt werden können." In welcher Beziehung die fertilen und sterilen Blattabschnitte im Einzelnen zu einander stehen, darüber spricht sich Mettenius nicht weiter aus. Präcisere Fassung findet sich in dieser Hinsicht bei *Lürssen* (24) und *Prantl* (27). Ersterer vergleicht das Sporangium einem einzigen auf dem Blatt entwickelten Marattiaceensorus, freilich nicht ohne Vorbehalt, indem er sagt: „Nachdem was ich gesehen ist das Sporangium von *Psilotum* Produkt der Blattbasis ganz in dem Sinn von *Lycopodium*, in seiner Entwicklung wohl zunächst dem von *Lycopodium* ähnlich, in der Bildung seiner drei Fächer zur Art der Fachbildung der Gattung *Marattia* hinüber neigend." Prantl seinerseits sagt: „Bei anderen *Lycopodiaceen* ging die Verschiebung des fertilen Blatttheils (er hält den fertilen Abschnitt von *Ophioglossum* und das Sporangium von *Lycopodium* für seitliche Blattfiedern nach Art von *Aenimia*) indess nicht so weit, auch die Theilung des Blattes ist eine andere und der Sorus ist nicht monangisch sondern diangisch, ich meine *Psilotum* und *Tmesipteris*. Die Stellung der Sporangien dieser Arten verträgt sich sehr gut mit der Annahme dass die Sori Blätter oder Blatttheile sind, ja ich glaube wir erhalten so die ungezwungenste Erklärung der eigenthümlichen Anordnung bei diesen Gattungen. Das sogenannte dreifächerige Sporangium von *Psilotum* ist ein aus 3 (häufig auch aus 4 oder 2) Sporangien bestehender Sorus; derselbe steht terminal auf einem Blatt, das beiderseits noch je ein Fiederblättchen trägt. Dieses Fiederpaar der zweizähligen Blätter ist das sogenannte 2-spaltige Tragblatt der älteren Autoren, das opponirte Hochblattpaar Strasburgers. Diese Deutung wie ich sie hier versuche wird wesentlich unterstützt durch Blattformen, die man bisweilen an der Grenze der sterilen und fertilen Region des *Psilotum*-

sprosses antrifft, nämlich zweilappige und dreilappige Blättchen. Der mittlere Lappen dieser letzteren ist etwas gegen die Oberseite zu geneigt, er ist entschieden aequivalent dem Sorustragenden der wirklich fertilen, der noch etwas weiter nach oben verschoben ist.“ Auch *Sadebeck* (30) neigt Prantls Auffassung zu, spricht sich aber bei dem aphoristischen Charakter der bezüglichen Literatur nur sehr vorsichtig aus. In sehr bestimmter Weise ist endlich *Mettenius* und *Lürssens* Auffassung neuerdings noch durch *Celakovsky* (36) vertreten worden, der das in einen fertilen und in einen sterilen Abschnitt gegliederte Blatt von *Ophioglossum* resp. *Botrychium* zum Vergleich heranzieht und mit dem ersteren die Kapsel, mit dem letzteren das „sterile zweispaltige Blatt“ in Parallele bringt. Ausserdem ist dort eine gute grossentheils mit der hier vorliegenden übereinstimmende Literaturbesprechung gegeben.

Zu einer ganz entgegengesetzten Auffassung hat *Juranyi* in einer vorläufigen Mittheilung, der eine detaillirte Darstellung seiner Untersuchungen niemals gefolgt ist, Anstoss gegeben (18). Dieselbe ist dann von *Sachs* (22) und *Strasburger* (19, 21) adoptirt resp. ausgebaut worden. Nach *Juranyi*, der sich auf die Entwicklungsgeschichte stützt, besteht der Fruchtapparat aus einem verkürzten Zweig, der nachdem er zwei seitliche Blätter erzeugt hat, aus seiner Spitze die Frucht hervorbringt. Die beiden Blätter sind das sogenannte zweispaltige Tragblatt; ob die Sporangien der Axe selbst angehören, oder weitere verkümmernde Blätter repräsentiren, wird nicht gesagt. *Strasburger* (19) sagt p. 258: „Nackter Knospenkern (Sporangium) mit 2 transversalen Blättern an der Basis bei *Psilotum*-ähnlichen Gewächsen;“ dies musste ihm für die Vermittlung zwischen Sporangium und Ovulum dienen. Auch *Sachs* (22) behandelt die Gattung völlig nach *Juranyi* (p. 459); in der dritten Auflage seines Buches hatte er p. 409 die Sache in zweifelhafter Form dargestellt. Die bisher noch zweifelhaft gebliebene Ausdeutung der Frucht selbst hat dann *Strasburger* (21), bei dieser Gelegenheit *Juranyi*s Angaben grossentheils bestätigend, vorgenommen. Er sagt p. 91 „In der Deutung dieses

sogenannten Sporangiums weiche ich hingegen von Juranyi ab, indem ich es nicht als durch Metamorphose des Gabelastes selbst entstanden, auch nicht als einfaches Sporangium betrachte; vielmehr sehe ich in diesem dreiköpfigen Gebilde drei Sporocysten und in dem Gabelast nur die Axe der sie eingefügt sind. Für mich repräsentirt dieses sogenannte Sporangium somit ein der ganzen Lycopodiumähre homologes Gebilde, welches mit zwei Blättern beginnt, dessen übriger Theil aber auf die drei, zum Theil sogar schon in die Axe eingesenkten, Sporocysten reducirt worden ist. Der sterile Theil der Blätter die zu den Sporocysten ursprünglich gehörten, kommt hierbei gar nicht mehr zur Entwicklung. *Göbel* (31) ganz der Juranyi-Strasburgerschen Meinung zugethan, meint p. 689: „Schon die Betrachtung einer grösseren Anzahl von fertigen Sporangienständen, wie ich das „dreifächerige Sporangium“ resp. den „terminalen Sorus“ hier gleich benennen will lässt nun die ersterwähnte Auffassung als die natürlichste erscheinen.“ Weiterhin sagt *Eichler* (32) p. 26 Anm. „Nun ist gewiss dass bei Isoëtes die Sporangien auf Blättern stehen und entspringen, bei Selaginella und Lycopodium in der Blattachsel, bei Psilotum und Tmesipteris, wie Göbel neuerdings nachgewiesen hat, am Ende beblätterter Zweiglein.“ Und bei *Bertrand* (37) heisst es pag. 285: „Les rameaux sporangifères du *Ps. triquetrum* ont donc toujours la valeur morphologique de cladodes aériens à développement sympodique. Le point de végétation dont la croissance s'est ralentie, marque la terminaison antérieure d'une branche simple. Cette branche devient libre, elle forme sur sa face libre deux petites frondes coalescentes à leur base, puis son point de végétation compris entre les deux petites frondes et le cladode support où bien s'éteint, où bien se transforme en une glande disséminatrice où sporange triloculaire.“ Also genau wie bei Juranyi, aber ohne Strassburgers Ausführung nach phylogenetischen Gesichtspunkten.

Da sich diese Autoren zum grösseren Theil für ihre Auffassung auch auf die Entwicklungsgeschichte der Fruchtparate stützen, die selbst *Celakovsky* in der von *Göbel* gegebenen Fassung ohne weiteres acceptirt, so wird zunächst der Thatbestand

dieser Entwicklung darzulegen sein. Daran wird sich dann eine kritische Betrachtung beider Anschauungsweisen und ihrer Fundierung anschliessen lassen. *Psilotum triquetrum* welches von allen Autoren benutzt wurde, eignet sich zu der bezüglichen Orientierung schlecht, da es bei der unregelmässigen allseitigen Stellung der Blätter nicht immer leicht ist, den Ort mit Bestimmtheit zu ermitteln, an dem die Bildung der ganz jungen Blattanlage beginnt. Ich habe deswegen anfangs für die Untersuchung dieses Punktes vornemlich *Ps. flaccidum* gewählt, bei dem dieser Uebelstand der streng 2-zeiligen Blatstellung wegen in Fortfall kommt. Im übrigen habe ich dann *Ps. triquetrum* hinzugenommen, dem auch die meisten Abbildungen der leichteren Controlirbarkeit halber entnommen sind. Man vergleiche für die folgende Darstellung T. 23 f. 1—7 und die zugehörige Tafelerklärung.

Bei der Bildung eines jeden Fruchtapparates nun verbreitert sich der Scheitel beträchtlich, an der einen Seite eine stumpfe Ecke in seinem Randcontour bildend. Wenn eine Segmentabschneidende Scheitelzelle vorhanden, erscheint sie in Folge dessen an die andere Seite gegen das letztentwickelte Blatt hin verschoben. Bald sieht man nun die so entstandene Verbreiterung in der Flächenansicht durch eine sehr schwache Furche von der eigentlichen Scheitelkuppe geschieden. In der Mediane der Anlage tritt eine äusserst flache Rinne auf, indem die Seitenränder ein wenig anschwellen sodass sie in etwas Zungenform erhält. Unterwärts nimmt dieselbe gleichzeitig durch Intercalarwachsthum beträchtlich zu. Eine Scheitelzelle habe ich in derselben weder jetzt noch später auffinden können, so wenig wie Strasburger (21) und Göbel (35), obschon ich durch Juranyis (18) positive Angaben veranlasst, verschiedentlich danach gesucht habe. In der Mitte der schwach rinnenförmigen medianen Vertiefung tritt nun schon in sehr jugendlichem Zustand, bevor die von Göbel ausführlich beschriebene Einwärtskrümmung Platz greift, ein flacher Höcker, der Fruchtzapfen, auf (T. 23 f. 3, 5). Derselbe entsteht also auf der oberen Fläche des Gebildes durchaus in ähnlicher Weise wie der fertile Blattlappen der Ophioglosseen

nach Holles<sup>1)</sup> Angaben. Von nun an nehmen nur noch die beiden seitlichen Ränder sowie der Fruchtzapfen beträchtlich zu, der vordere Rand der zungenförmigen Anlage bleibt stationär, so dass er bald nur noch als äussere Böschung des centralen Zapfens erscheint, welcher von den beiden, zu zwei Lappen sich entwickelnden, Randstücken flankirt, in Folge stärkeren Wachstums der convex werdenden Unterseite sich einwärts umkrümmt und gegen den Vegetationspunkt hinwächst (T. 23 f 1 u. 2 bei a). Bald gewinnen die beiden Ohrenartigen Randabschnitte das Uebergewicht, sie entwickeln sich rasch zu den beiden Blattzipfeln, die einwärts über den Sprossscheitel sich hinneigend, den Schutz des zwischen ihnen befindlichen Sporangialzapfens übernehmen (T. 23 f 6. 7). Zum Schluss entsteht dann, durch stärkere Dehnung der den ursprünglichen Vorderrand des ganzen Gebildes einnehmenden Zellen, eine häutige basale Verbindung zwischen beiden Blattohren, die die nicht terminale Stellung der Frucht im fertigen Zustand wieder stärker hervortreten lässt.

Die Abweichungen, die die Darstellungen sowohl Juranyis als Göbels von der hier gegebenen Schilderung des Entwicklungsverlaufs bieten, lassen sich sammt und sonders unschwer auf den Umstand zurückführen, dass beide Autoren nicht bis zu den jüngsten Stadien zurückgegangen sind; was auch bei der ungleichen Form des Scheitels bei dem ihnen allein zu Gebote gestandenen *Ps. triquetrum* ziemlich schwierig war. Göbels Figuren von denen übrigens 10a sehr wenig charakteristisches zeigt, sind alle Stadien entnommen, in welchen die Richtungsänderung im Wachsthum des Organs bereits erfolgt ist, in denen seine ursprüngliche Spitze nur mehr als äussere Böschung des Fruchtzapfens erscheint. Die beiden Ohrenartigen Lappen hat er dann, um der in diesem Stadium in der That anscheinend terminalen Stellung des Fruchtzapfens halber, für zwei an dessen Flanken hervorgesprossene Blätter erklärt. Mit diesem Versuch einer Entstehungsgeschichte von Göbels Anschauung stimmt der Umstand durchaus überein, dass derselbe so rasch über die erste Anlegung

1) *H. G. Holle*. Ueber Bau und Entwicklung der Vegetationsorg. d. *Ophioglosseon* Bot. Ztg. 1875 p. 271 seq.

des Organes hinweggeht. Es ist ihm diese eben nicht ganz klar geworden, denn andernfalls würde er kaum geschrieben haben, der Sporangienstand werde in ähnlicher Weise am Vegetationspunkt des Sprosses angelegt wie ein Seitenast, „der sich bei seinem ersten Aufbrechen übrigens hauptsächlich nur dadurch von einer Blattanlage unterscheidet, dass er näher am Scheitel des Vegetationspunkts auftritt, und einen grösseren Raum desselben in Anspruch nimmt als eine Blattanlage.“

Fragen wir nun endlich welche der beiden Deutungen des Fruchtpapparates durch die hier gegebene Entwicklungsgeschichte am ehesten unterstützt wird, so ist dies ganz offenbar diejenige, die in ihm ein verzweigtes Blatt sieht. Um die andere zu retten müsste man, da der Fruchtzapfen doch auf der oberen inneren Seite des Primordiums auftritt, eine sehr eigenthümliche und unwahrscheinliche Verlegung des ursprünglichen Scheitels statuiren. Im Fall eine seitliche Neubildung, eine Verzweigung vorliegt, erklärt sich diese dagegen aufs allernatürlichste. Aus dem Verlauf der Zellreihen, den Göbel gleichfalls zu Hülfe nimmt um die terminale Stellung des Zapfens zu erweisen, lässt sich auch nicht füglich eine derartige Folgerung ziehen; zudem verlaufen ja in seiner f. 9 die büschelförmig geordneten Zellreihen nur zum Theil in ihn, während andere bei D nach auswärts gebogen dem eigentlichen ursprünglichen Vorderrand des Ganzen sich zuwenden. Wenn ferner Prantl (27) zwar das Ganze für ein Blatt, den Fruchtzapfen aber für dessen Spitze hält, so wird auch diese Deutung durch unsere Entwicklungsgeschichte wenig begünstigt. Es spricht aber alles für die von Lürssen (24) und Celakovsky (36) verfochtene Anschauung, und hätte letzterem Autor eine Nachuntersuchung des Sachverhalts Gewaltmittel zur Erzielung der Uebereinstimmung, wie seine heterodoxe Entwicklung eines ist, ersparen können.

Soviel von der Entwicklung des Fruchtpapparates. Wenden wir uns nun noch zu den anderen für eine und die andere Auffassungsweise von den Autoren ins Feld geführten Kriterien. Da verwerthet zum Beispiel Göbel (31) für seine Deutung die

schon oben erwähnten länger gestielten Fruchtblättchen und meint (p. 689): „die unterhalb der letzteren (der Blättchen) befindliche Partie des Sporangienstandes entsprach sowohl in ihrem Aussehen als in ihrem anatomischen Bau ganz einem schwächtigen Seitenzweig der Pflanze. Die Sporangien sitzen also nicht auf der „Blattbasis“, und der Stiel des Sporangienstandes kann in den erwähnten Fällen überhaupt nicht ohne Zwang als Theil eines Blattes angesprochen werden.“ Dieser Passus wird in 35 reproducirt (p. 315). Warum der Sporangienstiel nicht als Blattstiel soll angesehen werden dürfen ist mir nicht erfindlich; stellt er doch nichts anderes als den durch Intercalarwachsthum verlängerten Blattgrund vor. Göbel würde sich auch dieses Arguments wohl kaum bedient haben, wenn er gewusst hätte, dass die ihm vorliegende Anomalie von Brogniart (4), der sie zuerst beschrieben hatte, zur Begründung einer entgegengesetzten Auffassung herangezogen worden war. Man sollte doch überhaupt davon absehen in solcher Weise den äusseren Habitus als Kriterium für morphologische Begriffsbestimmung anzuwenden.

Weiterhin fragt es sich wofür denn Göbel und mit ihm Strasburger (21) die lanzettlichen Blättchen der nicht fruktificirenden Sprosse halten. Sind diese wirkliche Blätter, oder sind es etwa Seitensprosse deren Vegetationspunkt in frühem Stadium verkümmerte? Beide Autoren sprechen sich über diesen Punkt nicht mit wünschenswerther Schärfe aus, doch geht allerdings aus Göbels Darstellung soviel hervor, dass er die sterilen Blätter mit je einer Blatthälfte des Fruchtopparates verglichen wissen will. Juranyi dagegen (18) hat hierüber eine ganz bestimmte Ansicht formulirt und sagt p. 179: „Es mag hier noch erwähnt sein, dass, obwohl die Papillen am Vegetationskegel — seien sie welchen immer Werthes — einander ihrer Gestalt nach während ihrer ersten Entwicklung so sehr ähnlich sind, dass es unmöglich ist nach ihrem Aeusseren den Unterschied ihres Werthes zu bestimmen; die Blattpapillen von denen der Aeste bei näherer Untersuchung dadurch leicht unterscheidbar werden, dass sie wie diess schon von Nägeli und Leitgeb hervorgehoben wurde keinen Cambialstrang entwickeln.“

In den „Grundzügen“ (35) redet auch Göbel von „kleinen entfernt stehenden, sogar des Gefässbündels ganz entbehrenden Blättern“ (p. 314). Hätten beide Autoren *Ps. flaccidum* untersucht, so würde ihr Kriterium sie im Stiche gelassen haben, denn bei dieser Species haben auch die Blätter ein ausgebildetes Bündel, welches übrigens selbst bei *Ps. triquetrum* nicht absolut fehlt, vielmehr mitunter in rudimentärem Zustand vorkommt.

Wenn nun nach alledem die Autoren, welche die Spross-  
theorie vertreten, diese sterilen Schüppchen für Blätter anzusprechen geneigt sind, so ist das offenbar gänzlich inconsequent, wie diess auch bereits von Celakovsky (36) in gebührender Weise hervorgehoben worden ist (p. 50 adnot.). Denn zu welcher von beiden Categorien sollen alsdann die Uebergangsblätter gerechnet werden, mit welchen die fructificirenden Glieder des Sprosssystems zu beginnen und abzuschliessen pflegen. Eins oder das andere müssen sie eben doch sein, und da es nicht schwer ist eine absolut vollständige Uebergangsreihe vom lanzettlichen Blatt zum ausgebildeten Fruchtpparat unter ihnen zu finden, so wird es, je länger man sich mit der Sache beschäftigt, um so unzweifelhafter, dass alle diese Anhänge, ob steril oder fertil, dieselben Organe, nur in wechselnder Ausbildung sind, dass es gänzlich willkürlich sein würde sie theils zu den Blättern, theils zu den Sprossen zu rechnen.

Etwas anderes ist es nun freilich ob man die Gesammtheit der fraglichen Gebilde dem einen oder dem anderen von beiden Begriffen unterordnen soll. Darüber lässt sich reden und will ich mich in diesem Fall am Ende mit beiden Bezeichnungen abfinden. Rudimentäre Organe widerstreben eben immer und überall der Einreihung in bestimmte Fächer unseres morphologischen Begriffsschematismus; wie man dieselben dann nennt, ist sobald man sich dieses Umstands bewusst bleibt a priori ziemlich gleichgültig. Das deutet auch Göbel l. c. p. 690 in der Anmerkung an. Allein hernach kommt denn doch die vergleichende Morphologie zu ihrem Recht, bei Beurtheilung der Verwandtschaft der Psilotaceen nämlich (p. 693 seq.); wo trotz jenes hyperobjectiven Standpunkts von Spross und Blatt die Rede

ist, und es zeigt sich, wie sehr die ganze Theorie vom verkürzten 2-blättrigen Fruchtspross nur der Ausdruck der Unbequemlichkeit ist, die ihre Autoren bei Vergleichung der 3-fächerigen Kapsel mit der einfächerigen von *Lycopodium* empfunden haben. Dabei sehen sie ganz davon ab, dass es möglich *Psilotum* noch mit etwas anderem, ausser mit den *Lycopodiaceen* in Parallele zu stellen. Besonders muss es auffallen, dass sich auch Göbel von dieser Befangenheit nicht frei gemacht hat, obschon er wohl eingesehen, dass die *Psilotaceen* mit den *Lycopodiaceen* nicht in so enger Verbindung stehen wie man bisher angenommen hat. Er hätte aber näher liegende Vergleichsobjecte haben können als die beinahe unbekannte und nach den vorliegenden Daten jedenfalls nicht näher definirbare devonische Gattung *Psilophyton*, die er für eine, weungleich noch mancher Aufklärung bedürftige, aber doch wohl unzweifelhafte *Psilotacee* hält.

Während Göbel den alten und fruchtbaren Vergleich von *Psilotum* und *Ophioglossum* nicht weiter berücksichtigt geht Strassburger (21) auf denselben mit voller Würdigung seines Werthes ein (p. 88). Um so erstaunlicher ist es zu sehen, dass er das was er für *Lycopodium* erkannt hatte auf *Psilotum* nicht ausdehnt, obschon es dazu nur geringer Annahmen bedurft hätte, jedenfalls geringerer als sie für seine complicirte Erklärungsweise nothwendig werden. Wenn zwischen dem Sporangium von *Lycopodium* und dem Sporangienstand von *Botrychium* kein anderer Unterschied besteht, als der zwischen einem einfachen und einem zusammengesetzten Blatt, wie Strassburger will, nun so ist ja offenbar in *Psilotum* in erwünschter Weise eine vermittelnde Form gegeben, bei der die fertile Blattfläche ganz klein ausfällt, aber doch noch weitere Gliederung nach Art der *Ophioglosseae* in Gestalt der drei Sporangien aufweist. Dass dabei die Stellung des dem fertilen Abschnitt homologen Gliedes ebenfalls der von *Botrychium* ähnlich ausfällt hat uns die Entwicklungsgeschichte gelehrt. Auch die auffallend starke Ausbildung des Blattgrundes und seiner seitlichen Ohren dürfte sich in mindestens ebenso zwangloser Weise mit der bei den *Ophioglossean* bekannten Scheidenbildung, mit den *Stipulae* von *Marattia* ver-

gleichen lassen, als mit der von Göbel herangezogenen Winterknospe von *Lycopodium clavatum*. Jedenfalls ist nach alledem klar, dass derjenige der auf den Vergleich mit *Ophioglossum* Gewicht legt, geneigt sein wird bei *Psilotum* von fructificirenden Blättern zu reden. Und wenn auch vorderhand eine nähere Verwandtschaft beider Gruppen noch nicht zur Evidenz gebracht werden kann, so lange wenigstens als uns das Thatsachenmaterial nicht vollständiger vorliegt, so halte ich doch für erforderlich diese Beziehungen mit Prantl aufs eindringlichste zu betonen. Auch Holle l. s. c., dessen Untersuchung des *Ophioglossum* jetzt die wesentlichste Grundlage unserer Kenntniss von dieser Familie bildet, lässt ihnen Gerechtigkeit widerfahren.

Auf die Gesichtspunkte, die sich aus dem hier dargestellten Aufbau des *Psilotum*stockes für die Deutung gewisser Eigenthümlichkeiten der *Lepidodendreae* und anderer verwandten fossilen Gruppen ergeben, hoffe ich in Bälde gleichfalls eingehen zu können. Vorderhand muss ich darauf verzichten, weil ich mancherlei dafür nothwendige Untersuchungen fertig zu stellen noch nicht die Musse gefunden habe.

Zum Schluss gebe ich noch eine möglichst vollständige Uebersicht der überaus zersplitterten *Psilotaceen*literatur. Nur einige ältere Abbildungen, sowie eine Menge rein floristische Notizen über die Verbreitung der Pflanzen sind nicht erwähnt; diese wird man jedoch bei Spring (8) und Lürssen (23, 24) alle angegeben finden. Dass auch Hand- und Lehrbücher dabei in Betracht gezogen sind, könnte auffallen; es ist dies aber für das Verständniss der Entwicklung unserer Kenntniss der Gruppe nothwendig geworden, die sich vielfach an der Hand theoretischer Uebersetzungen, denen nur ältere Untersuchungen zur Stütze dienten, fortgebildet hat.

---

## LITERATURVERZEICHNISS.

- 1) *Robert Brown*. Prodrömus Florae Novae Hollandiae. Citirt nach ed. II in R. Browns vermischte bot. Schriften cur. Nees von Esenbeck vol. 3 (1827) p. 20 — »capsulae sub divisura folii insertae“.
- 2) *G. F. Kaulfuss*. Das Wesen der Farrenkräuter 1827 p. 10. — Angaben über spontanes Auftreten von Psilotum auf Blumentöpfen.
- 3) *G. W. Bischoff*. Die kryptogamischen Gewächse Deutschlands und der Schweiz 2<sup>te</sup> Lieferung 1828 p. 98 adnot., p. 102 adnot., p. 124. Tb. II, f. 13. — Enthält Angaben über die ältere rein systematische Literatur.
- 4) *A. Brogniart*. Histoire des végétaux fossiles, Paris 1836. — Enthält eine zusammenhängende Darstellung der Anatomie und Morphologie der Lycopodiaceae. Psilotum wird überall berücksichtigt und vortreflich abgebildet (Tb. VI, XI, XIII). Es ist die erste eingehendere Behandlung der Pflanze, die in der Literatur vorliegt. Die Fruktification wird als blattbürtig angesehen.
- 5) *Hugo von Mohl*. Morphologische Betrachtungen über das Sporangium der mit Gefässen versehenen Cryptogamen, 1837 (Vermischte Schriften p. 94 seq.). — p. 105 »die Sporangien stehen bei Psilotum und Tmesipteris in der Incisur des Blatts“.
- 6) *W. Hooker*. Genera Filicum (drawings of F. Bauer), 1842. tb. 86 Tmesipteris, tb. 87 Psilotum triquetrum. Treffliche Habitusbilder.
- 7) *L. Treviranus*. Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen. Linnaea vol. 17 (1843) p. 410 seq. — Hält dafür dass das 2-spaltige Fruchtblatt aus 2 mit einander verwachsenen Blättern bestehe. Er sagt: »die Blätter sind dem Stengel vertikal angeheftet, und stehen wo keine Frucht sich bildet einzeln. Wenn aber jenes der Fall ist kommen ihrer 2 aus einem Punkt etc.“ Von der Anschauung dass diese beiden Blätter einem kleinen Seitenzweig angehören, wie diese sich später entwickelt hat, findet sich hier noch keine Spur.
- 8) *A. Spring*. Monographie des Lycopodiacees II; Mémoires de l'academie royale de Belgique vol. XXIV (1849) p. 268 seq. — Systematische Beschreibung und Literaturangaben.
- 9) *W. Hofmeister*. Vergleichende Untersuchungen (1851) p. 125, 126. — Macht ganz kurze aber richtige Angaben über den Gegenstand. Er hat das Scheitelzellenwachsthum der Sprosse erkannt und sieht die Fruchtparate für Einzelblätter an.
- 10) *C. Nägeli*. Das Wachsthum des Stammes und der Wurzel bei den Gefässpflanzen etc. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, Heft I (1858) p. 52 tb. I. — Es wird der Gefässbündelverlauf abgehandelt. Dass noch im erwachsenen Stengel Andeutungen der rudimentären Blattgefässbündel vorkommen, geht aus der Darstellung hervor. Die Verzweigung wird als dichotomisch angesehen.
- 11) *G. Mettenius*. Ueber Seitenknospen bei Farnen. Abhandl. der sächs. Gesellsch. der Wissensch. math. phys. Cl. vol. V. (1861) p. 625. Anmerkng. — Enthält die

- 36) *L. Celakovsky*. Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen. Abh. der Böhmisches Gesellsch. der Wissenschaften, VI Folge, Bd. II (1882), p. 49 seq..  
Giebt eine gute Kritik der über die Fruktification geäußerten Ansichten und hält trotz der Göbelschen Entwicklungsgeschichte daran fest dass das ganze Gebilde ein Blatt sei.
- 37) *C. E. G. Bertrand*. Recherches sur les Tmésipteridées. Archives botaniques du Nord de la France, an 2, 1882, p. 252 seq.. — Die erste ausgedehnte und zusammenhängende anatomisch-morphologische Monographie der Gruppe, leider von einem dem Autor eigenthümlichen Standpunkt aus bearbeitet, und nur mit Vorsicht zu benutzen.
- 38) *L. Celakovsky*. Untersuchungen über die Homologien der generativen Produkte der Fruchtblätter bei den Phanerogamen und Gefässkryptogamen. Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. 14, p. 291 seq. (1883). — Wiederholt die in der früheren Abhandlung gegebenen Ausführungen. Auch *Helminthostachys* wird jetzt zum Vergleich herangezogen.
- 39) *C. von Nägeli*. Mechanisch physiologische Theorie der Abstammungslehre (1884), p. 413. — Es werden die alten Angaben über die verkümmerten Blätter der Rhizomspore benutzt um die Entstehungsweise der Wurzeln aus unterirdischen Caulomen zu erläutern. Vgl. auch das auf p. 477 erwähnte.
-

# ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

## TAB. 18.

- Fig. 1. *Psilotum triquetrum*. Junge Brutknospenkeimpflanze deren hinterer Theil bereits in Dauergewebe überzugehen begonnen hat. (160).
- » 2. Scheitelansicht vom Haupttrieb einer handlangen Keimpflanze von *Ginkgo biloba*, die vermuthliche Scheitelzelle mit den umgebenden Segmenten deutlich zeigend. (450).
  - » 3. Fragment der Oberfläche eines unterirdischen Sprosses von *Psilotum triquetrum*, eine noch ansitzende Brutknospe zeigend. (160).
  - » 4. Eine Brutknospe des *Psilotum triquetrum* mit ihrem Stiel von der Kante gesehen. (160).
  - » 5. Ausgewachsene Brutknospe des *Psilotum triquetrum* in Flächenansicht. (200).
  - » 6. Junge, in Entwicklung begriffene Brutknospe von *Psilotum triquetrum* in Flächenansicht. (160).
  - » 7. Ausgewachsene Brutknospe von *Psilotum triquetrum* (200).
  - » 8. Junge Brutknospe von *Psilotum triquetrum*, deren Scheitelzelle noch in Weitertheilung begriffen ist. (200).
  - » 9. Zwei junge noch den erzeugenden Haaren aufsitzende Brutknospen. Eine derselben noch ganz ohne weitere Theilungen. (200).
  - » 10. Erwachsene und losgelöste Brutknospe von *Psilotum triquetrum*, im Begriff aus ihrer Scheitelzelle ein Keimpflänzchen zu erzeugen. In die eine der basalen Zellen wächst ein

Pilzfaden hinein, dessen Zweige zu den im Gewebe der Pflanze stets vorhandenen Hyphenknäueln sich zu entwickeln beginnen. (200).

## TAB. 19. *Psilotum triquetrum*.

- Fig. 1—8. Keimpflänzchen aus Brutknospen erwachsen, verschiedenen Alters und verschiedener Entwicklung. Fig. 5 noch mit einfachem Scheitel; fig. 4 u. 8 die erste Dichotomie aufweisend. Bei 4 und 5 ist die erzeugende Brutknospe noch zu sehen, bei den anderen Figuren erkennt man an der starken Verjüngung das basale Ende des Pflänzchens. Fig. 1 u. 7 stellen dasselbe Individuum in zwei verschiedenen Lagen dar. Vergr 11,5 mal. (mit dem Winkelischen Zeichenapparat aufgenommen).
- » 9 u. 10. Junge Keimpflanzen denen noch die Brutknospe, aus der sie hervorgegangen, anhängt. Die in fig. 10 abgebildete beginnt wieder an ihrer Oberfläche Brutknospen zu bilden. Schwach vergrössert.
  - » 11. Brutknospe die eine Keimpflanze aus einer ihrer seitlichen Zellen zu erzeugen im Begriff steht. An dem noch wenigzelligen Pflänzchen beginnt bereits die Bildung der Wurzelhaare. (200).
  - » 12. Keimpflanze aus einer seitlichen Zelle der Brutknospe erwachsen im selben Entwicklungsstadium wie f. 1, Tab. I. (160).

## TAB. 20.

- Fig. 1—4. Die Vegetationspunkte des in f. 4 abgebildeten einmal gegabelten Pflänzchens. Fig. 1 u. 2 gehören demselben Scheitel als Oberflächen- und Längsschnittsansicht an. Die Richtung des Längsschnitts ist in f. 1 durch die punktirte Linie bezeichnet. Die Scheitelzelle von zwei Segmenten umgeben ist deutlich. fig. 3 die Oberflächenansicht des anderen Scheitels. Hier scheinen 3 Segmente kenntlich zu sein, von denen der in Richtung der punktirten Linie geführte Längsschnitt nur eines zeigte. Leider ging derselbe bevor er gezeichnet werden konnte durch einen Zufall verloren. (200).
- » 5. Oberflächenansicht des Scheitels eines Dichotomiesprosses der Brutknospeneimpflanze. Die Scheitelzelle mit drei umgebenden Segmenten deutlich zu erkennen. (200).
  - » 6. Scheitel der gleichen Art wie der von f. 5, in Oberflächenansicht. (160).
  - » 7. Scheitel der gleichen Art wie f. 6 in Oberflächenansicht. Die 4 letzten Segmente völlig deutlich. In dem 2ten Segment sieht man die charakteristische Theilung die zur Bildung 3 eckiger oberflächlich gelegener Zellen führt. (200).
  - » 8—12. Struktur der beiden Scheitel eines Keimpflänzchens nach der ersten Dichotomie. Dessen Spitze schwach vergrößert in f. 11 im Längsschnitt dargestellt. f. 8 u. 9: Oberflächenansicht und Längsschnitt des einen; f. 10 und 11 das gleiche vom anderen Scheitel. Beide lassen im Längsschnitt die Scheitelzelle wohl erkennen, obschon dieselbe bei f. 8 in der Flächensicht nicht allzu deutlich hervortritt. (200).

TAB. 21. *Psilotum triquetrum* f. 1 u. 3—10. *Ps. flaccidum* f. 2.

- Fig. 1. Scheitelansicht einer jungen, als weisser Fleck erscheinenden, Seiten-

sprossanlage eines subterranean Gliedes. Es sind mehrere 3 eckige Zellen, die als Scheitelzellen angesprochen werden könnten vorhanden. Den sichtbaren Segmentgrenzen nach zu urtheilen ist die Zelle a als solche zu betrachten. Die ersten Segmenttheilungen sind vielfach unregelmässig. (200).

- Fig. 2. Oberflächenansicht des durchsichtig gemachten Scheitels eines noch wachsenden fruktificirenden Laubsprosses von *Psilotum flaccidum*. Die Scheitelzelle mit 4 umliegenden Segmenten deutlich. In diesen normale Theilungsfolge. Die steile Böschung des Scheitels gestattete nicht weiter ringsumher zu zeichnen. Der Pfeil deutet die Richtung an in welcher sich das letztangelegte Blatt fand (200).
- » 3. Scheitelfläche eines ganz jungen Brutknospeneimpflänzchens, bei a eine 3 eckige Zelle zeigend, von der obschon sie nicht von deutlichen Segmenten umgeben ist die Möglichkeit vorliegt, dass sie die in Entstehung begriffene Scheitelzelle sei. (200).
  - » 4. Scheitelfläche einer ganz jungen noch durchaus der Scheitelzelle entbehrenden Keimpflanze (200).
  - » 5. Flächenansicht eines Scheitels der Keimpflanze gerade nach der Dichotomie. Die regelmässige Segmentabschneidende Scheitelzelle noch nicht vollkommen regenerirt. (200).
  - » 6. Scheitelfläche des Keimpflänzchens vor der ersten Dichotomie. Eine Scheitelzelle noch nicht vorhanden; auch auf dem nicht gezeichneten Längsschnitte war von einer solchen nichts zu entdecken. (200).
  - » 7 u. 8. Beide Präparate einem noch ungegabelten Brutknospeneimling von 2 mm. Länge entnommen; in der Flächenansicht f. 8 deutet die Linie ab die Richtung des Längsschnitts an, der in f. 7 bei tiefer Einstellung, um die Zellen a a zu zeigen, gezeichnet ist. Eine einzelne Scheitelzelle fehlt noch; man erkennt indessen die Vorbereitung zu

ihrer Bildung in der die Scheitelmitte einnehmenden deutlich hervortretenden 4 zelligen Gruppe. (200).

Fig. 9 u. 10. Oberflächen- und Längsschnittsansicht eines und desselben Scheitels einer jungen Brutknospeneimpflanze. In f. 10 verschiedene 3 eckige Zellen von denen keine mit Sicherheit nach der Segmentlagerung als Scheitelzelle angesprochen werden konnte. Der Längsschnitt zeigt die deutlich begrenzte und durch Inhaltsreichtum ausgezeichnete Gruppe a, welche eine in der Entstehung begriffene Scheitelzelle zu enthalten scheint, deren letztgebildete Segmentwände aber unterwärts noch nicht an einander ansetzen. Die betreffende Gruppe ist mit grosser Wahrscheinlichkeit in einer der mit S bezeichneten Stellen der f. 10 zu suchen (200).

### TAB. 22. *Psilotum triquetrum*.

Fig. 1. Oberflächenansicht eines am subterranean Glied noch als weisser Fleck erscheinenden lateralen progressiven Sprossanfangs. Es sind 2 Zellen vorhanden, die als Scheitelzellen gedeutet werden können. Welche sich definitiv als solche verhalten wird, ungewiss. (200).

» 2. Längsschnitt durch die Spitze eines subterranean Gliedes, die Scheitelzelle und die beiden jüngsten Segmente aufweisend. (250).

» 3 u. 4. Junge Keimpflanze der *Chylocladia Kaliformis*, auf *Corallina mediterranea* zu Neapel erwachsen, in der Seiten- und der Scheitelansicht. Das ganze Pflänzchen von einer mächtigen Gallerthülle umgeben. Dasselbe besteht aus 4 Kugelquadrantisch gelagerten je mit einer Scheitelzelle sich verlängernden Sektoren, deren jeder aus einem Quadranten der ursprünglichen Sporenteilung hervorging. Da das Pflänzchen im Freien gefunden wurde, so bleibt unbekannt, ob es aus der

Keimung einer Tetraspore oder einer Carpospore entsprosst ist. (200).

Fig. 5. Scheitelfläche einer seitlichen Astanlage am subterranean Spross. Der Inhaltsbeschaffenheit nach scheint a die ursprüngliche Scheitelzelle zu sein, die ihre Weiterentwicklung einstellt und durch die aus den Segmenten regenerierte b ersetzt wird, wie diess in vielen Fällen beobachtet wurde. (250)

» 6, 7 u. 8. Längsschnitte von subterranean Sprossspitzen mit seitlicher Auszweigung. Die Scheitel der seitlichen Tochttersprosse erscheinen an der Oberfläche des Muttergliedes als weisse Flecke; zu jedem derselben geht ein Gefässbündel. In f. 6 liegt die Anlage so dicht am Scheitelpunkt, dass der Anschein einer Dichotomie entsteht, wie sie sich auch aus diesem Scheitel wahrscheinlich entwickelt haben würde. Schwach vergrössert.

» 9. Senkrechter Durchschnitt eines als weisser Fleck am unterirdischen Glied aufgetretenen Lateralsprossscheitels. Die Scheitelzelle a mit zwei ihr anlagernden Segmenten zeigend. Der Pfeil deutet die Richtung der Sprossspitze an. (250).

» 10. Aehnliches Präparat wie f. 9 den Inhaltsreichtum der die Scheitelgruppe bildenden Zellen zeigend. Ob die Scheitelzelle durch den Schnitt getroffen ist, nicht sicher, obwohl die Zelle a wohl als solche gedeutet werden könnte. Der Pfeil deutet die Richtung der Sprossspitze an. (200).

» 11. Schwach vergrösserter Längsschnitt der subterranean Sprossspitze von der f. 10 eine Detailzeichnung der Stelle a darstellt. (200).

» 12. Medianer Längsschnitt durch den Scheitel eines jungen Gabelsprosses aus dem Laubtriebssystem, die Scheitelzelle und die von ihr abgegebenen Segmente zeigend. (200).

TAB. 23. Fig. 1—3 u. 6—8  
*Psilotum triquetrum.*

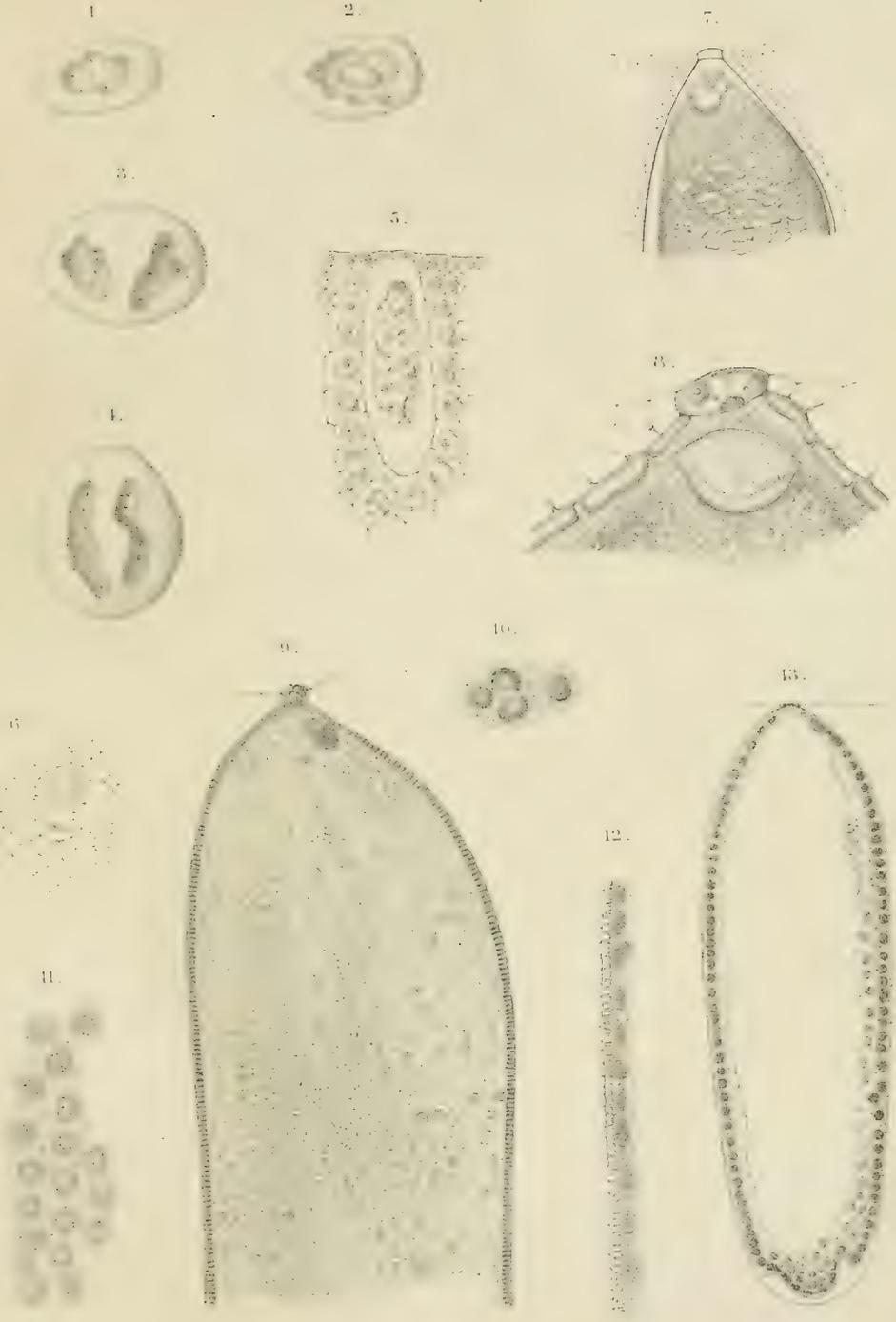
Fig. 1. Seitliche Ansicht einer Sprossspitze des fruktifizierenden Laubtriebes nach stattgehabter Dichotomie. Die Blätter zeigen bereits den Fruchtzapfen, der beiderseits von den Ohrenförmigen Zipfeln flankirt wird. Schwach vergrößert (mit Anwendung des Abbéschen Apparates für auffallendes Licht gezeichnet).

- » 2. Dasselbe Präparat wie f. 1, bei gleicher Vergrößerung in gleicher Weise gezeichnet. Scheitelansicht. Die Buchstaben in beiden Figuren die gleichen Organe andeutend. An den fruktifizierenden Blättern a u. b erkennt man, dass der Fruchtzapfen auf der vorderen Blattfläche seinen Ursprung nimmt.
- » 3. Ganz junges Fruchtblatt von einem anderen Präparat entnommen und unter denselben Verhältnissen wie die f. 1 u. 2 gezeichnet. Das Blatt ist genau von der Innenseite gesehen, man sieht in seiner Mitte die erste Entstehung des Fruchtzapfens; am Rande beginnt beiderseits das Hervortreten der Blattohren.
- » 4 u. 5. Seiten- und Scheitelansicht einer fruktifizierenden Sprossspitze des *Psilotum flaccidum*. a und b die einander gegenüberfallenden jüngsten Blätter. Blatt a bereits in der Bildung des Fruchtzapfens  $\alpha$  begriffen, zeigt noch deutlich am Vorderrand die ursprüngliche sich fürderhin nicht weiter entwickelnde Blattspitze. In gleicher Weise wie die vorhergehenden

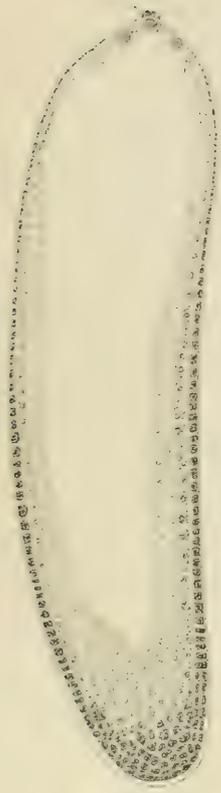
den Präparate behandelt und gezeichnet.

Fig. 6. Weiterentwickeltes Fruchtblatt von der Rückseite. Behandelt und gezeichnet in der Weise der vorherigen Figuren.

- » 7. Querschnitt der fruchthragenden Laubsprossspitze nahe unter dem Vegetationspunkt, die gegenseitige Lage des Fruchtzapfens und der Ohren des Fruchtblattes zeigend. Schwach vergrößert.
- » 8. Junges Fruchtblatt, welches anomaler Weise 3 ohrenartige Zipfel aufweist, von denen 2 durch Spaltung des einen entstanden sind. Schwach vergrößert.
- » 9. Durchsichtig gemachte Sprossspitze eines fruchthragenden 2 zeilig beblätterten Triebes von *Psilotum flaccidum*, den Einsatz der Blattstellung bei der Gabelung zeigend. Im entwickelten Zustand wird das mit a<sub>1</sub> bezeichnete Blatt das oberste des Fussstückes der Dichotomie sein. Schwache Vergrößerung.
- » 10 u. 11. Ausgewachsene Dichotomien des fruktifizierenden Sprosses von *Psilotum flaccidum*. Mit  $\phi$  u. a sind in beiden Fällen die beiden obersten Blätter des Fussstückes (a u. a<sub>1</sub> der F. 9) bezeichnet. F. 10 stellt den gewöhnlichen, f. 11 den mitunter vorkommenden Ausnahmefall dar, in welchem Blatt a ein wenig an dem ihm zugewandten Gabelzweig hinaufgerückt erscheint. Der Sachverhalt ist aber leicht zu erkennen, da in diesem Fall die beiden ersten Blätter des Gabelzweigs superponirt zu sein scheinen. Nat. Grösse.







1.



2.



3.



m

m

6.



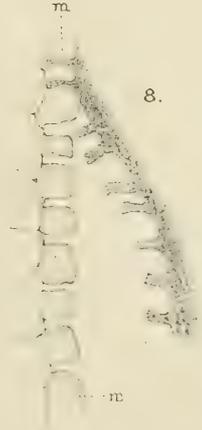
s



s

susp

em



m

8.

m



m

m



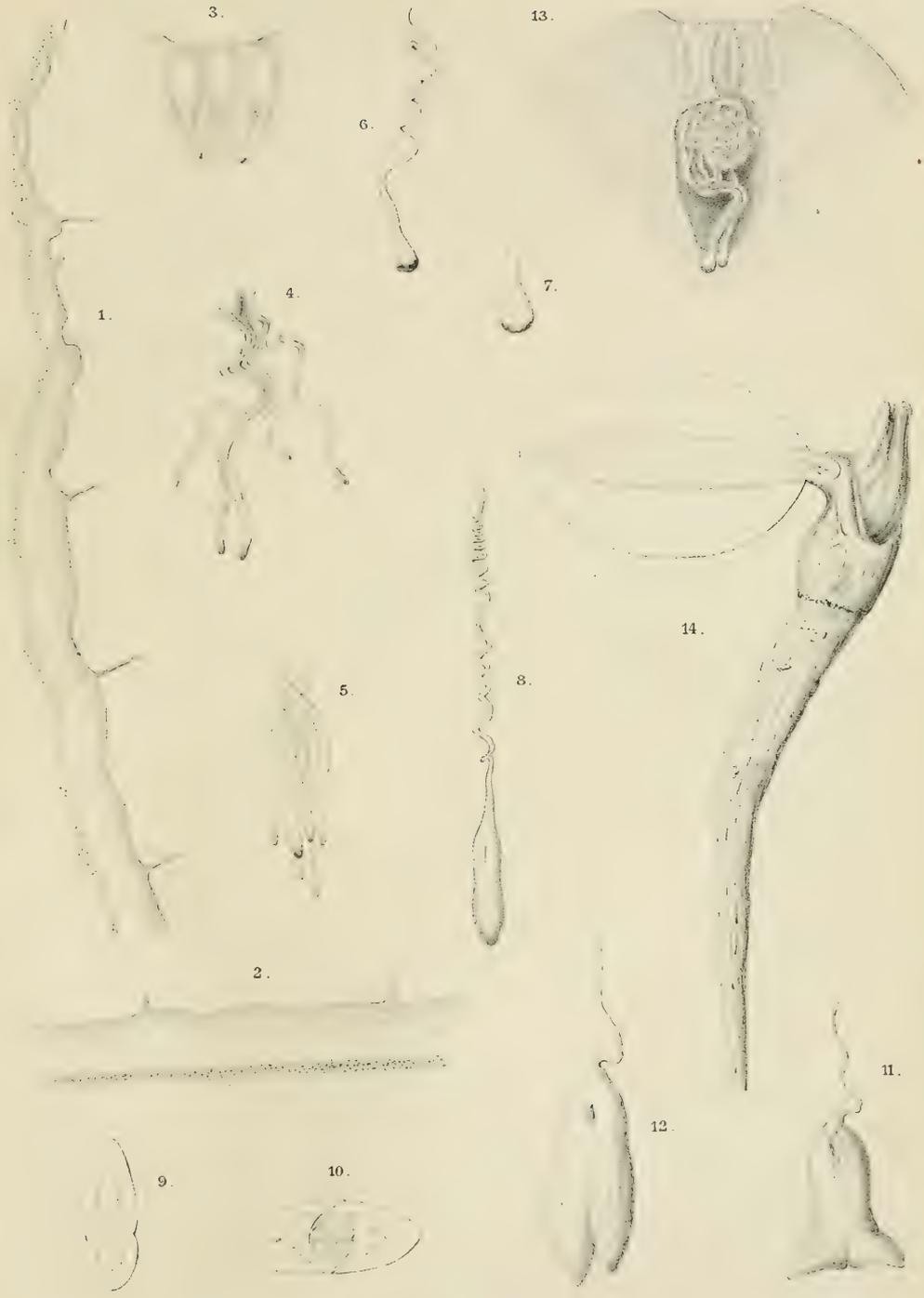
9.

pr

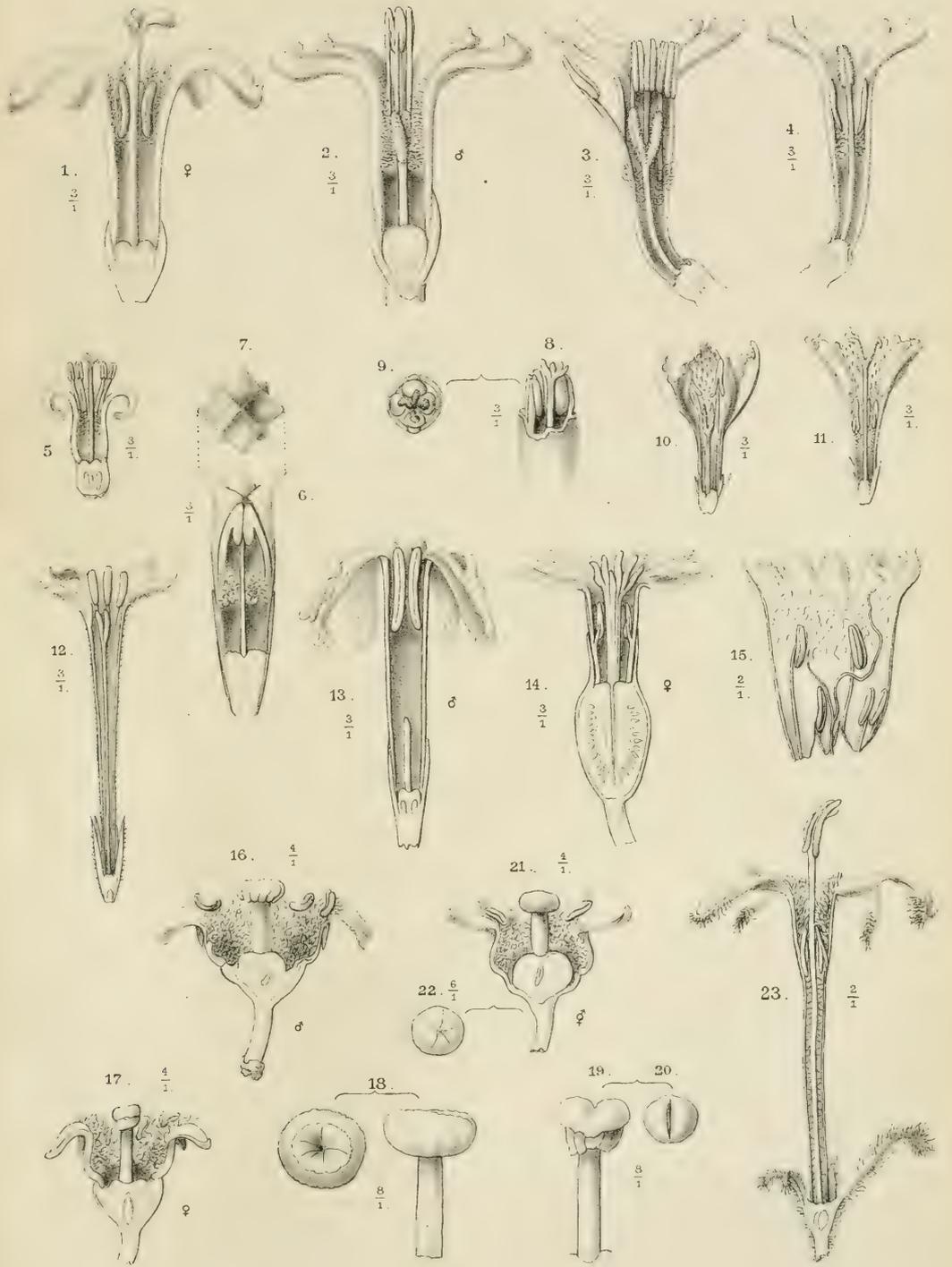
α β 10.



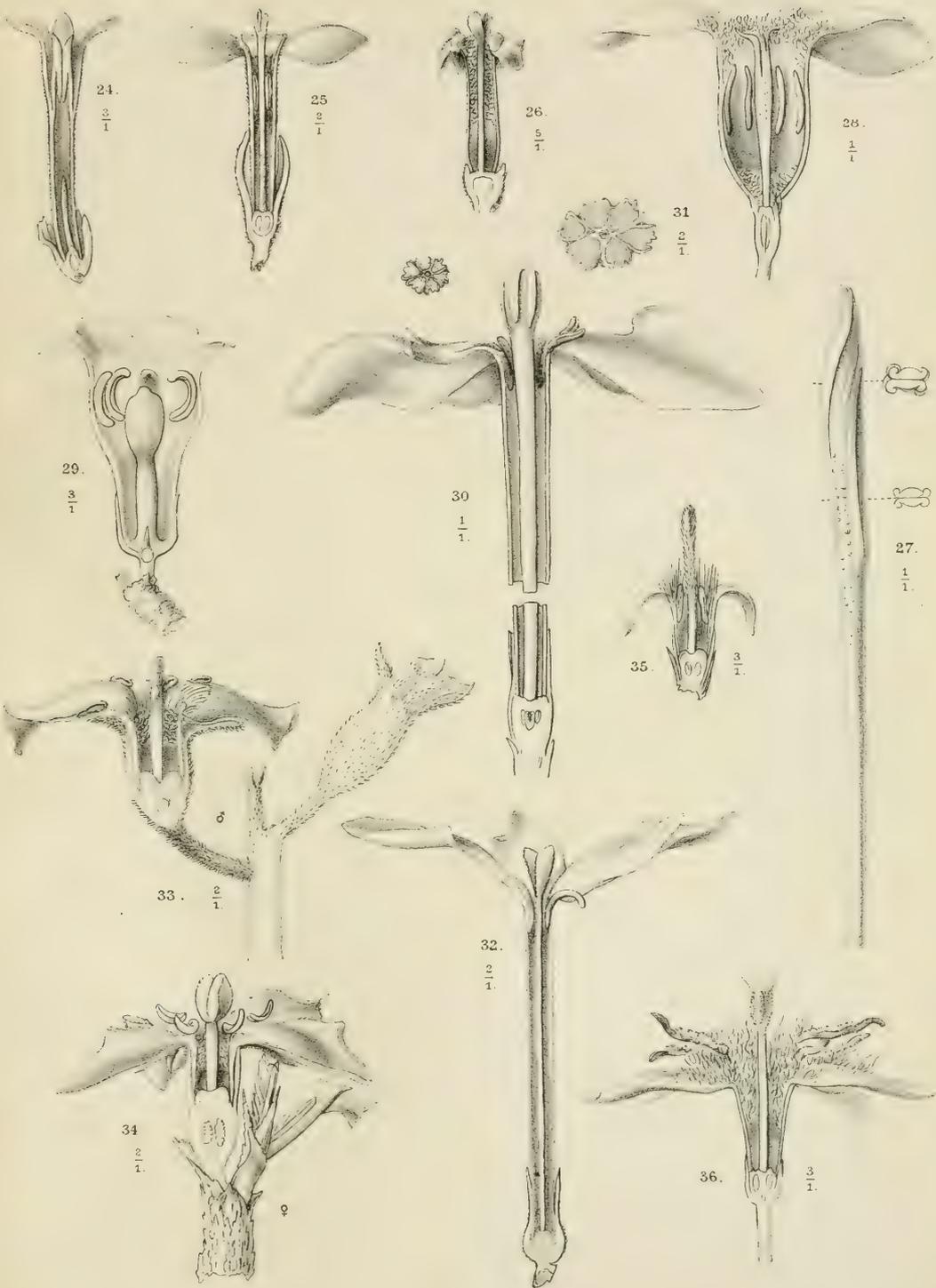




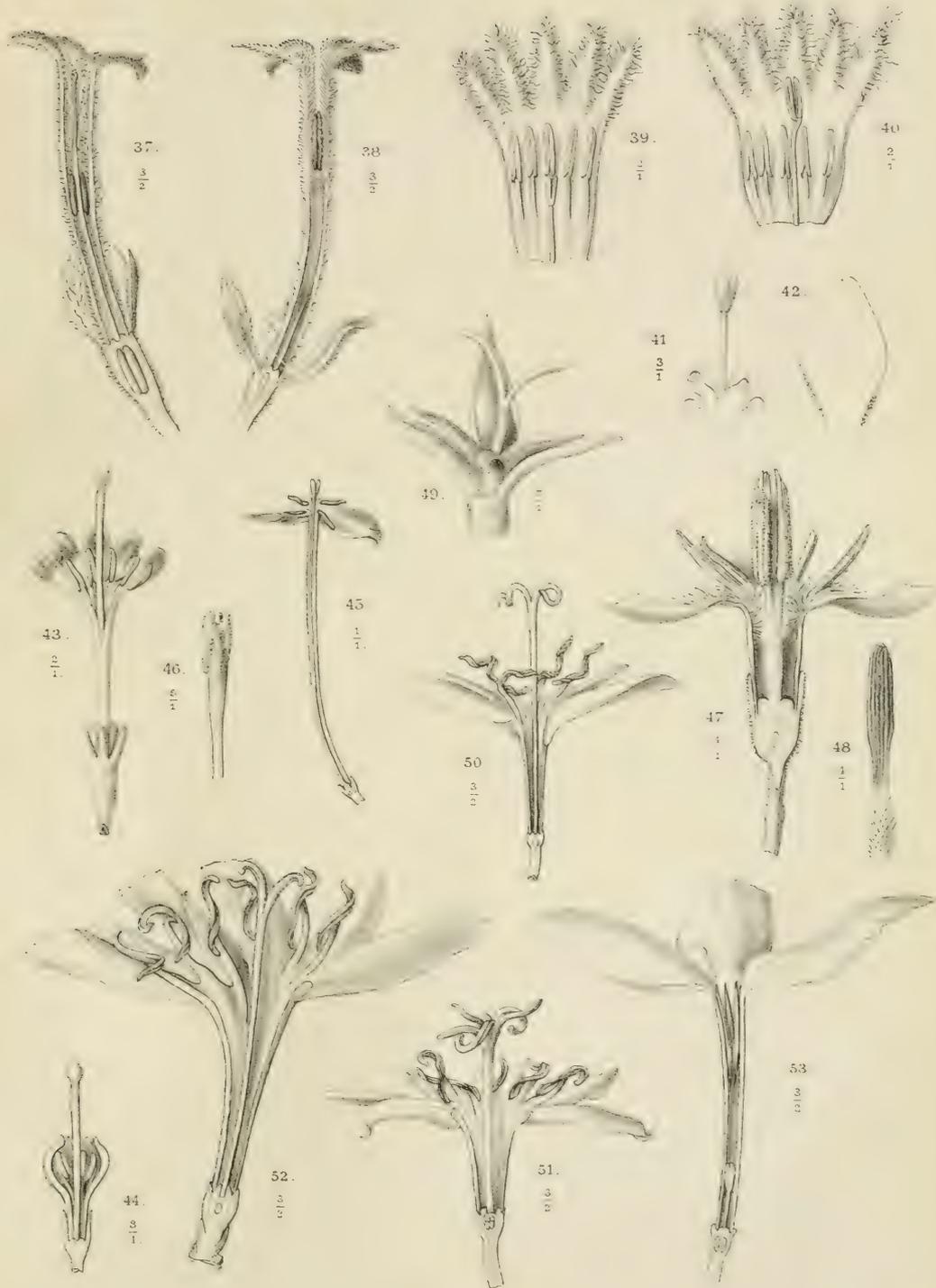








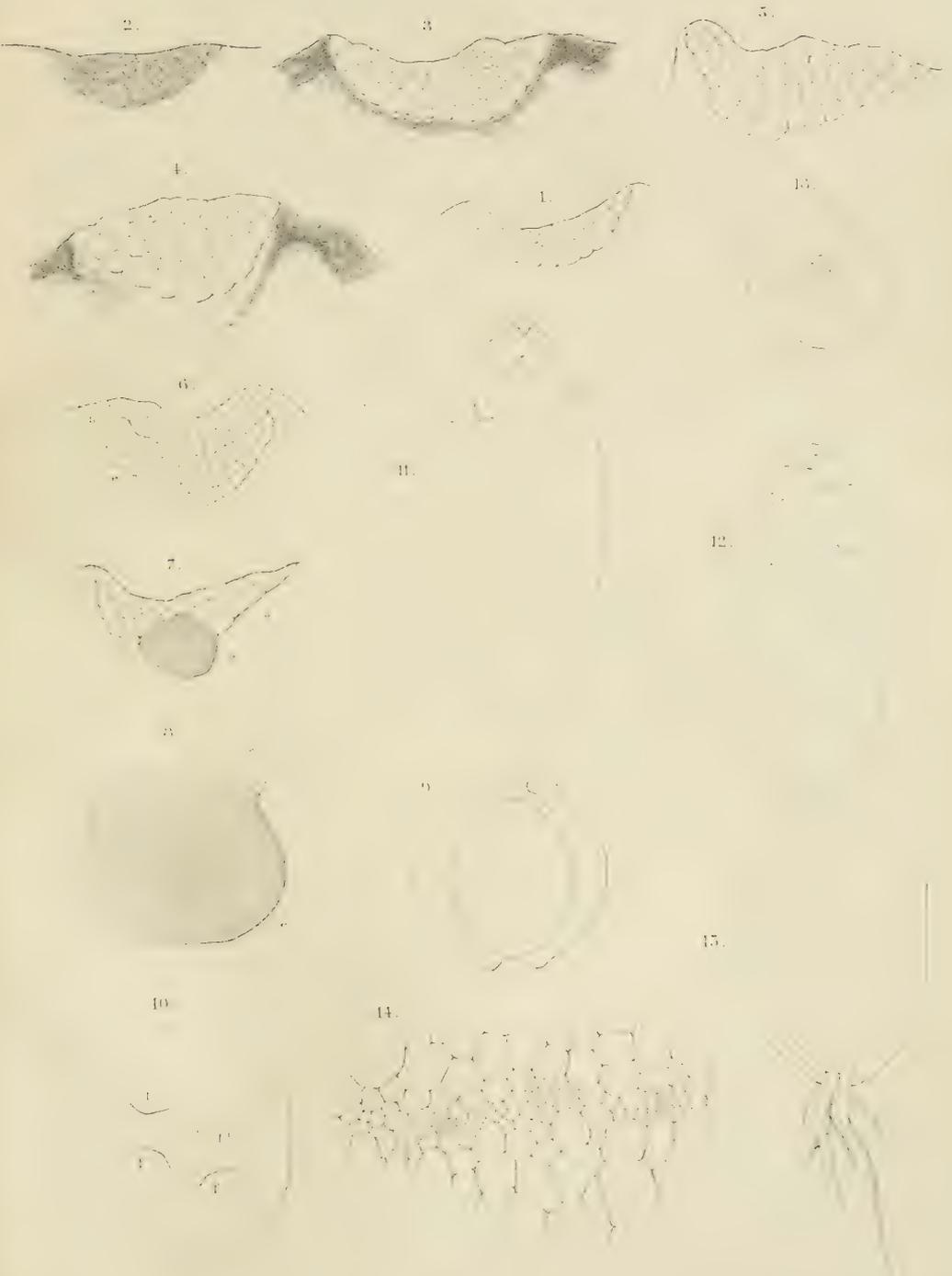




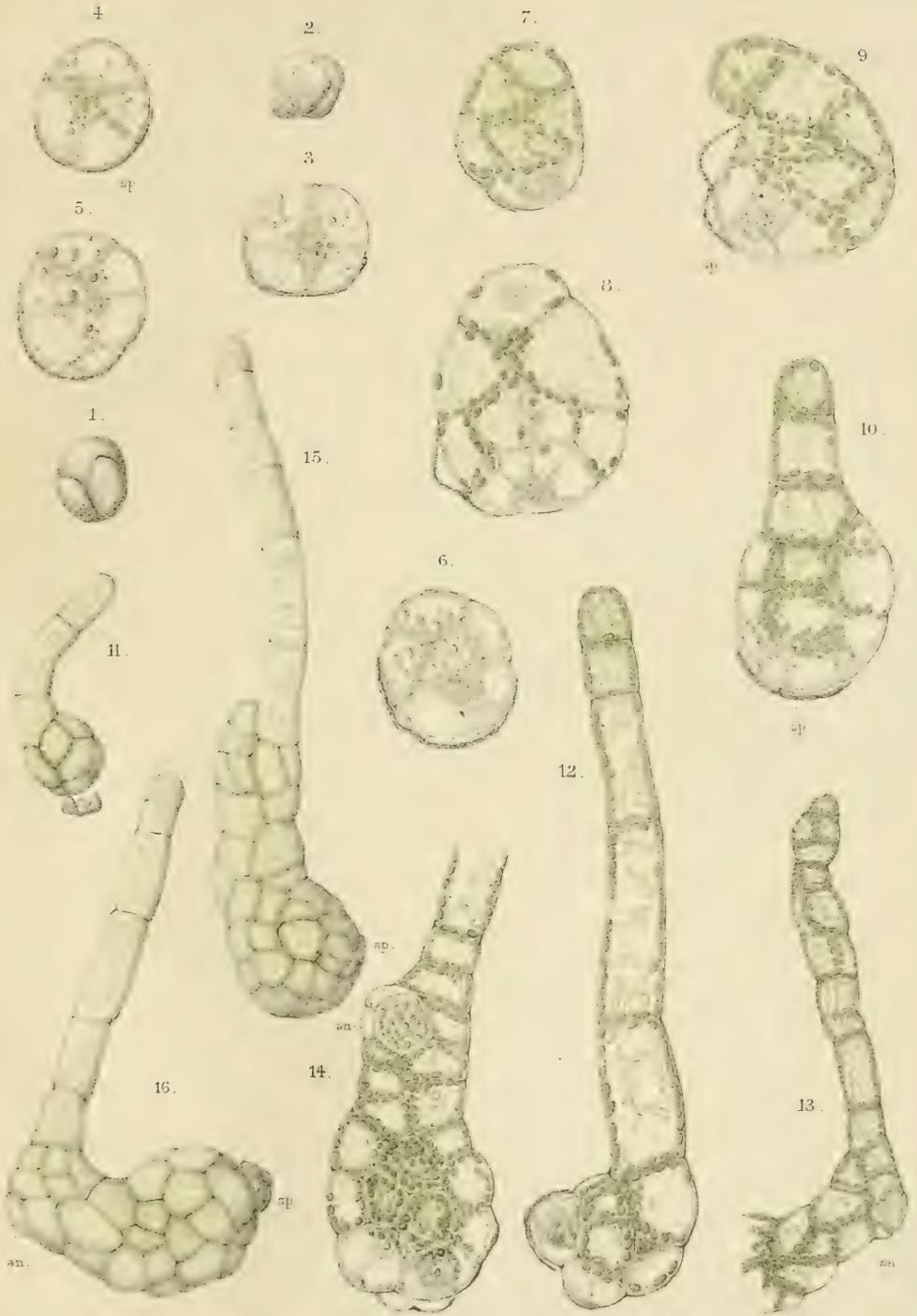




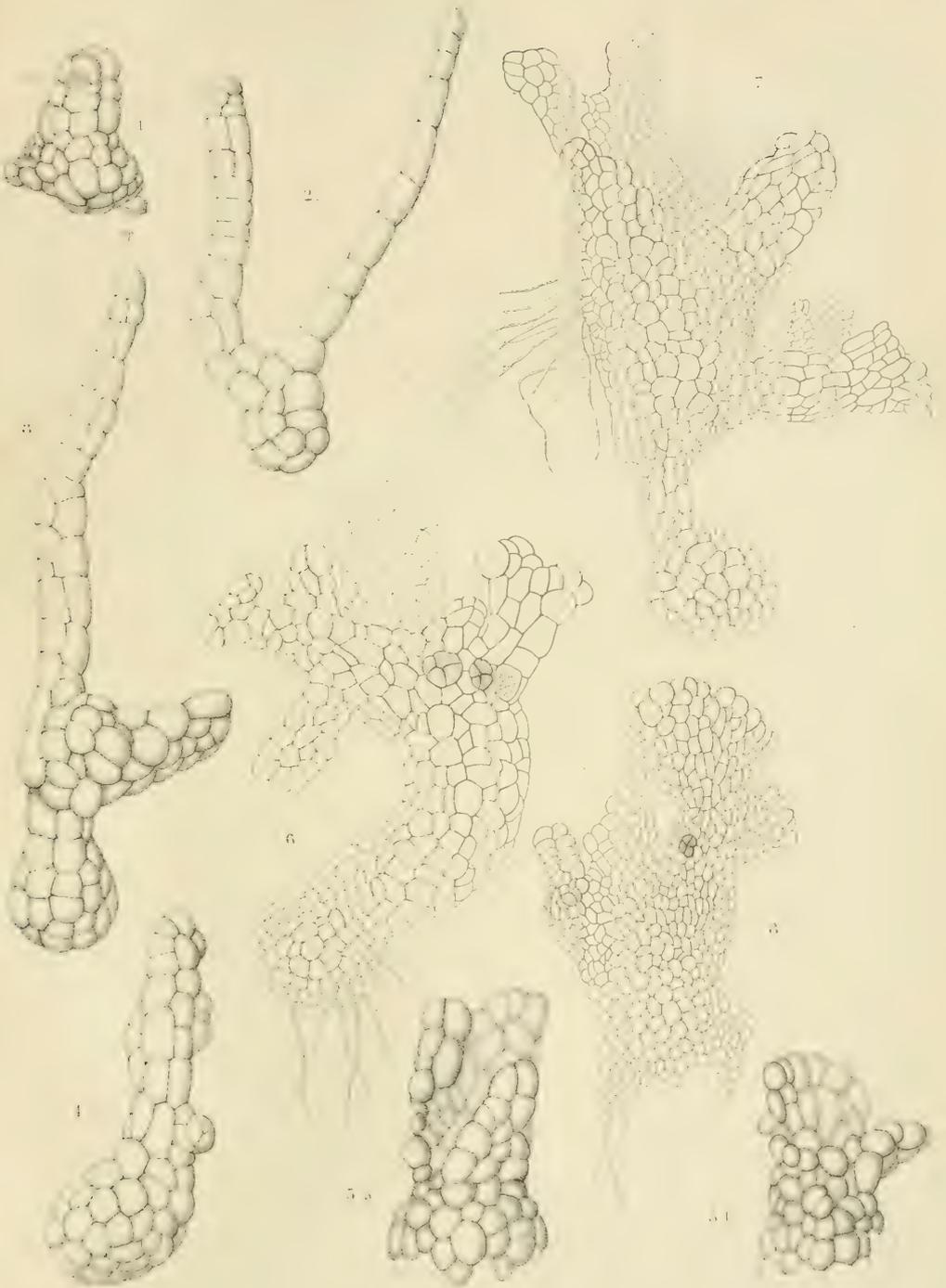




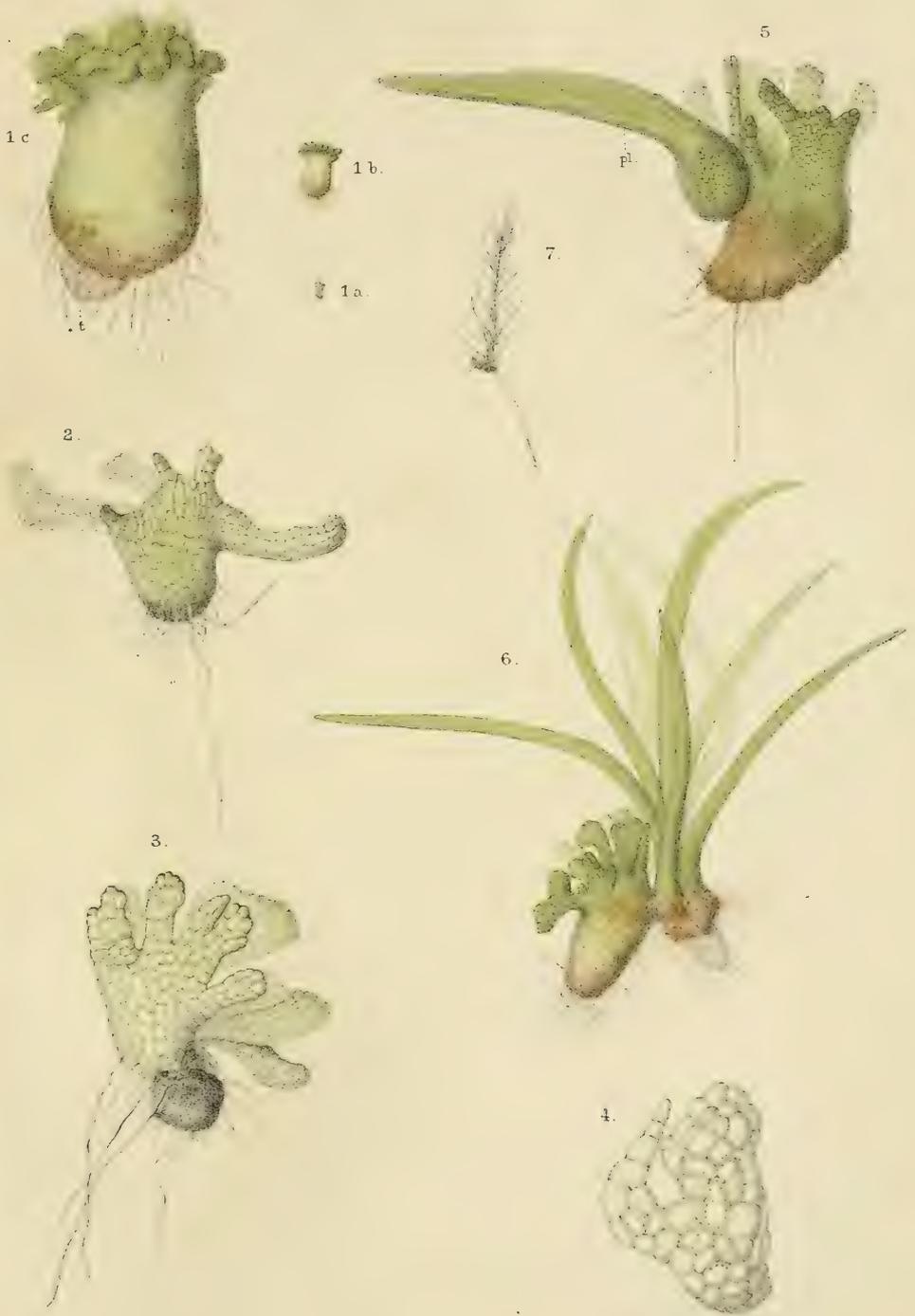




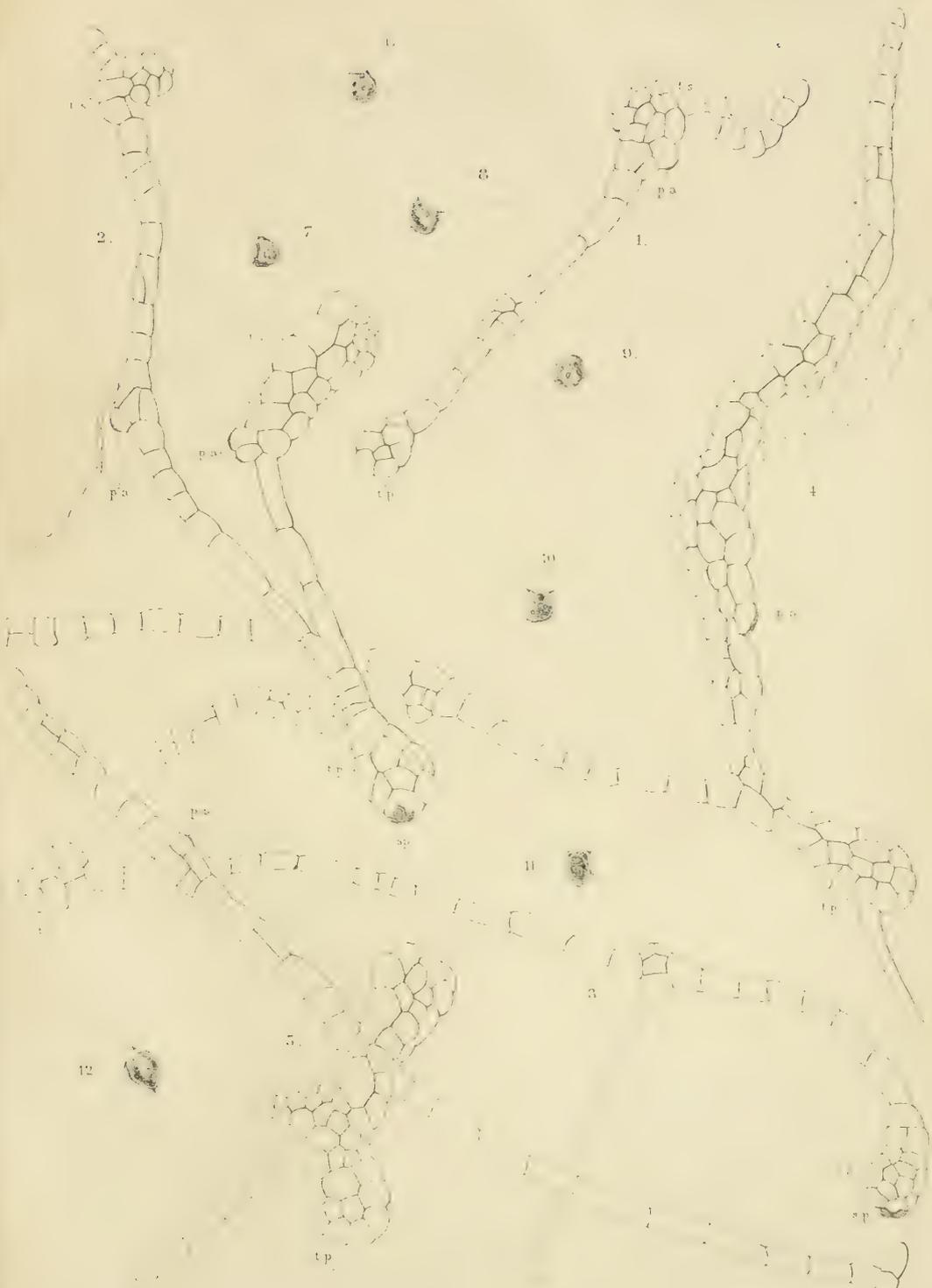




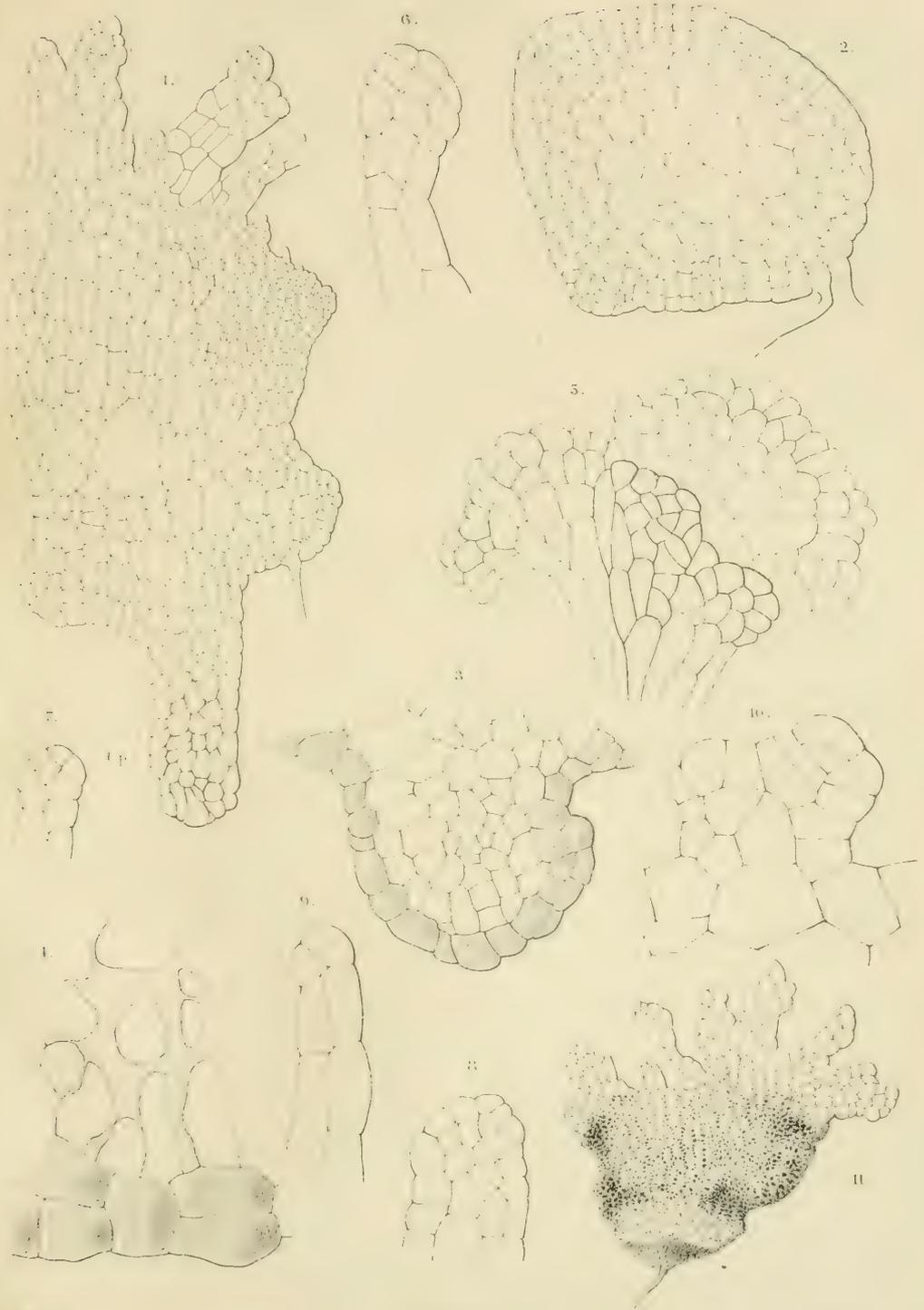




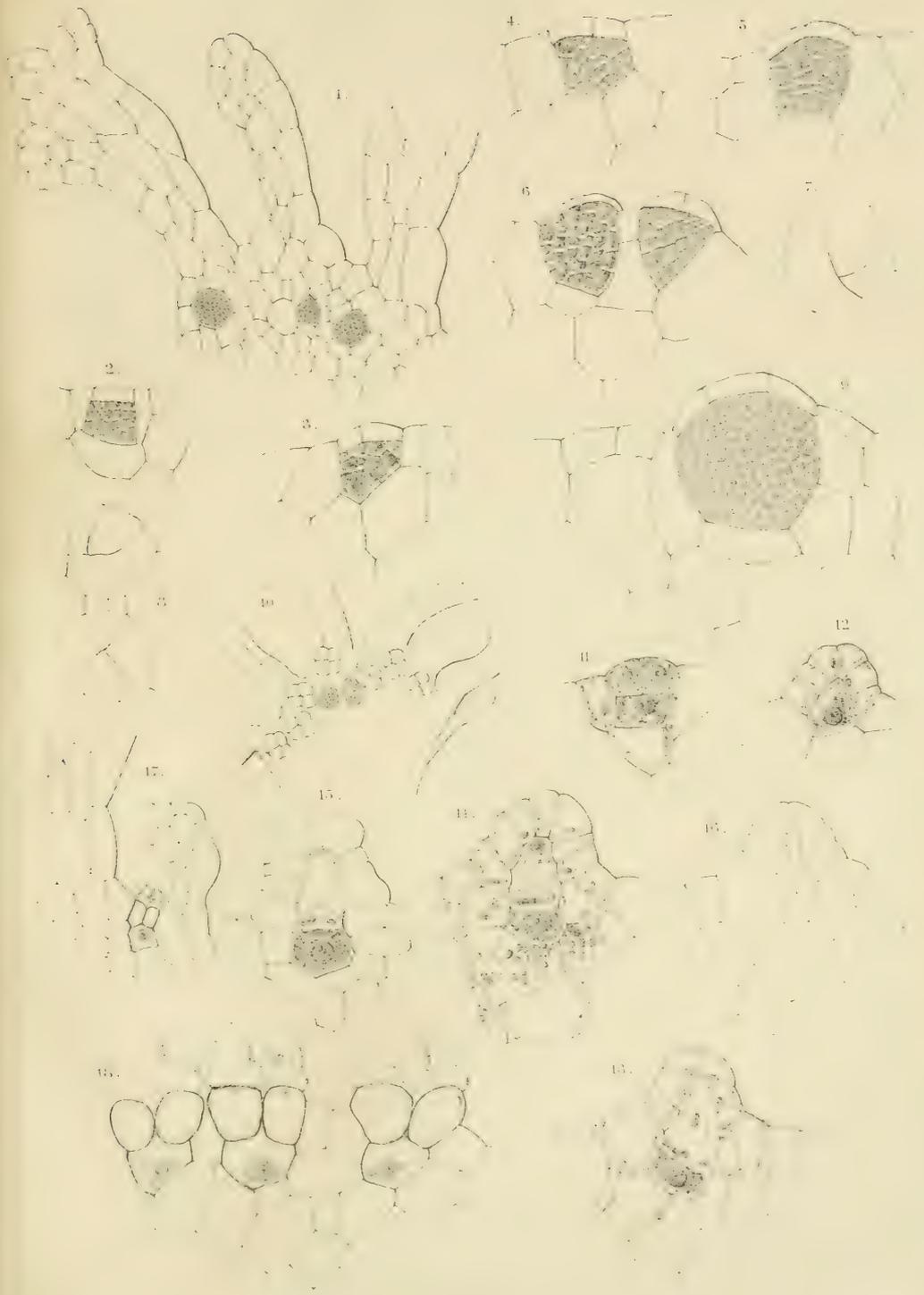




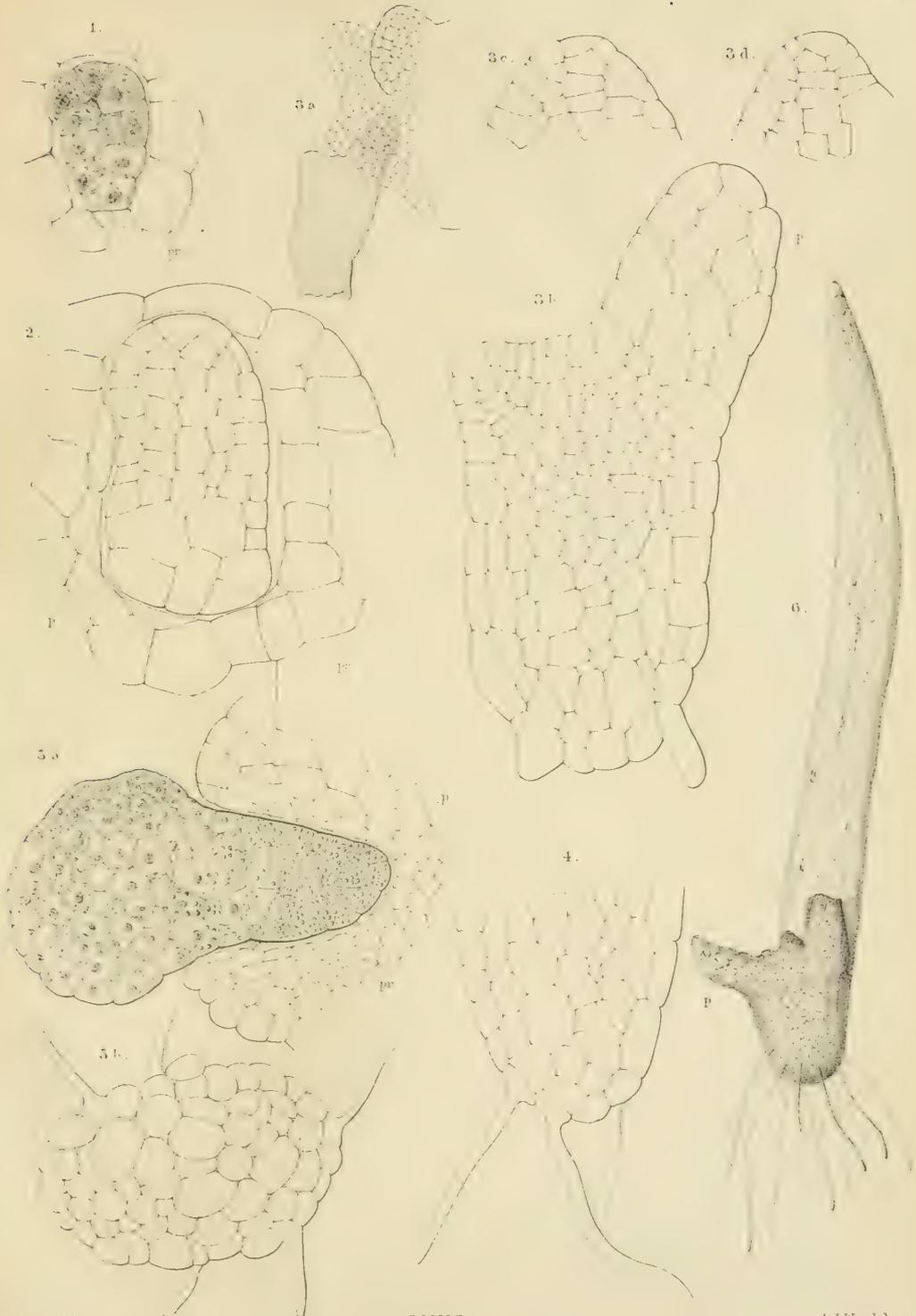




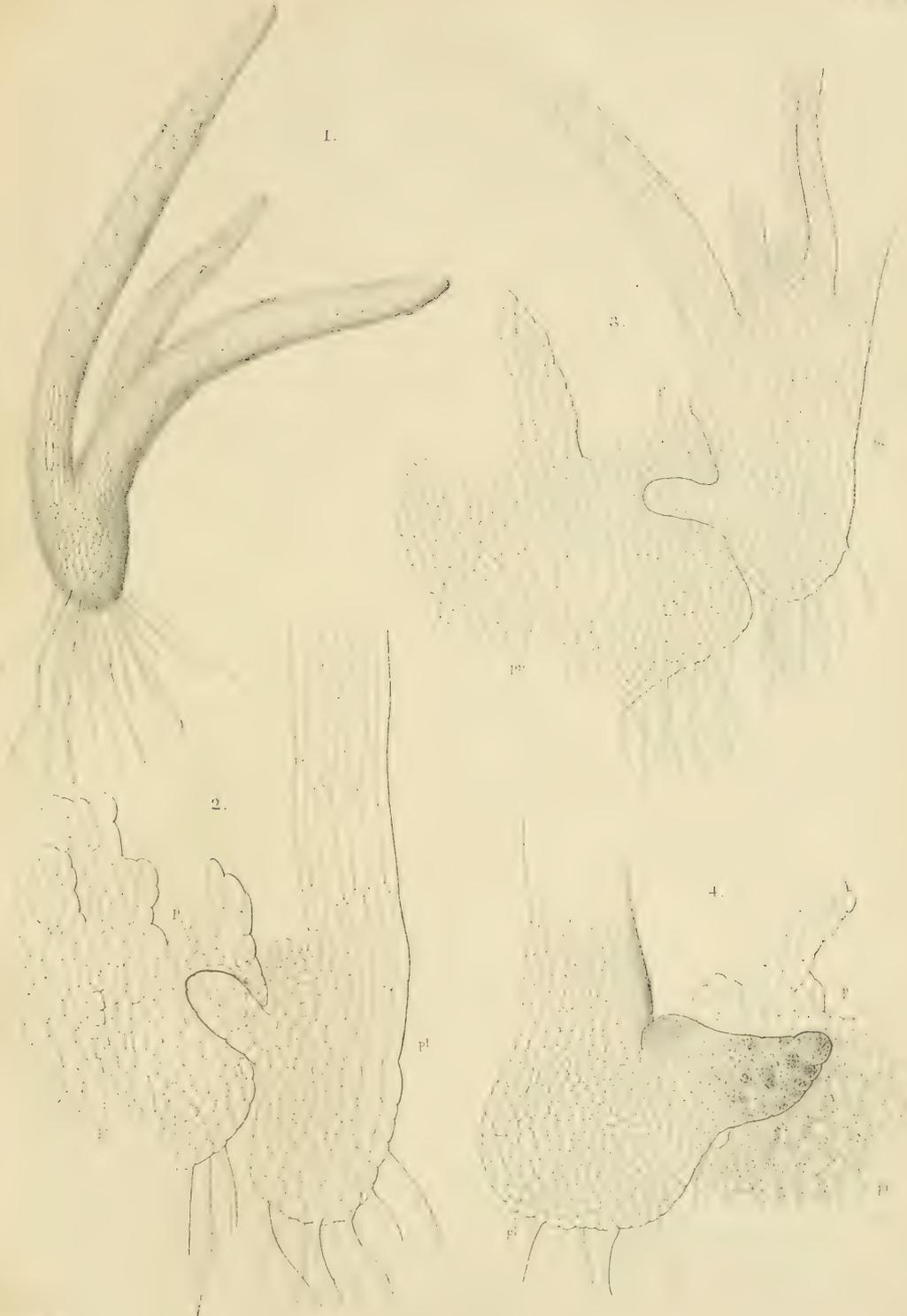












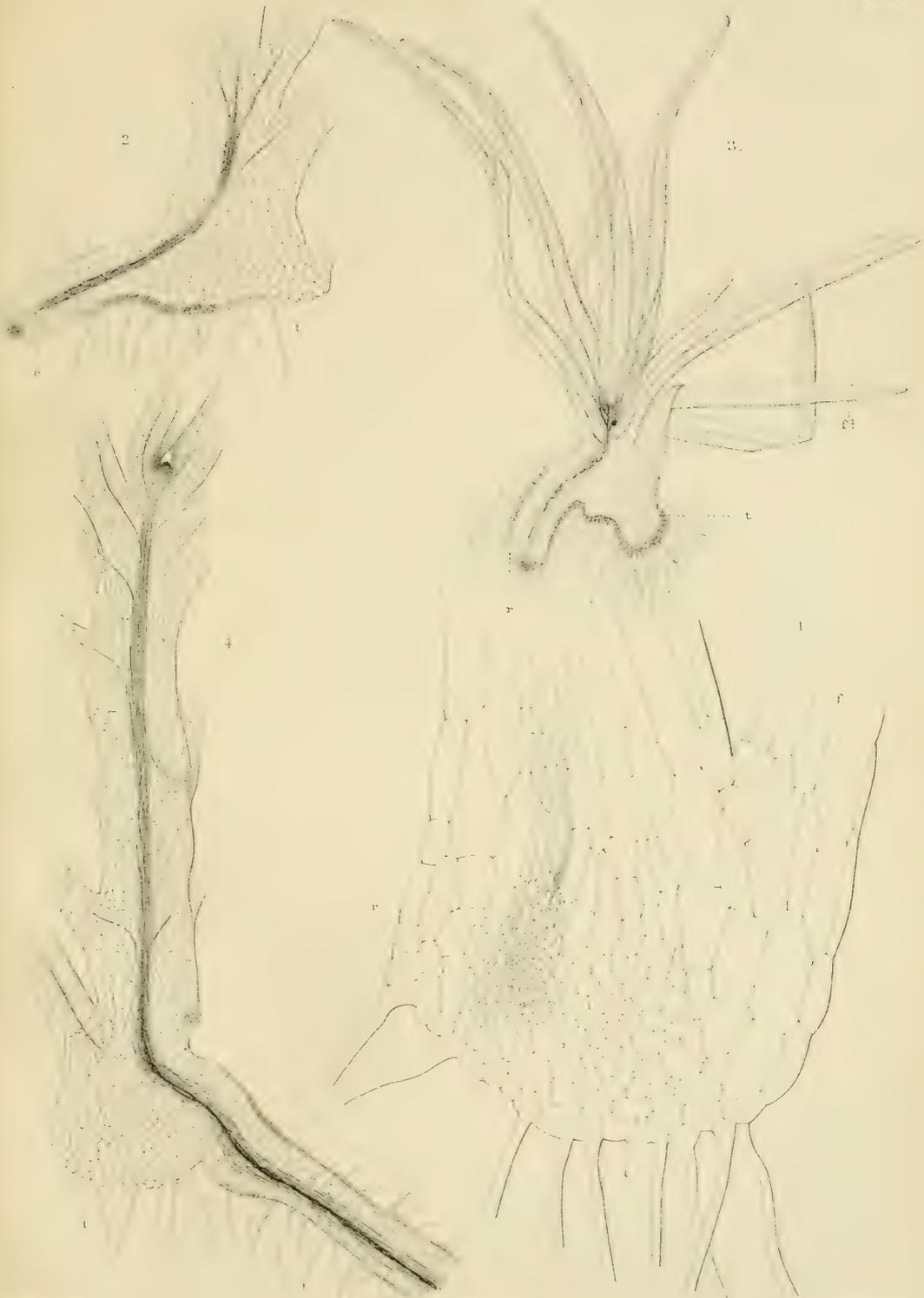
1.

3.

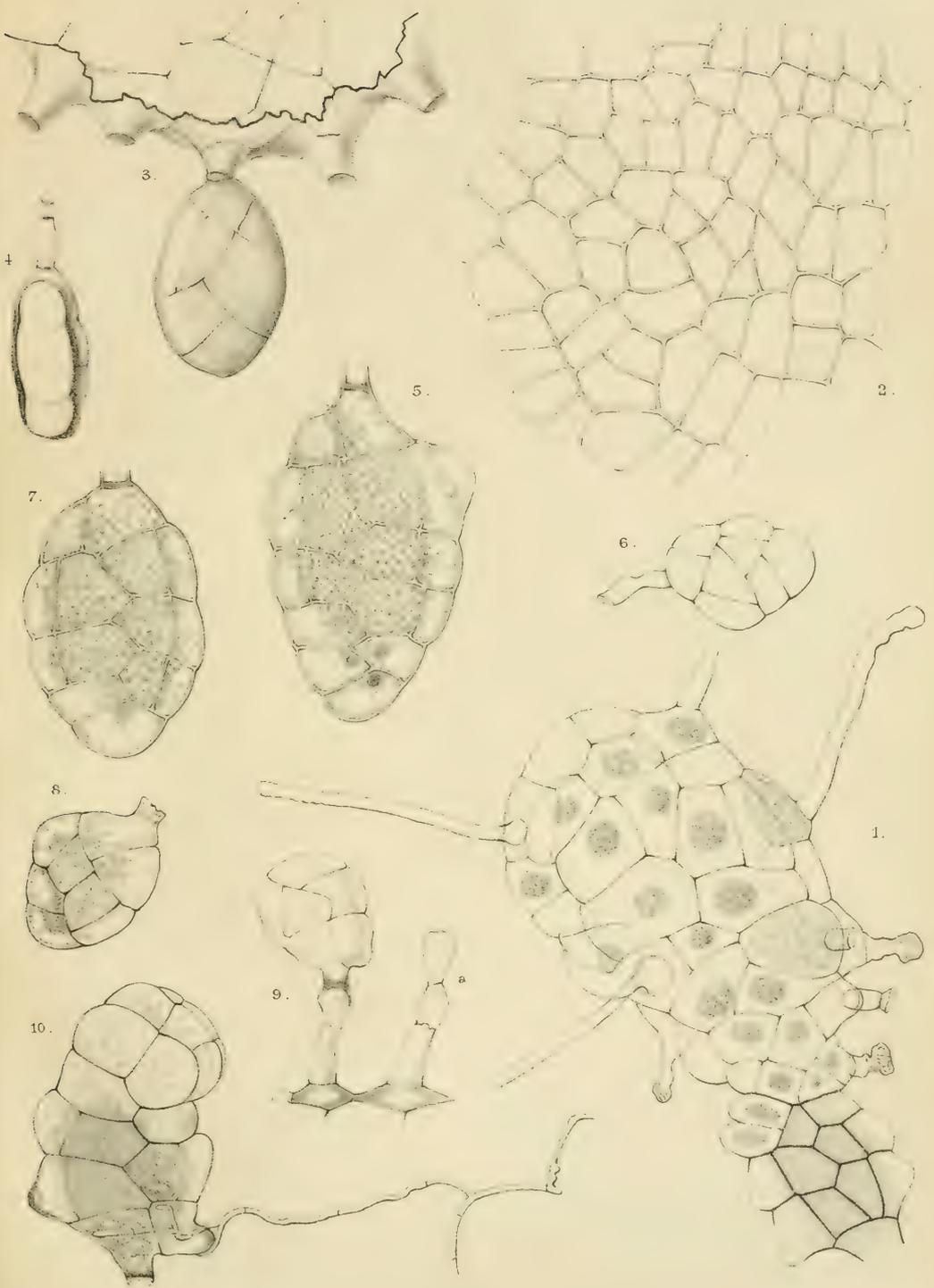
2.

4.

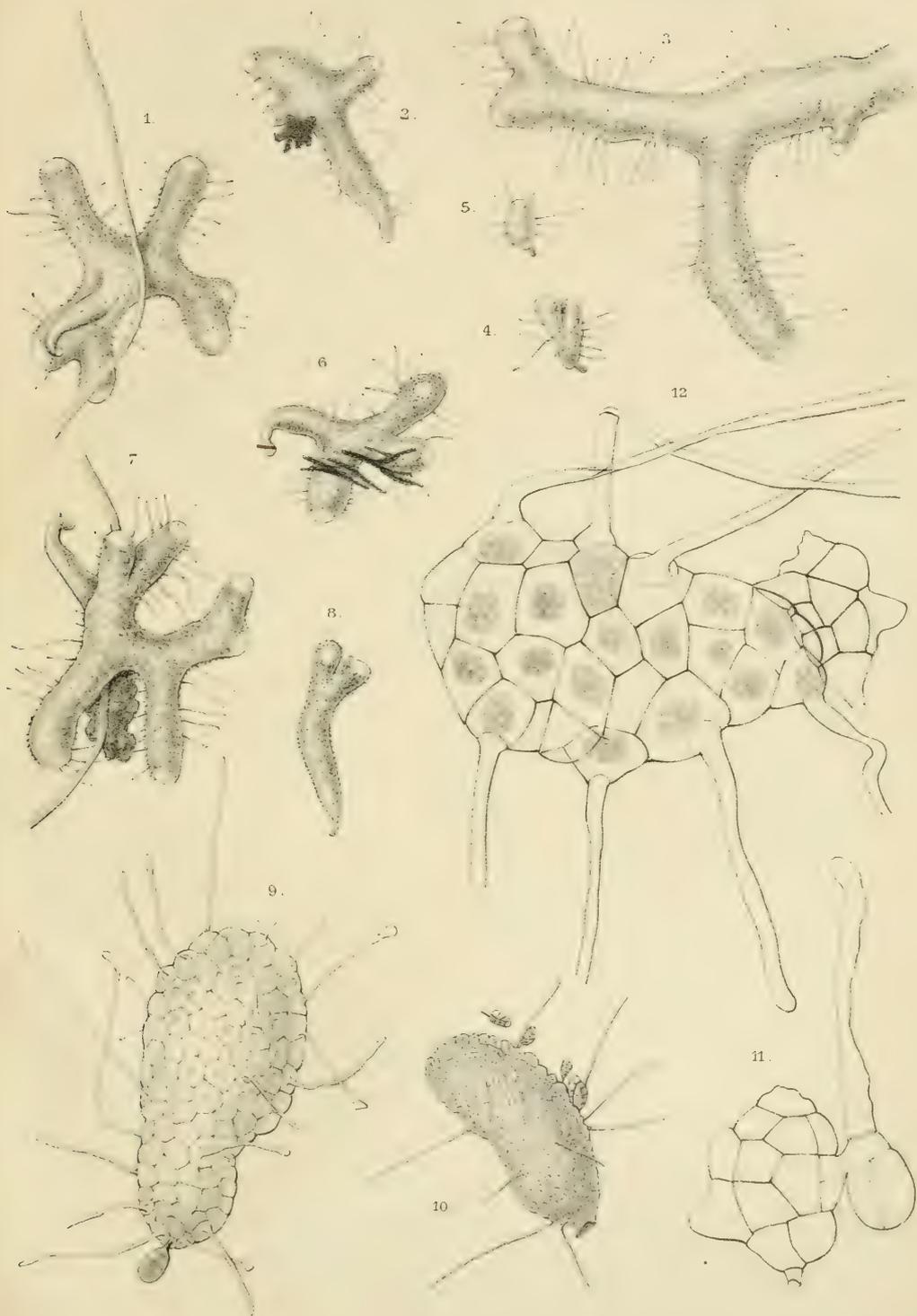




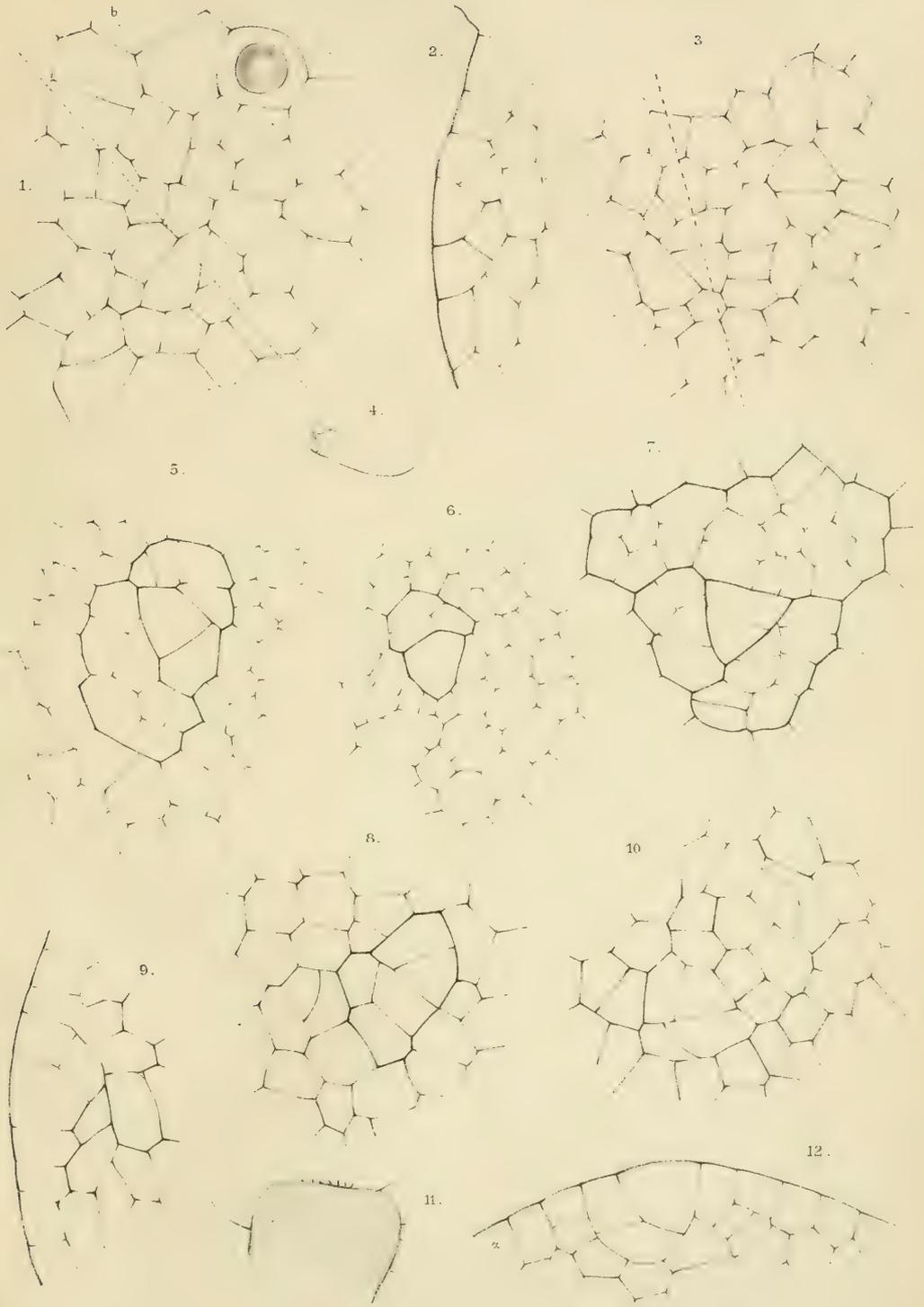




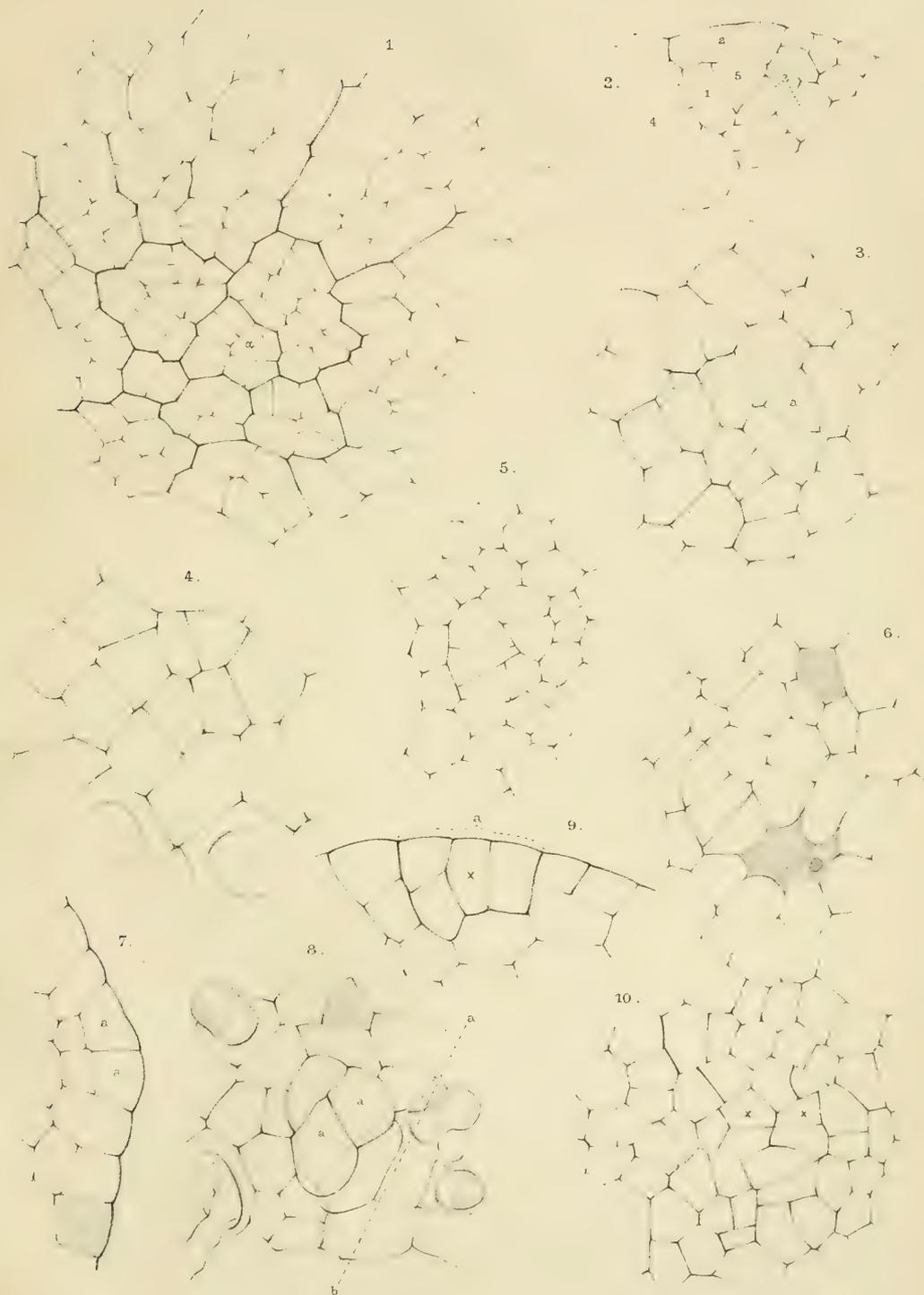




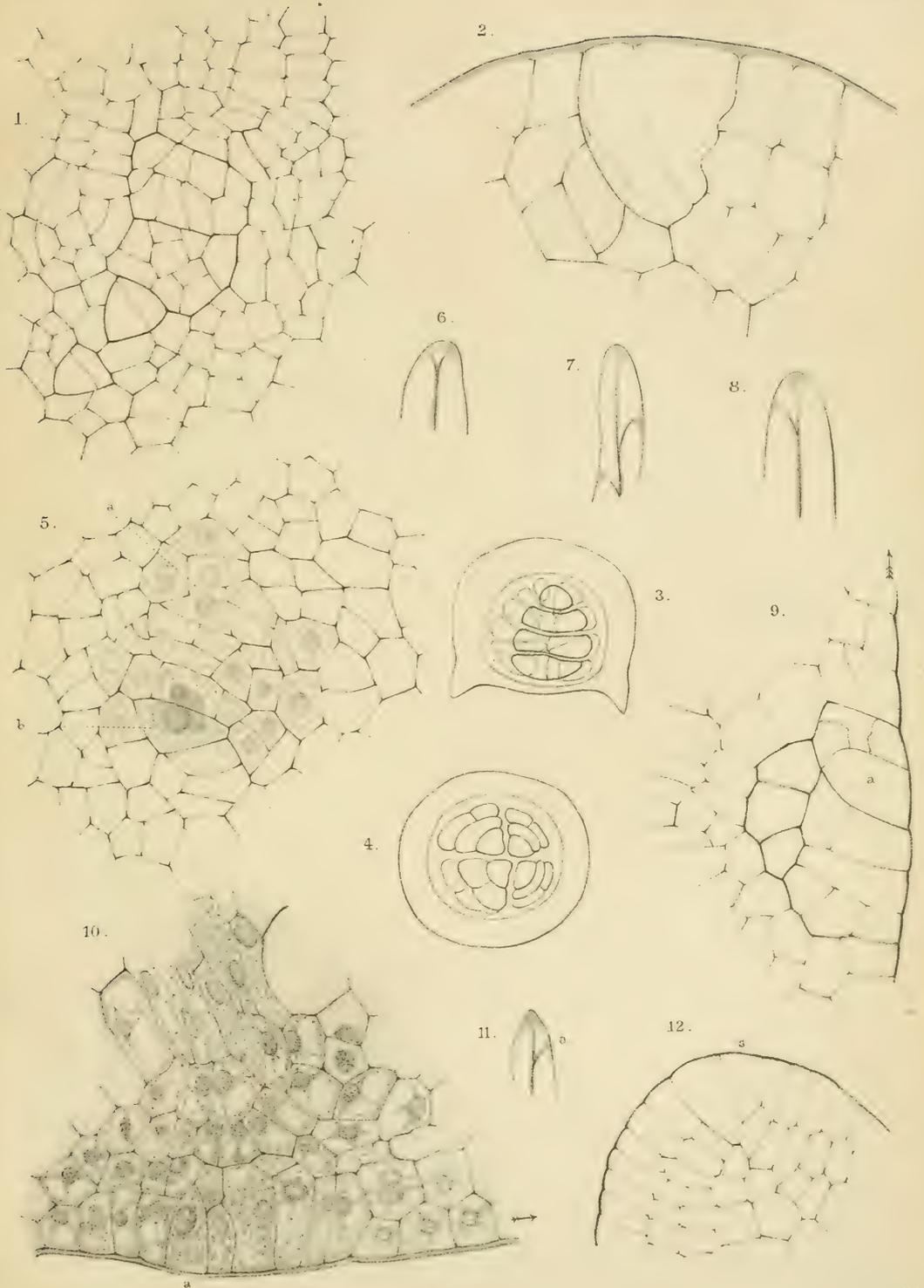




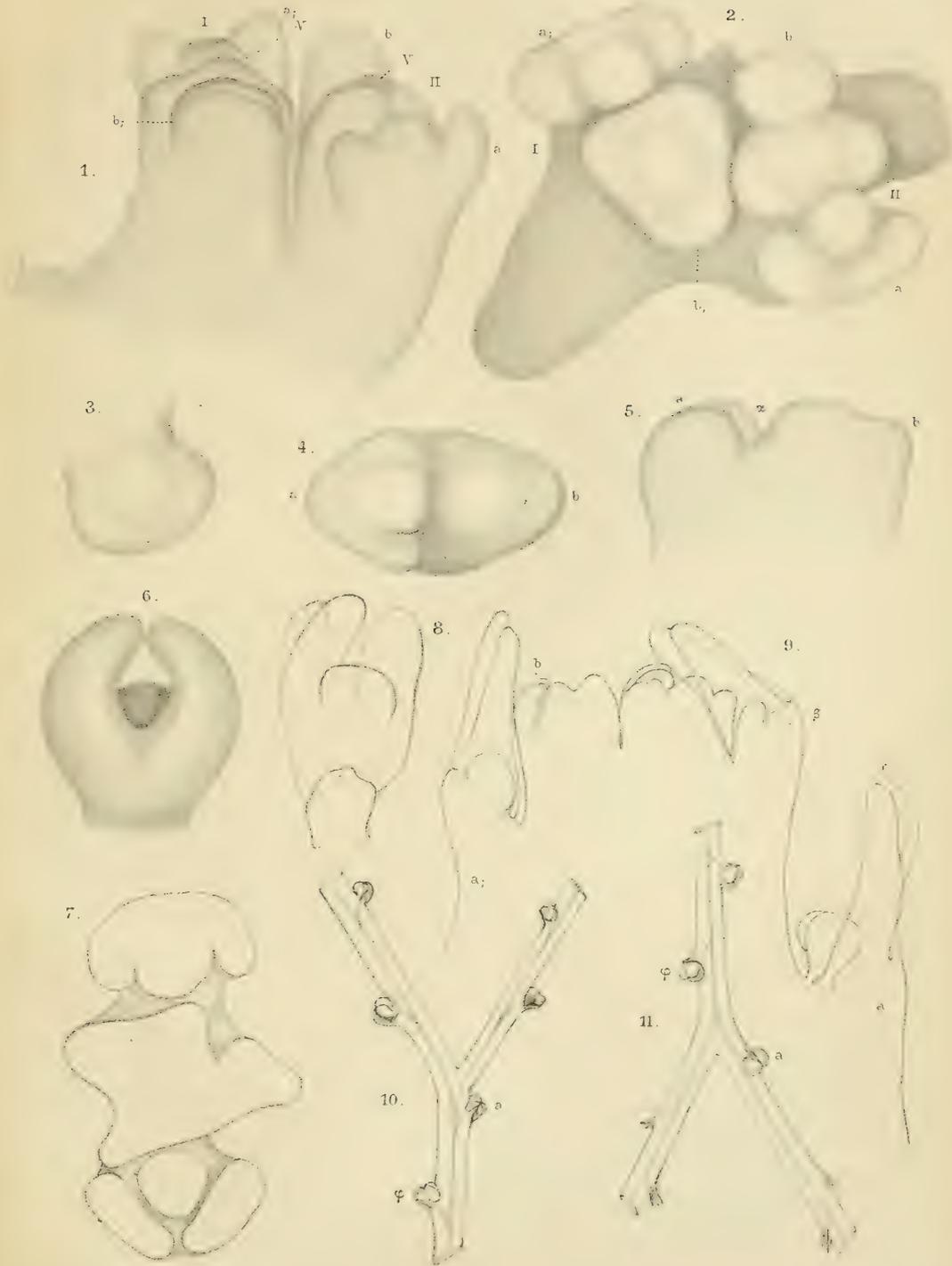




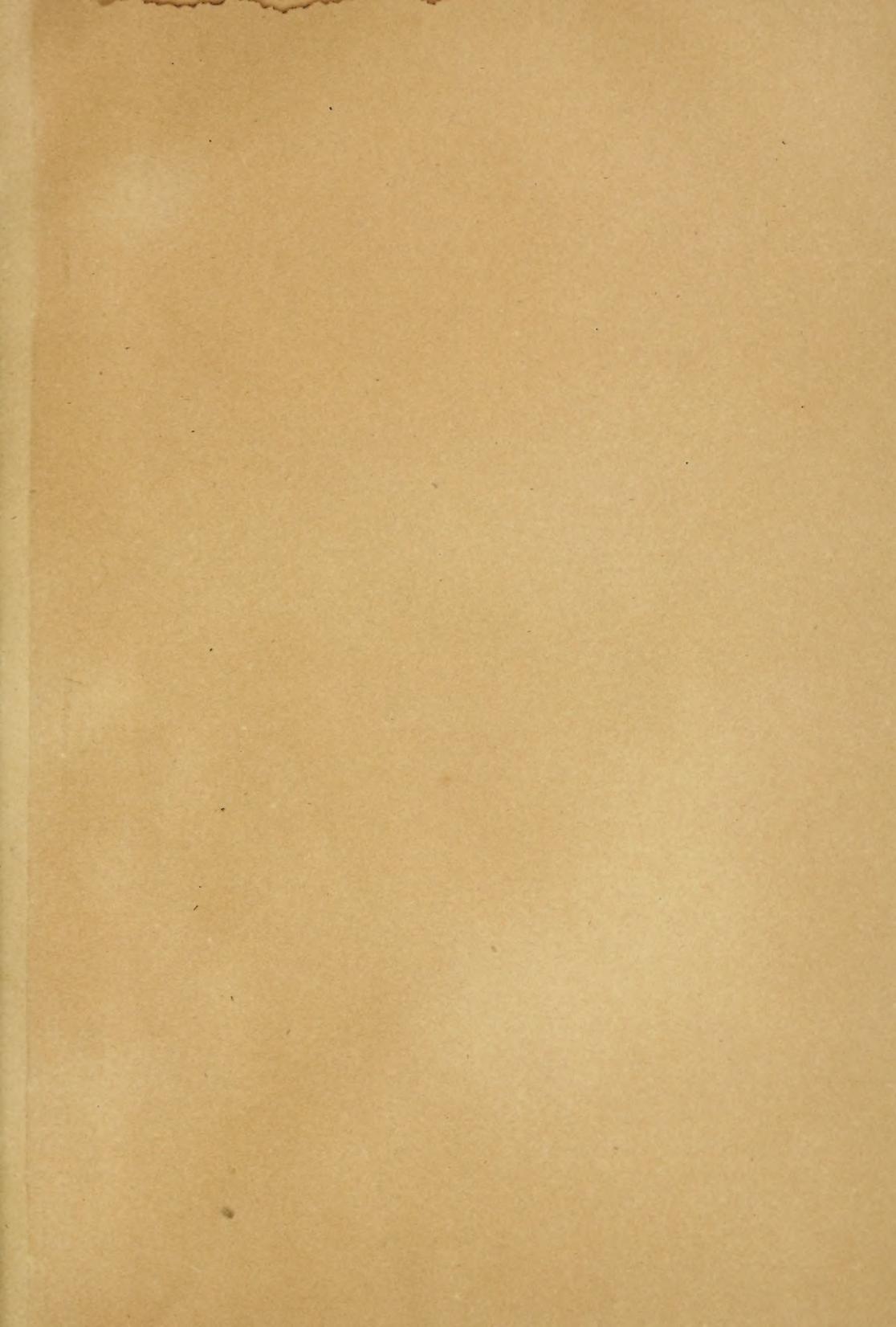


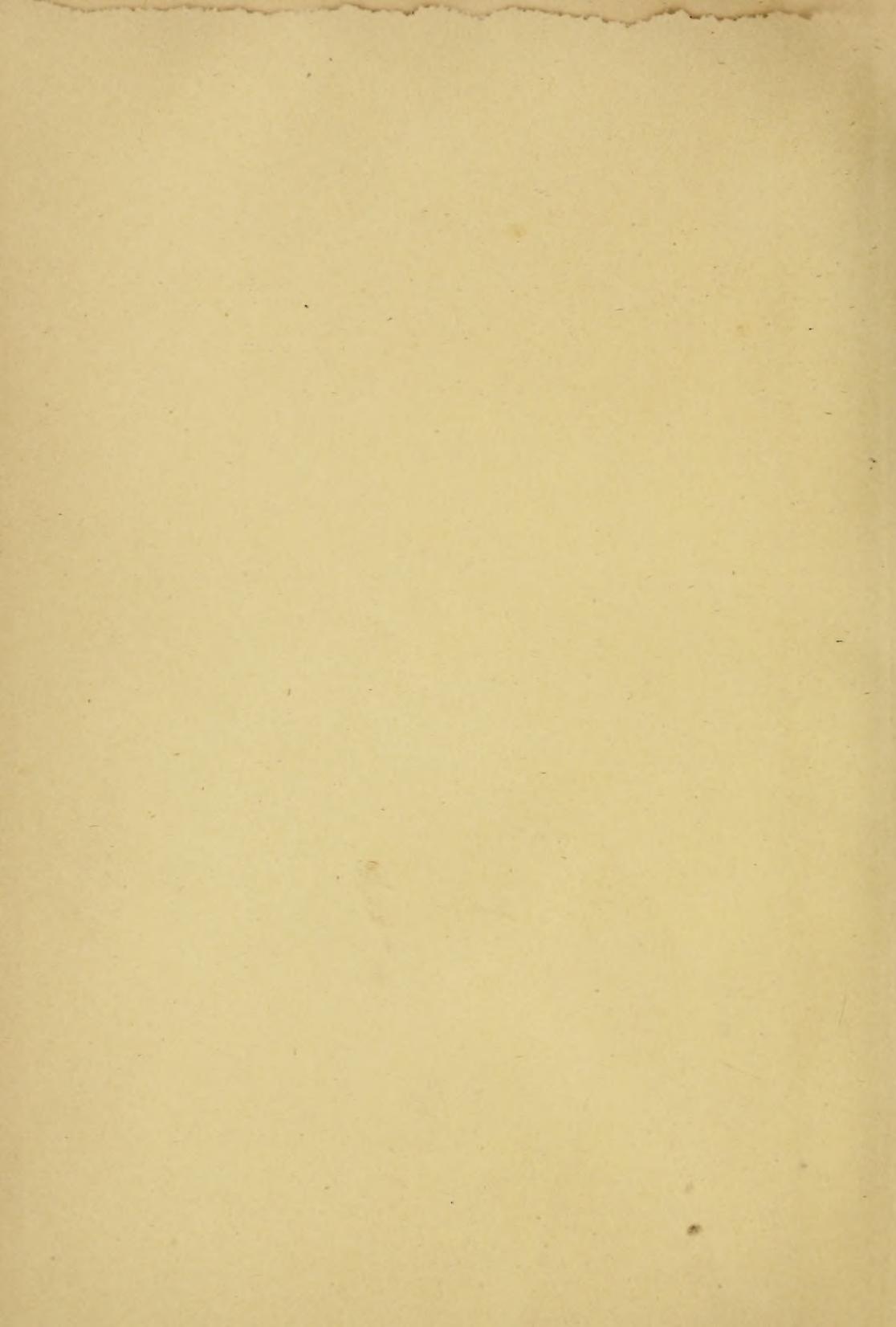












New York Botanical Garden Library



3 5185 00258 6574

