

# DE L'OVULE

Par M. Eug. WARMING,

Professeur à l'université de Copenhague.

En 1844, Ad. Brongniart écrivit : « Il y aurait donc deux » origines différentes pour les ovules : l'une appartenant à » l'immense majorité des végétaux phanérogames, dans laquelle » les ovules naîtraient du bord même des feuilles carpellaires » et représenteraient des lobes ou dentelures de ces feuilles ; » l'autre, propre à un petit nombre de familles telles que les » Primulacées, les Myrsinées, les Théophrastées et probable- » ment les Santalacées, dans lesquelles les ovules correspon- » draient à autant de feuilles distinctes portées sur la prolonga- » tion de l'axe floral..... Le nucelle est une production nou- » velle, un mamelon celluleux développé à la face supérieure » de ce lobe de la feuille et dans le fond de la cavité qu'il » a formée (1). »

M. Cramer (2) admet cette manière de voir, qu'il confirme par de nouvelles recherches. M. Van Tieghem et M. Celakovsky partagent la même opinion, à cette restriction près que pour eux tous les ovules sont des lobes de feuilles, et qu'il n'existe pas de feuilles ovulaires indépendantes.

J'admets moi-même la théorie de Brongniart. Dans tout ovule nous avons considéré deux parties essentiellement différentes, le funicule et les téguments qui sont de nature foliaire, et le nucelle, qui est une création nouvelle, un sporange, un « sore » composé d'un seul sporange, comme dirait M. Prantl. J'écarte pour le moment la question de savoir s'il existe ou non

(1) *Archives du Muséum*, t. IV, p. 59.

(2) Cramer, *Bildungsabweichungen*, 1864. Les titres complets de la plupart des travaux cités sommairement dans le texte se trouvent à la fin de ce mémoire rangés par ordre alphabétique.

des feuilles ovulaires (par exemple dans l'If). Je doute même que le funicule doive être considéré partout comme une foliole; dans certains cas, il n'est peut-être autre chose qu'un *métablastème* issu d'une feuille; ce qui est essentiel, c'est qu'il n'est jamais un bourgeon.

Dans ce qui va suivre, j'envisagerai la question surtout au point de vue de l'histogenèse, tout en communiquant quelques faits de morphologie comparée de l'ovule.

Mon travail se divise en trois chapitres :

1° Premier développement de la foliole ou du *mamelon* ovulaire.

2° Naissance du nucelle.

3° Formation des téguments sur le mamelon.

## CHAPITRE PREMIER.

### HISTOGENÈSE ET VALEUR MORPHOLOGIQUE DU MAMELON OVULAIRE.

I. — Depuis que Mirbel a décrit le premier développement d'un ovule, on sait et on a constaté qu'il apparaît d'abord sous la forme d'un mamelon peu élevé, à peu près hémisphérique. Des travaux de MM. Hofmeister, Schmitz, Barcianu, Strasburger (1), Reuther et des miens (2), il ressort qu'en général on doit attribuer son origine à des divisions cellulaires qui s'opèrent au-dessous de l'épiderme. De nouvelles recherches m'ont confirmé dans cette manière de voir.

Dans certains cas, ces divisions se manifestent dans l'assise ou tout au moins dans les cellules situées immédiatement au-dessous de l'épiderme. Exemples : *Senecio vulgaris* (pl. 12, fig. 2 et 3), *Gesneria* (pl. 12, fig. 19 et 20), *Begonia heracleifolia* (pl. 9, fig. 7), *Reseda luteola*, *Centradenia floribunda*, *Drosera*, *Lobelia*, *Epilobium*, *Escallonia*, *Cuphea*, *Agrostemma*, et beaucoup d'autres, auxquelles s'ajoutent les Orchidées et le *Monotropa*.

Dans les ovules très-petits, comme ceux du *Gesneria*, deux

(1) *Conifères*.

(2) *Ramification* (*Botan. Zeitung*, 1874).

ou trois cellules sous-épidermiques se divisent ; j'ignore si ces quelques cellules dérivent d'une seule primordiale.

D'autres fois les divisions cellulaires s'opèrent surtout dans la troisième assise (la deuxième au-dessous de l'épiderme). Exemples : *Ribes* (pl. 7, fig. 6 et 8), *Viola*, *Ficaria*, *Geum*, *Lanium*, *Symphytum*, *Verbascum*, etc. L'assise qui touche immédiatement à l'épiderme est simplement soulevée sans que ses cellules se divisent autrement que par des cloisons radiales.

Enfin, il est des cas où la deuxième et la troisième assise subissent le même sort, soit que les cellules se rangent nettement en assises, soit qu'elles se distribuent sans ordre et se multiplient de même, sans aucune régularité. Exemples : *Malva*, *Pisum*, etc.

Toutes ces différences ont apparemment peu d'importance ; je crois même savoir qu'elles peuvent se présenter indistinctement dans une seule et même espèce.

Jamais je n'ai vu l'ovule se former uniquement par la division des cellules épidermiques ; même dans les plus petits l'épiderme a été soulevé sans aucune division tangentielle.

Hofmeister a dit (1) que l'ovule d'*Orchis* prend son origine dans la division d'une seule cellule épidermique, et il indique ensuite les divisions ultérieures qu'on y observe.

M. Strasburger (2) démontre l'inexactitude de cette description. D'après cet observateur, l'ovule prend naissance dans la division transversale d'une cellule située au-dessous de l'épiderme ; ces cellules multipliées par des divisions répétées constituent plus tard la file médiane qui occupe l'axe de l'ovule, recouverte seulement par l'épiderme. L'ovule des Orchidées et du *Monotropa* est, dans son origine, le plus simple connu. On ne sait pas toutefois jusqu'où peut aller la simplicité de ce mode de formation. Il est possible que sous ce rapport les *Balanophora* dépassent encore les Orchidées (3).

(1) D'abord en 1849, dans *Entstehung des Embryo*, p. 1 et 58, plus tard dans *Neue Beiträge*, t. II, p. 653.

(2) *Coniferen*, p. 421.

(3) Voyez, à ce sujet : Hofmeister, *Neue Beiträge*, t. I, p. 585 ; Eichler, *Congrès international*, 1867, p. 150.

Je ne serais pas étonné qu'un mamelon ovulaire, quoique l'homologue d'un lobe de feuille, pût naître comme un trichome; peut-être faudra-t-il admettre qu'il en est dans lesquels il faudra reconnaître des métablastèmes plutôt que des parties de feuilles. L'important, j'insiste sur ce point, c'est que ce mamelon ovulaire n'est pas un bourgeon.

Il est regrettable que M. Solms-Laubach n'ait pu poursuivre le développement des ovules dans les « cavités intercellulaires du *Brugmansia* (1) ».

Les divisions cellulaires qui s'accomplissent dans l'intérieur du mamelon sont principalement tangentielles relativement à l'organe qui porte l'ovule, horizontales par rapport au mamelon lui-même; la région interne de celui-ci se trouve donc bientôt occupée par un nombre variable de files de cellules verticales et indépendantes les unes des autres. Exemples: *Ribes* (pl. 7, fig. 9 et 10), *Passiflora* (pl. 7, fig. 16 et 17), *Helianthemum* (pl. 7 et 2, fig. 10), *Peperomia* (pl. 8, fig. 5 et 6).

Il n'existe pas de cellule qu'on puisse qualifier « d'apicale » ou qui fonctionne comme telle pour la production de l'épiderme ou du mamelon tout entier. La figure 3, planche 10, représente le sommet du mamelon vu d'en haut dans la Rhubarbe (*Rheum*); il en est de même pour le *Ribes* (pl. 7, fig. 7), l'*Aristolochie* (pl. 8, fig. 12).

Souvent le nombre des files de cellules intérieures qui apparaissent sur les coupes longitudinales médianes est d'une fixité remarquable: par exemple, six dans l'ovule de l'*Aristolochie* (pl. 8, fig. 10, 11, 15), cinq dans *Ribes* (pl. 7, fig. 9 et 10) et dans *Verbascum* (pl. 13, fig. 1, 23), quatre dans le *Senecio* (pl. 12, fig. 4, 5, 6, 7 et 8).

Par suite du développement du mamelon ou funicule qui représente maintenant un cône plus ou moins allongé (2), les cellules épidermiques elles-mêmes se trouvent rangées en files longitudinales; en effet, chacune des cellules de l'épiderme

(1) *Brugmansia*, etc., p. 465 et suiv. Comparez: Celakovsky, *Bot. Zeit.*, 877, col. 175 à 182.

(2) Voyez quelques-unes de mes figures.

soulevé par le mamelon, sauf celles qui occupent le sommet, se divise par des cloisons sensiblement perpendiculaires à l'axe du jeune funicule (pl. 11, fig. 13, aspect latéral du mamelon dans le *Lamium*).

Tant que le mamelon ne doit pas s'accroître en épaisseur, il ne s'y formera pas de cloisons longitudinales.

L'origine et le mode de développement du mamelon ovulaire sont donc tout à fait semblables à ceux des feuilles, des lobes de feuilles, des métablastèmes, des émergences et des bourgeons, comme je les ai décrits dans mon mémoire sur la fleur des Composées (1). L'histogenèse ne nous éclaire pas sur la nature morphologique du mamelon ovulaire; elle nous apprend seulement de quelle manière, en partie déterminée, le mamelon apparaît sur le placenta comme création nouvelle. On pourrait être tenté de croire que parce qu'il est une création nouvelle, il doit être morphologiquement différent du placenta qui le porte; il n'en est rien. Les bourgeons sont de création nouvelle sur l'axe auquel ils sont morphologiquement identiques, les lobes des feuilles sur la feuille. Dans l'un et dans l'autre exemple, le jeune organe provient d'un nouveau foyer de formation.

Il faudra s'adresser à d'autres caractères pour arriver à l'interprétation morphologique du mamelon ovulaire.

II. *Nature morphologique du carpelle et du placenta. Ovule terminal et placenta central libre.* — Pour résoudre la question de la valeur morphologique de l'ovule, on s'est surtout préoccupé de la position de cet organe dans l'ovaire. Je n'ai pas l'intention de retracer l'histoire des travaux relatifs à la morphologie du placenta. Il me suffit de rappeler au lecteur que les uns l'ont considéré partout comme étant de nature axile (Payer, Schleiden, M. Trécul, M. Wigand); les autres, plus nombreux, y reconnaissent tantôt un axe (placenta central libre), tantôt le bord d'une feuille; quelques-uns enfin le regardent partout comme un organe de nature foliaire (2).

(1) *Ueber die Blüthe der Compositen.*

(2) Treviranus, et après lui l'école de M. Hanstein, croient que beaucoup de placentas, même pariétaux, sont distincts des carpelles; cette manière de voir ne me semble reposer sur aucune preuve sérieuse.

M. Van Tieghem, et surtout M. Celakovsky, ont soutenu cette dernière théorie avec beaucoup de talent.

Je me contente de renvoyer au mémoire de M. Celakovsky (1) et à ses autres travaux qui s'y rattachent (2).

D'après cet auteur, les carpelles sont partout des organes foliaires en forme de cornets en partie soudés avec l'axe, et les placentas sont toujours formés par les parties marginales ou ventrales de ces carpelles. Cela est vrai, même pour les placentas centraux libres et pour les ovules terminaux.

C'est surtout l'ovule terminal par rapport à l'axe de la fleur, qui a été considéré comme bourgeon (3), et ce cas particulier a servi de point de départ pour l'explication des autres ovules.

Mes propres recherches sur le premier développement de l'ovule, et surtout de l'ovule terminal, devaient entraîner l'étude de sa position, du développement et de la valeur morphologique du placenta.

Les conclusions auxquelles est arrivé M. Celakovsky sont de nature à réclamer avant tout de nouvelles recherches histogénésiques, ayant pour but de découvrir des faits concluants pour ou contre cette théorie. Mes observations m'ont cependant bientôt persuadé de la stérilité de ce genre d'études.

Je vais citer quelques faits qui ont trait aux relations entre le mamelon ovulaire et le placenta; je renvoie d'ailleurs aux travaux de M. Celakovsky, que le lecteur doit connaître pour bien comprendre ce qui va suivre.

*Geum urbanum*. — Chaque carpelle indépendant renferme ordinairement un seul ovule fixé sur la face ventrale. Le carpelle se forme comme les feuilles ordinaires (4), par des divisions dans les tissus sous-épidermiques : primitivement sa forme est celle d'un court tubercule conique; bientôt il s'élargit relativement à son épaisseur, ses bords s'étendent latérale-

(1) *Vergleichende Darstellung der Placenten in den Frucht-knoten der Phanerogamen*, 1876.

(2) *Ueber terminale Ausgliederungen*, etc.

(3) MM. Strasburger, Eichler, Braun.

(4) Voyez mon mémoire, *Ueber die Blüthe der Compositen*, pl. 9, fig. 1 à 6, figure de la feuille d'*Hippuris*, etc.

ment de bas en haut, de sorte que la section transversale de la base prend la figure d'un croissant. Sa coupe longitudinale est représentée pl. 7, fig. 1. En regard de la ligne médiane de cette feuille et devant sa face supérieure, de nouvelles divisions cellulaires se manifestent au-dessous de l'épiderme (pl. 7, fig. 2); il se forme ainsi, non pas un bourgeon, mais simplement la face ventrale du carpelle qui ressemble dès ce moment à un cornet coupé obliquement. La multiplication cellulaire se poursuit sur les bords, et ceux-ci ne tardent pas à se rejoindre (pl. 7, fig. 3, 4), ainsi que l'a décrit Payer (1).

Enfin une autre série de divisions à la face ventrale et au-dessous de la suture constitue la première ébauche de l'ovule, le mamelon ovulaire (pl. 7, fig. 5). La morphologie comparée, la tératologie, etc., nous apprennent que nous avons affaire à une vraie feuille; le parcours des faisceaux fibro-vasculaires ne saurait infirmer ce résultat. Mais cette feuille a la forme d'un cornet comparable à celle du *Nelumbium*, dont elle ne se distingue que par ses bords tronqués obliquement. Au centre de la feuille, les divisions cellulaires sont plus paresseuses qu'à la périphérie.

On peut observer le même mode de développement dans les Renonculacées, par exemple. J'ai figuré (pl. 10, fig. 22-24) des coupes du jeune carpelle de *Ranunculus acris*; il ya quelques années, j'ai déjà représenté (2) des états plus jeunes du même carpelle: les figures sont exactes, mais l'interprétation du mamelon désigné par *ov* doit être modifiée; ce n'est pas l'ovule, mais la partie ventrale du carpelle.

D'autres plantes, comme les *Malva*, *Pircunia* (Phytolaccée), avec des ovaires semblables, ne s'écartent pas essentiellement de ce type (3).

Je passe immédiatement à des plantes qui ont des carpelles terminaux avec un seul ovule, et je choisis comme exemple le

(1) *Organogénie*, p. 502, pl. 100.

(2) *Ramification*, etc., pl. XI, fig. 6, 7.

(3) Comparez Celakovsky, *Placenta*, p. 19 à 23, et p. 25 et suiv. du tirage à part.

*Ficus Carica* (pl. 9, fig. 1 à 6). Après l'apparition du périanthe (*pp*, fig. 1), le sommet de l'axe s'élève au milieu de la fleur en un petit mamelon presque hémisphérique, dont les cellules, au-dessous du dermatogène, ne dénotent aucun arrangement régulier dans la fleur femelle. Ce mamelon donne naissance au carpelle (*cp*, fig. 2) par des divisions sous-épidermiques qui s'opèrent d'abord du côté supérieur. Le centre même de la fleur reste intact au commencement. Le développement est du reste le même que dans le *Geum*, le *Ranunculus*, etc., la position du carpelle seule varie; il est terminal au lieu d'être latéral, et le cornet carpellaire est tronqué moins obliquement.

Bientôt la face ventrale devient plus épaisse que la face dorsale (fig. 3), quoiqu'elle soit moins élevée. C'est là que se forme l'ovule épitrope (fig. 4, *ov*) (apotrope dans *Geum* et dans *Ranunculus*). La face ventrale occupe plus d'espace au sommet de l'axe que la face dorsale, et l'ovule se trouve ainsi disposé presque sur le prolongement de l'axe géométrique. Comme dans le cas précédent, le carpelle est une feuille en forme de cornet, mais qui, cette fois, est terminale au lieu d'être latérale: cela ressort en partie de cette circonstance qu'on observe à la fin des divisions cellulaires sous-épidermiques exactement au centre du cornet, divisions toutes semblables à celles qui engendrent la feuille; mais, plus clairement encore, de la comparaison avec le *Geum*, etc., pour laquelle je puis renvoyer aux travaux de M. Celakovsky.

Le mode de développement et la comparaison avec les types voisins à carpelles semblables et latéraux montrent que l'ovule appartient à la face ventrale de la feuille carpellaire, qu'il n'est pas axile et terminal; plus tard il remonte même le long de la face ventrale et va se placer encore plus loin du fond de l'ovaire que ne l'indique la figure 6. La description du développement du pistil est inexacte dans Payer (1).

Le dermatogène joue lui-même un rôle important dans la constitution du carpelle. Sur le bord de la face supérieure du

(1) *Organogénie*, p. 286-287, pl. 61, fig. 12-15.

carpelle ses cellules se divisent par un grand nombre de parois tangentielles (fig. 45).

Au *Ficus* se rattache directement le *Pouzolzia sherioides* (Urticée) ; le carpelle est terminal ; l'ovule l'est encore plus que dans l'exemple précédent, et persiste dans cette position, tout en étant un peu plus voisin d'une face de l'ovaire que de l'autre ; de plus il est orthotrope (pl. 7, fig. 22).

Pour un troisième exemple d'un carpelle terminal uniovulé, je m'adresse à une espèce de *Peperomia*. M. Schmitz (1) considère ce carpelle comme une feuille dont la face dorsale serait tournée vers la bractée. Selon lui l'ovule, rigoureusement central, est une création nouvelle de signification purement physiologique et qu'on ne peut doter ni du nom de bourgeon, ni de celui de feuille (ni caulome, ni phyllome, ni trichome).

M. Baillon (2) dit au contraire des Pipérées que « leur ovule » n'est pas exactement basilaire, mais un peu latéral, inséré « très-près de la base, mais non à la base même de la loge ». L'ovule occupe, selon lui, la place d'un bourgeon axillaire (3).

Voici ce que j'ai observé moi-même :

La figure 1, planche 8, représente une coupe longitudinale médiane de la jeune fleur. Le carpelle commence à se former par des divisions cellulaires suivant une zone annulaire qui entoure le sommet de l'axe ; les cellules *a-a* qui occupent le centre restent encore intactes, comme l'a vu M. Schmitz (pl. 7, fig. 12), ou comme je l'ai dit pour le *Ficus* (pl. 9, fig. 2) et le *Geum* (pl. 7, fig. 1).

Les bords du carpelle s'élèvent peu à peu, comme le figure M. Schmitz, et enfin les cellules *a-a* sont entraînées dans le mouvement général, se divisent, et forment ainsi le mamelon ovulaire (pl. 8, fig. 3, 4).

Celui-ci, issu des cellules terminales, n'occupe pourtant pas toujours lui-même une position terminale ; souvent il est inégalement développé dans différents sens, ou même nettement fixé

(1) *Piperaceen*, 1872, p. 64.

(2) *Adansonia*, t. X, p. 139.

(3) Comparez l'appréciation critique de M. Schmitz, *loc. cit.*, p. 66 à 68.

sur la face ventrale (opposée à la bractée du carpelle) (pl. 8, fig. 5 *b*). Cependant il est plus terminal que dans le *Ficus*.

Je crois donc conclure de là, comme M. Schmitz, que le mamelon ovulaire du *Peperomia* est une création nouvelle, et de plus, en m'appuyant sur les recherches comparées, une partie du carpelle terminal qui occupe tout le sommet de la tige.

Je passe aux Composées (1). Les deux jeunes carpelles sont séparés par un sillon assez étroit et à parois escarpées. Le fond en est uni (pl. 12, fig. 1) ou légèrement incliné du carpelle postérieur au carpelle antérieur (2); bientôt il se penche de plus en plus d'arrière en avant, et sur ce plan incliné naît l'ovule par la division tangentielle d'un certain nombre de cellules sous-épidermiques (pl. 12, fig. 2, 3).

M. Cramer se trompe en disant de sa figure 4, pl. 14 (3) : « On ne voit pas de trace de l'ovule (4). » Le réceptacle et le fond de l'ovaire ne présentent jamais cet aspect quand l'ovule n'est pas encore né.

Quelquefois, mais rarement, l'ovule peut être fixé franchement sur le carpelle postérieur, comme je l'ai vu dans le *Dahlia* (pl. 12, fig. 14). L'espace entre l'ovule et le carpelle antérieur est toujours beaucoup plus profond, plus étroit et plus aigu qu'entre cet organe et le carpelle postérieur, vers lequel il s'infléchit plus tard. Il est donc plus voisin du carpelle antérieur, comme l'ont dit plusieurs auteurs (5).

Quelques botanistes considèrent cet ovule comme un bourgeon terminal, par exemple M. Schleiden (6); d'autres comme le bourgeon axillaire de l'un des carpelles: M. Eichler est de cet avis (7); d'autres comme une feuille ovulaire indépendante

(1) Warming, *Blüthe der Compositen*, p. 26.

(2) *Compositen*, pl. v, fig. 32, *Bellis*.

(3) *Bildungsabweichungen*, p. 131.

(4) Textuel : *Von einem Ei ist noch nichts zu sehen*.

(5) Voyez: Hänlein, *Compositenblüthe*, pl. x, fig. 31, 32, *Broteroa*; fig. 33 à 36, *Bellis*; fig. 38, *Doronicum*; fig. 41, *Anthemis*. — Mon mém. sur la *Ramification*, pl. II, fig. 5 et 14. — Köhne, *Compositen*, plusieurs figures, etc.

(6) *Grundz*, p. 500.

(7) *Diagramme*, p. 292.

(Cramer, Köhne, Hänlein). M. Celakovsky n'y voit autre chose qu'une foliole appartenant à l'un des carpelles.

Je dois me ranger à cette opinion; l'étude comparée de l'ovaire des Phanérogames y oblige: on peut poursuivre pas à pas toutes les transitions en partant des exemples tout à fait certains jusqu'à ces cas plus obscurs, comme chez le *Peperomia* et ceux qui nous occupent en ce moment, qui paraissent difficiles à comprendre au premier abord.

Mais à quel carpelle appartient l'ovule?

D'après M. Celakovsky (1) au carpelle antérieur; les exemples d'axes traversant la fleur, décrits par M. Cramer, le prouveraient. Celui-ci a trouvé dans un grand nombre d'ovaires du *Senecio vulgaris* un bourgeon qui n'occupait pas la place de l'ovule, mais qui était situé entre celui-ci et le carpelle *postérieur*. Cependant il ne me semble pas prouvé du tout que ce bourgeon soit l'axe de la fleur; il pourrait être une création nouvelle de nature purement pathologique, comparable à ces pousses que M. Celakovsky a observées lui-même sur des carpelles transformés en feuilles (2).

Chez les Primulacées, on trouve également des pousses anormales entre les parties dorsale et ventrale du carpelle (3). A mon avis, il serait difficile d'admettre que la sommité de l'axe pût remonter aussi haut, sur la paroi postérieure de l'ovaire, qu'il serait nécessaire, par exemple dans ma figure 14, planche 12 ou dans les figures de M. Hänlein citées plus haut (*Broteroa*, *Bellis*). Là où la pente du fond de l'ovaire est moins forte, on aurait pu comprendre chose semblable. Toujours la plus profonde cavité se trouve entre le carpelle antérieur et l'ovule, et l'étude du développement nous apprend que cet espace doit être la cavité primitive qui existait avant que le fond de l'ovaire eût pris sa direction inclinée. Même si l'on admettait, avec M. Celakovsky, M. Eichler (4), etc., que les deux carpelles ne

(1) *Flora*, 1874, p. 229.

(2) Voyez, par exemple, *Bot. Zeit.*, 1877, p. 156.

(3) Voyez, par exemple, Celakovsky, *Placenten*, p. 51.

(4) *Diagramme*.

sont pas équivalents, que l'un, antérieur, occupe le sommet géométrique, et l'autre, postérieur, plus petit, est latéral, on ne devrait pas trouver le bourgeon terminal qui traverse la fleur derrière l'ovule montant le long de la paroi postérieure, mais au centre même de l'organe, dans le fond de la loge ovarienne. Quelques faits qu'on observe dans les familles voisines des Composées sont en apparence opposés à ma manière de voir.

Dans les Dipsacées, l'ovule est inséré sur la paroi postérieure de l'ovaire, mais à un niveau très-élevé voisin du sommet; le carpelle postérieur est apparemment très-peu développé (1), de sorte qu'il paraît difficile de croire que c'est lui qui porte l'ovule; cependant cela n'est pas impossible, et alors il serait placé sur la partie ventrale de ce carpelle, partie qui est située, comme dans les *Mesembrianthemum* (2), verticalement au-dessous de la dorsale.

Le problème est difficile à résoudre. Grâce à l'obligeance du savant botaniste M. le docteur Glaziou, il m'a été permis d'examiner une Calycérce, l'*Acicarpha spathulata*. Cette étude ne m'a pas donné la clef de la solution. L'ovule se développe sur la paroi postérieure, près du fond de l'ovaire; à un état plus avancé, il remonte plus haut et devient apotrope, comme dans les Dipsacées (3).

Dans le *Blitum Bonus-Henricus*, l'ovaire apparaît comme des organes foliaires autour du sommet hémisphérique de l'axe (pl. 11, fig. 7). Le sommet lui-même porte l'ovule, qui se développe ici en même temps que l'ovaire et plus tôt que dans les cas précédents.

Quand on se contente d'un examen superficiel, on est donc amené à croire que le sommet de l'axe lui-même se transforme en ovule. Souvent on reconnaît cependant que l'ovule, quoique terminal, est une création nouvelle (fig. 8) due à un mode de

(1) Eichler, *Diagramme*.

(2) Payer, *Organogénie*, pl. 80.

(3) Je saisis l'occasion de la correction des épreuves pour faire remarquer que MM. Eichler et Celakovsky pourraient avoir raison en affirmant que la pousse anormale s'élève toujours au centre de la fleur et effoule l'ovule vers la face antérieure.

division cellulaire différent de celui qui est habituel à l'accroissement de l'axe. Dans certains cas je n'ai pas observé ceci avec certitude; alors il faut renoncer à la méthode histogénésique.

L'ovaire s'accroît par son bord, et la prolifération de ses tissus intérieurs est accompagnée de nombreux cloisonnements (tangentiels et autres) des cellules du dermatogène, comme je l'ai observé dans le *Ficus*. La paroi ovarienne est plus élevée d'un côté que de l'autre; l'ovule se recourbe, et son sommet s'écarte de la paroi la plus élevée (fig. 9). En ceci je suis d'accord avec Payer (1). Le tégument prend son origine sur le côté convexe de l'ovule; finalement celui-ci est anatrope, et sa situation au milieu de l'ovaire est un peu excentrique (fig. 12); mais dans d'autres espèces, comme par exemple le *Beta maritima* (2), il remonte le long de la paroi, comme dans les Dipsacées, les Calycérées, le *Ficus*, etc.

Les raisonnements de M. Celakovsky me paraissent tout à fait convaincants; dans ce cas, comme dans les autres, l'ovule est une dépendance d'un carpelle. Il conserve plus nettement sa position centrale, apicale, parce qu'il se forme plus tôt (3).

Dans une foule d'autres familles on trouve un ovule qui est, au moins pendant quelque temps, exactement symétrique et central, et qu'on a considéré en général comme la terminaison de l'axe. Tel est le cas, par exemple, pour l'ovule des Plombaginées qui, d'après M. Reuther (4), est la terminaison de l'axe de la fleur. Cet ovule n'est du reste exactement central que dans sa première jeunesse; plus tard, comme dans le *Blitum*, il devient excentrique en se recourbant (5).

L'anatropie de ces ovules et de beaucoup d'autres concorde, ce me semble, bien mieux avec la nature foliaire qu'avec la nature axile de l'organe; même dans certains cas où l'ovule terminal ne devient pas anatrope, il prend un développement

(1) *Organogénie*, pl. 66, fig. 5 à 12.

(2) Payer, *loc. cit.*, pl. 66, fig. 12.

(3) Voy. Celakovsky, *Placenten*, p. 36; *Terminale Ausglieder.*, p. 29-30 : *Das morphologische Gesetz der zeitlichräumlichen Verkehrung*.

(4) Page 437.

(5) Comparez les figures 52 et suivantes de Reuther.

tout à fait oblique, comme par exemple dans le *Pouzolzia* (pl. 7, fig. 22).

Dans cette catégorie d'ovules terminaux qu'on a déclarés axiles, je citerai encore ceux des Polygonées, des Balanophorées (1), des *Naïas* (2), des Gnétacées et de certaines Conifères (3), des Pipéracées, etc.

J'ai fait quelques observations sur le *Rheum*. Les trois carpelles naissent de la manière ordinaire, par des divisions sous-épidermiques surtout tangentielles. Ces carpelles sont égaux et le restent. L'ovule naît de bonne heure (pl. 10, fig. 1 et 2), comme dans le *Blitum*; il est rigoureusement apical et reste, comme on sait, atrope. Au-dessous du sommet du mamelon, comme autour d'un sommet d'axe, se développent les téguements, ainsi que cela se passe dans les *Naïas*.

Malgré l'apparence extérieure, des préparations, comme celle qui est figurée pl. 10, fig. 2, m'ont clairement démontré que l'ovule est une création nouvelle provenant uniquement de la division des cellules situées immédiatement au-dessous de l'épiderme. Même à des états plus avancés, comme planche 10, fig. 4, on peut encore poursuivre facilement les limites de cette couche dont les cellules se rangent en files verticales régulières (4).

- Les résultats de ces quelques observations sur l'origine de l'ovule m'ont convaincu que l'histogénèse seule ne peut pas résoudre la question de la nature morphologique du mamelon ovulaire; presque partout elle nous montre une création nouvelle sans pouvoir nous renseigner sur sa nature. Il n'est qu'une seule méthode qui puisse conduire au but, celle qu'a suivie M. Celakovsky, l'étude graduée des formes voisines, la comparaison, en s'appuyant sur tous les moyens dont dispose le morphologiste.

(1) Voyez, par exemple, Eichler, *Congrès international*, 1867.

(2) Magnus, *Naïas*.

(3) Hooker, Strasburger.

(4) Dans la partie gauche de la figure on reconnaît encore très-nettement la limite interne du carpelle.

La plupart des savants qui s'occupent de morphologie (1) reconnaissent aujourd'hui qu'il peut y avoir des membres terminaux (2), tels que des feuilles, des métablastèmes terminaux par rapport à l'axe, des métablastèmes terminaux par rapport à la feuille ou à la foliole (3). Il est donc possible qu'il y ait des ovules terminaux, même s'ils étaient des feuilles ou seulement des parties de feuilles. Si nous partons des cas où la nature foliaire des carpelles et des ovules (sauf des nucelles) est rendue évidente par la comparaison, les antholyses, l'anatomie, etc., nous serons également obligés de considérer les mamelons ovulaires terminaux comme des appareils de nature foliaire, car le passage des uns aux autres se fait insensiblement. Les quelques exemples que je viens de faire connaître l'indiquent suffisamment, de même que les travaux de M. Celakovsky (notamment celui qui traite des placentas), auxquels je ne saurais assez renvoyer le lecteur. Si les carpelles des Renonculacées et des Rosacées sont des feuilles, les mamelons ovulaires des folioles ou des parties de ces feuilles, il doit en être de même pour le *Ficus* et d'autres Urticinées, pour les Pipéracées, les Plombaginées, enfin pour les Polygonées, etc. La position plus ou moins exactement apicale du mamelon ovulaire dans le carpelle terminal uniovulé dépend de l'époque de sa formation. Je reviendrai sur ces considérations à la fin du présent mémoire.

Il me reste quelques mots à dire des placentas centraux libres. M. Van Tieghem le premier, en 1869, est arrivé à ce résultat, principalement par la voie anatomique, « que le placenta des Primulacées est formé par des sortes de talons des

(1) MM. Celakovsky, Strasburger, Eichler, Müller Arg., Köhne, Engler, Hieronymus, Buchenau.

(2) *Terminale Ausgliederungen*. Dans les *Coniferen und Gnetaceen*, p. 402 et 430, M. Strasburger dit : Nous voyons à ces exemples, d'une manière péremptoire, que la disposition dans l'espace (*Raumbeziehungen*) ne peut pas servir à la détermination de la nature morphologique; que, par exemple, une feuille peut continuer directement un caulome sans être caulome elle-même.

M. Strasburger admet également des feuilles staminales terminales.

(3) Comparez Celakovsky, *Terminale Ausgliederungen*, p. 3, 4 et suiv.

» cinq feuilles carpellaires, désormais indépendants de ces  
 » feuilles, mais unis entre eux au centre de la fleur en une  
 » colonne libre, et que les ovules sont des lobes transformés  
 » de ces feuilles carpellaires » (1).

De cette manière la placentation centrale des Primulacées a été ramenée au cas ordinaire, ce qui était déjà une précieuse garantie pour la justesse de cette interprétation (2). Ce résultat obtenu par le raisonnement et par l'anatomie pure, M. Celakovsky, suivant une tout autre marche, l'a confirmé d'une manière brillante tout en acceptant l'intervention de l'axe dans la formation du placenta (3). Le « talon » de M. Van Tieghem devient, pour M. Celakovsky, la partie ventrale de son carpelle en forme de cornet, qui est si profondément divisé des deux côtés, qu'il ne se forme pas de cloisons dans l'ovaire; l'axe central est tapissé par les parties ventrales. L'anatomie, le parcours et la structure des faisceaux, la tératologie, la méthode comparée, ont fourni tout ensemble, et d'un commun accord, un résultat que rien ne saurait désormais ébranler. Ce cas, si bien étudié, répand une vive lumière sur d'autres placentations et confirme les idées que nous avons pu nous en former.

Sans m'abandonner à l'espoir de pouvoir séparer anatomiquement les parties ventrales des carpelles de l'axe qu'elles tapissent, j'ai cependant voulu poursuivre le développement du placenta dans le *Myrsine*. Il s'accroît d'abord comme l'axe et en continuation avec son premier mode d'accroissement, sans qu'il puisse être question d'une création nouvelle (pl. 13, fig. 10). Plus tard les files verticales des cellules qui constituent le plérome, et qu'on peut poursuivre assez loin dans la base de la fleur, se recourbent vers la surface en forme de gerbe en se divisant par des cloisons longitudinales: de cette façon, le placenta grossit considérablement; mais il n'est pas un fait qui prouve qu'il est composé de deux parties morphologiquement

(1) *Ann. sc. nat.*, 5<sup>e</sup> série, t. XII, p. 329.

(2) Decaisne, *Bull. Soc. bot.*, 1857, p. 341, et *Traité gén. bot.*, 1868, p. 52).

(3) *Placenten*, p. 46 et suiv.

distinctes. On est amené à croire que le placenta est la terminaison de l'axe élargi.

Je ne puis me dispenser de rappeler ici la colonne anthéro-phore du *Cyclanthera*, qui naît et s'accroît d'une manière analogue, sans devenir aussi puissante (1). Autrefois je considérais ce cas comme un axe doué de la faculté de produire du pollen ; aujourd'hui, après les recherches de MM. Celakovsky, Eichler et Reuther, j'admets qu'elle est formée, à l'instar du placenta des Primulacées et de ses congénères, par un axe et des feuilles. L'histogénèse du placenta du *Myrsine* permet pourtant de déduire que le noyau du placenta, se continuant si manifestement avec la moelle de l'axe, est réellement axile, comme l'a dit M. Celakovsky.

Dans le même ordre d'idées, le placenta central des Santalacées est d'un intérêt particulier. D'après M. Van Tieghem, il se compose, comme dans les Primulacées, des parties ventrales des carpelles, dont chacune porte à son sommet un ovule (2). Quoique le placenta apparaisse avant la paroi ovarienne (3), je suis pourtant tenté de me ranger du côté de M. Van Tieghem ; le caractère, le contenu, la disposition des cellules, permettent souvent, en effet, de distinguer le placenta comme formation nouvelle de l'axe sous-jacent. Cela est vrai non-seulement pour les placentas très-jeunes (pl. 11, fig. 1 qui montre nettement la limite inférieure de la création nouvelle), mais également à un âge plus avancé, comme je l'ai figuré par exemple pl. 11, fig. 6, qui représente le fond d'un vieux placenta. Ses cellules sont rangées en files longitudinales qui s'arrêtent brusquement à la base ; il semble que tout le placenta provienne de la première assise sous-épidermique. Je dois avouer que dans d'autres cas l'axe avait l'air de se continuer dans le placenta ; est-il, pour cela, impossible que le placenta soit une création nouvelle représentant la partie ventrale des carpelles (4) ? Je crois que non. La position des ovules sur le placenta confirme cette manière

(1) Voyez mon *Pollenbildende Phyllome*, p. 64, pl. vi.

(2) Van Tieghem, *Santalacées* (*Ann. sc. nat.*, 5<sup>e</sup> série, XII. p. 342 et suiv.).

(3) Voy. Baillon, *Adansonia*, IX, p. 5, pl. 1, fig. 23-28.

(4) Voy. Celakovsky, *Terminale Ausglieder*, p. 9.

6<sup>e</sup> série, Bot. T. V (Cahier n<sup>o</sup> 4).<sup>1</sup>

de voir : dans le *Santalum*, les ovules sont opposés aux carpelles, de même que les premiers ovules sur le placenta d'une Primulacée ou les deux dans un *Lophophytum* (1). Selon moi, le placenta des Santalacées se distinguerait de celui des Primulacées et des familles voisines, en ce qu'il est entièrement de nature foliaire (l'opinion de M. Van Tieghem) sans intervention de l'axe.

M. Hofmeister (2), en parlant de l'affinité entre les Santalacées et les Loranthacées, dont M. Decaisne venait de démontrer la réalité, dit « qu'on devrait peut-être refuser au *porte-ovules* des Santalacées le nom de placenta. On peut admettre des productions ovulaires (3) ramifiées comparables aux antères ramifiées que Payer nous a fait connaître dans le *Mesembrianthemum* et d'autres plantes. »

On peut encore comparer ce placenta aux pointes de feuilles portant trois sporanges dans le *Psilotum*, d'après M. Prantl.

Le placenta des Santalacées est encore intéressant à un autre point de vue. Il peut servir à nous éclairer au sujet de l'ovule unique exactement terminal dans un ovaire composé de plusieurs feuilles carpellaires, tel que celui des Polygonées. Auquel des trois carpelles appartient en effet l'ovule placé symétriquement au milieu d'eux? Si la théorie de la connexion de l'ovule et du carpelle est vraie, on doit nécessairement se poser cette question, et M. Celakovsky l'a fait.

Je considère cet ovule comme un placenta de Santalacée fortement réduit : dans les Santalacées, un seul des trois ovules devient généralement fertile ; il y a donc déjà là un indice de développement unilatéral. Que cette tendance abortive se manifeste à un état plus jeune, que les deux prolongements carpellaires stériles se développent en même temps très-peu ou point, le prolongement carpellaire fertile deviendra terminal et son nucelle prendra une position centrale (4).

(1) Eichler, *Congrès*, p. 143.

(2) *Neue Beiträge*, t. I, p. 562.

(3) Textuel : *Eisprossen*.

(4) Conformément à la loi de M. Celakovsky, « *Der zeitlichräumlichen Ver-kehrung* ».

L'ovule des Polygonées, etc., n'appartient certainement qu'à un seul des trois carpelles, au moins dans la plus grande partie de sa masse.

Il est à regretter que les cas tératologiques observés jusqu'à ce jour ne puissent pas nous renseigner à ce sujet (1).

III. *Nature morphologique du mamelon ovulaire.* — Je laisse provisoirement de côté les téguments et le nucelle (et ce sera permis, car ils ne se forment que sur le mamelon ovulaire et après lui) pour m'occuper de la nature, de la *valeur* morphologique du mamelon ovulaire. Ce mamelon, plus tard funicule *plus* chalaze, est-il *caulome* ou *phyllome*?

A. Nous avons vu que l'étude du développement, le mode de division et la structure cellulaire restent muets à ce sujet; le caulome, le phyllome, le métablastème (trichome et émergence dans le sens de M. Celakovsky) (2), même exceptionnellement la racine (celle de *Neottia*) (3), peuvent naître de la même manière.

Même si nous avons prouvé, comme cela arrive dans certains cas, que l'ovule est une création nouvelle sur le sommet de l'axe arrêté dans son développement ordinaire, il n'est pas dit pour cela que cet ovule n'est pas un organe de nature *caulomatique*; on pourrait l'assimiler à un bourgeon terminal, comme j'ai été obligé de le faire pour la fleur des Composées, qui se forme probablement souvent sur le point végétatif éteint de l'axe principal.

Pour prouver que l'ovule n'est pas un bourgeon, M. Cramer a allégué que le bourgeon adventif, tel que le serait nécessairement l'ovule issu d'une feuille, devrait être endogène et non exogène (4). Cette raison est insuffisante, car on connaît au-

(1) Voy. Peyritsch, *Pringsh. Jahrb.*, t. VIII, et *Teratologie der Ovula*, 1876.

(2) Comparez Warming, *Compositen*, p. 66 à 72.

(3) Voy. Prillieux, *Ann. scienc. nat.*, 4<sup>e</sup> sér., t. XV, et Warming, *Videnskabelige Meddelelser* de la Soc. d'hist. nat. de Copenhague, 1874, p. 26 à 32, avec une planche et résumé français.

(4) C'est ainsi que je comprends le passage de *Bildungsabweichungen*, p. 119, n° 6.

jourd'hui plusieurs exemples de développement superficiel de bourgeons sur les feuilles (1).

B. L'étude comparée des carpelles et de la placentation dans tout le règne végétal, l'examen scrupuleux des antholyses et du parcours des faisceaux, conduisent donc, comme l'ont prouvé écemment M. Celakovsky et M. Van Tieghem, à cette conclusion que les carpelles et les placentas sont partout des phylomes, que le mamelon ovulaire est un lobe de feuille (2). j'ignore si, dans certains cas, on ne doit pas plutôt les regarder comme des métablastèmes; mais cette différence entre lobe de feuille et métablastème n'est pas essentielle et ne peut être soutenue partout, comme je l'ai montré dans mon travail sur la fleur des Composées.

La certitude de la nature foliaire de l'organe qui porte l'ovule, même quand celui-ci est terminal, est de la plus haute importance pour la détermination de la nature morphologique de l'ovule lui-même.

(1) Par exemple : dans le *Bryophyllum*, d'après M. Berge (*Entwickelungsgeschichte von Bryophyllum* Zurich, 1876); dans quelques Fougères, Hofmeister, (*Allgemeine Morphologie*, p. 422, 423); dans des *Begonia* (même des formations épidermiques), Fr. Regel (*Jenaische Zeitschr.*, t. X, 1876); dans l'*Hyacinthus*, écailles du bulbe, Magnus (*Bot. Verein Brandenburg*, 1874, année XVI); dans *Malaxis*, etc.

A ces exemples je crois pouvoir joindre les bourgeons sur les feuilles de *Drosera* et de *Cardamine*.

Les tiges peuvent également donner naissance à des bourgeons exogènes: par exemple, dans le *Calliopsis versicolor* (Braun et Magnus); dans les *Utricularia* (Pringsheim, *Monatsb. d. Berliner Akad.*, 1869), auxquels viennent se joindre certainement des bourgeonnements sur l'axe hypocotylé, comme par exemple dans certains *Euphorbia*; on en connaît même sur les racines chez le *Neotia* (Irmisch *Bremer naturwiss. Vereins-Abhandl.*, 1877).

Al. Braun (*Polyembryonie*, p. 181 et suiv.) cite un certain nombre de recherches sur le développement de bourgeons sur la feuille.

Nous pouvons y ajouter quelques autres : Germain de Saint-Pierre, sur les feuilles gemmipares chez quelques *Allium* (*Bull. de la Soc. bot. de France*, t. II, p. 183); Schleiden, *Knospen an den Blättern von Malaxis und. Ornithogalum*; Wiegmann, *Orchid.*, vol. III, p. 298; Trécul, *Drosera* (*Ann. sc. nat.*, 2<sup>e</sup> sér., XIV, p. 14).

(2) Pour les placentas anormaux du *Brugmansia*, voyez Solms-Laubach Comparez Celakovsky, *Bot. Zeit.*, 1877, n° 9.

Quoique des bourgeons puissent apparaître normalement sur les feuilles, il n'en est pas moins vrai que ce sont là des exceptions. Jamais la métamorphose essentielle de la plante ne sera liée à la formation de pareils bourgeons. Il est donc beaucoup plus naturel de considérer les mamelons ovulaires comme des lobes de feuilles.

M. Strasburger croit réfuter cette objection en disant qu'il a démontré par l'homologie et l'histoire du développement que les ovules des Conifères sont des bourgeons (1); qu'alors ils doivent être des bourgeons partout, même dans les plantes où ils naissent sur les feuilles : ce serait là le premier cas connu de bourgeons aussi stables.

On ne peut pas se dissimuler combien est suspecte cette explication reposant sur une exception unique. A cette difficulté vient s'ajouter une autre. Dans les Primulacées, dont le placenta est axile d'après la théorie Braun-Strasburger, les mamelons ovulaires naissent dans un ordre basipète. Ceci ne devient conforme à la règle ordinaire que quand on les considère comme des lobes de feuilles : on sait que les divisions des feuilles peuvent se développer aussi bien de haut en bas que de bas en haut. Dans les étamines composées, les anthères naissent le plus souvent dans l'ordre basipète (2). Les ovules sur le placenta des Primulacées ressemblent à ces feuilles staminales, comme les ovules disposés sur les bords d'un carpelle ordinaire ont de l'analogie avec les folioles d'une feuille pennée.

Payer a publié une foule d'observations au sujet de l'ordre d'apparition des mamelons ovulaires (*Organogénie*). M. Van Tieghem les a réunies d'une manière synoptique (3), et il en résulte qu'il n'existe pas de loi générale, à peine quelquefois une règle, ainsi que cela arrive pour l'ordre d'apparition des folioles ou des lobes sur la feuille (4).

(1) M. Strasburger, ainsi que M. Celakovsky, partent de l'idée que les ovules ont partout la même valeur morphologique.

(2) Par exemple dans les Hypéricinées, les Malvacées, les Tiliacées, les Cistinées, etc. (Voy. Payer; *Organogénie*.)

(3) *Structure du pistil*, p. 209 à 214.

(4) J'ai essayé de trouver une règle pour les courbures apotropes et épitropes

C. Comment se comporte enfin le mamelon ovulaire dans les transformations tératologiques ? Nous possédons, à ce sujet, un grand nombre d'observations de MM. Brongniart, Caspary, Rossmann, Celakovsky, Cramer, Van Tieghem, Braun, Mas-ters, etc. Dans tous les cas étudiés avec soin, on a reconnu que l'ovule s'est transformé en une foliole, un lobe de feuille, sur lequel le nucelle existait tantôt et tantôt manquait.

M. Strasburger qui, dans son excellent ouvrage : *Les Conifères et les Gnétacées*, représente l'opinion diamétralement opposée à la mienne, avoue (1) : « que la transformation de l'ovule » en feuille ou en lobe de feuille est si fréquente, si constante, » qu'on peut à peine y voir un phénomène simplement fortuit ; » on croirait plutôt qu'elle trahit la véritable nature morphologique de l'ovule ». Mais il ajoute : « Selon moi, il n'en est » pourtant pas ainsi ; je la classe plutôt parmi les transformations anormales auxquelles conduit avec une sorte de

des ovules ; pour l'explication de ces termes, consultez Agardh, *Theoria systematis plantarum*, 1858. Nous voyons que ces caractères ont peu d'importance au point de vue systématique ; des plantes voisines se comportent différemment à cet égard. Ainsi M. Buchenau a montré que l'ovule de l'*Alisma natans* est épitrope, tandis que ceux de toutes les autres Alismacées sont apotropes. Il est pourtant possible qu'on découvrira la cause de ces différences. Lorsque les ovules sont disposés en deux lignes le long de la suture ventrale, comme dans les Liliacées, les Crassulacées, *Delphinium*, *Menyanthes*, etc., ils se recourbent généralement de manière à regarder les deux côtés ; lorsqu'au contraire ils couvrent une surface assez étendue, comme dans les Gesnériacées, les Bignoniacées les Bégoniacées, etc., on les trouve rangés ordinairement en lignes plus ou moins exactement alternantes, comme les poils sur la corolle des *Menyanthes*, ou les poils crochus sur le calice de l'*Agrimonia*, ou les cils glanduleux sur la feuille du *Drosera* (voyez Warming, *Sur la différence entre les trichomes et les épiblastèmes d'un ordre plus élevé*. *Vidensk. Meddelelser* de la Soc. d'hist. nat. de Copenhague, 1872, avec figures) ; les ovules dirigent leur face antérieure vers la périphérie, en prenant le placenta pour centre. Il est évident que les ovules ont la tendance d'occuper la place disponible de manière à se gêner le moins possible. La comparaison m'a permis d'établir que la plupart des ovules nés dans l'ordre acropète sont épitropes, et que lorsqu'ils naissent dans l'ordre basipète, ils sont apotropes (pl. III, fig. 13). Cependant je n'ai pu découvrir la finalité de cette règle, qui, du reste, ne manque pas d'exceptions.

(1) Page 424.

» préférence l'état intime de certaines phases de développement (1). »

Ce serait donc le retournement du bourgeon ovulaire (car ce ne sont jamais que les ovules plus ou moins anatropes qui subissent la métamorphose en feuilles ou en parties de feuilles) et le mode de développement des téguments sur le dos du mamelon ovulaire recourbé qui favorisent la transformation tératologique. « Supposons, dit M. Strasburger, que le tégument » unilatéral qui naît sur le dos du mamelon ovulaire recourbé (2) » se transforme en feuille, il est bien clair que cette feuille portera le nucelle latéralement sur sa face. »

Il est vrai que l'anatropie semble favoriser la transformation de l'ovule, car la métamorphose d'un ovule atrope est une chose excessivement rare en partie déjà parce que les ovules atropes ne sont pas fréquents eux-mêmes. Malgré cette particularité, l'ovule dénote ici sa vraie nature; le funicule lui-même (l'axe, d'après M. Strasburger) se transforme le plus souvent en feuille et se fusionne avec le tégument unique ou double et avec le carpelle. Personne ne croira à la possibilité d'une transformation où le sommet de l'axe, le nucelle, se trouve apposé sur le reste de la tige, élargi en forme de feuille et confondu avec une feuille, où les faisceaux du carpelle entrent dans cette partie transformée en feuille et s'y ramifient sans qu'ils pénètrent dans le nucelle, dont la position ne coïncide même pas toujours avec la terminaison d'un faisceau. Personne ne trouvera, dans ces cas tératologiques que M. Celakovsky a examinés avec le plus grand soin et interprétés avec beaucoup de sagacité, un argument en faveur de la théorie Braun-Strasburger. La seule circonstance sur laquelle on puisse s'appuyer pour soutenir cette doctrine, est la formation, plusieurs fois observée, de véritables bourgeons à feuilles ou à fleurs sur l'ovule monstrueux. Dans ces bourgeons on a voulu voir l'axe de l'ovule (funicule et nucelle) traversant les téguments qui

(1) Textuel: *Vielmehr rechne ich dieselbe zu den durch das Verhalten gewisser Entwicklungszustände begünstigten Bildungsabweichungen.*

(2) Selon lui, l'équivalent morphologique d'une feuille.

sont transformés en feuilles. MM. Cramer et Celakovsky ont montré séparément que ces bourgeons sont de nature purement pathologique, et ils ont pu découvrir le nucelle intact sur la foliole ovulaire garnie d'un bourgeon; celui-ci n'est l'homologue d'aucune partie de l'ovule, il lui est tout à fait étranger.

La transformation foliaire si fréquente du mamelon ovulaire, qui sera plus tard le funicule, et sa fusion avec le carpelle, est une preuve irrécusable que cet organe est véritablement un lobe de feuille, conclusion qui était déjà rendue bien vraisemblable par la position et l'ordre d'apparition des ovules. Les ovules ne sont pas des bourgeons; je ne connais aucune transformation tératologique bien étudiée ou complète qui confirme d'une manière absolue le contraire, et j'ose ajouter qu'on n'en découvrira pas.

Le mamelon ovulaire est donc un lobe de feuille; nous verrons que d'autres faits le prouvent encore.

## CHAPITRE II.

### LE NUCELLE.

#### I. — Histogenèse du nucelle.

##### I. — Qu'est-ce que le nucelle?

La définition ordinaire me paraît trop étroite; la voici : Le nucelle est la partie de l'ovule située au-dessus des téguments et renfermant le sac embryonnaire (1). Chez les Cycadées et d'autres Gymnospermes, le sac embryonnaire est situé primitivement bien au-dessous de l'insertion des téguments (2), l'extrémité du nucelle seule (*Kernwarze*) est libre. Selon moi, le nucelle renfermant le sac embryonnaire et les autres cellules qui trouvent leurs homologues dans les cellules du sporange des Cryptogames est la partie de l'ovule qu'on doit regarder

(1) Voy. Hofmeister, *Entstehung des Embryo*, p. 58; Schleiden, *Grundzüge der wissenschaft. Botanik*, p. 508, etc.

(2) Warming, *Cycadées* (résumé), p. 2.

comme l'homologue du sporange, que cette partie soit absolument libre au-dessus de la foliole ovulaire, comme dans la plupart des Angiospermes, ou plus ou moins enfoncée dans ses tissus, comme cela arrive, à mon avis, dans la plupart des Gymnospermes et des Gnétacées, et peut-être dans quelques Angiospermes.

Déjà Brongniart (1844) a déclaré catégoriquement que le nucelle est une création nouvelle sur la foliole ovulaire. Vingt ans après, M. Cramer a repris cette opinion qui a été partagée dans les derniers temps par MM. Celakovsky, Van Tieghem et par moi-même (1). Des voies différentes nous ont conduits au même résultat. Je vais essayer de fonder cette doctrine sur des recherches anatomiques et histogénésiques.

Nous avons laissé le mamelon ovulaire sous forme d'une saillie hémisphérique ou plus ou moins conique; dans quelques cas, il prend des dimensions relativement considérables avant qu'il s'introduise une modification dans sa croissance. Par exemple : *Cuphea* (pl. 9, fig. 11), *Passiflora* (pl. 7, fig. 15), *Sedum*, *Viola tricolor*, etc.

Ce mamelon ovulaire est souvent désigné sous le nom de *nucelle*, même jusque dans les derniers temps (2); il n'est pas identique avec lui, le nucelle naît sur le mamelon ovulaire, ainsi que le disait déjà M. Cramer.

Voici de quelle manière :

II. — Je choisis comme premier exemple le *Ribes nigrum*. La figure 6 (pl. 7) représente la coupe longitudinale du mamelon à sa naissance; la figure 7 le montre d'en haut. Le mode de développement est bien clair. Dans la figure 8 il s'est allongé; l'intérieur, composé dans cette coupe de deux files de cellules, s'est agrandi, et les cellules de l'assise sous-épidermique qui occupent le sommet de l'organe se sont fortement allongées dans le sens du rayon. *Cette élongation est le commencement de*

(1) *Bot. Zeit.*, 1874.

(2) Par exemple, Braun, qui écrit dans *Cycadeen*, 1875, p. 353 : « Je considère comme un fait irrécusable que c'est le nucelle qui donne naissance aux téguments. » M. Peyritsch (*Teratol. der Ovula*, 1876) est du même avis.

*la formation du nucelle.* La coupe longitudinale (fig. 9) rend compte des prochains changements : en *i i*, le long d'une zone située environ au niveau de la base des cellules sous-épidermiques allongées, commence le développement des téguments ; les cellules allongées elles-mêmes se sont divisées par des parois tangentielles et à un degré moindre par des parois radiales.

A la suite de ces divisions apparaît une grande cellule intérieure *m*, située un peu de côté dans le voisinage de l'axe déjà un peu courbé de l'ovule, et qui n'est autre chose que la cellule mère primordiale du sac embryonnaire (1). On la retrouvera facilement dans les figures 10 et 13, et on verra en même temps que de nouvelles divisions se sont opérées, les unes en dehors de la cellule mère, les autres à ses côtés, dans des cellules qui dépendent comme elle de la première assise sous-épidermique. Dans le dos de l'ovule on découvre des cloisonnements multipliés au-dessous du tégument et qui sont en rapport avec la courbure de l'ovule.

On peut encore poursuivre avec certitude les limites de l'épiderme et de la couche sous-épidermique. Il ressort de tout ceci que le nucelle doit son origine à un certain nombre de cellules sous-épidermiques ; que l'une de ces cellules, distinguée parmi les autres, devient la mère d'une cellule sexuée *m*, qui est la plus intérieure de la file issue des divisions tangentielles de la cellule mère primitive sous-épidermique. Ce n'est que par exception qu'on voit apparaître deux cellules filles du premier degré, primitivement de même taille (fig. 11 *a*). Ces cellules *m* et *n* sont presque semblables ; plus tard *m* seule produit un sac embryonnaire dans la figure 13, la cellule *n* est presque aussi grande que *m*, qui est la préférée. La figure 11 *b* représente le tissu situé en dehors des deux cellules principales ; on voit qu'outre les divisions tangentielles qui sont invisibles, il

(1) Je l'appelle ainsi pour rester conséquent avec les expressions adoptées dans mon mémoire : *Ueber pollenbildende Phyllome*, etc. Les cellules filles de premier ordre intérieures des cellules sous-épidermiques sont les cellules mères primordiales ; les cellules qui en proviennent sont les cellules mères qui se divisent finalement en quatre pour former les grains de pollen.

s'est effectué respectivement deux et une division radiale. De plus, on remarque que la base du nucelle est située à peine plus bas que la ligne d'insertion supérieure du tégument interne *i i* (fig. 10 et 13), ou à la même hauteur (fig. 9).

Beaucoup d'autres plantes ressemblent au *Ribes*, sous le rapport de la formation du nucelle.

Comme deuxième exemple, je citerai l'*Aristolochia Clematitis* (pl. 8, fig. 10 à 27). La figure 10 représente le mamelon ovulaire avant son inflexion, qui se fera dans le sens de la flèche et avant la formation des téguments. La structure intérieure n'est pas aussi régulière que dans le *Ribes*. Il n'est pas très-visible non plus si la formation du nucelle a commencé, quoique le volume des cellules sous-épidermiques du sommet le fasse supposer. La figure 11 est plus instructive ; le centre du nucelle est évidemment un peu latéral par rapport à la ligne médiane de l'ovule, de même que le tégument intérieur en voie de formation, *i i*. Un grand nombre de divisions se sont déjà produites dans les cellules sous-épidermiques. Dans la figure 15 on les trouve encore plus nombreuses ; un nombre assez considérable de cellules participent à la formation du nucelle : dans cette coupe longitudinale on en compte cinq.

La figure 12 montre le sommet du nucelle : il n'existe pas de cellule apicale. Les figures 13 et 14 sont des coupes transversales prises à différents niveaux ; dans cette dernière, on reconnaît une grande cellule centrale, la cellule mère primordiale du sac embryonnaire ; le tégument *i i* est atteint par la coupe.

Dans les figures 11 et 15, il est encore impossible de distinguer la cellule mère parmi les autres ; il n'en est pas de même dans la figure 18, où elle est nettement différenciée par ses dimensions et son contenu protoplasmique. Elle est évidemment la cellule fille du premier degré, la plus intérieure d'un complexe dérivant d'une seule cellule mère sous-épidermique. J'ai pu voir assez nettement que l'ordre de division de ce complexe est centrifuge, ainsi que l'indiquent les numéros des cloisons.

Le sac pollinique se forme exactement de la même manière :

les cellules mères primordiales du pollen sont les plus internes cellules filles du premier degré ; les cloisons apparaissent, dans les cellules pariétales externes, dans un ordre presque toujours centrifuge (1). La différence qui existe sous ce rapport entre l'anthère et l'ovule n'est que quantitative. Dans le sac pollinique, il apparaît un grand nombre de cellules mères primordiales sexuées ; dans l'ovule, une seule. Je parlerai plus loin des divisions des cellules-mères primordiale et spéciale sexuées.

Il n'est pas difficile de découvrir la cellule mère primordiale du sac embryonnaire dans les ovules plus âgés (fig. 19, 20, 21) ; elle se distingue par son contenu protoplasmique ; la coiffe cellulaire qui la recouvre augmente progressivement d'épaisseur. Au début, la limite interne de l'assise sous-épidermique était située un peu au-dessous de la ligne d'insertion supérieure du tégument (fig. 11 et 15) ; plus tard elle se trouve plus élevée, parce que les cellules placées au-dessous du tissu sous-épidermique se divisent, comme le montrent les figures 18 et 21, et que par suite le nucelle est brièvement pédicellé.

Les coupes transversales (fig. 13 et 14) complètent les explications que j'ai données sur des coupes longitudinales.

A ce type se rattachent directement quelques autres exemples que je me borne à citer ; j'espère que le lecteur comprendra facilement les figures sans que j'insiste longuement sur les explications.

*Passiflora* (pl. 7, fig. 15 à 21). — Le mamelon ovulaire arrive à une taille extraordinaire avant que le nucelle commence à se développer (fig. 15 et surtout fig. 17). Dans cette dernière figure, un assez grand nombre de cellules situées au-dessous de l'épiderme se sont divisées tangentiellement ; la base de ces nouvelles files de cellules se trouve au niveau de la ligne d'insertion du tégument interne. On remarque dans la figure 18 deux cellules plus grandes superposées : j'ignore laquelle des

(1) Voy. Warming, *Pollenbildende Phyllome*. Mes résultats ont été confirmés et étendus, surtout par M. Engler (*Antherenbildung*). Depuis la publication de ce mémoire j'ai pu moi-même confirmer sur un grand nombre de plantes les règles que j'y indique.

deux deviendra la cellule mère primordiale du sac embryonnaire; une seule cellule plus grande existe dans les figures 19 et 20 (1). L'arrangement régulier des cellules environnantes témoigne de la conformité du développement de ce nucelle avec celui du type étudié précédemment, conformité qui est d'ailleurs prouvée par les figures 17 et 18.

*Peperomia* (pl. 8). — Le développement du nucelle ne diffère pas des exemples précédents. Dans la figure 5 *a*, on remarque déjà au sommet du mamelon une cellule sous-épidermique qui se distingue nettement des autres par ses dimensions: c'est elle qui donnera naissance au sac embryonnaire. Dans la figure 6, il s'est opéré une division tangentielle, la cellule mère primordiale du sac embryonnaire est formée en *m*.

Dans la figure 7, la cellule *m* est encore plus visible et la cellule sœur externe s'est partagée par les cloisons 2 et 3. Les figures 8 et 9 montrent des cloisonnements multipliés dans les cellules qui environnent la mère du sac embryonnaire, et ces cellules se sont disposées de cette manière en files rayonnantes; la cellule mère du sac embryonnaire est située bien plus haut que l'insertion du tégument (fig. 9). Les tissus qui séparent ces deux parties proviennent de la multiplication régulière des cellules déjà très-visibles dans les figures 6 et 7 (2).

Il s'est ainsi formé une espèce de pédicelle, comme nous l'avons déjà vu, si l'on veut prendre pour limite inférieure du nucelle celle du sac embryonnaire lui-même. Il semble pourtant qu'on pourrait considérer ce pédicule comme appartenant au nucelle même, puisqu'il y a des sporanges pédicellés, le pédicelle faisant partie de l'organe même.

Mais c'est là une question sans importance.

Le *Viola tricolor* nous fournit un exemple très-instructif de la formation du nucelle. Les figures 14 et 15, (pl. 10,) montrent au sommet du mamelon plusieurs cellules allongées dans le

(1) Je m'occuperai plus loin des épaisses cloisons transversales qu'on aperçoit dans la figure 20.

(2) Il semble que la cellule *m* dans les figures 6 à 8 doive se transformer en sac embryonnaire, sans subir de nouvelle division.

sens radial et partiellement divisées, parmi lesquelles il est encore impossible de reconnaître la cellule mère primordiale du sac embryonnaire; il ne semble pas impossible qu'il existe plus d'une de ces cellules, quand on envisage les deux (ou même plusieurs, dont quelques-unes en dehors de la coupe) cellules de volume à peu près égal.

Dans le *Sparmannia* (fig. 26, pl. 10), les deux grandes cellules renfermaient le même protoplasma qui distingue ordinairement la cellule unique différenciée comme cellule mère du sac embryonnaire.

On comprendra sans difficulté la figure 6, pl. 9, qui représente le jeune ovule du *Ficus*. Quant à la partie intérieure du nucelle avec le sac embryonnaire, je ferai remarquer que les cellules situées immédiatement au-dessous de l'épiderme divisé n'étaient pas rangées rigoureusement en une seule assise (voy. fig. 5); c'est pour cette raison que l'arrangement des cellules dans le nucelle n'est pas aussi régulier qu'ailleurs.

On retrouve le mode ordinaire de formation du nucelle dans le *Cuphea* (les cellules sous-épidermiques sont un peu allongées), dans le *Convallaria* (pl. 11, fig. 14), dans le *Funkia cordata* (1), dans l'*Helianthemum* (pl. 10, fig. 10) et le *Blitum* (pl. 11, fig. 10 et 11).

Le *Geum* paraît s'écarter de ce type (pl. 10, fig. 25) en ce qu'une cellule fille externe appartenant à une assise qui dérive des cellules sous-épidermiques devient la cellule mère primordiale du sac embryonnaire. Mais je n'ai pas encore approfondi ce cas particulier. Des singularités semblables ont été observées dans les Iris, mais elles s'accorderont probablement avec ce qui a été observé pour le *Peperomia*.

J'ai étudié plus haut l'origine du mamelon ovulaire du *Rheum* (p. 180, voy. pl. 4, fig. 2 et 4 b).

Le nucelle possède une structure différente du type ordinaire et semblable à ce qu'on voit dans le *Geum*. Au centre on trouve un noyau composé d'environ quatre files de cellules ou davan-

(1) Voyez la figure 36 dans le *Traité de botanique* de Sachs, traduction de Van Tieghem, p. 653.

tage, longitudinales, régulières et parfaitement limitées; ce cordon central est recouvert d'une coiffe de cellules disposées en files radiales partiellement divisées: c'est à l'une de ces files située dans la ligne médiane qu'appartient le sac embryonnaire.

J'ai déjà publié quelques observations sur le développement de l'ovule dans les *Euphorbia*, *Chrysosplenium*, *Myogalum*, *Zan-nichellia* (1), d'où il résulte que ces ovules concordent parfaitement avec ceux que je viens de décrire. Une foule d'autres ovules plus ou moins bien étudiés se comportent de la même manière.

III. — Toutes les plantes dont je me suis occupé jusqu'à présent appartiennent aux Dialypétales, aux Apétales, ou aux Monocotylées. Les ovules de ces groupes de plantes appartiennent en effet au même type, quand on les considère collectivement, car il y a certainement quelques exceptions. Ce type est caractérisé par deux téguments de faible épaisseur souvent composés seulement de 2, 3, 4 ou 5 assises de cellules. Le nucelle se forme par la division d'un grand nombre de cellules sous-épidermiques et prend dans la suite un développement considérable; la cellule mère primordiale du sac embryonnaire, située, au moins dans sa plus grande partie, plus haut que le tégument, est une cellule fille intérieure du premier ordre; le sac embryonnaire lui-même est ordinairement entouré pendant longtemps par le tissu du nucelle. En raison du nombre des téguments, je donnerai à ce type le nom de *type dichlamydé*.

Les Conifères et les Cycadées, avec leur gros tégument pourvu de faisceaux fibro-vasculaires, avec leur volumineux nucelle, selon moi enveloppé en grande partie dans le tégument, c'est-à-dire enfermé ou enfoncé dans la foliole ovulaire (2), constituent un *second type*, le *type gymnosperme*. Là le nucelle se développe d'une tout autre manière que dans les Angiospermes. Je n'ai pas l'intention de m'en occuper dans ce mémoire.

Les Gamopétales représentent un *troisième type*. Il n'existe

(1) *Ramification des Phanérogames*, 1872, pl. x et xi.

(2) Voyez mes *Cycadées*.

qu'un seul tégument (voyez plus loin les exceptions), dont l'assise interne prend très-souvent un développement particulier (en forme de tapis).

De même que ce groupe, que je crois dérivé en dernier lieu des Dialypétales, est très-naturel et bien délimité sous d'autres rapports, le nucelle trahit dans son développement une dégénération de la structure de la majorité des autres Angiospermes. Il est extrêmement réduit et ne doit son origine qu'à un très-petit nombre de cellules sous-épidermiques. Souvent la cellule mère primordiale du sac embryonnaire ne paraît pas être une cellule fille intérieure du premier ordre, mais la transformation directe d'une cellule sous-épidermique sans division. Le sac embryonnaire qui, comme dans le type dichlamydé, est situé au-dessus des téguments, déplace de bonne heure les autres cellules du nucelle. Je donne à ce mode de formation le nom de *type monochlamydé*.

Le *Verbascum phæniceum* peut nous fournir le premier exemple du type monochlamydé (pl. 13, fig. 1 à 6).

Aussitôt que le mamelon ovulaire est arrivé à un certain développement on voit une cellule située au sommet de l'organe et sous l'épiderme prendre des dimensions de plus en plus considérables. C'est cette cellule unique qui soulève peu à peu l'épiderme et constitue tout le nucelle. Dans la figure 2 on voit les cellules voisines s'élever un peu le long de la centrale; il en est de même dans les figures 5 et 6. Dans cette dernière, l'épiderme a déjà cédé en se rejetant sur les côtés. Les cellules sous-épidermiques ne prennent qu'une faible part à la formation du nucelle; sur la coupe transversale on trouve la cellule *m* entourée d'une seule assise de cellules, l'épiderme; la division tangentielle de ces cellules semblable à celle des dichlamydées se présente rarement ou pas du tout. Les épaisses parois transversales qui se sont montrées dans la cellule mère spéciale du sac embryonnaire ont une tout autre signification, ainsi que nous le verrons plus tard (1).

(1) L'ovule du *Scrofularia* est semblable à celui-ci. Voyez *Ramification*, pl. x, fig. 27 à 30.

Le *Senecio* répète exactement la même série de phénomènes (pl. 10, fig. 1 à 13). J'ai déjà décrit la formation du mamelon ovulaire; dans les figures 4 et 5 on reconnaît déjà la cellule mère primordiale du sac embryonnaire *m*; il semble qu'il y ait eu une division tangentielle dans la figure 6, ce qui n'est pas le cas ordinaire (fig. 7). Dans la figure 8, on la reconnaît nettement sous la forme d'une longue cellule qui constitue presque seule tout le nucelle; quelques-unes seulement des cellules voisines s'amincissent pour se glisser le long de la cellule centrale; la coupe transversale est représentée dans la figure 9. Plus tard la cellule centrale se divise tangentiellement (fig. 10, 11, 12).

Les figures 16 et 18 représentent la coupe longitudinale de l'ovule du *Lobelia Dortmanna*; les figures 17 *a* à *d* sont des coupes transversales du sommet à la base. Quelques cellules basilaires soulèvent ici la cellule mère primordiale du sac embryonnaire.

Aux plus petits ovules monochlamydés appartiennent ceux des Gesnériacées dont j'ai figuré quelques exemples (pl. 12, fig. 20 à 25). Les différentes phases du développement se passent ici comme dans les exemples précités.

Dans tous ces cas un très-petit nombre de cellules (en dehors de l'épiderme) prennent part à la formation du nucelle.

Il existe cependant des ovules monochlamydés plus compliqués, par exemple dans le *Syringa* (pl. 13, fig. 15 à 17).

On voit à côté de la cellule mère du sac embryonnaire plusieurs autres cellules qui s'allongent, mais qui ne se divisent tangentiellement que d'une manière parcimonieuse. Le *Symphytum* est exactement dans le même cas; le nucelle y est encore plus volumineux par suite de plusieurs divisions tangentielles (pl. 13, fig. 18 à 20); la présence très-précoce de quelques petits granules dans les cellules épidermiques facilite beaucoup la découverte du sommet du nucelle (1).

Quoique les Primulacées et les familles voisines (Myrsinées

(1) Dans la figure 17 il s'est établi une cloison tangentielle dans la grande cellule sous-épidermique.

et Plombaginées) diffèrent de la plupart des autres Gamopétales en ce que leur ovule possède deux téguments, elles se rapprochent cependant très-franchement du type monochlamydé par la formation de leur nucelle. On trouve, dans les figures 8 et 9, pl. 13, quelques cellules  $p$  qui se sont allongées à côté de la cellule mère primordiale du sac embryonnaire.

Si nous comparons à ces ovules monochlamydés vrais les très-petits ovules dichlamydés, nous trouverons bien un rapprochement quant au volume du nucelle, mais nous découvrirons certaines différences sous le rapport des divisions cellulaires, telles que le cloisonnement tangentiel plus constant dans la cellule d'où provient le sac embryonnaire, les divisions radiales progressives dans la cellule fille externe, divisions que je n'ai jamais observées dans les ovules monochlamydés (1):

Dans le *Drosera rotundifolia*, par exemple, le nucelle est presque semblable à celui du *Lobelia*; en outre, son épiderme prend un développement comparable à celui de l'assise interne du tégument des monochlamydés.

Il faut citer enfin, sous le rapport de la petitesse, mais appartenant néanmoins au type dichlamydé, les Orchidées (2).

D'après les recherches récentes de M. Strasburger (3), la cellule supérieure de la file médiane se divise en deux: l'interne devient le sac embryonnaire; l'externe se divise encore une fois pour former la paroi, comme dans les dichlamydés.

IV. — Si je résume brièvement les résultats de ces recherches sur le développement du nucelle, j'énonce la règle suivante valable pour la grande majorité des plantes.

La première apparition du nucelle consiste toujours dans l'allongement radial d'un certain nombre de cellules situées au sommet du mamelon ovulaire, immédiatement au-dessous de l'épiderme. Dans les ovules monochlamydés, le nombre de ces cellules est faible, quelquefois il n'y en a même qu'une seule; ces cellules se divisent peu ou point. Dans les dichlamydés,

(1) Voyez les coupes longitudinales de l'ovule de *Begonia*, pl. 9, fig. 7 à 10.

(2) Voy. Sachs, *Lehrb.*, 4<sup>e</sup> édit., p. 554, trad. franç., p. 652.

(3) *Befruchtung und Zelltheilung*, 1878.

au contraire, le nombre en est plus considérable, et ses cellules se divisent d'une manière régulière, surtout par des cloisons tangentielles. Une seule des cellules filles internes, provenant des premières divisions tangentielles, devient la cellule mère primordiale du sac embryonnaire; elle ne subit pas, comme ses voisines, de nouvelles divisions immédiates, et si plus tard elle se divise, les cloisons qu'on y voit apparaître sont d'une nature particulière (1). Il peut cependant arriver que les cellules filles internes voisines de la grande cellule centrale ne se divisent pas et qu'elles prennent un développement semblable à la cellule centrale; dans ce cas, l'ovule renfermerait plusieurs ébauches de sacs embryonnaires.

Les cellules filles primaires externes se divisent par des cloisons tangentielles et radiales (ou obliques surtout quand ces cellules sont plus ou moins éloignées de la ligne médiane de l'ovule), et ces divisions se succèdent généralement de l'intérieur vers l'extérieur.

Celui qui connaît mes recherches sur le développement de l'anthere sera frappé de la similitude de ces deux modes de développement. La figure 15, pl. 8, qui représente le jeune ovule d'*Aristoloché*, pourrait aussi bien servir à expliquer le développement de l'anthere. Comme je l'ai déjà dit dans le *Bot. Zeit.*, 1874, et plus tard dans ma note sur les *Cycadées*, l'anthere des Angiospermes est au nucelle comme le microsporange est au macrosperange. Dans les deux cas, il se forme de la même manière un certain nombre de cellules filles sous-épidermiques du premier ordre qu'on peut considérer comme homologues et qui deviennent toutes « *potentialiter* » les cellules mères, primordiales de cellules sexuées. Dans l'anthere comme dans le microsporange, toutes se développent; dans le nucelle comme dans le macrosperange, une seule se différencie des autres.

Les cellules filles externes de premier ordre sont les cellules

(1) Dans les monochlamydés très-réduits, la cellule sous-épidermique peut devenir directement la cellule mère primordiale du sac embryonnaire, ou peut être le sac embryonnaire lui-même.

mères de la paroi externe de l'anthère (l'épiderme non compris) et du nucelle.

Comme l'ovule dichlamydé est le plus riche en cellules, et par conséquent le plus semblable à l'anthère, je le considère comme le type primitif; l'ovule monochlamydé est la forme postérieure dérivée.

## II --- Nature morphologique du nucelle.

I. — M. Hänlein dit, dans *Compositenblüthe*, p. 166 : « Si » M. Warming considère le nucelle comme une création nouvelle, en ce sens qu'il naît seulement sur l'ébauche primitive » de l'ovule, il semble que ce soit sans raison, parce qu'il ne » se produit aucune interruption, aucun arrêt dans le développement du bourgeon ovulaire. » Il n'est pas nécessaire qu'il se produise un arrêt. Dans la fleur ou dans le bourgeon végétatif en voie d'accroissement, il n'y a pas d'arrêt non plus, et cependant les pétales, les étamines, les feuilles, sont des créations nouvelles sur l'axe. Combien grand est le nombre des poils et des émergences qui se développent sur le jeune organe en pleine croissance; personne n'hésitera à leur donner le nom de « créations nouvelles ». Le caractère essentiel de la création nouvelle, ou d'une manière générale d'une ramification d'un ordre quelconque, réside en ce que *le mode de division cellulaire qui lui donne naissance ne peut pas être regardé comme la continuation directe de celui qui a été observé dans l'organe mère, mais qu'il a des qualités nouvelles qu'on ne saurait décrire que pour chaque organe en particulier.* La formation du nucelle est dans ce cas; il apparaît un nouveau mode de division absolument différent de celui du mamelon ovulaire.

M. Celakovsky a critiqué mes idées sur la formation du nucelle dans une note (1) : « Après la description que M. Barcianu (2) donne du développement de l'ovule du *Gaura biennis*, et que M. Warming m'a recommandée, dans une

(1) *Termin. Ausglieder.*, p. 10 du tirage à part.

(2) *Onagrareen*, pl. VII, fig. 19 à 24.

» lettre, comme très-fidèle, après l'examen des dessins inédits  
 » de *Passiflora*, que je dois à l'obligeance de M. Warming, je  
 » ne peux plus admettre la manière dont M. Warming inter-  
 » prète ces divisions cellulaires (qui se produisent dans l'assise  
 » sous-épidermique du mamelon ovulaire et qui m'ont conduit  
 » à considérer le nucelle comme une création nouvelle), car  
 » le nucelle et les téguments du *Gaura* existent déjà à l'état  
 » d'ébauche avant que ce nouveau mode de division commence;  
 » celui-ci ne produit donc pas le nucelle, mais il en continue  
 » le développement (1). »

Les loges de l'anthere, comparées au nucelle, existeraient de même avant l'apparition du nouveau mode de division dans l'assise sous-épidermique. Il est tout à fait indifférent que les téguments préexistent ou non avant les divisions sous-épidermiques, de même que la présence ou l'absence de l'indusie dans les Fougères est sans importance; les sporanges sont néanmoins des créations nouvelles.

Pour savoir si le nucelle existe avant les divisions caractéristiques, il faudrait d'abord en tracer la limite inférieure. M. Barcianu a étudié le développement de l'ovule sans égard pour les divisions sous-épidermiques. D'après ses figures 21 à 23, la limite inférieure du complexe de cellules provenant de l'assise sous-épidermique paraît se trouver au même niveau que la ligne d'insertion supérieure du tégument; dans la figure 24, elle est plus haut: il se formerait par conséquent une espèce de pédicelle au-dessous de ce complexe. Je n'ose pas décider si ce pédicelle appartient au véritable nucelle (sporange) ou s'il fait partie de la foliole ovulaire. Comme je l'ai déjà dit, cette question ne me paraît pas essentielle (2). Ce qui est important, c'est que le sac embryonnaire n'est pas, comme on l'a cru jusqu'à présent, une cellule quelconque de la partie de l'ovule située au-dessus du tégument, partie qui

(1) *Der Eikern wird nicht angelegt, sondern nur ausgebildet.*

(2) Placer la limite du nucelle exactement au niveau du tégument me paraît être un acte tout à fait arbitraire. J'ignore quelle considération a pu guider ceux qui l'ont fait.

ne serait que le sommet du mamelon ovulaire produit par la continuation du même mode de division cellulaire. Il est encore important de savoir que la partie qui renferme cette cellule provient d'une multiplication cellulaire d'un genre particulier différent de celui qui a produit le mamelon ovulaire; par conséquent, cette partie au moins, telle que je la définis, est une création nouvelle. Si l'on démontrait qu'il faut ajouter quelque chose à la base, rien ne serait changé pour M. Celakovsky, qui considère aussi le nucelle comme une création nouvelle.

Tout ce que je viens de dire s'applique également à l'anthere (1).

Il est singulier qu'aucun des observateurs qui ont étudié l'ovule au point de vue de sa structure cellulaire n'ait pas reconnu le véritable mode de développement du nucelle, ni M. Kny (2), qui a du reste très-fidèlement représenté le développement de l'ovule d'*Ænothera*, ni M. Reuther (3), qui dit de l'ovule des Cucurbitacées que c'est la cellule extrême du « plérome », tournée vers le sommet du nucelle, qui devient le sac embryonnaire, ni M. Strasburger, qui s'est occupé spécialement de la formation du nucelle, et qui dit (4) : « Il me paraît » suffisamment établi par les exemples cités que, dans tous les » cas, le sommet du jeune bourgeon ovulaire devient le nu- » celle. » La théorie de Cramer (il aurait dû dire de Brongniart-Cramer) ne trouverait donc pas de base dans l'histoire du développement. Je crois au contraire que la théorie de Brongniart se trouve maintenant appuyée sur l'histoire du dé-

(1) M. Celakovsky paraît admettre un enfoncement des cellules pollinifères dans l'étamine, dans le genre d'un sporange d'*Ophioglossum*. D'une manière générale cela est impossible. D'après mes recherches, chaque loge d'anthere est une espèce d'émergence très-plate et qui paraît d'autant plus basse qu'elle est insérée sur une plus large surface. Il est bien possible que dans certaines plantes les sacs polliniques ne fassent aucune saillie au milieu du tissu foliaire environnant, ou qu'ils soient même dépassés par ces tissus accrus en même temps qu'eux; mais cela ne changera absolument rien à la signification morphologique du sac pollinique.

(2) *Wandtafeln*.

(3) *Bot. Zeit.*, 1876, p. 419.

(4) *Coniferen*, p. 422.

veloppement que je viens de décrire, et dont j'attends avec impatience, de la part d'autres auteurs, la confirmation et l'extension. Elle se trouve en concordance parfaite avec les cas tératologiques soigneusement étudiés par MM. Celakovsky, Cramer, Brongniart, etc., dans lesquels l'ovule, le funicule et les téguments sont transformés en une foliole sur la face de laquelle on reconnaît le nucelle sous la forme d'une petite proéminence (création nouvelle) conique.

De quelle nature est maintenant cette proéminence? Un bourgeon sans feuille né sur la foliole, ou un lobe appartenant à la foliole, ou enfin un métablastème plus indépendant inséré sur la foliole ovulaire?

Dans les deux premiers cas il serait singulier que dans les cas de transformation en feuille le nucelle se présente (toujours?) sous forme d'un petit mamelon incolore, translucide, différent de l'aspect de la feuille, et qu'il ne renferme jamais de faisceaux.

Rien ne prouve, rien ne pourrait même faire croire que le nucelle est un bourgeon. J'ai déjà dit que MM. Cramer et Celakovsky ont reconnu que les bourgeons nés sur la foliole résultant de la transformation anormale de l'ovule (1) sont simplement des créations nouvelles pathologiques (2).

Tout parle en faveur de l'idée que le nucelle est un organe homologue du sporange des Cryptogames vasculaires, par conséquent une espèce de métablastème, une émergence.

Pour le bien faire comprendre, je suivrai la marche suivante : d'abord je constaterai l'homologie entre le sac pollinique et le micro-sporange ; ensuite je traiterai de la concordance dans le développement du sac pollinique et du nucelle ; enfin je conclurai que ces organes sont homologues, respectivement comparables aux micro et aux macrosporanges.

(1) Observés par MM. Wydler, Wigand, Peyritsch, Braun, Schimper, etc.

(2) M. Masters déclare qu'il a vu souvent « *a leafy shoot in the place of the nucleus* » ; mais il n'a pu décider si c'était un développement du nucelle ou « *a newgrowth distinct from that body* ».

II. — L'homologie entre la microspore et le grain de pollen est un fait acquis, confirmé encore dans les derniers temps par M. Strasburger (1); les enveloppes qui les renferment sont donc probablement homologues elles-mêmes (ce qui n'exclut pas la possibilité de l'enfoncement du sporange dans la substance de la feuille).

D'un autre côté, la morphologie comparée partant des sores dorsaux des Fougères, surtout de celles dont le sore, comme chez les Marattiées (2), ne renferme qu'un petit nombre de sporanges, nous conduit aux feuilles staminales des Cycadées, dont les sacs polliniques, disposés également en groupes, sont nettement dorsaux, à celles des *Araucaria*, des *Dammara*, des *Taxus* et des Cupressinées, pour arriver dans les Abiétinées aux étamines pourvues de deux sacs polliniques. Tous ces sacs polliniques sont dorsaux.

Personne ne doutera de l'homologie entre les sacs polliniques des Angiospermes et ceux des Conifères, même quand il faudra reconnaître que dans les Angiospermes ils appartiennent au bord de la feuille staminale et à la face supérieure, car dans les Fougères nous avons déjà des variations de position des sores ou des sporanges : en haut, en bas, sur les bords (3). Quant à la position des quatre sacs polliniques dans les Angiospermes, je renvoie aux travaux de M. Engler (4) et de M. Celakovsky (5) : ce dernier a ingénieusement essayé de comparer l'étamine à la feuille bilaminaire d'*Ophioglossum*; la feuille staminale serait composée de deux limbes, d'un postérieur et d'un antérieur, comme dans l'*Ophioglossum*, seulement tous les deux fertiles et soudés entre eux. Il serait intéressant de fournir des bases solides à cette manière de voir; je doute qu'elle soit l'expression de la vérité, mais, dans tous les cas, la question attend sa solution; on ne possède qu'un très-petit nombre de faits propres à la soutenir (6).

(1) *Befruchtung und Zellheilung*.

(2) Voy. Braun, *Cycadeen*, p. 346.

(3) D'après Al. Braun.

(4) *Antherenbildung*, (*Pringsh. Jahrb.* X).

(5) *Teratolog, Beiträge*, (*Pringsh. Jahrb.* XI).

(6) Comparez également Al. Braun, *Cycadeen*, p. 345 (note).

A mon avis, il en est de même pour cette autre question, si le sac pollinique, tel que nous le trouvons dans les Angiospermes, doit être assimilé à un seul sporange ou à un « sporocyste », nom que M. Strasburger donne à un organe composé de plusieurs sporanges confondus (1). Les anthères divisées en un grand nombre de loges que M. Engler décrit dans les Mimosées et dans les *Rhizophora*, auxquelles il faut ajouter la division en logettes découverte par M. Barcianu dans l'*Oenothera*, seraient alors des cas d'atavisme (2).

Pour nous ces questions n'ont que peu d'importance ; il nous suffit que l'homologie du sac pollinique et du sporange soit établie, et nous venons de voir qu'elle l'est au point de vue de la morphologie comparée.

Au point de vue histologique et génésique, il existe aussi des coïncidences qui prennent une grande importance dans cette question. On sait que dans les Polypodiacées et dans d'autres Filicinées inférieures, le sporange provient d'une seule cellule épidermique. Dans le sporange lui-même on peut distinguer trois parties : *a.* la partie externe formée par une seule assise de cellules qui constitue une sorte d'épiderme ; *b.* une couche plus interne, simple ou divisée, le manteau (3), qui se dissout plus tard, et *c.* la cellule centrale (Russow et d'autres auteurs) tétraédrique, ou cellule mère primitive des spores, ou les spores elles-mêmes, selon l'état de développement. Le sporange se constitue essentiellement de la même manière dans quelques formes plus élevées, par exemple dans le *Pilularia* (4).

Chez les Marattiacées, le développement s'élève à un degré supérieur : ce n'est plus une seule, mais un grand nombre de cellules épidermiques qui prennent part à la formation du sporange, peut-être même quelques cellules situées au-dessous de l'épiderme ; mais nous reconnaissons encore dans tout le spo-

(1) *Bot. Zeit.*, 1873.

(2) Les étamines de *Sempervivum* et d'autres plantes garnies d'ovules, que M. Engler étudie, s'accordent avec cette interprétation. Comparez en outre Al. Braun, *Cycadées*, p. 351.

(3) *Mantelschicht*, Sachs.

(4) Sachs, *Lehrb.*, 4<sup>e</sup> édit., p. 449, fig. 322 ; trad. franç., p. 521, fig. 298.

range les trois parties suivantes : les cellules reproductrices à l'intérieur ; une couche pariétale externe correspondant à un épiderme, et une couche pariétale interne de plusieurs assises, dont la plus intérieure, ordinairement seule, contiguë des cellules génératrices, se comporte d'une manière particulière. Dans le *Marattia*, par exemple, elle est gummifère, et c'est d'elle que procède la résorption des tissus qui entourent les spores (1). Je reconnais dans cette couche l'assise à laquelle j'ai donné le nom de « *tapete* », la couche de « revêtement » dans les Angiospermes, et qui recouvre les cellules reproductrices.

Chez les autres Cryptogames vasculaires élevées nous retrouvons essentiellement la même structure définitive, par exemple dans la Sélaginelle (2), dans le *Botrychium* et l'*Ophioglossum*, et enfin dans les Conifères (3) et chez les Angiospermes (4-5).

Tandis que dans les Marattiacées le sporange provient entièrement ou en grande partie de l'épiderme, nous voyons dans les plantes plus élevées le tissu sous-épidermique jouer un rôle de plus en plus considérable ; finalement, le sporange s'élève, chez les Angiospermes, au rang d'une émergence, de la même manière que la feuille qui est une production de l'épiderme ou des cellules superficielles chez les Cryptogames supérieurs et qui naît du tissu sous-épidermique chez les Angiospermes. Malgré ces différences, le mode de formation reste le même : au-dessous de l'épiderme déjà formé se développe un tissu qui ne tarde pas à se différencier en cellules sexuelles et en cellules pariétales ; de ces dernières se détache une couche, d'une ou de plusieurs assises, très-fugace et contiguë aux cellules repro-

(1) Luerssen, *Entwicklungsgeschichte der Farn-sporangien*, dans *Schenk und Luerssen Mittheilungen aus der Botanik*, Bd. I, p. 313.

(2) Sachs, *Lehrb.*, 4<sup>e</sup> édit., fig. 337, p. 471 ; trad. franç., p. 542, fig. 310. — Strasburger, *Bot. Zeit.*, 1873. — Russow, *Vergleichende Untersuchungen* (*Mém. de l'Acad. impér. de Saint-Petersbourg*, 1872, p. 132-133) ; *Lycopodium*, p. 138 ; *Selaginella*, p. 124-126.

(3) Strasburger, *Coniferen*, p. 122.

(4) Voyez mon *Pollenbild. Phyllome*.

(5) La figure 47, pl. xv de M. Strasburger (nucelle d'*Ephedra*), et celle de M. Russow, *loc. cit.*, pl. viii, fig. 170 (de *Botrychium*), dénotent une ressemblance curieuse.

ductrices : ma couche de revêtement, « tapete » le « manteau » de M. Juranyi, la couche « limitative » (1) de M. Strasburger.

M. Celakovsky pense que les sacs polliniques sont des sporanges enfoncés dans le tissu d'une feuille ; mais l'observation ne confirme pas cette opinion : la faible saillie et la large base peuvent donner lieu à cette erreur quand on se contente d'un examen superficiel.

Laissant de côté la question des sporocystes et de leur analogie avec les étamines, je regarde comme une chose évidente l'homologie entre les sporanges et les sacs polliniques.

Les sporanges des Cryptogames vasculaires sont partout, même chez les Sélaginelles, attachés à la feuille ; il est évident, d'un autre côté, que l'immense majorité des étamines des Phanérogames sont des feuilles : il sera donc difficile d'admettre que les étamines puissent être autre chose que des phyllomes ; celles qui ont été considérées comme des caulomes *peuvent* être interprétées autrement (2), avec le secours de la morphologie comparée.

III. — J'arrive maintenant au nucelle. Les recherches de MM. Hofmeister, Braun, Strasburger, ont fait admettre l'homologie du sac embryonnaire et de la macrospore. Il semble qu'on doive en déduire comme une simple conséquence celle du nucelle avec le sporange, et beaucoup d'auteurs l'ont fait. Cependant il est nécessaire de démontrer aussi exactement que possible cet accord vis-à-vis de l'incertitude et de l'obscurité qui enveloppent la nature de l'ovule.

Le nucelle est l'homologue du sac pollinique ; je viens de décrire la similitude entre leurs modes de développement, et je ne doute pas qu'il ne soit permis d'assimiler ces deux organes. Les divisions cellulaires se succèdent régulièrement de la même manière, et elles sont particulières au sac pollinique et au nucelle ; il est vrai qu'il y a des différences : dans le nucelle, une seule cellule fille devient reproductrice ; dans le sac pollinique, il y en a un grand nombre. Il fallait s'y attendre, vu les rela-

(1) *Grenzschicht*.

(2) Je le reconnais maintenant. (Voyez *Pollenbildende Phyllome*.)

tions entre le macrosporange et le microsporange. Il y a certaines Angiospermes, les Mimosées, chez lesquelles, d'après M. Engler et moi, les cellules mères primordiales du pollen sont formées isolément. Là la concordance avec les ovules est encore plus grande.

Une autre différence réside dans le développement ultérieur de la paroi : l'apparition de cellules fibreuses et du « tapete » avec sa forme caractéristique dans l'anthère. Ces différenciations ne sont cependant que le résultat de l'adaptation à un but physiologique déterminé, comme la déhiscence de l'anthère et le développement libre des grains de pollen, et ne sauraient atteindre les règles fondamentales de l'anatomie. Comme le nucelle est le seul sporange du règne végétal qui ne s'ouvre pas, il n'a pas besoin du mécanisme de déhiscence des autres sporanges ou d'une couche de revêtement jouant un rôle dans la déhiscence et la dissémination des spores ou des grains de pollen. Mais il y a d'autres différences plus importantes. J'ai donné à la cellule fille interne de premier degré dans le sac pollinique (1) le nom de cellule mère *primordiale*, parce qu'elle commence ordinairement par se diviser en un nombre variable de cellules (2) qui sont des cellules mères et produisent les tétrades. Les mêmes dénominations peuvent s'appliquer du reste au sporange de la plupart des Filicinées et d'autres Cryptogames vasculaires. La cellule tétraédrique intérieure qui est restée dans une Polypodiacee, après la formation du deuxième cycle de cellules pariétales, correspond à la cellule mère primordiale ; le nombre plus ou moins déterminé de cellules auxquelles elle donne naissance sont les cellules mères. J'ai donné le même nom de cellule mère primordiale à cette cellule fille interne de premier ordre appartenant à l'assise sous-épidermique qui se distingue de ses voisines par différents caractères ; il faut donc se demander si dans le nucelle la cellule mère primordiale se divise en cellules mères et si des tétrades apparaissent dans celles-ci.

(1) *Pollenbild. Phyllome.*

(2) Voyez en outre Engler, *Sur les grains de pollen des Mimosa (Pringsh. Jahrb., X).*

Plusieurs fois déjà j'ai fait sentir qu'il se forme des cloisons transversales d'une nature particulière dans la cellule mère primordiale. Elles ne se laissent pas assimiler à ces parois minces que Hofmeister a figurées dans le sac embryonnaire de quelques Scrofulariées, Labiées, etc., et qui sont en rapport avec la formation de l'endosperme. Dans mon cas, il n'existe pas encore de sac embryonnaire complet et normalement développé ; la fécondation serait impossible.

Ces parois transversales présentent un aspect particulier ; on les trouvera figurées pl. 7, fig. 13, 14, et surtout 20 (*Ribes* et *Passiflora*), pl. 8, fig. 19, 20 (*Aristolochia*), pl. 12, fig. 10 à 12 (*Senecio*), où elles ne se dissolvent évidemment pas toutes avant la formation du sac embryonnaire. Je les ai observées dans beaucoup d'autres espèces, par exemple très-caractéristiques dans le *Salix nigricans*, *Steriphoma paradoxum*, *Blitum Bonus-Henricus*, *Drosera*, *Saxifraga crassifolia*, *Agrostemma Githago* (jusqu'à trois cloisons épaisses et réfringentes dans la cellule mère primordiale), des *Anemone*, *Ranunculus*, *Begonia*, *Centradenia*, *Epilobium*, *Geum*, *Malva*, *Oxalis*, *Pittosporum*, *Eccremocarpus*, *Tidæa*, *Lamium*, *Leucopogon*, *Lobelia*, *Syringa*, *Verbascum*, *Iris*, *Arum*, plantes prises dans les différentes divisions des Angiospermes et appartenant à des types ovulaires variés. Je ne voudrais pas soutenir que ces parois existent partout, je ne les ai pas trouvées dans tous les ovules.

Souvent elles sont courbées, comme si elles étaient plus grandes que la section transversale de la cellule. Dans mes préparations généralement traitées par la potasse, elles prennent presque toujours un aspect particulier, gonflé, et elles possèdent une forte réfringence. Toutes ces particularités appartiennent également aux cellules mères du pollen dans l'anthère ; je me crois en droit de considérer les cellules filles comme les homologues des cellules mères du pollen, que la cellule mère primordiale soit d'ailleurs, comme dans les dichlamydés, la cellule fille interne d'une cellule sous-épidermique, ou qu'elle soit cette cellule sous-épidermique elle-même, comme dans les monochlamydés.

L'une de ces cellules devient le sac embryonnaire; les parois transversales se résorbent, et une seule cellule plus grande reprend la place du petit groupe et s'étend de plus en plus en repoussant plus ou moins vite les autres cellules du nucelle. Quant aux transformations qui s'opèrent dans le contenu cellulaire, quant au nucléus, surtout dans les cellules transversales qui se réunissent de nouveau, je ne puis pas donner de renseignements sur ce sujet intéressant, qu'il est réservé à l'avenir d'élucider. Il est fort possible qu'on découvre des indications d'une division en tétrades; je crois pourtant que cette division fait défaut: ce serait un désaccord avec l'anthère reposant sur une réduction facile à comprendre. M. Sachs regarde les cellules antipodes comme un prothalle rudimentaire. Si cela était vrai, il n'y aurait pas de rapport entre ces vésicules et des tétrades; cependant il y a lieu de rechercher si l'on ne pourrait pas les considérer, de même que les vésicules embryonnaires, comme des spores (1).

Il existe donc une concordance évidente entre l'anthère et le nucelle; les différences ne sont que quantitatives et reposent sur une réduction plus ou moins avancée.

En passant, je dois rendre attentif à la formation possible de plusieurs sacs embryonnaires. D'abord plusieurs cellules filles sous-épidermiques peuvent devenir cellules mères primordiales (2); alors nous obtiendrons plusieurs sacs collatéraux, comme M. Tulasne (3) l'a vu dans le *Cheiranthus*. A. Braun a réuni (4) les faits connus de cette nature. Outre le *Cheiranthus*, il faut citer (le *Rosa Hofmeister*), (le *Persea indica* Schacht), et récemment M. Engler (5) a trouvé parmi les ovules nés sur les étamines du *Sempervivum* quelques-uns renfermant deux sacs embryonnaires. M. Strasburger (6) parle également de plusieurs

(1) Voyez la note à la fin de ce mémoire.

(2) Voyez *Ribes*, pl. 7, fig. 13; *Aristolochia*, pl. 8, fig. 15; *Viola*, pl. 10, fig. 14-15; *Sparmannia*, pl. 10, fig. 26.

(3) *Ann. sc. nat.*, 3<sup>e</sup> sér., t. XII, 1849, p. 61, pl. 6.

(4) *Polyembryonie*.

(5) *Antherenbildung*, p. 312.

(6) *Befruchtung und Zelltheilung*, p. 36, pl. VII, fig. 72 à 75.

sacs embryonnaires dans le *Rosa livida*. Ses figures et ses observations s'accordent parfaitement avec ma manière de voir et avec la règle du développement des ovules dichlamydés. D'un autre côté, la multiplicité des sacs embryonnaires dans un seul ovule de *Viscum* n'est qu'apparente, parce que chacun de ces sacs embryonnaires appartient à son ovule.

Un autre cas pourrait se présenter, celui où plus d'une des cellules filles verticales de la cellule mère primordiale se transformeraient en sacs embryonnaires; mais cela ne doit pas se présenter, car on conçoit difficilement la fécondation de plusieurs sacs embryonnaires superposés les uns aux autres. Hofmeister a vu que dans le *Taxus* et le *Pinus* il existe généralement deux ou trois sacs embryonnaires superposés, mais dont un seul arrive à son complet développement. M. Strasburger (1) dit que dans le *Ginkgo* le sac embryonnaire procède d'une cellule différente des autres par son contenu, qui se divise en quatre et dont une seule se développe. J'ai vu moi-même des choses analogues dans le *Juniperus Sabina*. Toutes ces observations s'accordent avec ce qui a été dit. L'ovule des Gymnospermes se développe du reste, d'après ce qui m'est connu, tout autrement que celui des Angiospermes. Dans les Cycadées, et d'après mes quelques observations, dans un certain nombre de Conifères (*Chamæcyparis obtusa*, *Thuia occidentalis*), il se forme une grande quantité de cellules mères égales; mais une seule, centrale, devient sac embryonnaire. Tout le sporange ou nucelle se développe d'une autre manière, à peu près comme dans l'*Ophioglossum* (2). La partie libre du nucelle (*Kernwarze*) est composée, dans quelques Gymnospermes, de cellules régulièrement disposées en files radiales et recouvertes ou non d'un épiderme (3).

(1) *Coniferen*, p. 290.

(2) Voyez mes *Cycadées*.

(3) On reconnaît, dans la construction du nucelle, le même enchaînement de types que dans celle du sac pollinique. Dans les Angiospermes, cette partie de l'ovule est une émergence; dans quelques Gymnospermes, de même; dans d'autres, il naît d'un grand nombre de cellules épidermiques: par exemple, *Ephedra* (Strasburger, p. 83).

L'homologie du sac pollinique avec le nucelle est enfin confirmée par certaines transformations tératologiques, telles que le développement de pollen dans l'ovule, dont l'étude minutieuse, surtout au point de vue anatomique, serait du plus haut intérêt (1), ou inversement d'ovules sur la feuille staminale, par exemple dans le *Sempervivum tectorum* (2). D'après ce dernier cas anormal, on serait tenté d'assimiler le sac pollinique à toute une série d'ovules (3); il donnerait également un appui à la supposition déjà citée de M. Celakovsky, qui se représente l'étamine comme composée de deux limbes, un antérieur et un postérieur, unis par leurs faces supérieures.

IV. — En résumé, l'histoire du développement et la tératologie nous ont montré :

1° Que le nucelle est une création nouvelle sur le mamelon ovulaire, qui n'est lui-même qu'un lobe du carpelle.

2° Que le sac pollinique et le nucelle sont identiques quant à leur mode de développement, ce qui est ici une preuve d'une véritable homologie, confirmée du reste par une étude comparée de ces organes dans tout le règne végétal et par une série de cas tératologiques.

3° Que le sac pollinique, ainsi que le sporange, la forme fondamentale commune du sac pollinique et du nucelle, est partout lié à la feuille. Conformément à cette vérité, nous nous sommes assuré, en procédant d'une tout autre manière, que le mamelon ovulaire est en effet de nature foliaire. A ces faits

(1) Voyez Maxwell F. Masters, *On polliniferous Ovules in a Rose* (*Seeman's Journ. of Botany*, 1867, t. V, p. 318). — James Salter, *On a sexual Monstrosity, consisting in the development of polliniferous Ovules in two species of Passiflora* (*Transactions of the Linnean Society*, 1864, t. XXIV, p. 143).

On a observé également la formation d'étamines dans l'ovaire, par exemple : dans le *Bæckia diosmæfolia* (Masters, *Linnean Society's Journal*, vol. IX, p. 334); dans un *Hyacinthus* (Moquin-Tandon, *Élém. térat. végét.*, p. 218); dans le *Primula acaulis* (Schimper, *Flora*, 1829, p. 424). Ce qui est étonnant dans ce dernier cas, c'est que l'étamine est fixée sur la face interne de la paroi ovarienne.

(2) Mohl, *Vermischte Schrift.*, p. 34, pl. 1, fig. 15 à 25. — Engler, *Antherenbildung*.

(3) Braun, *Cycadeen*, p. 351.

se rattachent enfin les résultats auxquels a conduit l'étude des Cycadées (1). Ces végétaux, qui constituent l'échelon inférieur des plantes à fleurs, se rapprochent en beaucoup de points des Fougères; comme celles-ci ont des sporanges toujours attachés aux feuilles, cela sera vrai également pour les Cycadées. On a eu raison de considérer comme de vrais carpelles les feuilles des Cycadées garnies d'ovules nus; les ovules sont des sporanges enfoncés dans la feuille, à peu près comme dans l'*Ophioglossum* (2). Dans le *Cycas*, il n'y a que cela de particulier, que le nucelle est recouvert d'un tégument qui fait défaut à l'*Ophioglosse*. Il n'existe, à mon avis, aucun fait qui soit de nature à faire croire que le sporange des Cycadées est inséré ou enfoncé dans un bourgeon né sur une feuille. Ce qui est vrai pour le *Cycas* doit l'être également pour les Conifères, dont l'ovule est construit de la même manière (3).

Par ces raisonnements nous arrivons enfin à ce résultat déjà énoncé par d'autres observateurs (4), que les organes qui produisent les cellules reproductrices sexuées, spore, pollen, sac embryonnaire, sont partout, dans toutes les plantes vasculaires, des métablastèmes (dans le sens de M. Celakovsky); dans les formes inférieures, ils proviennent uniquement d'une cellule épidermique; pour peu qu'on s'élève à des échelons supérieurs, on les voit formés par plusieurs cellules épidermiques: dans les deux cas ce sont des trichomes; dans les formes les plus élevées ce sont des émergences. Le trichome et l'émergence sont les types inférieur et supérieur du métablastème. J'ai déjà montré ailleurs (5) que le même organe peut être tantôt l'un, tantôt l'autre.

(1) Al. Braun, *Cycadeen*, et mon travail sur le même sujet.

(2) La feuille carpellaire d'un *Cycas* est si semblable à la partie fertile d'une feuille d'*Ophioglossum*, qu'on ne peut pas douter de l'homologie des organes reproducteurs marginaux.

(3) Les Cycadées et les Conifères sont véritablement des Gymnospermes, malgré toutes les raisons qu'oppose M. Strasburger.

(4) Je citerai surtout Cramer, *Bildungsabweichungen*, p. 128; Van Tieghem et Celakovsky.

(5) *Compositen*.

6<sup>e</sup> série, Bot. T. V (Cahier n<sup>o</sup> 4).<sup>3</sup>

De plus nous avons reconnu que ces métablastèmes reproducteurs sont partout fixés sur des phyllomes, et non sur des caulomes.

La nature morphologique est donc ainsi élucidée. Il ne me reste plus qu'à étudier les téguments, mais avant de le faire je m'occuperai encore de quelques questions relatives au nucelle.

V. *Le nucelle est-il terminal ou latéral par rapport au mamelon ovulaire?* — Quelques savants déclarent que le nucelle est terminal, par exemple M. Strasburger (1), qui conclut en ces termes : « Les exemples cités prouvent suffisamment que, dans tous les cas, le sommet du jeune bourgeon ovulaire devient le nucelle. » Il s'appuie surtout sur la disposition des cellules dans le jeune ovule ; il trouve en effet que les files de cellules médianes du funicule se continuent directement dans la pointe du nucelle, même quand l'ovule est anatrophe ou courbé. Le même résultat a été obtenu par plusieurs autres observateurs : Hofmeister, *Orchis* ; M. Magnus (2), *Naias*, *Begonia*, *Bellis*, *Solanum*, *Capsella*, etc. ; M. Barcianu, Onagrariées (3) ; M. Hänlein, Composées ; M. Schenk (4) ; M. Köhne (5), Composées, *Solanum*, *Fuchsia*, *Begonia*, etc. ; M. Kny (6), M. Buchenau (7), M. Eichler (8).

M. Cramer, au contraire, après avoir étudié le développement et la tératologie, dit que le nucelle est latéral au moins dans l'ovule anatrophe. M. Sachs (9) est du même avis, et M. Celakovsky le considère également comme typiquement latéral : « Il est vrai que le nucelle est quelquefois terminal sur » les ovules transformés en feuilles, mais cent fois plus souvent » il est latéral ; ce qui prouve en même temps qu'il est une

(1) *Coniferen*, p. 422.

(2) *Naias*, p. 30, Anm.

(3) Page 117.

(4) D'après Sachs, *Lehrb.*, 4<sup>e</sup> édit., p. 555, Anm. 1.

(5) *Compositen*, p. 65.

(6) *Text zu den Wandtafeln*, p. 55.

(7) *Bot. Zeit.*, 1872, p. 333.

(8) *Congrès international*, 1867, p. 141.

(9) *Lehrb.*, 4<sup>e</sup> édit., p. 555.

» partie morphologiquement différente de la foliole ovulaire (1). »

Cette question me paraît peu essentielle, surtout depuis que M. Celakovsky a montré dans son *Terminale Ausgliederungen* que le même organe peut être terminal ou latéral, selon le volume qu'il possède dès sa naissance et l'époque à laquelle il apparaît (2). Elle a pourtant joué un grand rôle dans l'interprétation morphologique de l'ovule, et M. Strasburger, croyant avoir démontré que le nucelle est terminal par rapport au mamelon ovulaire, et que le sac embryonnaire « est la cellule supérieure du plérôme » (de la file de cellules internes), ajoute que « les idées de M. Cramer perdent ainsi leur base organogénésique. »

En partant de ce fait que le sac embryonnaire est situé dans la ligne médiane du mamelon ovulaire, parce que c'est là qu'on trouve l'élongation la plus intense des cellules et d'une manière générale le centre du développement, je trouve ce qui suit :

Le sac embryonnaire est situé exactement sur la ligne médiane du mamelon ovulaire, et le nucelle est terminal dans les ovules orthotropes de *Rheum*, *Peperomia* (pl. 8, fig. 5 a, 6, 9), *Helianthemum* (pl. 10, fig. 10, 11), *Arum*, etc. A cette même catégorie appartient une série d'ovules anatropes, probablement ceux des *Orchis* et *Monotropa* (3). Mais sans doute dans le plus grand nombre des ovules anatropes le sac embryonnaire n'est pas rigoureusement médian, mais un peu latéral. Ceci se voit le plus nettement dans les ovules très-simples ne possédant qu'un petit nombre de files cellulaires internes et dans les ovules monochlamydés : *Gesneria* (pl. 10, fig. 21, 22) ; *Begonia* (pl. 9, fig. 7, 8), où le sac embryonnaire appartient évidemment à la face convexe de l'ovule ; *Senecio* (pl. 12, fig. 4), où le sac embryonnaire est la cellule terminale de l'une des quatre files qui apparaissent ordinairement sur la coupe longi-

(1) *Bot. Zeit.*, 1877, p. 146, 147.

(2) *Das Gesetz der zeitlich-räumlichen Umkehrung*. Comparez *Term. Ausgl.*, p. 27.

(3) D'après les recherches de MM. Hofmeister, Strasburger, Sachs (*Lehrb.*, 4<sup>e</sup> édit., p. 554, fig. 397, trad. franç., p. 652, fig. 307).

tudinale; *Aristolochia* (pl. 8, fig. 11); *Ribes* (pl. 7, fig. 9, 10), et beaucoup d'autres, comme *Epilobium*, *Primula*, *Pisum*, *Iris*, etc.

Le sac embryonnaire est encore plus latéral dans le *Syringa* (pl. 13, fig. 15, 17), *Verbascum* (pl. 13, fig. 1, 2), *Delphinium*, *Rhododendron*, les Cucurbitacées (1), etc.

Il arrive ordinairement, dans ce cas, que le tégument interne ou unique naît sur le sommet du mamelon ovulaire, comme on le voit dans le *Syringa* (pl. 13, fig. 17), ou dans le *Verbascum* (pl. 13, fig. 1, 2).

D'une manière générale il faut pourtant considérer le nucelle comme terminal, par rapport au mamelon ovulaire, même si son centre, le sac embryonnaire, n'est pas situé exactement dans la ligne médiane. D'un autre côté, les cas tératologiques le montrent presque toujours latéral sur la face supérieure de la foliole ovulaire et semblent indiquer les vrais rapports entre ces deux organes, ou tout au moins leurs rapports primitifs.

VI. *Divisions dans l'épiderme du nucelle.* — M. Strasburger a déjà vu des divisions tangentielles dans l'épiderme du nucelle de *Delphinium* (2) et des Primulacées (3); mais pour cette dernière famille il me reste un doute, car je n'ai pas pu les voir, et ces divisions sont en général très-rares dans les monochlamydés. Dans le *Symphytum* j'en ai trouvé un très-petit nombre (pl. 13, fig. 20). Chez les dichlamydés à nucelle beaucoup plus grand, elles sont au contraire très-fréquentes; on les trouve en quantité variable d'une plante à l'autre. La division ne s'étend que sur un petit nombre de cellules situées au sommet du nucelle et se borne à 2 ou 3 cloisons nouvelles dans l'*Aristolochia* (pl. 8, fig. 19, 20, 21), *Ribes* (pl. 7, fig. 14), *Sparmannia* (pl. 10, fig. 26); *Blitum*, *Skimmia*, *Saxifraga*, *Rheum*, *Anemone*, *Aponogeton*, *Centradenia*, etc. Dans d'autres plantes, elle s'étend à la fois sur toutes les cellules épidermiques du nucelle, et les divisions sont tellement nombreuses, du moins au sommet,

(1) D'après les figures de M. Reuther (*Bot. Zeit.*, 1876, pl. vi, fig. 39 à 41).

(2) *Coniferen*, p. 416.

(3) *Loc. cit.*, p. 420.

qu'il en résulte des files d'un grand nombre de cellules régulièrement superposées.

De cette manière il se forme souvent une coiffe assez puissante d'origine épidermique qui recouvre le nucelle depuis le sommet jusqu'à la base : *Geum urbanum* (pl. 10, fig. 25), *Iris Pseudoacorus*, *Agrostemma* (pl. 7, fig. 23), où la coiffe dépasse en volume le reste du nucelle ; les divisions s'y succèdent en général dans l'ordre centrifuge.

Je ne connais rien dans les anthères qui puisse se comparer à ce phénomène. Dans son nouvel ouvrage (1), M. Strasburger cite des divisions dans l'épiderme du nucelle, qui donnent naissance à des embryons (fait étonnant) dans des plantes polyembryonnées, comme le *Cœlebogyne* (2).

(1) *Ueber Befruchtung und Zelltheilung.*

(2) J'ai observé dans quelques plantes des divisions tangentielles de l'épiderme interne de la paroi ovarienne ; je saisis cette occasion pour les indiquer, car les divisions tangentielles de l'épiderme sont encore peu connues. Dans le *Skimmia*, j'ai trouvé jusqu'à trois assises produites par des divisions tangentielles et radiales de l'épiderme qui s'étendent jusque sur le raphé. Dans le *Correa*, il en existe également, et M. Famintzine, *Beitrag zur Keimblattlehre im Pflanzenreiche* (*Mém. de l'Acad. impér. de Saint-Petersbourg*, t. XXII, 1875), les cite comme fréquentes dans un grand nombre de Légumineuses, où elles donneraient naissance à la couche dure. M. Pfitzer (*Pringsh. Jahrb.*, VIII) a réuni les cas connus d'épiderme divisé ; je peux y ajouter l'épiderme de plusieurs Acanthacées, de la face supérieure de la feuille de l'*Empetrum nigrum*, du *Vochysia oppugnata*, d'un *Vellozia* (voy. Warming, dans *Botaniska Notiser*, publiées par Nordstedt, Lund, 1876, p. 191, 192).

M. Famintzine dit (*loc. cit.*) que plusieurs tissus que M. Pfitzer a comptés parmi les vrais hypodermes dépendent de l'épiderme. J'ai, du reste, fait comprendre combien il est difficile de distinguer les divisions épidermiques n'ayant pour but qu'une espèce de multiplication de ce tissu, d'autres divisions qui sont le point de départ d'un nouvel organe.

Les cellules épidermiques de la face interne de la paroi ovarienne sont souvent rangées en groupes qui ne renferment que des cellules parallèles entre elles.

Évidemment toutes les cellules d'un même groupe descendent d'une seule et même cellule épidermique, par exemple dans le *Ribes* (pl. 7, fig. 12), l'*Odonites rubra*, etc.

D'autres fois, comme par exemple dans l'*Adoxa*, des cellules analogues sont plus nettement distribuées en files longitudinales.

Dans le *Gesneria*, j'ai remarqué des divisions épidermiques à la face interne du funicule.

## CHAPITRE III.

## LES TÉGUMENTS.

I. *Histogenèse et structure des téguments.* — Les travaux de MM. Schmitz, Barcianu, Strasburger, Drude (1), Reuther, Kny (2) et les miens ont déjà posé quelques jalons de l'histoire des téguments. On sait que dans quelques cas ils procèdent uniquement de l'épiderme; dans d'autres, en même temps de l'épiderme et des tissus sous-jacents; dans une troisième série enfin, principalement ou exclusivement des tissus sous-jacents.

Que le tégument soit externe, qu'il soit interne ou unique, sa provenance est essentiellement la même. Le tégument interne, là où il y en a deux, naît principalement du dermatogène seul; cette règle s'applique aussi au tégument unique de l'ovule monochlamydé. Quant à la primine des ovules dichlamydés, c'est le dermatogène avec participation du tissu sous-épidermique qui lui donne naissance.

Voici de quelle manière l'épiderme produit un tégument : Certaines cellules du dermatogène, rangées suivant une zone annulaire sur le mamelon ovulaire, commencent par s'allonger dans le sens radial (*Viola*, pl. 10, fig. 15 et 17). Comme les cellules épidermiques sont disposées en files longitudinales sur le mamelon ovulaire (fig. 17), ce même arrangement doit se retrouver dans la structure du tégument; lorsque les cellules épidermiques s'allongent sur une zone plus large, le tégument sera plus épais et comptera, dès le début, plusieurs assises de cellules : on trouvera, sur la coupe longitudinale, de chaque côté, plusieurs cellules alignées en files. Dans la suite cette structure persiste, et l'on trouve le tégument composé d'autant de parties longitudinales juxtaposées qu'il y avait au commencement de files de cellules initiales; cependant les bipartitions de ces assises peuvent se présenter comme on le voit dans le *Viola* (pl. 10, fig. 18, surface d'un tégument); plus tard la structure

(1) Kny, *Wandtafeln*.

du tégument devient plus irrégulière. Quand on fait une coupe transversale du tégument (pl. 13, fig. 4), on retrouve encore les cellules ou des ensembles de cellules disposées en files radiales; il n'est pourtant pas rare de rencontrer une structure irrégulière (pl. 8, fig. 14).

Sur la coupe longitudinale du jeune ovule de *Viola* (pl. 10, fig. 15), on voit de chaque côté plusieurs cellules épidermiques qui se sont allongées; j'ignore si toutes ces cellules proviennent d'une seule divisée longitudinalement, j'ai cependant trouvé des exemples de cette nature (*Begonia*, pl. 9, fig. 8, la cellule en *ii*, et pl. 8, fig. 5 *a*, où la cellule plus grande à gauche, en *is*, donnera naissance au tégument) (1); les divisions longitudinales se produisent aussitôt.

Ainsi lorsqu'une zone de cellules épidermiques s'est allongée radialement, il s'y opère d'autres divisions cellulaires: tantôt on découvre des parois tangentielles, tantôt des parois obliques; après celles-là, d'autres tangentielles, radiales ou obliques, sans qu'il soit possible de fixer une règle (2).

Mes planches fournissent un grand nombre d'exemples de ces divers cloisonnements. Chez le *Viola*, par exemple (pl. 10, fig. 15), il s'est formé dans le tégument, à droite, d'abord une cloison tangentielle, ensuite la cellule fille externe s'est divisée par une cloison radiale; à gauche, on remarque dans une cellule une cloison oblique, dans une autre une cloison tangentielle; dans la figure 16, on ne voit que des cloisons tangentielles et une oblique. Le lecteur comprendra facilement sans explication une foule d'autres figures (pl. 7, fig. 9, 10, 16, 17; pl. 8, fig. 6, 11, 15; pl. 9, fig. 11, 12, 14; pl. 12, fig. 5, 6, 7, 16, 22, 27, etc.).

Les téguments internes des dichlamydés, procédant uniquement de l'épiderme, ne consistent généralement qu'en deux assises de cellules (*Passiflora*, pl. 7, fig. 18; *Convallaria*, pl. 11,

(1) M. Strasburger dit des Orchidées que les téguments vus sur la coupe longitudinale commencent par une seule cellule de dermatogène.

(2) Les divisions radiales-perpendiculaires sont rares et ne se présentent que lorsque le tégument doit s'accroître fortement en épaisseur.

fig. 14, 15; pl. 8, fig. 7, 9; *Begonia*, pl. 9, fig. 10). Quand on observe le bord de ces téguments sur une coupe longitudinale, on trouve souvent une cellule située si exactement au milieu de l'arête, qu'elle ressemble tout à fait à une cellule apicale bifaciale se divisant par des cloisons inclinées alternativement en dedans et en dehors (pl. 7, fig. 18 à gauche; pl. 8, fig. 7, à gauche; pl. 9, fig. 10; pl. 10, fig. 5, 6, 7; pl. 11, fig. 15 *a*). Malgré cette apparence, il ne peut être question d'un tel mode d'accroissement. On trouve des ovules où le tégument se comporte différemment à droite et à gauche de la même coupe : dans la fig. 7, pl. 8 (*Peperomia*), le côté gauche offre une cellule marginale très-nette, le côté droit une autre moins nette; il en est de même dans la figure 10, planche 9. Dans d'autres ovules, les deux subdivisions longitudinales du tégument diffèrent entre elles : par exemple, planche 10, fig. 5 et 6 (*Papaver*). Dans la figure 6, on ne voit absolument pas de cellule marginale sur le tégument interne; sur le tégument externe, comme dans la figure 5 *ii* et plus encore dans la figure 7, il paraît y en avoir une. Les deux figures 15 *a* et *b* sont également prises sur le même tégument. Les deux assises du tégument se comportent, comme je l'ai décrit en détail dans « *Die Blüthe der Compositen* », de la même façon que les files de cellules indépendantes dont se composent les corpuscules de l'aigrette; tantôt elles restent de force égale, tantôt l'une devient plus forte que l'autre et sa cellule terminale passe par-dessus sa voisine ou ses voisines et occupe une position plus ou moins terminale. L'accroissement se fait comme celui de l'aigrette des Composées, surtout au sommet; il est ici marginal, par division successive des cellules terminales appartenant à des files verticales indépendantes : c'est pour cette raison que les parois transversales de deux files collatérales alternent avec une régularité remarquable (voy. fig. 18, pl. 7, *Passiflora*, le tégument interne, ou fig. 1, pl. 7).

Une autre preuve de l'absence totale d'une véritable cellule marginale monarchique, comme elle existe dans les Cryptogames, nous est fournie par le tégument assez puissant, d'ori-

gine épidermique, qu'on rencontre par exemple dans un grand nombre d'ovules monochlamydés. Dans la fig. 19, pl. 7 (*Symphytum*), on reconnaît nettement de chaque côté que le tégument se compose d'un grand nombre de files de cellules indépendantes; dans la figure 20, qui représente le même ovule à un âge plus avancé, on distingue encore ces files malgré la multitude de divisions en éventail qui se sont opérées. La même observation s'applique à la figure 15, pl. 7 (*Syringa*), et fig. 9 (*Primula*), etc. (1).

Dans les téguments de provenance sous-épidermique, l'épiderme prend part à l'accroissement de la manière que je viens de décrire. Quant aux divisions sous-épidermiques, elles sont presque toujours tangentiellles ou obliques, plus rarement radiales; il s'en est produit évidemment dans le *Ficus* (pl. 9, fig. 6) et sous le tégument externe de l'*Aristolochia* (pl. 8, fig. 15, 16).

Ordinairement la courbure de l'ovule anatrope entraîne la division de quelques cellules sous-épidermiques, même au-dessous du tégument interne purement épidermique. Ces divisions n'appartiennent pas au tégument même, car la limite inférieure de l'épiderme se poursuit sans altération sous le tégument : pl. 9, fig. 8 (*Begonia*); pl. 13, fig. 1 et 2 (*Verbascum*); pl. 12, fig. 5, 6, 7 (*Senecio*); pl. 10, fig. 14 et 15 (*Viola*), etc. La courbure est due à un accroissement et un cloisonnement plus fort dans les régions dorsales que dans la partie ventrale de l'ovule; quelquefois (*Begonia*, pl. 9, fig. 8, 9; *Centradenia*, fig. 14) les cellules épidermiques sont plus grandes sur le dos que sur la partie ventrale. Il est difficile de tracer une limite nette entre les divisions qui sont la cause de l'inflexion du funicule et celles qui appartiennent au tégument d'origine sous-épidermique.

Il peut arriver aussi, dans le tégument purement épidermique, que les divisions radiales et tangentiellles engendrent

(1) Qu'il me soit permis d'exprimer, à cette occasion, un doute sur l'accroissement de la gaine d'*Equisetum* par une cellule marginale bifaciale-cunéiforme.

au milieu un ensemble de cellules qui prend l'apparence d'un tissu originellement sous-épidermique.

Les téguments purement épidermiques sont rares; on les trouve dans les *Orchis*, le *Monotropa* (d'après M. Strasburger), *Begonia*, *Peperomia* (pl. 8, fig. 7, 8), *Centradenia floribunda*, *Primula chinensis*, *Lysimachia verticillata* (Strasburger), etc. (1). Parmi les téguments composés en grande partie par l'épiderme, on doit compter ceux des ovules monochlamydés, malgré leur épaisseur (*Symphytum*, *Lamium album*, *Senecio*, *Verbascum*, *Odontites*, *Syringa*, *Lonicera*, *Menyanthes*, *Jasione*, *Lobelia*, *Eccremocarpus*, *Gesneria*, *Primula*, tous plus ou moins complètement étudiés), et les téguments internes des ovules dichlamydés. J'ai examiné : *Drosera*, *Helianthemum*, *Malva*, *Reseda*, *Epilobium*, *Cuphea*, *Oxalis*, *Papaver*, *Brassica*, *Aurinia*, *Gunnera*, *Rheum*, *Sedum*, *Sparmannia*, *Steriphoma*, *Thomasia*, *Viola*, *Aristolochia*, *Æsculus*, *Blitum*, *Agrostemma*, *Convallaria*, *Iris*, *Alisma*, etc.

Les téguments, en plus grande partie de provenance sous-épidermique, se trouvent dans le *Juglans* (pl. 7, fig. 14 où la structure interne est esquissée), le *Gunnera*, *Aucuba*, *Delphinium Staphisagria*. Le tégument externe du *Tropæolum* est dans le même cas au début; plus tard il s'y joint un grand nombre de divisions épidermiques (pl. 10, fig. 8 et 9).

Je ne puis m'arrêter aux transformations que subissent les téguments après la fécondation, quant à leur puissance et à la nature de leurs cellules; je veux seulement mentionner une modification qui se présente souvent, surtout dans le tégument interne des ovules dichlamydés, avant la fécondation, et qui consiste dans l'épaississement du bord de ce tégument par des divisions tangentielles qui ont pour résultat le rétrécissement du micropyle (exemple, *Peperomia*, pl. 8, fig. 9; *Senecio*, pl. 12, fig. 10); *Arum*, *Geranium*, *Helianthemum*, etc.).

Le nombre primitif des assises peut également augmenter beaucoup avant la fécondation, par exemple dans l'*Oxalis cer-*

(1) Je ne connais pas de tégument composé d'une seule assise de cellules, comme Hofmeister l'avait indiqué autrefois pour l'*Orchis*.

*nua*, *Viola tricolor*, etc. Dans le *Brassica campestris*, le tégument interne devient très-épais par la division de l'assise interne primitive.

Dans les ovules monochlamydés, les cellules de l'assise interne du tégument tournées vers le nucelle s'allongent radialement et se cloisonnent par des parois horizontales; il se constitue de cette manière une espèce de « couche de revêtement » en contact immédiat avec le nucelle, ou, après son déplacement par le sac embryonnaire, avec ce dernier. Cette couche de revêtement n'est naturellement pas comparable à celle des sporanges et des anthères. Elle est figurée, planche 12, figure 10, en coupe longitudinale (*Senecio*), au commencement de sa différenciation, et figure 11 et 12, plus développée et immédiatement contiguë aux cellules mères du sac embryonnaire; la figure 13, planche 12, la représente vue de devant et à l'intérieur.

J'ai constaté la présence de cette couche dans les plantes suivantes : Gamopétales : *Senecio*, *Lamium*, *Leucopogon*, *Jasione* (pl. 12, fig. 15), *Eccremocarpus*, *Limnanthemum*, *Lobelia*, *Lonicera*, *Verbascum*, Gesnériacées, *Lysimachia*, *Primula*, *Lyonia*. M. Strasburger la figure dans le *Scabiosa* (1), Hofmeister la représente aussi (2). — Dialypétales : *Cajophora*, *Escallonia*, d'après Hofmeister dans *Bartonia* (3).

Je la considère comme un caractère exclusif des monochlamydés, car elle fait toujours défaut aux dichlamydés.

Avant la fécondation on ne trouve généralement dans l'ovule que le seul faisceau qui traverse le funicule (4). Dans le *Limnanthemum* j'ai vu ce faisceau se continuer dans le tégument qu'il parcourait presque jusqu'à son extrémité (pl. 12, fig. 15). Dans l'*Acicarpha spathulata* il se divise en deux. Dans le *San-*

(1) *Befruchtung und Zelltheilung*, pl. ix, fig. 3 à 5.

(2) *Entstehung des Embryo*, 1849, pl. v, fig. 10.

(3) *Loc. cit.*, pl. ii, fig. 36.

(4) Je laisse en dehors de ces considérations les Cycadées, Conifères et Gnétacées. Consultez, pour ces plantes, M. Strasburger, M. Van Tieghem et mes propres recherches.

*seiviera zeylanica* on trouve des ovules apotropes anatrope, un dans chaque loge; le raphé renferme deux faisceaux.

Pour les ramifications des faisceaux dans la graine, voyez les recherches de MM. Van Tieghem et Le Monnier (1), et de Hofmeister (2).

II. *Existe-t-il des ovules dont le nucelle n'est pas recouvert d'un tégument?* — A différentes époques on a décrit comme privés de téguments un certain nombre d'ovules, comme ceux d'*Hippuris*, de *Myriophyllum*, de *Coffea* (Schacht), de *Dipsacus* et d'*Asclepias* (Saint-Hilaire), de *Callitriche* (Hegelmayer), des Rubiacées, Dipsacées, Cuscutées, Asclépiadées (Schleiden), des Acanthacées (Planchon), de quelques Amaryllidées (Prillieux, Cramer, Braun, etc.), et avant tout ceux des Santalacées, des Loranthacées, des Balanophorées et des plantes voisines. Les familles citées en premier lieu appartiennent toutes au type monochlamydé, et l'on comprend facilement qu'un très-fin canal micropylaire conduisant au sac embryonnaire, ayant déplacé le nucelle, ait échappé à l'attention des observateurs. Quant aux Santalacées et aux Balanophorées, ce sont les seules plantes qui manquent peut-être de téguments; cependant je m'attends à ce que des recherches minutieuses finissent par en découvrir un rudimentaire. J'ai étudié à ce point de vue le *Thesium ebracteatum* (pl. 11, fig. 1 à 6). Après la formation de la columelle (voy. p. 193), il se développe à son sommet trois ovules opposés aux carpelles: d'abord la columelle produit aux trois côtés un petit mamelon dont plusieurs cellules ne tardent pas à s'allonger fortement dans le sens longitudinal (fig. 3); ces cellules indiquent la ligne médiane du futur ovule; au-dessus de celles du milieu, l'épiderme se distingue par son contenu granuleux, et l'une des cellules allongées sous-épidermiques devient la cellule mère du sac embryonnaire.

De très-bonne heure les cellules épidermiques circonvoisines

(1) *Ann. des sc. nat.*, 5<sup>e</sup> sér., 1872, t. XVI.

(2) *Pringsh. Jahrb.*, I, p. 98.

des cellules à contenu granuleux se divisent tangentiellement (fig. 3, 4), et il se développe ainsi une assez forte couche de cellules de provenance épidermique (fig. 5) qu'on doit considérer comme un tégument. On pourrait prendre ces divisions pour une formation de coiffe épidermique que nous avons étudiée ailleurs, parce qu'elles prennent leur origine non pas au-dessous des cellules mères du sac embryonnaire, mais sur le nucelle lui-même ; cependant il ne faut pas oublier que la coiffe commence généralement à se former précisément au sommet du nucelle, où elle présente sa plus forte épaisseur, tandis que dans le cas présent, qui serait absolument isolé, le centre reste exempt de divisions épidermiques. Je préfère considérer ce nouveau tissu comme un tégument rudimentaire, et alors il faudra bien admettre que le sporange fortement réduit est (comme dans les Gymnospermes) enfoncé dans le tissu de la foliole ovulaire, en supposant toutefois que ce tégument soit l'homologue de celui des Angiospermes. Du reste j'ai dû me borner à une étude imparfaite de l'ovule de *Thesium*, et je désirerais vivement qu'elle fût reprise.

Même si l'on parvenait à démontrer que cet ovule ou un autre est dépourvu de tégument, je n'y verrais aucune raison pour abandonner ma théorie du mamelon ovulaire et du nucelle ; le nucelle resterait simplement sans tégument comme les sores d'un *Polypodium* ou d'un *Osmunda* sans indusium.

III. *Où et quand se développent les téguments ? Formation de lobes.* — Il n'est pas douteux que les téguments se développent sur le mamelon ovulaire quand on excepte les cas, comme le *Thesium* et les Conifères où le nucelle semble leur donner naissance lui-même (1). Les antholyses qu'on a observées jusqu'à présent font sortir les téguments du funicule.

(1) D'après M. Strasburger (*Coniferen*, p. 77), l'enveloppe interne dans l'*Ephedra* est mince, privée de faisceaux, et se trouve fixée sur le nucelle. Je reconnais dans cette dernière circonstance un signe de l'homologie de cette enveloppe avec le tégument des Conifères et des Cycadées ; elle n'est pas, comme le veut M. Strasburger, une enveloppe supplémentaire, tandis que l'externe serait le vrai tégument. J'interprète de la même manière le tégument de *Welwitschia*, qui est de plus bilobé.

Cependant je dois faire observer qu'il est des cas où la base du tissu sous-épidermique qui donne naissance au nucelle est située un peu plus bas que la ligne d'insertion des téguments et qu'on trouvera sans doute des passages insensibles aux cas extrêmes, comme le *Thesium* et les Gymnospermes.

Il faut maintenant se demander lequel se forme d'abord, le tégument ou le nucelle. Cela varie d'une plante à l'autre, peut-être d'un individu à l'autre appartenant à la même espèce. Quand les cellules sous-épidermiques s'allongent pour former le nucelle, avant qu'on puisse découvrir aucune trace des téguments, je crois pouvoir dire que le nucelle est antérieur aux téguments : par exemple le *Ribes* (pl. 7, fig. 8), l'*Helianthemum* (pl. 10, fig. 10 et 12, quoiqu'elles représentent un état plus avancé), *Symphytum*, *Aurinia saxatilis*, *Brassica campestris*, *Convallaria*, *Iris*, *Senecio*, *Lobelia*, *Verbascum*, *Viola*, *Pouzolzia*, *Malva*, *Reseda*, etc.

Ces deux parties commencent à s'ébaucher en même temps dans le *Sedum*, *Jasione*, *Epilobium*, *Gesneria*, *Helleborus*, *Gunnera*, *Delphinium Staphisagria*, *Ficaria*, *Primula*, etc. Il peut arriver aussi que le tégument est visible avant que le nucelle ait commencé à se former, par exemple *Cuphea* (pl. 9, fig. 11), mais dans tous les cas la différence est très-faible.

J'ai souvent remarqué que les conditions qui entourent l'ovule dans l'ovaire exercent sur son développement une influence manifeste. C'est ce qui arrive quand l'ovule rencontre la paroi ovarienne, comme le montrent les figures 26 à 28, pl. 12 (*Rhododendron*). Les trois ovules, de même âge, sont de forme variée : dans la figure 28, le nucelle est formé, mais particulièrement allongé et recourbé, parce qu'il touche à la paroi ovarienne *cp* ; pour cette même raison, les cellules épidermiques dorsales se sont aplaties et l'on ne trouve pas encore de tégument, tandis qu'il existe déjà dans l'ovule de même âge représenté fig. 27. Dans d'autres ovules, le nucelle, arrêté par la paroi ovarienne, s'est recourbé en S.

La plupart des téguments naissent unilatéraux ; prenant leur origine sur la face dorsale de l'ovule, ils s'étendent de proche

en proche et embrassent le funicule en forme de fer à cheval : tantôt l'anneau se ferme ; tantôt au contraire, dans l'ovule anatrophe, le tégument, imparfaitement annulaire, est complété par le funicule. Dans quelques cas, surtout dans l'ovule hémianatrophe, on observe une combinaison des deux dispositions. Le tégument des ovules monochlamydés et l'externe des dichlamydés est, presque sans exception, unilatéral dans l'origine, quand l'ovule est anatrophe ; ordinairement ils persistent dans cet état, ouverts du côté du funicule (1). Quant au tégument interne des ovules anatropes, parfaitement annulaire, il n'est pas rare qu'il ait une origine unilatérale, mais souvent aussi il est annulaire dès le début. Il est originairement unilatéral, par exemple, dans l'*Ænothera biennis* (2), *Primula chinensis*, *Lysimachia verticillata* (3), *Orchis* (4), *Ribes* (encore visible pl. 7, fig. 9), *Begonia* (pl. 9, fig. 8), *Cuphea* (pl. 9, fig. 11, 12), *Peperomia* (pl. 8, fig. 5 a), *Aristolochia* (pl. 8, fig. 11), *Viola* (pl. 10, fig. 14), *Mahernia* (pl. 10, fig. 20, 21), *Blitum* (pl. 11, fig. 10, 11), *Agrostemma Githago*, *Aurinia saxatilis*, *Centradenia*, *Drosera*, *Ficus Carica*, *Epilobium*, *Oxalis*, *Sedum*, *Iris*, etc.

La raison pour laquelle le tégument commence si souvent à se développer sur le dos de l'ovule me paraît être de nature purement mécanique ; il y a là plus de place pour un nouvel organe que de l'autre côté. Les ovules de *Viola* (pl. 10, fig. 14 et 15) semblent l'indiquer ; faute d'espace, l'ovule fig. 14 s'est plus fortement courbé que l'ovule de même âge fig. 15. Dans la figure 14, le tégument interne n'existe pas encore à la face ventrale ; de plus, dans la figure 14, la distance qui sépare les deux téguments est bien plus considérable que dans la figure 15.

Les bords des téguments s'accroissent uniformément ; ce n'est que très-rarement qu'on y observe une division en lobes (5). Parmi les Angiospermes, citons le *Symplocarpus*

(1) Voy. Pringsheim, *Bot. Zeit.*, 1851, p. 115.

(2) Kny, *Wandtafeln*, II, p. 54, pl. XIX.

(3) Strasburger, *Conif.*, p. 420.

(4) Hofmeister, Sachs et moi.

(5) Les trois, quatre ou plusieurs lobes qui entourent le micropyle des Cycadées (Warming, *Cycadeen*, résumé, p. 2, pl. III, fig. 29, et pl. IV, fig. 5-7)

*fœtida*, où le bord du tégument interne est divisé en quatre lobes triangulaires connivents (1); le *Lagarosiphon Schweinfurthii*, qui possède « un exostome divisé en 4 ou 5 dents inégales, tantôt aiguës triangulaires, tantôt obtuses. Cette disposition m'a rappelé vivement le bord du tégument unique dans certaines Conifères, aussi irrégulier, lobé, denté, apparence qui a contribué à faire croire à quelques botanistes modernes que le tégument unique des Conifères est un ovaire composé de plusieurs carpelles (2) ».

D'après M. Caspary, les téguments du *Berteroa incana*, *Thlaspi*, etc., seraient quelquefois lobés. J'ai observé le même fait dans le *Choisya ternata*, *Helianthemum* (ovules orthotropes, pl. 10, fig. 13), *Polygala comosa* (2 grands lobes latéraux, comme Payer les décrit dans le *Polygala speciosa* et *Tremandra*) (3), *Cuphea platycentra*, où le tégument interne est prolongé en plusieurs processus obtus; certainement, partout ces lobes sont le produit d'un accroissement secondaire. J'en ai trouvé de très-grands dans le *Juglans regia* (pl. 13, fig. 11 à 13). Je n'ai pas eu, jusqu'à présent, l'occasion d'étudier exactement le développement de l'ovule de cette plante, et je ne puis décider si les lobes du tégument volumineux issu presque entièrement du tissu sous-épidermique ne procèdent pas de points primordiaux isolés; ils sont généralement au nombre de 2 ou de 4, dont les deux plus grands correspondent aux arêtes de l'ovule un peu comprimé.

IV. *Ordre de formation des téguments.* — On admet comme un fait acquis que les téguments, quand ils sont au nombre de deux, se succèdent dans l'ordre basipète. Les fleurs femelles de l'inflorescence femelle du *Gnetum* font exception; leurs téguments

peuvent être comparés à ceux des Angiospermes et à ceux que l'on rencontre ailleurs parmi les Gymnospermes. Voyez, à ce sujet, Caspary, *De Abietinarum floris feminei structura*; Strasburger, *Coniferen*. Le tégument unique du *Welwitschia* qui, d'après cet auteur, ne serait pas l'homologue de celui des Conifères, présente également deux lobes.

(1) Hofmeister, *Embryobildung*, t. II, p. 661, pl. VIII, fig. 6.

(2) Caspary, *Bot. Zeit.*, 1870, p. 89.

(3) *Organogénie*, pl. 31 et 29.

ments se succèdent de bas en haut (1). Les deux téguments sont presque de même âge, ou « l'interne se montre très-peu avant l'autre », dans l'*Aconitum*, d'après M. Strasburger (2), et peut-être dans les Primulacées (3), où « l'externe semble précéder l'interne ». Le tégument externe est tout au moins contemporain de l'autre, s'il ne le devance pas un peu, dans le *Benincasa*, d'après M. Reuther (4); j'ai reconnu moi-même une succession franchement acropète dans l'*Euphorbia* (5).

Depuis, j'ai examiné un grand nombre d'ovules, la règle s'est partout confirmée; je n'ai trouvé que les exceptions suivantes : *Cuphea*: la comparaison des figures 11 et 12, pl. 9, permet de conclure que le tégument externe peut se montrer avant l'interne. *Mahernia glabrata* (pl. 10, fig. 19 à 21); l'externe se montre, au moins quelquefois, avant l'interne. *Helianthemum* (pl. 10, fig. 12): l'ordre d'apparition est moins net, mais les dimensions du tégument externe sur le très-jeune ovule semblent l'indiquer chez le *Reseda luteola*; quelquefois l'externe précède très-nettement l'interne. J'ignore si ce fait est constant. Il en est de même pour le *Centradenia floribunda* (pl. 9, fig. 14), et peut-être pour le *Pisum sativum*.

Il n'y a donc à la règle ordinaire qu'un très-petit nombre d'exceptions, et alors même que le tégument externe apparaît d'abord, il ne précède l'autre que d'un temps très-court.

Très-rarement on trouve le nucelle recouvert de trois téguments; on ne sait même pas si l'un d'eux ne doit pas être considéré comme un arille. La troisième enveloppe d'*Asphodelus luteus* et *creticus* me semble se rapprocher le plus d'un vrai tégument; cependant je crois devoir le considérer comme un arille. Ce cas a été décrit par Brongniart et Hofmeister. En 1849, ce dernier écrivit (6): « Ce serait pour moi le seul exemple

(1) *Strasburger Coniferen*, p. 112.

(2) *Loc. cit.*, p. 417.

(3) *Loc. cit.*, p. 420.

(4) *Bot. Zeit.*, 1876, col. 417.

(5) *Ramification*, 1872, p. xxxv, pl. x, fig. 17, 18, 19.

(6) *Entstehung des Embryo*.

6<sup>e</sup> série, Bot. T. V (Cahier n<sup>o</sup> 4).<sup>4</sup>

connu de trois téguments. » En 1861 (1), il est tenté de considérer le troisième tégument comme un arille. Peut-on réellement tracer une limite morphologique nette entre un arille et un tégument (2)? D'après Braun (3), il pourrait exister anormalement une production indéfinie de téguments se succédant dans un ordre acropète. M. Schimper dit avoir vu un troisième tégument dans le *Nigella* et le *Réseda lutea*.

En général, le tégument externe s'insère immédiatement au-dessous de l'interne: par exemple pl. 8, fig. 15, 16; pl. 10, fig. 5 à 7, etc.. Plus rarement ils sont séparés, dès l'origine, par une bande de cellules immuables entre les deux zones initiales: par exemple *Cuphea* (pl. 9, fig. 12), *Passiflora* (pl. 7, fig. 17).

Ces différences ne sont pas essentielles, car les ovules peuvent se comporter différemment à cet égard dans des plantes appartenant à la même espèce, comme je l'ai montré plus haut pour le *Viola* (pl. 10, fig. 14, 15).

Inversement, les deux téguments peuvent être tellement rapprochés, qu'ils s'accroissent simultanément comme un seul organe, ainsi qu'on le voit déjà dans le *Viola* (pl. 10, fig. 15), mais plus nettement dans d'autres ovules, tels que ceux du *Ficus* (pl. 9, fig. 6), *Convallaria*, *Orchis* (4), dont se rapproche en plusieurs points le *Begonia* (pl. 9, fig. 8, 9). Cette disposition est surtout visible dans le *Tropæolum* (pl. 10, fig. 8, 9); le tégument interne, assez épais, d'origine principalement épidermique, et l'externe, issu surtout du tissu sous-épidermique, s'élèvent en même temps, et plus tard on ne croit voir qu'un seul tégument profondément fendu sur son bord (fig. 9). M. Strasburger a étudié le développement du tégument dans le *Delphinium* (5):

(1) *Beiträge zur Embryobildung, Monocotyl.*, p. 662.

(2) Les arilles paraissent presque toujours destinés à attirer l'attention des oiseaux sur les graines; c'est pour cela qu'ils sont charnus et colorés comme les fruits succulents. Les graines arillées restent ordinairement longtemps enfermées dans la capsule déjà ouverte; quelquefois celle-ci est elle-même colorée, comme dans *Evonymus* et *Myristica*.

(3) *Polyembryonie*, p. 192.

(4) Voy. Sachs *Lehrb.*

(5) *Conifer.*, p. 415 et suiv.

il est d'origine sous-épidermique et s'élève d'abord comme une unité ; plus tard on trouve une fente au sommet, et finalement on reconnaît les bords de deux téguments ; dans sa partie dorsale le tégument est épais de 7 ou 8 assises de cellules. L'*Acornitum Napellus* possède réellement deux téguments, l'un de 4 ou 5 assises, l'autre de 2 ou 3, en tout de 6 à 8, comme celui du *Delphinium*. M. Strasburger conclut de ces faits que le tégument du *Delphinium* se compose de deux téguments réunis, et il se demande si cette fusion de deux téguments ne pourrait pas se présenter chez d'autres Dicotylées à tégument en apparence unique.

Le tégument simple du *Delphinium* peut être expliqué ainsi, et cette même explication peut être appliquée peut-être à d'autres cas où un tégument unique apparaît dans une famille à ovule dichlamydé ; mais ce serait une grande erreur que d'ériger cette idée en principe. Le *Peperomia*, par exemple (pl. 8, fig. 7, 9), n'a qu'un tégument composé de deux assises de cellules, qui ressemble tellement à un tégument interne, qu'on ne saurait douter de l'absence pure et simple du deuxième tégument qu'on trouve dans le *Piper* dichlamydé.

Dans le *Tropæolum*, au contraire, l'explication par la fusion de deux téguments a plus de vraisemblance.

Pour le tégument unique des ovules monochlamydés, il ne peut être probablement question d'une fusion, car il procède en plus grande partie de l'épiderme, tandis que le tégument externe est surtout d'origine sous-épidermique. Cependant les deux téguments de *Primula* (pl. 13, fig. 8, 9) sont de nature épidermique. On pourrait admettre que ce genre et les types voisins représentent un degré antérieur plus ancien, tandis que les vraies Gamopétales sont plus récentes avec les deux téguments confondus. J'incline pourtant à considérer ce tégument comme l'homologue d'un tégument interne, non-seulement pour la raison anatomique mentionnée ci-dessus, quoique son épaisseur le rapproche davantage du tégument externe, mais aussi parce que le tégument interne est le premier en date, par conséquent le seul restant en cas d'avortement ; de plus, c'est lui

qui persiste le plus longtemps dans les cas de transformation tératologique.

D'une manière générale, on doit admettre que le tégument véritablement unique appartient à un type primitif, car il se présente chez les Cryptogames (l'indusium) et les Phanérogames les plus simples (Cycadées, Conifères); dans certains cas, déjà cités, d'un tégument dédoublé au bord, on peut aussi bien croire à la fissure d'un seul primitif qu'à la fusion de deux téguments originaux. Il me semble impossible, en ce moment, de répondre d'une manière complète à toutes ces questions; nous ne possédons pas jusqu'à présent une quantité suffisante d'observations comparatives.

Je crois utile de rattacher à ces considérations un aperçu de la distribution des deux types ovulaires parmi les Angiospermes. Il est vrai que je n'ai pu examiner qu'un nombre d'espèces relativement très-restreint, mais ces espèces, je les ai choisies dans tous les groupes importants, et de cette manière il me sera possible de tracer au moins les grands linéaments de cette question. Ce que je n'ai pu voir de mes yeux, j'ai cherché à le compléter par la littérature; mais dans les ouvrages systématiques les ovules sont, ou bien très-superficiellement décrits, ou même inexactement figurés. J'espère pouvoir publier un jour un aperçu plus exact, plus sûr et plus détaillé.

Toutes les Dicotylées gamopétales (en admettant les limites fixées par M. Eichler, (1) ont des ovules appartenant au type monochlamydé, excepté les Primulacées, Myrsinées, Plombaginées et Cucurbitacées, qui ont deux téguments. Les Primulacées se rapprochent cependant du type monochlamydé par le développement de leur nucelle et par l'assise de revêtement « en tapis ». Les Monocotylées, les Apétales et les Dicotylées dialypétales ont ordinairement un ovule dichlamydé; parmi les exceptions à ovule véritablement monochlamydé, je compte, par exemple : les Loasées, les Pittosporées, les Umbellifères, les *Callitriche*, *Empetrum*, *Hippuris*, *Escallonia*.

Faut-il assigner à ces différences une importance systéma-

(1) *Blüthendiagramme*.

tique? Quoique la concordance de la structure ovulaire puisse devenir significative, par exemple dans la question de parenté entre les Primulacées, les Myrsinées, etc., ou dans le jugement des affinités d'un genre isolé, tel que l'*Escallonia*, qu'Agardh rapproche, pour d'autres raisons, des *Rhododendron* (1), ou l'*Adoxa*, qui a un ovule franchement monochlamydé, je ne crois pourtant pas que la botanique descriptive puisse trouver dans ces caractères un appui solide.

La valeur systématique de l'ovule devient tout à fait nulle dans les cas assez nombreux d'une exception isolée, sous le rapport des téguments, dans un groupe naturel. Les exemples de cette nature ne manquent pas, comme j'ai déjà eu l'occasion de le dire : le *Peperomia* n'a qu'un tégument, tandis que d'autres Pipéracées en ont deux. Il en est de même des genres *Lupinus*, *Geum*, *Helleborus*, *Ficaria*, *Anemone (nemorosa)*, *Delphinium elatum*, qui n'ont qu'un tégument, tandis que d'autres espèces et genres de la même famille en ont deux. Il n'y a qu'un seul tégument dans le *Juglans* (pl. 13, fig. 14); les Salicinées, Bétulacées, les Cupulifères fausses (cela indiquerait-il que ces plantes sont géologiquement plus âgées?); les *Limnanthes*, les Balsaminées (?), quelques Balanophorées (*Cynomorium*), *Aponogeton*, *Aucuba japonica*, etc. Malgré l'apparence, toutes ces plantes me semblent appartenir au type dichlamydé, à cause du développement du nucelle et en partie de celui du tégument.

V. *Nature morphologique du tégument.* — Les botanistes (MM. Braun, Strasburger, etc.) qui considèrent l'ovule comme un bourgeon assimilent chaque tégument à une feuille indépendante. Cette théorie perd déjà singulièrement de sa vraisemblance par la succession basipète des téguments; l'ordre descendant est extrêmement rare pour les feuilles portées par le même axe, les recherches de ces dernières années (Celakovsky et M. Frank) en ont encore réduit le nombre, et l'on peut dire qu'il n'en existe presque plus. Ce mode de succession des téguments est donc une nouvelle preuve contre la théorie

(1) *Theoria systematis plantarum.*

Braun-Strasburger ; il s'accorde au contraire très-bien avec la doctrine foliaire, ainsi que l'a déjà montré M. Celakovsky (1).

La formation histologique des téguments est impuissante à nous éclairer sur la nature morphologique ; néanmoins quelques auteurs se sont servis de ces caractères, entre autres M. Reuther (2), qui regarde le tégument interne des Cucurbitacées et des Plombaginées comme un trichome, l'externe comme un phyllome, parce que le premier procède de l'épiderme et le second du tissu sous-jacent. M. Barcianu (3) est dans le même cas. Ces raisonnements inexacts ont déjà fait l'objet de différentes critiques ; je me borne à faire remarquer qu'il y a des feuilles qui prennent leur origine uniquement dans l'épiderme. M. Strasburger l'a trouvé pour le périanthe de l'*Ephedra*, qui s'accroît absolument comme un tégument interne à deux assises (4). Inversement, le métablastème peut prendre naissance dans le tissu sous-épidermique ; il peut être tantôt trichome, tantôt émergence, sans changer pour cela de nature morphologique (5).

Les autres particularités que nous avons trouvées dans le développement des téguments ne nous renseignent pas davantage. Dans les Angiospermes, ils naissent comme des organes simples, unilatéraux, en fer à cheval, ou annulaires. On sait qu'un organe constitué par la réunion de plusieurs parties distinctes peut naître comme une pièce entière et simple ; chaque tégument pourrait donc résulter de la fusion de plusieurs parties constitutives. Cette opinion n'a pas été émise jusqu'à présent, mais on s'est servi de l'argument réciproque

(1) *Voy. Bot. Zeit.*, 1877, p. 153.

(2) *Bot. Zeit.*, 1876, p. 419 et 441.

(3) *Onagr.*, p. 120, 122 ; *Cuphea*, Schenk und. Luersen, *Mittheilungen*, Bd. p. 190.

(4) *Coniferen*, p. 133, pl. xiv, fig. 2, 3, 4.

(5) Voyez mes *Recherches sur la différence entre les trichomes et les épiblastèmes d'un ordre plus élevé*, dans *Videnskabelige Meddelelser* de la Soc. d'hist. nat. de Copenhague, 1872, p. 159-205, avec un résumé français ; et *Die Blüthe der Compositen*. — V. A. Poulsen, *Sur quelques trichomes et nectaires* (*Videnskab. Meddelelser*, 1875, p. 242-284), avec résumé français et deux planches, etc.

en cherchant à prouver que le tégument des Gymnospermes se compose de deux parties distinctes, parce que sa formation commence en deux points séparés, quoique les deux parties originaires se réunissent bientôt et s'accroissent en même temps.

Selon moi, les Cycadées, les Conifères, et même les Gnétacées, sont très-éloignées des autres Phanérogames; ces familles descendent certainement d'une souche particulière de Cryptogames. Je ne voudrais pas soutenir qu'il y a homologie absolue entre la formation du tégument chez ces plantes et celle des Phanérogames. Cependant je crois que ni le parcours des faisceaux, ni l'origine double du tégument, ne prouvent que celui-ci se compose de deux parties distinctes, de deux feuilles, comme l'admettent MM. Baillon, Strasburger, et d'autres botanistes. La préfeuille de plusieurs Graminées (*Libertia bromoides*, *Lolium temulentum*, etc.) et du *Paris quadrifolia* est très-profondément fendue en deux folioles indépendantes. D'après Al. Braun (1), elle procède de deux parties primitivement séparées. Il en est de même, d'après M. Caspary, pour les stipules du *Victoria* et de l'*Euryale*. Payer décrit et figure des étamines dédoublées dont chaque partie est parfaitement libre dès l'origine; il figure des ovaires vraisemblablement monocarpellés, qui commencent à se former en différents endroits à la fois. M. Strasburger s'appuie surtout sur le parcours des faisceaux dans le tégument des Conifères, comparable à celui des tiges et des feuilles végétatives. La présence et la disposition des faisceaux n'a pas d'importance. Le tégument, en raison de son volume et surtout de son épaisseur, qui atteint son maximum en deux points opposés, probablement par suite de la compression que subit cet organe, se munit naturellement de faisceaux dont la disposition s'accorde avec les parties épaissies du tégument. Partout ailleurs on voit que les faisceaux, comme productions secondaires, se laissent guider par les organes déjà établis et dépendent de leur position.

(1) *Cycadeen*, 1875, p. 359.

Mes recherches sur la structure, le parcours des faisceaux de l'ovule des Cycadées, d'ailleurs tout à fait semblable à celui des Conifères, m'ont assuré de la faible importance morphologique des lobes qui entourent le micropyle, de la disposition des faisceaux, etc. J'ai reconnu depuis que le développement des lobes est réellement secondaire.

La tératologie nous éclaire sur la nature des téguments, mais incomplètement encore, à mon avis. Dans les cas de virescence, l'ovule des Angiospermes devient un lobe de feuille qui porte le nucelle sur sa face; que deviennent les téguments? Dans ses belles recherches sur les *Bildungsabweichungen*, M. Celakovsky conclut que les téguments sont des appareils en forme de coiffe ou de cornet résultant de la transformation d'une partie (*Glied*) supérieure et d'une inférieure de la foliole ovulaire, que le sommet de cette foliole se trouve enfermé dans le tégument supérieur (1). Ceci concorde avec d'autres cas de virescence bien étudiés; mais, pour obtenir une clarté absolue, il est à souhaiter qu'on puisse encore étudier un grand nombre de ces monstruosité. L'histogenèse ne conduit pas au même résultat, car elle nous montre le tégument comme une création nouvelle sur la foliole ovulaire. Mais, je le répète, l'histogenèse n'est pas une méthode morphologique sûre; elle nous montre, par exemple, que la vrille des Ampélidées est une création nouvelle sur une tige en apparence monopodiale (2), tandis que la tératologie prouve qu'elle est réellement le sommet de l'axe refoulé sur le côté par un bourgeon axillaire.

Nous ne pouvons pas nous contenter, du reste, de savoir que le tégument est une partie de la foliole ovulaire. Le seul procédé qui puisse nous conduire à la détermination rigoureuse de la nature du tégument consiste dans la comparaison surtout avec les Cryptogames qui ont donné naissance aux deux grandes subdivisions des Phanérogames; mais jusqu'à présent il nous manque des échelons et nous ne sommes pas encore en état de mener cette comparaison à bonne fin. En attendant,

(1) *Bot. Zeit.*, 1877.

(2) Warming, *Ramification*.

il faut se contenter de suppositions; pour ma part, avec MM. Celakovsky, Prantl, etc., je regarde l'*indusium* des Fougères comme le point de départ le plus vraisemblable pour cette comparaison. Les recherches de M. Burek (1) ont montré que l'indusie, comme les téguments, procède aussi bien du tissu sous-épidermique que de l'épiderme. Les indusies qui se rapprochent le plus, par leur figure extérieure, des téguments, sont celles qui, de forme urcéolée ou tubuleuse, s'élèvent et entourent le réceptacle muni de sporanges, comme dans les *Cyathea* et *Cystopteris* (sur la face de la feuille), dans les *Davallia*, *Microlepia*, *Dicksonia*, *Cibotium*, *Balantium* (sur le bord).

Les indusies des Hyménophyllées rappellent beaucoup les téguments annulaires fermés; celles de quelques espèces de *Trichomanes*, *Hemiphlebium* et *Hymenophyllum* sont bilobées, comme le tégument des Conifères (2). De plus, cette indusie paraît prendre son origine simultanément en deux points différents, mais je n'ai pu m'assurer du fait. Je suis convaincu que la division du tégument des Conifères en deux lobes repose sur des raisons de descendance de Fougères semblables à celles que je viens de citer.

Dans le *Lygodium* (3), l'indusie en forme de « poche » ne renferme qu'un seul sporange terminal qui représente tout le *sorus*; « à la base du sporange unique s'élève un indusium » homologue à celui du *Trichomanes*: on pourrait considérer « la formation de cet indusium comme le premier commencement du tégument du bourgeon ovulaire » (Prantl).

En somme, il me paraît démontré que le tégument des Angiospermes est une création particulière appartenant à la foliole ovulaire et de nature foliaire; quant à son homologie spéciale et à ses rapports avec le tégument des Gymnospermes,

(1) *Over de Ontwikkelingsgeschiedenis en den Aard van het Indusium der Varens* (Haarlem, 1874,) résumé dans la *Revue des sciences naturelles*, 1874, par M. Treub, et dans *Just Jahresbericht*, t. II, p. 394.

(2) Voy. Prantl, *Untersuchungen zur Morphologie der Gefässcryptogamen*, 1<sup>er</sup> cahier, 1875.

(3) Prantl, *Bot. Zeit.*, 1877, p. 63.

et avec l'indusie des Cryptogames, il est réservé à l'avenir de les élucider.

#### CHAPITRE IV.

##### CONCLUSION.

I. — Peu d'organes ont été l'objet d'interprétations aussi variées que l'ovule. Les uns, MM. Schleiden, Saint-Hilaire, A. Braun, Strasburger, Wigand, Eichler, etc., le considèrent comme un bourgeon sur lequel chaque tégument serait une feuille indépendante, ou un disque (Schacht, Endlicher, Unger); les autres, comme un organe de nature foliaire dans lequel le funicule seul (Rossmann), ou le funicule et les téguments, seraient une foliole ovulaire ou un lobe de feuille. A partir de ce point, les opinions divergent : selon les uns, le nucelle est une partie, une dent de cette feuille (Reissek); selon les autres, une création nouvelle. Dans ce dernier cas, il est tantôt regardé comme un bourgeon (Caspary, Rossmann, s'en rapprochent), tantôt comme un métablastème, et, dans ces derniers temps, comme l'homologue d'un sporange (Brongniart, Cramer, Van Tieghem (1), Celakovsky); je me rallie à cette dernière manière de voir (2). Il y a aussi quelques observateurs qui croient que l'ovule peut avoir une signification différente d'une plante à une autre, en s'appuyant sur sa position, soit sur le sommet de l'axe, soit sur une feuille; autrefois j'étais moi-même de cet avis, mais, grâce aux excellentes considérations de M. Celakovsky, j'ai reconnu que la signification morphologique d'un organe ne dépend pas absolument de sa position.

Considérant la concordance parfaite dans la structure de tous les ovules angiospermes, même insérés sur les organes les plus divers, cette opinion est inadmissible, et l'étude comparée

(1) Le nucelle est une sorte de gros poil que la foliole embrasse en forme de sac ou de capuchon. (*Ann. sc. nat.*, 1872, vol. XVI, p. 228.)

(2) J'ai appris par les lettres de M. Eichler, que le savant successeur d'Al. Braun à Berlin se rallie à cette manière de voir. Consultez la 2<sup>e</sup> partie du *Blüthen-diagramme* actuellement sous presse.

en a fait justice entière en niant que l'organe qui est le sporange chez les Cryptogames soit devenu un bourgeon chez les Phanérogames.

On a voulu invoquer la loi de l'emprunt, d'après laquelle les mêmes fonctions physiologiques peuvent être exercées par des organes morphologiquement très-différents, et l'on en a conclu que cela *doit* être vrai pour l'ovule. Il ne suffit pas que cela soit possible pour que cela *soit*. Je laisse donc ce raisonnement illogique de côté, jusqu'à ce qu'on ait découvert un fait bien constaté démontrant que les fonctions de l'ovule sont remplies par un organe non assimilable au sporange. A. Braun reconnaît « qu'un organe analogue au point de vue phylogénésique au » sporange né sur une feuille, et au sac pollinique de la feuille » staminale, doit être considéré comme une excroissance du » carpelle », mais il ajoute que « dans son développement ulté- » rieur il peut s'élever à la dignité d'un point végétatif produi- » sant quelques feuilles en forme de gaines destinées à protéger » l'organe de reproduction qui se forme dans le sommet végé- » tatif lui-même » ; en d'autres termes, qu'un organe d'une nature morphologique quelconque peut se transformer en un autre d'une dignité supérieure. Ces considérations manquent tellement de fondement, elles sont si opposées aux faits observés, que je ne puis y voir, de la part du célèbre morphologiste, autre chose qu'un essai de soutenir, malgré ses contradictions, une théorie préférée, mais désormais insoutenable.

II. — Je résume brièvement mes résultats et mes raisonnements en comparant entre elles les différentes théories ovulaires (1).

La théorie suivant laquelle l'ovule est un bourgeon a trouvé un appui dans la position terminale d'un grand nombre d'ovules, qui les fait apparaître comme la continuation directe de l'axe. Mais M. Celakovsky a montré que la position terminale, ou d'une manière générale une position quelconque d'un organe ne peut pas démontrer sa valeur morphologique, puisqu'il existe, par exemple, des feuilles terminales. Il a prouvé que la partie

(1) Voy. Celakovsky, *Bot. Zeit.*, 1875.

du pistil qui porte l'ovule est partout de nature foliaire, même dans le cas d'un placenta central libre. Il est en cela du même avis que M. Van Tieghem, qui a poursuivi une tout autre voie pour y arriver. Je partage cette opinion, et j'ai essayé de montrer que l'histoire du développement, en général très-impuisante en de pareilles questions, nous apprend que le placenta ou l'ovule terminal dans certains cas est une création nouvelle sur le sommet de l'axe. Parmi les Gymnospermes, nous trouvons d'abord chez les Cycadées de véritables feuilles carpellaires, et l'on a constaté que les écailles qui portent les ovules chez les Abiétinées sont de nature phyllomatique (1), même quand l'écaille ne pourrait pas être interprétée comme la partie ventrale fertile de l'écaille tectrice, comme je l'ai dit d'une manière hypothétique dans mon travail sur les Cycadées. Les concordances dans la structure et dans l'anatomie permettent d'admettre que cela est vrai aussi pour les autres Conifères (à ovule non terminal). Pour le *Ginkgo*, il faut considérer l'organe ovulifère situé dans l'aisselle des écailles du bourgeon ou des feuilles comme étant composé de deux feuilles soudées entre elles, appartenant à un bourgeon axillaire, tout comme l'aiguille du *Sciadopitys*; les deux parties sont même orientées de la même façon, la face physiologiquement inférieure étant tournée vers l'axe principal. Chez les Cupressinées et d'autres Conifères à écailles en apparence simples, on doit admettre, avec MM. Van Tieghem et Strasburger, la soudure de deux organes. Quant au *Taxus*, j'avoue ne pas comprendre dans tous ses détails la disposition de l'ovule; mais je le prendrais volontiers pour une foliole terminale (2) avec un sorus monangien également terminal.

(1) Stenzel, *Beobachtungen an durchwachsenen Fichtenzapfen* (*Nova Acta Acad. Leop.-Car.*, vol. XXXVIII, p. 291), avec 4 planches. — Ørsted, *Bidrag til Naatelevænes Morphologie* (*Videnskab. Meddelels.*, de la Soc. d'hist. nat. de Copenhague, 1864), avec 3 planches; et *Den tilbageskridende Metamorfose* (*ibid.*, 1868), avec une planche et un grand nombre de gravures sur bois.

(2) Prantl, *Bemerkungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gefäßcryptogamen und den Ursprung der Phanerogamen* (*Verhandl. d. phys.-medic. Gesellsch. zu Würzburg*, vol. X). — Voyez surtout ce que l'auteur dit du *Psilotum*.

Les carpelles des Angiospermes se distinguent de ceux des Gymnospermes en ce que les premiers portent les ovules à la face supérieure, les autres à la face inférieure, quand les ovules ne sont pas exactement marginaux. La même observation s'applique aux étamines : celles des Conifères et des Cycadées portent les sacs polliniques à la face inférieure ; celles des Angiospermes, à la face supérieure ou au bord (1).

M. Celakovsky compare l'étamine des Angiospermes à la feuille de l'*Ophioglossum* ; assurément c'est là une comparaison fort ingénieuse, mais qu'on ne peut mettre qu'au rang des hypothèses hardies et un peu vagues appuyées sur un trop petit nombre de faits observés.

La position terminale de l'ovule ne prouve pas que cet organe est un bourgeon ; au contraire, les placentas doivent être partout des phyllomes.

Le mode de développement de l'ovule, surtout de celui des Conifères, tendrait, d'après quelques auteurs, à le faire considérer comme un bourgeon. On ne peut pas avoir confiance dans l'histoire du développement quand il s'agit de déterminer la nature morphologique d'un organe ; partout elle exige une correction. M. Strasburger s'est trop laissé guider par des idées préconçues dans l'interprétation des phénomènes de développement (2-3). De plus, j'ai montré que l'histogenèse de l'ovule telle qu'il l'a décrite n'est pas exacte, surtout relativement au développement du nucelle.

MM. Celakovsky et Cramer ont prouvé que la tératologie ne

(1) Consultez, au sujet de ces questions, Engler, *Antherenbildung* (Pringsh. Jahrb., X.) — Celakovsky, *Teratologische Beiträge* (Pringsh. Jahrb., XI).

(2) Voyez, par exemple, Stenzel, *loc. cit.*

(3) Al. Braun (*Polyembryonie*, p. 178) dit que les ovules irrégulièrement disséminés sur la face de la feuille carpellaire dans les Solanées, Papavéracées, *Butomus*, *Nymphæa*, etc., et ceux du *Mesembrianthemum*, disposés sur la ligne médiane du carpelle, ne peuvent être des lobes de feuilles, parce que les lobes n'occupent jamais cette position, mais qu'ils sont des bourgeons. Néanmoins les folioles peuvent être insérées, comme tout le monde le sait, sur la feuille reproductrice (par exemple les étamines) autrement que sur la feuille végétative. Quant au *Mesembrianthemum*, Braun a commis une erreur d'observation (comparez Payer, *Organogénie*).

peut être invoquée pour prouver que l'ovule est un bourgeon.

La théorie de Brongniart est bien plus admissible. Premièrement, les carpelles et les placentas sont des phyllomes; cela étant, il est difficile d'admettre que les ovules soient des bourgeons. Il est vrai qu'il peut naître des bourgeons sur une feuille; mais, pour admettre que les ovules fussent des bourgeons semblables régulièrement nés sur la feuille carpellaire, il faudrait des raisons d'un grand poids. Aussi la progression descendante des téguments est en désaccord avec cette théorie.

Deuxièmement, les cas tératologiques nous montrent toujours l'ovule (funicule et téguments) transformé en un lobe de feuille sur lequel le nucelle est une création nouvelle de la valeur d'une émergence: ce fait est confirmé par l'histogénèse. Je dois rappeler ici qu'on a quelquefois observé deux nucelles sur la même foliole ovulaire (1), ce qui s'accorde mal avec la théorie de Braun, mais très-bien avec celle de Brongniart.

Troisièmement, le développement du nucelle est tellement semblable à celui du sac pollinique des Angiospermes, qu'on ne saurait douter de leur homologie: or, le sac pollinique lui-même est l'homologue du sporange; donc le nucelle doit être comparé au macrosporange. Je ne vois pas pour quelle raison on lui donnerait le nom de « sporocyste », qui ne peut guère s'appliquer qu'aux Marattiacées, car M. Strasburger n'a pas encore démontré que les sporanges des Équisétacées et des Lycopodiacées sont des sporocystes (2). On pourrait plutôt doter de ce nom les sacs polliniques des Angiospermes.

Les sporanges des Cryptogames naissent tous sur les feuilles. La comparaison du nucelle au sporange et au sac pollinique confirme donc les résultats que nous avons obtenus par l'étude comparée du carpelle (3).

L'insertion du nucelle sur une feuille est prouvée pour les

(1) Peyritsch, *Pringsh. Jahrb.*, VIII, pl. IX, fig. 10 (*Salix Caprea*). — Celakovsky, *Bot. Zeit.*, 1875, pl. II (*Alliaria*).

(2) *Zeitung Botanische*, 1873.

(3) Voyez surtout Prantl, *Verwandtschaftsverhältnisse*.

Gymnospermes et une partie des Conifères ; pour l'autre partie de cette famille on peut l'admettre aussi d'une manière générale, mais les détails sont encore inconnus.

Du reste, les Gymnospermes diffèrent notablement des Angiospermes en plusieurs points et constituent un tronc à part qui n'a peut-être pas la même origine. Voici quelques-unes des différences qui les séparent : l'enfoncement du sporange femelle ; l'origine du tégument par deux points primordiaux dans une partie des genres ; le développement du proembryon et de l'embryon ; la disposition des sacs polliniques et en partie des ovules sur la feuille staminale ou carpellaire.

Comme les sacs polliniques, partout où l'on en a reconnu nettement la position, sont portés sur des feuilles ; comme tous les faits, dans les cas obscurs, semblent indiquer la même chose ; comme cela est vrai pour l'ovule ; comme le sporange des Cryptogames, la forme commune et originaire des organes reproducteurs phanérogames ; sont également nés sur des feuilles, il faut admettre comme règle générale que les organes reproducteurs de toutes les plantes vasculaires sont portés sur des feuilles, et que morphologiquement ils sont des métastèmes.

Je serais heureux si ce mémoire pouvait contribuer à faire admettre bientôt d'une manière générale la théorie de Brongniart, la seule admissible et vraie ; si j'en suis aujourd'hui convaincu, je le dois en grande partie à l'ingénieur botaniste slave Ladislao Celakovsky.

#### POST-SCRIPTUM.

Mon manuscrit était presque terminé quand j'ai reçu, par l'obligeance de l'auteur, le dernier ouvrage si riche en observations intéressantes de M. Strasburger : *Ueber Befruchtung und Zelltheilung*. Il touche en maints endroits aux faits débattus dans ce travail. A part quelques indications intercalées dans le texte, j'ai préféré réunir quelques considérations dans ce *post-scriptum*.

D'après M. Strasburger, les phénomènes qui se manifestent

dans le sac embryonnaire diffèrent notablement de ce que nous savions à ce sujet. Le nucléus primaire se divise : le noyau supérieur, par des divisions, donne naissance aux deux « synergides », la vésicule embryonnaire et un quatrième noyau interne, que j'appellerai *a* ; l'inférieur, en se divisant, produit les trois vésicules antipodes et un noyau *b*, qui se copule avec *a* pour engendrer le « nucléus » du sac embryonnaire. M. Strasburger croit que, « grâce à cette découverte, les métaspermes » se trouvent isolés », et il se demande « quand on les en délivrera ». Je ne crois pourtant pas que ces faits soient réellement si inexplicables ; l'ancienne théorie de M. Sachs a bien pu se soutenir. Ces divisions dans le sac embryonnaire (en  $2 \times 2 \times 2$  cellules) pourraient être comparées à la formation d'un prothalle très-réduit, dont une cellule, la cellule-œuf, serait l'archégone rudimentaire, et dont les autres rempliraient des rôles différents en rapport avec leur situation particulière. Outre la copulation des deux noyaux *a* et *b*, le nombre constant des cellules serait très-remarquable, mais il ferait penser à la description que M. Millardet a donnée de l'*Isoëtes* : le sac embryonnaire serait l'homologue de la spore ; l'endosperme serait une chose absente chez les Cryptogames inférieures, sans doute comparable à l'endosperme des *Selaginella*.

Je suis pourtant tenté de donner la préférence à l'hypothèse que je viens d'indiquer. Le sac embryonnaire ne serait pas alors une spore ou un grain de pollen (*mutatis, mutandis*), mais une cellule mère du pollen qui se divise, et les divisions subséquentes dans les extrémités supérieure et inférieure de la cellule correspondraient aux tétrades. Il y a même, dans la disposition que M. Strasburger donne aux quatre cellules (sans parois) supérieures et aux quatre inférieures, quelque chose qui rappelle vivement l'arrangement d'un grand nombre de spores et de grains de pollen. Les huit cellules seraient alors comparables à des spores ou grains de pollen sans parois, dont un prend un développement supérieur aux autres ; dans ce cas, il n'est plus question d'un prothalle homologue à celui des Cryptogames. La macrospore est, sous ce rapport, presque au degré d'un grain

de pollen angiosperme, mais elle est encore un peu plus réduite. Les spores sœurs doivent subir diverses transformations, en partie au service de la spore privilégiée. Ce qui est inexplicable, ce n'est pas autant le nombre des cellules que la copulation des deux noyaux *a* et *b*. L'endosperme, comparable cependant à celui de la Sélaginelle, aurait aussi une origine un peu obscure. Malgré toutes ces objections, cette hypothèse ne me paraît pas tout à fait inadmissible, et c'est pour cette raison que je n'ai pas voulu la supprimer. Pour éclairer complètement ces phénomènes obscurs, il faudra encore un grand nombre de recherches. Je ne saurais trop attirer l'attention des observateurs sur ces cloisons particulières, gonflables, souvent courbes, et qui sont ordinairement toutes résorbées plus tard.

Copenhague, le 22 décembre 1877.

## LISTE

## DES PLUS IMPORTANTS TRAVAUX SUR L'OVULE CITÉS DANS CE MÉMOIRE.

- BARCIANU. — Die Blütenentwicklung der Onagraceen (Schenk und Luerssen, *Mittheilungen aus der Botanik*, Bd. II, p. 115).
- A. BRAUN. — Ueber Polyembryonie und Keimung von *Cœlebogyne* (*Ahhandl. der königl. Akad. der Wissenschaften zu Berlin*, 1859).
- Die Frage nach der Gymnospermie der *Cycadeen* erläutert durch die Stellung dieser Familie im Stufengang des Gewächsreichs (*Monatsbericht der königl. Akad. der. Wissensch. zu Berlin*, April, 1875).
- AD. BRONGNIART. — Examen de quelques cas de monstruosités végétales (*Archives du Muséum d'histoire naturelle*, 1844, t. IV, avec pl. IV et V; *Annales des sciences naturelles*, 3<sup>e</sup> sér., 1844, t. II, p. 20 à 32).
- R. CASPARY. — Vergrünungen des weissen Klees (*Schriften der königl. phys.-ökon. Gesellschaft zu Königsberg*, Jahrg. II, 1861).
- LAD. CELAKOVSKY. — Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen (*Flora*, 1874, n<sup>o</sup> 8-16, avec 1 planche).
- Ueber die Cupula und den Cupularfruchtknoten (*Österr. Bot. Zeitschr.*, 1874, n<sup>o</sup> 12).
- Ueber Placenten und Hemmungsbildungen der Carpelle (*Sitzungsb. d. königl. böhmischen Gesellsch. der Wissensch.*, Prag, 1875).
- Vergrünungsgeschichte der Eichen von *Alliaria officinalis* (*Bot. Zeit.*, 1875, avec 1 planche).
- Zur Discussion über das Eichen (*Botan. Zeit.*, 1875).
- Vergleichende Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen, avec 1 planche (*Akten der königl. böhmischen Gesellsch. der Wissenschaften*, 1876).

6<sup>e</sup> série, Bot. T. V (Cahier n<sup>o</sup> 5).<sup>1</sup>

17

- LAD. CELAKOVSKY. — Ueber terminale Ausgliederungen (*Sitzungsberichte der königl. böhm. Gesellschaft der Wissenschaft. in Prag*, 1875, p. 255).
- Vergrünungsgeschichte der Eichen von *Trifolium repens* L. (*Botan. Zeit.*, 1877, pl. II).
- Teratologische Beiträge zur morphologischen Deutung des Staubgefässes (Pringsheim, *Jahrb. für wissenschaft. Bot.*, Bd. XI, p. 124, avec 3 planches).
- C. CRAMER. — Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies. Zürich, 1864, avec 16 planches.
- Ueber die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies, etc. (*Bot. Zeit.* 1868, p. 241).
- A. W. EICHLER. — Sur la structure de la fleur femelle de quelques Balanophorées (*Actes du Congrès international de botanique à Paris*, 1867).
- *Lathrophytum*, ein neues Balanophoreengeschlecht aus Brasilien (*Bot. Zeit.*, 1868).
- Blüthendiagramme, Bd. I. Leipzig, 1875.
- AD. ENGLER. — Beiträge zur Kenntniss der Antherenbildung der Metaspermen, avec 5 planches (Pringsheim, *Jahrb. für. wiss. Botanik*, Bd. X, p. 275-316).
- HENLEIN. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Compositenblüthe (Schenk und Luerssen, *Mittheilungen aus der Botanik*, Bd. II, 1875, p. 144, avec 2 planches).
- W. HOFMEISTER. — Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen, avec 14 planches. Leipzig, 1849.
- Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen (*Abhandl. d. königl. sächs. Gesellsch. der Wissensch.*, Bd. VI, Math.-physic. Classe, Bd. IV, 1859, avec 27 planches).
- Neue Beiträge, etc. (*ibid.*, Bd. VII, Math.-physic. Classe, Bd. V, 1861, avec 25 planches).
- L. KNY. — Botanische Wandtafeln mit erläuterndem Texte. 2 Abth., 1876.
- E. KÖHNE. — Die Blütenentwicklung bei den Compositen, avec 3 planches. Berlin, 1869.
- MAGNUS. — Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Naias* L., avec 8 planches. Berlin, 1870.
- MIRBEL. — Nouvelles Recherches sur la structure de l'ovule végétal et sur ses développements (*Mém. de l'Acad. des sciences*, t. IX).
- J. PEYRITSCH. — Ueber Bildungsabweichungen bei Cruciferen (Pringsheim, *Jahrb. für wiss. Bot.*, Bd. VIII, 1872, p. 117-128, avec 3 planches).
- Zur Teratologie der Ovula (*Zeitschrift zur Feier des 25-jährigen Bestehens der k. k. zoolog.-botanischen Gesellschaft in Wien*, 1876, p. 117-143).
- K. PRANTL. — Bemerkungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gefässcryptogamen und den Ursprung der Phanerogamen (*Verhandlungen der physical.-medicin. Gesellschaft. zu Würzburg*. Bd. X).
- S. REISSEK. — Ueber das Wesen der Keimknospe (*Linnaea*, Bd. XVII, 1843, p. 656-671, avec 1 planche).
- E. RECHTER. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Blüthe (*Bot. Zeit.*, 1876).

- J. ROSSMANN. — Ueber Entwicklung von Eiknospen aus dem Fruchtblatte und Deutung des Samenträgers (*Flora*, 1855, n° 42).
- FR. SCHMITZ. — Die Blütenentwicklung der Piperaceen (*Hanstein's botan. Abhandlungen*, Bd. II, Heft 1, 1872, avec 5 planches).
- ED. STRASBURGER. — Die Coniferen und Gnetaceen, avec 26 planches. Iena, 1872.
- Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen (*Bot. Zeit.*, 1873).
- Ueber Befruchtung und Zelltheilung, avec 9 planches. Iena, 1878.
- SOLMS-LAUBACH. — Die Entwicklung der Blüthe bei *Brugmansia Zippelii* B. und *Aristolochia Clematitis* L. (*Bot. Zeit.*, 1876, avec 1 planche).
- PH. VAN TIEGHEM. — Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur (Paris, 1871, *Mém. des savants étrangers à l'Institut*, t. XXI, avec 16 planches; *Ann. des sc. nat.*, 5<sup>e</sup> sér., 1868, t. IX, p. 125-226, avec 4 planches).
- Structure du pistil des Primulacées et des Théophrastées (*Ann. des sc. nat.*, 5<sup>e</sup> sér., 1869, t. XII, p. 329-339).
- Anatomie de la fleur des Santalacées (*ibid.*, p. 340-346).
- Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées (*Ann. des sc. nat.*, 5<sup>e</sup> sér., 1869, t. X, p. 269-304, avec 4 planches).
- EUG. WARMING. — Recherches sur la ramification des Phanérogames, principalement au point de vue de la partition du point végétatif (*Det Kongelige danske Videnskabernes Selskabs Skrifter*, 5<sup>e</sup> sér., 1872, t. X, danois, avec résumé français (50 pages et 11 planches).
- Ueber pollenbildende Phylome und Kaulome (*Hanstein's botan. Abhandl.*, Bd. II, Heft 2, 1873, avec 6 planches).
- Bemerkungen über das Eichen (*Bot. Zeit.*, 1874, p. 465-479).
- Die Blüthe der Compositen (*Hanstein's bot. Abhandl.*, Bd. III, Heft 2, 1876, avec 9 planches).
- Recherches et remarques sur les Cycadées (*Oversigt over det Kongel. danske Videnskabernes Forhandling*, 1877, danois, avec un résumé français et 3 planches).

## EXPLICATION DES PLANCHES.

Dans toutes les figures, *cp* est le carpelle; *ov*, l'ovule; *is*, *integumentum simplex*; *ii*, tégument interne; *ie*, tégument externe; *m*, cellule mère primordiale du sac embryonnaire. Presque toutes les figures sont dessinées au grossissement de 350 diamètres, avec l'oculaire O et l'objectif n° 7 (à immersion) de Seibert et Kraft.

## PLANCHE 7.

Fig. 1 à 5. — *Geum urbanum* Lin.

Fig. 1. Le carpelle en coupe longitudinale médiane; sa base a la forme d'un croissant; le côté ventral commence peut-être à se développer.

- Fig. 2. Carpelle faiblement grossi, avec la partie basilaire à 350/1 ; le côté ventral commence à s'élever.  
 Fig. 3. Le même, plus âgé.  
 Fig. 4. Carpelle faiblement grossi, vu de dehors ; les bords se rejoignent.  
 Fig. 5. Partie d'un carpelle faiblement grossi, avec sa base à 350/1 ; l'ovule en voie de formation.

Fig. 6 à 14. — *Ribes nigrum* Lin.

- Fig. 6. Partie du placenta avec deux mamelons ovulaires en coupe longitudinale.  
 Fig. 7. Mamelon ovulaire, vu d'en haut.  
 Fig. 8. Mamelon ovulaire plus âgé, en coupe longitudinale ; le nucelle commence à se développer.  
 Fig. 9. Ovule dont le tégument interne est déjà visible ; on distingue la cellule *m*.  
 Fig. 10. Ovule plus âgé ; premier état du tégument externe en coupe longitudinale.  
 Fig. 11. *a*, nucelle d'un ovule en coupe transversale : on remarque deux cellules mères primordiales du sac embryonnaire parvenues presque au même degré de développement, *m* et *n*. *b* représente la partie située au-dessus de ces cellules mères : on voit que les cellules sœurs externes se sont divisées par des cloisons verticales à la surface et radiales.  
 Fig. 12. Épiderme de la cavité ovarienne, vu d'en haut.  
 Fig. 13. Nucelle d'un ovule plus âgé que celui de la figure 10. Il s'est formé, dans la cellule *m*, une cloison épaisse et gonflable.  
 Fig. 14. Nucelle plus âgé. La grande cellule *m* est divisée par deux cloisons.

Fig. 15 à 21. — *Passiflora virens* Liebm. (coupes longitudinales).

- Fig. 15. Mamelon ovulaire au début de la formation du nucelle.  
 Fig. 16. Ovule plus âgé ; le tégument externe commence à se développer.  
 Fig. 17. Ovule plus âgé encore.  
 Fig. 18. Ovule dont les téguments ont déjà pris un certain développement. L'externe est le plus épais ; du côté du funicule il possède un prolongement libre qui est déjà indiqué. Dans le nucelle, deux grandes cellules.  
 Fig. 19 et 20. Deux états plus avancés.  
 Fig. 21. 37/1. Aspect général de l'ovule.  
 Fig. 22. *Pouzolzia rhexioides*. — Aspect général de l'ovule.  
 Fig. 23. *Agrostemma Githago*. Lin — Aspect de l'ovule avec indication de l'origine du nucelle, de la coiffe, et en partie du tégument externe.

## PLANCHE 8.

Fig. 1 à 9. — *Peperomia candida* Miq. (fig. 1, 3 à 8, à 350/1; fig. 9, à 210/1; les autres plus faiblement grossies).

- Fig. 1. Sommet de l'axe avec le carpelle.  
 Fig. 2. Aspect d'un ovaire un peu plus âgé : *br*, la bractée.  
 Fig. 3 et 4. Très-jeunes ovules.  
 Fig. 5. Le carpelle avec l'ovule et la bractée *br*.  
 Fig. 6, 7. Jeunes ovules en coupes longitudinales.  
 Fig. 8. Partie supérieure d'un nucelle.  
 Fig. 9. Ovule d'une fleur presque éclose : l'assise interne du tégument s'est allongée radialement et s'est divisée tangentiellement autour du micropyle (150/1).
- Fig. 10 à 22. — *Aristolochia Clematidis* Lin. (fig. 22, à 37/1, les autres à 350/1).
- Fig. 10. Jeune ovule en coupe longitudinale. Il se recourbera plus tard dans le sens de la flèche.  
 Fig. 11. Idem, plus âgé ; le tégument interne est en voie de formation.  
 Fig. 12 à 14. Coupes transversales d'un ovule.  
 Fig. 12. Sommet d'un nucelle vu d'en haut.  
 Fig. 13. Nucelle en coupe transversale ; la cellule, distinguée par des parois plus fortes et divisée par une cloison, est située juste au-dessus de la cellule *m*.  
 Fig. 14. La cellule *m* apparaît elle-même dans une coupe plus profonde.  
 Fig. 15. Ovule en coupe longitudinale, un peu plus âgé que celui de la figure 11.  
 Fig. 16, 17. Coupes longitudinales à travers des téguments.  
 Fig. 18 à 21. Nucelles ou parties de nucelles en coupe longitudinale. Dans les figures 19 et 20 on voit des parois gonflables dans la cellule *m*.  
 Fig. 22. Aspect général de l'ovule auquel appartient le nucelle de la figure 21.

## PLANCHE 9.

Fig. 1 à 6. — *Ficus Carica* Lin. (coupes longitudinales).

- Fig. 1. Jeune fleur : *pp*, le périanthe.  
 Fig. 2. Le carpelle sur le sommet de l'axe  
 Fig. 3. Carpelle plus âgé.  
 Fig. 4. Le mamelon ovulaire se montre sur la partie ventrale du carpelle ; les cellules épidermiques de la partie dorsale et du sommet de la partie ventrale subissent des cloisonnements tangentiels.

Fig. 5. Etat plus avancé : les divisions épidermiques sont bien plus nombreuses ; le mamelon ovulaire est plus grand.

Fig. 6. Ovule dont la cellule mère primordiale du sac embryonnaire est déjà formée ; les téguments sont en voie de formation ; ils sont encore en grande partie de provenance sous-épidermique.

Fig. 7 à 10. — *Begonia heracleifolia* Cham-Schl. (coupes longitudinales).

Fig. 7. Jeune mamelon ovulaire ; l'intérieur est composé de 4 à 5 files internes, dont deux visibles.

Fig. 8. Deux ovules déjà courbés. Des deux assises internes, la dorsale se divise et produit le sac embryonnaire ; le tégument commence à se former par la division d'une cellule dorsale.

Fig. 9. Ovule plus développé. Les cellules du côté dorsal se sont fortement allongées dans le sens radial et le seront encore plus. La cellule *m* est formée.

Fig. 10. Tout est plus développé. La cellule *m*, très-riche en plasma, n'est pas ici partagée transversalement par des cloisons gonflables. A l'extrémité charnue de l'ovule on trouve de l'air entre les deux assises externes.

Fig. 11 à 13. — *Cuphea platycentra* Benth. (coupes longitudinales, fig. 13 à 37/1).

Fig. 11. Mamelon ovulaire dont le tégument externe est en voie de formation par des divisions tangentielles à la face supérieure.

Fig. 12. État plus avancé. Le tégument interne s'y est ajouté ; le nucelle commence à se former.

Fig. 13. Trois ovules sur le placenta, apotropes, se développant de haut en bas.

Fig. 14 à 15. — *Centradenia floribunda* Planch.

Fig. 14. Jeune ovule en coupe longitudinale (410/1). La taille des téguments indique leur âge respectif. Le nucelle ne se forme pas encore ; il commencera, comme ailleurs, par l'élongation radiale et la division des cellules apicales sous-épidermiques.

Fig. 15. Coupe transversale à travers le tégument externe, composé, comme l'interne, de deux assises de cellules.

#### PLANCHE 40.

Fig. 1 à 4. — *Rheum compactum* Lin.

Fig. 1. Le jeune ovaire vu d'en haut (37/1).

Fig. 2. Coupe longitudinale du jeune mamelon ovulaire avec les parties avoisinantes du carpelle.

Fig. 3. Sommet du mamelon ovulaire vu d'en haut.

- Fig. 4. Coupe longitudinale d'un mamelon ovulaire plus âgé, avec les carpelles.  
 Fig. 5 à 7. *Papaver Argemone* Lin. — Coupe longitudinale des téguments; les figures 5 et 6 sont obtenues sur la même préparation en variant la mise au point.  
 Fig. 8 et 9. *Tropæolum Lobbianum*. — Coupes longitudinales de jeunes ovules. La limite de l'épiderme et des tissus qui en proviennent est indiquée par des lignes.

Fig. 10 à 13. — *Helianthemum lavandulæfolium* Pers.

- Fig. 10. Coupe longitudinale d'un jeune ovule. Les téguments commencent à se former; le nucelle est déjà plus développé.  
 Fig. 11. Coupe longitudinale d'un ovule sur le placenta. L'arrangement interne des tissus est indiqué par des lignes.  
 Fig. 12. Développement des téguments (coupe longitudinale).

Fig. 14 à 18. — *Viola tricolor* Lin.

- Fig. 14 et 15. Deux ovules en coupe longitudinale. Dans chacun on voit trois files internes au-dessous de l'assise sous-épidermique. La courbure et la formation des téguments sont différemment avancées dans les deux ovules.  
 Fig. 16. Développement des téguments.  
 Fig. 17. Ovule vu de dehors. On reconnaît le jeune tégument suivant une zone transversale.  
 Fig. 18. Tégument externe vu de la face inférieure du funicule. Les cellules épidermiques de celui-ci sont rangées en files longitudinales qui se continuent dans le tégument en devenant plus larges et en se fendant longitudinalement.  
 Fig. 19 à 21. *Mahernia glabrata*. — Jeunes ovules.  
 Fig. 22 à 24. *Ranunculus acris* Lin. — Coupes longitudinales de jeunes carpelles avec leurs ovules.  
 Fig. 25. *Geum urbanum* Lin. — (150/1). Coupe longitudinale d'un ovule, un peu schématique.  
 Fig. 26. *Sparmannia africana*. — Deux cellules intérieures se distinguent par leur contenu protoplasmique; on ne peut pas prévoir laquelle des deux deviendra plus tard la cellule mère primordiale du sac embryonnaire.

PLANCHE 11.

Fig. 1 à 6. — *Thesium ebracteatum* Hayne.

- Fig. 1. Coupe longitudinale de la jeune fleur : *p*, péricorolle; *st*, étamine; *pl*, placenta. Les cellules situées au-dessous de celui-ci se distinguent par leurs parois foncées; elles ne sont pas disposées en rangées.  
 Fig. 2. Placenta plus âgé; les ovules ont commencé à se développer. Coupe entière de la fleur.

Fig. 3. Placenta encore plus âgé. En *is*, divisions tangentielles ayant pour but le développement du tégument; en *nc*, contenu granuleux dans les cellules épidermiques. Les cellules sous-épidermiques s'allongent et constituent le rudiment du nucelle.

Fig. 4 et 5. États plus avancés.

Fig. 6. Base d'un placenta plus âgé. Les files de cellules verticales s'arrêtent brusquement sur une ligne qui correspond à la limite inférieure de l'assise sous-épidermique.

Fig. 7 à 12. — *Blitum Bonus-Henricus* Mey.

Fig. 7. Ébauche d'une coupe longitudinale. La cavité qui sépare l'ovule du carpelle est plus grande à droite qu'à gauche (150/1).

Fig. 8. Structure intime d'une partie de la figure précédente.

Fig. 9. État plus avancé; l'ovule se recourbe déjà.

Fig. 10. État encore plus avancé. L'arrangement des tissus dans l'ovule est ébauché; le tégument interne commence à se développer.

Fig. 11. Structure histologique d'un ovule correspondant à peu près à la figure précédente; le tégument interne apparaît tout autour.

Fig. 12. Aspect général d'un état plus avancé. L'ovule est plus rapproché d'un côté que de l'autre.

Fig. 13. *Lamium album* Lin. — Aspect superficiel d'un ovule montrant les divisions qui se sont produites dans les cellules épidermiques primitives.

Fig. 14 et 15. — *Convallaria Polygonatum* Lin.

Fig. 14. Ovule dont le nucelle et le tégument interne sont déjà établis; l'externe est en voie de formation.

Fig. 15. Coupes longitudinales des parties marginales de deux téguments assez âgés.

#### PLANCHE 12.

Fig. 1 à 13. — *Senecio vulgaris* Lin.

Fig. 1. Coupe longitudinale de la jeune fleur. Le calice, la corolle et les étamines existent déjà; les carpelles sont en voie de formation.

Fig. 2 et 3. Jeunes mamelons ovulaires avant le développement du nucelle.

Fig. 4. Mamelon ovulaire dont le nucelle commence à se former: la cellule *m* est déjà visible.

Fig. 5, 6, 7. Ovule plus âgé. Les téguments ont pris naissance; au-dessous du tégument on voit des divisions dans la couche sous-épidermique, en rapport avec la courbure de l'ovule, et qu'on peut à peine compter comme appartenant au tégument.

Fig. 8. L'ovule est déjà tout à fait anatrope.

- Fig. 9. Coupe transversale du nucelle d'un ovule semblable à celui de la figure 8.
- Fig. 10. Ovule plus âgé. La cellule *m* de la figure 8 est cloisonnée; le tégument est devenu puissant, et les cellules de son assise interne, en contact avec le nucelle, commencent à s'allonger radialement et à se diviser.
- Fig. 11, 12. Base du nucelle avec l'assise de revêtement appartenant au tégument. Les cellules épidermiques du nucelle sont en partie refoulées par le sac embryonnaire.
- Fig. 13. Aspect de face de l'assise de revêtement
- Fig. 14. *Dahlia* sp. — Coupe longitudinale de la fleur : *st*, étamine.
- Fig. 15. *Limnanthemum* sp. — Coupe longitudinale de l'ovule. Le sac embryonnaire a refoulé le tissu du nucelle et touche à l'assise de revêtement. Le faisceau fibro-vasculaire s'étend jusqu'au micropyle.

Fig. 16 à 18. — *Lobelia Dortmanna* Lin.

- Fig. 16. Coupe longitudinale d'un jeune ovule.
- Fig. 17. *a*, aspect du sommet du nucelle; *b*, *c*, *d*, coupes transversales.
- Fig. 18. Coupe longitudinale d'un ovule plus avancé, déjà tout à fait anatrope. Dans la grande cellule sous-épidermique du nucelle on voit une cloison courbée comme dans le *Senecio* (fig. 10).
- Fig. 19 à 25. *Gesneria hybrida*. (*Tydaea* sp.). — Coupes longitudinales d'ovules: — Fig. 24, coupe transversale du nucelle avec tégument d'un ovule de même âge que dans la figure 23. Dans la figure 23 la cellule *m* est indivise; elle est divisée par deux cloisons courbées dans la figure 25.
- Fig. 26 à 28. *Rhododendron hirsutum*. — Très-jeunes ovules en coupe longitudinale, tous à peu près au même degré de développement, mais différemment conformés.

PLANCHE 13.

Fig. 1 à 6. — *Verbascum phæniceum* Lin.

- Fig. 1. Mamelon ovulaire en coupe longitudinale. Le nucelle est indiqué par la cellule *m*. Une division tangentielle dans l'assise sous-épidermique, au-dessous du futur tégument, est, selon moi, en rapport avec la courbure de l'ovule.
- Fig. 2 et 3. États plus avancés.
- Fig. 4. Coupe transversale du nucelle avec tégument d'un ovule semblable à celui de la figure 3.
- Fig. 5. Nucelle dans lequel la cellule *m* de la figure 3 est divisée par des cloisons gonflables recourbées.
- Fig. 6. Nucelle plus âgé, dans lequel une cellule mère du sac embryonnaire refoule les autres; l'épiderme du nucelle a été en partie réservé; l'assise de revêtement du tégument est en voie de développement.
- Fig. 7 à 9. — *Primula officinalis* Jacq.. — Coupes longitudinales de jeunes

ovules : fig. 7, avant le développement des téguments et du nucelle ; fig. 8, après leur formation ; à côté de la cellule *m*, les cellules *p* s'allongent également un peu.

Fig. 9. Le nucelle et les téguments sont déjà devenus très-grands.

Fig. 10. *Myrsine africana* (150/1). — Toutes les préparations, comme celle-ci, montrent qu'au point de vue histogénésique le placenta en partie est la continuation directe de l'axe ; les files de cellules de la moelle s'y continuent directement.

Fig. 11 à 14. — *Juglans regia* Lin.

Fig. 11 et 12. Deux ovules avec un tégument lobé.

Fig. 13. Ovule vu d'en haut.

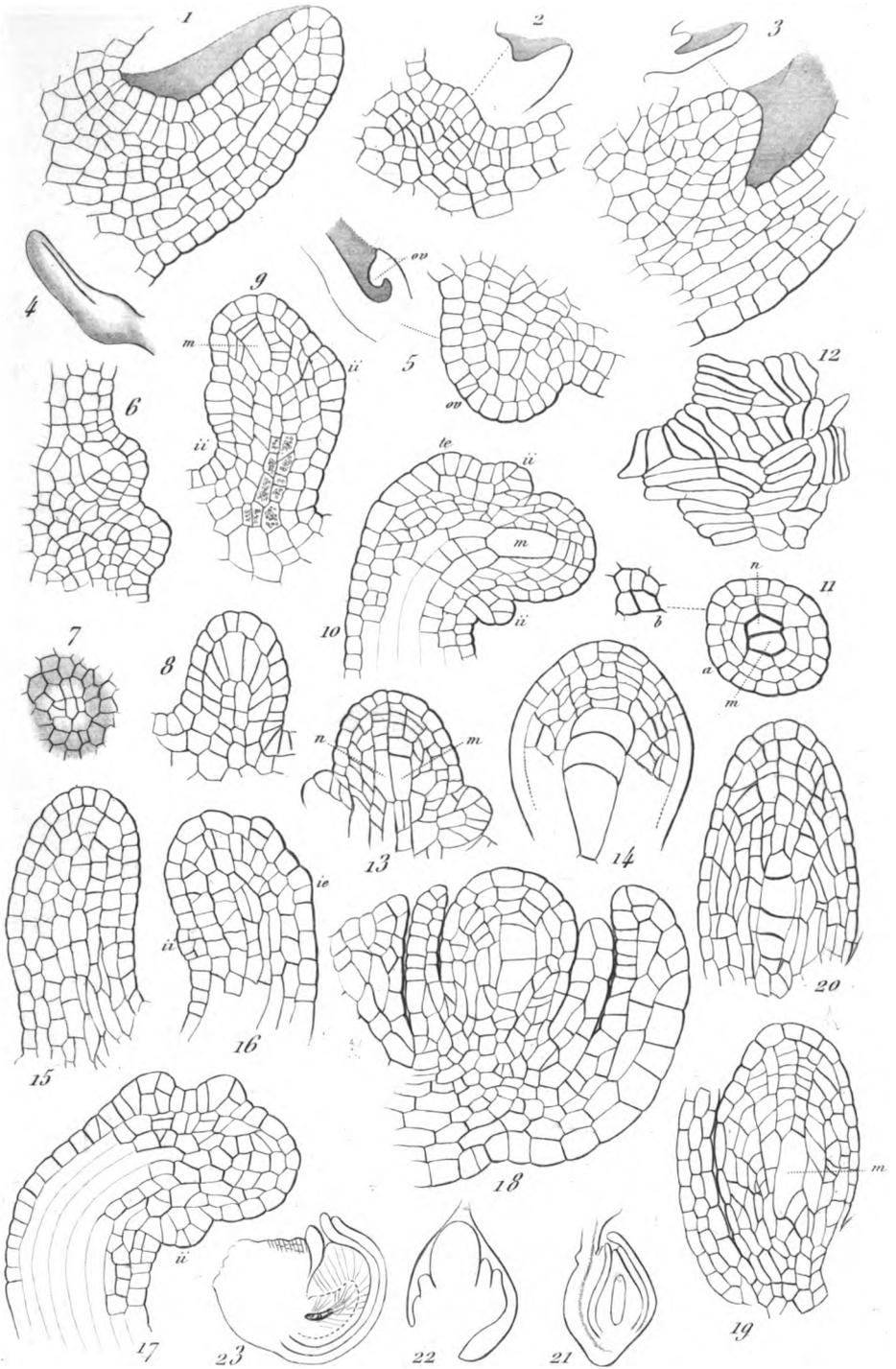
Fig. 14. Coupe longitudinale d'un ovule. L'arrangement des cellules est indiqué par des lignes.

Fig. 15 à 17. *Syringa vulgaris* Lin. — Coupes longitudinales d'ovules à différents âges.

Fig. 18 à 20. — *Symphytum orientale* Lin.

Fig. 18. Coupe longitudinale d'un ovaire ; aspect général et ovule plus fortement grossi ; les cellules épidermiques, remplies de granules, en *nc*, indiquent le sommet du nucelle.

Fig. 19 et 20. Coupes longitudinales de deux ovules plus âgés ; développement du tégument.

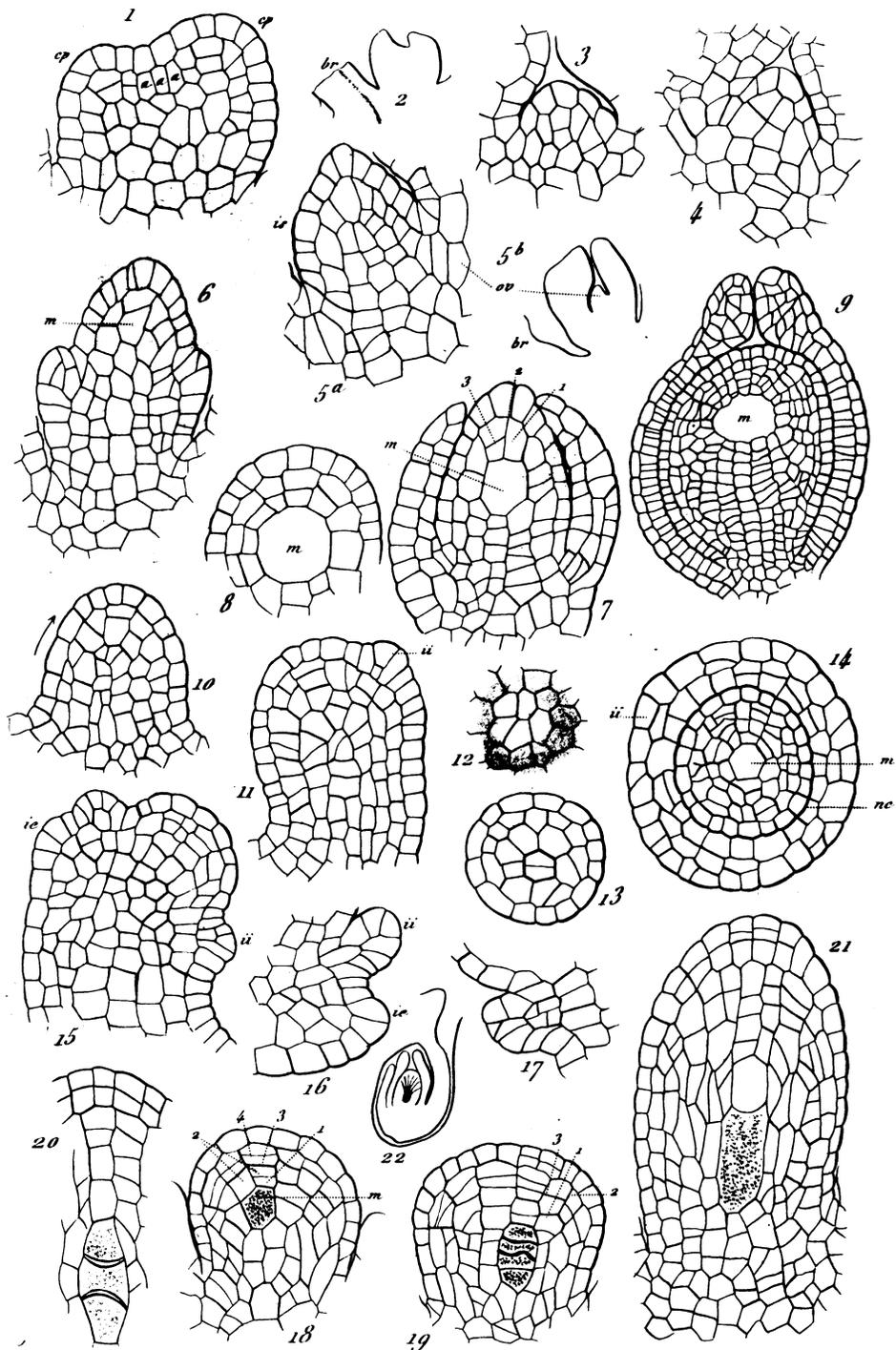


Warming del.

Pierre sc.

1. 5. *Geum urbanum*. — 6. 14. *Ribes nigrum*. — 15. 21. *Passiflora virens*.

22. *Pouzolzia*. — 23. *Agrostemma githago*.



Warming del.

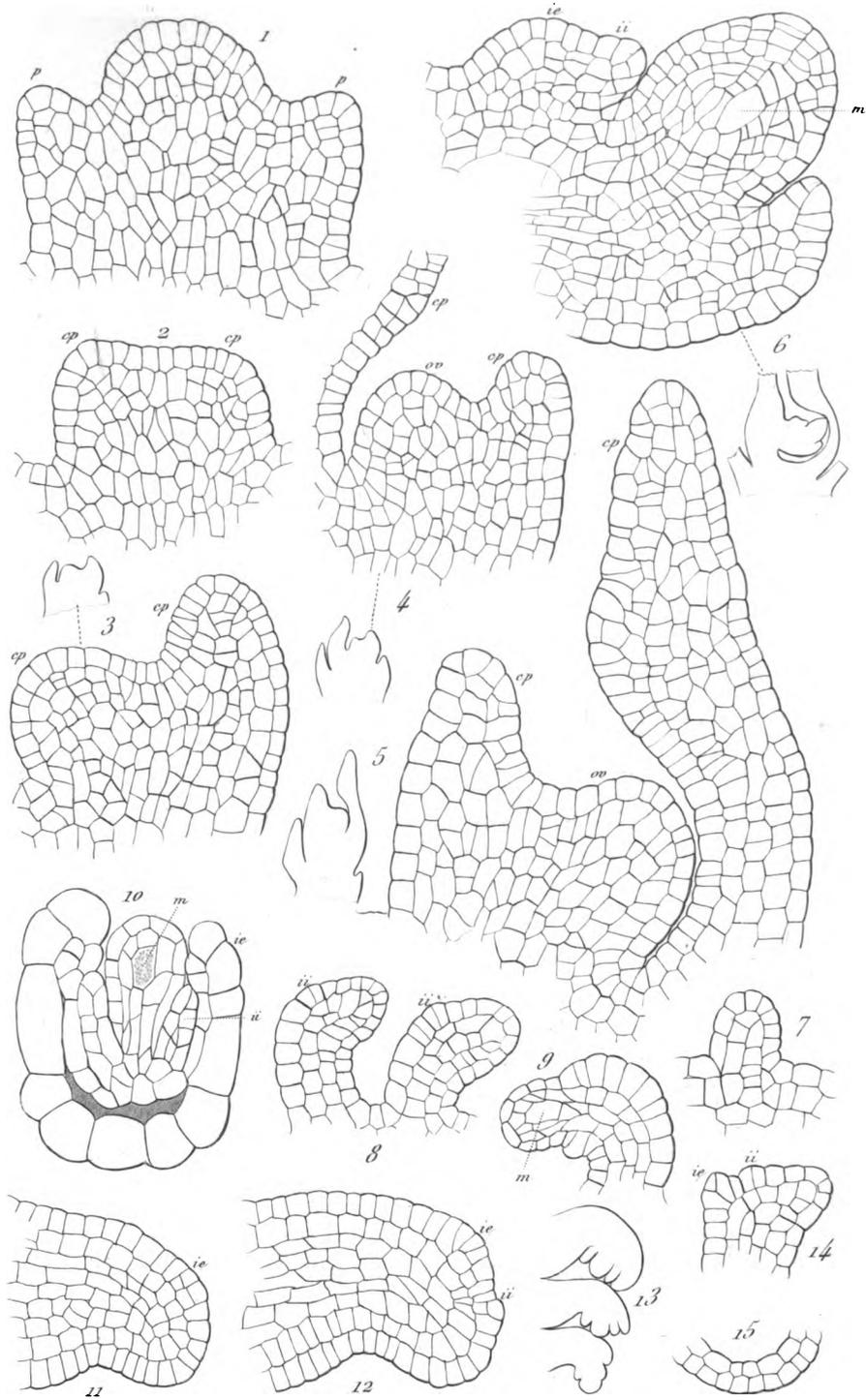
Pierre sc.

1, 9. *Peperomia*. — 10, 22. *Aristolochia clematitis*.

Imp. A. Salmon, r. Vieille Estrapade, 15, Paris.

VILLE DE LYON

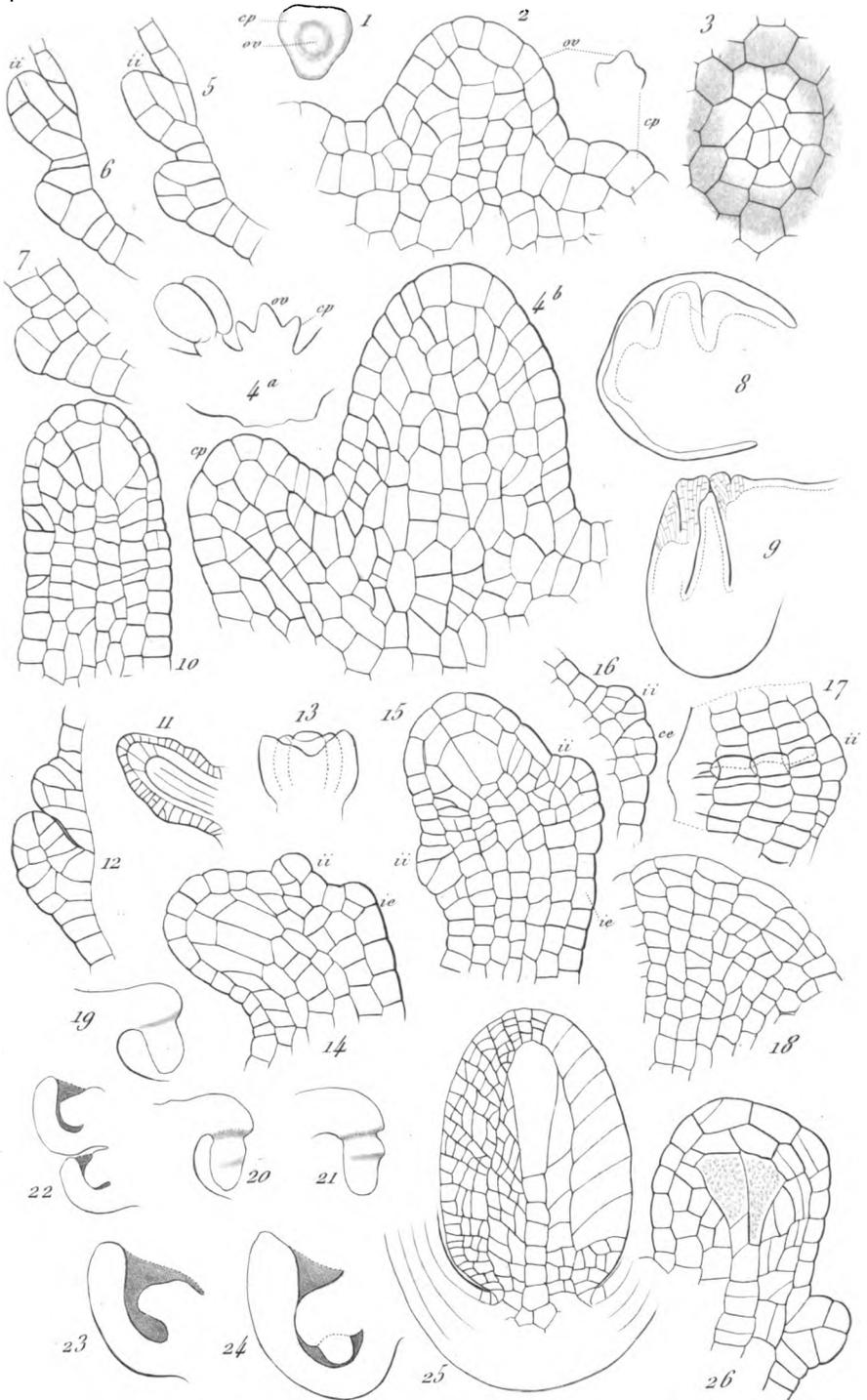
Digitized by Google Biblioth. du Palais des Arts



Warming del.

Pierre sc.

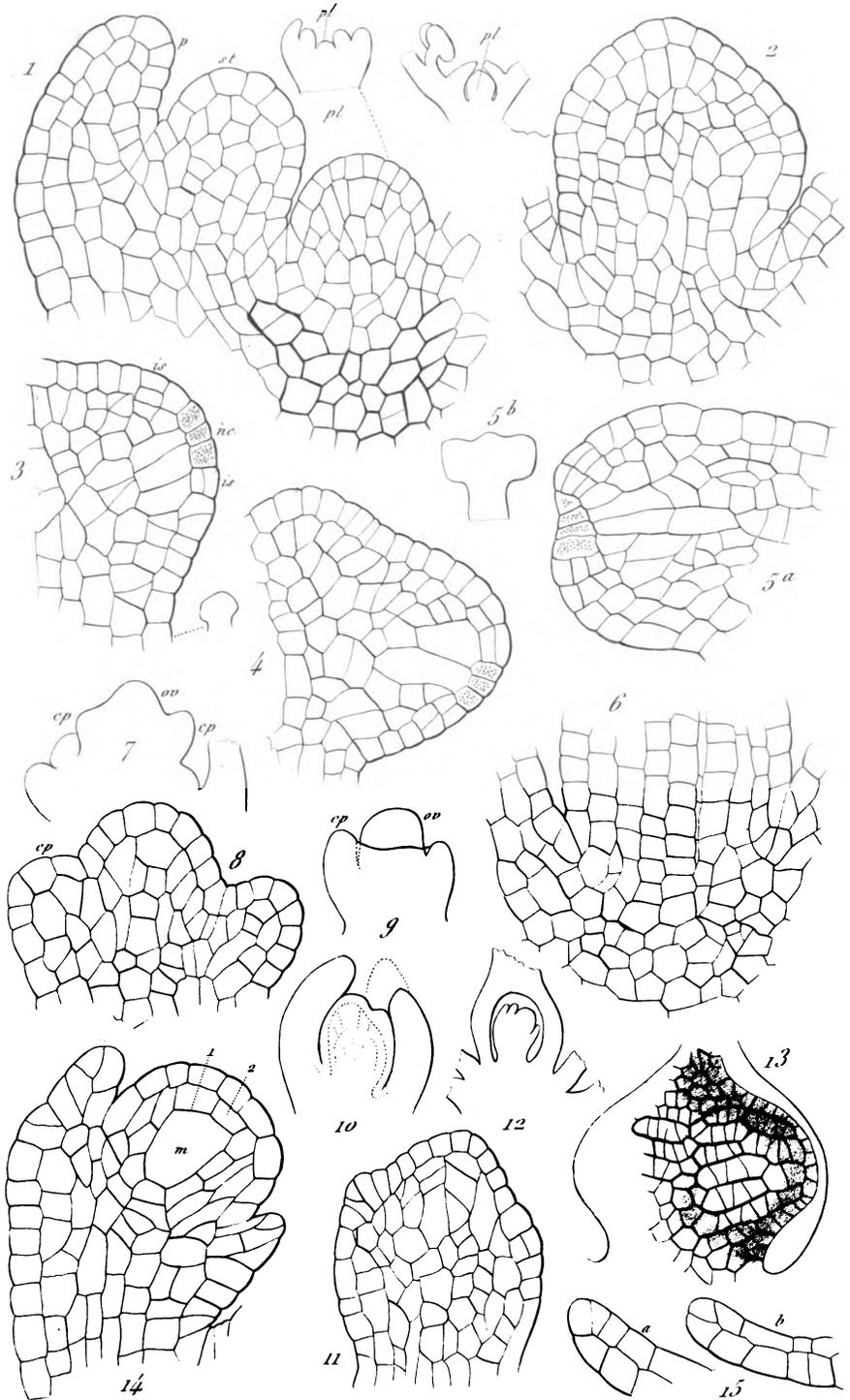
1. 6. *Ficus Carica*. — 7. 10. *Begonia heracleifolia*. —  
 11. 13. *Cuphea platycentra*. — 14. 15. *Centradenia floribunda*.



Warming del.

Pierre sc.

1. 4. *Rheum compactum*. — 5. 7. *Papaver Argemone*. — 8. 9. *Tropaeolum Lobbianum*. —  
 10. 12. *Helianthemum lavandulæfolium*. — 14. 18. *Viola tricolor*. — 19. 21. *Mohernia*. —  
 22. 24. *Ranunculus acris*. — 25. *Geum*. — 26. *Sparmannia*.

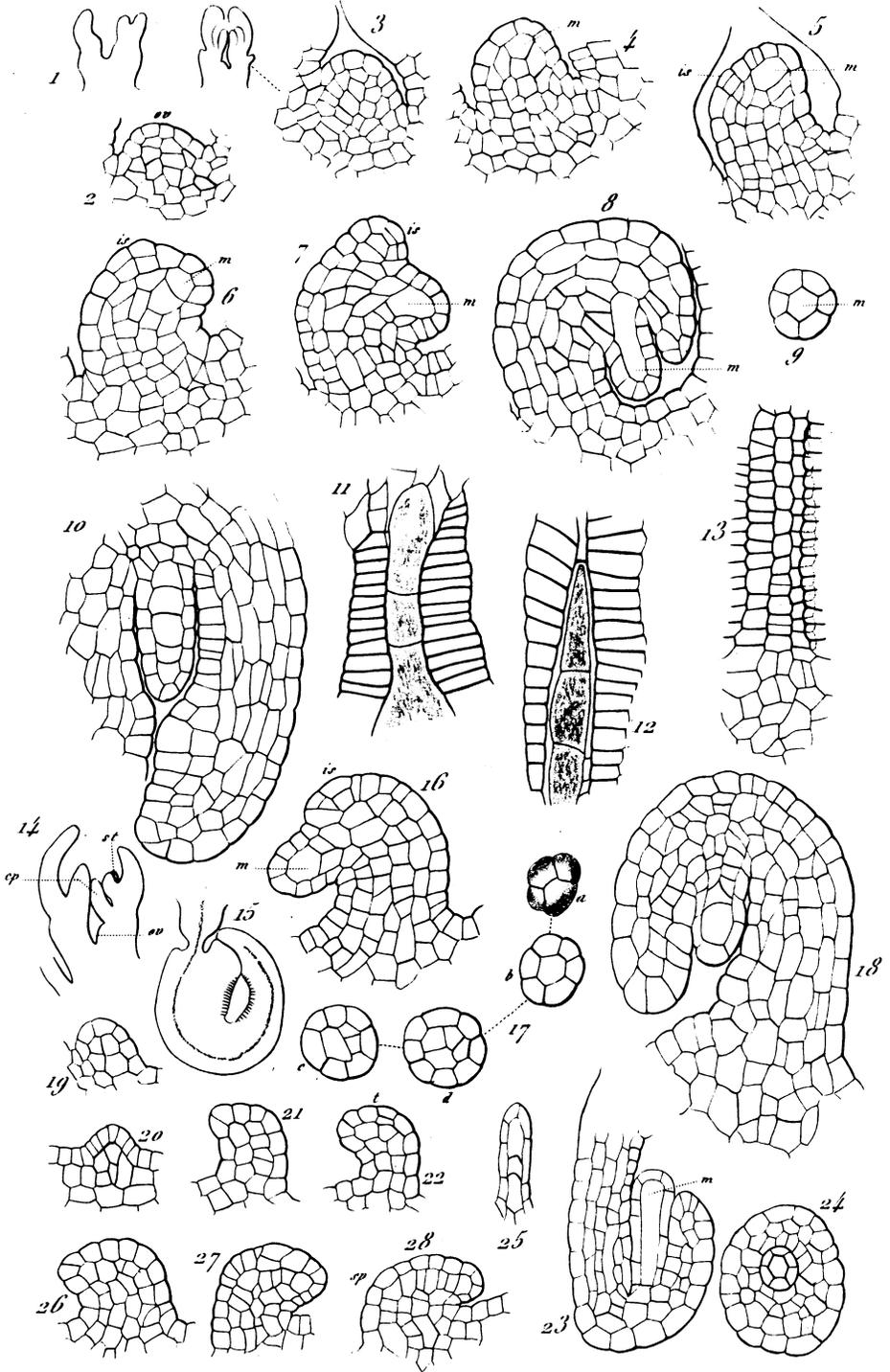


Warmington del.

Pierre sc.

1. *C. Thesium ebracteatum.* - 7, 12. *Blitum Bonus-Henricus.*

13. *Lamium album.* - 14, 15. *Convallaria Polygonatum.*



Warming del.

Pierre sc.

1. 13. *Senecio vulgaris*. — 14. *Dahlia*. — 15. *Limnanthemum*. — 16. 18. *Lobelia Dortmanna*. —  
 19. 25. *Gesneria hybrida*. — 26. 28. *Rhododendron hirsutum*.

