

**Zeitschrift:** Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Herausgeber:** Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Band:** 30 (1894)  
**Heft:** 114

**Artikel:** Recherches embryologiques sur l'Ephédra helvetica C.A. Meyer  
**Autor:** Jaccard, Paul  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-263971>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 12.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## RECHERCHES EMBRYOLOGIQUES

SUR

L'EPHEDRA HELVETICA. C. A. Meyer <sup>1</sup>

avec 8 planches (III à X) comprenant 60 figures

par PAUL JACCARD,

Docteur ès-sciences.

---

Travail présenté à la 4<sup>me</sup> réunion annuelle de la Société botanique suisse, à Lausanne, le 5 septembre 1893.

---

## INTRODUCTION

L'Ephedra est le seul genre européen de l'ordre des Gnétacées. Il ne comprend qu'une seule espèce suisse : *l'Ephedra helvetica* C. A. M., celle qui fait l'objet de cette étude. Cette charmante petite plante, dont le port rappelle certaines Prêles, est un des joyaux de la flore valaisanne si curieuse à tant d'égards. Bien qu'elle soit disséminée dans deux ou trois stations chaudes de la vallée du Rhône, elle paraît avoir son quartier général sur les pentes abruptes et dénudées de Valère et Tourbillon qu'elle émaille, vers la fin de l'été, de ses fruits rouges et succulents. Elle y vit en compagnie de l'*Opuntia vulgaris* et ajoute avec lui au cachet antique de ces pittoresques collines.

Le développement embryologique de l'Ephedra a été établi dans ses grandes lignes par M. E. Strasburger et figure dans ses deux ouvrages : *Die Coniferen u. die Gnetaceen* <sup>2</sup> et *Die Angiospermen u. die Gymnospermen* <sup>3</sup>.

En reprenant ce sujet, mon intention était moins de contrôler les assertions de M. Strasburger que d'étudier d'une manière plus approfondie certains points qu'il n'a fait qu'effleurer; tels sont : la formation de l'endosperme, le développement du pol-

<sup>1</sup> C. A. Meyer. *Versuch einer Monographie der Gattung Ephedra*.

« Mémoire de l'Acad. des sc. de St-Petersbourg, 1846. »

<sup>2</sup> E. Strasburger, *Die Coniferen und die Gnetaceen*. Jena, 1872.

<sup>3</sup> » *Die Angiospermen und die Gymnospermen*. Jena, 1879.

len, la fécondation, ainsi que les phénomènes accompagnant le développement de l'embryon et la maturation de la graine.

En outre, l'*Ephedra helvetica* n'ayant encore été l'objet d'aucune étude de ce genre, il ne me paraissait pas sans intérêt de rechercher jusqu'à quel point le développement embryologique varie avec l'espèce dans une famille où les différences génériques sont si considérables.

Ce travail, bien qu'il mette en lumière plusieurs points nouveaux, n'a pas la prétention d'avoir épuisé le sujet. Une étude encore plus approfondie de ce genre si singulier et si curieux par sa double nature gymosperme et angiosperme me paraît devoir donner encore bien des satisfactions.

Je ne me propose pas de citer et de discuter ici l'opinion des divers auteurs qui se sont occupés de l'*Ephedra*, me réservant de le faire au cours de cet exposé pour chaque chapitre en particulier.

J'ai commencé cette étude, dans le semestre d'été de 1892, dans le laboratoire de M. le professeur Dr A. Dodel, à Zurich, qui a bien voulu mettre à ma disposition les *Ephedra* qu'il avait récoltées à Sion en 1889.

Au mois de mai de l'an dernier, je suis allé moi-même à Sion, afin de récolter mon matériel jour par jour d'une manière régulière pendant le temps de la fécondation, et afin de faire sur place des cultures de pollen. Malheureusement notre petite *Ephedra* est assez délicate pour que les moindres contretemps lui soient funestes, de sorte que ma récolte de 1892 jointe à celle de 1889 ne me permit pas d'élucider certains points relatifs à la fécondation; j'ai préféré retarder cette publication, afin de profiter encore de la récolte de 1893.

Je suis heureux de remercier ici M. le professeur A. Dodel et M. le Dr Overton, son assistant, pour leur extrême obligeance et leurs bonnes directions.

Merci aussi à MM. O. et H. Wolf, de Sion, pour l'amabilité qu'ils ont mise à m'envoyer le matériel frais qui m'était nécessaire.

*Méthodes employées.* Les ovules que j'ai étudiés ont été fixés et durcis par l'alcool absolu pur ou additionné d'une solution de sublimé corrosif à 5 %, puis inclus dans la celloïdine pour être débités en coupes longitudinales et transversales, colorées par l'Hématoxyline de Grenacher et disposées autant que possible en séries.

Le plus souvent les ovules ont été débarrassés du tégument externe dont la dureté nuit à la préparation des coupes.

Le plan suivi dans ce travail est le suivant :

## CHAPITRE I<sup>er</sup>

### *Fleur femelle.*

1. Naissance et développement du bourgeon florifère.
2. Naissance du sac embryonnaire.
3. Formation de l'endosperme.
4. Formation et développement des archégones, oosphère.
5. Enveloppe corpusculaire.
6. Chambre pollinique.
7. Epiderme du nucelle.
8. Téguments ovulaires.

## CHAPITRE II

### *Fleur mâle.*

1. Naissance et développement.
2. Formation et développement du pollen.

## CHAPITRE III

1. Pollinisation.
2. Fécondation, formation de l'œuf.

Formation de l'embryon et phénomènes qui l'accompagnent dans les corpuscules, l'enveloppe corpusculaire et l'endosperme.

3. Développement de l'embryon. Digestion de l'albumen.

## CHAPITRE IV

Résumé et conclusions.

## CHAPITRE I<sup>er</sup>

### **Fleur femelle.**

1. *Naissance et développement du bourgeon florifère.*

C'est dans les premiers jours d'avril qu'apparaissent dans l'*Ephedra helvetica* du Valais les bourgeons à fleurs. Ils occupent la place des bourgeons axillaires végétatifs et ne s'en distinguent tout d'abord par aucun caractère.

La fig. 16 de la pl. VI, nous montre un semblable bourgeon à



peine dégagé de l'écaille qui le porte et déjà pourvu de quatre paires de feuilles. Ce n'est qu'au-dessus de la cinquième ou sixième paire qu'un premier changement se manifeste : l'axe du bourgeon primaire cesse de s'accroître en donnant naissance à deux rameaux secondaires, à l'extrémité desquels vont se développer les fleurs (fig. 22).

La fig. 17 représente le sommet d'un de ces rameaux secondaires encore très jeune. Le cône végétatif qui forme le nucelle y est entouré de deux bourrelets circulaires qui ne tardent pas à l'envelopper complètement, ainsi que le montrent les fig. 18-22, et qui constitueront les deux enveloppes de la fleur. L'interne, mince et délicate, s'allonge en un long tube micropylaire (fig. 22), l'externe, plus épaisse et possédant une structure foliaire, laisse à son sommet une étroite ouverture par laquelle s'échappe le tube micropylaire. C'est elle qui, par sa lignification ultérieure, formera la coque dure et résistante qui enveloppe la graine. Le bourgeon femelle définitivement constitué se compose de 4-5 paires de feuilles connées à la base, alternant sous un angle de 90° et portées par un court pédoncule. La dernière paire enveloppe très exactement les deux fleurs dont on ne voit plus guère que les tubes micropylaires.

Si tous les auteurs contemporains s'accordent à considérer l'Ephedra comme Gymnosperme, il existe entre eux de grandes divergences quant au degré de cette gymnospermie, divergences provenant de la valeur morphologique attribuée à l'enveloppe extérieure de l'ovule, celle que nous appellerons désormais *la coque*.

1. Dans son mémoire intitulé *Anatomie comparée des fleurs femelles des Gymnospermes* M. Van Tieghem considère la coque comme une feuille carpellaire unique dont les bords se seraient soudés et qui porteraient l'ovule sur sa face ventrale<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> A ce sujet les divergences entre les auteurs plus anciens sont encore plus considérables ; A. Richard (*Commentatio botanica de Conif. et Cycad.*, 1826) considérait la fleur femelle comme formée par un *involucelle* (dernière paire de bractées stériles) un *calice* (la coque) et un *pistil*, le tégument interne.

Pour C.-A. Meyer (*Versuch einer Monograph. der Gattung Ephedra*, loc. cit.), la fleur comprenait également un *involucelle* renfermant deux téguments.

R. Brown, Tulasne (An. sc. nat., 1863), et Eichler (An. sc. nat., 1863), voyaient dans la coque l'homologue du Péricône des fleurs mâles.

2. M. Strasburger, dans *Die Coniferen und die Gnetaceen*, la fait provenir de la soudure de la première et unique paire de feuilles du rameau secondaire qui se seraient soudées transversalement. Cette opinion est également partagée par M. Bertrand dans son étude sur les *Téguments séminaux des Gymnospermes*.

3. Enfin, dans *Die Angiospermen und die Gymnospermen*, M. Strasburger, revenant de sa première opinion, ne voit plus dans la coque qu'un simple tégument, opinion émise également par Endlicher trente ans auparavant dans son *Synopsis Coniferarum*.

Frappé par un désaccord aussi manifeste, je me suis décidé à reprendre l'étude du développement de cet organe, bien que cela ne rentrât pas dans le plan primitif de mon travail.

La conclusion à laquelle j'arrive, c'est que la coque est de nature foliaire et représente très probablement la première paire de feuilles fertiles du rameau secondaire, soudées l'une à l'autre à la suite d'une adaptation spéciale à la protection de l'ovule <sup>1</sup>.

La nature foliaire de la coque me paraît ressortir clairement :

1° *Du fait de sa structure qui est absolument la même à l'origine que celle des autres feuilles du bourgeon.*

En effet, sur une coupe transversale de la coque avant la lignification on observe les éléments suivants qui se retrouvent dans le même ordre et sous le même aspect dans la section d'une des bractées :

a) Epiderme à parois épaisses, allongé radialement et pourvu d'une couche cuticulaire développée.

b) Une assise hypodermique à parois légèrement épaissies et présentant un seul rang de cellules.

<sup>1</sup> L'étude de la distribution des faiscs. fib.-vasc. me conduit aux mêmes résultats que MM. Van Tieghem et E. Strasburger. L'axe du bourgeon florifère de l'*Ephedra* a tout d'abord, comme celui du bourgeon purement végétatif, huit faisceaux. Chaque feuille reçoit deux rameaux divergents, qui avant de quitter l'entre-nœud se réunissent pour former un faisceau intercalaire destiné à rester dans l'axe qui possède alors six faisceaux. Lorsque l'axe se bifurque, chaque rameau en reçoit trois qui présentent tous leurs trachées à l'intérieur. Deux d'entre eux, après avoir envoyé une branche dans la coque (fig. 4) se divisent encore en deux rameaux dont les terminaisons se réunissent et viennent s'épanouir dans la capsule vasculaire de la base du nucelle. Le troisième faisceau s'éteint rapidement et disparaît avant d'avoir atteint l'extrémité du rameau (fig. 1-4).

c) Cinq à dix rangs (suivant l'épaisseur) de cellules sensiblement égales, arrondies, à parois minces, faiblement aplaties.

d) Une couche de cellules fibreuses petites, à parois très épaisses.

e) Un épiderme interne semblable au précédent, mais à parois plus minces.

2° *De la présence de stomates sur les deux faces.*

3° *De la présence d'une modification particulière de son parenchyme, au lieu d'insertion sur le rameau*, phénomène caractéristique également pour les autres feuilles du bourgeon.

Cette modification consiste en un épaississement des parois du parenchyme situé au-dessous de l'aisselle, accompagné d'une coloration jaune-brunâtre qui présente le même aspect à la base de la coque (fig. 5, p. III).

4° *Du fait que cet organe est vascularisé par un rameau* ainsi que l'établit l'étude du parcours des faisceaux fib.-vasc. (fig. 4 et 5).

5° Enfin, la présence sur la dernière paire de bractées de *papilles* analogues à celle de la coque, prouve encore la similitude de ces deux organes.

Notre manière d'envisager la coque comme le résultat de la soudure de deux feuilles peut se justifier en considérant :

1° Que chez les conifères le rameau fertile produit également une paire de feuilles transversales qui se soudent l'une à l'autre. Cette assimilation est d'autant plus naturelle ici, que l'alternance régulière des paires de feuilles stériles de 90° en 90° exige, pour se continuer une paire de feuilles transversales à la place occupée par la coque.

2° Que dans la coupe transversale du rameau fertile, la coque apparaît d'abord à droite et à gauche du plan médian<sup>1</sup>, points qui, avec les progrès de la croissance, restent ceux de sa plus grande épaisseur.

3° Que toutes les autres paires de feuilles sont soudées à leur base et cela d'autant plus complètement qu'elles sont plus jeunes.

4° Enfin que le sommet distinctement labié de la coque semble représenter les sommets respectifs de deux feuilles soudées, et que la dépression qu'elle présente suivant le plan

<sup>1</sup> Rappelons que le *plan médian* est celui qui passe par l'axe de la plante et le rameau floral. Le *plan transversal* lui est perpendiculaire.

médian avant son complet développement, accentue encore cette impression.

Pourtant cette manière d'envisager la coque se heurte à une difficulté : tandis que toutes les feuilles du bourgeon reçoivent deux faisceaux fibro-vasculaires, chaque moitié de la coque n'en reçoit qu'un. Ce fait ne me paraît cependant pas suffisant pour infirmer notre manière de voir, car les exemples d'une semblable variation entre les diverses feuilles d'une même plante ne sont pas rares.

L'étude anatomique pure de la fleur femelle d'*Ephedra*, ne me semble pas permettre une autre interprétation morphologique que celle que nous lui donnons. Seules des considérations théoriques ont pu amener M. Strasburger à voir dans la coque un second tégument; c'est ce qui ressort du reste clairement de cet alinéa que je me permets de transcrire <sup>1</sup> :

« La signification que j'attribuais autrefois à l'enveloppe unique de l'ovule des Conifères était appuyée sur l'homologie qu'elle me paraissait montrer avec l'enveloppe extérieure des Gnetacées.

» Cette dernière enveloppe me paraissait alors être de même nature que l'enveloppe ovarienne des Angiospermes.

» Je suis complètement revenu de cette dernière opinion sans toutefois abandonner la première (homologie de l'enveloppe extérieure des Gnetacées avec l'enveloppe unique des Conifères). Mais, maintenant que je tiens l'enveloppe ovulaire des Conifères pour un tégument, je dois aussi étendre cette signification à l'enveloppe externe des Gnetacées <sup>2</sup>. »

La seule preuve anatomique qui parle uniquement en faveur de ce point de vue, c'est que l'épiderme du bourgeon florifère participe à la formation des feuilles stériles. Néanmoins, cet argument ne me semble pas suffisant pour conclure à la nature tégumentaire de la coque, d'autant plus que ce point excepté, la description anatomique et embryogénique que donne à ce sujet M. Strasburger dans son second ouvrage n'est pas sensiblement différente de celle qui lui avait servi à soutenir sa première opi-

<sup>1</sup> *Angiosp. u. Gymnosp.*, p. 96.

<sup>2</sup> Pour expliquer la nature tégumentaire de la coque de l'*Ephedra*, M. Strasburger l'assimile à celle du *Taxus*. Cette assimilation ne me paraît pas justifiée, car la coque des graines du *Taxus* n'a ni la forme ni la structure des feuilles stériles des bourgeons femelles, contrairement à ce qui a lieu chez l'*Ephedra*.



nion. (Comp. *Ang. u. Gymn.*, pages 97-99 et *Conif. u. Gnetac.*, pages 77-78.)

Au moment de m'occuper du point de vue de M. Van Tieghem<sup>1</sup>, je m'aperçois qu'il a abandonné dans son *Traité de botanique*<sup>2</sup> son ancienne interprétation. A la page 1474, à propos des Ephedra, nous lisons :

« Pour former la fleur, le rameau ne produit que deux écailles  
 » latérales concrescentes sur les deux bords et dans toute leur  
 » longueur en forme de bouteille et avorte au-dessus d'elles. C'est  
 » à la base de cette double écaille close et sur sa face interne  
 » qu'est inséré un ovule orthotrope unitégumenté.... Les deux  
 » carpelles concrescents forment donc ici un ovaire clos.... dé-  
 » pourvu de style et de stigmate et qui porte l'ovule sur sa face  
 » interne. »

Quelque séduisante que soit cette dernière conception au point de vue phylogénétique, elle ne me paraît pas justifiée dans l'espèce qui nous occupe.

Physiologiquement parlant, la coque de l'Ephedra est, il est vrai, tout à fait comparable à un ovaire uniloculaire monosperme indéhiscent, privé de style et de stigmate, de même qu'on peut attribuer à la partie externe du tube micropylaire la valeur d'un style et d'un stigmate; mais au point de vue morphologique, cette assimilation ne me paraît plus possible, attendu que l'ovule n'est pas porté directement par les deux bractées fertiles, mais par le rameau dont il occupe le sommet.

Ce qui le prouve, c'est que la concrescence de l'ovule avec la face supérieure des bractées s'efface au fur et à mesure de la maturation, et qu'il ne reste bientôt plus porté que par le prolongement du rameau.

L'examen de la figure 5 nous montre que nous sommes bien en présence d'un ovule sessile sur le sommet d'un rameau.

De bonne heure déjà, par suite de l'élargissement de la cupule vasculaire, d'une part, et de son détachement progressif de la surface de la coque, d'autre part, le tégument paraît se détacher du nucelle (fig. 5). La position de la chalaze et du hile ressort alors d'une manière frappante (voy. aussi fig. 15).

Ainsi qu'on le voit, l'interprétation que nous donnons de la fleur femelle de l'Ephedra tient à la fois de celles de M. Stras-

<sup>1</sup> *Anat. comp. de la fleur*, etc. An. des sc. nat. Sér. V, t. X, page 291.

<sup>2</sup> *Traité de botanique*, 2<sup>me</sup> édit., 1891.

burger et de M. Van Tieghem. Comme le premier, nous admettons que l'ovule est porté à l'extrémité du rameau fertile, et, avec le second, nous rejetons la nature tégumentaire de la coque que nous considérons comme le résultat de la soudure de deux bractées transversales, sans toutefois lui accorder la valeur morphologique d'un ovaire.

Anatomiquement gymnosperme, l'Ephedra est angiosperme au point de vue physiologique et les deux enveloppes de sa fleur femelle remplissent d'une manière parfaite le rôle dévolu au pistil dans les plantes supérieures qui est de retenir le pollen, de conduire le tube polinique, et de constituer autour de la graine en formation une enveloppe hermétique.

Considérée comme nous l'avons fait, l'Ephedra représenterait un essai d'angiospermie spécial aux phanérogames inférieures qui aurait persisté comme type indépendant, plutôt qu'une forme ancestrale d'où seraient dérivées les angiospermes actuelles.

## 2. *Naissance du sac embryonnaire.*

L'apparition du sac embryonnaire suit de très près la première ébauche du bourgeon axillaire, ainsi qu'on peut s'en rendre compte en comparant les figures 16 et 18, pl. VI, provenant d'échantillons récoltés à quatre jours de distance.

Le premier développement du sac est si rapide que je n'ai pas réussi à rencontrer de stade plus jeune que celui de la figure 18, pl. VI. Nous y voyons une grosse cellule pourvue d'un noyau central volumineux, surmontée de trois autres cellules que l'aspect de leur noyau et leur position forcent à rattacher au sac embryonnaire. Sans aucun doute la cellule-mère primordiale du sac située d'abord plus haut vers le sommet du nucelle a subi deux cloisonnements successifs avant de se transformer en sac embryonnaire. Dans la fig. 19 le sac pourvu de deux noyaux séparés par une vacuole est encore réuni à sa dernière cellule-fille; dans le stade suivant (fig. 21) la séparation est complète et nous voyons le sac déjà grossi et contenant six noyaux, surmonté par ses cellules-filles en voie de désorganisation; il est en outre entouré sur toute sa périphérie de cellules aplaties dont le contenu lui a fourni sans doute les aliments que nécessite son rapide accroissement.

C'est sur la ligne d'insertion du tégument ovulaire qu'apparaît toujours le jeune sac embryonnaire; elle en marque sa limite inférieure.

Pendant son premier développement, le sac embryonnaire se présente sous la forme d'une sphère occupant assez exactement le centre du nucelle; plus tard il s'accroît très inégalement et l'on voit sa partie inférieure s'amincir et s'allonger jusqu'à venir s'appuyer sur la cupule vasculaire du nucelle, ainsi que le montre la fig. 5.

### 3. *Formation de l'endosperme.*

La plupart des auteurs qui se sont occupés de l'embryogénie des Gymnospermes, ont été très sobres de détails en ce qui concerne la formation de l'endosperme et se sont bornés à décrire ce phénomène dans ses grandes lignes<sup>1</sup>; c'est pourquoi je me permettrai d'en faire une description quelque peu détaillée pour l'Ephedra, d'autant plus que j'ai obtenu sur ce point une série de préparations vraiment remarquables.

Nous connaissons déjà (fig. 18-21, pl. VI) les premiers stades de cette formation. Le jeune sac embryonnaire présente successivement un, deux, quatre, puis six à huit noyaux; son protoplasma interrompu par de grosses vacuoles le remplit alors presque entièrement, mais peu à peu il s'applique plus ou moins complètement contre la membrane du sac, entraînant avec lui les noyaux qui deviennent pariétaux et paraissent augmenter notablement de volume.

Dans les préparations colorées à l'hématoxyline, ils restent assez pâles et sont très gros relativement aux dimensions du sac. La fig. 23, pl. VII, nous montre un sac fortement grossi contenant environ huit noyaux: les trois que nous voyons appliqués contre la membrane au centre de la figure vont nous permettre d'étudier facilement leur structure; ils sont de forme assez irrégulière, parfois ellipsoïde à contours peu marqués. L'intérieur semble formé par un liquide hyalin dans lequel apparaissent deux sortes de granulations: les unes petites et pâles, les autres irrégulières, plus grosses et très colorées. On remarque en outre un ou plus souvent deux nucléoles rapprochés l'un de l'autre et entourés d'une zone très réfringente qui reste à peu près incolore.

Si l'on suit pas à pas le développement du sac à partir du stade des huit noyaux, on est frappé de le rencontrer sous deux aspects toujours les mêmes: *ou bien tous les noyaux sont au repos*

<sup>1</sup> La première description détaillée de ce phénomène est due à Hofmeister, *Vergleichende Untersuchungen*, p. 127-141.



(cas de la fig. 23, pl. VII) ou bien ils sont tous en division (fig. 24-26, pl. VII). Suivant le degré de développement du sac embryonnaire, il m'est arrivé d'y compter 8, 16, 32, 58-60, 100-115 noyaux (les nombres réels pour ces deux derniers cas étant probablement 64 et 128), et toujours les noyaux au repos présentaient l'aspect que nous avons décrit ci-dessus. Cependant au fur et à mesure de leur accroissement numérique ils paraissaient légèrement plus petits et plus colorés que ceux des tout jeunes sacs; de leur côté les noyaux en division *montraient tous le stade de la plaque équatoriale* après la division en deux des segments chromatiques. Cette alternance régulière dans l'aspect des noyaux libres du sac embryonnaire nous indique que la division s'y passe avec une grande soudaineté et un remarquable ensemble. A ce sujet une étude encore plus approfondie que celle que j'ai pu faire permettra peut-être d'obtenir les stades intermédiaires de la division.

Ce phénomène présente-t-il la même régularité et les mêmes caractères chez toutes les Gymnospermes? Je ne l'ai, pour ma part, jamais vu signaler avec autant de netteté.

M<sup>lle</sup> C. Sokolowa, dans un travail qui a précisément pour objet *la naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques Gymnospermes*<sup>1</sup> (entre autres de l'*Ephedra vulgaris*), ne mentionne rien de semblable. Comme il est difficile d'admettre que nous soyons en présence d'un procédé de division spécial à l'*Ephedra helvetica*, nous devons supposer que cette régularité est générale, mais difficile à observer.

La fig. 24, pl. VII, représente un fragment d'un sac dans lequel j'ai pu compter entre 100 et 115 noyaux tous au stade de la plaque nucléaire. Avec un faible grossissement ils apparaissent comme de petites étoiles sur un fond clair faiblement granuleux et très peu coloré, très homogène, masquant les filaments achromatiques qui n'apparaissent alors qu'aux deux pôles.

La netteté des figures permet de constater sans trop de peine les segments chromatiques; leur nombre est le plus ordinairement de 8 de chaque côté de la plaque.

Il ne m'a pas été possible d'évaluer avec une entière certitude le nombre des segments chromatiques dans les noyaux des tissus ovulaires, mais ce nombre est en tout cas égal ou supérieur à 12, fait fort intéressant à relever et qui vient confirmer pour

<sup>1</sup> Moscou 1891, et Bulletin de Moscou 1890.

les Gymnospermes ce que M. Guignard <sup>1</sup>, dans ses belles études sur la fécondation, a si bien établi pour les noyaux du sac embryonnaire des Angiospermes, à savoir que le nombre de leurs segments chromatiques est différent de celui des noyaux des cellules somatiques.

De nouvelles recherches permettront de fixer avec plus de précision le nombre des segments chromatiques des noyaux, non seulement dans l'endosperme et les tissus de l'ovule, mais, ce qui serait encore plus intéressant, dans le noyau de l'oosphère et de ses descendants, ce qu'il m'a été jusqu'ici impossible d'établir.

Le phénomène de division tel que nous l'avons décrit ne se continue pas indéfiniment : lorsque la paroi du sac embryonnaire est complètement tapissée de noyaux, ce qui paraît arriver chez l'*Ephedra helvetica* généralement après la huitième bipartition, c'est-à-dire lorsque leur nombre s'élève à 250 environ, ils changent d'aspect : leur contour devient sphérique et leurs granulations plus égales et plus serrées se colorent fortement (comparez fig. 23 et 27, pl. VII). En même temps apparaissent, rayonnant sur tout le pourtour des noyaux, de nombreux filaments achromatiques hyalins, incolores, qui s'étendent tout d'abord d'un noyau à l'autre, mais sont bientôt partagés dans leur milieu par la formation des plaques cellulaires. Ces plaques découpent des cellules hexagonales dont la régularité varie avec la forme du sac sur lequel elles s'appuyent et qui circonscrivent chacune un noyau.

Ce stade déjà décrit chez les Angiospermes comme chez les Gymnospermes présente ici un cachet de régularité particulièrement frappant.

Les noyaux qui tout d'abord tapissent toute la paroi du sac embryonnaire en s'appliquant contre elle, s'avancent insensiblement vers l'intérieur rétrécissant de plus en plus la cavité du sac. Ils sont accompagnés par les membranes cellulaires qui ne cessent de s'accroître en formant de véritables *alvéoles*, fermées extérieurement par la membrane du sac et limitées à l'intérieur par la couche protoplasmique et par leur noyau (fig. 28, pl. VII).

Comme la surface interne du sac diminue au fur et à mesure de la progression des alvéoles, quelques-unes d'entre elles se

<sup>1</sup> L. Guignard, *Nouvelles études sur la fécondation*. « Ann. des sc. nat. » 7<sup>e</sup> S. T. 14, 1892.

ferment avant d'atteindre le centre du sac. La fig. 28 nous montre que, durant cette progression, l'aspect des noyaux n'a pas changé.

Dans la partie inférieure du sac, les alvéoles se sont rencontrées et refermées. Le phénomène se continue de la même manière jusqu'à complète oblitération de la cavité du sac, et rien n'est plus facile que d'en suivre la marche.

En comparant mes figures à celles de M<sup>lle</sup> C. Sokolova<sup>1</sup> se rapportant au même sujet, on constate entre elles une différence assez notable. Ainsi la fig. 3 b, pl. XII de son mémoire, montre dans une alvéole en voie de croissance le noyau relié aux parois cellulaires par des prolongements filiformes de protoplasma granuleux relativement peu nombreux, tandis que la fig. 28 de ma pl. VII, représentant le même stade, montre que les noyaux ont conservé leur même aspect depuis le commencement de la formation des alvéoles, et qu'ils sont toujours reliés aux bords accroissants des membranes par des filaments achromatiques rayonnants<sup>2</sup>.

De plus, je n'ai jamais remarqué que les noyaux avant la formation des alvéoles soient reliés entre eux par de grosses granulations chromatiques très apparentes<sup>3</sup>; le protoplasma du sac à ce moment-là m'a toujours paru conserver son aspect homogène finement granuleux.

Après la fermeture des alvéoles, la formation de l'endosperme entre dans une voie nouvelle. Les noyaux quittent l'extrémité fermée des cellules pour se rapprocher de la paroi du sac. Chemin faisant, ils commencent à se diviser, mais sans ordre apparent et sans présenter rien de fixe et de régulier, si ce n'est la direction des cloisons qui sont toujours radiales ou concentriques par rapport au sac, pour autant du moins que les progrès de sa croissance ne les ont pas modifiées.

La fig. 44, pl. VIII, légèrement schématisée, représente mieux que ne pourrait le faire une longue description l'aspect du sac embryonnaire à ce moment-là. Ce qui frappe tout d'abord, c'est la diversité des noyaux : ceux qui ne se sont pas encore divisés sont gros, pâles, sensiblement ovoïdes; ils sont ordinairement disposés, ainsi que le montre la figure, en un cordon lâche, pa-

<sup>1</sup> M<sup>lle</sup> C. Sokolowa, Loc. cit. (planche 12).

<sup>2</sup> Visibles sur la fig. 28 seulement pour les noyaux vus de face.

<sup>3</sup> M<sup>lle</sup> C. Sokolowa, Loc. cit., p. 19.

rallèlement à la paroi du sac ; les autres, d'autant plus petits qu'ils résultent d'un plus grand nombre de divisions, sont sphériques, très colorés et présentent simultanément toutes les phases de la karyokinèse.

La fig. 44 représente la marche habituelle du phénomène. Elle n'est cependant pas absolue, car il m'est arrivé de rencontrer des sacs embryonnaires où les noyaux des alvéoles se multiplient sans former tout d'abord des cloisons tangentielles ; mais ce cas est très rare.

On remarque en outre, de chaque côté de la ligne d'intersection des alvéoles, une division beaucoup plus active des noyaux. Il en résulte la formation d'une zone centrale étroite et allongée à cellules plus petites, beaucoup plus riches en noyaux, qui tranche par sa coloration sur le reste de l'endosperme et qui persiste ordinairement jusqu'aux premières phases du développement de l'embryon.

Quoi qu'il en soit, le résultat final de la division des alvéoles est de remplir le sac d'un tissu homogène formé de petites cellules serrées présentant ordinairement une grande régularité ainsi que le montre la fig. 45, pl. VIII.

#### 4. *Formation et développement des archégones.*

Le sac embryonnaire, tel que nous l'avons laissé, ne conserve pas longtemps son aspect. Les cellules, d'abord toutes soudées entre elles, ne tardent pas à se séparer et, tout en conservant leurs positions respectives, s'isolent complètement les unes des autres. En même temps certaines cellules, situées sous le sommet du sac, commencent à se diviser pour former les *corpuscules* ou *archégones* ; elles grossissent, s'accroissent plus vite que leurs compagnes, deviennent plus pâles et se remplissent d'un protoplasma vacuolaire, puis se divisent successivement deux fois à leur partie supérieure pour former le col et la cellule de canal. La cellule du col se divise de nouveau, ainsi que le font le reste toutes les autres cellules de l'enveloppe, mais sans se différencier d'avec elles.

Dans son mémoire déjà cité, M<sup>lle</sup> C. Sokolowa fait provenir les corpuscules de l'*Ephedra vulgaris* d'un groupe de cellules à section triangulaire situées sous le sommet des archégones et qui en s'accroissant donneraient directement les archégones<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Sokolowa, Loc. cit., fig. 22 b, c, d et e, pl. XII et page 33.



Je crois, pour ma part, que la forme particulière de ces cellules est uniquement déterminée par la courbure du sommet du sac et qu'elle n'est pas en corrélation avec la formation des archégones. En tout cas chez l'*Ephedra helvetica*, ces alvéoles, comme toutes les autres, se divisent à plusieurs reprises et c'est en définitive, autant qu'il est possible d'en juger, de cellules d'endosperme semblables à toutes les autres que naissent les corpuscules. La présence anormale d'une grosse cellule pâle entourée d'un commencement d'enveloppe rappelant tout à fait une ébauche de formation corpusculaire que j'ai rencontrée dans l'endosperme de la partie inférieure du sac vient encore à l'appui de ce point de vue.

La fig. 6 qui nous montre un cas fréquent dans la marche de la division des alvéoles, présente, il est vrai, à son sommet trois cellules triangulaires qui paraissent devoir rester indivises, mais l'étude d'un stade plus avancé nous montre qu'elles se divisent à leur tour quoique plus tardivement.

#### 5. *Enveloppe corpusculaire.*

En même temps que les cellules-mères des archégones s'individualisent, on voit toute la zone qui les entoure changer d'aspect et trancher sur le reste de l'endosperme par le contenu beaucoup plus dense et la coloration plus intense de ses cellules. C'est le premier indice de la formation de l'enveloppe corpusculaire. Au fur et à mesure que s'accroissent les archégones, les cellules avoisinantes abandonnent leur orientation primitive et viennent se mouler sur les corpuscules qu'elles entourent d'une véritable gaine (fig. 29 et 30, pl. VII).

Ce changement d'orientation est facilité par la séparation et l'individualisation des cellules d'endosperme qui, ainsi que nous l'avons fait remarquer au commencement du paragraphe 4, précèdent ce phénomène.

L'enveloppe corpusculaire atteint chez l'*Ephedra helvetica* 2 à 3 épaisseurs de cellules; elle constitue un véritable organe ayant un rôle physiologique déterminé et présente chez cette espèce une importance qu'elle est loin d'avoir chez les Conifères et peut-être aussi chez d'autres espèces d'*Ephedra*, si l'on en juge par le peu d'attention qu'y ont prêté les auteurs ayant étudié ce genre.

Ses cellules sont de bonne heure le siège d'une division active et d'un accroissement considérable. Leur protoplasma très colo-

rable présente de gros noyaux très riches en chromatine et pourvus de nombreux nucléoles.

A côté de la division karyokinétique, on y observe fréquemment la fragmentation des noyaux (fig. 34, pl. VIII). La plupart de ses cellules contiennent deux noyaux.

L'enveloppe corpusculaire joue certainement un rôle dans la nutrition et l'accroissement de l'archégone.

Nous étudierons plus loin la désorganisation de ce curieux tissu.

#### 6. *Chambre pollinique.*

Tandis que les premiers indices de la formation corpusculaire se manifestent dans le sac embryonnaire on voit le sommet du nucelle s'allonger et venir se mouler dans l'évasement conique par lequel débute le tube micropylaire ; les cellules qui prennent part à ce mouvement s'allongent considérablement, divisent leurs noyaux sans former cependant de cloisons transversales, de sorte que la plupart possèdent deux et même quatre noyaux. Peu à peu ces cellules se vident de leur protoplasme et réduites à leur seule membrane s'aplatissent et disparaissent enfin en formant au sommet du nucelle une ouverture en cône renversé parfaitement vide : la chambre pollinique. Nul doute que la substance qui disparaît ainsi du nucelle ne serve à nourrir l'enveloppe et les corpuscules pendant leur rapide accroissement.

Avant même que commence la désorganisation de ses cellules, la future chambre pollinique se délimite nettement au milieu du tissu qui l'entoure : tandis que les cellules du nucelle qui persisteront sont allongées dans le sens transversal, celles qui doivent disparaître s'allongent radialement et tranchent par là nettement sur les premières.

Les cellules de l'épiderme, ainsi que le montrent les fig. 7 et 8, s'allongent insensiblement à mesure qu'elles se rapprochent du sommet du nucelle où elles finissent par atteindre le double ou le triple de leur hauteur primitive.

Comme on le voit, la chambre pollinique de l'Ephedra diffère passablement, tant par son aspect que par l'époque et le mode de sa formation, de ce qu'elle est chez les Conifères<sup>1</sup>. Le rôle qu'elle y joue n'est du reste plus le même et justifie à peine son nom. Ainsi que nous le verrons dans le prochain chapitre, le

<sup>1</sup> Voyez C. Bertrand, *Téguments séminaux des Gymnospermes*, pages 59 et 60.

tube pollinique de l'*Ephedra helvetica* se développe très rapidement et atteint en peu de temps les corpuscules que la formation de la chambre pollinique met en contact presque direct avec la base du tube micropylaire ; ils ne séjournent donc que fort peu de temps dans la chambre pollinique.

### 7. *Epiderme du nucelle.*

Pendant que se développent les corpuscules et que le sac embryonnaire, par son accroissement, refoule de plus en plus les tissus qui l'enveloppent, on voit l'épiderme du nucelle se différencier en une couche de réserves transitoires dont je n'ai vu signaler l'analogue nulle part. Ses cellules grossissent, épaississent fortement leurs parois, tandis que, peu à peu, s'accumulent dans un protoplasma abondant et vacuolaire, de nombreux grains d'amidon. Par leur contenu, ces cellules ressemblent tout à fait aux cellules de l'endosperme définitif et, comme celles-ci, possèdent un noyau volumineux.

Quel est le rôle de cette couche ? C'est ce qu'il est difficile d'indiquer avec précision. Elle n'a, du reste, qu'une durée passagère et, peu après la fécondation, ses cellules perdent leur contenu, leurs parois se lignifient fortement, et de toute la partie supérieure du nucelle, elles seules se reconnaissent encore dans le tégument de la graine (fig. 15).

### 8. *Tégument ovulaire.*

Deux mots encore sur la structure du tégument ovulaire dont nous avons décrit l'apparition et la forme générale dans le chapitre précédent. Constitué vers son point d'insertion par trois à quatre couches de cellules, il n'en possède plus que deux dans la plus grande partie de sa longueur. Ainsi qu'on le voit sur une coupe transversale (fig. 33, pl. VIII), ces deux couches diffèrent notablement : Tandis que l'externe ressemble par ses cellules au tissu du nucelle, l'interne forme une couche nettement distincte de grosses cellules à noyaux très colorés et à protoplasme abondant ne laissant entre elles aucun méat et présentant une régularité frappante (fig. 33). A l'origine, l'épiderme du nucelle et la couche interne du tégument présentent le même aspect (fig. 11). La différenciation qu'elles éprouvent plus tard paraît être corrélative, car sur une coupe longitudinale l'une semble être la continuation de l'autre.

Le rôle de cette couche interne du tégument est aussi difficile



à préciser que celui de sa congénère, d'autant plus que, avec le reste du tégument, elle perd de bonne heure son caractère, et qu'il n'est pas possible de lui attribuer un rôle actif dans la formation du tube pollinique. En effet, avant la pollinisation déjà, on voit le contenu des grosses cellules de la couche en question disparaître peu à peu, leurs membranes épaissir fortement et se kératiniser. Les cellules de la couche externe de leur côté se vident aussi et s'aplatissent sur les précédentes en formant une mince pellicule.

Avant de clore ce chapitre et pour le résumer, remarquons que le développement du sac embryonnaire et de l'endosperme s'effectue suivant un certain nombre de phases nettement délimitées qu'il est intéressant de caractériser brièvement :

La première, qui va de la naissance du sac jusqu'à la formation des plaques cellulaires, comprend toutes les phases de la division des noyaux avant l'apparition des membranes; on pourrait l'appeler la *période nucléaire*.

La seconde comprend la formation des alvéoles et leur premier cloisonnement jusqu'à l'apparition des corpuscules et donne naissance à l'*endosperme primaire*.

La troisième qu'on pourrait appeler la *période corpusculaire*, s'étend jusqu'à la formation des cellules embryonales; elle est caractérisée par la formation des corpuscules et de leur enveloppe, ainsi que par les modifications qui surviennent dans le nucelle et le tégument ovulaire.

Enfin, la quatrième période comprend la formation de l'*endosperme secondaire* et s'étend jusqu'à la maturation de la graine.

Cette division facilitera la suite de notre exposition en nous permettant de caractériser par une expression concise tout un ensemble de faits.

## CHAPITRE II

### Fleur mâle.

#### 1. Naissance et développement.

Les fleurs mâles, comme les fleurs femelles, naissent à la place des bourgeons axillaires sur les plus jeunes rameaux. Le bourgeon produit d'abord deux paires de feuilles stériles, puis à l'aiselle de la troisième paire et des suivantes apparaissent les fleurs.

Après avoir produit trois à quatre paires de feuilles fertiles, l'axe cesse de s'allonger et se termine par un renflement où l'on distingue encore l'indice de deux à trois paires de feuilles rudimentaires.

Chaque fleur est protégée par un périgone. Cette enveloppe débute par deux bourrelets séparés, orientés dans le plan médian et qui, dans leur développement ultérieur, se soudent ensemble sur une partie de leur longueur, de manière à former une sorte de capuchon protecteur qui ne s'ouvre qu'au moment de l'anthèse pour laisser sortir les anthères.

Les anthères, au nombre de 7-8, sont toutes portées par un seul filet qui se ramifie à sa partie supérieure. Le filet se compose d'un parenchyme homogène, à cellules peu épaissies, ne présentant point d'épiderme différencié et traversé par un nombre de faisceaux fibro-vasculaires égal à celui des anthères.

Le périgone ne possède point de faisceau et ne se compose que de deux couches de cellules parenchymateuses égales, à parois épaisses et brunâtres à la maturité. Quant aux bractées fertiles, leur structure ne diffère pas de celle des feuilles ordinaires de la plante.

Nous n'allongerons pas davantage cette description anatomique de la fleur mâle et nous passons à l'étude du développement du pollen.

## 2. Formation et développement du pollen.

Les cellules-mères du pollen se divisent en tétrades par deux bipartitions successives de leur noyau, puis chaque noyau avec le protoplasma qui l'entoure s'individualise et constitue un jeune grain de pollen sphérique. Ce grain grossit peu à peu tout en prenant une forme allongée ovale. Ce n'est que quelques jours avant l'anthèse qu'il prend son aspect définitif. Le noyau d'abord central gagne l'un des pôles où il ne tarde pas à se diviser, mais, contrairement à ce qui a régulièrement lieu chez les Gymnospermes, *aucune membrane apparente cellulosique ne se forme entre les deux nouveaux noyaux*. Après cette première division, le noyau interne se rapproche de l'autre pôle, reprend sa grosseur primitive et sépare vers l'intérieur un second noyau qui ne tarde pas à grossir et à s'entourer d'une zone de protoplasme dense formant une *véritable cellule qui paraît flotter librement au milieu du grain*, et qui, pas plus que dans le premier cas, n'est séparée du troisième noyau par une membrane cellulosique (fig. 49-54, pl. X).

Arrivé dans cet état, le grain de pollen est mûr et prêt à quitter l'anthere. Les trois noyaux ainsi séparés sont d'aspect très différent : Le noyau central, le plus gros, est parfaitement sphérique, très colorable, formé par de grosses granulations très serrées qui le rendent opaque et difficile à étudier dans sa structure intime. Le protoplasme qui l'entoure est très dense et forme une cellule ovulaire présentant en petit le contour extérieur du grain et limitée seulement par une membrane azotée délicate. Le reste du grain est rempli par un protoplasma plus transparent, qui, après l'allongement de l'intine s'en sépare pour prendre la forme ovulaire de la cellule centrale. Les deux noyaux qui occupent chacun des pôles de la grande cellule sont très différents du noyau central et ne se ressemblent pas entre eux. L'un est réniforme très dense, l'autre sphérique et plus pâle.

L'emploi d'un mélange de fuchsine et de vert de méthyle acétique permet d'obtenir pour chacun de ces trois noyaux une coloration caractéristique très instructive<sup>1</sup> : Le noyau réniforme se colore en bleu foncé, le noyau central en vert bleuâtre, le troisième, par contre, prend une teinte violet-rosé assez peu franche. Le même réactif colore en outre le protoplasme de la cellule centrale en rose, tandis que la zone protoplasmique qui l'entoure et qui paraît être la même pour les deux noyaux, prend une teinte bleu rosée.

A partir de l'anthèse, j'ai réussi à obtenir la suite du développement en cultivant les grains mûrs dans du *jus de poire stérilisé* additionné de 5 % de gélatine. Moins de 24 heures après le commencement de la culture, on peut observer la prophase de la division du noyau de la cellule centrale et se convaincre qu'on est bien en présence de la cellule générative. Ces modifications dans l'aspect du noyau sont accompagnées d'un allongement de toute la cellule centrale dans le sens du grand axe du grain. Quelques heures plus tard, on peut observer tous les stades de la division kariokynétique et enfin la formation de deux nouveaux noyaux qui viennent occuper les deux pôles de la cellule générative (fig. 55-57).

Il ne m'a pas été possible d'observer d'autres phénomènes

<sup>1</sup> Voir à ce sujet les travaux de F. Rosen, *Ueber tinctionnelle Unterscheidung*, etc. « Beiträge zur Biologie der Pflanzen », von Ferd. Cohn. Bd. V, 1892, et F. Schottländer, *Zur Histologie der Sexualzellen bei Kryptogamen*, « Ber. d. Deutsch. bot. Gesell. », 1892.

normaux en prolongeant la durée des cultures. Cependant la position latérale d'un des deux noyaux végétatifs observée dans un ou deux cas, permet de supposer qu'il y a émigration de l'un de ces deux noyaux vers l'autre, tandis que la cellule générative gagne l'extrémité du tube pollinique destinée à se mettre en contact avec l'archégone (fig. 58, pl. X).

Il est assez difficile de suivre la marche du tube pollinique dans l'intérieur de l'ovule à cause de l'énorme affinité que présentent pour les matières colorantes les éléments histologiques qui entourent les archégonies, ainsi que les substances protéiques qui s'amassent dans son intérieur; cependant, dans une ou deux des préparations obtenues montrant le tube pollinique pénétrant dans l'archégone, l'extrémité était occupée par trois noyaux dont l'un était appliqué contre l'extrémité du tube, tandis que les deux autres, situés un peu en arrière, étaient en voie de désorganisation.

La présence dans l'archégone d'une oosphère déjà fécondée force à considérer le noyau le plus inférieur comme le *second noyau génératif* et les deux autres comme deux *noyaux végétatifs* en voie de décomposition.

Les divisions successives du noyau pollinique primaire de l'Ephedra peuvent être interprétées de deux manières différentes :

Pour suivre la nomenclature établie par MM. Belajeff<sup>1</sup> et Strasburger<sup>2</sup>, nous pouvons considérer :

1° Le premier noyau séparé comme l'homologue des noyaux des *cellules prothaliennes* des Conifères, la cellule centrale comme *cellule anthéridiale* et le second noyau polaire comme noyau du tube *pollinique* (pollenschlauchkern).

Ou bien, admettre que des deux noyaux secondaires, celui qui ne se divise plus représente le noyau du tube pollinique, tandis que l'autre formerait en se divisant de nouveau la « Stielzelle » et « l'Antheridialzelle » de MM. Belajeff et Strasburger. Cette dernière se divise encore une fois plus tard pour donner les deux noyaux génératifs.

Considéré de cette façon, le grain de pollen de l'Ephedra helvetica serait réduit à un noyau végétatif, analogue à celui du

<sup>1</sup> *Zur Lehre von dem Pollenschlauche der Gymnospermen*, « Berichte der deutsche bot. Gesell. », Bd. 9 et 11.

<sup>2</sup> E. Strasburger, *Ueber das Verhalten des Pollens*, etc. « Histologische Beiträge », Heft IV, 1892.



pollen des Angiospermes, et à une anthéridie; les cellules prothaliennes proprement dites feraient défaut.

Par ce caractère, ainsi que par l'absence de cloisons cellulodiques entre ces noyaux, il se rapproche donc très étroitement du pollen des Angiospermes.

Si cette interprétation se vérifie, elle fournirait un nouvel argument à la théorie de M. Strasburger qui considère le grain de pollen des Angiospermes comme une microspore dont le prothalle serait réduit à la cellule centrale de l'anthéridie; les Conifères et les Gnetacées représentant les stades intermédiaires de cette réduction.

M. Juranyi, dans son étude sur le grain de pollen de l'*Ephedra altissima* a pu suivre également la division de la cellule centrale, seulement les figures qu'il donne à ce sujet montrent les divers noyaux séparés par d'épaisses membranes, contrairement à ce qui a lieu chez l'*Ephedra helvetica*, ainsi que je viens de l'indiquer.

Cette différence est assez intéressante pour qu'elle mérite de fixer l'attention. Les cloisons séparatrices indiquées par M. Juranyi<sup>1</sup> pour l'*Ephedra altissima* ont été observées également par M. Strasburger<sup>2</sup>, elles constituent donc bien un caractère de l'espèce. De mon côté, j'ai examiné et traité par divers réactifs un trop grand nombre de grains pour être certain de n'avoir pas pris une exception pour la règle générale.

Je dois ajouter cependant qu'il m'est arrivé, quoique très rarement, de rencontrer dans mes cultures un tube pollinique ayant à l'une de ses extrémités une épaisse cloison en verre de montre. Au reste, il n'existe pas entre les divers grains de pollen d'une même fleur ou d'une même anthère, une uniformité absolue: les uns sont plus gros, les autres plus petits; il en est d'arrondis, il en est d'allongés; les rapports entre les noyaux des divers grains présentent également des variations.

Les autres espèces d'*Ephedra* ont-elles toutes des grains de pollen cloisonnés? C'est ce qu'il vaudrait la peine d'établir.

Les divergences signalées par M. G. Karsten<sup>3</sup> entre diverses

<sup>1</sup> L. Juranyi, *Ueber den Pollen der Gymnospermen* « Matth. und Naturwis. Berichte aus Ungarn », Bd. II, 1884, pages 14-17. Taf. II, fig. 82-89.

<sup>2</sup> *Ueber das Verhalten* (loc. cit.), page 10 et fig. 49 et 50. Taf. II.

<sup>3</sup> *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte einiger Gnetum-Arten*, « Botanische Zeitung », 1892, nos 13-15.

espèces de *Gnetum* nous montrent que les anomalies entre espèces du même genre ne sont pas sans précédent dans le singulier groupe des Gnetacées. On trouve également, ainsi que me l'a fait remarquer M. Dodel, de grandes variations entre les grains de pollen des diverses Conifères, particulièrement chez les *Cryptomeria*, les *Taxodium*, les *Abies*, etc.

### CHAPITRE III

#### Fécondation et développement de l'embryon.

##### 1. *Pollinisation.*

Pendant toute la période de l'anthèse j'ai été très attentif au phénomène de la pollinisation; j'ai pu me convaincre que le vent en est le principal agent et que le rôle joué par les insectes y est purement fortuit. Les quelques insectes qui visitent les fleurs de l'*Ephedra* sont surtout attirés par les gouttes sucrées qui perlent au sommet des bractées des bourgeons florifères.

Le plus souvent, du reste, les pieds mâles et femelles sont réunis et mélangés dans la même station et ne nécessitent pas un transport très lointain du pollen.

Dans les espèces qu'il a étudiées, M. Strasburger signale au sommet du tube micropylaire l'apparition d'une gouttelette liquide destinée à retenir les grains de pollen : dans l'espèce qui nous occupe, je ne l'ai observée que très exceptionnellement, bien que j'aie répété mes visites à plusieurs reprises, le matin et le soir comme aux plus chaudes heures de la journée. Comme à cette époque les cellules du tube micropylaire sont déjà desséchées, que la chambre pollinique est complètement formée, on ne voit guère d'où pourrait provenir ce liquide.

Quel est alors le mécanisme de la progression du grain de pollen à travers le tube micropylaire? C'est ce que je ne m'explique pas encore très bien. Ce qui est très probable en tout cas, c'est que le grain se débarrasse en général rapidement de son exine, car il m'est arrivé rarement d'en rencontrer dans la chambre pollinique.

Je n'ai pas observé non plus l'écrasement du tube micropylaire par les papilles de la coque directement après la fécondation, ce n'est que beaucoup plus tard, à la maturité de la graine, que cette fermeture se fait.

Quel que soit le mode de sa progression, le grain de pollen

après avoir développé son tube pollinique, pénètre dans une archégone.

## 2. Fécondation. Formation de l'œuf.

L'archégone ne reste pas telle que nous l'avons laissée (fig. 31, pl. VII); à l'approche de la fécondation son noyau quitte le sommet pour se rendre au centre. Là il apparaît fort grossi, légèrement ovale et entouré d'une zone de protoplasma dense (cytoplasma) qui se prolonge en manière de pseudopodes par des filaments rayonnants.

En même temps l'enveloppe corpusculaire commence à se désorganiser et le protoplasme de ses cellules vient former au sommet de l'archégone une sorte de *calotte* ainsi que le représentent les fig. 59 et 60, pl. X. Ces figures nous montrent un tube pollinique ayant traversé la calotte et dont le sommet est en plein dans l'archégone. Un des noyaux génératifs en est sorti pour venir se fusionner avec le noyau femelle (fig. 59). Les deux noyaux végétatifs en voie de désorganisation, ainsi que le second noyau génératif, sont encore visibles vers le sommet du tube pollinique.

A partir de ce stade les archégonies se remplissent de protoplasma et de nombreux noyaux très colorables, ressemblant parfois si complètement aux noyaux sexuels qu'il devient impossible de les en distinguer.

La fig. 32, pl. VIII, dans laquelle j'ai réuni côte à côte deux archégonies appartenant en réalité à deux fleurs différentes, reproduit l'aspect le plus fréquemment rencontré au moment de la fécondation : immédiatement avant et immédiatement après.

L'enveloppe corpusculaire primitivement formée de grosses cellules serrées (fig. 34), commence à se désorganiser : les membranes s'effacent peu à peu, les noyaux changent d'aspect, se soudent l'un à l'autre, deux, trois ou quatre à la fois et par leur coalescence forment des noyaux plus gros très colorables qui nagent dans le protoplasma devenu très dense de la cellule.

Ces mêmes noyaux pénètrent alors dans l'intérieur de l'archégone, tandis que le protoplasme de leurs cellules forme ce revêtement caractéristique indiqué par les fig. 32, pl. VIII, 59 et 60, pl. X et que nous continuerons à désigner sous le nom de *calotte*. Il n'est pas rare même de reconnaître dans cette calotte les places occupées précédemment par ces noyaux disparus :



elles apparaissent comme des taches pâles circulaires au milieu du protoplasma plus coloré.

Plus tard, protoplasme et noyaux disparaissent de la partie inférieure de l'enveloppe dont la couche interne n'est plus représentée que par une série de filaments hyalins (fig. 32).

C'est encore au contenu des cellules de l'enveloppe que j'attribue les condensations protoplasmiques globuleuses dans le genre de celle que représente la fig. 32, pl. VIII (à gauche au centre de l'archégone).

Avant de m'être rendu compte du mécanisme de ces productions singulières, j'étais fort embarrassé de m'expliquer des figures telles que celles que je viens de citer. J'avais cru d'abord posséder un moyen de distinguer le ou les noyaux de l'archégone de leurs contrefaçons en me basant sur la présence ou l'absence autour d'eux, d'une zone de cytoplasme que je croyais être caractéristique pour les noyaux sexuels; mais je n'ai pas tardé à reconnaître que ce critère est loin d'être absolu. Il arrive fréquemment, en effet, que de la chromatine ou des globules de substance protéique viennent s'accumuler dans l'intérieur d'une vacuole laquelle s'entoure d'une zone de protoplasme et prend tout à fait l'aspect d'un noyau d'archégone. Ce mode de formation dont j'ai pu observer les divers stades, m'a fait supposer un moment que ce que j'indique comme noyau femelle dans l'archégone droite (fig. 32) n'en soit pas un en réalité. Je me suis demandé s'il n'aurait pas tout simplement pris naissance dans la grosse vacuole centrale d'après le procédé indiqué tout à l'heure.

Ce qui me fait opiner pour sa nature sexuelle, c'est la fréquence avec laquelle j'ai rencontré des noyaux absolument semblables, présentant le même aspect et occupant la même position centrale simultanément dans deux ou trois archégonies d'un même ovule, alors qu'aucune désorganisation ne s'était encore manifestée dans les cellules de l'enveloppe et qu'aucun autre noyau protéique n'avait encore apparu.

L'incertitude dans laquelle on est au sujet du noyau primaire de l'archégone augmente encore lorsqu'il s'agit de reconnaître les phénomènes de division dont il est le siège. Il m'est bien arrivé de rencontrer parfois dans une archégone deux noyaux qui, par leur position respective et par leur aspect, pouvaient être pris pour des produits de division de l'œuf, mais rien ne permettait d'en être certain.

Un fait reste acquis, c'est que le noyau femelle unique donne naissance à plusieurs embryons et par conséquent doit se diviser. Quant à la marche du phénomène, les résultats auxquels j'arrive me laissent croire que si les choses se passent dans l'*Ephedra altissima* comme chez l'*Ephedra helvetica*, les figures 32-34, pl. XVII de l'ouvrage de M. Strasburger *Die Angiospermen und die Gymnospermen* sont des dessins schématiques représentant la marche très probable du phénomène de la division de l'œuf plutôt que de fidèles reproductions d'archégonés naturelles. Le texte qui les accompagne est du reste trop sobre de détails pour que nous puissions être bien fixés à ce sujet.

Pour terminer l'examen de la fig. 32 il nous reste à parler du noyau isolé que l'on remarque au milieu de la calotte à sa partie supérieure. Ce doit être très probablement le second noyau génératif mâle non employé dans l'acte de la fécondation et qui, rejeté du tube pollinique, demeure dans la calotte jusqu'à ce qu'il disparaisse en se désorganisant. Sa présence et sa position sont si constantes dans les archégonés fécondées qu'il me paraît impossible de lui attribuer une autre signification.

Pendant longtemps la nature de ce noyau me paraissait d'autant plus énigmatique que je le confondais avec celui que j'ai représenté dans la fig. 12 et qui n'est autre chose que l'extrémité d'un tube pollinique coupé tangentiellement. La confusion était d'autant plus facile que ces deux organes se rencontrent très fréquemment au sommet d'archégonés du même âge et toujours après la fécondation.

Ce qui les distingue l'un de l'autre, c'est que le premier est toujours sphérique et de même grosseur; en outre sa position n'est pas absolument fixe. Le second au contraire (fig. 12), est ovalaire, de forme et de grosseur variables, ses parois sont épaisses, et par tous ses caractères ainsi que par la position qu'il occupe, rappelle absolument l'extrémité d'un tube pollinique mort qui se serait rempli ultérieurement de substances chromatiques et protéiques de façon à prendre l'aspect des faux noyaux déjà décrits.

Cette explication est la seule qui rende compte des changements de forme et de grandeur observés dans les noyaux du second genre en les faisant provenir du degré d'inclinaison suivant laquelle le tube pollinique est coupé par le rasoir.

### 3. Développement de l'embryon.

Il nous reste à examiner, pour finir, le développement de l'embryon. Nous venons de voir que l'archégone fécondée se remplit de toutes sortes de substances qui la rendent opaque et très difficile à étudier. Après la formation des cellules embryonales cette opacité disparaît complètement, l'archégone se désorganise ordinairement et se trouve refoulée avec le reste de l'enveloppe au sommet du sac embryonnaire où elle ne forme plus qu'un paquet de membranes informes. Les jeunes embryons apparaissent alors isolés dans le tissu pâle qui occupe la partie supérieure du sac.

Les fig. 35-43, pl. VIII, nous montrent les stades successifs de leur développement. Ce qui frappe aussitôt dans l'examen de ces figures c'est le manque de *pro-suspenseur* (embryonal-schlauch). L'absence d'un organe aussi répandu dans toutes les gymnospermes, signalé chez l'*Ephedra altissima*, chez les *Gnetum* et les *Welwitschia* est tout au moins singulière et ce n'est pas sans de nombreuses preuves que je me suis laissé convaincre de la réalité d'une aussi étrange anomalie.

On pourrait supposer que n'ayant pas réussi à le distinguer des membranes cellulaires auxquelles ils se trouvent entremêlés, j'en aie peut-être trop tôt conclu à son absence. Cette erreur, possible dans certains cas, n'est plus faisable lorsque des embryons de 2, 3 ou 4 cellules se trouvent isolés au milieu d'une lacune des tissus ainsi que je l'ai observé plus d'une fois. Il est alors facile de voir que l'enveloppe cellulosique qui les entoure est continue et nulle part reliée à un *pro-suspenseur* tubuleux.

Si le suspenseur primaire fait défaut, par contre une formation nouvelle apparaît : c'est une lignification des cellules de la région centrale du sac embryonnaire qui commence au sommet du sac et va en se rétrécissant jusqu'à son centre ainsi que le montrent les fig. 14 et 46, pl. V et IX. Ce tissu particulier que nous appellerons *la columelle*, porte régulièrement à son extrémité l'embryon qui se développera à l'exclusion de tous les autres et que nous nommerons pour cela *l'embryon favorisé*, fig. 36-41, pl. VIII, et fig. 46, pl. IX.

Le fait que seul l'embryon situé à l'extrémité de la columelle : l'embryon favorisé, arrive au centre de l'endosperme et y acquiert son développement définitif, tandis que tous les autres restent à la partie supérieure du sac où ils finissent par avorter,

semble incompatible avec l'existence d'un tube embryonal lequel aurait eu pour effet de les pousser tous au milieu de l'endosperme, ainsi que cela a lieu chez les Conifères, les Gnètes, et la Welwitschie.

Le premier développement de l'embryon est extrêmement rapide : d'abord unicellulaire et à peine plus gros que les cellules qui l'entourent, il forme bientôt un petit corps plus ou moins ovoïde qui reste fixé immédiatement à l'extrémité de la columelle jusqu'à l'apparition du suspenseur secondaire. La membrane unique qui l'entourait tout entier finit par se rompre à son extrémité accroissante et ne recouvre plus alors que les portions anciennes.

Ainsi que le font nettement ressortir les fig. 41, pl. VIII, et 46, pl. IX, le suspenseur secondaire de l'*Ephedra helvetica* provient non pas d'une formation spéciale de cellules, mais des cellules de l'extrémité micropylaire de l'embryon qui se vident peu à peu de leur contenu, s'allongent fortement et cela d'autant plus qu'elles sont plus âgées. La fig. 41, pl. VIII, qui n'est qu'un stade un peu plus avancé de la fig. 43 nous montre la première phase de cette transformation qui finit par intéresser 10-12 couches de cellules superposées. Dans leur allongement ces cellules, empêchées par la columelle de se déplacer vers le micropyle, poussent nécessairement l'embryon toujours plus avant dans l'endosperme. Ce transport par le suspenseur se poursuit jusqu'à ce que le cône végétatif de la radicule soit constitué. Dès lors, l'embryon s'allonge à ses deux extrémités et le suspenseur ainsi que la columelle se trouvent peu à peu refoulés jusqu'au sommet du sac embryonnaire.

Le rôle de la columelle paraît donc être actif pendant sa période de formation, elle pousse alors devant elle l'embryon qui se trouve à son extrémité et refoule les autres sur ses côtés; son allongement terminé, elle fonctionne passivement en fournissant au suspenseur un point d'appui; elle disparaît enfin lorsque l'embryon développé prolonge sa radicule jusqu'à l'extrémité micropylaire du sac.

L'examen de la planche XVIII de *Angiosp. et Gymnosp.*<sup>1</sup> concernant le développement de l'embryon chez l'*Ephedra altissima*, nous montre, avec l'espèce que nous étudions, des différences de plus d'un genre : chez l'*Ephedra altissima*, d'après la

<sup>1</sup> Strasburger. Loc. cit.



figure 36 de la planche citée, les archégones et l'enveloppe corpusculaire présentent au moment du premier développement de l'embryon sensiblement le même aspect qu'avant la fécondation, il en résulte que les cellules embryonnaires restent réunies dans l'archégone où elles ont pris naissance et de l'intérieur de laquelle elles sont poussées au dehors par le tube embryonnaire.

La comparaison des figures concernant les jeunes embryons montre que dans les deux espèces leur développement ne suit pas une marche absolument semblable; bien plus, pour la même espèce, celle qui nous occupe, les premiers plans de division ne sont rigoureusement fixés ni dans leur succession, ni dans leur orientation, fig. 38 et 39, 40 et 42, pl. VIII.

Reprenons maintenant l'endosperme dans l'état où nous l'avons laissé au moment de la fécondation. Il formait alors un tissu très serré, très homogène, mais dont la régularité primitive avait déjà disparu par suite de l'accroissement du sac embryonnaire. Après la fécondation nous voyons se reproduire le même phénomène d'isolement des cellules que nous avons observé à la naissance des corpuscules. Les membranes contiguës se séparent, les cellules perdent leur contour anguleux et s'isolent complètement les unes des autres, tout en conservant leur position. Cet état ne dure pas, il est bientôt suivi d'une division active accompagnée d'une turgescence nouvelle des cellules qui se resserrent les unes contre les autres en prenant un contour polyédrique. En même temps elles s'accroissent beaucoup, leur contenu change d'aspect et se charge de substance de réserve.

Tandis que la grande phase d'accroissement des cellules est terminée, la division des noyaux continue encore, mais sans production de cloisons séparatrices, de sorte que la plupart des cellules de l'endosperme définitif possèdent deux à quatre noyaux.

La fig. 48, pl. IX, représente quelques-unes de ces cellules grossies. Leur protoplasma est vacuolaire et offre tout à fait l'aspect de celui des archégones; à côté des gros grains d'amidon, on rencontre des globules d'huile.

Dès les premières phases du développement de l'embryon, il se fait une distinction très nette entre l'endosperme définitif, celui qui persistera dans la graine mûre, et l'endosperme transitoire destiné à disparaître en nourrissant l'embryon. Le premier très opaque et très coloré par l'hématoxyline forme comme

un étui autour du second qui apparaît plus pâle et plus transparent sur les coupes (fig. 13 et 14).

Cette distinction est encore plus tranchée sur les coupes traitées par l'iode. L'endosperme définitif se colore en bleu foncé grâce aux nombreux grains d'amidon qu'il renferme, tandis que l'endosperme transitoire reste clair (fig. 13 et 14).

Après action prolongée du chloroiodure de zinc, cette couche se colore en bleu clair, ce qui est la réaction caractéristique de l'amylose. Sur une coupe longitudinale d'une jeune graine on observe cependant quelques grains d'amidon dans les cellules inférieures de la zone centrale (fig. 14).

Dans la graine mûre l'embryon complètement développé occupe toute la longueur de l'amande. A la place de la columelle et du suspenseur s'est développée une forte radicule protégée par une coiffe épaisse à l'extrémité de laquelle on distingue encore les restes des tissus refoulés. Les cotylédons qui forment les deux tiers de la masse de l'embryon sont constitués par des files de cellules régulières aplaties dont l'aspect rappelle celui d'autant de piles d'écus. Dans la partie centrale se dessine déjà la place des faisceaux fibro-vasculaires. Entre les deux cotylédons apparaît comme un petit mamelon la plumule qui occupe à peu près le milieu de la hauteur de la graine.

A ce moment l'endosperme est constitué dans sa région centrale par de grosses cellules polyédriques qui vont en se rapetissant vers les deux bords où elles prennent la disposition et l'aspect d'un épiderme (fig. 47, pl. IX). La membrane du sac embryonnaire a disparu et l'amande n'est plus entourée que par une pellicule cornée jaunâtre translucide formées de deux couches distinctes reliée d'une part aux tissus désorganisés de l'extrémité micropylaire, d'autre part à la cupule chalazienne. (fig. 15).

La graine ainsi constituée ne présente plus avec son support qu'une légère adhérence à la base et reste incluse dans sa coque lignifiée jusqu'au moment de la germination.

#### CHAPITRE IV

##### Résumé et conclusions.

Les résultats principaux de ce travail peuvent se résumer de la façon suivante :

I. La fleur femelle de l'Ephedra est constituée par un ovule sessile à l'extrémité d'un rameau secondaire.

II. Cet ovule est unitégumenté.

III. Il est entouré par une *coque* qui résulte de la soudure de la première et unique paire de bractées transversales du rameau secondaire fertile et qui n'est conrescente avec la base de l'ovule que pendant son jeune âge.

IV. La coque n'est donc pas un ovaire au point de vue morphologique.

V. Le sac embryonnaire résulte de l'accroissement de la plus inférieure des 3-4 cellules provenant de la division d'une cellule-mère primordiale.

VI. Le développement du sac embryonnaire et de l'endosperme comprend quatre périodes nettement caractérisées :

La première, qu'on peut appeler la *période nucléaire*, s'étend de la naissance du sac jusqu'à la formation des plaques cellulaires; elle comprend donc toutes les phases de la division des noyaux libres.

La seconde comprend la formation des *alvéoles* et leur premier cloisonnement jusqu'à l'apparition des corpuscules; elle donne naissance à l'*endosperme primaire*.

La troisième, qu'on pourrait appeler la *période corpusculaire*, s'étend jusqu'à la formation des cellules embryonales; elle est caractérisée par la formation des corpuscules et de leur enveloppe, ainsi que par les modifications qui surviennent dans le nucelle et le tégument ovulaire.

Enfin, la quatrième période comprend la formation de l'*endosperme secondaire* et l'absorption de l'endosperme transitoire par l'embryon en voie d'accroissement jusqu'à la maturation de la graine.

VII. Les noyaux libres du sac embryonnaire entrent en division *tous* en même temps et dans le même sac, présentant toujours *tous* à la fois la même figure karyokinétique.

VIII. Le nombre des segments chromatiques des noyaux est moindre dans l'endosperme que dans les autres tissus (probablement une fois moindre).

IX. Les archégones proviennent de cellules d'endosperme primaires semblables à tous les autres.

X. L'accroissement de l'archégone et de l'enveloppe corpusculaire coïncide presque toujours avec la formation de la chambre pollinique.

XI. La naissance de l'enveloppe corpusculaire est précédée d'un isolement des cellules de l'endosperme qui facilite leur



groupement autour des archégones. Le même phénomène se reproduit lors de la formation de l'endosperme secondaire.

XII. Avant la fécondation, l'épiderme du nucelle dans sa partie libre se transforme en une couche de réserves transitoires. Ses grosses cellules persistent jusque dans le tégument de la graine.

\* \* \*

XIII. Le grain de pollen de l'*Ephedra helvetica* contient à la maturité 3 noyaux : un gros noyau central entouré de protoplasma représentant la *cellule anthéridiale* de MM. Belajeff et Strasburger, et deux noyaux polaires végétatifs dont l'un est le *noyau du tube pollinique* (pollenschlauchkern), tandis que l'autre peut être considéré soit comme l'homologue des *cellules prothalliennes* des Conifères, soit comme un noyau séparé de la cellule anthéridiale, homologue par conséquent à la *Stielzelle* des auteurs allemands.

XIV. Il ne se forme pas de cloisons cellulosesiques entre ces divers noyaux.

XV. Le noyau de la cellule anthéridiale se divise en deux noyaux générateurs dont un seul est actif dans la fécondation.

\* \* \*

XVI. Après la fécondation, l'archégone se remplit d'amas de protoplasme condensé et de noyaux protéiques provenant de la désorganisation des cellules de l'enveloppe corpusculaire. Ces noyaux qui ressemblent à s'y méprendre aux noyaux sexuels se forment ordinairement dans l'intérieur d'une vacuole.

XVII. L'œuf fécondé donne naissance dans l'intérieur des archégones à un petit nombre de *cellules embryonales* qui s'entourent d'une enveloppe cellulosesique.

XVIII. Après cette formation l'archégone et l'enveloppe corpusculaire achèvent leur désorganisation. A leur place se développe un tissu lignifié que nous avons appelé la *columelle*.

XIX. Il ne se forme pas de pro-suspenseur tubuleux à la suite de la première division de la cellule embryonale.

XX. La columelle va en se rétrécissant vers le milieu de l'endosperme et porte toujours à son extrémité l'*embryon favorisé* (celui qui se développera à l'exclusion de tous les autres).

XXI. La columelle joue donc le rôle d'un suspenseur primaire.

XXII. Les embryons transitoires (ceux qui avorteront), n'ar-

rivent jamais au centre de l'endosperme ainsi que cela a lieu chez les Conifères et la plupart des Gnetacées. Ce fait doit résulter du manque de pro-suspenseur.

XXIII. Le suspenseur secondaire est très développé et résulte de la transformation des cellules les plus âgées de l'embryon qui se vident de leur contenu, cessent de se diviser et s'allongent considérablement.

XXIV. Par suite de l'allongement de ses cellules le suspenseur, appuyé par son sommet à l'extrémité de la columelle, pousse forcément l'embryon vers l'extrémité chalazienne du sac.

XXV. Le suspenseur cesse de s'accroître lorsque le cône végétatif de la radicule commence à fonctionner. Il est dès lors refoulé avec la columelle au sommet du sac.

XXVI. Dès les premières phases du développement de l'embryon, l'endosperme secondaire se différencie très nettement en une zone centrale (endosperme transitoire destiné à nourrir l'embryon) dont l'amidon figuré disparaît et qui présente la réaction de l'amylose, et une zone externe (endosperme définitif qui persiste autour de l'embryon) dont les cellules sont bourrées de globules d'huile et de grains d'amidon.

XXVII. L'embryon ne digère donc pas l'endosperme de proche en proche, mais absorbe pour son accroissement le contenu d'une zone nourricière toute formée, dont les cellules s'aplatissent autour de lui au fur et à mesure qu'elles se vident.

XXVIII. L'enveloppe définitive de la graine est formée : 1° par une pellicule membraneuse provenant à la fois du tégument et du nucelle ; 2° par la coque qui persiste jusqu'à la germination.

## EXPLICATION DES FIGURES

### Pl. III, fig. 1-5.

FIG. 1-4. Coupes transversales du bourgeon femelle montrant la distribution des faisceaux fibro-vasculaires.

FIG. 5. Coupe longitudinale schématique d'un bourgeon femelle.

Dans les figures 1-5 les mêmes lettres se rapportent aux mêmes organes :

*a, b, c, d, e* ; paires successives de bractées stériles montrant de 1-4 leurs deux faisceaux dorsaux, dans la fig. 5 un seul des faisceaux en coupe longitudinale.

C. coque.

*f*-C. faisceau de la coque situé en réalité dans un plan perpendiculaire à celui du papier, dessiné pour montrer le lieu de son insertion sur le rameau florifère.

R. axe primaire du bourgeon.

*r*. rameau secondaire fertile, dans fig. 4, montre ses 5 branches vasculaires avant leur réunion pour former la cupule vasculaire *c-v*.

*t. f.* trace foliaire.

*f. c.* faisceau complémentaire.

*n. f.* éléments vasculaires des nœuds.

*n.* nucelle.

*t.* tégument ovulaire.

*ch. pol.* chambre pollinique.

*crp.* Corpuscules avec leur enveloppe prolongée en pointe dans l'intérieur du sac embryonnaire.

*i.* ligne pointillée délimitant la partie du tégument qui, dans les jeunes graines, se distingue nettement du nucelle.

*p.* coussinet de parenchyme fortement coloré qui se rencontre à l'aisselle de chaque feuille.

#### Pl. IV, fig. 6-12.

FIG. 6. Coupe d'un sac embryonnaire montrant le début du cloisonnement des alvéoles, en haut 3 alvéoles sont encore presque entières, au centre : tissu à petits éléments provenant d'une division cellulaire plus active de cette région.

FIG. 7. Sommet du nucelle au début de la formation de la chambre pollinique.

FIG. 8. Cellules épidermiques de la figure précédente grossies.

FIG. 9. Coupe transversale du tégument ovulaire après la fécondation montrant les cellules de la couche externe aplaties, celles de la couche interne à parois très épaissies.

FIG. 10. Coupe longitudinale du tégument à la hauteur du sommet du nucelle.

FIG. 11. Coupe transv. d'une jeune ovule montrant la disposition des deux épidermes du tégument et de celui du nucelle avant leur différenciation.

*ep. s. t.* épiderme sup. du tégument.

*ep. i. t.* épiderme inf. du tégument.

*ep. n.* épiderme du nucelle.

*n.* nucelle.

*s. e.* sac embryonnaire entouré de cellules désorganisées *c. d.*

FIG. 12. Partie supérieure d'une archégone dont la calotte entoure l'extrémité morte d'un tube pollinique rempli de granules protéiques et chromatiques.

#### Pl. V, fig. 13-15.

FIG. 13. Coupe transversale d'une jeune graine à la hauteur de l'embryon.

*e. d.* endosperme définitif bourré de grains d'amidon et de gouttes d'huile.

*e. t.* endosperme transitoire avec cellules en partie vidées, donnant après action prolongée du chloroiodure de zinc la coloration bleue caractéristique de l'amylose.

*c.* cotylédons.

*p.* plumule.

FIG. 14. Coupe longitudinale d'une jeune graine montrant l'embryon prolongé en suspenseur fixé à la base de la columelle et placé au milieu de la couche d'endosperme transitoire transformée déjà dans toute la zone occupée plus tard par l'embryon définitif. Seules quelques cellules de la base renferment encore quelques grains d'amidon.

*e. d.* endosperme définitif, comme dans fig. 13.

*e. t.* endosperme transitoire dont les cellules inférieures en *c. a* renferment encore quelques petits grains d'amidon.

*e.* embryon.

*s. s.* suspenseur secondaire.

*c.* columelle.

FIG. 15. Coupe longitudinale d'une graine presque mûre.

C. coque montrant à son sommet ses papilles complètement lignifiées.

*p.* une de ces papilles grossies. (Fig. 15 bis.)

*t. m.* tube micropylaire, non encore écrasé par la coque.

*c. d.* paquet de cellules désorganisées provenant du sommet du nucelle et des restes des corpuscules et de leur enveloppe.

*c. t.* tégument ovulaire montrant la couche externe aplatie sur les grosses cellules cornées de la couche interne.

*ep. n.* épiderme du nucelle.

*r. N.* couche cornée à éléments indistincts provenant du nucelle.

*r. t.* couche de cellules aplaties provenant de la partie inférieure du tégument. Cette couche vient se réunir avec la précédente à la cupule vasculaire *c. v.*

*ch.* chalaze.

*h.* hile.

*r. r.* reste du rameau fertile traversé en *z. f.* C. par la couche fibreuse de la coque.

*cff.* coiffe de la radicule.

*s. r.* sommet végétatif de la radicule.

*pl.* plumule.

*f. v. e.* faisceau vasculaire de l'embryon.

*c.* cotylédons.

*e. d.* endosperme définitif.



**Pl. VI, fig. 16-22.**

FIG. 16. Coupe longit. d'un jeune bourgeon femelle avant la bifurcation de l'axe primaire, *b*, *b'* *b''* bourgeons secondaires.

FIG. 17. Sommet d'un jeune rameau fertile montrant déjà l'ébauche de la coque et du tégument ainsi que la place de la cellule-mère primordiale du sac embryonnaire.

FIG. 18. Stade plus avancé; sac embryon. à un noyau.

FIG. 19. Stade encore plus avancé montrant deux noyaux séparés par une vascuole dans le sac embryon.; à la base de la figure on remarque le début de la cupule vasculaire.

FIG. 20. Stade plus avancé : le tégument ovulaire commence à s'allonger en tube; le sac embryonnaire, grossi dans fig 21, montre 6 noyaux; sur le pourtour et au sommet du sac on remarque des cellules désorganisées.

FIG. 22. Coupe longit. d'un bourgeon femelle, montrant la disposition des jeunes fleurs.

**Pl. VII, fig. 23-31.**

FIG. 23. Jeune sac embryonnaire montrant 8 noyaux au repos.

FIG. 24. Stade plus âgé : 16 noyaux en division au stade de la plaque équatoriale.

FIG. 25. Fragment d'un sac comptant 110-115 noyaux en division.

FIG. 26. Un de ces noyaux grossi.

FIG. 27. Quelques cellules de la paroi du sac embryonnaire au moment de la formation des plaques cellulaires.

FIG. 28. Alvéoles en voie de formation. Le milieu de la figure est une projection de la surface interne du sac. En haut, quelques alvéoles déjà fermées par suite du rétrécissement de la surface. A la base du sac, les alvéoles se sont rencontrées et vont commencer à se diviser.

FIG. 29. Premier stade de la formation des archégones : orientation des cellules de l'endosperme autour de la jeune archégone pour former l'enveloppe corpusculaire.

FIG. 30. Archégone avec son enveloppe corpusculaire, son noyau, sa cellule de canal et son col, remplie d'un protoplasma vacuolaire. Au centre grosse vacuole sphérique.

FIG. 31. Sommet d'une archégone plus âgée. Oosphère dont le noyau entouré d'une zone de cytoplasme contient les deux centrosomes.

**Pl. VIII, fig. 32-45.**

FIG. 32. Figure obtenue par la réunion de trois préparations appartenant à deux ovules différents.

L'archégone de gauche est déjà fécondée. L'enveloppe corpusculaire commence à se désorganiser, la partie supérieure s'est transformée pour donner la calotte *c.* au sommet de laquelle se

trouve le second noyau génératif mâle non employé pour la fécondation. La partie inférieure n'est plus marquée que par une zone de filaments hyalins. Au centre un noyau sphérique de protoplasme condensé, en haut un noyau sexuel? entouré d'une zone de protoplasme, en bas trois gros noyaux protéiques, par-ci par-là d'autres noyaux protéiques plus petits.

L'archégone de droite immédiatement avant la fécondation : au centre l'oosphère, au sommet l'archégone commence à se désorganiser pour former la calotte.

FIG. 33. Coupe transv. du tégument ovulaire à la hauteur du sommet du nucelle montrant la couche interne fortement différenciée.

FIG. 34. Cellules de l'enveloppe avant la fécondation : on y observe la division par étranglement des noyaux.

FIG. 35. Archégone en voie de disparaître, contenant à sa partie inférieure deux cellules embryonnaires dont une est déjà divisée, en haut, une même cellule encore entière, à droite, un embryon multicellulaire provenant d'une autre archégone, rencontré tangentielle-ment. La cellule inférieure de droite qui se trouve dans le prolongement de la columelle naissante *c.* serait probablement devenu l'embryon favorisé.

FIG. 36-43. Premiers stades du développement de l'embryon et de la formation du suspenseur secondaire. Les figures 41, 43 et 46 nous montrent la transformation des premières cellules de l'embryon en suspenseur.

FIG. 44. Figure demi-schématique d'un jeune sac embryon. montrant le commencement de la division des alvéoles (voir le détail dans le texte).

FIG. 45. La division des alvéoles est terminée. Le sac embryon. est rempli d'un endosperme primaire très régulier sauf au centre où, par suite d'une division plus active, il s'est formé un tissu très serré.

#### Pl. IX, fig. 46-48.

FIG. 46. Embryon avec son long suspenseur secondaire fixé à l'extrémité de la columelle. En haut, vide laissé par une archégone désorganisée.

FIG. 47. Coupe longitudinale d'une graine mûre : au centre l'embryon avec sa coiffe, sa radicule, sa plumule et ses cotylédons. Le suspenseur a disparu et ses cellules ont été refoulées au sommet de la coiffe; autour de lui, l'endosperme définitif. Le tégument ovulaire et le reste du nucelle sont séparés à la partie supérieure, mais réunis dans leur moitié inférieure où ils forment deux couches distinctes venant se rattacher à la cupule vasculaire.

FIG. 48. Cellules polygonales de l'endosperme définitif grossies, montrant leur protoplasme vacuolaire, leurs noyaux multiples et leurs nombreux grains d'amidon distincts.

**Pl. X, fig. 49-60.**

FIG. 49. Jeune grain de pollen isolé d'une tétrade.

FIG. 50. Stade plus avancé.

FIG. 51. Le noyau central est devenu polaire.

FIG. 52. Première division du noyau primaire.

FIG. 53. Formation du troisième noyau.

FIG. 54. Grain de pollen adulte (après l'anthèse); l'exine a été rejetée après avoir éclaté au contact de l'eau.

FIG. 55. La cellule centrale s'allonge, son contour devient plus net. Premier stade de la division du noyau central.

FIG. 56. Stade plus avancé.

FIG. 57. La division est terminée et la cellule centrale (anthériale) renferme deux noyaux générateurs égaux.

FIG. 58. Stade plus avancé : un des noyaux végétatifs en train d'émigrer vers l'autre.

FIG. 59. Les deux pronucleus mâle et femelle en copulation. Le tube pollinique montre encore les deux noyaux végétatifs et le second noyau génératif en voie de désorganisation.

FIG. 60. Tube pollinique avec noyaux en voie de désorganisation.

---

**LISTE DES OUVRAGES CITÉS DANS CE TRAVAIL**

*W. C. Belajeff.* — Zur Lehre von dem Pollenschlauche der Gymnospermen. Berichte d. deutschen bot. Gesell. Bd. IX Heft 8 und Bd. XI Heft 3.

*C. Bertrand.* — Etude sur les téguments séminaux des végétaux phanérogames gymnospermes. Ann. des sc. nat. (Bot.), 6<sup>e</sup> S., T. 7, 1878.

*Marcel Brandza.* — Développement des téguments de la graine. Revue générale de botanique, T. 3, 1891.

*Robert Brown.* — Narration of Capt King's voyage. London, 1836.

*Eichler.* — Ann. d. s. nat. (bot.), 4<sup>e</sup> sér., T. XIX, 1863.

*Endlicher.* — Synopsis Coniferarum. Sangalli, 1847.

*L. Guignard.* — Recherches d'embryogénie végétale comparée. I. Légumineuses. Ann. d. sc. nat. (bot.), 6<sup>e</sup> Sér., T. 12, 1881.

— Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. Ann. d. sc. nat. (bot.), 6<sup>e</sup> Sér., T. 13, 1882.

— Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat., 7<sup>e</sup> Sér., T. 14, 1891.

*W. Hofmeister.* — Vergleichende Untersuchungen d. Keimung etc. Leipzig, 1851.

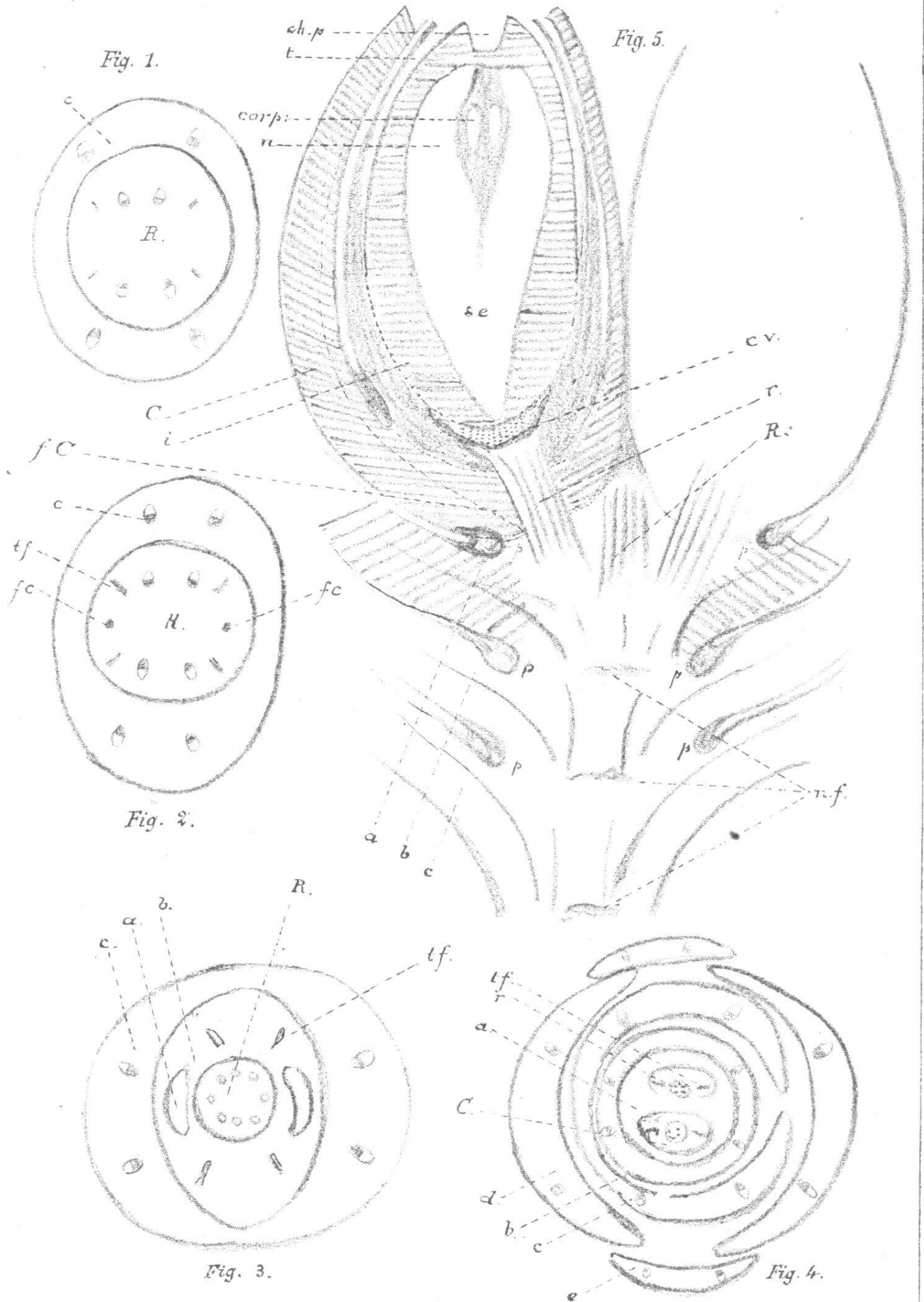
*Haberlandt.* — Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkern bei den Pflanzen. 1887.

*J.-D. Hooker.* — On Welwitschia a new Genus of Gnetaceæ. Transactions of the Linnean society. T. 24, 1864.

*L. Juranyi.* — Ueber den Pollen der Gymnospermen. Matt. u. nat. Berichte aus Ungarn. Bd. II 1884.

- G. Karsten.* — Beitrag zur Entwicklungsgeschichte einiger Gnetum-Arten. Botanische Zeitung, Nos 13-15, 1892.
- G. Le Monnier.* — Recherches sur la nervation de la graine. Ann. d. sc. nat. (bot.), 5<sup>e</sup> Sér., T. 16, 1872.
- C.-A. Meyer.* — Versuch einer Monographie der Gattung Ephedra. Mém. de l'Ac. d. sc. de St-Pétersbourg, 6<sup>e</sup> Sér. T. 5, 1849.
- F. Rosen.* — Ueber tinctionelle Unterscheidung verschiedener Kernbestandtheile und der Sexualkerne. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, von Ferd. Cohn. Bd. 5, 1892.
- O. Stapf.* — Die Arten der Gattung Ephedra. Denkschrift der Akad. der Wiss. in Wien, Bd. 56.
- E. Strasburger.* — Die Coniferen und die Gnetaceen Jena, 1872. — Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena, 1879. — Ueber das Verhalten des Pollens, etc.; bei den Gymnospermen. Histologische Beiträge, Heft IV. Jena, 1892.
- P. Schottländer.* — Zur Histologie der Sexualzellen bei Kryptogamen. Berichte d. Deutsch. bot. Gesell., 1892.
- C. Sokolowa.* — Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques Gymnospermes. Moscou, 1891.
- Van Tieghem.* — Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnetacées. Ann. d. sc. nat. (bot.), 5<sup>e</sup> Sér., T. 10, 1879.
- Note sur les divers modes de nervation de l'ovule et de la graine. Ann. d. sc. nat. (bot.), 5<sup>e</sup> Sér., T. 16, 1872.
- Traité de botanique, 2<sup>e</sup> éd. F. Savy, Paris, 1891.
- Treub.* — Sur la pluralité des noyaux dans certaines cellules végétales. C.-Rendus de l'Ac. d. sc., Paris, 1889, page 494.
- Sur des cellules végétales à plusieurs noyaux. Arch. neerland. d. sc. ex. et nat., T. XV, p. 39.
- Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. 1878.
- Tulasne.* — Ann. d. sc. nat. (bot.), 4<sup>e</sup> Sér., T. 10 et T. 15.
-





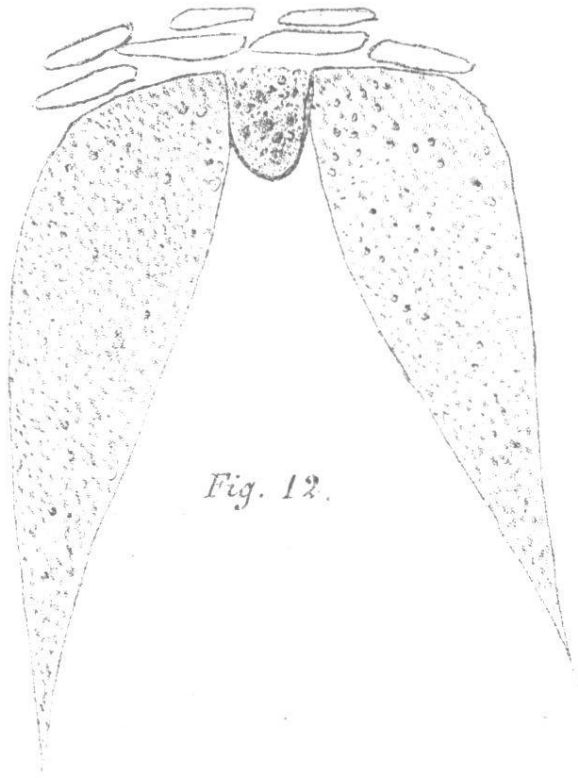


Fig. 12.

Fig. 6.

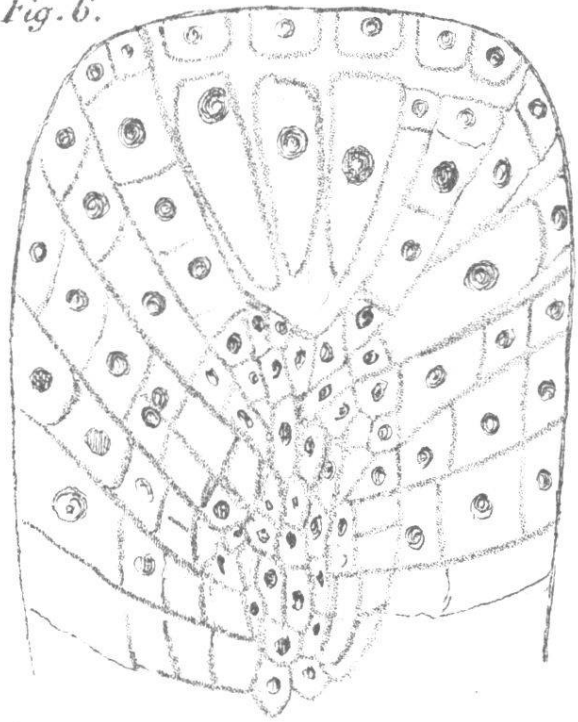


Fig. 7.

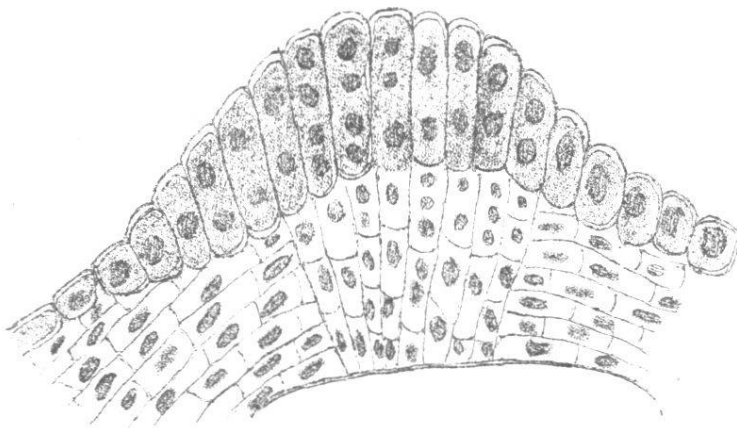


Fig. 8.

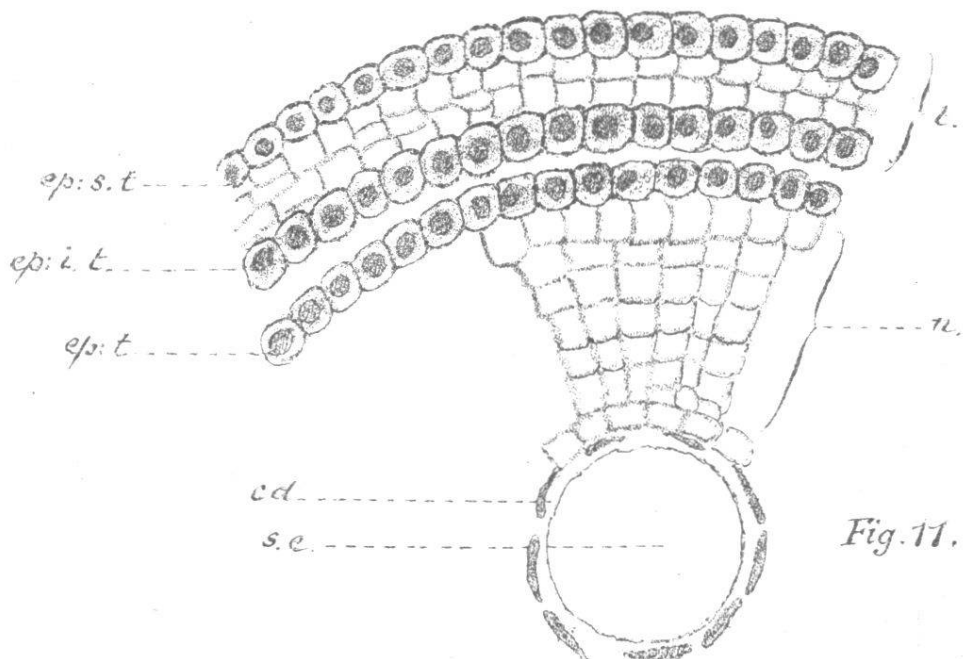
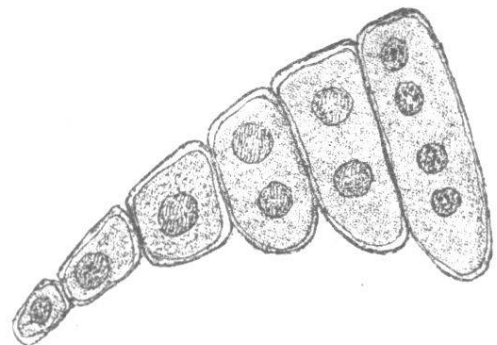


Fig. 11.

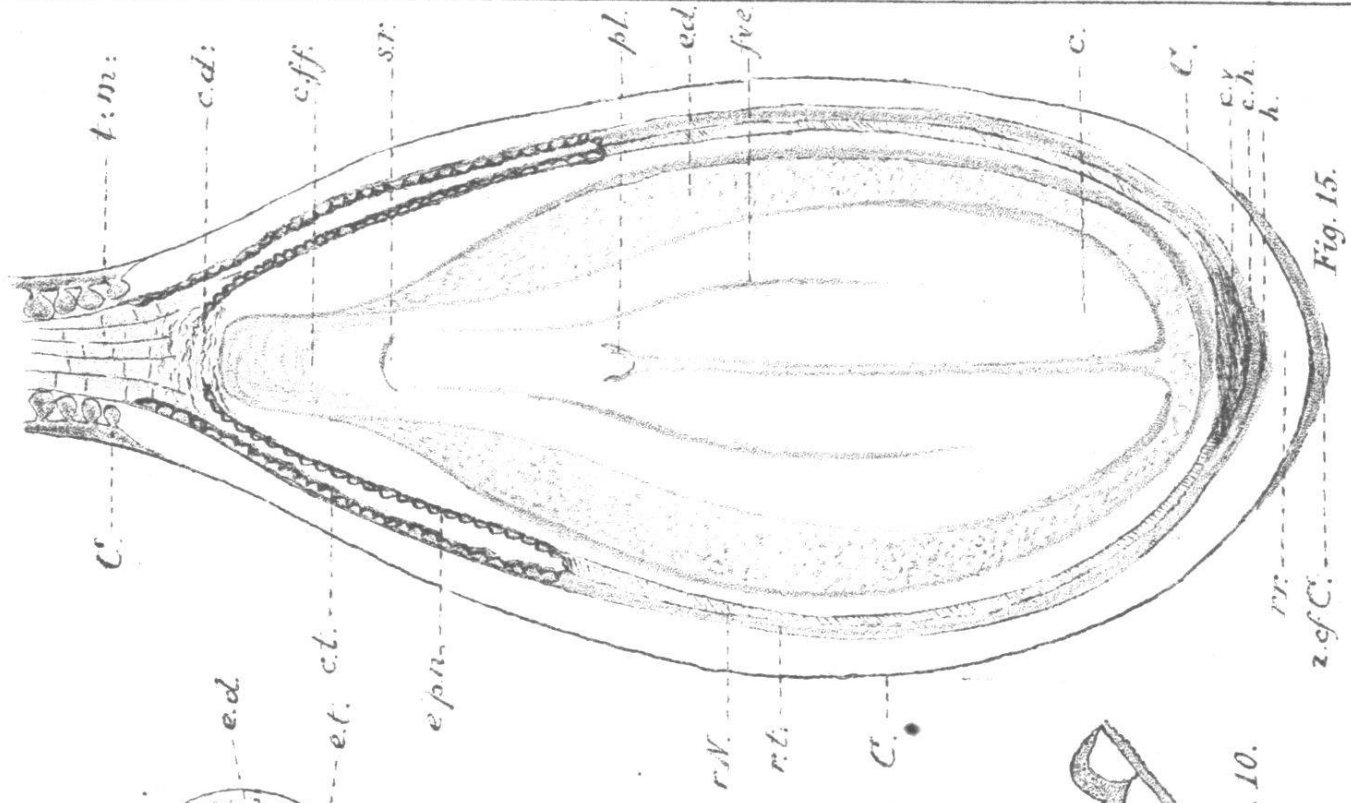


Fig. 15.

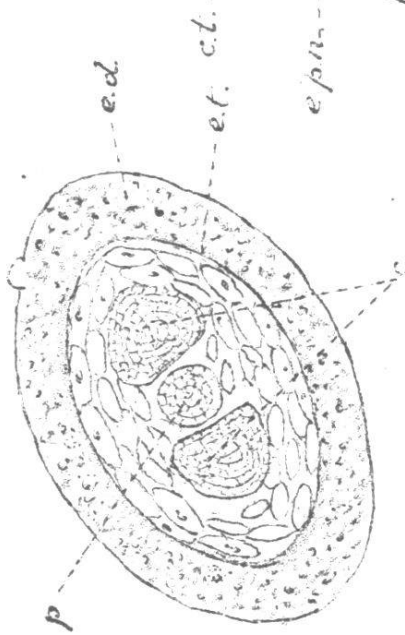


Fig. 13.

Fig. 9.

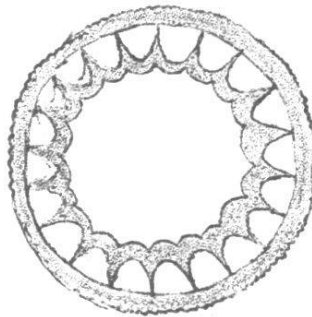


Fig. 10.

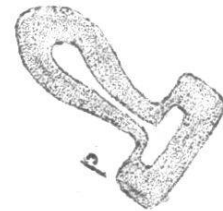
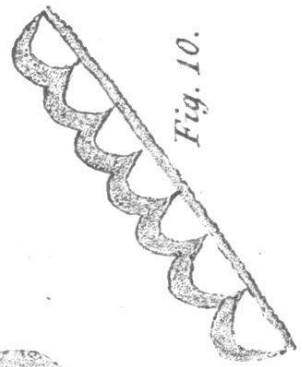


Fig. 15 bis.

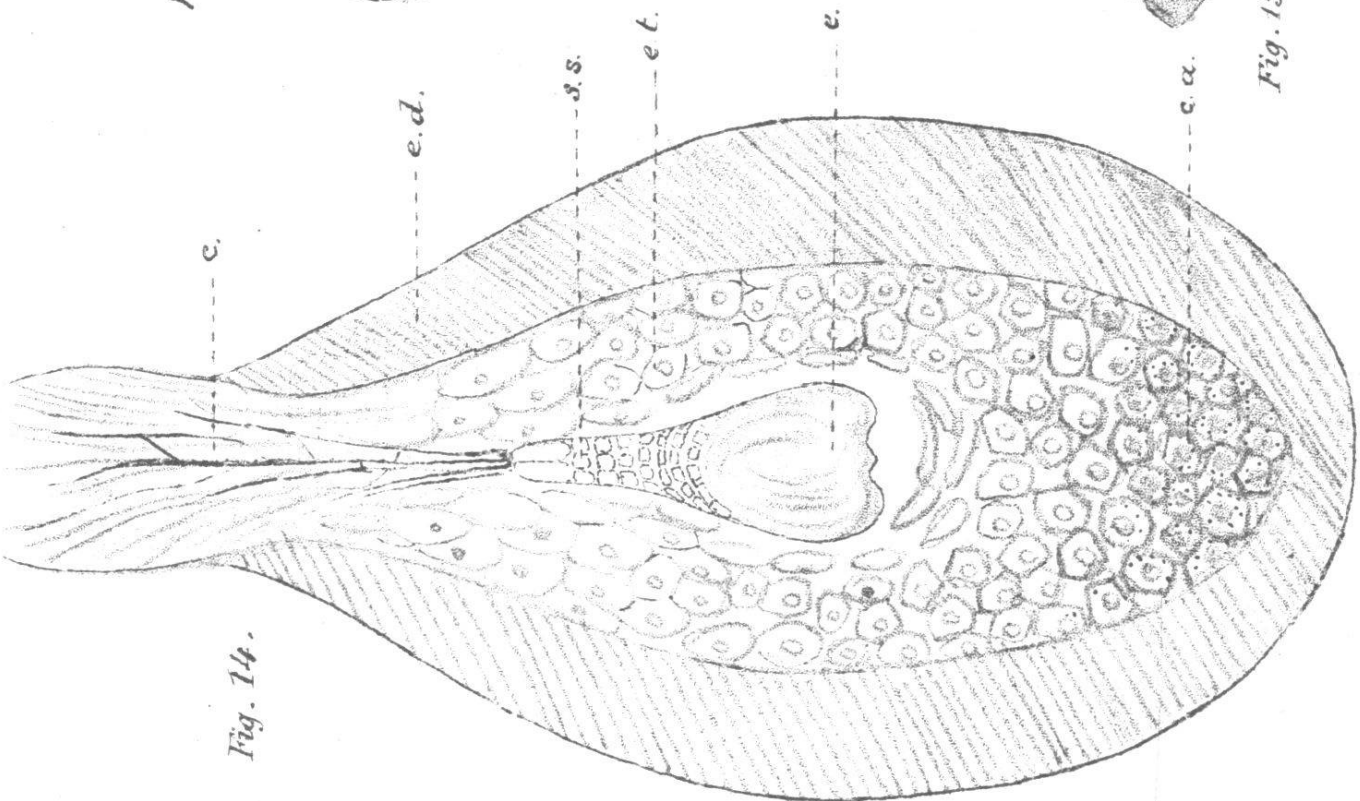
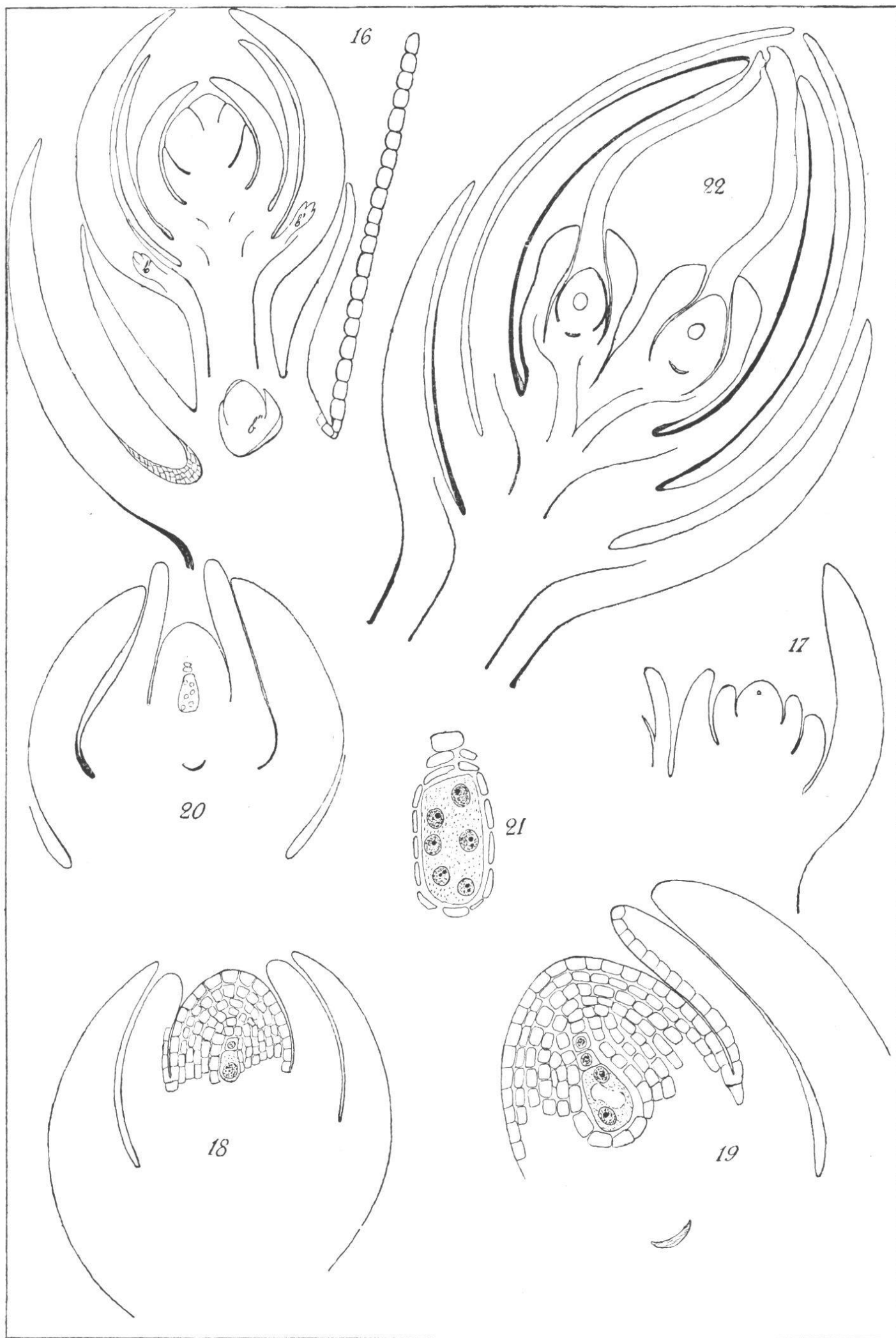
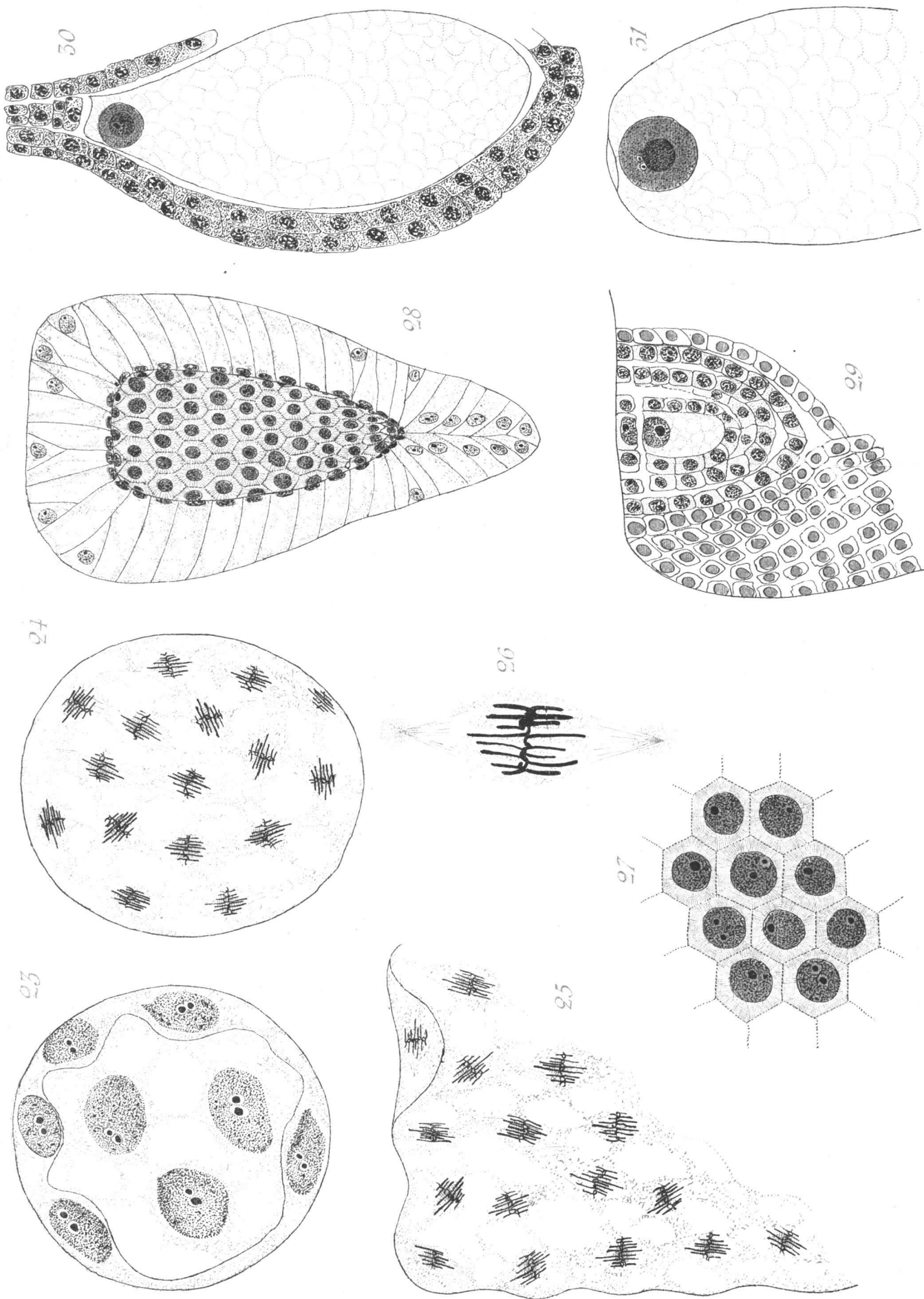
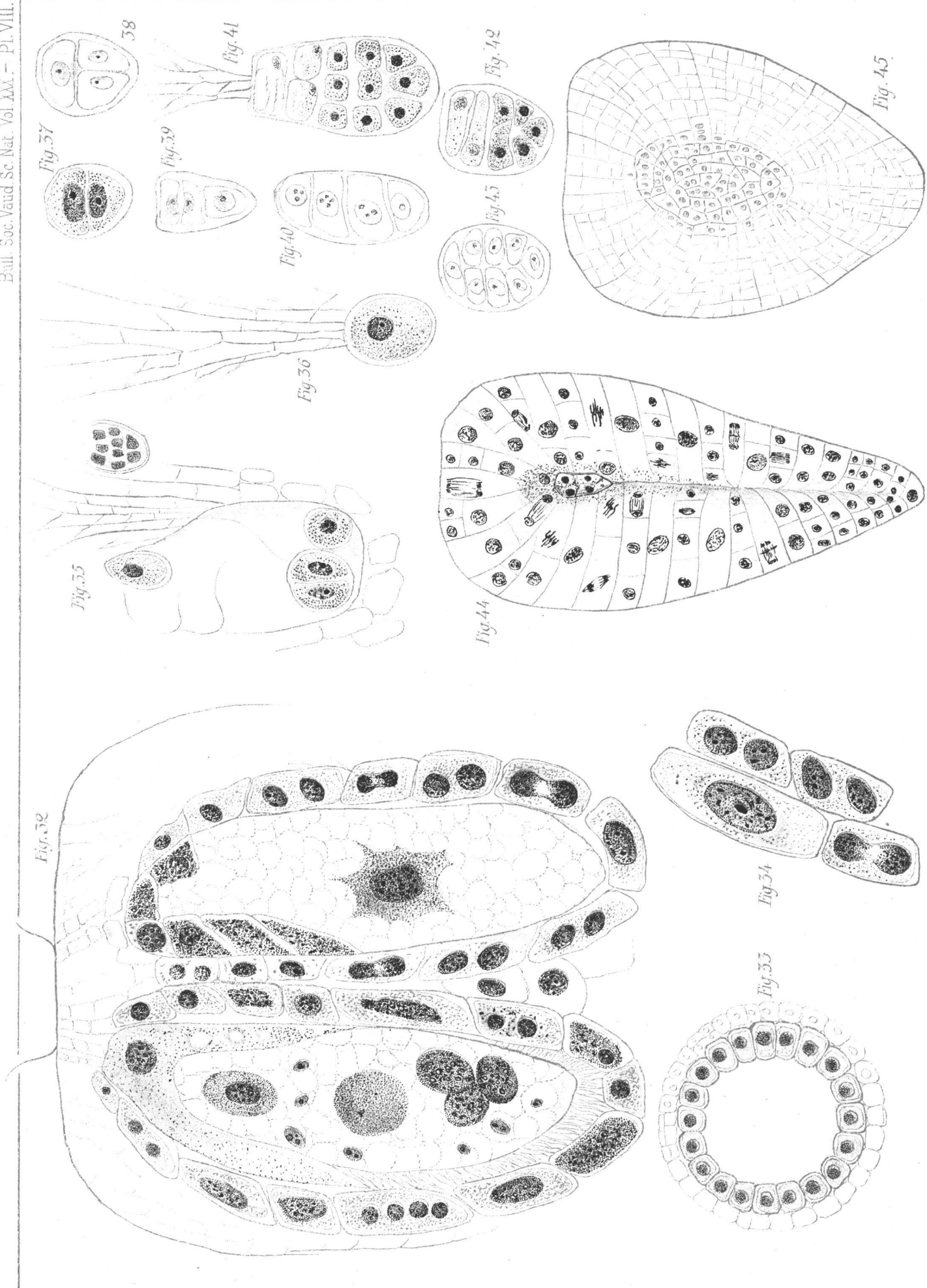


Fig. 14.

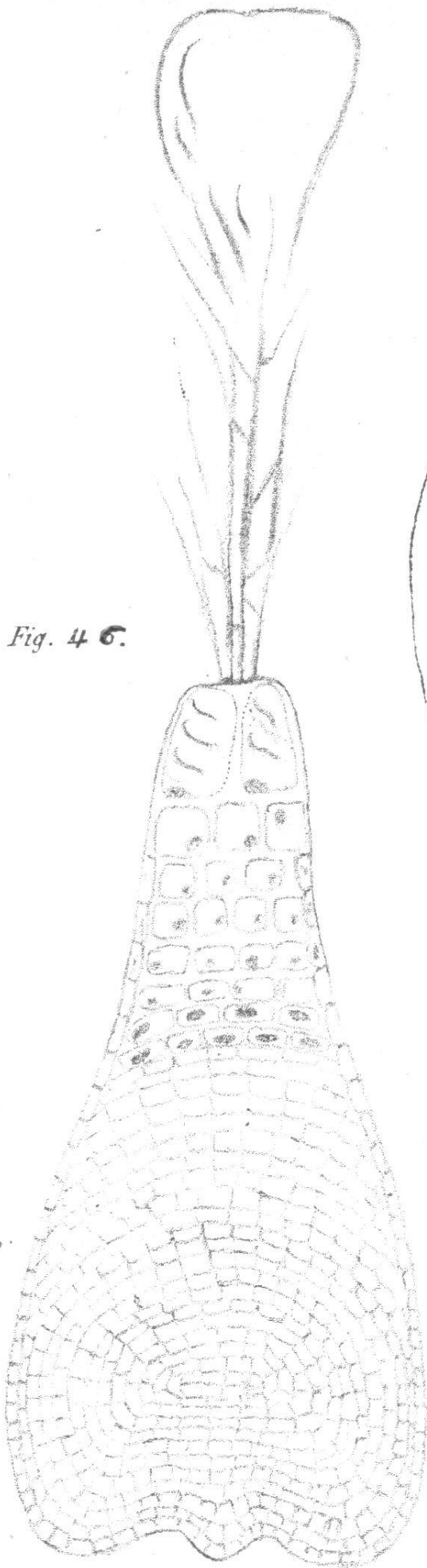




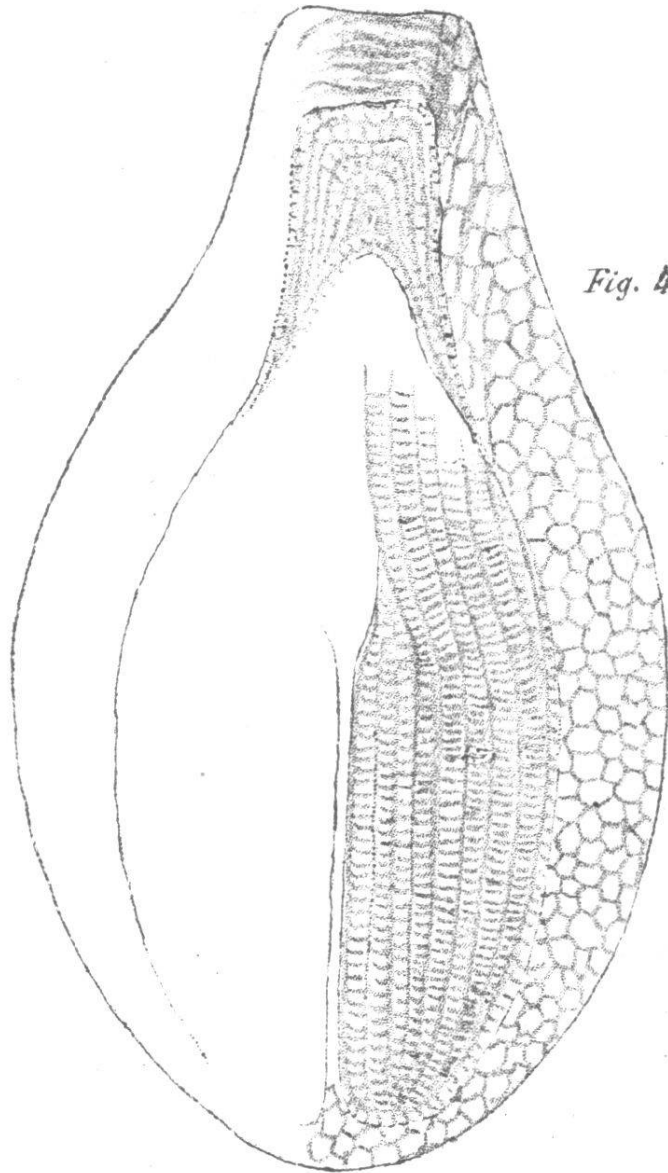




*Fig. 46.*



*Fig. 47.*



*Fig. 48.*

