

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique =
international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 1 (1922-1924)

Artikel: Carpologie comparée de l'Archangelica officinalis Hoffm. et du
Peucedanum palustre (L.) Moench.

Autor: Briquet, John

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-879069>

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: 16.02.2026

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

CARPOLOGIE COMPARÉE
DE
L'ARCHANGELICA OFFICINALIS HOFFM.
ET DU
PEUCEDANUM PALUSTRE (L.) MOENCH.
PAR
John BRIQUET

I

L'Ombellifère décrite par Linné sous le nom de *Selinum palustre*¹, et que l'on rapporte généralement avec raison depuis l'époque de Moench² au genre *Peucedanum*, a été envisagée par G.-F. Hoffmann comme le type d'un genre distinct qu'il a appelé *Thysselinum*³. La description originale du genre *Thysselinum* renferme les premiers renseignements carpologiques précis sur le *Peucedanum palustre*, renseignements qui peuvent être ainsi résumés : méricarpes à 5 côtes dont 3 dorsales, les 2 marginales prolongées en ailes membraneuses ; 4 vallécules très étroites renfermant chacune une bandelette ; 2 bandelettes commissurales ; toutes les bandelettes cachées dans un tissu épais, ce dernier « spongieux » dans sa région externe ; carpophore bipartit. Ces données sommaires ont été reproduites par presque tous les auteurs postérieurs.

Cependant, H.-G. Reichenbach fil.⁴ a figuré des coupes de méricarpes du *Peucedanum palustre* destinées à mettre en évidence une structure différente. Le mésocarpe y est représenté comme différencié en deux

¹ Linné. *Species plantarum*, ed. 1 p. 244 (1753).

² C. Moench. *Methodus plantas horti botanici et agri Marburgensis a staminum situ describendi* p. 82 (1784).

³ G.-F. Hoffmann. *Genera plantarum umbelliferarum*, ed. 1 p. 153 (1814).

⁴ H.-G. Reichenbach fil. *Icones florae germanicae et helveticae*, XXI, p. 63, tab. 125 (1867).

zones distinctes, dont l'externe (hyaline dans les figures) n'est pas décrite, tandis que l'autre (indiquée par des hachures dans les figures) doit être occupée par un tissu spécial analogue au tissu mésocarpique interne de l'*Archangelica officinalis*, enveloppant les bandelettes et se séparant avec ces dernières du tissu mésocarpique externe à la maturité. Toutefois, il convient de remarquer que les figures données par l'auteur *ne montrent pas trace de cette désagrégation* pourtant si clairement représentée par lui dans le fruit de l'*Archangelica officinalis*.

A une époque plus récente, M. V. Calestani¹ a encore renchéri sur les indications de Reichenbach fil. et donné du genre *Thysselinum* une description carpologique si étonnante que, si elle répondait à la vérité, il est hors de doute que ce groupe ne dût constituer un genre de premier ordre. Pour M. Calestani, le genre *Thysselinum*, fondé sur le *Peucedanum palustre*, se distingue par des méricarpes à côtes dorsales carénées, par un mésocarpe épais et « spongieux », par un albumen se séparant à la fin du mésocarpe en entraînant les bandelettes (désagrégation du mésocarpe analogue à celle qui se produit dans le fruit du genre *Archangelica*), par des bandelettes « valleculares et insuper extrajugales »², enfin et surtout par une « cuticule de l'exocarpe » (« *Cuticula exocarpia* ») très mucilagineuse, ce qui ne se retrouverait dans aucune autre Ombellifère européenne.

Le phénomène de la désagrégation (annulaire et complète) du mésocarpe auquel font allusion Reichenbach fil. et M. Calestani est si remarquable et si rare³ que l'anatomie du fruit du *Peucedanum palustre* mérite d'être faite avec soin et avec beaucoup plus de précision dans

¹ V. Calestani. *Contributo alla sistematica delle Ombrellifere d'Europa* [Webbia I, p. 227 (1905)]. — Idem. *Conspectus specierum europaearum generis Peucedani*. (Bull. soc. bot. ital. ann. 1905, p. 194).

² M. Calestani a appelé disposition « cyclique » l'arrangement dans lequel les bandelettes sont situées non seulement dans les vallécules, mais encore « sotto le coste formando una membrana continua staccandesi con facilità del rimanente mesocarpo » ; il a expressément cité le genre *Thysselinum* comme exemple de type à bandelettes « cycliques ». (Webbia I, p. 107).

³ On n'a guère signalé jusqu'à présent le phénomène de la désagrégation complète du mésocarpe externe et du mésocarpe interne (englobant un cercle de bandelettes) que chez les Cachrydées (insuffisamment connues au point de vue anatomique) et dans les genres *Archangelica* et *Crithmum*. — Sur ce dernier genre voy. : J. Briquet. *Carpologie du Crithmum maritimum* L. (Compte rendu Soc. phys. et hist. nat. Genève XL, p. 115-121, nov. 1923).

les détails qu'il n'était possible de l'opérer à l'époque de Hoffmann et que ne l'ont faite les deux auteurs précités, surtout si l'on tient compte des indications nouvelles et très extraordinaires de M. Calestani.

D'autre part, depuis le mémoire de Jochmann¹, l'organisation des méricarpes de l'*Archangelica officinalis* n'a guère fait l'objet que de remarques occasionnelles de la part de M. O. Drude² dans une revue générale du fruit des Ombellifères, de sorte que divers points restent à élucider. C'est le motif pour lequel nous étudions ci-après successivement la carpologie de l'*Archangelica officinalis* et du *Peucedanum palustre*. On verra que l'organisation du fruit de la première de ces espèces est beaucoup plus compliquée qu'on ne l'a cru jusqu'à présent et que la structure du méricarpe de la seconde espèce s'écarte en fait très notablement des données fournies par Reichenbach fil. et par M. Calestani.

II

L'*Archangelica officinalis* possède des fruits ovoïdes, comprimés par le dos, à méricarpes plans-convexes attachés à un carpophore bipartit. Une section transversale équatoriale du méricarpe (fig. 1)³ met en évidence 5 côtes épaisses, dont 3 dorsales rapprochées et 2 marginales prolongées en ailes, lesquelles forment autour du fruit une double ceinture. Les côtes dorsales ont une forme vaguement triangulaire avec des flancs ondulés et une surface irrégulièrement bosselée. Les côtes

¹ G.-F. Hoffmann [*Genera plantarum umbelliferarum* ed. 1, p. 162 (1814)] admettait que les bandelettes profondes du méricarpe de l'*Archangelica* appartiennent à l'enveloppe de la semence, et cette interprétation fautive — vulgarisée par W.-D.-J. Koch [*Generum tribuumque plantarum umbelliferarum nova dispositio* p. 98 (Nov. Act. Acad. Nat. Cur. XII, ann. 1825)] et par A.-P. de Candolle [*Prodromus systematis regni vegetabilis* IV, p. 169 (1830)] — a passé dans une foule d'ouvrages jusqu'à dans les temps récents. C'est à E.-G. Jochmann [*De Umbelliferarum structura et evolutione nonnulla*, p. 22, fig. 23 et 24 (1855)] que l'on doit la première interprétation correcte du fruit de l'*Archangelica*: l'auteur a bien distingué l'épiderme séminal et l'endocarpe (« pericarpii epithelium »); il a signalé la désagrégation des parties intérieure et extérieure du mésocarpe.

² O. Drude in Engler und Prantl. *Die natürlichen Pflanzenfamilien* III, 8, p. 100, fig. 41 (1897).

³ Les figures données par H.-G. Reichenbach fil. (op. cit. tab. 99, fig. 3, 4 et 5), pour les coupes transversales d'ensemble du fruit de l'*Archangelica*, laissent beaucoup à désirer.

marginales, plus volumineuses, présentent une section analogue dans leur région proximale, mais cette dernière est contractée en aile plus large que la côte proprement dite. Le péricarpe est profondément

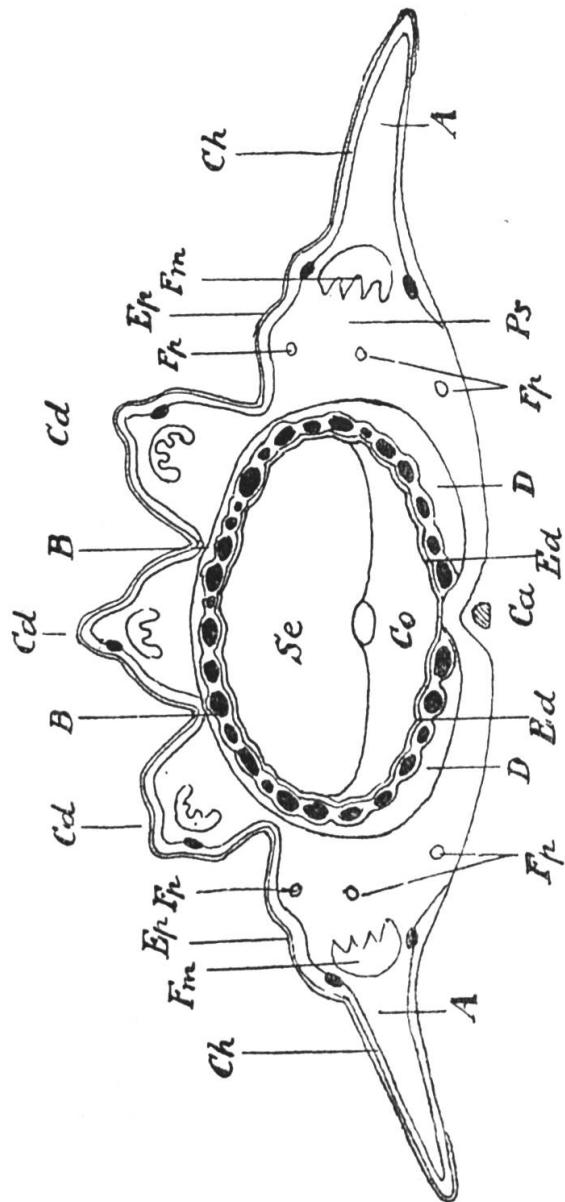


Fig. 1. — *Archangelica officinalis*. Section transversale équatoriale d'ensemble d'un méricarpe. *Eh* épicarpe ; *Ch* chlorenchyme mésocarpique ; *Ps* parenchyme sculpté ; *D* cavité produite par la déchirure de l'assise de désagrégation ; *B* cycle de bandelettes enveloppées par le parenchyme profond ; *Ed* endocarpe ; *Cd* côtes dorsales renfermant un faisceau libéro-ligneux et une bandelette intrajugale ; *Fm* faisceaux marginaux principaux flanqués de deux bandelettes intrajugales ; *Fp* petits faisceaux internes des côtes marginales ; *A* prolongement alaire des côtes marginales ; *Co* coelum du méricarpe ; *Se* semence ; *Ca* branche du carpophore. — Fortement grossi.

entaillé par les vallécules, surtout par les deux vallécules médianes. La face commissurale est relativement plane.

Les tissus à considérer dans le péricarpe sont, en allant de l'extérieur à l'intérieur : l'épicarpe, le mésocarpe comprenant quatre régions (chlorenchyme, parenchyme sculpté, assise de désagrégation et

parenchyme interne), l'endocarpe, les faisceaux libéro-ligneux, les bandelettes intrajugales, les bandelettes profondes, enfin la région commissurale.

L'épicarpe (fig. 3) est formé de cellules tabulaires, un peu allongées suivant l'axe du fruit, plus larges que hautes en section transversale, à parois externes médiocrement plus épaissies que les radiales et que les internes, recouvertes par une cuticule fortement plissée. Les stomates sont insérés à un niveau inférieur à celui de la surface de l'épicarpe.

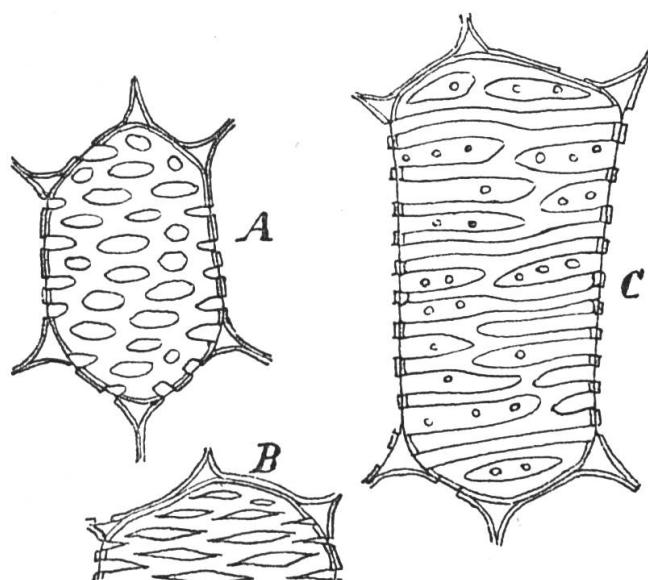


Fig. 2. — *Archangelica officinalis*. Types de cellules du parenchyme sculpté : A à ponctuations polygonales-arrondies et elliptiques ; B à ponctuations lozangiques-étirées ; C à réseau d'épaisseur passant à la disposition annelée-spiralee, avec ponctuations arrondies secondaires dans les champs intermédiaires. — Grossissement $\frac{240}{1}$.

Les poils, en grande partie détruits à la maturité sont unicellulaires, coniques à base large, \pm aigus au sommet, à cuticule souvent plissée et portant en outre de fines perles cuticulaires.

Des deux régions extérieures du *mésocarpe*, la moins développée est le *chlorenchyme extérieur*. Ce chlorenchyme (fig. 3) sous-tend l'épicarpe sur toute son étendue. Il est constitué par 1-3 assises de petits éléments parenchymateux, laissant entre eux de nombreux méats aérifères ; ils restent bourrés de chloroplastes jusqu'à la maturité.

Le *parenchyme sculpté*¹ occupe un volume énorme (fig. 1). C'est lui qui remplit les côtes dorsales, le corps et les ailes des côtes marginales, qui tapisse toute la face commissurale des méricarpes. Les éléments de ce parenchyme sont polyédriques, à angles arrondis de façon à laisser la place à un système de méats aéifères très développé. Au début, les cellules renferment des chloroplastes, en beaucoup moins grand nombre que dans le chlorenchyme extérieur, mais ces chloroplastes ne tardent pas à disparaître, en même temps que les cellules se cloisonnent activement, car les côtes, surtout les dorsales, n'atteignent que tardivement leurs dimensions définitives. Quand le cloisonnement est terminé, les parois des éléments commencent à présenter des caractères particuliers (fig. 2) : elles s'épaississent en réseau et se lignifient. La sculpture des parois consiste en ponctuations simples, elliptiques, rarement arrondies ou polygonales, beaucoup plus souvent encore lozangiques et effilées aux deux bouts, laissant entre elles des bandes qui constituent le réseau d'épaisseur. Les ponctuations sont toujours orientées perpendiculairement au grand axe de l'élément qui les porte, tant en coupe longitudinale qu'en coupe transversale. Dans certaines cellules, elles sont si allongées que le réseau d'épaisseur tend à se transformer en une bande spiralée dont les tours s'anastomosent. Par places, les choses vont même plus loin et l'on voit des ponctuations arrondies de second ordre prendre place dans les champs plus minces qui séparent les bandes d'épaisseur. — A la maturité, les éléments du parenchyme sculpté sont morts et aéifères.

Au parenchyme sculpté succède brusquement l'*assise de désagrégation du mésocarpe*². Cette assise est formée de cellules assez grandes, parallélopipédiques, hyalines, à parois cellulosiques très minces, non sculptées. Pour la trouver en bon état, il faut recourir à des stades jeunes. La désagrégation du mésocarpe s'effectue par la déchirure des parois radiales de cette assise (fig. 3) : il est bien rare d'en trouver plus tard une cellule intacte. La déchirure violente qui s'opère est assez facile à comprendre lorsqu'on suit le développement du fruit. D'une part il y a contraction des éléments du parenchyme mésocarpique profond décrit

¹ Le parenchyme sculpté a été reconnu dans le fruit de l'*Archangelica* par E.-G. Jochmann [op. cit. p. 22 (1855)] en ces termes : « *Pericarpii cellulæ reticulatim incrassantur et denique aërem continent* ».

² L'existence et le rôle de cette assise de désagrégation paraissent avoir échappé à l'attention de M. O. Drude (l. c.).

ci-après. D'autre part l'énorme accroissement radial et tangentiel du parenchyme sculpté extérieur tend à exercer une traction radiale considérable. Soumise à l'action de deux forces opposées, l'une centripète, l'autre centrifuge, l'assise délicate de désagrégation finit par se déchirer en suite de la rupture de ses parois radiales. Les éléments de

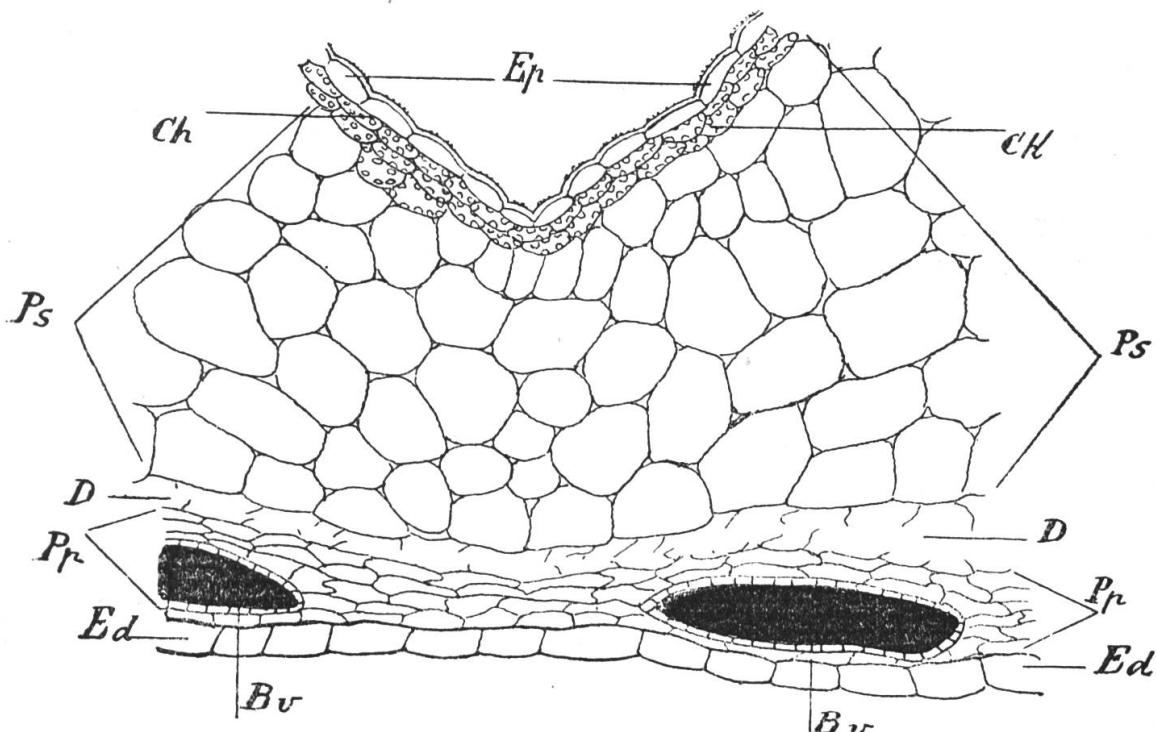


Fig. 3. — *Archangelica officinalis*. Section transversale du péricarpe passant par une vallécule latérale. *Ep* épicarpe ; *Ch* chlorenchyme mésocarpique ; *Ps* parenchyme sculpté ; *D* assise de désagrégation ; *Pr* parenchyme profond ; *Ed* endocarpe ; *Bv* bandelettes valléculaires. — Grossissement $\frac{160}{1}$.

cette assise ont donc une structure et un comportement analogues à ceux du parenchyme de désarticulation commissural.

Quant au *parenchyme profond* (fig. 3), sous-jacent à l'assise ci-dessus mentionnée, il est en contact immédiat avec l'endocarpe. Ses éléments sont fortement étirés tangentiellement, serrés, à parois minces, lisses, cellulosiques, imprégnées de bonne heure d'une matière colorante d'un brun jaunâtre, dépourvus de chloroplastes. Il comporte plusieurs assises, mais celles-ci sont rapidement radialement contractées, aplatis

et à parois tangentialles empilées les unes sur les autres, de façon à devenir à la fin presque méconnaissables. Malgré cela la majeure partie de ce parenchyme profond constitue jusqu'au bout une sorte de gaine enveloppant les bandelettes ; seules les cellules de la rangée la plus extérieure sont ça et là entraînées dans la violente déchirure radiale qui affecte l'assise de désagrégation.

L'*endocarpe* est formé de cellules parallélipipédiques, étirées tangentially, régulières, dépourvues de chloroplastes, plus volumineuses que les éléments du parenchyme mésocarpique profond et conservant plus longtemps leur forme que ces derniers. Les parois en sont également minces, lisses ; imprégnées de la même substance colorante d'un brun jaunâtre, elles paraissent être en outre \pm subérisées, ce qui leur donne une certaine résistance à l'action des acides et les rend imperméables à l'eau.

D'après les figures données par Reichenbach fil. et par M. O. Drude, il y aurait 5 *faisceaux libéro-ligneux placés dans les côtes*. Cependant, les choses ne sont pas aussi simples que cela (fig. 1). Dans chaque côte dorsale, il existe au moins 3 groupes libéro-ligneux, parfois 4 et même 5 de ceux-ci, disposés en arc et séparés les uns des autres par un parenchyme microcytique, à éléments serrés, à parois peu épaisses, mais \pm lignifiées à la fin. Chacun de ces groupes comporte un *xylème*, renfermant plusieurs trachées intérieures et quelques vaisseaux, adossé à une petite plage libérienne. Etant donné que ces groupes libéro-ligneux ont des endoxyles très développés et confluents, qu'ils sont séparés par des bras de cambiforme et de parenchyme ligneux microcytique aboutissant extérieurement à un arc cambial commun, il est naturel d'envisager tous ces tissus comme correspondant à un faisceau unique homologue du faisceau libéro-ligneux neural habituel chez les Ombellières. Mais dans les côtes marginales la réduction à un faisceau neural unique devient tout à fait impossible. Dans la partie élargie, proximale, des côtes marginales, on trouve en effet le dispositif suivant. D'abord une série de pointements ligneux disposés en arc et constitués comme ceux des arcs neuraux des côtes dorsales. Ces pointements sont plongés dans une vaste plage endoxylaire qui se prolonge en bras de parenchyme microcytique et de cambiforme séparant les groupes vasculaires et libériens. Du côté du liber, il se forme un arc cambial plus ou moins caractérisé. — Outre cet arc libéro-ligneux — qui constitue la nervure

principale des côtes marginales et qui sépare nettement le parenchyme sculpté du corps de celui de l'aile — il existe encore plusieurs *faisceaux internes*, de section subcirculaire, beaucoup plus petits, constitués par un groupe de trachées et de vaisseaux et un îlot libérien, sans qu'il y ait jamais formation de cambium. Un de ces faisceaux est logé constamment du côté commissural du corps des côtes marginales. Un deuxième est placé du côté opposé de la côte, sur le flanc de la vallécule. Un troisième enfin est situé dans la profondeur de la côte, en plein parenchyme sculpté (fig. 4). — La position de ces trois petits faisceaux n'est pas constante aux divers niveaux du méricarpe, ni rigoureusement constante

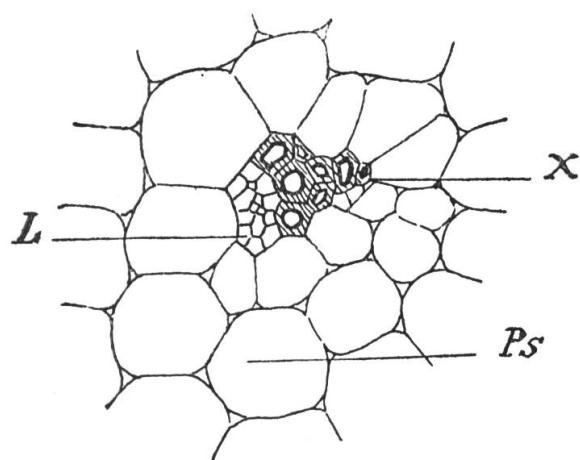


Fig. 4. — *Archangelica officinalis*. Section transversale équatoriale d'un méricarpe passant par la base d'une côte marginale et coupant un petit faisceau libéro-iigneux médián. *X* xylème ; *L* liber ; *Ps* parenchyme sculpté. — Grossissement $\frac{1}{160}$.

à un même niveau dans tous les fruits : éloignés de la nervure principale dans la région équatoriale, ils s'en rapprochent vers les extrémités du méricarpe où ils finissent par se fondre avec la nervure principale. — On pourrait peut-être mettre cette organisation en parallèle avec celle des pétioles de l'*Archangelica*, lesquels possèdent plusieurs rangées concentriques de faisceaux¹. Mais il n'y a pas concomitance nécessaire entre ces sortes de pétioles et les fruits à côtes marginales plurifasciculées : chez l'*Angelica silvestris* L., il existe deux rangées de faisceaux

¹ Voy. L. Géneau de Lamarlière. *Recherches morphologiques sur la famille des Ombellifères* p. 100 (1893).

périphériques dans le pétiole¹, alors que les côtes marginales des méricarpes ne comportent qu'un seul massif libéro-ligneux (deux pointements libéro-ligneux accolés). Quoi qu'il en soit, c'est, à notre connaissance, la première fois que la présence de côtes à faisceaux nettement multiples est signalée chez les Ombellifères.

Les *bandelettes intrajugales* ont aussi échappé à l'attention de nos prédecesseurs². Dans chaque côte dorsale il y a une bandelette située sous l'épiderme, dans le chlorenchyme mésocarpique, tantôt assez près de la masse libéro-ligneuse (dépression de la côte), tantôt assez loin de celle-ci dont elle est séparée par du parenchyme sculpté (bosses de la côte). Ces bandelettes sont souvent placées dans une position dissymétrique par rapport au plan de symétrie de la côte. Dans les côtes marginales, il existe toujours deux bandelettes placées sur les flancs de la côte, dans le chlorenchyme mésocarpique, à droite et à gauche de la masse libéro-ligneuse principale.

Les *bandelettes profondes* (fig. 1) sont homologues des bandelettes valléculaires des Ombellifères ordinaires. Placées en grand nombre (20-30), dans le parenchyme mésocarpique profond, très rapprochées les unes des autres, elles forment autour de l'endocarpe une couronne continue. De section transversale elliptique, à grand axe de l'ellipse parallèle à l'endocarpe, elles font saillie dans le mésocarpe (vers l'extérieur) surtout sur la face commissurale ; en outre, les bandelettes font aussi saillie du côté intérieur, de sorte que l'endocarpe appuyé contre elles prend une apparence festonnée. L'épithèle des canaux reste généralement très nettement visible encore à la maturité ; ses éléments sont alors un peu étirés tangentially (fig. 3). Si le nombre des bandelettes oscille, dans la région équatoriale du méricarpe, autour de 30, et si leur position est sans rapport constant avec celle des vallécules et des côtes, par contre, dans les parties supérieure et inférieure du fruit, les canaux se fusionnent latéralement de façon à donner 16 bandelettes (ou à peu près), chiffre qui équivaut à 3 ban-

¹ Voy. L. Petit. *Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie*, p. 113 (1887) ; L. Géneau de Lamarlière. Op. cit. p. 99.

² M. O. Drude a cependant figuré une bandelette intrajugale dans la côte dorsale *médiane* de l'*Archangelica*, mais, par suite d'un lapsus, cette bandelette est désignée comme *valléculaire* dans la légende (op. cit. fig. 41, A).

delettes par vallécule et 4 bandelettes commissurales. L'homologie des bandelettes profondes de l'*Archangelica* avec les bandelettes valléculaires des Ombellifères ordinaires devient ainsi aussi évidente que par l'étude du développement du fruit¹. Dans le stylopode, la réduction du nombre des bandelettes devient encore plus grande et cette réduction marche de pair avec la formation des anastomoses signalées jadis par Trécul² et par Moynier de Villepoix³. — Les bandelettes profondes se montrent toutes élégamment cloisonnées : observées en vue longitudinale optique, on voit qu'elles sont en outre légèrement contractées au niveau des lamelles transversales⁴.

Au voisinage de la ligne commissurale \pm canaliculée, le parenchyme sculpté du mésocarpe comporte des éléments plus petits, souvent subisodiamétriques en section transversale, à parois plus épaisses et plus fortement lignifiées à la fin. A ces éléments succède brusquement le *parenchyme commissural de désarticulation* à gros éléments, à parois minces et cellulosiques, déchiré à la maturité. Il n'y a pas, dans ce tissu, de détails de structure spéciaux en rapport avec le mécanisme (très simple) de la désarticulation.

Les deux branches du *carpophore* ne présentent rien de particulier. Il en est de même pour la *semence* avec son épiderme renfermant des chloroplastes amylogènes, pour la saillie raphéale et pour l'*embryon*. La semence est faiblement concave et se détache rapidement de l'*endocarpe* du côté commissural. Plus tard, le détachement se fait aussi du côté dorsal, de sorte que les fruits arrivés à maturité complète compor-tent une semence plus ou moins complètement libre dans une enveloppe formée par l'*endocarpe* et le parenchyme profond du mésocarpe ; cette enveloppe est elle-même libre dans une deuxième enveloppe formée

¹ A. Trécul [*Des vaisseaux propres dans les Ombellifères* (Ann. sc. nat., sér. 5, V, p. 291, ann. 1866)] dit avoir observé environ 13 bandelettes dans chaque jeune carpelle. L'une ou l'autre des bandelettes restant souvent en arrière dans son développement, ce chiffre correspond bien à peu près à celui qui est indiqué ci-dessus.

² A. Trécul, l. c.

³ G. Moynier de Villepoix. *Recherches sur les canaux sécrétateurs du fruit des Ombellifères* [Ann. sc. nat., ser. 6, V, p. 362 (1878)].

⁴ Le cloisonnement des bandelettes de l'*Archangelica* a été déjà signalé par Arthur Meyer [*Ueber die Entstehung der Scheidewände in dem sekret-führenden, plasmafreien Intercellularraume der Vittae der Umbelliferen* (Botan. Zeitung XLVII, col. 346, ann. 1889)].

par les deux zones extérieures du mésocarpe et par l'épicarpe. — La séparation de l'enveloppe concentrique au mésocarpe interne est si complète à la maturité, qu'il faut user de précautions spéciales dans le maniement des coupes transversales d'ensemble des méricarpes : toute la partie située à l'intérieur de l'assise de désagrégation, devenue libre, se déboîte facilement.

III

Voyons maintenant comment les choses se passent chez le *Peucedanum palustre* (L.) Moench, dont la structure a été comparée par Reichenbach fil. à celle de l'*Archangelica officinalis*, en ce qui concerne le mésocarpe.

Ovoïdes-ellipsoïdaux, comprimés par le dos, les fruits du *P. palustre* sont cernés d'une aile membraneuse à la maturité, formée des deux ailes méricarpennes étroitement appliquées l'une contre l'autre. Les méricarpes mesurent à la maturité $4-5 \times 3-4$ mm. sur la face commissurale plane ; le côté dorsal porte 3 côtes peu saillantes et non pas carénées comme l'a dit M. Calestani ; les vallécules médianes sont plus étroites que les latérales ; les bandelettes sont toutes peu apparentes extérieurement. Une section transversale équatoriale confirme ces données (fig. 5), montrant un côté dorsal à 3 festons correspondant aux 3 côtes dorsales, tandis que les côtes marginales prolongées en ailes atteignent en longueur moins de la moitié ou à peu près la moitié du grand diamètre du corps du péricarpe.

Le tissus dont le péricarpe est formé sont, en allant de l'extérieur à l'intérieur : l'épicarpe, le mésocarpe comprenant 3 régions (chlorenchyme, parenchyme sculpté, parenchyme profond), l'endocarpe, les faisceaux libéro-ligneux, les bandelettes intrajugales, les bandelettes valléculaires et commissurales, enfin la région commissurale de désarticulation.

L'épicarpe (fig. 6) se montre, en section tangentielle, formé comme à l'ordinaire de cellules tabulaires, souvent allongées suivant l'axe du fruit, surtout dans les côtes où, en outre, les parois radiales sont fréquemment ondulées. En section transversale, les éléments sont plus allongés dans le sens tangentiel que selon le rayon, à parois externes

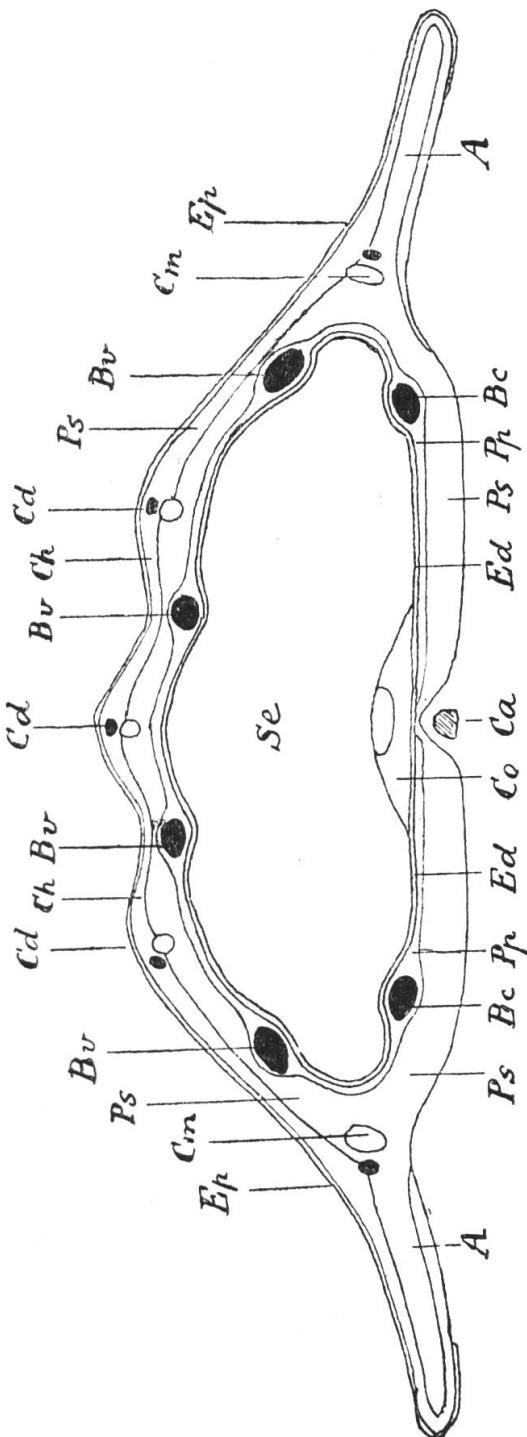


Fig. 5. — *Peucedanum palustre*. Section transversale équatoriale d'ensemble d'un carpophore. *Ep* épicarpe ; *Ch* chlorenchyme méso- et endocarpique ; *P_s* parenchyme sculpté ; *P_p* parenchyme profond ; *Ed* endocarpe ; *Cd* côtes dorsales renfermant un faisceau libéro-ligneux et une bandelette intrajugale ; *Cm* côtes marginales renfermant un faisceau volumineux et une bandelette intrajugale ; *A* prolongement alaire des côtes marginales ; *B_v* bandelettes valléculaires ; *B_c* bandelettes intrajugales ; *Ca* coelum du méri-
carpe ; *Co* semence ; *Se* semence. — Fortement grossi.

sensiblement plus épaisses que les radiales et que les internes. La cuticule qui recouvre les parois externes est plissée longitudinalement, à plis serrés. La nature de la cellulose qui constitue ces parois ne s'écarte en rien de celle des épidermes ordinaires dont elle présente toutes les

réactions et toutes les propriétés optiques. Il n'y a nulle part trace de la formation mucilagineuse signalée par M. Calestani¹. Les stomates sont au début souvent insérés à un niveau supérieur à celui de la surface du méricarpe, surélevés par plusieurs cellules épicarpiques de façon à dominer une chambre respiratoire d'assez grandes dimensions. Plus tard, l'épicarpe s'étire et cette disposition cesse d'être apparente, sauf au voisinage du stylopode où elle persiste souvent. Il n'y a pas de trichomes.

Dans le *mésocarpe*, le *chlorenchyme* (fig. 6) est constitué par 2-4 assises de petits éléments parenchymateux qui sous-tendent l'épicarpe

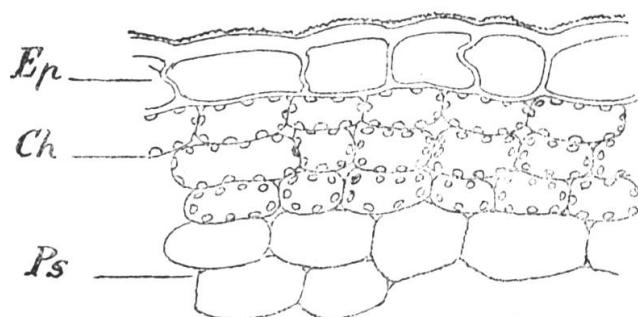


Fig. 6. — *Peucedanum palustre*. Section transversale de la région externe du péricarpe. *Ep* épicarpe à cuticule plissée ; *Ch* chlorenchyme mésocarpique ; *Ps* parenchyme sculpté. — Grossissement $\frac{160}{1}$.

sur toute son étendue. Les chloroplastes sont abondants et persistent jusqu'à la maturité. Les méats aéifères sont nombreux.

Le *parenchyme sculpté* occupe la majeure partie du péricarpe, s'étendant dans les ailes et sur la face commissurale. Comme chez l'*Archangelica*, les éléments de ce tissu perdent rapidement leurs chloroplastes, s'épaissent un peu et lignifient leurs parois. L'ornementation varie de caractère selon la forme des cellules et la position de ces dernières.

¹ Aucun botaniste, à part M. Calestani, n'a jamais signalé de « cuticule mucilagineuse », de sorte qu'une pareille découverte aurait mérité au moins une courte description : *mucilage* et *cutine* sont deux termes qui s'excluent. Dans les épidermes à parois extérieures myxogènes, lorsque la paroi extérieure se gonfle sous l'action de l'eau, le mucilage soulève en dehors la cuticule, laquelle finit par se déchirer. Il n'y a chez le *Peucedanum palustre* aucun dispositif de ce genre, dispositif dont la présence serait d'ailleurs extraordinaire chez une espèce hygrophile pourvue de méricarpes ailés.

Dans le corps du méricarpe, en particulier dans les côtes dorsales, on rencontre des éléments de plus petites dimensions, polyédriques à angles plus ou moins arrondis, dont les parois sont criblées de ponctuations serrées à contours polyédriques-arrondis. Mais dès que les éléments s'allongent tangentiellement et deviennent plus volumineux, les ponctuations deviennent nettement lozangiques, étirées perpendiculairement au grand axe de la cellule. Dans les grandes cellules qui tapissent la commissure elles s'allongent souvent au point de donner naissance à une spire ou un anneau pourvus d'anastomoses écartées. Dans ce cas, on voit ça et là apparaître de petites ponctuations arrondies secondaires dans les champs de dépression qui séparent les parties épaissies. A la fin, les cellules du parenchyme sculpté sont mortes et aérifères. Elles laissent entre elles des méats, moins amples et moins abondants que les cellules du chlorenchyme. — Au total, la structure de ce parenchyme sculpté se rapproche beaucoup de celui de l'*Archangelica*, mais avec des caractères moins extrêmes.

Le *parenchyme profond* ne comporte que 2 à 3 assises caractérisées par des éléments plus petits que ceux du parenchyme sculpté, à parois très minces, dépourvues de ponctuations, purement cellulosiques. Elles s'appuient, du côté intérieur, contre l'endocarpe ; du côté extérieur, elles touchent au parenchyme sculpté. Pendant la majeure partie de la vie du fruit, le parenchyme profond reste intact. Peu à peu les éléments intérieurs se contractent en s'aplatissant suivant le rayon et les éléments extérieurs se dessèchent. Il en résulte, par déchirement, à l'extrême maturité, la formation de lacunes très irrégulières, au voisinage des bandelettes valléculaires et commissurales. C'est, sans aucun doute, la présence de ces lacunes accidentelles tardives qui a fait dire à G.-F. Hoffmann que les bandelettes dans les méricarpes du *Thysselinum* sont enveloppées par une « membrana exteriori fungosa, subsoluta »¹. Il ne faut pas chercher ailleurs l'origine de la légende — créée par Reichenbach fil., et reprise par M. Calestani — de la désagrégation du mésocarpe interne et externe dans le fruit du *Peucedanum palustre*. Mais il n'y a rien là de comparable à la désagrégation mésocarpique qui se produit dans l'*Archangelica*. Même à l'extrême maturité, alors

¹ G.-F. Hoffmann. *Genera plantarum umbelliferarum*, ed. 1, p. 154 (1814).

que les méricarpes sont librement suspendus au sommet des branches du carpophore, la formation de lacunes reste limitée au voisinage immédiat des bandelettes valléculaires et commissurales. L'apparition tardive de semblables lacunes chez le *Peucedanum palustre* ne constitue d'ailleurs pas quelque chose de très exceptionnel dans le genre *Peucedanum*.

L'*endocarpe*, à éléments parallélipipédiques, réguliers, étirés tangentially en section transversale, comporte des parois minces, lisses, imprégnées d'une matière colorante jaune, un peu subérisées ; il reste longtemps intact.

Les *faisceaux libéro-ligneux* sont au nombre de 5, logés dans les côtes, à xylème à la fin fortement sclérisé et lignifié, enveloppé par le parenchyme mésocarpique sculpté, tandis que le cordon libérien grêle touche au chlorenchyme. Les dorsaux sont de section arrondie ; tandis que les latéraux, placés dans la région proximale élargie des côtes marginales sont plus volumineux, et à section étirée perpendiculairement à la côte.

Les *bandelettes intrajugales* sont ou adossées aux faisceaux ou déjetées latéralement, d'ailleurs enveloppées par le chlorenchyme du mésocarpe. Celles des côtes marginales sont plus volumineuses et nettement latérales, flanquant le faisceau du côté de l'aile.

Les bandelettes *valléculaires*, au nombre de 4, et les *commissurales*, au nombre de 2, sont volumineuses, de section arrondie au début, puis étirées tangentially. Leur épithèle s'appuie, du côté intérieur, contre l'assise interne du parenchyme profond ; du côté extérieur, elles ne sont séparées du chlorenchyme mésocarpique que par 1-2 assises du parenchyme profond. — Toutes les bandelettes, tant commissurales que valléculaires, sont régulièrement et élégamment cloisonnées. La contraction des bandelettes au niveau des lamelles transversales est si marquée que la bandelette prend l'apparence d'une colonne de tonnelets superposés¹. — Jamais, dans aucun cas, on ne voit, en plus des

¹ Les magnifiques diaphragmes qui cloisonnent les bandelettes valléculaires et commissurales chez le *Peucedanum palustre* ont naturellement été signalées par Arthur Meyer dans son classique mémoire de 1889 [Ueber die Entstehung der Scheidewände in dem sekretführenden, plasmafreien Intercellularraume der Vittae der Umbelliferen (Botan. Zeitung XLVII, col. 346)], mais il convient de rappeler que ces cloisons n'avaient pas échappé au remarquable observateur qu'était G.-F. Hoffmann : « vittis... (ad lentem articulatis) » [Genera plantarum umbelliferarum, ed. 1, p. 154 (1814)]. Hoffmann est en réalité le premier découvreur du phénomène si curieux de la septation des bandelettes dans le fruit des Ombellifères.

bandelettes valléculaires et commissurales, des bandelettes « extrajugales » en disposition cyclique, telles que les a imaginées M. Calestani.

Il n'y a rien de spécial à noter sur le parenchyme de désarticulation commissural, non plus que sur le carpophore.

La semence est plane sur le côté commissural, abstraction faite du léger sinus raphéal ; son épiderme est bourré de chloroplastes amylo-gènes.

IV

La description qui précède met clairement en évidence les différences fondamentales qui séparent l'*Archangelica officinalis* et le *Peucedanum palustre* dans l'organisation du fruit. Cette dernière espèce ne possède pas d'assise de désagrégation différenciée, isolant à l'intérieur du mésocarpe le parenchyme sculpté du parenchyme profond englobant les bandelettes « *secedens prope Archangelicae more* », comme l'a dit Reichenbach fil. Quant aux caractères indiqués par M. Calestani (côtes dorsales carénées ; « cuticule mucilagineuse » ; bandelettes valléculaires, commissurales et « extrajugales » cycliques), ils sont purement imaginaires. Le *Thysselinum palustre* Hoffm. est une espèce du genre *Peucedanum*, auquel il se rattache par tous ses caractères carpologiques.¹

S'il nous paraît inutile d'insister davantage sur les points qui précèdent, nous tenons par contre à faire ressortir la haute originalité des caractères carpologiques de l'*Archangelica officinalis*. Il est douteux que l'on puisse continuer maintenant à rattacher cette espèce au genre *Angelica*. Non seulement l'*Archangelica officinalis* s'écarte des *Angelica* par le mésocarpe différencié en quatre tissus différents (dont une assise régulière de désagrégation) et par la présence d'un très grand nombre de bandelettes profondes (jusqu'à environ 30), alors qu'il n'y a dans les *Angelica* qu'une bandelette par vallécule, mais encore les côtes marginales présentent des faisceaux libéro-ligneux multiples et 2 bandelettes

¹ M. Géneau de Lamarlière [*Recherches morphologiques sur les Ombellifères*, p. 110 et 116 (1893)] a, il est vrai, séparé le *Thysselinum palustre* des *Peucedanum* pour le placer dans un « groupe des *Ligusticum* » en se fondant sur des considérations très vagues empruntées à l'appareil végétatif. Mais l'auteur a déclaré lui-même que ses « groupes », établis uniquement d'après les Ombellifères de la Flore française, n'ont pas de signification systématique.

intragugales, ce qui est très exceptionnel chez celles des Ombellifères dont la carpologie est bien étudiée. En distinguant les genres *Archangelica* et *Angelica*, il faudrait probablement donner une importance secondaire à la désagrégation mésocarpique et mettre l'accent sur les vallécules à 1 (éventuellement 2) bandelettes pour les *Angelica*, à 3-*n* bandelettes chez les *Archangelica*, en suivant un principe de division analogue à celui qui a présidé au groupement de divers genres de Séselinées et de Carinées. Outre l'*Archangelica officinalis* Hoffm., nous placerions ainsi dans le genre *Archangelica* les *Arch. villosa* (Walt.) O. K., *atropurpurea* (L.) Hoffm., *ampla* (A. Nels.), *dentata* Chapm. de l'Amérique du Nord, *Arch. decurrens* Ledeb., *brevicaulis* (Rupr.) Reichb. f., *inaequalis* Maxim., *Matsumarae* (Yabe), *pubescens* Maxim., *songorica* (Reg. et Schmalh.) de l'Asie. Mais on est encore si mal renseigné sur la carpologie *exacte*, non seulement de plusieurs types considérés comme intermédiaires entre les *Angelica* et les *Archangelica* par M. O. Drude¹ (*Angelica* sect. *Mesangelica* Reg.), mais même de la plupart des espèces ci-dessus mentionnées, qu'il serait prématuré de vouloir dores et déjà reviser la systématique de ce groupe d'Ombellifères. Une étude carpologique complète et minutieuse de toutes les espèces serait la condition préalable et indispensable d'un travail de ce genre ; le but final reste donc encore éloigné.

* * *

En terminant, nous devons ajouter une remarque relative aux *fonctions du parenchyme sculpté*, dont l'existence dans le mésocarpe constitue le seul caractère saillant qui soit commun à l'*Archangelica officinalis* et au *Peucedanum palustre*. Au premier abord, on pourrait être tenté de faire un rapprochement entre la présence de ce tissu aérifère dans le fruit, et l'habitat au bord des eaux de l'*Archangelica* et surtout du *Peucedanum palustre*. Il est hors de doute que, grâce à ce parenchyme, les méricarpes sont susceptibles de flotter un certain temps à la surface de l'eau et on ne saurait nier que ce flottage ne puisse contribuer à la dissémination. Mais le parenchyme sculpté — tout en

¹ O. Drude in Engler und Prantl. *Die natürlichen Pflanzenfamilien* III, 8, p. 220 (1898).

étant homologue morphologiquement et étroitement apparenté histologiquement au *pléenchyme*¹ — manque de plusieurs des caractères propres à ce dernier tissu chez les Ombellifères (imperméabilité accentuée des parois cellulaires, absence ou rareté des ponctuations et celles-ci minuscules, réduction des méats intercellulaires). Il en résulte qu'il est assez facile de chasser rapidement l'air contenu dans le parenchyme sculpté, ou du moins de le chasser suffisamment pour que le méricarpe coule à pic. D'ailleurs le parenchyme sculpté est caractéristique pour le mésocarpe du fruit de beaucoup d'Ombellifères qui ne sont à aucun degré des plantes aquatiques (*Aethusa Cynapium* L., *Foeniculum vulgare* Mill., etc.). Les Ombellifères aquatiques pourvues de flotteurs à pléenchyme (*Oenanthe*, *Crithmum*) ne possèdent pas de méricarpes ailés. Or la présence d'ailes, si peu développées soient-elles, est toujours un indice de dissémination *avec le secours du vent*. Dans ces conditions, le parenchyme sculpté réalise, par le faible épaississement des parois cellulaires lignifiées, la très grande abondance des ponctuations ou le grand développement de l'ornementation et la vacuité de ses éléments, le type d'un tissu qui soutient et maintient les ailes dans leur position et, d'une façon générale — car le parenchyme sculpté existe aussi dans des fruits aptères — qui permet au corps du méricarpe de conserver sa forme à la maturité et qui lui sert de cuirasse, même lors qu'il se produit une désagrégation interne du mésocarpe (*Archangelica*). *C'est un tissu qui réalise le maximum de solidité compatible avec un maximum de légèreté.*

Quant au rôle biologique que pourrait jouer la désagrégation du mésocarpe dans l'*Archangelica officinalis*, c'est là une question fort obscure. M. Stahl² a démontré expérimentalement l'action vénéneuse des fruits de l'*Archangelica* sur les moineaux et il n'est guère douteux que cette action protectrice des produits de sécrétion à l'égard des

¹ J. Briquet. *Thorella, Ombellifère monotype du Sud-Ouest de la France*, p. 37, note 2 [Ann. Cons. et Jard. bot. Genève XVII (1914)]. — Voy. sur les caractères de ce tissu : A.-F.-W. Schimper. *Die indo-malayische Strandflora*, p. 168-174 [Botanische Mittheilungen aus den Tropen III (1891)] ; J. Briquet. *Recherches anatomiques et biologiques sur le fruit du genre Oenanthe* [Bull. Herb. Boiss. sér. 1, VII, p. 470-473 et 484-487 (1899), reprod. dans Bull. Lab. bot. gén. Univ. Genève III, p. 12-15 et 26-29 (1899)] ; Idem. *Carpologie du Crithmum maritimum* L. (Compte rendu Soc. Phys. et Hist. nat. Genève XL, p. 115-121, nov. 1923).

² E. Stahl. *Pflanzen und Schnecken*, p. 103 (1888).

oiseaux ne s'étende à bien d'autres Ombellifères¹. On pourrait dès lors envisager l'organisation que nous avons étudiée comme avantageuse pour l'*Archangelica*. En effet, grâce à elle, l'*embryon pourrait attendre avec sécurité la germination dans une cage protectrice, parceque tapissée de canaux à contenu vénéneux, même lorsque les régions externes du péricarpe sont détruites*. Mais il faut reconnaître que cette interprétation n'a pour le moment qu'une valeur spéculative, car il est bien difficile d'admettre qu'une structure aussi compliquée que celle de la région profonde du péricarpe dans l'*Archangelica* puisse être en rapport fonctionnel avec un facteur aussi accidentel que celui visé ci-dessus. Le cas de l'*Archangelica* ne fait donc qu'ajouter une question de plus à toutes celles que soulève la biologie, encore fort mal connue, du fruit des Ombellifères.

¹ Voy. à ce sujet : Arthur Meyer. Op. cit. p. 375 (1889) ; J. Briquet. Op. cit. p. 480-483 (1899).