

Zeitschrift:	Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber:	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band:	2 (1924-1926)
Artikel:	L'anatomie du fruit et le comportement des bandelettes dans le genre Heracleum
Autor:	Briquet, John
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-879115

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: 30.12.2025

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

L'ANATOMIE DU FRUIT ET LE COMPORTEMENT DES BANDELETTES DANS LE GENRE HERACLEUM

PAR

John BRIQUET

SOMMAIRE

I. Orientation. — II. Carpologie de l'*Heracleum alpinum* L. et des *Heracleum* d'Europe du groupe *Sphondylium* en général. — III. Carpologie de l'*Heracleum minimum* Lamck. — IV. Carpologie des *Heracleum* d'Orient à méricarpes dits évités sur la face commissurale. — V. Critique des groupes *Wendtia* Hoffm. et *Pseudotragium* Rouy et Cam. Carpologie du *Pastinaca Fenzlii* Briq. (*Heracleum Pastinaca* Fenzl). Affinités du groupe *Pseudotragium* Boiss. Caractères carpologiques des genres *Peucedanum*, *Pastinaca* et *Heracleum*. — VI. Conclusions. — Index.

I

Orientation.

Une des Ombellifères les plus intéressantes de la flore jurassienne est certainement l'*Heracleum alpinum* L. subsp. *juranum* (Genty) Rouy et Cam.¹, à cause de sa distribution strictement endémique dans les chaînes du Jura; et cependant plusieurs de ses caractères sont encore mal connus.

W.-D.-J. Koch qui, le premier² a examiné le fruit de l'*H. alpinum* (subsp. *juranum*) a affirmé que les méricarpes sont dépourvus de ban-

¹ *H. alpinum* L. subsp. *juranum* Rouy et Cam. *Fl. Fr.* VII, 382 (1901) = *H. alpinum* L. *Sp.* ed. 1 p. 250 (1753), sensu stricto ex synon. = *H. pyrenaicum* Gr. Godr. *Fl. Fr.* I, 697 (1848), quoad pl. jurass. = *H. juranum* Genty in Magnier *Scrin. fl. select.* p. 101 (1886) = *H. alpinum* var. *juranum* Briq. in *Ann. Cons. et Jard. bot.*, *Genève* IV, 205 (1900).

² Avant Koch, G.-F. Hoffmann [*Genera plantarum umbelliferarum* ed. 1 p. 135 (1814)] a donné quelques détails sur le fruit de l'*H. alpinum*, mais il l'a fait d'après des échantillons du jardin de Paris et du jardin de Kitaibel dont l'identification n'est pas certaine.

delettes (poches sécrétrices oléo-résinifères) sur leur face commissurale ; il a placé cette espèce dans un groupe spécial, synonyme du genre *Wendia* Hoffm., avec l'*H. austriacum* Jacq.¹, et assuré que le caractère en question donnait une place à part à l'*H. alpinum*². Mais déjà deux ans plus tard, Gaudin s'est inscrit en faux contre cette affirmation³ en disant : « in omnibus, quos examinavi, fructibus vittae duae commissurales adsunt, dimidiatae, plerumque quidem parum coloratae, sed valde conspicuae, nec raro insigniter turgidae ». Cela n'a malheureusement pas empêché Koch de maintenir son affirmation, tout en l'atténuant quelque peu, dans toutes les éditions de son *Synopsis*⁴, ni Duby⁵ et A.-P. de Candolle⁶ de placer l'*H. alpinum* dans une section *Wendia* ou *Wendtia* du genre *Heracleum* caractérisée par l'absence de bandelettes commissurales, ou celles-ci très petites et « oblitérées ». La conséquence en a été que le critère de l'absence ou « quasi absence » de bandelettes commissurales, soi-disant propre à l'*H. alpinum* (subsp. *juranum*), a passé dans une foule d'ouvrages, en particulier dans les flores jurassiques classiques de Babey⁷ et de Grenier.⁸ Il semble vraiment que certaines erreurs soient indéracinables, car Reichenbach fil.⁹ a eu beau écrire : « Equidem in speciminibus meis easdem (vittas commissurales) semper reperi », figurer même ces ban-

¹ W.-D.-J. Koch. *Generum tribuumque plantarum umbelliferarum nova dispositio* p. 90 [Nov. Act. Acad. Nat. Cur. XII (1825)].

² F.-C. Mertens und W.-D.-J. Koch. *J. C. Röhling's Deutschlands Flora* II, p. 374 (1826)].

³ J. Gaudin. *Flora helvetica* II, p. 321 (1828).

⁴ W.-D.-J. Koch. *Synopsis florae germanicae et helveticae* ed. 1, p. 308 (1837) ; ed. 2, p. 339 (1843) ; ed. 3, p. 265 (1857).

⁵ J.-E. Duby. *Botanicon gallicum* I, 220 (1828) (*Wendia*).

⁶ A.-P. de Candolle. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* IV, p. 194 et 195 (1830) (*Wendtia*).

⁷ C.-M.-P. Babey. *Flore jurassienne* II, p. 228 (1845).

⁸ Ch. Grenier. *Flore de la chaîne jurassique* p. 319 (1869). — C.-H. Godet [*Flore du Jura* p. 294 (1852)] s'était rapproché davantage de la vérité en disant : « Bandelettes commissurales *rarement nulles*, le plus souvent marquées ou indiquées par deux traits colorés courts, mais quelquefois aussi plus longues même que dans les espèces précédentes ».

⁹ H.-G. Reichenbach fil. *Icones florae germanicae et helveticae* XXI, p. 69, tab. 134 (1867).

delettes commissurales, rien n'y a fait, et l'on voit périodiquement ressusciter le pseudo-caractère inventé par Koch.¹

Nous disons *pseudo-caractère*, car les méricarpes de l'*H. alpinum* (subsp. *juranum*) possèdent *toujours et sans exception* au moins deux bandelettes placées à droite et à gauche de la commissure, effilées au sommet, graduellement épaissies en massue vers la base, présentant par conséquent en coupe optique longitudinale l'apparence d'une virgule renversée, et situées dans la partie supérieure du méricarpe ; elles sont en général aussi plus courtes que les bandelettes valléculaires dorsales. Sans doute, dans la plupart des cas, les bandelettes commissurales sont déjà rendues visibles extérieurement à l'œil nu par leur contenu foncé qui tranche, par transparence, avec la couleur, d'abord verte puis blanche à la maturité, des méricarpes. Mais on rencontre ça et là des méricarpes isolés où les bandelettes commissurales ne sont que peu ou même pas apparentes à la maturité. Quand, dans ces derniers cas, leur présence paraissait certaine, ou du moins probable, les auteurs se sont souvent tirés d'embarras en se servant d'expressions telles que « *vittae oblitteratae* » ou « *bandelettes effacées* ». Mais ces expressions sont tout à fait improches. Lorsqu'on parle d'une bandelette *oblitérée* ou *effacée*, on sous-entend qu'une bandelette a primitivement été formée dans le péricarpe, mais qu'elle a été ensuite écrasée après être restée en arrière dans son développement par rapport aux autres tissus du fruit. Or ce n'est nullement le cas chez l'*H. alpinum* (subsp. *juranum*). Il faut donc se garder de confondre des bandelettes *effacées* ou *oblitérées* avec des bandelettes *non ou peu apparentes*. Reichenbach fil. avait très bien compris cette distinction ; il a caractérisé la section *Wendtia* du genre *Heracleum* en disant² : » *Vittae commissurales tectae, seu non pellucentes* ». Cette manière de s'exprimer constitue à elle seule une explication, que G.-F. Hoffmann³ avait

¹ Par exemple dans : E. Timbal-Lagrave et E. Marçais. *Essai monographique sur les espèces françaises du genre Heracleum*. [Revue de Botanique VII, p. 337 (1889)]. — H. Coste. *Flore descriptive et illustrée de la France* II, p. 182 (1902). — E. Wilczek ap. J. Braun-Blanquet. *Eine pflanzen-geographische Exkursion durchs Unterengadin und in den schweizerischen Nationalpark*, p. 36 [Beitr. geobot. Landesaufnahme 4 (1918)].

² H. G. Reichenbach fil. Op. cit. p. 70 (1867).

³ F.-G. Hoffmann. Op. cit. p. 135 (1814).

aussi donnée longtemps auparavant : les bandelettes ne sont pas visibles parce que situées dans la profondeur du péricarpe. On verra plus loin ce qu'il faut penser de cette explication, appliquée tant à l'*H. alpinum* subsp. *juranum*) qu'aux autres *Heracleum* rapportés par les auteurs au groupe *Wendtia*. Bornons-nous à rappeler ici que l'on trouve parfois des méricarpes mûrs à bandelettes commissurales inapparentes ou peu apparentes chez les *H. alpinum* subsp. *Pollinianum* Briq. et *pyrenaicum* R. et C., chez les *H. Sphondylium* L. subsp. *montanum* Briq. et *euspheondylium* Briq., chez l'*H. sibiricum* L. (incl. *H. Lecokii* Gr. Godr., *H. flavescens* Bess., *H. ternatum* Vel.), etc. Pour rendre visibles extérieurement les bandelettes soi-disant « effacées », il suffit généralement de ramollir le fruit mûr dans l'eau chaude ou, ce qui est beaucoup plus sûr, de faire l'anatomie du méricarpe. Reichenbach fil. a eu mille fois raison de dire, non sans humour¹ : « Timeo, ne plures auctores de vittis scripserint, qui cultro abhorruerint. Qui, cultri non est amicus, ille Umbelliferas fugiat ». Le rasoir et l'anatomie du fruit sont le commencement de la sagesse en matière d'Ombellifères ! En appliquant ce judicieux conseil, nous avons abouti à la constatation que *toutes les espèces européennes* — sauf une seule, l'*H. minimum* Lamck — *ont des méricarpes mûrs régulièrement pourvus de deux bandelettes commissurales du type signalé ci-dessus*. Bien plus, cette étude nous a montré que les données actuelles relatives à l'anatomie du fruit des *Heracleum* présentent de graves lacunes et de nombreuses contradictions.

En dehors des figures carpologiques fournies par Reichenbach fil., la littérature spéciale concernant le fruit des Ombellifères ne renferme que des renseignements isolés sur des points spéciaux². Il est vrai que Bartsch a consacré une courte note à l'anatomie du fruit de l'*Heracleum Sphondylium* comparée à celle du *Pastinaca sativa* L., mais cette note n'apporte que des renseignements cursifs et très insuffisants sur quelques tissus : les différences carpologiques entre les genres *Her-*

¹ H.-G. Reichenbach fil. Op. cit. p. 66 (1867).

² Nous renverrons, chemin faisant, aux sources relatives à ces points spéciaux.

³ E. Bartsch. *Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Umbelliferenfrüchte*, p. 32 (Breslau 1882).

cleum et *Pastinaca* ont échappé à l'auteur ; la question du comportement des bandelettes commissurales ne rentrait pas dans le cadre de ses recherches. — Tout récemment, M. J. Styger¹ a donné une description carpologique plus détaillée de l'*Heracleum Sphondylium*. Il paraît hors de doute que l'espèce décrite par l'auteur soit un *Heracleum*, mais il est moins certain que le type étudié par M. Styger, soit l'*Heracleum Sphondylium* L. Après avoir attribué aux méricarpes 4 *bandelettes dorsales*, l'auteur déclare en effet qu'il y a deux bandelettes par vallécule, ce qui donne un total de 8 *bandelettes dorsales* ! L'auteur ne s'est pas aperçu de cette contradiction et ne dit pas un mot qui permette de la résoudre. D'autre part, M. Styger envisage la présence de 2 bandelettes par vallécule *comme un caractère constant*, puisqu'il place, dans une clé analytique, l'*H. Sphondylium* dans son groupe II à méricarpes possédant plus de 1 bandelette par vallécule. Ici encore, l'auteur ne s'est pas douté que son affirmation le mettait en complète contradiction avec tous ses prédecesseurs sans exception. M. Styger a eu pourtant le mérite de mettre en évidence dans son travail deux points nouveaux. Tout d'abord, l'auteur mentionne en passant le fait que le fruit de l'*H. Sphondylium*, ou soi-disant tel, renferme parfois des bandelettes surnuméraires, sans entrer d'ailleurs dans aucun détail sur le lieu et les conditions de formation de ces bandelettes. En outre, il signale pour la première fois la présence d'une lame stérile reliant chaque faisceau alaire avec le sclérocarpe. Malheureusement, M. Styger n'a pu tirer aucun parti de cette excellente observation pour accentuer la distinction des genres *Pastinaca* et *Heracleum*, dont l'un est placé par lui dans un groupe à vallécules univittées, l'autre dans un groupe à vallécules multivittées, à une grande distance l'un de l'autre, de sorte que toute comparaison entre ces deux genres si voisins est rendue impossible.

La connaissance carpologique des *Heracleum* est donc encore fragmentaire ; elle recèle bien des obscurités et un vaste champ de vérification et d'exploration reste ouvert aux chercheurs. C'est à combler quelques-unes des lacunes signalées ci-dessus que nous consacrons les pages suivantes.

¹ J. Styger. *Beiträge zur Anatomie der Umbelliferenfrüchte*, p. 53 (Zurich 1919).

II

**Carpologie de l'Heracleum alpinum L. et des Heracleum d'Europe
du groupe Sphondylium¹ en général.**

Prenons comme point de départ l'*H. alpinum* L. subsp. *juranum* R. et C. Sur des coupes transversales passant par la région supérieure (fig. 1), où se trouvent les bandelettes commissurales, le corps des méricarpes présente une forme aplatie-lenticulaire, le côté dorsal largement bombé, le côté ventral plane, faiblement concave à la complète maturité, avec une saillie commissurale médiane. Les ailes sont figurées par deux appendices latéraux très allongés, plus minces que le corps du méricarpe, et renflés dans leur partie médiane (neurale).

Les cellules de l'épicarpe sont tabulaires, polygonales de contour en section tangentielle, allongées au-dessus des faisceaux libéro-ligneux des côtes, à cuticule plissée longitudinalement. En section transversale, elles se montrent étirées tanguellement, à parois extérieures plus épaisses que les radiales et que les internes. — L'épicarpe est ca et là interrompu par des stomates entourés d'éléments épidermiques à disposition variable, qui ne constituent pas des cellules annexes nettement et régulièrement différenciées. Les arêtes externes des cellules de bordure sont très aiguës. Au début, les stomates sont parfois surélevés au-dessus de l'épicarpe, couronnant les cellules voisines, de façon à surmonter une grande chambre respiratoire. Mais ce dispositif, qui n'est d'ailleurs pas régulier, disparaît dans la suite, lorsque l'épicarpe s'étire, et tous les stomates sont alors insérés au niveau de l'épicarpe. — Les poils très abondants sur les jeunes fruits, ont généralement disparu à la maturité. Ils sont unicellulaires, rétrécis à la base, laquelle, chez les trichomes les plus volumineux, est entourée d'une rosette de cellules épidermiques. Souvent, les cellules de la rosette sont étirées-convergentes autour du pied du poil et dans ce cas les plissemens de la cuticule suivent cette orientation générale.

¹ J.-E. Duby [*Botanicon gallicum*, I, p. 219 (1828)] a le premier réduit au rang de section le genre *Sphondylium* Hoffm. Nous employons ce terme dans un sens large, de façon à englober la section *Euheracleum* DC., fondée sur les espèces à fleurs jaunes ou d'un jaune verdâtre, non ou à peine rayonnantes.

Le *mésocarpe* est très nettement différencié en *leptocarpe* extérieur et en *sclérocarpe* intérieur. — Le *leptocarpe* comporte 2-5 assises d'éléments parenchymateux \pm lâches, les extérieurs plus petits et chloro-

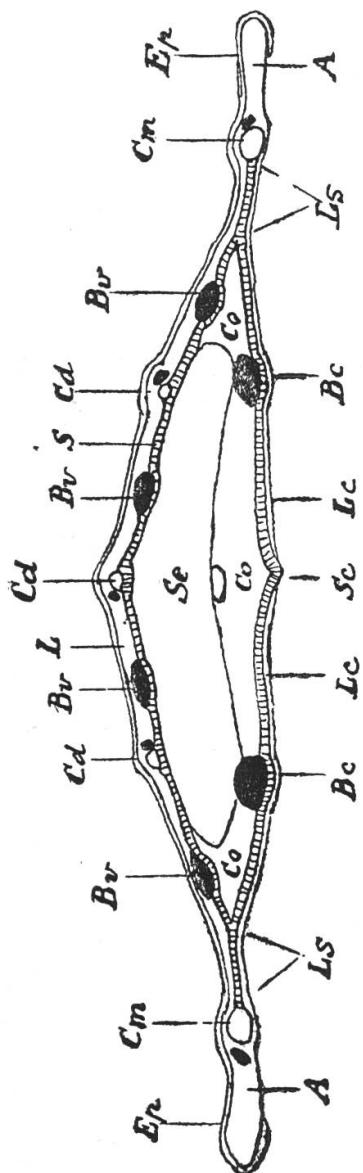


Fig. 1. — *Heracleum alpinum* subsp. *juranum*. Section transversale d'ensemble passant par la partie supérieure d'un méricarpe. *Epi* épicarpe ; *S* sclérocarpe ; *L* leptocarpe ; *Bv* bandelettes valliculaires dorsales ; *Cd* côtes dorsales renfermant un faisceau libéro-ligneux et une bandelette intrajugale ; *Cm* côtes marginales occupant la région médiane des ailes, avec un faisceau enveloppé par un cordon scléreux et une bandelette intrajugale ; *A* parenchyme distal des ailes ; *Bc* bandelettes commissurales ; *Lc* leptocarpe commissural ; *Sc* saillie commissurale ; *Co* coelum du méricarpe ; *Se* sème. — Fortement grossi.

phyllifères, les intérieurs plus volumineux et hyalins. — Le *sclérocarpe* est formé de 2-5 assises de stéréides dressées (orientées verticalement) et 1-4 assises de stéréides internes couchées (disposées transversalement ou obliquement). La distribution et le nombre des assises de stéréides *dressées* ou *couchées* varie selon les régions du méricarpe considérées.

Sur le côté dorsal du méricarpe les deux sortes de stéréides sont présentes et les *dressées* prédominent sur les couchées, surtout dans les côtes. Sur le côté commissural, il en est de même — abstraction faite des champs d'interruption dont il sera question plus loin — surtout au voisinage de la commissure. En revanche, sur les bords du corps du méricarpe, là où se réunissent les deux plaques squelettaires dorsale et ventrale du péricarpe, les stéréides dressées disparaissent entièrement et sont remplacées par des stéréides exclusivement *couchées*.

L'endocarpe soulève une délicate question d'origine. Jochmann¹ a émis l'avis que, dans le genre *Heracleum*, l'endocarpe est constitué par l'assise la plus interne de la cuirasse stéréique : « *Simili modo*

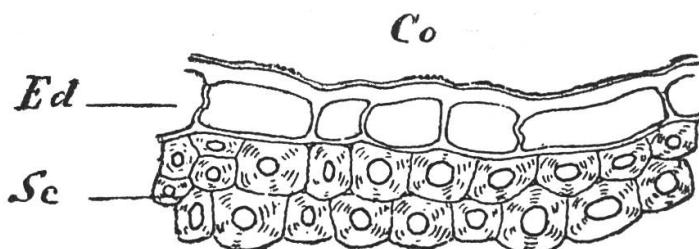


Fig. 2. — *Heracleum alpinum* subsp. *juranum*. Section transversale passant par la région apicale dorsale du péricarpe. *Sc* sclérocarpe à éléments dressés ; *Ed* endocarpe bordant le coelum du méricarpe (*Co*). — Grossissement $\frac{160}{1}$

Heraclei fructus evolvitur, sed in hoc strata fibrosa ex ipso loculi epithelio et illi proximis cellularum ordinibus, jam floris tempore transverse extensis, oriuntur». Le sclérocarpe du fruit des *Heracleum* serait donc *d'origine à la fois mésocarpique et endocarpique*, contrairement à ce qui se passe chez les autres Ombellifères pourvues d'un sclérocarpe. Bien que nous n'ayons pas poussé nos recherches spécialement dans cette direction — et sans vouloir préjuger des résultats auxquels aboutirait une étude histogénique complète, pour laquelle les matériaux nous font en ce moment défaut — nous avons cependant de sérieux motifs pour ne pas partager, sur ce point, l'opinion de Jochmann. Sans doute, à l'état adulte comme sur des fruits jeunes, on ne voit pas trace d'endocarpe tapissant la face interne du scléro-

¹ E.-G. Jochmann. *De Umbelliferarum structura et evolutione nonnullarum* p. 22 (Vratislaviae 1855).

carpe lorsqu'on pratique des coupes dans les régions équatoriales et moyennes du méricarpe. Mais si l'on étudie des coupes en série, en descendant à partir du stylopode, on voit que, dans la partie apicale extrême du fruit — ce dernier étant assez développé pour que la différenciation du sclérocarpe soit très nette (stéréides à parois fortement sclérifiées et lignifiées, pourvues de ponctuations en fente) — le sclérocarpe est tapissé sur sa face interne par un endocarpe facilement reconnaissable aux caractères suivants (fig. 2). Les cellules de cet endocarpe sont allongées selon l'axe du fruit, aussi hautes ou même plus hautes que larges en section transversale, un peu bombées du côté de la cavité ; elles sont limitées de ce même côté par une cuticule plus ou moins plissée ; la paroi recouverte par la cuticule est plus épaisse que les radiales et que les internes ; toutes les parois sont purement *cellulosiques*. A un niveau du fruit un peu inférieur, les éléments de l'endocarpe s'étirent tanguellement en s'aplatissant ; les parois radiales se plient ou se couchent ; la cuticule devient lisse et extrêmement fine. Enfin, plus bas encore, l'endocarpe n'est plus représenté que par une lamelle cellulosique amorphe qui, à son tour, finit par disparaître. A l'état de maturité, et même longtemps avant, l'endocarpe a donc disparu du péricarpe, sauf dans la région apicale de ce dernier où il persiste, au moins du côté dorsal du coelum du fruit, jusqu'à la maturité. — Une autre considération qui vient à l'appui de notre manière de voir est celle-ci. Si l'interprétation de Jochmann était vraie, on ne devrait *jamais* voir de bandelettes commissurales faire librement saillie dans le coelum du méricarpe ; les bandelettes devraient *toujours* être adossées à une assise (au moins) de stéréides couchées : l'assise d'origine endocarpique. Or, ce cas, qui devrait être la règle, souffre précisément de nombreuses exceptions dans le genre *Heracleum*.

Les *faisceaux libéro-ligneux* sont au nombre de 5 par méricarpe, dont trois rapprochés et dorsaux, les deux autres marginaux situés à une grande distance des précédents dans les ailes. Les faisceaux dorsaux occupent les petites saillies des côtes ; ils sont plongés dans le leptocarpe, grêles, à xylème très peu développé, à liber souvent flanqué extérieurement à la fin de quelques petites stéréides péricycliques, à endoxyle appuyé contre le sclérocarpe ou séparé de lui par une ou deux assises leptocarpiques écrasées de bonne heure. Au contraire, les deux faisceaux marginaux, plus volumineux, sont enveloppés

par un épais cordon d'éléments scléreux, des brachystéréides, qui provoque la formation d'une saillie tant sur la face dorsale que sur la face ventrale de l'aile.

Du côté du coelum du méricarpe, les cordons scléreux marginaux se raccordent avec le sclérocarme par une *lame de stéréides* orientées transversalement par rapport au grand diamètre du fruit (fig. 3). La partie membraneuse des *ailes* du méricarpe, qui se prolonge au delà des cordons scléreux ci-dessus décrits, est remplie par le leptocarpe.

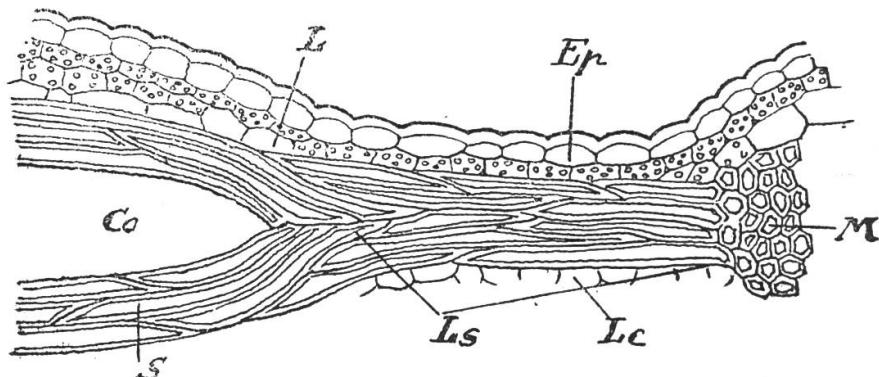


Fig. 3. — *Heracleum alpinum* subsp. *juranum*. Section transversale du méricarpe passant par la région proximale d'une aile. *Ep* épicarpe ; *L* leptocarpe ; *S* sclérocarme du corps du méricarpe ; *Lc* restes du leptocarpe commissural ; *M* cordon scléreux de la nervure marginale ; *Ls* lame stéréique reliant *M* et *S* ; *Co* coelum du méricarpe. — Grossissement $\frac{160}{1}$

Ici aussi, il y a un chlorenchyme à éléments plus petits qui sous-tend l'épicarpe sur toute son étendue et un parenchyme interne hyalin. Les cellules de ce parenchyme interne sont volumineuses, mortes et aéritées à la maturité, à parois minces, lignifiées, pourvues de ponctuations simples, disséminées, souvent étirées perpendiculairement au grand axe de la cellule. Ces éléments, par leur résistance relative et leur légèreté, augmentent l'efficacité de la voilure des méricarpes disciformes ; ils sont homologues et apparentés histologiquement aux éléments du parenchyme sculpté caractéristique pour diverses autres Ombellifères¹.

¹ Voy. à ce sujet : J. Briquet. *Carpologie comparée de l'Archangelica officinalis L. et du Peucedanum palustre (L.) Moench*, p. 6, 14 et 18 (Candollea I, déc. 1923).

Des 6 grosses bandelettes, 4 sont valléculaires (dorsales) et 2 commissurales, flanquant obliquement la saillie médiane de la commissure dans la partie supérieure du méricarpe. — Les *bandelettes valléculaires* se montrent étirées tangentiellement en coupe transversale, placées dans la région interne du leptocarpe et toujours sous-tendues par le sclérocarpe, c'est-à-dire *extérieures à ce dernier*. Les *bandelettes commissurales* sont disposées tout autrement. Sur des coupes transversales en série, on voit que dans la région supérieure du méricarpe, elles sont situées à *l'intérieur* du sclérocarpe à stéréides dressées qui les recouvre. A mesure que l'on descend vers la ligne équatoriale du méricarpe, le sclérocarpe devient de moins en moins épais au contact des bandelettes, et on finit souvent par atteindre un niveau où le sclérocarpe à stéréides dressées est interrompu sur le passage de la bandelette. Bien que cette interruption ne soit pas absolument constante chez l'*H. alpinum* subsp. *juranum*, elle est néanmoins assez fréquente. Du côté opposé, les bandelettes commissurales s'appuient au début contre l'endocarpe, ou en sont séparées par une assise de stéréides couchées. Dans le premier cas, elles touchent à la semence lorsque l'endocarpe a disparu, et font ensuite librement saillie dans le coelum du méricarpe. — Sur des coupes longitudinales, on voit que les bandelettes valléculaires pénètrent dans le stylopode où elles s'anastomosent avec les bandelettes intrajugales¹. Au contraire, les bandelettes commissurales s'éteignent le plus souvent bien avant d'atteindre le stylopode, parfois même à une notable distance de ce dernier, sans contracter de relation avec le système sécréteur qui, partant du stylopode, dessert les pièces florales. — Dans certains cas, il est impossible de reconnaître chez les bandelettes, tant valléculaires que dorsales, la moindre trace de cloisonnement². Cette absence de septation paraît même être assez fréquente chez les bandelettes commissurales (fig.

¹ Le réseau sécréteur anastomotique du stylopode dans le genre *Heracleum* a été découvert par A. Trécul [*Des vaisseaux propres dans les Ombellifères* (Ann. sc. nat., sér. 5, V, p. 291, ann. 1866)] et décrit ensuite avec plus de détail par R. Moynier de Villepoix [*Recherches sur les canaux sécréteurs du fruit des Ombellifères* (Ann. sc. nat., sér. 5, V, p. 362-364, ann. 1878)].

² La même constatation a été faite chez l'*Heracleum villosum* Fisch. par C. van Wisselingh [*Sur les bandelettes des Ombellifères* (Arch. néerl. sc. exactes et nat., XXIX, p. 210 et 211, ann. 1895)].

19 A) et elle est en tous cas caractéristique pour la plus grande partie de la longueur des bandelettes valléculaires. Mais dans la région supérieure rétrécie de ces dernières on peut souvent constater la présence non seulement de bouchons, mais même d'une ou deux lamelles transversales comparables à celles qui se forment habituellement dans les Ombellifères, conformes aux descriptions et aux figures qui ont été données par Arthur Meyer pour l'*H. Sphondylium*¹.

Les *bandelettes intrajugales* — non signalées par Reichenbach fil. et restées ignorées de la plupart des systématiciens, bien que leur présence ait été déjà constatée à plusieurs reprises² — sont beaucoup plus petites que les bandelettes valléculaires et commissurales. De contour circulaire ou elliptique dans la jeunesse, elles sont situées dans le leptocarpe au dos de chaque faisceau du côté péricyclique. Il est rare de les voir placées dans le plan de symétrie du faisceau ; le plus souvent elles sont dès le début déjetées latéralement. Dans les ailes, les bandelettes intrajugales correspondant au faisceau marginal sont toujours de calibre un peu plus fort et situées latéralement par rapport au cordon scléreux qui enveloppe le faisceau.

Le *parenchyme commissural* ne présente pas de dispositif particulier en vue de la désarticulation des deux méricarpes. Certains éléments volumineux lignifient un peu leurs membranes et présentent des caractères analogues aux cellules du parenchyme alaire à gros éléments.

¹ Les lamelles et bouchons transversaux des bandelettes ont été découverts dans le genre *Heracleum* par A. Trécul [*Des vaisseaux propres dans les Ombellifères* (Ann. sc. nat. sér. 5, V, p. 291, ann. 1866)], mais ils n'ont été exactement décrits, et leur mode de formation n'a été étudié que beaucoup plus tard par Arthur Meyer dans son important mémoire : *Ueber die Entstehung der Scheidewände in dem sekretführenden, plasma-freien Intercellularraume der Vittae der Umbelliferen* (Botan. Zeitung, XLVII, col. 345, tab. IV, fig. 10, 11 et 15 (1889)]. — On trouvera un résumé critique des travaux relatifs au revêtement pariétal des bandelettes, à la couche résinogène des parois, etc., chez les Ombellifères dans l'ouvrage suivant : A. Tschirch. *Die Harze und die Harzbehälter*, ed. 2, p. 1114-1133 (Leipzig 1906).

² Les bandelettes intrajugales ont d'abord été signalées dans le genre *Heracleum* par A. Trécul. *Des vaisseaux propres dans les Ombellifères*. [Ann. sc. nat., sér. 5, V, p. 290 (1866)] ; leur fréquente position latérale par rapport aux faisceaux libéro-ligneux a été indiquée pour la première fois par R. Moynier de Villepoix. *Recherches sur les canaux sécréteurs du fruit des Ombellifères*. [Ann. sc. nat., sér. 6, V, p. 357 (1878)].

La plupart conservent des parois cellulosiques et se dessèchent en se ratatinant. Ça et là, au voisinage du carpophore, le parenchyme commissural renferme quelques cristaux d'oxalate de chaux quadratiques.

Il n'y a rien de particulier à dire sur le *carpophore*.

La *semence* présente en section transversale l'apparence d'une lentille biconvexe, festonnée par la proéminence des bandelettes valléculaires et commissurales. Dans la suite, elle s'aplatit du côté commissural,

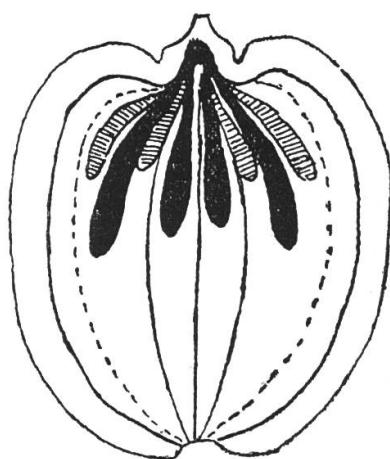


Fig. 4. — *Heracleum alpinum* subsp. *juranum*. Méricarpe mûr à commissure quadrivittée provenant des environs de Morteau (Doubs, Jura français). Les bandelettes valléculaires dorsales sont figurées en noir ; les bandelettes commissurales, vues par transparence, sont distinguées par des hachures. — Fortement grossi.

le raphé venant s'insérer dans la concavité interne de la saillie commissurale du péricarpe.

Quand le fruit est arrivé à complète maturité, le détail des faits relatés ci-dessus est parfois un peu moins facile à constater. Les bandelettes intrajugales sont souvent complètement aplatis, mais on les voit admirablement, grâce à leur contenu coloré, sur des coupes tangentielles. Le leptocarpe du corps des méricarpes est aussi écrasé, tandis que le parenchyme hyalin distal des ailes, rendu plus résistant par la lignification des membranes, est entièrement conservé. La semence se retire de façon à laisser un grand vide sous le péricarpe du côté de la commissure. On comprend dès lors facilement que les ban-

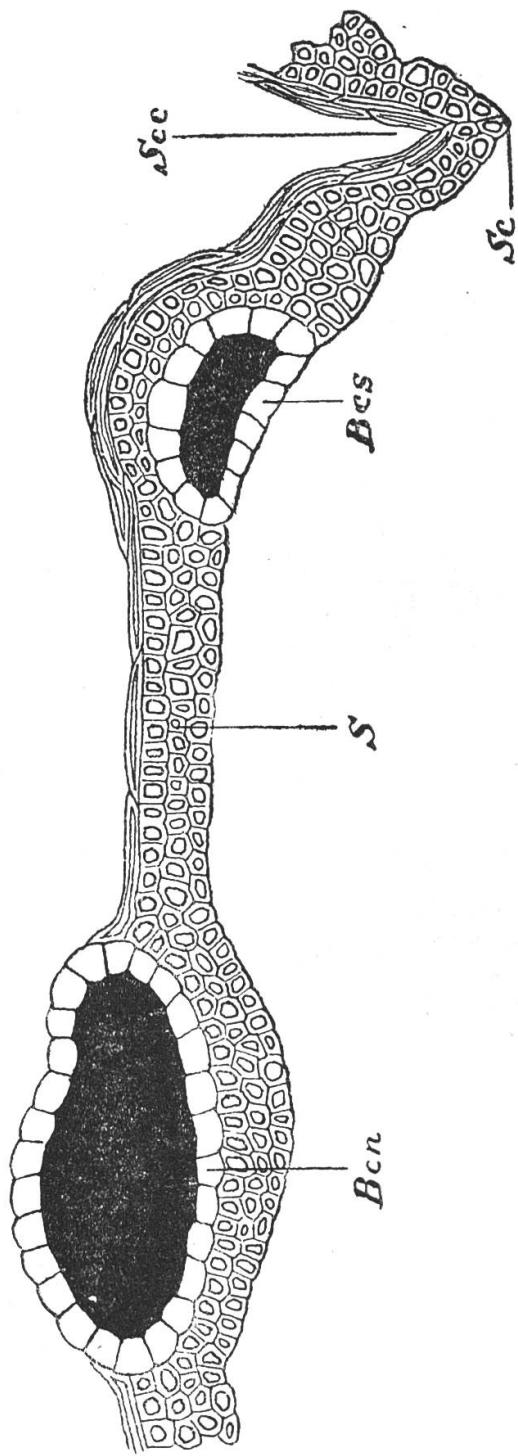


Fig. 5. — *Heracleum alpinum* subsp. *juratum*. Section transversale d'un méricarpe passant par la paroi commissurale quadrigittée du péricarpe. *S* sclérocarp; *Bcn* bandelette commissurale normale intrasclérocarpique; *Bcs* bandelette commissurale surnuméraire extrasclérocarpique; *Scc* sillon du coelum correspondant à la saillie commissurale médiane *Sc*. — Grossissement $\frac{1}{120}$

delettes commissurales, pour peu que leur contenu soit faiblement coloré, soient parfois inapparentes (accident qui se produit aussi, mais plus rarement et d'une façon moins nette, pour les bandelettes dorsales) :

elles se détachent, lorsqu'on les examine de l'extérieur avec une lumière incidente, assez mal sur le fond sombre de la semence avec interposition d'un grand espace plein d'air. Le degré de recouvrement des bandelettes commissurales par le sclérocarpe — très variable dans le genre *Heracleum* — ne joue pas un grand rôle dans ce phénomène, contrairement à ce que croyait Reichenbach fil.

La description que nous venons de donner pour l'*H. alpinum* subsp. *juranum* n'épuise pas la série des faits intéressants relatifs à la carpologie de ce groupe : elle ne s'applique en effet qu'aux cas les plus fré-

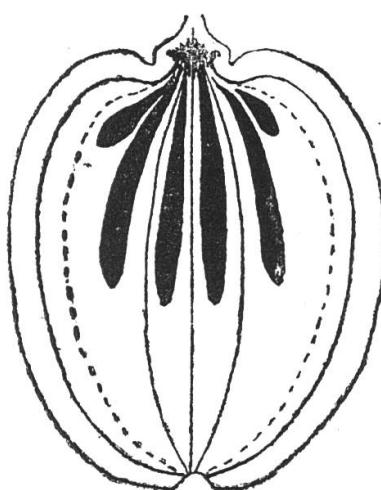


Fig. 6. — *Heracleum alpinum* L. subsp. *juranum*. Méricarpe mûr à vallécules latérales bivittées provenant de la Tête-de-Rang (Jura neuchâtelois). — Fortement grossi.

quents. Il nous reste à parler de certains détails qui ont échappé entièrement à nos prédécesseurs parce qu'ils sont plus rarement réalisés.

Non seulement, l'*H. alpinum* subsp. *juranum* possède toujours deux bandelettes commissurales, dans les méricarpes, mais il en possède parfois quatre (fig. 4). Ce phénomène curieux s'est présenté chez plusieurs de nos échantillons provenant des environs de Morteau dans le Jura dubisien. Outre les 2 bandelettes commissurales normales recouvertes par le sclérocarpe, les méricarpes présentent encore 2 *bandelettes commissurales supplémentaires* rapprochées de la ligne médiane. Ces deux bandelettes claviformes ne diffèrent en rien des bandelettes normales si ce n'est par leur position : elles sont en effet situées à

l'extérieur du sclérocarpe (à stéréides dressées) et sont enveloppées du côté opposé par le parenchyme commissural (fig. 5). Nous avons donc ici des méricarpes à 8 bandelettes (les intrajugales non comprises).

— Une augmentation dans le nombre des bandelettes s'obtient aussi d'une autre manière. Il arrive parfois que, dans la région apicale du méricarpe, les vallécules *latérales* sont pourvues non pas d'une, mais de *deux bandelettes* (fig. 6). Les bandelettes jumelles sont alors très inégales : la plus allongée est rapprochée de la côte voisine. la surnuméraire grosse, mais extrêmement courte, est plus rapprochée de l'aile. Ces bandelettes sont séparées entre elles par une ou plusieurs cellules du leptocarpe interne, semblablement constituées et adossées au sclérocarpe. Parfois, la bandelette surnuméraire reste en arrière dans son développement sur un des côtés du méricarpe et devient méconnaissable à la maturité. Selon que l'un ou l'autre de ces cas se réalise, on rencontre sur une section transversale apicale d'un méricarpe 7 ou 8 bandelettes extrajugales. La production de bandelettes dorsales surnuméraires n'est pas trop rare chez l'*H. alpinum* subsp. *juranum* dans le Jura neuchâtelois et bernois. On verra plus loin que ce phénomène se répète chez d'autres *Heracleum* européens.

* * *

L'uniformité assez grande qui règne dans la structure du fruit à l'intérieur du groupe *Sphondylium* nous permettra d'être plus bref dans la revue carpologique que nous allons faire des principaux représentants de ce groupe en Europe.

H. alpinum L.

Subsp. *palmatum* (Baumg.) Briq.¹ — Les méricarpes atteignent 8 × 7 mm. et ont généralement perdu leurs poils à la maturité. La disposition générale des tissus est semblable à celle de l'*H. alpinum* subsp. *juranum*. Il y a 4 bandelettes valléculaires dorsales et 2 bandelettes commissurales. Ces dernières sont recouvertes par le sclérocarpe dans leur partie supérieure ; plus bas, le sclérocarpe s'interrompt

¹ *H. alpinum* L. subsp. *palmatum* Briq. = *H. palmatum* Baumg. *En. stirp. Trans.* I, 215 (1816).

au passage des bandelettes. Du côté du coelum, l'épithèle fait tantôt librement saillie, tantôt est tapissé par 1-2 assises de stéréides couchées ou obliques.

Subsp. *oetaeum* (Boiss.) Briq.¹ — Les méricarpes sont plus grands, atteignant à la fin jusqu'à 10×9 mm. et sont remarquables en ce qu'ils conservent à la maturité un grand nombre de poils allongés. Les caractères internes sont ceux des sous-espèces déjà étudiées. Comportement des bandelettes commissurales comme dans la sous-esp. *palmatum*. L'épicarpe possède des parois externes remarquablement épaissees et cuticularisées dans leur région externe. Les faisceaux libéro-ligneux sont élargis en lame, à nombreux rayons vasculaires. Une propriété curieuse des méricarpes, dans cette sous-espèce, est de présenter dans la région située au-dessous du stylopode, au niveau où les côtes sont encore groupées en hémicycle, une distribution des canaux sécréteurs compliquée, complication qui est d'habitude unapanage du stylopode lui-même. Le faisceau de la côte dorsale et les deux faisceaux marginaux sont accompagnés chacun d'un gros canal sécréteur à leur bord interne. Ces canaux paraissent se terminer en cul de sac vers le bas et participer dans le haut aux anastomoses des canaux sécréteurs stylopodiques.

Subsp. *Pollinianum* (Bert.) Briq.² — Les méricarpes, de dimensions assez variables, atteignent jusqu'à 10×7 mm. L'organisation intérieure est celle de l'*H. alpinum* subsp. *juranum* ordinaire. Epicarpe médiocre, portant souvent encore des poils allongés à la maturité. Les bandelettes commissurales sont recouvertes par le sclérocarpe (à stéréides dressées) sur une partie de leur hauteur variable selon les échantillons ; dans leur partie inférieure, elles sont intercalées dans le sclérocarpe inter-

¹ *H. alpinum* L. subsp. *oetaeum* Briq. = *H. palmatum* var. *Oetaeum* Boiss. *Fl. or. Suppl.*, p. 269 (1888) = *H. Pollinianum* var. *Oetoeum* Halacsy *Consp. fl. graec.* I, 638 (1901). — Nous avons étudié l'original de Heldreich provenant des gorges de Ruphia au M^t Oeta de Phthiotide (in herb. Burnat).

² *H. alpinum* L. subsp. *Pollinianum* Briq. in Schinz et Kell. *Fl. Schw.*, ed. 2, I, 373 (1905) = *H. pyrenaicum* Poll. *Hort. et prov. Veron* *pl. nov.*, p. 8 (1816) ; non Lamck = *H. amplifolium* Poll. *Fl. veron.* I, 339 (1822) ; non Lap. = *H. Pollinianum* Bert. *Fl. it.* III, 433 (1837) = *H. alpinum* var. *Pollinianum* Briq. in *Ann. Cons. et Jard. bot. Genève* IV, 205 (1900).

rompu. La saillie interne des bandelettes est presque toujours tapissée de stéréides couchées. Faisceaux libéro-ligneux assez petits.

Subsp. *pyrenaicum* (Lamck) Rouy et Cam.¹ — Les méricarpes atteignent jusqu'à 7 × 6 mm. Disposition générale comme dans la sous-espèce précédente, mais ailes en général plus étroites. Epicarpe médiocre conservant encore de nombreux poils à la maturité. Faisceaux libéro-ligneux dorsaux très petits. Bandelettes valléculaires dorsales bien plus grêles que les commissurales. Ces dernières sont couvertes par le sclérocarpe sur une partie de leur longueur variable selon les cas, interrompant dans leur région inférieure le sclérocarpe à cellules dressées. Du côté du coelum, l'épithèle des bandelettes commissurales est généralement tapissé par 1-2 assises de stéréides couchées ; celles-ci manquent parfois. Ce qui donne un grand intérêt à cette sous-espèce, c'est le nombre variable des bandelettes valléculaires dorsales. Alors que nous n'avons pas réussi à rencontrer plus de 2 bandelettes commissurales, nous avons relevé les cas suivants pour les valléculaires (fig. 7) : *a*) une bandelette par vallécule, cas normal naturellement de beaucoup le plus fréquent ; *b*) vallécules latérales chacune à 2 bandelettes, les médianes chacune à 1 bandelette ; *c*) vallécules médianes chacune à 2 bandelettes, les latérales chacune à 1 bandelette ; *d*) toutes les vallécules chacune à deux bandelettes. Les cas *b*, *c* et *d* sont rares, mais nous les avons tous retrouvés dans nos préparations. Les bandelettes surnuméraires sont localisées dans la région la plus apicale du méricarpe, à un niveau où les côtes dorsales sont encore disposées en un

¹ *H. alpinum* L. subsp. *pyrenaicum* Rouy et Cam. *Fl. Fr.* VII, 383 (1901), emend. = *H. pyrenaicum* Lamck *Encycl. meth.* I, 403 (1783-84) = *H. alpinum* var. *pyrenaicum* Pers. *Syn.* I, 314 (1805) = *H. amplifolium* Lap. *Hist. abrég. pl. Pyr.* I, 153 (1818) = *H. alpinum* subsp. *pyrenaicum* et *benearnense* Rouy et Cam. l. c. (1901). — Lapeyrouse dit (l. c.) avoir publié antérieurement son *H. amplifolium* dans « *Fl. Pyren.*, t. 79 et 80 », et cette indication a été reproduite par MM. Rouy et Camus (l. c.). Mais la citation en question se rapporte à des planches inédites. Il n'a paru des *Figures de la Flore des Pyrénées* que le tome I, en quatre fascicules, de 1794 à 1801, comprenant 43 planches in-folio. « Sur deux-cents planches imprimées en couleur, qui devaient entrer dans la Flore des Pyrénées, quarante-trois ont été publiées, cinquante-trois étaient gravées et prêtes à paraître ; les dessins de tout le reste sont dans les portefeuilles de l'auteur » [Decampe. *Eloge de M. le Baron Picot de Lapeyrouse*, p. 22, note 1 (Toulouse 1819)].

large hémicycle, et elles sont très courtes ; cependant on voit ça et là l'une ou l'autre de ces bandelettes surnuméraires descendre à un

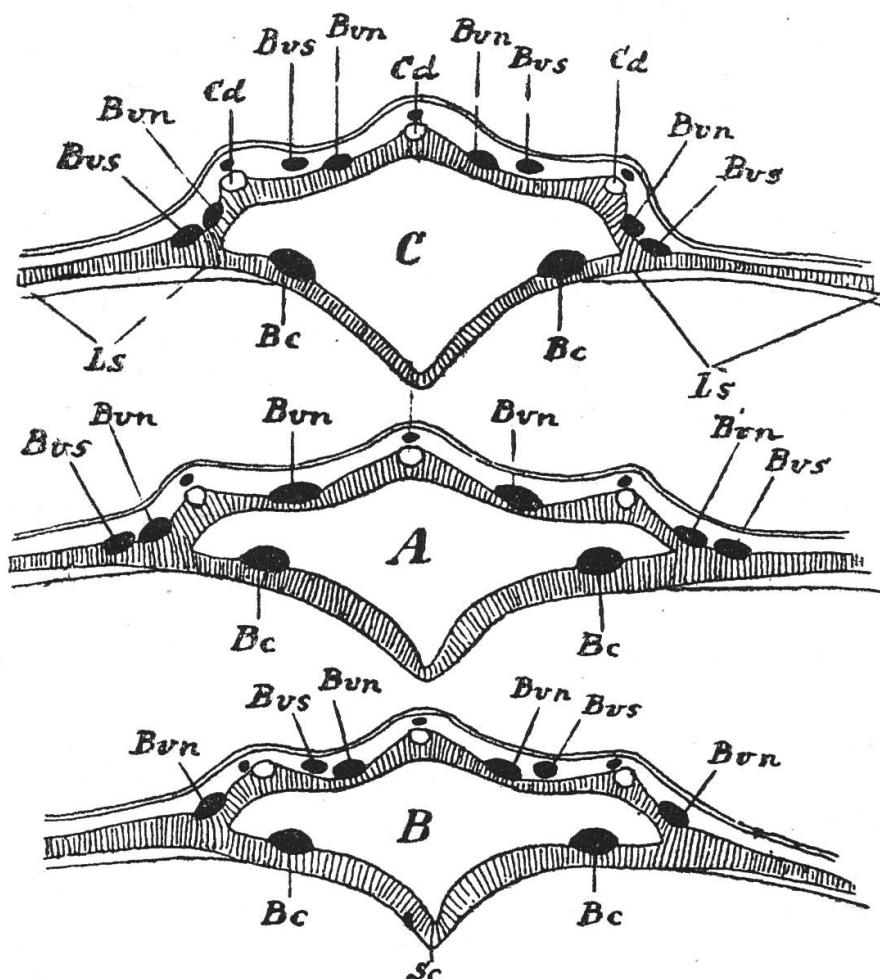


Fig. 7. — *Heracleum alpinum* subsp. *pyrenaicum*. Sections transversales d'ensemble du corps du méricarpe dans la région subapicale. A méricarpe à vallécules latérales bivittées ; B méricarpe à vallécules médianes bivittées ; C méricarpe à vallécules dorsales toutes bivittées. — Cd côtes dorsales renfermant chacune un faisceau libéro-ligneux et une bandelette intrajugale ; Bvn bandelettes valléculaires normales ; Bvs bandelettes valléculaires surnuméraires ; Bc bandelettes commissurales ; Sc saillie commissurale médiane du péricarpe. — Fortement grossi.

niveau inférieur. Dans le cas d ci-dessus, le nombre total des bandelettes valléculaires et commissurales (à l'exclusion des intrajugales)

s'élève à 10. — Dans les cas que nous avons étudiés, la situation en profondeur des deux bandelettes jumelles des vallécules médianes était un peu différente : la bandelette normale était comme d'habitude adossée au sclérocarpe, tandis que la bandelette surnuméraire était complètement enveloppée par le leptocarpe.

H. Orsini Guss.¹.

Méricarpes atteignant jusqu'à 9×7 mm. L'épicarpe médiocre a généralement perdu ses poils à la maturité. Faisceau libéro-ligneux dorsaux grêles. Bandelettes valléculaires dorsales 4, généralement moins volumineuses que les commissurales ; celles-ci couvertes seulement dans leur partie apicale par le sclérocarpe à stéréides dressées, situées déjà à des niveaux élevés dans le champ d'interruption sclérocarpique. Epithèle nu du côté du coelum ou tapissé sur une faible longueur par les stéréides couchées.

H. Sphondylium L.

Subsp. *montanum* (Schleich.) Briq.² — Les méricarpes peuvent atteindre jusqu'à 10×8 mm. L'épicarpe médiocre porte de nombreux poils robustes, mais, dans beaucoup de cas, ils sont tombés à la maturité et seuls leurs socles basilaires persistent. Faisceaux libéro-ligneux dorsaux grêles. Bandelettes valléculaires dorsales de calibre plus faible que les commissurales. Ces dernières recouvertes par le sclérocarpe dans leur partie apicale, intercalées plus bas dans les champs d'interruption du sclérocarpe sur une grande longueur. L'épithèle des bandelettes commissurales fait alors souvent librement saillie dans le coelum du méricarpe ; il est pourtant parfois tapissé de 1-2 assises

¹ Gussone *Pl. rar.* p. 133, tab. 27 (1826) = *H. Sphondylium* var. *Orsinii* Fior. et Paol. *Fl. anal. Ital.* II, 183 (1900). — Espèce ayant comme l'*H. alpinum* des feuilles non divisées en segments distincts, mais à fleurs d'un jaune-verdâtre, non ou à peine rayonnantes comme dans l'*H. sibiricum*.

² Briq. in Schinz und Kell. *Fl. Schw.*, ed. 2, I, 372 (1905). — Voy. au sujet de la synonymie de cette sous-espèce les détails que nous avons donnés in Burnat. *Flore des Alpes maritimes* IV, p. 227-231 (1906).

de stéréides couchées ou obliques. Nous n'avons jamais vu que deux bandelettes commissurales et, dans la règle, il n'y a qu'une bandelette par vallécule. Cependant, on rencontre ça et là des vallécules latérales pourvues de 2 bandelettes comme chez l'*H. alpinum* subsp. *juranum* fig. 8). Dans ce cas, la bandelette surnuméraire est très courte et logée dans la région subapicale du méricarpe.

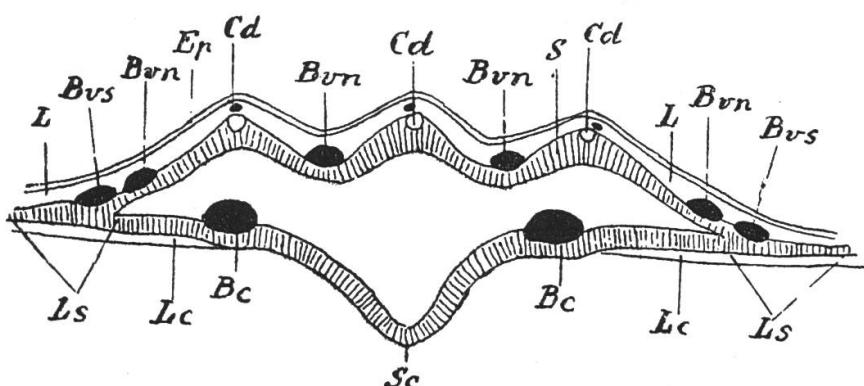


Fig. 8. — *Heracleum Sphondylium* subsp. *montanum*. Méricarpe à vallécules latérales bivittées, provenant du Mt Reculet (Ain, Jura français). Section transversale d'ensemble passant par la région subapicale. *Ep* épicarpe ; *L* leptocarpe ; *S* sclérocarpe ; *Cd* côtes dorsales comprenant chacune un faisceau libéro-ligneux et une bandelette intra-jugale ; *Bvn* bandelettes valléculaires normales ; *Bvs* bandelettes valléculaires supplémentaires ; *Bc* bandelettes commissurales ; *Ls* lame stéréique proximale des ailes ; *Lc* leptocarpe commissural ; *S* saillie commissurale médiane.

— Fortement grossi.

Subsp. *euphondylium* Briq.¹ — Cette sous-espèce présente les mêmes caractères que la précédente (fig. 9). Les méricarpes sont de dimensions et de formes assez variables suivant les variétés et aussi selon les individus, ce qui a son retentissement sur l'apparence des sections transversales des méricarpes aux divers niveaux. Il y a normalement 4 bandelettes valléculaires dorsales et 2 bandelettes commissurales. Ces dernières ne sont recouvertes par le sclérocarpe à stéréides dressées que dans leur région supérieure ; sur la plus grande partie de leur longueur, elles sont logées dans les champs d'interruption du sclérocarpe. Ici aussi l'épithèle est tantôt nu, tantôt tapissé de 1-2 assises

¹ Briquet in Schinz et Keller. *Fl. Schw.* ed. 2, I, 372 (1905).

de stéréides couchées du côté du coelum. Nous n'avons pas rencontré de bandelettes commissurales surnuméraires dans nos préparations. En revanche nous avons observé le cas dans lequel deux vallécules

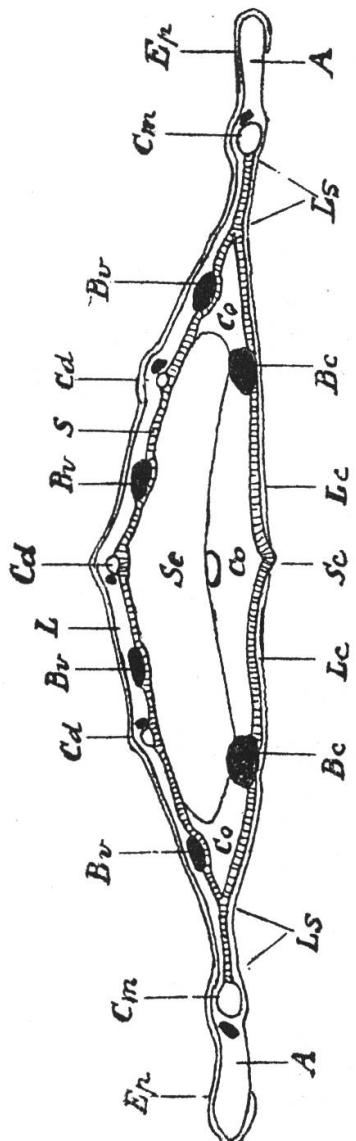


Fig. 9. — *Heracleum Sphondylium* subsp. *eusphondylium*.
 Section transversale d'ensemble passant dans le tiers supérieur d'un méricarpe. *Ep* épicarpe ; *L* leptocarpe ; *S* sclérocarpe ; *Bv* bandlettes valleculaires ; *Cd* côtes dorsales renfermant un faisceau libéro-ligneux et une bandlette intrajugale ; *Cm* côtes marginales occupant la région médiane des ailes, avec un faisceau enveloppé par un cordon scléreux et une bandlette intrajugale ; *A* parenchyme distal des ailes ; *Ls* lame stéréique proximale des ailes ; *Bc* bandlettes commissurales ; *Lc* leptocarpe commissural ; *Sc* saillie commissurale ; *Co* coelum du méricarpe ; *Se* semence. — Fortement grossi.

médianes comportent deux bandelettes jumelles, dont l'extérieure très courte et localisée tout à fait sous le sommet du méricarpe au niveau où les côtes dorsales sont encore disposées en hémicycle (fig. 10). Il est assez probable, d'après cette trouvaille, que le même phénomène sera constaté dans la suite pour les vallécules latérales. Peut-être est-ce un cas de ce genre que M. J. Styger a eu sous les yeux lorsqu'il a indiqué

pour l'*H. Sphondylium* des vallécules dorsales *bivittées*¹. Ce qui est troublant dans les indications de cet auteur, c'est moins qu'il se soit contredit lui-même sur le nombre des bandelettes valléculaires dorsales dans l'*H. Sphondylium*², que la constance attribuée par lui à la présence des bandelettes jumelles dans les vallécules dorsales. Cette

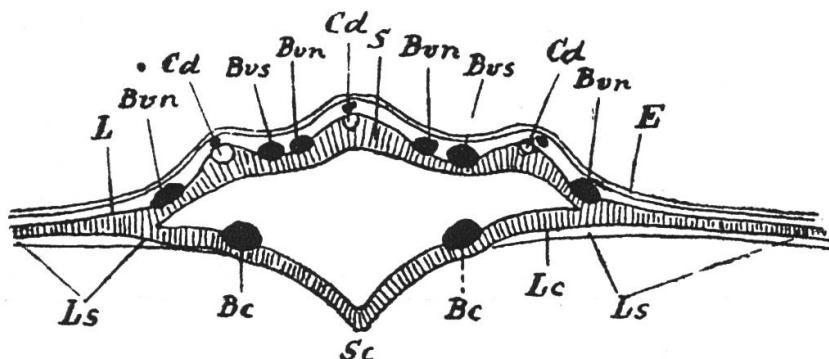


Fig. 10. — *Heracleum Sphondylium* subsp. *euphondylium*. Méricarpe à vallécules médianes bivittées. Section transversale d'ensemble passant par la région subapicale. *E* épicarpe ; *L* leptocarpe ; *S* sclérocarpe ; *Cd* côtes dorsales renfermant chacune un faisceau libéro-ligneux et une bandelette intrajugale ; *Bvn* bandelettes valléculaires normales ; *Bvs* bandelettes valléculaires surnuméraires ; *Bc* bandelettes commissurales ; *Ls* lame stérile proximale des ailes ; *Lc* leptocarpe commissural ; *Sc* saillie commissurale médiane. — Fortement grossi.

dernière affirmation est en effet très certainement en complet désaccord avec les faits³.

¹ J. Styger. *Beiträge zur Anatomie der Umbelliferenfrüchte*, p. 53 (Zürich 1919).

² Voy. ce que nous avons dit à ce sujet dans l'historique du présent mémoire (p. 5 ci-dessus). On pourrait en effet supposer que l'auteur, tout en signalant la présence de 4 bandelettes valléculaires dorsales d'après l'examen extérieur, a constaté la présence de 8 bandelettes sur une coupe transversale subapicale d'un méricarpe examinée à la loupe ou au microscope. Il arrive en effet souvent que les bandelettes subapicales surnuméraires très courtes ne peuvent pas être reconnues extérieurement.

³ M. Styger ne dit pas d'où il a tiré le où les méricarpes qu'il a étudiés. La prudence exige cependant que les fruits soient détachés d'un échantillon dont la détermination a été soigneusement vérifiée, et non pas tirés du commerce ou empruntés sans contrôle aux cultures des jardins botaniques. Cette exigence ne paraît pas avoir été suffisamment comprise par l'auteur. Au surplus, nous aurions des réserves à faire sur d'autres

Subsp. *granatense* (Boiss.) Briq.¹ — Les méricarpes mesurent environ 7×6 mm. Epicarpe médiocre à poils généralement assez caducs, conservés ça et là à la maturité. Bandelettes valléculaires médianes de moindre calibre que les latérales, et celles-ci moins fortes que les commissurales. Bandelettes commissurales recouvertes par le sclérocarpe (à stéréides dressées) dans leur partie supérieure ; insérées sur la majeure partie de leur longueur dans les champs d'interruption sclérocarpique. Epithèle rarement nu, plus souvent tapissé du côté du coelum par 1-2 assises de stéréides couchées ou obliques. Toutes les bandelettes festonnent la semence. Outre les 4 bandelettes valléculaires normales, on rencontre ça et là des vallécules latérales à bandelettes jumelles, l'extérieure très courte et logée sous le sommet du fruit. Les méricarpes à 6 bandelettes se rencontrent sur un même individu avec ceux à 4 bandelettes.

Subsp. *cordatum* (Presl.) Briq.² — L'organisation est la même que dans la sous-esp. *eusphondylium*. Ici aussi nous avons constaté la présence (assez rare) de bandelettes jumelles dans les vallécules latérales. Mais les bandelettes extérieures sont très courtes et on ne les rencontre qu'au niveau du sommet du fruit où les faisceau libéro-ligneux sont encore disposés en hémicycle.

H. sibiricum L.

Subsp. *eu-sibiricum* Briq.³ — Les méricarpes atteignent 7×6 mm. Epicarpe médiocre à poils généralement en grande partie tombés à la

points de la dissertation de M. Styger, dissertation qui par ailleurs présente d'incontestables mérites. Ainsi, par exemple, pour l'*Angelica Archangelica* L. (*Angelica officinalis* Hoffm.), la figure donnée semble avoir été empruntée à quelque ouvrage antérieur et n'a qu'un rapport éloigné avec la réalité. Cela explique peut-être pourquoi la description omet plusieurs des particularités les plus intéressantes du fruit dans cette dernière Ombellifère.

¹ *H. Sphondylium* L. subsp. *granatense* Briq. = *H. granatense* Boiss. *Elench. pl. nov. Hisp. austr.* p. 49 (1838) ; *Voy. Esp.* p. 254 = *H. Sphondylium* var. *granatense* Briq. *Et. morph. et biol. Heracl.* p. 40 (1903).

² *H. Sphondylium* L. subsp. *cordatum* Briq. = *H. cordatum* Presl *Del. Prag.* p. 135 (1822) = *H. Sphondylium* ♂ *cordatum* Fior. et Paol. *Fl. anal. It.* II, 183 (1900).

³ *H. sibiricum* L. subsp. *eu-sibiricum* Briq. = *H. sibiricum* L. *Sp.* ed. 1, p. 249 (1753) ; *Ledeb. Fl. ross.* II, 320.

maturité. Faisceaux libéro-ligneux dorsaux grêles. Bandelettes valléculaires et les 2 commissurales médiocres. Ces dernières logées dans les champs d'interruption du sclérocarpe (à stéréides dressées) sur une grande partie de leur longueur, recouvertes vers leur extrémité supérieure ; épithèle souvent nu du côté du coelum. Dans la règle, il y a une bandelette par vallécule, mais il n'est pas trop rare de rencontrer dans les vallécules latérales une bandelette surnuméraire extérieure. Celle-ci est courte et localisée au niveau, ou non loin du niveau, où les faisceaux libéro-ligneux sont encore disposés en hémicycle.

Subsp. *Lecokii* (Gr. et Godr.) Briq¹. — Mêmes caractères généraux que pour la sous-esp. précédente. Les cas dans lesquels les vallécules latérales présentent à un niveau subapical une courte bandelette surnuméraire extérieure ne sont pas très rares.

Subsp. *glabrum* (Huth) Briq.² — Méricarpes petits, atteignant environ 6×4 mm., déjà luisants dans la jeunesse et glabres à la maturité. Faisceaux libéro-ligneux dorsaux grêles. Bandelettes valléculaires médiocres au nombre de 4. Deux bandelettes commissurales médiocres. Les autres caractères comme dans la sous-esp. *eu-sibiricum*.

Subsp. *ternatum* (Velen.) Briq.³ — Méricarpes atteignant environ 6×5 mm. Epicarpe médiocre, à poils rares et généralement tous tombés à la maturité. Faisceaux libéro-ligneux dorsaux grêles. Bandelettes valléculaires médiocres au nombre de 4. Bandelettes commissurales 2, sensiblement plus grosses que les commissurales, insérées sur la majeure partie de leur longueur dans le champ d'interruption du sclérocarpe à stéréides dressées, recouvertes dans leur région supérieure, à épithèle souvent nu du côté du coelum.

¹ *H. sibiricum* L. subsp. *Lecokii* Briq. = *H. Lecokii* Gr. Godr. *Fl. Fr.* I, 695 (1848) = *H. sibiricum* forme *Lecokii* Rouy et Cam. *Fl. Fr.* VII, 378 (1901).

² *H. sibiricum* L. subsp. *glabrum* Briq. = *H. Sphondylium* var. *glabrum* Huth *Fl. Frankf.*, ed. 2, p. 61 (1882) = ? *H. Sphondylium* var. *glaberrimum* Celak. in *Oesterr. bot. Zeitschr.* XLIII, 144 (1893, identification douteuse à cause de l'absence de description) = *H. glabrum* Huth, ined.

³ *H. sibiricum* L. subsp. *ternatum* Briq. = *H. ternatum* Velen. in *Sitzungsb. boehm. Ges. Wiss.*, ann. 1890, II, 46 et *Fl. bulg.* p. 210.

H. verticillatum Panc.

Les méricarpes obovés de cette espèce mesurent environ 8×6 mm. Epicarpe médiocre, chauve ou ne conservant que quelques rares poils allongés à la maturité. Faisceaux libéro-ligneux dorsaux grêles. Bandelettes valléculaires 4, généralement moins volumineuses que les commissurales. Celles-ci recouvertes dans leur région supérieure par le sclérocarpe à stéréides dressées, mais situées par ailleurs sur la plus grande partie de leur longueur dans les champs d'interruption du sclérocarpe ; épithèle généralement nu du côté du coelum dans toute cette dernière région. — Nous n'avons pas rencontré dans cette espèce de bandelettes surnuméraires. En revanche, on retrouve dans les niveaux les plus apicaux du méricarpe, sous le stylopode, un dispositif qui rappelle celui décrit plus haut dans l'*H. alpinum* subsp. *oetaeum*. Il existe un canal sécréteur au bord interne du faisceau libéro-ligneux dorsal médian. Ici aussi ce canal interne paraît se terminer en cul de sac vers le bas, tandis qu'il remonte dans le stylopode où il se relie au réseau sécréteur anastomotique.

H. villosum Fisch.

Les méricarpes mesurent dans cette espèce environ $12 \times 10-11$ mm. et sont construits sur le même plan que dans les espèces précédentes. Les caractères de l'épicarpe et de l'indument, du leptocarpe, du sclérocarpe, des ailes sont conformes à ce que l'on voit dans l'*H. Sphondylium*. Les faisceaux libéro-ligneux dorsaux sont grêles. Il y a 4 bandelettes valléculaires et 2 bandelettes commissurales, ces dernières souvent un peu plus volumineuses. La seule différence que l'*H. villosum* présente par rapport à l'*H. Sphondylium*, au point de vue carpologique, est la suivante. Sur des coupes passant sous le sommet du fruit, on voit que les bandelettes commissurales sont placées à l'extérieur du sclérocarpe. Elles confinent donc directement au parenchyme commissural, tandis que, du côté opposé, elles s'appuient au sclérocarpe à stéréides dressées, fort de plusieurs assises, dans lequel elles forment un sillon. A mesure que l'on gagne des niveaux plus inférieurs, le sclérocarpe bordant les bandelettes devient plus mince, et ces dernières ne sont plus séparées du coelum méricarpien que par des stéréides couchées ou obliques, tandis que les éléments dressés sont interrompus.

H. ligusticifolium Marsch.-Bieb.

Les méricarpes allongés atteignent $8-9 \times 5$ mm. Epicarpe médiocre à poils en partie caducs ; il en reste cependant quelques-uns, même très longs, à la maturité. Les faisceaux libéro-ligneux, les 4 bandelettes valléculaires et les 2 bandelettes commissurales sont disposés comme dans l'espèce précédente. Les bandelettes commissurales ne sont recouvertes par le sclérocarpe que dans leur partie apicale. Dès les premiers niveaux, sur des coupes successives descendantes, on voit les bandelettes logées dans les champs d'interruption du sclérocarpe à stéréides dressées. Les éléments couchés du sclérocarpe, qui sous-tendent encore les bandelettes à ces niveaux, finissent le plus souvent par disparaître aux niveaux inférieurs. Au total, la structure des méricarpes est très voisine de celle réalisée chez l'*H. Sphondylium*.

H. austriacum Jacq.¹

Reichenbach fil. a dit de cette espèce² : « Vittae.... adeo tectae (more Peucedani palustris), ut non conspici possint ». Depuis lors, de bons observateurs³ ont continué à attribuer à l'*H. austriacum* des bandelettes commissurales petites ou nulles. L'étude anatomique permet d'établir que ces appréciations sont toutes deux erronées. L'organisation interne du fruit de l'*H. austriacum* ne diffère en rien de celle des espèces précédemment étudiées (fig. 11). Il y a toujours dans les méricarpes, outre 5 bandelettes intrajugales grêles et 4 grosses bandelettes valléculaires dorsales, 2 courtes bandelettes commissurales logées à droite et à gauche du haut de la ligne médiane de commissure. Ces dernières ne sont recouvertes par le sclérocarpe que tout à fait à leur sommet. Dès les premiers niveaux, en descendant, on les voit inter-

¹ On ne peut pas séparer spécifiquement les *H. austriacum* Jacq. et *H. siifolium* Reichb. Ce sont deux variétés d'un même type, le premier à fleurs blanches, le second à fleurs roses. L'*H. siifolium* doit avoir les fruits plus hérissés, mais les fruits de l'*H. austriacum* ne sont jamais glabres et nous sommes souvent embarrassé pour distinguer les deux formes à la maturité.

² G.-L. Reichenbach fil. Op. cit. p. 66.

³ Récemment encore : A. von Hayek. *Flora von Steiermark* I, p. 1186, 1187 et 1188 (1910); J. Nevole. *Beitrag zur Kenntnis der Gattung Heracleum in den Ostalpen* [Oesterr. bot. Zeitschr. LXIX, p. 51 (1920)].

calées dans les champs d'interruption du sclérocarpe. Du côté du coelum, l'épithèle des bandelettes reste tapissé par des stéréides sclérocarpiques couchées. L'épaisseur de ce revêtement va en diminuant,

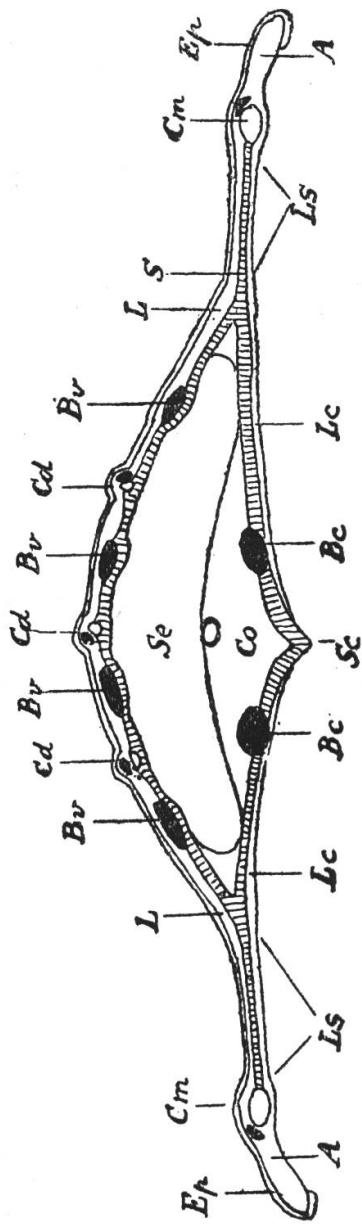


Fig. 11. — *Heracleum austriacum*. Section transversale d'ensemble passant par la partie supérieure d'un méricarpe. *Ep* épiderme ; *S* sclérocarpe ; *L* leptocarpe ; *Bv* bandelettes valléculaires dorsales ; *Cd* côtes dorsales renfermant un faisceau libéro-ligneux et une bandelette intrajugale ; *Cm* côtes marginales occupant la région médiane des ailes avec un faisceau plongé dans un cordon scléreux et une bandelette intrajugale ; *A* parenchyme proximal des ailes ; *Ls* lame stéréique proximale des ailes ; *Bc* bandelettes distal des ailes ; *Lc* leptocarpe commissural ; *Sc* saillie commissurale ; *Co* coelum du méricarpe ; *Se* semence. — Fortement grossi.

mais, pour autant que nous avons pu le constater, il ne disparaît pas entièrement, tout en étant réduit à la fin à une assise unique de stéréides (fig. 12). Au total le recouvrement des bandelettes commissurales par le sclérocarpe et le leptocarpe commissural n'est pas plus marqué dans l'*H. austriacum* que dans de nombreuses autres formes du genre

Heracleum. Reichenbach fil. a eu d'ailleurs grand tort de comparer le comportement des bandelettes commissurales chez l'*H. austriacum* à ce qui se passe chez le *Peucedanum palustre* Mœnch. En réalité, les données fournies par notre prédécesseur relativement à cette dernière espèce renferment des erreurs que nous avons relevées ¹. Le *Peucedanum palustre* a une structure anatomique complètement différente de celle de l'*Heracleum* (mésocarpe non différencié en sclérocarpe

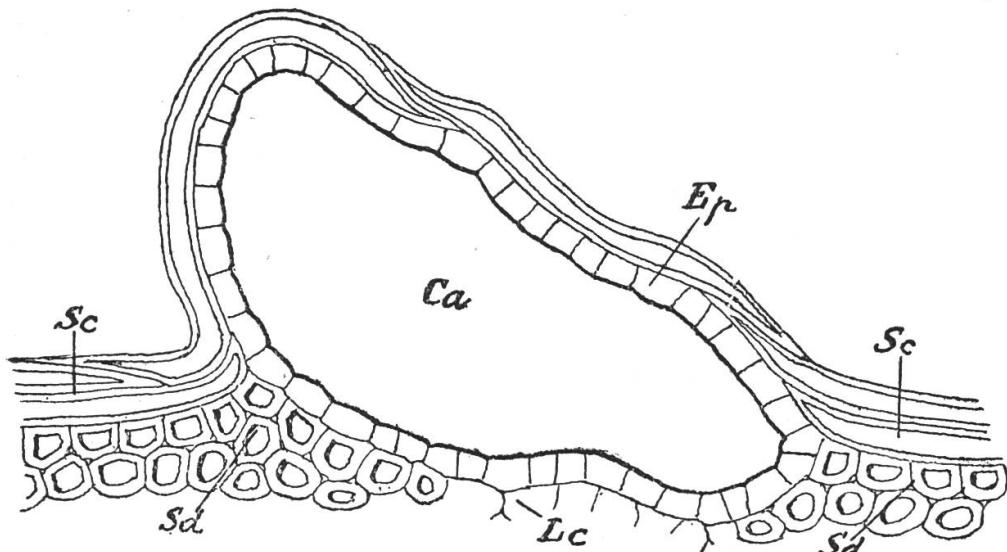


Fig. 12. — *Heracleum austriacum*. Section transversale du péricarpe passant par une bandelette commissurale. *Sc* stéréides couchées du sclérocarpe ; *Sd* stéréides dressées du sclérocarpe ; *Lc* restes du leptocarpe commissural ; *Ep* épithèle et *Ca* cavité de la bandelette. — Grossissement $\frac{280}{1}$

et leptocarpe, mais constitué, outre le chlorenchyme hypodermique, par un épais parenchyme à éléments pourvus d'une remarquable ornementation pariétale ; faisceaux latéraux logés dans le corps du péricarpe et non pas dans les ailes ; etc., etc.). Au surplus, comme pour les *Heracleum*, il suffit de traiter les méricarpes mûrs par l'eau chaude pour rendre les bandelettes commissurales apparentes ².

* * *

Les documents renfermés dans les pages précédentes éclairent d'un jour nouveau la carpologie des *Heracleum* du groupe *Sphondylium*.

¹ J. Briquet. *Carpologie comparée de l'Archangelica officinalis Hoffm. et du Peucedanum palustre (L.) Moench*, p. 12-17 [Candollea I (1923)].

² Ce que Reichenbach fil. a lui-même constaté : op. cit. p. 63.

Le premier résultat est de confirmer la présence constante d'au moins deux bandelettes commissurales dans les méricarpes. Outre cela, nos recherches ont révélé l'existence d'un polymorphisme insoupçonné¹ jusqu'à présent dans le nombre et la répartition des bandelettes extra-jugales (les intrajugales restent invariablement liées aux faisceaux libéro-ligneux). Dans la série des *H. alpinum*, *Sphondylium* et *sibiricum*, nous avons relevé — indépendamment de l'état normal où le méricarpe comporte 4 bandelettes valléculaires et 2 bandelettes commissurales — la présence possible :

- a) de deux bandelettes commissurales surnuméraires situées en dehors du sclérocarpe, alors que les bandelettes commissurales normales sont (au moins dans leur partie supérieure) intrasclérocarpiques, ou logées dans des champs d'interruption du sclérocarpe (*H. alpinum* subsp. *juranum*).
- b) de vallécules latérales à 2 bandelettes (*H. alpinum* subsp. *juranum* et subsp. *pyrenaicum*, *H. Sphondylium* subsp. *montanum*, subsp. *granatense* et subsp. *cordatum*, *H. sibiricum* subsp. *eu-sibiricum* et subsp. *Lecokii*).
- c) de vallécules médianes à 2 bandelettes (*H. alpinum* subsp. *pyrenaicum*, *H. Sphondylium* subsp. *eosphondylium*).
- d) de vallécules médianes et latérales à 2 bandelettes (*H. alpinum* subsp. *pyrenaicum*).

L'apparition de ces bandelettes surnuméraires n'est pas constante dans les individus d'une colonie donnée, ni même dans les fruits d'un seul et même individu. Elle est donc la manifestation extérieure d'une variabilité potentielle et ne peut être assimilée à une mutation dans le sens ordinaire de ce terme. D'autre part, il est extrêmement intéressant de constater que *plusieurs des caractères inconstants relevés ci-dessus sont cités comme un apanage régulier et constant chez certaines*

¹ M. J. Styger [*Beiträge zur Anatomie der Umbelliferenfrüchte*, p. 54 (1919)] est le seul auteur qui ait dit de l'*Heracleum Sphondylium* : « Zuweilen kommen auch überzählige Oelstriemen vor. » Mais cet auteur s'est borné à effleurer ce sujet, sans entrer dans aucun détail sur la situation, le mode d'apparition et le nombre éventuel de ces bandelettes surnuméraires. Au surplus, il n'est pas sûr que les méricarpes à vallécules soi-disant normalement pourvues de bandelettes jumelles, sur lesquelles M. Styger a travaillé, aient réellement appartenu à l'*H. Sphondylium* (voy. ci-dessus p. 5 et 23).

*espèces asiatiques par C.-B. Clarke*¹. Nous ne parlons pas ici des types pourvus de bandelettes alaires (*H. sublineare* C. B. Clarke, *H. Wallichii* DC., *H. pinnatum* C. B. Clarke, *H. aquilegifolium* C. B. Clarke), car les notes descriptives très sommaires, fondées par Clarke sur un examen extérieur, ne permettent pas de savoir s'il s'agit de bandelettes intrajugales alaires ou de formations différentes. Mais on doit rappeler que plusieurs espèces possèdent 4 bandelettes commissurales (*H. Jacquemontii* C. B. Clarke, *H. Hookerianum* W. et A., *H. Brunonis* Benth, *H. nubigenum* C. B. Clarke, *H. nepalense* Don, *H. Sprengelianum* W. et A.), que le nombre des bandelettes commissurales peut monter à 6 (*H. rigens* Wall.) et même 8 (*H. aquilegifolium* C. B. Clarke, *H. concanum* Dalz.) ; que les vallécules latérales sont bivittées dans les *H. concanum* Dalz. et *H. Pinda* Dalz. et Gibs. ; enfin que dans l'*H. birmanicum* Kurz toutes les vallécules sont à deux bandelettes.

Si l'on tient compte de ces faits et qu'on pèse en même temps que, dans la plupart des espèces du genre *Heracleum*, les bandelettes sont plus ou moins raccourcies et n'atteignent qu'exceptionnellement la base du méricarpe, on sera amené à formuler l'*hypothèse* suivante destinée à rendre compte des variations dans l'appareil sécréteur du fruit chez les *Sphondylium* d'Europe.

Le genre *Heracleum*, formé primitivement de types à méricarpes multivittés dans les vallécules et sur la commissure, manifeste une *tendance générale à la réduction de l'appareil sécréteur du fruit*. Cette tendance s'exprime de trois manières : par la diminution du nombre absolu des bandelettes, par le raccourcissement de celles-ci, enfin par une simplification dans leur structure (septation nulle ou rudimentaire). Les espèces à méricarpes multivittés du sud de l'Asie sont restées les plus rapprochées des types primitifs multivittés², tandis que, en pre-

¹ C.-B. Clarke in J.-D. Hooker. *Flora of British India* II, p. 711-717 (1879).

² On peut invoquer encore d'autres motifs que ceux donnés ci-dessus pour considérer la disposition multivittée, ou d'une façon générale le type *cyclique* (dans le sens que M. Calestani a donné à ce terme) comme correspondant à une organisation plus primitive. En effet, par rapport au type cyclique, le dispositif qui intercale les bandelettes ou les groupes de bandelettes entre les faisceaux constitue une complication morphologique. De plus, le dispositif cyclique se prête plus facilement à des comparaisons avec la structure qui est réalisée dans la famille dialy-

nant un grand développement dans les flores plus boréales, les espèces dérivées et plus jeunes ont accentué cette tendance à la réduction générale de l'appareil sécréteur du fruit. La grande difficulté (difficulté parfois inextricable) qu'il y a à distinguer nettement les espèces et les sous-espèces dans les *Sphondylium* eurasiatiques montre en effet que l'on a affaire à des formes plus jeunes que celles distribuées au sud des chaînes de l'Himalaya. Ce fait « expliquerait » la réapparition accidentelle de vallécules à 2 bandelettes et de commissures à 4 bandelettes dans le fruit de nos *Heracleum* eurasiatiques : *il s'agirait de caractères ataviques, que leur rareté relative désigne comme étant d'une façon générale en voie de disparition.*

On pourrait nous objecter — et nous nous sommes fait à nous-même cette objection — qu'une étude anatomique sérieuse est encore à entreprendre sur toutes les espèces asiatiques, encore mal représentées dans les collections, que l'une ou l'autre de celles-ci pourrait bien appartenir au genre *Pastinaca*, et qu'on ne saurait par conséquent s'exprimer avec trop de prudence dans l'interprétation des faits tels qu'ils sont actuellement connus. Tout cela est vrai, mais le genre *Pastinaca* est si voisin du genre *Heracleum* et lui est si étroitement apparenté phylogénétiquement, que des déplacements d'espèces d'un genre dans l'autre n'auraient guère d'influence sur notre hypothèse. Il n'en resterait pas moins que, dans l'ensemble des Peucedanées à méricarpes aplatis et ailés — dont les genres *Heracleum* et *Pastinaca* font partie — il y a *une tendance générale à la réduction de l'appareil sécréteur du fruit*. Il faut insister sur l'expression de tendance *en général*, parce que les Peucedanées en question offrent à cette règle diverses exceptions, dont la plus remarquable est fournie par le *Condylocarpus apulus* Hoffm. (*Tordylium*

pétale à ovaire infère la plus voisine des Ombellifères, celle des Araliacées (à poches sécrétrices, quand elles existent, profondes, réparties dans tout le mésocarpe interne, et pénétrant dans des creux de la semence). Le fait que les Ombellifères à bandelettes cycliques peuvent être phylogénétiquement d'âges très divers n'infirme pas ce qui vient d'être dit : il ne faut pas oublier « que chaque système histologique et chaque appareil possède une histoire propre, dont les phases évolutives dans la série des générations ne correspondent pas, la plupart du temps, avec celles des processus évolutifs des systèmes voisins ». [S. Schwendener. *Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen*, p. 14 (Sitzungsber. preuss. Akad. der Wiss. VI, ann. 1889)]. Voy. aussi à ce sujet : J. Briquet. *Les Labiées des Alpes maritimes*, p. X-XII, ann. 1891.

apulum L.) à méricarpes pourvus de vallécules trivittées et à face commissurale 8-10vittée.

On verra plus loin, par l'étude carpologique des *Heracleum* à méricarpes dits « évités » sur la face commissurale, comment cette tendance à la réduction générale de l'appareil sécréteur du fruit se manifeste encore dans diverses espèces par la disparition, au cours du développement, de bandelettes commissurales existant à des stades jeunes.

Un autre point à relever concerne le comportement des bandelettes commissurales par rapport au sclérocarpe. M. Géneau de Lamarlière¹ a, le premier, indiqué que la « couche scléreuse » (sclérocarpe) est continuée sur la face dorsale du méricarpe « mais que sur la face commissurale elle est souvent interrompue au niveau des bandelettes qui sont très larges ». Ces indications, empruntées à des coupes transversales isolées sont exactes, mais doivent être complétées. En général — par opposition aux bandelettes valléculaires qui sont sous-tendues par le sclérocarpe — les bandelettes commissurales sont recouvertes par le sclérocarpe à stéréides dressées, au moins dans leur partie supérieure ; à des niveaux plus inférieurs, variables selon les formes considérées, elles viennent occuper les champs d'interruption signalés par notre prédécesseur. Du côté du coelum, les bandelettes commissurales restent tantôt tapissées par les stéréides couchées ou sont nues. Dans certains cas (bandelettes commissurales *surnuméraires* de l'*H. alpinum* subsp. *juranum*, *H. villosum*) les bandelettes commissurales sont sous-tendues par le sclérocarpe, comme les valléculaires. Il y a là des caractères qui mériteraient peut-être d'attirer l'attention quand l'étude anatomique des *Heracleum* asiatiques sera entreprise.

* * *

Les remarques qui précèdent nous amènent tout naturellement à toucher la question du rôle systématique des caractères carpologiques internes des *Sphondylium*. « Une anatomie comparée minutieuse du fruit dans toutes les formes connues — disions nous il y a plus de vingt ans² — serait un préliminaire indis-

¹ L. Géneau de Lamarlière. *Recherches morphologiques sur la famille des Ombellifères*, p. 53 (1893).

² J. Briquet. *Notes critiques sur quelques Ombellifères suisses d'après les matériaux de l'Herbier Delessert*, p. 14 [Ann. Cons. et Jard. bot. Genève IV (1900)].

pensable à cette monographie [une revision complète du genre *Heracleum*] ». Nous venons de répondre à cette exigence, en ce qui concerne la plupart des groupes spécifiques et subspécifiques d'Europe. Le résultat de ce travail — long, et, il faut le reconnaître, assez fastidieux — est surtout négatif au point de vue systématique, puisqu'il aboutit à faire disparaître des caractères que l'on croyait distinctifs dans le comportement des bandelettes commissurales. Cette conclusion sera encore accentuée dans les chapitres suivants de ce mémoire. Pour le reste, la structure du fruit se montre dans les *Sphondylium* d'Europe extrêmement uniforme et son étude laisse une impression de grande monotonie. Ce ne sont partout que des différences de détail, d'ordre quantitatif, portant sur le développement et la persistance de l'indument, l'épaisseur relative du leptocarpe et du sclérocarpe, le degré de recouvrement des bandelettes commissurales par le sclérocarpe, etc. Tout au plus pourra-t-on faire intervenir la situation interne ou externe des bandelettes commissurales par rapport aux stéréides dressées du sclérocarpe, et encore ne trouve-t-on pas de modifications de cet ordre précisément dans la série des *Heracleum* polymorphes (*H. alpinum*, *H. Sphondylium*, *H. sibiricum*, *H. Orsini*, etc.), où elles seraient fort précieuses pour les systématiciens aux abois ! En fait, il faut renoncer à trouver des groupes spécifiques tranchés dans cette dernière série : les caractères carpologiques y sont aussi peu nets et peu maniables que ceux empruntés à la morphologie externe ou à l'anatomie de l'appareil végétatif. Si l'on veut réunir les groupes qui se montrent reliés ça et là entre eux par des lignées douteuses, on sera forcément amené à placer dans une même espèce, immense et désespérément polymorphe, une grande partie des *Sphondylium* eurasiatiques, et aussi l'*H. lanatum* Michx de l'Amérique du Nord. Et si l'on veut, au contraire, séparer spécifiquement tout ce qui peut être distingué, on aboutira à une pulvérisation stérile, parce que les éléments de cette « poussière » deviennent insaisissables. Les variations individuelles et les influences stationnelles font que les caractères des micromorphes ne peuvent, en effet, être circonscrits qu'arbitrairement ou conventionnellement dans le cadre d'une diagnose, ce qui introduit dans le travail de détermination une somme d'appréciation subjective encore plus élevée que dans la méthode précédente. Entre ces deux solutions extrêmes, on peut en concevoir une troisième qui

consisterait — comme on l'a fait dans les genres *Rosa*, *Rubus*, *Hieracium*, *Knautia*, etc. — à suivre exceptionnellement une voie intermédiaire : établir à l'intérieur des *Sphondylium*, là où les séries de formes sont continues ou subcontinues, des groupes spécifiques construits par analogie avec les espèces tranchées. Ces groupes spécifiques auraient — tout en apportant de la clarté dans des séries qui resteraient sans cela chaotiques — cet avantage pratique qu'il ne serait plus nécessaire de se perdre dans l'obscur dédale des micromorphes pour désigner un *Heracleum* quelconque avec une netteté suffisante. Nous abandonnons la solution de cet inextricable problème aux monographies futurs du genre. Si nous avons suivi jusqu'ici la dernière des méthodes énumérées ci-dessus, ce n'est pas par suite d'une conviction arrêtée, mais parce que, dans l'état actuel de la systématique du genre *Heracleum*, il n'était guère possible de procéder autrement et afin d'éviter l'introduction dans la nomenclature des bouleversements prématurés et peut-être inutiles.

III

Carpologie de l'*Heracleum minimum* Lamk.

Nous avons dit plus haut (p. 4) que l'*Heracleum minimum* Lamk s'écarte des autres espèces européennes du genre *Heracleum* au point de vue du comportement des bandelettes commissurales dans le fruit. Revenons maintenant à la carpologie de cette espèce.

Les premières diagnoses données par Lamarck¹ et par Villars² sont muettes en ce qui concerne le fruit. Plus tard, Lamarck³ a attribué au fruit « trois stries médiocres », qui correspondent évidemment aux trois côtes dorsales. Villars a décrit ensuite⁴ l'*H. minimum* (*H. pumilum* Vill.) comme ayant des « semences » (méricarpes !) « ...applatis avec

¹ Lamarck. *Flore française* III, p. 413 (1778).

² D. Villars. *Prospectus de l'histoire des plantes du Dauphiné*, p. 26 (1779).

³ Lamarck. *Encyclopédie méthodique. Botanique* I, p. 403 (1783-84).

⁴ D. Villars. *Histoire des plantes du Dauphiné* II, p. 640, tab. XIV (1787).

des demi-stries sur le dos et une membrane marginale, comme aux autres espèces». On pourrait croire, d'après ces indications, que l'auteur a voulu signaler la présence de bandelettes dorsales du type de celles des *Heracleum* ordinaires. Mais un coup d'œil sur la figure qu'il donne (pl. XIV) fait voir sur le côté dorsal des méricarpes 3 bandes longitudinales effilées-filiformes au sommet, élargies dans leurs deux tiers inférieurs, occupant la face dorsale *depuis sa base* jusqu'au dessous du sommet. C'est là un dispositif apparent inverse de celui qui est réalisé dans les bandelettes valléculaires des *Heracleum*. Les « stries » de Villars ne sont donc pas autre chose que les 3 côtes dorsales superficiellement observées et mal dessinées. Sprengel¹ s'est borné à reproduire les indications de Lamarck. Il faut arriver à A.-P. de Candolle² pour trouver une indication positive relative aux bandelettes chez l'*H. minimum*. Après avoir placé cette espèce dans la section *Wendtia*, à bandelettes commissurales nulles ou au nombre de 2 très petites et « oblitérées», l'auteur décrit le fruit comme suit: « *Fructus ovalis complanatus, vittis ad medium circiter extensis filiformibus nec saccatis* ». Mais cette diagnose n'est qu'une paraphrase, à peine modifiée, des données de Villars et de Lamarck: les « *vittae filiformes* » d'A.-P. de Candolle correspondent donc elles aussi aux trois côtes dorsales des méricarpes. C'est évidemment à cette conclusion qu'était arrivé Godron³, qui décrit l'*H. minimum* comme ayant un fruit à « bandelettes nulles sur le dos et sur la commissure ». L'affirmation de Godron a été reproduite sans modification par les floristes français postérieurs, en particulier par Timbal et Marçais⁴, M. Coste⁵ et MM. Rouy et Camus⁶.

Cependant, Reichenbach fil.⁷ avait abouti à des résultats bien différents. Cet auteur déclare avoir trouvé dans les méricarpes de l'*H. minimum* les mêmes bandelettes valléculaires et commissurales que dans

¹ C. Sprengel. *Species Umbelliferarum*, p. 52 (1818).

² A.-P. de Candolle. *Prodromus systematis regni vegetabilis* II, p. 195 (1830).

³ D.-A. Godron in Grenier et Godron. *Flore de France* II, p. 697 (1848).

⁴ E. Timbal-Lagrave et E. Marçais. *Essai monographique sur les espèces françaises du genre Heracleum*. [Revue de Botanique, VII, p. 338 (1889)].

⁵ H. Coste. *Flore descriptive et illustrée de la France* II, p. 182 (1902).

⁶ G. Rouy et E.-G. Camus. *Flore de France* VII, p. 377 (1901).

⁷ H.-G. Reichenbach fil. Op. cit. p. 66 (1867).

les autres espèces du genre *Heracleum*: « Ego in *H. minimo* omnes [vittas] reperio, licet brevissimas illasque, quae in commissura, omnino a pericarpo tectas ». Malheureusement, Reichenbach fil. n'a pas figuré

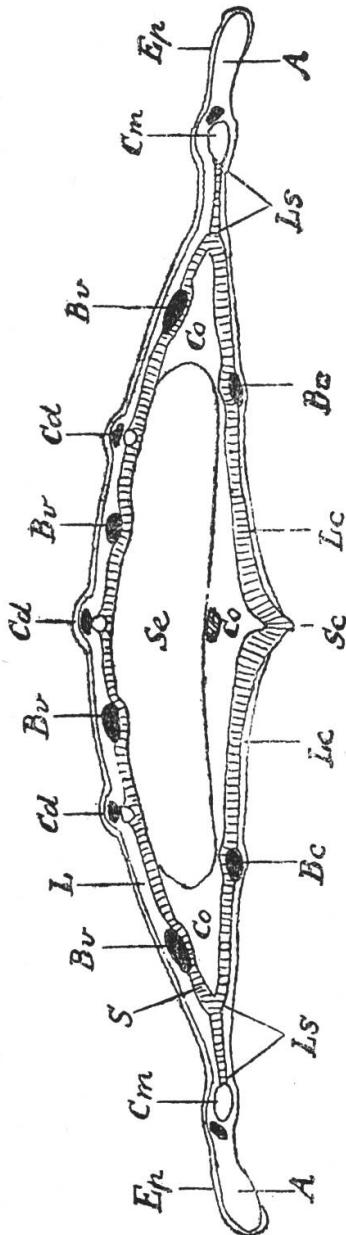


Fig. 13. — *Heracleum minimum*. Section transversale d'ensemble passant par la moitié supérieure d'un méricarpe pourvu de bandelettes commissurales persistantes. *Ep* épiderme ; *L* leptocarpe ; *S* sclérocarpe ; *Bv* bandelettes valléculaires dorsales ; *Cd* côtes dorsales renfermant un faisceau libéro-ligneux et une bandelette intrajugale ; *Cm* côtes marginales occupant la région médiane des ailes, avec un faisceau enveloppé par un cordon scléreux et une bandelette intrajugale ; *A* parenchyme distal des ailes ; *Ls* lame stéréique proximale des ailes ; *Bc* bandelettes commissurales ; *Lc* leptocarpe commissural ; *Sc* sailie commissurale ; *Co* coelum du méricarpe ; *Se* semence. — Fortement grossi.

l'*H. minimum*, circonstance qui a sans doute contribué à faire oublier la remarque de cet auteur.

En présence de ces contradictions, il était indiqué de faire une étude anatomique du fruit de l'*H. minimum*. Cette étude montre que

l'organisation des méricarpes dans cette espèce est calquée sur celle qui caractérise les formes analysées ci-dessus (fig. 13). Les ailes, en particulier, sont organisées sur le plan de celles des autres *Heracleum*. L'épicarpe porte des poils encore assez nombreux, encore que disséminés, à la maturité. Le leptocarpe présente tous les caractères reconnus par nous dans cette région tant dans le corps du méricarpe que dans les ailes. Le sclérocarpe est remarquablement épais, à stéréides dressées disposées parfois en 4-5 séries au voisinage des faisceaux. Ceux-ci

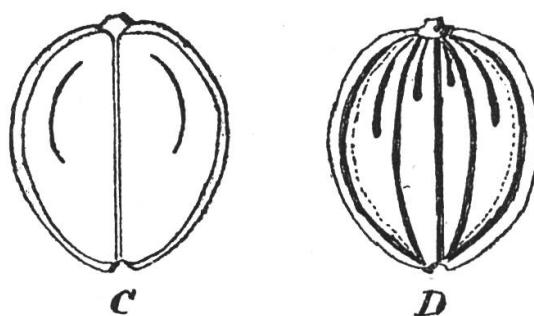


Fig. 14. — *Heracleum minimum*. Méricarpe vu de l'extérieur. *D* face dorsale ; *C* face commissurale à bandelettes persistantes. — Fortement grossi.

n'offrent rien de spécial. *Les bandelettes intrajugales sont toujours nettement visibles extérieurement, même à la maturité* (fig. 14 D). Elles sont situées presque constamment dans le plan de symétrie des faisceaux, ou à peine déjetées latéralement. Leur contenu, coloré en brun foncé, dessine vivement le trajet du faisceau qu'elles recouvrent dans les côtes d'une extrémité à l'autre du fruit. C'est là ce qui a motivé l'expression de « *stries* » employée par Lamarck et Villars. On voit donc qu'A.-P. de Candolle a, sans le savoir, eu raison de parler de bandelettes dorsales à propos des *stries* observées par ses prédecesseurs chez l'*H. minimum*. Seulement ces bandelettes, au lieu d'être valléculaires comme celles décrites par lui dans les *Sphondylium*, sont intrajugales.¹ *Les bandelettes valléculaires dorsales existent aussi chez l'H. minimum*, ainsi que l'a avancé Reichenbach fil., et il est incroyable qu'elles aient pu échapper à l'attention de tant d'observateurs. Visibles déjà à l'œil nu

¹ Il va sans dire que A.-P. de Candolle n'a jamais mentionné l'existence de bandelettes intrajugales dans le genre *Heracleum*.

de l'extérieur dans un grand nombre de cas (fig. 14 D), elles sont de longueur inégale et très variable, mais ne descendent guère au-dessous du milieu du méricarpe et restent souvent assez courtes. Elles ne manquent d'ailleurs *jamais* et présentent la disposition claviforme (virgule renversée) caractéristique pour les *Heracleum*, tout en restant souvent plus étroites que dans les espèces précédemment étudiées.

La question du comportement des bandelettes commissurales est beaucoup plus difficile à résoudre. Nous avons d'abord recherché des échantillons d'*Heracleum minimum* offrant des fruits pourvus de bandelettes commissurales visibles extérieurement à la maturité. Une seule des provenances représentées dans nos collections réalisait ce cas qui est certainement peu fréquent¹. Les fruits mûrs de cette provenance (fig. 14 C) sont de grandes dimensions (1 × 0,8 cm.). La face commissurale des méricarpes paraît au premier abord dépourvue de bandelettes apparentes. Mais, examinée à la loupe, on aperçoit par transparence sur cette face deux bandelettes *filiformes*, situées dans la moitié supérieure du méricarpe dont elles n'atteignent pas le sommet, et plus rapprochées des marges que de la commissure qui les sépare l'une de l'autre. Des coupes transversales (fig. 13) confirment l'existence en ces endroits d'un canal sécréteur étiré transversalement, ayant un calibre plus fort que celui des bandelettes intrajugales. Contrairement à ce qui se passe dans la plupart des espèces étudiées jusqu'ici, le canal sécréteur est *sous-tendu par le sclérocarpe*, l'épithèle de la bandelette s'appuyant contre les stéréides dressées. Du côté ventral, les bandelettes sont recouvertes par le leptocarpe commissural à éléments écrasés. — C'est évidemment un cas de ce genre qui a motivé les indications si positives de Reichenbach fil. relatives à la présence de bandelettes commissurales chez l'*H. minimum*. Mais ce cas est rare. Le plus souvent, non seulement aucune bandelette commissurale n'est visible extérieurement, même après ramollissement du fruit dans l'eau chaude, mais encore il est impossible d'en constater la présence au microscope sur des coupes transversales et tangielles longitudinales. Pour retrouver ces bandelettes, il faut recourir à des méricarpes jeunes, pendant ou immédiatement après l'anthèse. On constate alors, à des niveaux variables

¹ Leg. Muston in herb. Delessert avec cette indication : « Plante rare. Trouvée au Glandas, montagne près de Die ; sur le passage qui conduit de cette ville aux alpages de Chichilianne, 1845 ».

selon les cas¹, l'existence de bandelettes commissurales filiformes très petites, plus rapprochées de la marge que de la commissure. Ces bandelettes tantôt disparaissent par écrasement au cours de la maturation du fruit (cas le plus fréquent), tantôt persistent à la maturité et se développent comme les autres (cas plus rare). Mais de toute façon, *il est hors de doute que l'H. minimum Lamk possède un fruit doté de 2 bandelettes commissurales comme la plupart des Heracleum.*

Si nous disons *la plupart*, c'est que le genre *Heracleum* renferme, en dehors de l'Europe, un grand nombre d'espèces sur la carpologie exacte desquelles on est encore mal renseigné. Ce que l'on sait suffit pourtant pour pouvoir affirmer qu'aucun des nombreux types d'*Heracleum* croissant dans les montagnes de Ceylan et de l'Hindoustan, dans l'Asie centrale et orientale — dans la mesure du moins où les fruits sont connus — n'est caractérisé par des méricarpes dépourvus de bandelettes commissurales². Il en est de même pour l'*H. lanatum* Michx de l'Amérique du Nord. En revanche, en Orient — à côté de nombreuses espèces normales au point de vue qui nous occupe — Boissier³ n'a pas énuméré moins de 7 espèces à méricarpes évités sur la face commissurale. Toutefois, ces données étant fondées uniquement sur un examen extérieur, il devenait indispensable de procéder à une étude anatomique exacte du fruit dans ces espèces. C'est ce désideratum que nous nous sommes efforcé de satisfaire dans le chapitre suivant.

¹ Ce qui entraîne la nécessité de faire à la fois des coupes transversales en séries et des coupes longitudinales tangentielles.

² C.-B. Clarke [in J.-D. Hooker. *Flora of British India* II, p. 711-717 (1879)] a, il est vrai, signalé les bandelettes commissurales comme courtes ou nulles dans les *H. nubigenum* C.-B. Clarke et *H. Brunonis* Benth., espèces himalayennes. Mais cette indication, qui a la même origine que les données erronées relatives à l'*H. alpinum*, ne résiste pas à un examen anatomique.

³ E. Boissier. *Flora orientalis* II, p. 1047-1049 (1872).

IV

Carpologie des Heracleum d'Orient à méricarpes dits évittés sur la face commissurale.

Pour bien comprendre l'organisation du fruit dans le groupe d'*Heracleum* d'Orient auquel Boissier a attribué des « vittae commissurales nullae », il convient de prendre comme point de départ l'*Heracleum humile* Sibth. et Sm. Dans cette espèce, les méricarpes, qui atteignent

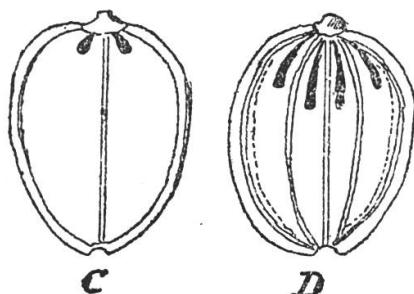


Fig. 15. — *Heracleum humile*. Méricarpe vu de l'extérieur. *D* face dorsale ; *C* face commissurale à bandelettes persistantes. — Fortement grossi.

8×6 mm. à la maturité, présentent sur la face dorsale 4 bandelettes valléculaires claviformes, placées dans la moitié supérieure du méricarpe, les deux médianes plus longues que les deux latérales, toutes très visibles extérieurement par transparence (fig. 15 D). Certaines provenances ont des méricarpes à face commissurale uniformément blanche, ne présentant aucune bandelette visible extérieurement¹ : c'est évidemment en se fondant sur des échantillons de cette catégorie que Boissier a placé l'*H. humile* parmi les espèces à méricarpes évittés sur la face commissurale. Mais il n'en est pas toujours ainsi. D'autres échantillons² présentent des méricarpes pourvus sur la face commissurale de deux bandelettes claviformes (en forme de virgules renversées), très petites (atteignant environ 0,5 mm. de longueur), situées

¹ Par exemple : in declivibus arenosis montis Olympi (Bythini) : leg. Th. Pichler in herb. Delessert.

² Summit of Sunain (Djebel Sannin, Liban, 2488 m.) : leg. Post in herb. Delessert.

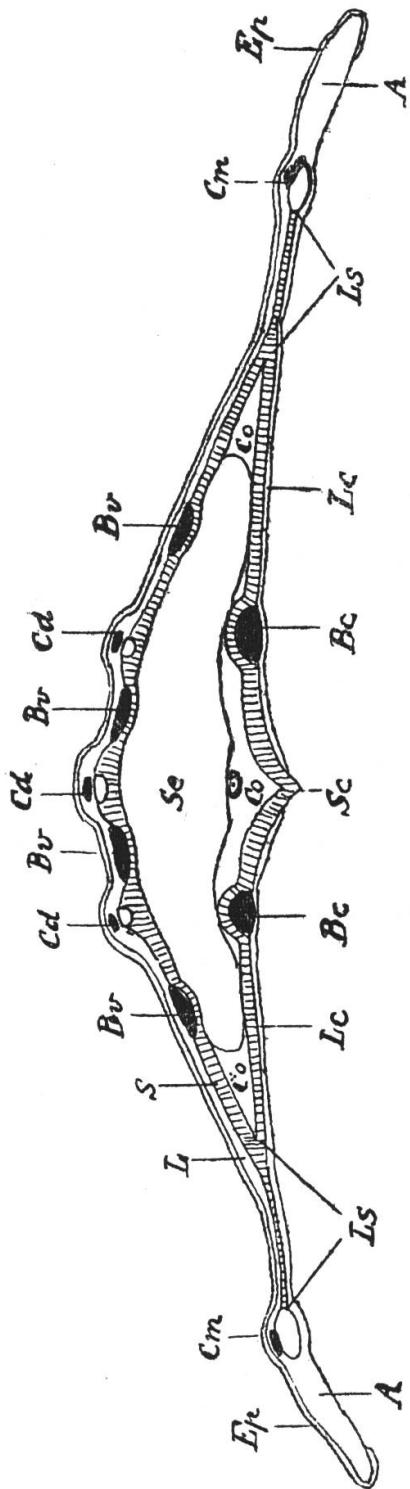


Fig. 16. — *Heracleum humile*. Section transversale d'ensemble passant par la région apicale d'un méricarpe pourvu de bandelettes commissurales persistantes. *Epi* épicarpe ; *S* sclérocarp ; *Sc* sclérocarp commissural ; *Cd* côtes dorsales valléculaires ; *Bv* bandelettes renfermant un faisceau libéro-ligneux et une bandelette intrajugale ; *Sc* côtes marginales occupant la région médiane des ailes, avec un faisceau enveloppé par un cordon scléreux et une bandelette intrajugale ; *A* parenchyme distal des ailes ; *Bc* bandelettes commissurales ; *Ls* lame stérile proximale des ailes ; *Lc* leptocarpe commissural ; *Sc* saillie commissurale ; *Co* coelum du méricarpe ; *Se* semence. — Fortement grossi.

tout en haut du méricarpe ; chacune des bandelettes est logée dans le sinus formé par la commissure et l'aile, à peu près sur la bissectrice

du sinus ou un peu plus rapprochée de la commissure (fig. 15 C). Des coupes transversales effectuées en série dans cette région mettent en évidence la structure suivante (fig. 16). Les côtes font largement saillie entre les vallécules sur la face dorsale ; elles renferment chacune une bandelette intrajugale placée à peu près dans le plan de symétrie des faisceaux libéro-ligneux. Les bandelettes valléculaires, étirées transversalement au point de devenir rubanées, occupent toute la largeur des vallécules. Le sclérocarpe, mince dans les vallécules où il sous-tend les bandelettes, devient très épais dans les côtes. Le leptocarpe, peu développé, s'écrase à la fin complètement entre l'épicarpe et le sclérocarpe. Les ailes ne présentent rien de particulier. Sur le côté ventral du péricarpe, ce qui attire tout d'abord l'attention, ce sont les deux courtes mais volumineuses bandelettes commissurales, de section arrondie ou vaguement triangulaire, qui flanquent la saillie commissurale à droite et à gauche. Ces bandelettes sont sous-tendues par le sclérocarpe et recouvertes par une lame mince formée des assises écrasées du leptocarpe commissural. Le sclérocarpe s'épaissit sur les flancs de la saillie commissurale ; il reste assez mince ailleurs, plus particulièrement sous les bandelettes. — Si on débite en coupes sériées les fruits à bandelettes non apparentes extérieurement dont il a été question plus haut, on constate l'absence complète de ces dernières à la maturité. L'emplacement des bandelettes est occupé par une lacune aérifère ou par des éléments volumineux du parenchyme commissural de désarticulation à parois déchirées. Cependant, on peut apercevoir dans la lame du parenchyme leptocarpique écrasé, au delà de cette lacune et du côté des ailes, une petite tache d'un jaune brun. Un examen soigneux de stades plus jeunes montre que cette tache correspond à l'emplacement d'une bandelette commissurale oblitérée de petites dimensions. — *L.H. humile* constitue donc un nouvel exemple d'espèce chez laquelle des bandelettes commissurales, amorcées au sommet du méricarpe, tantôt restent rudimentaires et s'oblitèrent à la maturité, tantôt prennent un développement complet tout en restant petites.

L.H. Chorodanum (Hoffm.) DC. est caractérisé par de larges bandelettes valléculaires dorsales, rubanées à la maturité, époque à laquelle les bandelettes intrajugales des côtes dorsales sont souvent très écrasées, parfois même difficilement reconnaissables. Le parenchyme leptocarpique à gros éléments persiste intact entre les ailes et les

bandelettes valléculaires latérales. Le sclérocarpe est très épais dans les côtes, en lame plus mince sous les bandelettes valléculaires. Sur la face ventrale, le sclérocarpe forme une lame à peu près égale, un peu plus épaisse pourtant sur les flancs de la saillie commissurale. A la maturité¹, nous n'avons pas pu retrouver trace de bandelettes commissurales, ni sur des coupes en séries, ni sur des sections longitudinales tangentielle de la paroi ventrale du péricarpe. Ce n'est qu'à des stades beaucoup plus jeunes, à l'anthèse et avant la différenciation des futures brachystéréides sclérocarpiques, que l'on peut constater la présence de taches marquant l'emplacement de deux petites bandelettes commissurales oblitérées. Ces taches sont rapprochées de la saillie commissurale et séparées du coelum du méricarpe par plusieurs assises de cellules à parois déjà épaisses, présentant l'apparence de la cellulose dans les collenchymes et destinées à se transformer en stéréides. On peut donc considérer les bandelettes oblitérées comme situées en dehors du sclérocarpe. Lorsque les taches sont indistinctes, les bandelettes deviennent très difficiles à repérer. On fera bien, dans les cas de ce genre (qui se répètent pour les espèces suivantes) de recourir à l'hydrate de chloral en solution chaude, procédé qui a été d'abord utilisé et recommandé par A. Meyer² pour déceler les bandelettes oblitérées à la maturité dans le fruit des Ombellifères. — L'*H. Chorodanum* se comporte donc comme les échantillons de l'*H. humile* provenant de l'Olympe de Bithynie étudiés ci-dessus.

Dans l'*H. incanum* Boiss. et Huet³, qui présente une organisation du fruit très semblable, il faut aussi recourir à des stades très jeunes pour trouver des traces de bandelettes commissurales. A l'état adulte,

¹ Stades jeunes : in alpibus prope Ress, Ossetia (leg. Brotherus pl. cauc. n. 374) ; stades avancés : Caucase, sine loco (Steven). Nous avons — grâce à l'obligeance de M. G. Beauverd — pu comparer nos fruits mûrs avec ceux qui ont servi à la description de Boissier.

² Arthur Meyer. *Ueber die Entstehung der Scheidewände in dem sekret-führenden, plasmafreien Intercellularraume der Vittae der Umbelliferen* [Botan. Zeitung XLVII, col. 350 (1889)].

³ Les fruits mûrs de cette espèce ont été empruntés aux échantillons de la var. *lazicum* Boiss. distribués du Lazistan (au-dessus de Khabakpar, vers 3300 m.) par Balansa (pl. d'Orient n. 1384) ; les stades plus jeunes ont été étudiés sur les échantillons provenant de l'Arménie turque (Szandschak Gümüschkane au Karagoelldagh) distribués par M. Bornmüller (iter orientale 1894 n. 7270) ; herbier Delessert.

celles-ci sont complètement oblitérées et écrasées dans la lame amorphe de parenchyme commissural.

Chez l'*H. Anisactis* Boiss. et Hohen.¹, les bandelettes commissurales sont encore visibles dans le jeune fruit, après la chute des pétales, bien que déjà souvent écrasées, à contenu oléo-résineux peu abondant et de couleur plus claire que celui des autres bandelettes. L'*H. argaeum* Boiss. et Bal.² se comporte probablement comme les espèces précédentes, mais nous n'avons disposé que de fruits à développement trop avancé pour obtenir la certitude à cet égard. Quant aux *H. brevivittatum* Ledeb. et *H. pastinacaefolium* C. Koch, nous avons dû renoncer à les étudier, ces espèces manquant dans nos collections. Mais il faut remarquer que Ledebour³ n'a pas placé l'*H. brevivittatum* dans sa section *Wendtia* et l'a décrit comme étant « vittis... commissuralibus obsoletis » et non pas nulles.

L'exemple des *H. minimum* et *H. humile* — chez lesquels les bandelettes commissurales, toujours présentes dans l'ovaire, tantôt se développent, tantôt s'oblitèrent dans le fruit — doit rendre très circonspect dans l'affirmation qu'une espèce donnée se présente d'une façon constante sous l'une ou l'autre de ces formes. Si l'on réfléchit que les espèces signalées par Boissier comme ayant des méricarpes évités ne sont encore représentées dans les collections que par un très petit nombre d'échantillons et par un nombre encore plus restreint de provenances, on sera enclin à n'utiliser ces caractères qu'avec une extrême prudence.

Au demeurant, nous n'avons là qu'un cas spécial du phénomène étudié avec soin par Moynier de Villepoix⁴ et par Jul. Lange⁵ : plusieurs types d'Ombellifères décrits comme n'ayant pas de bandelettes

¹ « Ad radices M. Demawend pr. pagum Ask et in jugo Besmitschal » (Th. Kotschy, pl. Pers. bor. ed. R. F. Hohenacker 1846, n. 377 in herb. Delessert).

² Echant. étudiés provenant de la région alpine du Mont Argée (Cap-padoce) et de l'Astan-Dagh (Anti-Taurus) : Balansa, pl. d'Orient, ann. 1856 in herb. Delessert).

³ C.-F. de Ledebour. *Flora rossica* II, p. 324 (1814).

⁴ Moynier de Villepoix. *Recherches sur les canaux sécréteurs du fruit des Ombellifères*. [Ann. sc. nat., sér. 6, V, p. 351-354 (1878)].

⁵ Julius Lange. *Ueber die Entwicklung der Oelbehälter in den Früchten der Umbelliferen*, p. 4, 15-17, fig. 1-6 (Königsberg 1884).

dans le fruit, possèdent ces dernières dans l'ovaire (par ex. *Anthriscus silvestris* Hoffm., *Aegopodium Podagraria* L. et *Conium maculatum* L.), mais elles s'oblitèrent plus tard. Dans les cas douteux, il ne faut donc pas hésiter à compléter l'étude du fruit mûr par celle de l'ovaire, et il faut reconnaître que, lorsqu'on ne dispose pas de matériaux frais, la certitude n'est pas toujours facile à obtenir.

V

Critique des groupes *Wendtia* Hoffm. et *Pseudotragium* Rouy et Cam. — Carpologie du *Pastinaca* Fenzlii Briq. (*Heracleum Pastinaca* Fenzl). — Affinités du groupe *Pseudotragium* Boiss. — Caractères carpologiques des genres *Peucedanum*, *Pastinaca* et *Heracleum*.

Les faits qui viennent d'être relatés permettent, mieux que ce n'était le cas jusqu'à aujourd'hui, de juger de la valeur du « groupe » d'*Heracleum* qui a été distingué sous le nom de *Wendtia*, groupe qui a son origine dans le genre *Wendtia* de G.-F. Hoffmann¹. Cet auteur décomposait les *Heracleum* de la systématique moderne en trois genres : *Sphondylium* Adans. emend. Hoffm. (type *Heracleum Sphondylium* L.), *Heracleum* L. emend. Hoffm. (type *Heracleum sibiricum* L.) et *Wendtia* Hoffm. (type *Heracleum longifolium* Marsch.-Bieb., non Jacq.). Le genre *Wendtia* a été caractérisé, par rapport aux précédents, par des méricarpes pourvus de 4 bandelettes valléculaires dorsales, par l'absence de bandelettes commissurales, par l'absence d'involucre et par la quasi absence d'involucelle (« *involucrum... partiale obscurum* ») ; il ne contenait pour Hoffmann qu'une seule espèce (*W. Chorodanum* Hoffm. = *Heracleum longifolium* M. B. non Jacq.). Or, il ne reste maintenant pas grand'chose des caractères invoqués par Hoffmann. En effet, les bandelettes commissurales ne sont pas nulles dans l'*H. Chorodanum*, mais oblitérées à la maturité. Bien loin d'être absentes, les pièces de l'involucre existent sous la forme de limbes lancéolés dans

¹ G.-F. Hoffmann. Op. cit. p. 136-140, tab. I a-f (1814). — Hoffmann a écrit *Wendtia*, mais il y a là un évident lapsus orthographique, puisque le genre est dédié par lui au Dr *Wendt*.

leur partie inférieure, longuement linéaires-acuminés dans leur partie supérieure, atteignant environ 5 mm. de longueur dans nos échantillons ; les pièces de l'involucelle, plus longuement linéaires, atteignent 3-4 mm.

Transformant le genre *Wendia* (*Wendtia*) en section¹ du genre *Heracleum*, A.-P. de Candolle² a placé dans ce groupe 4 espèces : *H. alpinum* L., *H. austriacum* Jacq., *H. Chorodanum* (Hoffm.) DC. et *H. minimum* Lamck, caractérisées par : « Commissura evittata aut vittis 2 obliteratis minimis ». Cette diagnose, probablement inspirée par les données contradictoires relatives aux bandelettes commissurales chez les *H. alpinum* et *austriacum*, tend à rendre les limites du groupe très vagues. Des 4 espèces admises par A.-P. de Candolle pour la section *Wendtia*, il y en a deux (*H. alpinum* et *H. austriacum*) qui doivent être exclues comme ne présentant pas les caractères de la section, une troisième (*H. Chorodanum*) répond à la définition « vittis obliteratis », la quatrième enfin (*H. minimum*) possède des bandelettes commissurales tantôt apparentes, tantôt oblitérées à la maturité. D'où il ressort que la section *Wendtia* est purement artificielle, ce qui devient encore plus évident si l'on considère que les 4 espèces ci-dessus mentionnées diffèrent complètement entre elles par tous leurs autres caractères et n'ont aucune affinité mutuelle étroite.

Lebedour³ s'était déjà rendu compte qu'un classement d'après les bandelettes commissurales développées ou oblitérées rompait les affinités naturelles. Boissier⁴ a dit plus tard : « Characteres ...a vittarum commissuralium praesentia aut absentia ad sectiones distinguendas

¹ Avant A.-P. de Candolle, J.-E. Duby [*Botanicon gallicum* I, p. 220 (1828)] avait réduit le genre *Wendia* Hoffm. au rang de section (*Heracleum* sect. *Wendia* Dub.), caractérisée par : « Commissura evittata aut vittis 2 minimis ». Mais cette section ne comprenait que l'*H. alpinum*, tandis que l'*H. minimum* était placé dans la section *Sphondylium* (Hoffm.) Dub., avec un point de doute. Duby n'avait fait que suivre les indications de W.-D.-J. Koch, qui plaçait [*Generum tribuumque plantarum umbelliferarum nova dispositio*, p. 90 (1825)] les *H. alpinum* et *austriacum* dans un groupe dépourvu de nom, mais ayant comme synonyme le genre *Wendia* Hoffm.

² A.-P. de Candolle. Op. cit. p. 194 (1830).

³ C.-F. de Lebedour. (Op. cit. p. 325, ann. 1844) a dit à propos de l'*H. brevivittatum* : « Vittis commissuralibus obsoletis ad sect. II [*Wendtia* !] accedit, propter habitum vero his [*Euheracleum* !] enumeravi ».

⁴ E. Boissier. Op. cit. p. 1039 (1876).

non suffisant » : il a par conséquent complètement abandonné la section *Wendtia*.

Ce dernier groupe a néanmoins été repris sous un nom différent par MM. Rouy et Camus¹. Ces auteurs placent l'*Heracleum minimum* Lamk dans un sous-genre *Pseudotragium* (Boiss.) R. et C. ainsi caractérisé : « Involucres et involucelles nuls. Canaux sécréteurs du dos et de la commissure oblitérés », sous-genre qui a pour synonymes : le genre *Wendia* (*Wendtia*) Hoffm. (emend.), la section *Wendtia* Dub., DC., et la section *Pseudotragium* Boiss. du genre *Heracleum*. Les caractères de l'absence d'involucré et d'involucelle avaient déjà été signalés dès le début chez l'*H. minimum* par Lamarck² et Villars³, mais avec des atténuations, mentionnées aussi par d'autres auteurs⁴. Ils pourraient aider à la distinction d'une section⁵, mais ne sauraient sans exagération être utilisés pour fonder un sous-genre. Quant aux caractères tirés des canaux sécréteurs, ils sont erronés lorsqu'on les présente sous la forme adoptée par MM. Rouy et Camus : les bandelettes valléculaires dorsales ne sont en effet jamais oblitérées ; les bandelettes commissurales sont tantôt présentes et visibles, tantôt oblitérées à la maturité. Les auteurs ne semblent pas avoir remarqué — du moins n'en font-ils nulle mention — que l'unique espèce placée par Boissier dans la section *Pseudo-*

¹ G. Rouy et E.-G. Camus. *Flore de France* VII, p. 377 (1901). — Dans la description du genre *Heracleum*, MM. Rouy et Camus s'expriment comme suit (p. 376) : « Vallécules à un seul canal sécréteur qui s'étend rarement au delà de la moitié supérieure du méricarpe et se renfle du sommet à la base ; canaux sécréteurs oblitérés sur le dos et sur la commissure ». Ce dernier passage, que nous soulignons, reste pour nous inintelligible : il est en contradiction avec l'état des faits dans la grande majorité des *Heracleum*.

² Lamarck. *Flore française* III, p. 413 (1778) : « la collerette [involucelle !] manque très souvent ».

³ D. Villars. *Histoire des plantes du Dauphiné* II, p. 640 (1787) : « l'ombrille... sans involucré pour l'ordinaire ».

⁴ Par exemple J.-E. Duby. *Botanicon gallicum* I, p. 220 (1828) : « involucellorum bracteis setaceis ».

⁵ En fait, les pièces de l'involucré sont le plus souvent réduites à des rudiments axillant les rayons et nettement visibles seulement dans la jeunesse, mais on trouve ça et là une bractée sétacée, parfois même une pièce bi-trifide pourvue, à la base, d'une gaine bien différenciée ! Les pièces de l'involucelle sont aussi en général rudimentaires, mais elles se présentent isolément sous la forme de bractéoles sétacées.

tragium du genre *Heracleum* est ainsi caractérisée par lui¹ : « vittis anguste filiformibus dorsalibus dimidium pericarpium aequantibus vel longioribus inaequilongis, commissuralibus 2 rarius 4 divergentibus », ce qui est en complète contradiction avec les caractères attribués par MM. Rouy et Camus au sous-genre *Pseudotragium*.

M. Calestani², qui s'est aperçu de la non-identité des groupes *Pseudotragium* Boiss. et *Pseudotragium* R. et C., a débaptisé le groupe *Pseudotragium* R. et C., et l'a placé dans le genre *Pastinaca* sous le nom de *Pastinaca* sect. *Vocontia* Calest. avec l'unique espèce *Pastinaca minima* (Lamck) Calest. Nous reviendrons plus loin sur les différences qui séparent les *Pastinaca* des *Heracleum* et qui rendent peu désirable la réunion de ces deux genres (et de plusieurs autres) telle que l'a proposée l'auteur italien. Pour le reste, il est évident que M. Calestani n'a pas étudié lui-même l'*H. minimum*, car il lui attribue sans hésiter le caractère à la fois erroné et vague : « Vittae subnullae ».

Pour être complet, il faudrait encore mentionner le fait que le genre *Wendtia* a été repris par G. Bonnier et G. de Layens³ pour l'*Heracleum minimum* Lamk, devenu le *Wendtia minima* Bonn. et de Layens. Mais on ne peut guère attacher d'importance à cette publication faite dans une clé analytique très médiocre, d'où tous les caractères essentiels du *Wendtia minima* sont exclus, tandis que les caractères distinctifs donnés sont inexacts. — A une date plus récente, G. Bonnier⁴ a fourni une description plus détaillée du genre *Wendtia* et du *W. minima*. Le genre est caractérisé — évidemment par rapport aux *Heracleum* qui le précèdent immédiatement — par l'absence complète d'involucré et d'involucelles et par les canaux sécréteurs résinifères [du fruit]

¹ E. Boissier. *Flora orientalis* II, p. 1050 (1876).

² V. Calestani. *Contributo alla sistematica delle Ombrellifere d'Europa*. [Webbia I, p. 246 (1905)].

³ G. Bonnier et G. de Layens. *Tableaux synoptiques des plantes vasculaires de la France*, éd. 1 p. 122 (1894). — Le genre *Wendtia* est placé à une grande distance des *Heracleum*, à côté des *Peucedanum*, dont ils doivent se distinguer par un fruit « non entouré d'un rebord plat » et par une ombelle à 3-5 rayons (non pas à 6-50 rayons). Si par « rebord plat », il faut entendre une *aile*, alors le *Wendtia minima* en possède une. D'autre part l'ombelle comporte souvent 6 rayons.

⁴ G. Bonnier. *Flore complète et illustrée en couleurs de France, Suisse et Belgique* IV, p. 98, fig. 1169 (sans date). — La figure représente un rameau fleuri sans aucun détail analytique.

« non visibles et presque complètement abortés ». Ainsi qu'on l'a vu plus haut, ces caractères distinctifs ne répondent pas à la réalité.

Il n'y a pas lieu non plus de tenir compte du rapprochement qui avait été fait autrefois par C. Sprengel entre l'*Heracleum minimum* Lamck et le genre *Peucedanum*, rapprochement fondé sur la forme elliptique du fruit « apice attenuatus » (*Peucedanum Vocontiorum* Spreng.)¹. Le fruit *mûr* n'est nullement atténué au sommet et s'écarte par tous ses caractères importants de celui des *Peucedanum*.

Si nous ne pouvons ni accepter le sous-genre *Pseudotragium*, ni admettre le bien-fondé des caractères attribués à ce groupe par MM. Rouy et Camus, nous reconnaissons cependant volontiers qu'il existe une certaine analogie de port entre les *H. Pastinaca* Fenzl et *H. minimum* Vill., analogie due à la petitesse relative de la plante, à la souche très allongée, aux dimensions réduites du limbe foliaire, aux ombelles pauciradiées, aux involucres et involucelles très réduits, encore que les tiges aériennes (longuement traçantes dans les éboulis) et les segments foliaires beaucoup plus découpés donnent à l'*H. minimum* une apparence très particulière. Mais il ne faut pas oublier que le genre *Heracleum* présente dans ses espèces asiatiques des appareils végétatifs extrêmement variés. C'est déjà le cas en Orient, et bien plus encore dans l'Himalaya où l'on rencontre des types tels que les *H. Thompsoni*, *pinnatum*, *Jacquemontii* et *cachemiricum* décrits par C.-B. Clarke, singulièrement différents de nos *Sphondylium* d'Europe — alors que le fruit reste, selon les descriptions, dans toutes les séries remarquablement uniforme. Pour utiliser les variantes de port au point de vue systématique, en les faisant entrer dans la définition de sections naturelles, il faudrait avoir fait une monographie complète de toutes les espèces du genre *Heracleum*, désidératum dont la réalisation, associée à de très grandes difficultés, est encore lointaine.

Pour le moment, nous voudrions compléter les renseignements fournis sur la carpologie des *Heracleum* en donnant la description de la structure interne du fruit de l'*Heracleum Pastinaca* Fenzl¹ (fig. 18) en vue d'une comparaison avec l'*H. minimum* Lamk.

¹ C. Sprengel. *Species Umbelliferarum minus cognitae*, p. 52 (1818).

² Nos échantillons en fruits proviennent de la région alpine du Taurus, au-dessus de Boulgarmaden (Balansa, pl. d'Orient, ann. 1855, n. 577, in herb. Delessert).

Largement ovés, atténues-arrondis à la base, arrondis-émarginés au sommet, mesurant environ 7×5 mm. à la maturité, presque

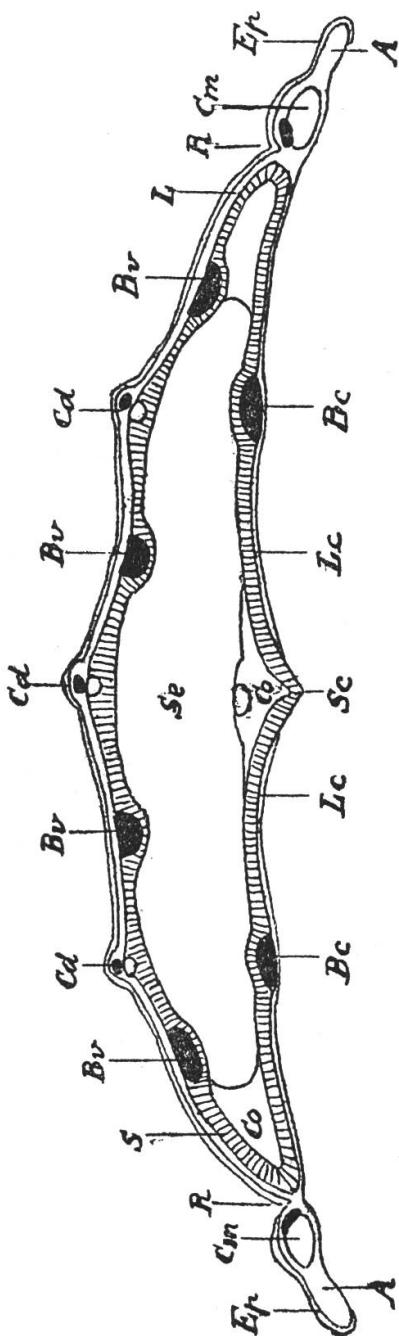


Fig. 17. — *Pastinaca Fenzlii* (*Heracleum Pastinaca*). Section transversale d'ensemble passant par la partie supérieure du méricarpe. *Efr* épicarpe; *S* scléocarpe; *L* leptocarpe; *Bv* bandelettes valléculaires dorsales; *Cd* côtes dorsales renfermant un faisceau libéro-ligneux et une bandelette intrajugale; *Cm* côtes marginales occupant le bord proximal de l'aile, avec un faisceau enveloppé par un cordon scléreux et une bandelette intrajugale; *A* parenchyme distal des ailes; *R* retrécissements séparant les ailes du corps du méricarpe; *Bc* bandelettes commissurales; *Lc* leptocarpe commissural; *Sc* saillie commissurale; *Co* coelum du méricarpe; *Se* semence. — Fortement grossi.

glabres à la fin, les fruits de l'*H. Pastinaca* ont, en section transversale, la forme aplatie-lenticulaire habituelle (fig. 17). Mais ils présentent un caractère nouveau : les deux faisceaux libéro-ligneux marginaux, au

lieu d'être placés dans la région médiane des ailes, sont placés à la limite du corps et des ailes du méricarpe, à l'extrémité proximale de ces dernières. — L'épicarpe est constitué par des éléments tabulaires, à contours polygonaux vus en coupe longitudinale, un peu plus allongés dans le sens de l'axe du fruit dans les côtes. La cuticule est plissée longitudinalement dans le sens de l'axe du fruit. En section transversale, les parois externes se montrent fortement épaissies et ce caractère est commun aux parois des rares poils qui persistent à la maturité. Les

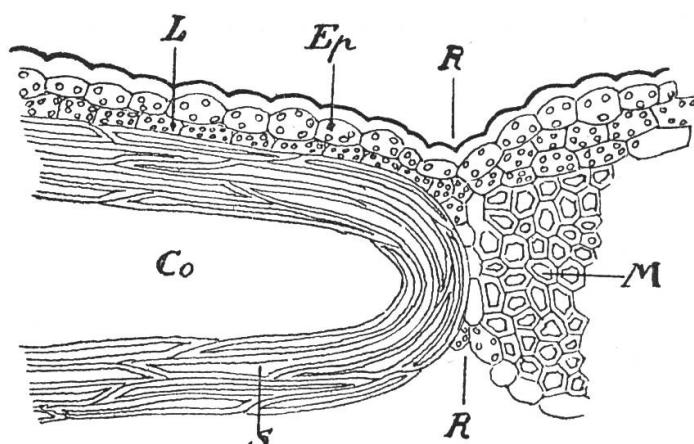


Fig. 18. — *Pastinaca Fenzlii* (*Heracleum Pastinaca*). Section transversale du méricarpe passant par la région proximale d'une aile. *Ep* épicarpe ; *L* leptocarpe ; *S* sclérocarpe du corps du méricarpe ; *Co* coelum du méricarpe ; *M* cordon scléreux de la nervure marginale ; *R* retrorsissement séparant l'aile du corps du méricarpe. — Grossissement $\frac{160}{1}$

stomates, assez nombreux, sont un peu surélevés par rapport à l'ensemble de l'épicarpe. — Le leptocarpe est formé presque entièrement par un parenchyme chlorophyllien à petits éléments qui sous-tend l'épicarpe sur toute son étendue. Le sclérocarpe est mince dans les vallées, très épais dans les côtes, constitué d'ailleurs d'une façon normale. — Les faisceaux libéro-ligneux dorsaux ont une section transversale elliptique, étirée tangentielle, à xylème très sclérfié et très lignifié, à plage libérienne très réduite ; ils font légèrement saillie en dedans et en dehors, festonnant tant l'épicarpe que l'endocarpe. Les faisceaux marginaux, enveloppés comme à l'ordinaire par un épais manteau de brachystéréides, font saillie des deux côtés de l'aile. Les massifs sclé-

reux qui entourent les faisceaux ne sont pas séparés du sclérocarpe par une lame de stéréides couchées, mais en contact direct avec lui ou séparés de lui par quelques éléments parenchymateux (fig. 18). La partie membraneuse des ailes, au delà des cordons scléreux marginaux est pourvue, à l'intérieur du chlorenchyme sous-tendant l'épicarpe, d'un parenchyme à gros éléments aérifères ponctués, les ponctuations tendant à devenir elliptiques dans un sens perpendiculaire au grand axe de la cellule. — Il n'y a rien de particulier à noter au sujet des bandelettes intrajugales, qui sont situées sensiblement dans le plan de symétrie des faisceaux qu'elles accompagnent. — Les bandelettes valléculaires sont volumineuses, les deux latérales généralement plus étirées transversalement que les médianes, ces dernières étant logées dans une dépression assez profonde du mésocarpe ; elles sont régulièrement sous-tendues par le sclérocarpe. La longueur de ces bandelettes est très variable à la maturité. C'est bien rarement que les deux médianes atteignent presque la base du fruit, comme l'a indiqué Fenzl ; le plus souvent elles n'en dépassent guère le milieu et les latérales sont encore plus courtes. Mais il y a de si grandes différences à ce point de vue d'un méricarpe à l'autre que ces caractères n'ont pas grande importance. — Les bandelettes commissurales sont au nombre de 2, occupant la moitié supérieure du méricarpe¹, qu'elles dépassent rarement ; elles sont parfois de longueur très inégale dans le même méricarpe. Filiformes, faiblement et très insensiblement renflées en massue, elles partent du stylopode pour descendre à mi-distance de la saillie commissurale et des marges en suivant un trajet parallèle aux ailes. En section transversale, les bandelettes commissurales se montrent aussi volumineuses que les valléculaires. Elles sont régulièrement sous-tendues par le sclérocarpe aminci en cet endroit. Nous n'avons jamais constaté la présence de 4 bandelettes commissurales comme l'a indiqué E. Boissier². — Il est intéressant de noter que les bandelettes valléculaires et commissurales sont toutes pourvues de nombreux diaphrag-

¹ C'est évidemment par suite d'un lapsus que Fenzl [*Illustrationes et descriptiones plantarum novarum Syriae et Tauri occidentalis*, p. 80 (Russegger's Reisen I, Teil 2, ann. 1843)] a dit : « [vittis] commissuralibus duabus triente superiore desinentibus ». C'est *triente inferiore* qu'il faut lire.

² E. Boissier. Op. cit. p. 1050 (1876).

mes transversaux (fig. 19 B). Le cloisonnement est irrégulier, de sorte que les étages ou chambres d'une même bandelette sont de hauteur inégales, mais la septation a lieu sur toute la longueur de la bandelette. Celle-ci est souvent plus ou moins contractée au niveau des diaphragmes.

La description qui vient d'être donnée met en évidence des caractères qui écartent considérablement l'*H. Pastinaca* de l'*H. minimum*. Non seulement les bandelettes filiformes commissurales sont régulière-

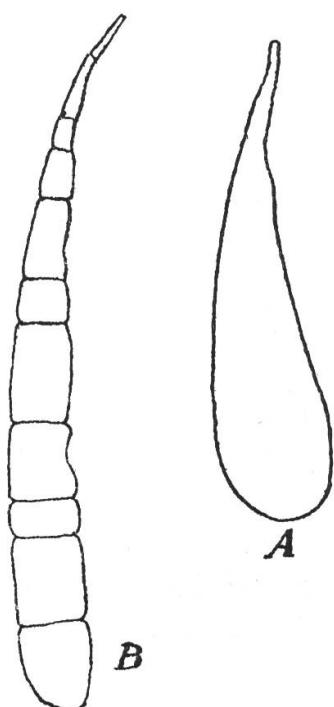


Fig. 19. — Bandelettes commissurales en vue longitudinale optique : *A* chez l'*Heracleum alpinum* subsp. *juranum* ; *B* chez le *Pastinaca Fenzl* (*Heracleum Pastinaca*). — Fortement grossi.

ment conservées et fonctionnent comme réservoir d'oléo-résine à la maturité, mais encore elles partent du stylopode même où elles entrent en contact avec les canaux sécrétateurs de la fleur. On sait que, dans les *Heracleum*, les bandelettes valléculaires ne sont pas cloisonnées sur la plus grande partie de leur longueur ; ce n'est que dans leur région supérieure (« col de la bouteille ») qu'apparaissent ou que peuvent apparaître lamelles ou bouchons, en nombre très restreint. Ici, au contraire, les bandelettes sont *septées sur toute leur longueur*, comme dans les *Pasti-*

*naca*¹. Ce qui est plus important encore, c'est que le massif scléreux qui renferme les faisceaux marginaux, au lieu d'être séparé du corps du méricarpe par un isthme alaire allongé renfermant une lame de stéréides couchées, est en contact direct avec le bord aminci du sclérocarpe. Or, *ces caractères sont précisément ceux qui distinguent les Pastinaca des Heracleum au point de vue carpologique*². Il est vrai que l'*Heracleum Pastinaca* possède des fleurs blanches, ou rosées à l'anthèse, tandis que les *Pastinaca* ont des fleurs jaunes, mais d'autre part, les fleurs sont à peine rayonnantes, à pétales orbiculaires, subémarginés, contractés en une pointe ovée-lancéolée et réfléchie, ce qui les rapproche des pétales suborbiculaires, entiers, à lobule tronqué et roulé en dedans des *Pastinaca*. Par ailleurs, on connaît des espèces et variétés du genre *Heracleum*, d'affinités diverses, à fleurs non rayonnantes et à pétales jaunes, de sorte que l'on ne saurait donner une valeur primordiale à ces caractères qui sont plutôt sectionnels que génériques.

Les rapports avec le genre *Peucedanum* sont beaucoup moins étroits. Les vrais *Peucedanum* ne présentent pas dans leur fruit un mésocarpe différencié en leptocarpe et en sclérocarpe, au moins du côté *dorsal* des méricarpes ; les faisceaux marginaux ne sont pas situés dans l'aile, mais dans le corps même du méricarpe, sur les flancs de ce dernier. Si Bentham et Hooker³ avaient eu le temps de faire quelques coupes de fruits, ils auraient probablement évité l'affirmation malheureuse que le fruit des *Pastinaca* « *nobis omnino idem videtur ac in P[eucedano] Cervaria ac P[eucedano] Oreoselino* », les méricarpes ayant dans ces espèces une structure fort différente de celle des *Pastinaca*. Baillon⁴, qui a adopté la manière de voir de Bentham et Hooker, a donné du *Peucedanum Pastinaca* Baill. (*Pastinaca sativa* L.) une figure élégante mais *complètement fausse*, dans laquelle les méricarpes présentent

¹ Voy. Arthur Meyer. *Ueber die Entstehung der Scheidewände in dem sekretführenden, plasmafreien Intercellularraume der Vittae der Umbelliferen* [Botan. Zeitung XLVII, col. 346 (1889)].

² Les figures données par Reichenbach fil. (Op. cit. fig. 140, 141 et 142) pour le fruit des *Pastinaca* laissent beaucoup à désirer : elles ne mettent pas en évidence la situation proximale des côtes marginales dans les ailes des méricarpes.

³ G. Bentham et J.-D. Hooker. *Genera plantarum* I, p. 919 (1867).

⁴ H. Baillon. *Histoire des plantes* VII, p. 95-97, fig. 84 (1880).

5 côtes dorsales (en réalité, il n'y en a que 3), les ailes ont une organisation de fantaisie et où la présence d'un sclérocarpe ne ressort que très vaguement. Quant à l'arrangement adopté par M. Calestani¹, qui réunit aux *Pastinaca* les genres *Malabaila* Hoffm., *Heracleum* L., *Zosimia* Hoffm., *Ainsworthia* Boiss. et *Tordylium* L., nous ne croyons pas qu'il soit nécessaire de le discuter ici². En fait, le genre *Pastinaca* fait le « pont » entre les genres *Peucedanum* et *Heracleum*. Dans les *Peucedanum* les nervures latérales sont encore logées dans le corps du méricarpe ; dans les *Pastinaca* elles sont logées au bord proximal (interne) de l'aile ; dans les *Heracleum*, elles sont nettement alaires et reliées à la cage sclérocarpique du méricarpe par une lame stéréique située dans un isthme de l'aile. Si l'on voulait réunir les *Pastinaca* aux *Heracleum*, on serait fatalement amené à réunir ces deux genres aux *Peucedanum*. De proche en proche, on aboutirait, en continuant ainsi, à la constitution d'un vaste groupe à contenu hétérogène et dont les limites deviendraient de plus en plus indécises à mesure qu'elles reculeraient. Les inconvénients théoriques s'unissent aux considérations d'ordre pratique pour repousser cette méthode de réduction générique à outrance et pour conserver distincts, malgré leurs incontestables et étroites affinités, les genres *Peucedanum*, *Pastinaca* et *Heracleum*. M. O. Drude³ a, selon nous, avec raison et avec un parfait bon sens, envisagé les *Pastinaca* comme un genre de transition entre les Peucedanées-Férulinées (dont fait partie le genre *Peucedanum*) et les Peucedanées-Tordylinées (auxquelles se rattache le genre *Heracleum*). Mais cet auteur aurait été mieux inspiré, selon nous, en plaçant les *Pastinaca* en tête du second de ces groupes, au lieu de le placer à la fin du premier. Un arrangement de ce genre permettrait, en effet, de donner pour ces sous-tribus une diagnose plus claire et rendrait mieux compte des

¹ V. Calestani. *Contributo alla sistematica delle Ombrellifere d'Europa*. [Webbia I, p. 240-247 (1905)].

² Voy. au sujet des réductions de genres d'Ombellifères effectuées sur une grande échelle sans étude carpologique approfondie préalable : C.-J. Maximowicz. *Diagnoses plantarum novarum asiaticarum* VI, p. 466 [Mél. Biol. tirés du Bull. Acad. St-Pétersb. XII, ann. 1866] ; O. Drude in Engler und Prantl. *Die natürlichen Pflanzenfamilien* III, 8, p. 114 (1897) ; J. Briquet. *Thorella, Ombellifère monotype du sud-ouest de la France*, p. 38 [Ann. Cons. et Jard. bot. Genève, XVII (1914)].

³ O. Drude in Engler und Prantl. Op. cit. p. 238.

affinités fort étroites qui unissent les genres *Pastinaca* et *Heracleum*¹.

En résumé, l'étude carpologique révèle des caractères distinctifs qui empêchent d'identifier la section *Pseudotragium* Boiss. avec le sous-genre *Pseudotragium* R. et C. du genre *Heracleum*. Alors que l'*H. minimum* Lamck (subgen. *Pseudotragium* R. et C.) est un véritable *Heracleum*, l'*H. Pastinaca* Fenzl — dont Fenzl lui-même avait dit²: « generi ultime laudato [*Pastinaca*!] simul accedens » — est par toute l'organisation du fruit une espèce du genre *Pastinaca*, à laquelle nous donnons le nom de *Pastinaca Fenzlii*³. Pour tenir compte des différences que présente le *P. Fenzlii* par rapport aux autres espèces du genre (port, réduction des involucres et involucelles, couleur des fleurs, forme des pétales), il conviendra de le placer dans une section spéciale : *Pastinaca* sect. *Pseudotragium* (Boiss.) Briq.

VI

Conclusions.

Arrivé au terme de cette longue analyse, au cours de laquelle nous avons dû à regret contredire souvent nos précurseurs, nous croyons utile de résumer comme suit les principaux résultats obtenus.

1. La structure intérieure du fruit est remarquablement uniforme dans le genre *Heracleum*, au moins chez les espèces d'Europe et d'Orient qui ont été spécialement étudiées. Il faut renoncer, en particulier, à trouver dans l'anatomie des méricarpes de bons caractères auxiliaires pour l'analyse systématique de la série polymorphe des *Sphondylium*.

¹ Les études embryogéniques de M. Hakansson ont amené cet auteur à une conclusion identique à la nôtre : « Unter den übrigen Peucedaneen waren *Pastinaca* sowie die untersuchten Tordylineen, *Heracleum* und *Zozimia*, einander sehr ähnlich. Sie sollten also nicht verschiedenen Untergruppen zugeteilt werden ». Voy. Artur Hakansson. *Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen*, p. 80, 81 et 104 (Lunds Universitets Arskrift N. F. Avd. 2. Bd 18 n. 7, ann. 1923).

² E. Fenzl. Op. cit. p. 80 (1843).

³ *Pastinaca Fenzlii* Briq., nom. nov. = *Heracleum Pastinaca* Fenzl *Illustr. et descr. pl. nov. Syriae et Tauri occid.*, p. 79 (Russegg. Reisen I, 2, ann. 1843). — Conf. *Règl. intern. nom. bot.* art. 55, 2^o.

eurasiatiques (*H. alpinum*, *Orsini*, *Sphondylium*, *sibiricum*, etc.). Les différences les plus saillantes qui peuvent être utilisées en systématique sont celles tirées de la situation des bandelettes commissurales par rapport au sclérocarpe.

2. La section *Wendia* Dub., *Wendtia* DC., du genre *Heracleum*, fondée sur l'inapparence des bandelettes commissurales du fruit à la maturité est un groupe artificiel composé d'éléments hétérogènes. En effet, il a renfermé successivement : *a*) des espèces à méricarpes régulièrement pourvus de bandelettes commissurales (*H. alpinum*, *H. austriacum*) ; *b*) des espèces à méricarpes pourvus de bandelettes commissurales de comportement variable, tantôt éphémères et s'oblitérant au cours du développement du fruit, tantôt persistant à la maturité (*H. minimum*, *H. humile*) ; *c*) des espèces qui, dans l'état actuel de nos connaissances, paraissent ne posséder que des fruits à bandelettes commissurales éphémères, entièrement oblitérées à la maturité.

3. Les caractères tirés de l'oblitération des bandelettes commissurales ne peuvent pas être utilisés pour un sectionnement naturel du genre *Heracleum*, parce que ces caractères reparaissent chez des espèces d'affinités évidemment différentes. Ils ne doivent être employés qu'avec prudence dans la définition des espèces, à cause de leur inconsistance établie chez les *H. minimum* et *humile*.

4. Les espèces à méricarpes normalement pourvus de bandelettes multiples (4-8) et à vallécules pourvues en tout ou en partie de bandelettes jumelles sont localisées au sud de la barrière himalayenne ; plusieurs d'entre elles possèdent des bandelettes parcourant le péricarpe dans toute sa longueur ; elles représentent des types anciens. Mais si, au lieu de s'attacher à ces types exceptionnels, on envisage le genre *Heracleum* dans son ensemble — lequel a pris au nord de l'Himalaya et dans toute l'Eurasie un grand développement, atteignant même l'Amérique du Nord avec l'*H. lanatum* Michx — on constate une tendance générale à la réduction de l'appareil sécréteur du fruit. Cette tendance s'exprime : *a*) par la diminution du nombre absolu des bandelettes ; *b*) par le raccourcissement de celles-ci (localisation dans la partie supérieure du méricarpe) ; *c*) par une simplification de structure (septation nulle ou rudimentaire) ; *d*) par l'oblitération des bandelettes commissurales chez certaines espèces.

5. Nos recherches ont mis au jour un phénomène jusqu'ici insoupçonné ou à peine entrevu : l'apparition accidentelle de bandelettes surnuméraires tant dans les vallécules que sur la face commissurale des méricarpes chez plusieurs formes européennes appartenant aux groupes de l'*H. alpinum*, *H. Sphondylium* et *H. sibiricum* (voy. le résumé donné p. 30). Ces bandelettes multiples qui, dans le sud de l'Asie, paraissent être l'apanage constant du fruit chez des espèces par ailleurs bien différentes, revêtent chez les espèces européennes un caractère occasionnel et inconstant. Nous avons été amené à les considérer comme une manifestation d'atavisme. La rareté relative de ces productions fait que celles-ci n'influent pas sensiblement sur la circonscription et le classement des espèces, mais le phénomène en question rend encore plus compliquée la systématique du genre *Heracleum* : il ne suffit pas de faire une coupe dans le premier méricarpe venu pour établir la diagnose carpologique d'une espèce, il faut encore s'être assuré de l'amplitude des variations d'organisation auxquelles le fruit de cette espèce est soumis.

6. Les nombreuses erreurs relevées dans la littérature descriptive relativement à la carpologie des *Heracleum* montrent une fois de plus la nécessité absolue de recourir à l'anatomie et au microscope pour caractériser le fruit des Ombellifères.

7. La diagnose carpologique des genres *Peucedanum*, *Pastinaca* et *Heracleum* peut être donnée sous la forme comparative suivante :

Peucedanum. — *Fructus a dorso valde compressus, ellipticus, ovatus vel rarius suborbicularis, margine subacuto, acuto vel anguste alato, ala ante dehiscentiam integra. Carpophorum bipartitum. Mericarpiorum alae in quaque pare contiguae ; corpus dorso parum vel ± conspicue convexum, facie ventrali planum vel subplanum, jugis dorsalibus 3 filiformibus vel parum elevatis, marginalibus 2 saepius magis dilatatis vel incrassatis sed nunquam in alis sitis, alae ideo enerviae. Mesocarpium sclerocarpio interno vel omnino destitutum vel tantum facie commissurali praeditum. Vittae intrajugales 5 ; valleculares in vallecula quaque 1, rarius 2, basin fructus attingentes (vel rarius breviores?), aequaliter filiformes, angustae vel latae ; commissurales 2, rarius 4 ; omnes ad fructus maturitatem persistentes ; vittae valleculares et commissurales per totam longitudinem septatae. Endocarpium saepius regulare, meso-*

carpio usque ad maturitatem adhaerens. Semen plano-convexusculum, rarius facie commissurali concaviusculum, dorsali leviter convexum.

Pastinaca. — Fructus a dorso plano-compressus, ovatus vel orbicularis, margine alatus, ala ante dehiscentiam integra. Carpophorum bipartitum. Mericarpiorum alae in quaque pare contiguae, angustae ; corpus dorso leviter convexum, jugis dorsalibus 3 filiformibus approximatis, *marginalibus 2 distantibus, latere proximali interno alarum sitis, alae ideo ibidem excentrice nervo tumefactae*. Mesocarpium in *leptocarpium externum* parenchymatosum et *sclerocarpium internum* stereidibus exterioribus surrectis et interioribus transversalibus vel obliquis constitutum *discretum*. Vittae intrajugales parvae 5 ; valleculares in leptocarpio sitae in vallecula quaque 1, basin fructus saepius non attingentes, subaequaliter latiusculae ; commissurales 2 intra sclerocarpium, vel in sclerocarpii lacuna insertae, saepe breviores ; omnes ad fructus maturitatem persistentes ; *vittae valleculares et commissurales per totam longitudinem septatae*. Endocarpium maturitate obsoletum vel destructum, tantum apice pericarpii demum asservatum. Semen plano-convexusculum, vel facie commissurali concaviusculum, dorsali leviter convexum.

Heracleum. — Fructus a dorso plano-compressus, orbiculatus, obcordatus, ovatus vel ellipticus, margine alato, ala ante dehiscentiam integra. Carpophorum bipartitum. Mericarpiorum alae in quaque pare contiguae, *quam in Pastinaca bis vel pluries latiores* ; corpus dorso leviter convexum, jugis dorsalibus 3 filiformibus (i. e. parum prominulis) approximatis, *marginalibus 2 a praecedentibus remotis circ. in linea media alarum sitis ; alae ideo nervo in medio tumefactae cum sclerocarpio corporis lamella stereidum transversalium conjuncto*. Mesocarpium in *leptocarpium externum* parenchymatosum et *sclerocarpium internum* stereidibus exterioribus surrectis et interioribus transversalibus vel obliquis constitutum *discretum*. Vittae intrajugales parvae 5 ; valleculares in leptocarpio sitae in vallecula quaque 1 (rarius 2), fructu breviores, saepe inaequales et versus extremitatem \pm claviformes, in dimidio superiore fructus sitae, rarius filiformes vel usque ad basin attingentes ; commissurales 2 (rarius 4, rarissime 6 vel 8), saepius vallecularibus breviores, nunc intra nunc (rarius) extra sclerocarpium sitae, saepe pro majore parte in sclerocarpii lacuna insertae, plerumque

usque ad maturitatem persistentes, rarius ephemerae et demum omnino oblitteratae; *vittae valleculares et commissurales non septatae vel versus apicem tantum egenter obturato-septatae*. Endocarpium maturitate obsoletum vel destructum tantum apice pericarpii demum pulchre asservatum. Semen plano-compressum, vel facie commissurali concaviusculum, dorsali leviter convexum.

8. L'*Heracleum minimum* Lamck ne présente aucun caractère distinctif qui permette de le séparer génériquement du genre *Heracleum*.

9. L'*Heracleum Pastinaca* Fenzl est une espèce du genre *Pastinaca*, s'écartant du genre *Heracleum* par l'organisation du fruit. A l'intérieur du genre *Pastinaca*, cette espèce (*Pastinaca Fenzlii* Briq.) forme une section particulière [sect. *Pseudotragium* (Boiss.) Briq.] caractérisée par le port, la réduction des involucres et involucelles, la couleur blanche ou rosée et la forme des pétales.

INDEX¹

- | | |
|---|--|
| Aegopodium Podagraria L. 46.
Ainsworthia Boiss. 56.
Angelica Archangelica L. 24.
Anthriscus silvestris Hoffm. 46.
<i>Archangelica officinalis</i> Hoffm. 24
Conium maculatum L. 46.
Condylocarpus apulus Hoffm. 32.
<i>Euheracleum</i> DC. (<i>Heracleum</i> sect.)
6.
<i>Heracleum</i> L. diagn. carp. 60.
<i>H. alpinum</i> L. 1, 16, 30, 34, 47,
58, 59.
» <i>ssp. bennearnense</i> Rouy et
Cam. 18.
» <i>ssp. juranum</i> Rouy et Cam.
1, 2, 3, 4, 6 et suiv., 30,
33, 54.
» <i>var. juranum</i> Briq. 1.
» <i>ssp. oetaeum</i> Briq. 17.
» <i>ssp. palmatum</i> Briq. 16.
» <i>ssp. Pollinianum</i> Briq. 4,
17, 30. | H. <i>alpinum</i> var. <i>Pollinianum</i> Briq.
17.
» <i>ssp. pyrenaicum</i> Rouy et
Cam. 4, 18, 30.
» <i>var. pyrenaicum</i> Pers. 18.
<i>H. amplifolium</i> Lap. 18.
<i>H. amplifolium</i> Poll. 17.
H. <i>Anisactis</i> Boiss. et Hohen. 45.
H. <i>aquilegifolium</i> C. B. Clarke 31.
H. <i>austriacum</i> Jacq. 2, 27, 47, 58.
H. <i>birmanicum</i> Kurz 31.
H. <i>brevivittatum</i> Ledeb. 45, 47.
H. <i>Brunonis</i> Benth. 31, 40.
H. <i>cachemircum</i> C.-B. Clarke 50.
H. <i>Chorodanum</i> DC. 43, 46, 47.
H. <i>concanum</i> Dalz. 31.
<i>H. cordatum</i> Presl 24.
<i>H. flavescens</i> Bess. 4.
<i>H. glabrum</i> Huth 25.
<i>H. granatense</i> Boiss. 24.
H. <i>Hookerianum</i> W. et A. 31.
H. <i>humile</i> Sibth. et Sm. 41, 58. |
|---|--|

¹ Les synonymes sont en caractères italiques.

- H. incanum* Boiss. et Huet 44.
 » var. *lazicum* Boiss. 44.
H. Jacquemontii C.-B. Clarke 31, 50.
H. juranum Genty 1.
H. lanatum Michx 34, 40, 58.
H. Lecokii Gr. et Godr. 4, 25.
H. ligusticifolium M.-B. 27.
H. longifolium Jacq. 46.
H. longifolium M.-B. 46.
H. minimum Lamk 4, 35 et suiv., 47, 48, 49, 50, 58, 60.
H. montanum Schl. 20.
H. nepalense Don 31.
H. nubigenum C.-B. Clarke 31, 40.
H. Orsini Guss. 20, 34, 58.
H. palmatum Baumg. 16.
 » var. *Oetaeum* Boiss. 17.
H. Pastinaca Fenzl 50 et suiv., 61.
H. pastinacaefolium C. Koch 45.
H. Pinda Dalz. et Gibs. 31.
H. pinnatum C.-B. Clarke 31, 50.
H. Pollinianum Bert. 17.
 » var. *Oetoeum* Hal. 17.
H. pumilum Vill. 35.
H. pyrenaicum Gr. et Godr. 1.
H. pyrenaicum Lamck 18.
H. pyrenaicum Poll. 17.
H. rigens Wall. 31.
H. sibiricum L. 4, 20, 24, 30, 34, 46, 58, 59.
 » ssp. *eu-sibiricum* Briq. 24, 30.
 » ssp. *glabrum* Briq. 25.
 » ssp. *Lecokii* Briq. 25, 30.
 » *f. Lecokii* Rouy et Camus 25.
 » ssp. *ternatum* Briq. 25.
H. siifolium Reichb. 27.
H. Sphondylium L. 4, 5, 12, 20, 30, 34, 46, 58, 59.
 » ssp. *cordatum* Briq. 24, 30.
 » var. *cordatum* Fior. et Paol. 24.
 » ssp. *eusphondylium* Briq. 4, 20, 30.
 » var. *glaberrimum* Celak. 25.
 » var. *glabrum* Huth 25.
H. Sphondylium ssp. *granatense* Briq. 24, 30.
 » var. *granatense* Briq. 24.
 » ssp. *montanum* Briq. 4, 20, 30.
 » var. *Orsinii* Fior. et Paol. 20.
H. Sprengelianum W. et A. 31.
H. sublineare C.-B. Clarke 31.
H. ternatum Vel. 4, 25.
H. Thompsoni C.-B. Clarke 50.
H. verticillatum Panc. 26.
H. villosum Fisch. 11, 26, 33.
H. Wallichii DC. 31.
Malabaila Hoffm. 56.
Pastinaca L. 32, 49, 54, 55, 56, 57, 60.
P. Fenzlii Briq. 50 et suiv., 57, 61.
P. minima Calest. 49.
P. sativa L. 4, 55.
Peucedanum L. 55, 56, 59.
P. Cervaria Lap. 55.
P. Oreoselinum Moench 55.
P. palustre Mœnch 27, 29.
P. Pastinaca Baill. 55.
P. Vocontiorum Spreng. 50.
Pseudotragium Boiss. (*Heracleum* sect.) 48, 49, 57.
Pseudotragium Briq. (*Pastinaca* sect.) 57, 61.
Pseudotragium Rouy et Cam. (*Heracleum* subgen.) 48, 49, 50, 57.
Sphondylium Duby (*Heracleum* sect.) 6, 29, 32, 34, 35, 38, 47, 50, 57.
Sphondylium Adans. (genus) 6, 46.
Tordylium L. 56.
 » *apulum* L. 32.
Vocontia Calest. (*Pastinaca* sect.) 49.
Wendia (*Wendia*) Duby, DC. (*Heracleum* sect.) 3, 36, 47, 48, 58.
Wendia (*Wendia*) Hoffm. (genus) 2, 46, 48, 49.
W. Chorodanum Hoffm. 46.
W. minima Bonn. et de Layens 49.
Zosimia Hoffm. 56.