

**Zeitschrift:** Bulletin de la Société botanique de Genève  
**Herausgeber:** Société botanique de Genève  
**Band:** 19 (1927)  
**Heft:** 1

**Artikel:** Contribution à l'étude de l'Asarum europæum L. : avec une étude particulière sur le développement des cellules sécrétrices  
**Autor:** Leemann, Albert  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1099577>

### **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:** 19.04.2026

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

**Contribution**  
**à l'étude de l'*Asarum europæum* L.**  
**avec une étude particulière**  
**sur le développement des cellules sécrétrices**

par

Albert LEEMANN

---

L'*Asarum europæum* est une plante intéressante à beaucoup d'égards, elle figure déjà dans plusieurs grands travaux. Ainsi, PAYER, dans son *Organographie comparée de la fleur*, KNUTH, dans *Blütenbiologie*, TSCHIRCH dans son *Handbuch der Pharmakognosie* SERNANDER, en traitant de la myrmécochorie, et beaucoup d'autres encore ont consacré un chapitre à cette espèce. Malgré les nombreux travaux, anciens et modernes, il restait encore bien des points à élucider et des questions à compléter. C'est à quoi nous nous sommes attaché dans le présent travail.

L'une des questions les plus importantes traitées dans cette recherche, est celle relative à l'origine et au développement des cellules sécrétrices. Nos premières investigations ont démontré que ce développement ne s'accorde pas avec les descriptions classiques qu'on en donnait; nous nous sommes alors efforcé d'approfondir la question et d'étendre nos recherches à d'autres plantes encore, telles que *Laurus nobilis*, *Cinnamomum camphora* et *Chimonanthus praecox*. Notre travail nous permet d'affirmer que le véritable développement des cellules sécrétrices des plantes précitées a été inconnu jusqu'à ce jour. Un parallélisme parfait existe, pour ce qui concerne ce développement entre les quatre plantes étudiées qui appartiennent au groupe des Polycarpicées.

Le mode de vie de cette plante curieuse qui, chez nous, préfère les forêts rocailleuses, posait un ensemble de questions relatives aux premiers stades de sa jeunesse, à l'orientation des feuilles et du rhizome, aux mouvements floraux, à la pollinisation et à la

dissémination. L'ontogénèse des différentes parties du végétal a été étudiée également. Aucun travail de ce genre ne saurait avoir la prétention d'être complet. Nous avons néanmoins l'impression qu'à propos de chacune des questions précitées, nous apportons des réponses partielles ou définitives et, que par notre travail, nous avons donné du comportement de cette plante dans la nature, une meilleure description qu'on possédait jusqu'à présent.

Dans l'exposé de ce travail, nous avons décrit les faits déjà connus au même chapitre que nos observations personnelles, et ceci à propos de chacune des questions traitées. Nous nous abstenons donc de faire une introduction historique des travaux anciens sur l'*Asarum europæum*.

Nous tenons à donner le plus grand nombre de dessins possible, afin de rendre plus clair l'exposé et de permettre à chacun de se faire une idée personnelle de la chose. La plupart des dessins ont été fait à la chambre claire et complétés librement.

Pour ce qui concerne la bibliographie, nous mettrons à côté d'un nom d'auteur cité un renvoi à la liste bibliographique qui se trouve à la fin de ce travail.

#### LE NOM DE L'*Asarum europæum* DANS LES DIFFÉRENTES LANGUES EUROPÉENNES

DIOSCORIDE <sup>1</sup> a déjà connu la plante, il en donne une bonne description ; à en juger d'après cette dernière, il semble que l'auteur ait eu la plante entre les mains. Il donne au végétal le nom d'*Asaron* et c'est de ce terme qu'on a tiré le nom d'*Asarum*. Il y a dans PLINE <sup>2</sup> une discussion de l'étymologie du nom grec. Tous les naturalistes du Moyen Age ont cité DIOSCORIDE et PLINE et se sont copiés les uns les autres. On trouvera dans « Handbuch der Pharmokognosie » de A. TSCHIRCH <sup>3</sup>, dans le chapitre consacré à l'*Asarum*, une énumération des faits historiques concernant le nom au Moyen Age et nous renvoyons le lecteur à ce livre.

Nous nous contenterons ici de donner les noms en usage de nos jours, sans prétendre être complet. On constatera, en lisant la liste, que ces appellations populaires tirent leur origine soit de la forme des feuilles, soit de l'odeur qu'exhale la plante, soit aussi des

propriétés curatives qu'on attribue à la drogue et quelquefois, il semble que la mythologie et la superstition aient joué un rôle.

Nous lisons dans la *Flore populaire de la Savoie*, par A. CONSTANTIN et l'ABBÉ GAVE<sup>3</sup> : « *Asaret d'Europe*. vulg. *Asarine d'Europe*, *Roussin*, *Cabaret* (certains ivrognes n'ont pas honte de s'en servir pour retourner sans retard au cabaret), *Oreillette*, *Oreille d'homme* (allusion à la forme des feuilles), *Nard sauvage* (sa racine exhale une odeur pénétrante comme celle du Nard), *Ipécacuanha d'Europe* (c'est un des meilleurs vomitifs, l'employer avec précaution, car toute la plante est vénéneuse), *Rondelle*, *Rondelette*, *Cabaré* (Crest Voland), *Pevrô-lon* (Annecy). »

Pour les noms allemands, nous trouvons dans HEGI<sup>4</sup>, *Flora Mitteleuropas*, les indications suivantes : *Europäischer Haselwurz*. Le nom de *Haselwurz* proviendrait de ce que la plante croît sous les *Corylus* (*Haselstrauch* en allemand). En Allemagne et en Autriche, le nom serait souvent en relation avec l'emploi et la superstition ; voici de ces noms : *Weirakraut* (Weihrauch = encens, kraut = herbe), *Haseworze* (Hase = lièvre, worze = racine), *Haseblätter* (Blätter = feuilles), *Hueschenzautle* (tente de lièvre), *Hasenorl* (oreille de lièvre), *Hasenpappel* (pappel = peuplier ou *Malva rotundifolia*), *Scheibelkraut* (Scheibel = disque, kraut = herbe), *Nierekrut* (Niere = rein, krut = herbe), *Pfefferwurz* (Pfeffer = poivre, wurz = racine), *Hasapfeffer*, *Haselmünich* (= Haselmönch, Mönch = moine).

A Berne, on l'appelle *Brechwurz* (de brechen = vomir, wurz = racine). En néerlandais et en flamand, la plante s'appelle : *Mansoor* (= oreille d'homme) ; en danois : *Tveblad* (= 2 feuilles) ; en anglais : *Asarabacca* ; en suédois : *Hasselörst* et *Hasselurst* ; en italien : *Asara baccara*, *Asara bacchera*, *Asaro*, *Baccara*, *Bacchero*, *Baccarella da capo*, *Cariofillata salvatico*, *Erba renella*, *Renella*, *Nardo salvatico* et *Spigo salvatico* ; en roumain : *Piperu lupului*, *Piperusi*, *Popivnic*, *Pochivnic* ; en turc : *Kedi otii* ; en serbe : *Trska* et *Копитњак*. Son nom polonais *Kopytnik* signifie sabot et *Przykopytnik* veut dire « près du sabot ». En Hongrie, la plante s'appelle *Kopitnyak* ; en Bohême : *Kopytnik* ; en Bosnie : *Mengled* (= regarde-moi) ; en Lithuanie : *Palazdzei* ; en Russie : *Копытень* (sabot).

L'*Asarum canadense* s'appelle, aux Etats-Unis et au Canada : *Wild Ginger* et *Snake root*.

## USAGES PHARMACEUTIQUES

Les propriétés curatives qu'on prêtait autrefois et qu'on prête encore de nos jours à la plante, sont multiples. C'est l'une des drogues les plus anciennement connues et l'une des plus célèbres. DIOSCORIDE <sup>1</sup> en parle déjà et il dit qu'elle est émétique et purgative, qu'elle guérit l'hydropisie et l'ischias. Dans tous les ouvrages du Moyen Age sur les plantes en général, ou sur les plantes médicinales en particulier, un important chapitre est consacré à l'*Asarum* et les dessins, que certains de ces auteurs en ont faits, sont fort bien réussis.

Au Moyen Age, la plante était considérée comme étant un stimulant, un emmenagogum, un diaphoreticum, un emeticum et un diureticum. BOCK <sup>7</sup>, en 1575, dans son « *Kreuterbuch* », après avoir fait une description de la plante, donne les indications suivantes sur l'emploi qu'on faisait de la drogue (je traduis librement) : « *Asarum* pulvérisé et préparé avec du sucre et des épices donne du malaise et provoque l'expectoration, chasse le choléra et le phlegme par le vomissement et la selle. Préparé avec du miel et du vin, il disperse les mucilages des poumons et fait cesser la toux. Les pâtres donnent la racine pulvérisée mélangée avec du sel aux moutons malades. Les vétérinaires le donnent au bétail pour purger ce dernier. Médicament contre l'hydropisie, il ouvre le foie, la rate et les poumons, nettoie la vessie, influence les menstruations, aide à mettre au monde les petits et chasse le placenta. La racine bouillie dans des alcalis donne un médicament externe qui fortifie le cerveau et la mémoire et qui diminue la chaleur (fièvre ?). C'est un médicament profitable à ceux qui ont des yeux foncés. »

D'après nos conceptions modernes, certaines de ces idées ne sont pas complètement erronées. La thérapeutique populaire moderne attribue à la plante des vertus curatives non moins fantaisistes que celles qu'on lui donnait au Moyen Age.

TSCHIRCH <sup>5</sup> dit que dans le sud de l'Allemagne et dans le Tyrol, la drogue sert d'abortivum. En Haute Savoie, on la met dans les lits contre les puces et les punaises, et en Suisse on s'en sert pour protéger les habits contre les ravages des teignes. D'après HEGI <sup>4</sup>, le rhizome serait vendu pour être mastiqué en vue de l'anesthésie de la bouche. Ce même auteur signale encore la superstition sui-

vante pour l'Allemagne : l'incinération de l'*Asarum europæum* protégerait contre toute espèce de sorcellerie. Il est considéré, dans ces mêmes contrées, comme ayant des propriétés curatives dans la jaunisse et l'hydropisie ; il rendrait plus lisse la peau des chevaux lorsqu'on le leur donne à manger. BAILLON<sup>8</sup> dit que c'est « la panacée des fièvres quartes ». D'après LÉMÉRY<sup>9</sup>, les maréchaux font prendre la drogue aux chevaux pour les guérir du farcin. Selon HAGER<sup>10</sup>, la drogue serait mélangée à l'eau-de-vie pour guérir les ivrognes de l'ivrognerie. Dans la *Svensk Botanik*<sup>11</sup>, on trouve encore (en résumé) ce qui suit : « On dit que la poudre fait disparaître de violents maux de tête, l'hydrocéphalie et la surdité. On l'aurait aussi utilisée pour des insufflations dans les creilles, mais ce procédé ferait naître des ampoules et provoquerait des hémorragies. Les chevaux atteints de rage et d'étourdissement auraient été guéris, dit-on, par des insufflations de cette poudre dans les narines. Les feuilles mélangées à l'avoine rendraient plus vifs les chevaux. La poudre, spécialement celle du rhizome, aurait une action laxative particulièrement dangereuse pour les femmes enceintes. »

Pour ce qui concerne des recherches plus scientifiques, nous trouvons dans SCHULZ<sup>12</sup>, ceci : l'Asarine (substance physiologiquement active de la plante) aurait une action vaso-dilatatrice et agirait sur la pupille. L'école de HAHNEMANN aurait fait des expériences sur l'Asarine en se servant d'un extrait frais. Cette substance provoquerait des maux de tête et des signes d'hypérémie apparaîtraient dans les organes respiratoires ; elle donnerait des nausées et causerait des vomissements et des maux d'estomac et d'intestin. Les excréments seraient pauvres en bile. L'appareil urogénital serait affecté également, la drogue aurait une action diurétique et ferait apparaître les menstruations prématurément.

GUIBOURT<sup>13</sup> dit que « la racine est fortement purgative et émétique et était employée comme telle avant l'importation de l'ipécacuanha. »

La drogue figure uniquement encore dans la Pharmacopée helvétique (*Rhizoma Asari*) et grecque, mais aujourd'hui, elle n'est guère employée, sauf dans les poudres sternutatoires. HAGER<sup>10</sup> dans son *Handbuch der pharmazeutischen Praxis*, dit que la drogue entre dans la composition des produits pharmaceutiques suivants : *Tinctura Asari*, *Elixir antasthmaticum Boerhave* ; *Pulvis sternuta-*

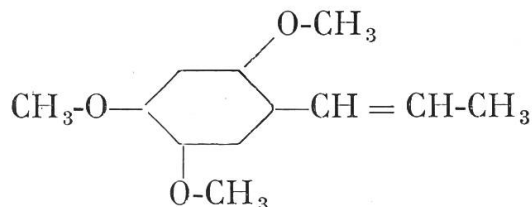
*torius Schneebergensis* ; Poudre capitale de St-Ange ; Pulvis errhinus Hedenius ; Pulvis sternutatorius (Gall).

Au Canada et aux Etats-Unis, l'*Asarum canadense* (qui ne contient pas l'asarone) serait mélangé au vin pour lui donner une bonne odeur.

#### SUBSTANCES CHIMIQUES

La substance la plus importante de l'*Asarum europaeum* et celle qui est physiologiquement active, c'est l'*asarone* (asarine, asarite, en allemand Asarumkampfer ou Haselwurz-kampfer). Suivant TSCHIRCH<sup>5</sup>, GOERTZ<sup>17</sup> en 1814, serait le premier qui ait observé l'asaron en formes d'aiguilles cristallisées à partir de l'huile essentielle de l'*Asarum*. GRAEGER a étudié ces aiguilles dans la suite et appelle la substance *asarite*, mais on a découvert plus tard que l'asarite de GRAEGER n'est que de l'asaron impur. BLANCHET et SELL<sup>23</sup> auraient fait la première analyse et SCHMIDT<sup>24</sup> aurait donné le nom à la substance en 1845.

La constitution chimique de l'asaron est la suivante :



Cette constitution a pu être déterminée grâce aux travaux de RIZZA et BUTLEROW<sup>30</sup>, GATTERMANN et EGGERS<sup>26</sup> (ce dernier a fait la synthèse), POLECK<sup>32</sup>, STAATS<sup>33</sup>, WILL<sup>34</sup> et EIJKMANN<sup>25</sup>.

L'asarone est une substance incolore, cristallisant en forme d'aiguilles système monocline, inodore, insipide, F. 61°, insoluble dans l'eau, soluble dans l'alcool, dans l'éther, le chloroforme et dans l'acide acétique glacial. CHARABOT et GATIN<sup>42</sup> disent que l'asarone s'oxyde d'une façon analogue à l'isoeugénol, à l'anéthol, à l'isosafran, pour donner de l'aldéhyde asarique.

La réaction microchimique de l'asarone est la suivante : Si l'acide sulfurique concentré est porté sur une coupe fraîche passant à travers un tissu contenant des cellules sécrétrices, la substance contenue dans la vésicule de ces cellules se colore en jaune et vire ensuite

au rouge pourpre, si l'asaron y est contenu. J'ai essayé cette réaction ; dans de nombreux cas, le liquide reste jaune sans prendre une teinte rouge. A l'état très jeune, les cellules sécrétrices deviennent jaunes sale avec ce réactif sans jamais virer au rouge, ce qui prouve qu'au moment où l'essence est préparée dans le protoplasme et déversée dans la vésicule, elle ne contient pas encore de l'asarone. Une élaboration et une transformation se fait donc à l'intérieur de la poche, dont les derniers produits sont une huile essentielle et de l'asaron, ce dernier étant dissout dans la première. Sous l'action de l'acide sulfurique concentré, la goutte à essence, contenant de l'asarone, change non seulement de couleur, mais encore de forme, elle devient sphérique. Un peu plus tard, on observe des hernies sortant de la sphère et ces évaginations, sortant d'une goutte rouge, renferment un liquide jaune. Le fait est intéressant à constater, mais difficile à interpréter.

L'asarone se trouve aussi dans l'essence de Calamus, dans l'essence de Matico et aussi dans *Piper angustifolium*.

L'*Asarum europæum* renferme, en outre, les substances suivantes : l'acide malique, l'acide citrique et ses sels de calcium, de magnésium et de potassium, des gommes, de l'amidon, du tannin, des résines, de l-pinen, l'éther eugénolméthylique, l'éther iso-eugénolméthylique et une huile bleue qui bout à 300°. L'*Asarum europæum* contient encore de l'anthocyane, ce glycoside se trouve dans toutes les parties de la plante, surtout dans la fleur.

Dans les autres espèces d'*Asarum* et dans le genre *Aristolochia*, nous avons les particularités suivantes à noter, d'après WEHMER<sup>43</sup> : *Asarum canadense* ne renferme pas d'asarone, mais on y trouve une huile essentielle, des terpènes, le méthyleugénol, le l-pinen, etc. ; *Asarum arifolium* contient une huile essentielle, de l'asarone, le safrol, le l-pinen, l'eugénol, le méthyleugénol ; *Asarum Blumei* renferme une huile essentielle, l'eugénol, le safrol ; *Aristolochia clematitis* contient une huile essentielle et l'acide aristolochique et 2 résines ; *Aristolochia serpentaria* possède une huile essentielle, du bornéol, du cymol, des terpènes ; *Aristolochia reticulata* une huile essentielle et du bornéol.

Il semble donc que la substance caractéristique des Aristolochiacées est une huile essentielle dont on ne connaît pas encore la composition et qui, dans certains cas, tient en dissolution de l'asaron.

## MOUVEMENTS FOLIAIRES ET FLORAUX

Au printemps, les colonies d'*Asarum europæum* ont l'air d'avoir été apprimées contre le sol ; il y a là peut-être l'effet du poids de la neige ou bien l'effet d'un tropisme.

Les expériences que j'ai faites m'ont montré les faits suivants : Les jeunes pétioles des feuilles qui viennent de sortir du bourgeon, sont nettement négativement géotropiques. Si l'on donne à ces pétioles une position horizontale (l'expérience étant faite avec des plantes en pot), ils se redressent verticalement. Mais ce géotropisme négatif ne subsistera pas pendant toute la vie de la feuille. Dans la forêt, les pétioles des feuilles restent dans la position dressée pendant tout l'été, cela leur permet d'émerger de ce qui les entoure, cela porte également le limbe vers la lumière. Les feuilles nées cette année passeront l'hiver et subsisteront jusqu'au mois d'août avant de tomber. Mais au printemps déjà, les pétioles des vieilles feuilles ne sont plus dressés, ils se tordent et touchent le sol, leur géotropisme négatif s'affaiblit donc à partir d'un certain moment et il est remplacé par une nastie. L'aspect aplati de la colonie, au printemps, s'explique donc par cette nastie.

Mes expériences m'ont montré qu'il s'agit ici, en effet, d'une nastie. J'ai placé mes plantes en pot, dans une position telle que les pétioles des anciennes feuilles étaient dans une direction plus ou moins verticale. l'un dressé, l'autre suspendu. Quelques jours après, les deux pétioles avaient repris une situation plus ou moins horizontale correspondant à leur manière d'exister dans la forêt. Dans cette expérience, l'une des feuilles s'abaisse, l'autre se relève pour occuper la position horizontale, mouvements qui indiquent une réaction géotropique. La lumière ne joue aucun rôle dans cette géonastie, car cette dernière se produit également à l'obscurité complète. C'est un phénomène lent, comparé à la réaction des jeunes feuilles. J'ai enregistré des cas cependant où les vieilles feuilles n'ont pas réagi du tout et sont restées dans la position anormale que je leur avait donnée. (Voir aussi figures 5 et 6).

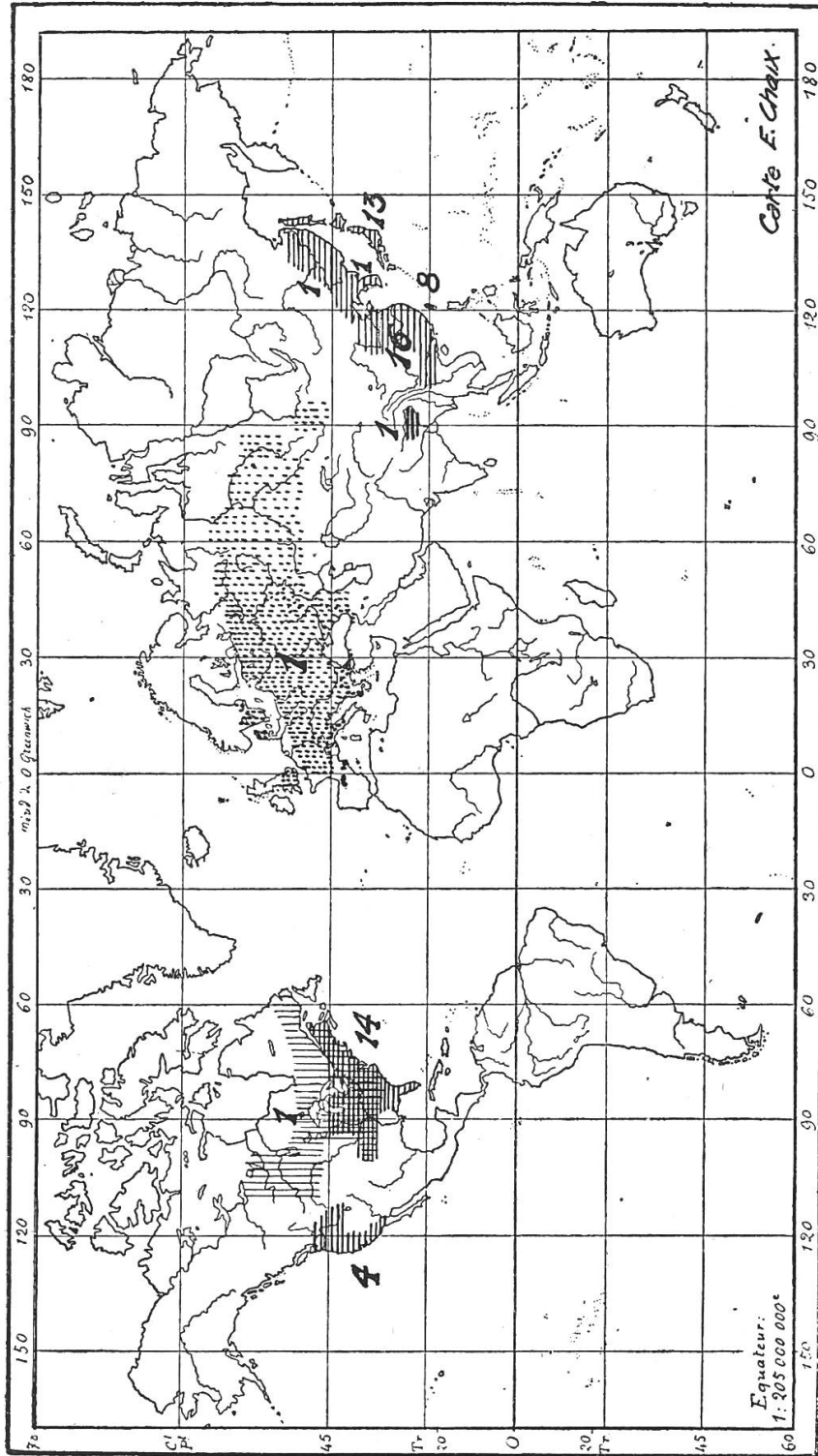
Toutes les jeunes feuilles sont positivement héliotropiques. J'ai fait des expériences avec des plantes demi étiolées, portant de longs pétioles avec de petits limbes. Lorsqu'on coupe le limbe, la réponse phototropique ne se fait plus, même après un temps prolongé, le limbe est donc l'organe percépteur. La sensibilité photo-

tropique s'affaiblit avec l'accroissement du limbe. Les vieilles feuilles, à gros limbe, sont presque complètement insensibles à la lumière.

La photographie No 1, planche I, montre quelques plantes cultivées en pot. La différence de comportement des jeunes et des vieilles feuilles est bien visible.

Le pédoncule de la fleur en bouton est négativement géotropique ; après l'anthèse et avant la pollinisation de la fleur, il est plagiotrope, presque positivement géotropique. Le pédicelle, dans ce dernier cas, est courbé près de son insertion sur la tige, l'axe floral et une partie du pédoncule sont dirigés suivant l'horizontale. Si l'on donne à l'axe floral une position verticale, l'ouverture de la fleur étant dirigée vers le haut ou vers le bas, le pédicelle fait une courbure telle que l'axe floral est toujours ramené dans une situation horizontale. Tout cela change avec la pollinisation. La fleur pollinisée est, en effet, insensible à la pesanteur, elle se maintient dans les positions anormales qu'on lui donne. Il n'y a donc pas de mouvements post-floraux.

Avant l'éclosion du bourgeon, la vernation a pour effet de plisser la feuille suivant la nervure médiane, la face inférieure étant extérieure. A ce moment, le pétiole est 2 à 3 fois plus court que le limbe et à son insertion sur ce dernier, il fait une courbure appréciable, voir fig. 19 c. A l'épanouissement, le pétiole s'allonge beaucoup et la courbure, dont nous avons parlé, s'accroît jusqu'à faire un angle droit entre le pétiole et la nervure médiane. La pointe de la feuille est tournée vers le bas et le pétiole fait une courbure qui ressemble à la crosse chez les jeunes plantules de beaucoup de Dicotylédonnées lorsqu'elles sortent de terre (fig. 73). Mais cet état ne dure pas longtemps et, par une croissance exagérée du côté inférieur de l'insertion du pétiole, jointe à un diagéotropisme du limbe, ce dernier se renverse et se déploie et expose maintenant sa face supérieure vers le ciel. La nervure médiane fait une rotation de presque 180° dans un plan vertical. Il semble que l'insertion du pétiole sur le limbe joue ici le rôle d'un organe moteur. Or, les plantes étiolées que j'ai eu l'occasion d'observer, ont conservé cette courbure pendant assez longtemps (1 semaine environ), tandis que les feuilles exposées à la lumière ouvrent leur limbe dans l'espace d'un jour après l'éclosion. Il semble donc que la présence de la lumière soit nécessaire pour déclencher les mouvements décrits.



Carte montrant la distribution géographique du genre *Asarum*. Lignes verticales entières : *Asarum canadense*. Lignes verticales pointillées : *Asarum europaeum*. Lignes horizontales : les autres espèces du genre *Asarum*. Les chiffres indiquent le nombre d'espèces que l'on trouve dans les régions correspondantes.

ÉCOLOGIE ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DU GENRE *Asarum*.

Le genre *Asarum* est entièrement de l'hémisphère boréal, nulle part, il n'arrive à franchir l'équateur. Cependant, le plus grand nombre des espèces vit dans un climat subtropical, et il n'y a que deux espèces qui vont très loin dans le nord. Bien que les différentes espèces d'*Asarum* vivent sous des conditions climatiques différentes, il y a pourtant quelques traits qu'elles ont en commun dans leurs exigences écologiques. Ce sont toutes des plantes de sous-bois, aimant l'humidité et l'ombre, et toutes se trouvent aux flancs des collines et des montagnes et ne descendent que rarement dans la plaine.

Pour ce qui concerne l'*Asarum europæum* en particulier, il vit dans le sous-bois des plantes suivantes : *Corylus*, *Cornus*, *Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Quercus*, *Fagus* et *Abies*. Quant au sol, l'*Asarum* croît indifféremment sur le calcaire, la molasse, l'ardoise, les terrains volcaniques et siliceux. Il se rencontre jusqu'à l'altitude de 1800 m. en Haute-Savoie (G. BEAUVERD). HAYATA a trouvé une espèce en Formose, l'*Asarum albomaculatum* qui, dans cette île, monte jusqu'à 1950 m.

KRATZMANN <sup>44</sup> a trouvé quelques spécimens d'*Asarum europæum* dans un endroit humide en plein soleil. Les feuilles qu'il a étudiées avaient un tissu pallisadique bien développé et possédaient beaucoup plus de stomates que les plantes qui ont poussé à l'ombre. Cet auteur se trompe cependant s'il croit que cette espèce n'a pas de tissu pallisadique lorsqu'elle vit à l'ombre ; ce tissu est, au contraire, très distinctement différencié.

L'*Asarum europæum* est une plante qui forme des colonies ; d'autres espèces lui ressemblent à cet égard. La formation de la colonie est due à la présence d'un rhizome et au mode de dissémination peu rationnel. Les graines de l'*Asarum europæum* sont déposées en terre non loin de la plante mère par un mouvement de bascule du fruit qui tombe en loques. La dissémination au loin est assurée par les fourmis. Cette espèce est myrmécochore suivant SERNANDER <sup>45</sup> et il la classe dans le groupe qu'il appelle *Viola odorata typus*.

À propos du mode de dissémination de l'*Asarum europæum*, il ne faut pas perdre de vue le fait suivant : Il est rare de trouver des

rhizomes de cette plante sur lesquels on puisse compter plus que dix années de végétation. C'est dire qu'à partir de sa dixième année de vie environ, la plante laisse dépérir les plus vieilles parties de son rhizome et, pour chaque nouvelle poussée qui apparaît au sommet du rhizome, il s'en détruit une à l'autre bout de ce même organe. Ce qui nous intéresse dans ces faits, c'est que cette manière de végéter fait progresser la plante sur le terrain ; cela disloque les colonies. Si le rhizome restait intact et ne détruisait pas ses vieilles parties, l'*Asarum europæum* ressemblerait à une longue liane couchée par terre.

La distribution géographique de l'*Asarum europæum* est la suivante :

En *Suisse* on le trouve pour ainsi dire partout, sauf dans le canton d'Uri. Dans les Grisons, il existait autrefois autour de Coire, mais aujourd'hui, on ne le trouve que dans la partie nord de ce canton, près de Maienfeld (Braun-Blanquet). Il abonde dans tout le Jura, il évite le Valais continental, n'étant caractéristique que pour le Bas-Valais et pour les environs de Loèche-les-Bains où se trouvent des colonies de plantes atlantiques.

On le trouve dans presque toute la *France*, sauf dans l'ouest, dans les Pyrénées et la région méditerranéenne. Pour l'*Espagne*, il est signalé autour de Burgos et en Catalogne, dans les Pyrénées. Manque au *Portugal*.

En *Grande-Bretagne*, ce n'est pas une plante abondante, existe en *Angleterre*, mais manque totalement en *Ecosse* et en *Irlande*. En *Belgique*, c'est une plante rare, il n'y a que quelques petites stations. Manque en *Hollande*.

Pour l'*Allemagne*, c'est une plante abondante, mais elle manque dans les plaines du nord de ce pays : *Hanovre*, *Mecklemburg*, *Schleswig-Holstein*. En *Prusse orientale* elle existe, mais ne passe à l'ouest de l'Oder qu'isolément. Existe cependant en *Silésie*. HERMANN<sup>47</sup> donne comme limite boréale : région calcaire belge, Münstereiffel, Unterlahntal, Siegen, Rinteln, Hildesheim, Altmark, Pommern, ingrisches Kalkgebiet, rive orientale du lac Onega, vallée de l'Onéga ; à part cela, sauvage.

L'*Asarum europæum* existe au *Danemark*, dans le sud de la *Suède* (LINNÉ<sup>81</sup>, HARTMANN<sup>84</sup>, etc.), n'existe pas en *Norvège*, ni en *Laponie*, n'est pas signalée pour l'*Islande* ni pour l'île de *Gothland*.

Pour la *Russie*, LEDEBOUR <sup>74</sup> donne les indications suivantes : « Hab. in Russia media, a Neva fl. usque ad M. Uralenses, Petro-poli, Esthonia ins. Osilia, Livonia, Curonia, Lithuania, Warsawia, Volhynia, Kursk, Pensa, Mosqua, Nishegorod ad Wolgam médiam, pr. Sysram, Kasan, Wiatka, Perm et Australi, Podolia, Ucraina, Iekaterinoslaw et ad Tanain inque Sibiria uralense, pr. Jekaterinenburg, Tjumen, Slaloust in prov. Iset.

β in provinciis caucasicus in promontor Cauc. occid., Iberia occid. Imeretia, Guria. »

GORDJAGIN <sup>56</sup> a trouvé l'*Asarum europæum* dans les régions, entre 49 et 61° lat. et 30 et 45° long, à partir de Petrograd. KRYLOW <sup>49</sup> l'a signalé autour de Tomsk et dans l'Altaï.

Pour ce qui concerne le *Caucase*, il y a, suivant certains auteurs, une variété *caucasium*.

BOISSIER <sup>46</sup> a trouvé la plante près de *Constantinople* et en *Géorgie*.

En *Grèce*, son existence serait douteuse ; on l'a signalée cependant en *Cephalonie* (HELDREICH <sup>112</sup>). On la trouve en *Yougoslavie*, en *Bulgarie*, en *Roumanie*, en *Moldavie*, en *Bessarabie*, dans la *Dobrodja*, en *Transylvanie*. Elle existe tout le long de l'*Adriatique* depuis le *Monténégro* jusqu'en *Bosnie* ; on la trouve en *Hongrie*, dans les *Carpathes* ; en *Autriche*, en *Bohême* et dans le *Tyrol*.

Pour l'*Italie*, on la signale dans tout le nord, d'*Istrie* au *Piémont*, dans les *Appenins* jusqu'au *Piceno*.

D'après la distribution en Suisse, il est probable que si l'on faisait l'étude dans le détail, on trouverait que l'*Asarum europæum* manque partout dans les régions steppiques.

Vu le mode de dissémination myrmécochore, une aire de distribution aussi immense présente quelque chose de remarquable (voir la carte page 10).

L'aire de distribution de l'*Asarum canadense* est très grande aussi, mais elle est loin d'atteindre celle de l'*Asarum europæum* (voir la carte).

La carte que j'ai dressée n'a pas pu être faite avec toute la précision voulue, car les indications qui étaient à ma disposition pour certaines espèces, étaient par trop sommaires. En outre, il faut se rappeler que l'ordre est loin d'être établi dans le genre *Asarum*, les synonymes sont très abondants ; c'est pour cela que je ne donne les chiffres ci-dessous qu'avec une certaine réserve. Néanmoins,

la carte telle qu'elle est, nous donne une idée déjà assez bonne de la distribution des *Asareæ* dans le monde.

Voici comment sont distribuées les espèces dans le monde :

- 4 espèces pour la côte pacifique des Etats-Unis
- 14 » pour la côte atlantique des Etats-Unis  
et le centre.
- 1 » au Canada.
- 1 » en Europe-Sibérie.
- 1 » au pied de l'Himalaya ( Butan)
- 16 » en Chine.
- 1 » en Corée.
- 1 » en Mandchourie.
- 13 » au Japon, l'une d'elles à l'île de Sakhaline.
- 8 » en Formose.

Il existe, en outre, en Chine, aux bords du Yang-Tsé-Kiang, une plante qui mérite notre attention, à savoir le *Saruma Henryi*. A certains égards, cette plante est plus proche de l'*Asarum europæum* qu'elle ne l'est des espèces chinoises et japonaises.

En ce qui concerne les affinités entre les différentes espèces d'*Asarum*, nous avons ceci :

Les espèces de l'Amérique du Nord se ressemblent toutes plus ou moins entre elles et se rapprochent toutes de la forme de l'*Asarum europæum*, qui ne diffère que peu de l'*Asarum canadense*. La plupart des espèces de l'Extrême-Orient sont nettement distinctes des espèces précitées. Celles de *Formose*, du *Japon* et de la *Chine*, se ressemblent beaucoup entre elles ; cependant, fait à retenir, il y a, au Japon, des espèces qui ressemblent plus ou moins à l'*Asarum europæum*. Au point de vue des affinités des espèces, on pourra donc distinguer deux grands groupes : 1. Groupe américo-européen. 2. Groupe de l'Extrême-Orient (avec l'exception mentionnée).

Nous avons vu que l'*Asarum europæum* accuse une aire de distribution très vaste. Or, la théorie de WILLIS suppose que les espèces de très grande extension soient les plus anciennes, celles de plus faible extension les plus modernes. A juger donc d'après cette théorie, l'*Asarum europæum* et l'*Asarum canadense* représenteraient les espèces les plus anciennes du genre *Asarum*. Mais il y a une série de faits qui viennent déranger cette conclusion, ce qui montre que la théorie de WILLIS ne saurait, à elle seule, amener à des résultats justes dans tous les cas.

On trouve dans le genre *Asarum* tous les intermédiaires entre l'ovaire infère et l'ovaire franchement supère, et il y a, à ce point de vue, une certaine analogie avec les *Nymphéacées*. Au point de vue phylogénétique, il semble évident que ceux des *Asarum* qui ont l'ovaire semi-infère ou presque supère, pourraient être considérés comme les plus primitifs. Ce caractère peut être soit une réminiscence ancestrale, soit une réversion, un retour au type voisin des *Polycarpicées*. D'après cela, l'*Asarum europæum* n'apparaît pas comme un type primitif, car il a l'ovaire infère.

Dans le genre *Saruma*, il y a, en plus des 3 lobes, des sépales, trois pièces pétaloïdes qui rendent la fleur semblable à celle des *Anonacées*. D'autre part, les carpelles se séparent et s'individualisent à la maturité du fruit, d'une manière qui rappelle la disposition rencontrée chez les *Magnoliacées* du groupe des *Illiciées* et chez l'*Asarum europæum* (voir fig. 118). Donc, pour le caractère des pétales, *Saruma* est plus primitif que les *Asareæ*, tandis que pour son ovaire infère, il est aussi avancé dans la série que l'*Asarum europæum*.

Dans le genre *Asarum*, les renseignements sur l'ancienneté, tirés de la disposition de l'ovaire, ne concordent pas avec ce que nous enseigne, à ce point de vue, la morphologie du périgone. Ainsi, *Asarum Thunbergii* montre un périgone hautement développé par son rétrécissement et les détails de sa surface et il présente, en même temps, un ovaire semi-infère à caractère primitif. Dans *Asarum hypogynum*, à ovaire supère, les étamines sont particulièrement primitives, mais la zygomorphie marquée de ce périgone indique, d'autre part, un progrès qu'on ne trouve pas au même degré chez *Asarum europæum*. En présence de ces faits contradictoires, il est impossible d'attribuer une importance fondamentale au fait que l'ovaire est infère ou supère. Ce sont là des variantes comme on en rencontre si communément dans le groupe des *Saxifragées*. Cette incertitude dans la morphologie des *Asareæ*, qui empêche pour le moment d'établir une classification bien claire, rend l'interprétation de la géobotanique de ce genre plus difficile.

Il y a quelques espèces du Japon, comme l'*Asarum Blumei* et l'*Asarum caulescens*, qui n'ont pas un grand périgone, caractère qui les rapprocherait de l'*Asarum europæum* et des espèces américaines. Si la construction du périgone est un caractère essentiel de la classification (chose qui, ici, semble probable), il paraît donc

que la souche de laquelle dérive l'*Asarum europæum* a fourni des représentants qu'on trouve sur des points très éloignés les uns des autres sur l'hémisphère boréal.

Nous avons vu que de l'Espagne aux montagnes de l'Altaï, il n'y a qu'une seule espèce d'*Asarum*, alors que dans le reste de l'hémisphère, le nombre d'espèces est considérable. Ce fait semble indiquer que l'*Asarum europæum* est plutôt d'origine relativement récente, mais remontant certainement au delà de la dernière glaciation. Dans sa distribution en Suisse, on ne trouve plus trace des dérangements occasionnés par la glace et si, dans le nord de l'Allemagne, la plante manque, ce n'est peut-être pas un effet des glaciations, car elle aime plutôt les collines et les montagnes que la plaine. Sa pénétration dans le Danemark et le sud de la Suède reste inexplicée. Si elle ne va pas plus au nord, cela est dû, probablement, à ce que la période de végétation est trop courte dans les régions boréales. La plante végète fort bien dans les froids de la Sibérie et dans les montagnes de la Savoie à 1800 m.

Un fait important, qui montre la préexistence de la plante pendant les périodes glaciaires, a été fourni par la découverte d'un *Asarum europæum* fossile. BRÜCKMANN-JEROSCH a, en effet, trouvé des restes de cette plante dans les matériaux d'un delta, près de Kaltbrunn (St-Gall). Ce delta, créé par l'apport des dépôts d'une rivière, a dû exister pendant la glaciation de Buhl. Bien que la période de Buhl soit la dernière glaciation survenue en Suisse, le fait est néanmoins intéressant et à retenir. Ceci permet de supposer que l'*Asarum europæum* n'a pas été entièrement chassé pendant les grandes glaciations et que dans les pays non submergés dans la glace, il a pu continuer à végéter, malgré le climat froid qui existait en Europe.

La structure de la feuille et la longueur de cette dernière caractérisent l'*Asarum europæum* plutôt comme un type subtropical que de régions tempérées. La distribution d'autres genres de la même famille indique aussi une origine intertropicale. La forme des feuilles de l'*Asarum* rappelle celles des lianes et n'est pas rare dans le genre *Aristolochia*. Ce qui permettrait donc de dériver le genre *Asarum* du gros de la famille par adaptation à la vie silvatique. Au surplus, la structure anatomique des tiges ne s'oppose pas à cette manière de voir, ainsi que la zygomorphie rencontrée dans quelques espèces d'*Asarum*.

(Ouvrages consultés, voir à la fin, Nos 46 à 132. Il est impossible de donner ici une liste bibliographique complète pour tout le genre *Asarum*. Je n'ai mentionné que les ouvrages les plus importants.)

#### EVOLUTION DE LA PLANTE DEPUIS LA GERMINATION JUSQU'À L'ÂGE ADULTE.

La manière dont l'*Asarum europæum* passe les premières années de sa vie n'a pas encore été décrite par les botanistes, et il y a là des faits intéressants à signaler.

Les cotylédons ont une forme ovale terminée en une légère pointe et il y a entre eux un bourgeon formé de deux écailles protégeant une petite feuille pétiolée (fig. 1). L'axe hypocotylé est long d'environ 2 cm. et se continue par une racine primaire ramifiée de 4 cm. environ. La racine primaire est du type diarque avec quatre plages de liber. La transposition des vaisseaux dans le collet se fait d'une façon un peu désordonnée.

Nous nous demandons quels sont les rapports qu'aura le futur rhizome avec l'axe hypocotyle et quel est le sort final de cet axe ?

Du bourgeon entre les deux cotylédons va sortir une seule feuille pétiolée et dans la même année, cette dernière restera l'unique production de la jeune plantule (fig. 2). L'*Asarum europæum* continuera à ne produire habituellement qu'une seule feuille par année et cela pendant environ 8 à 10 périodes de végétation. Chaque année, il produira un petit bout de rhizome, lequel porte la feuille unique, et ce rhizome ainsi formé fait tout simplement suite à l'axe hypocotyle.

Mais après la naissance de la première feuille pétiolée, le petit rhizome déjà formé se rend très vite indépendant de la racine principale en enfonçant dans le sol une forte racine adventive, R. fig. 2. L'axe hypocotylé est tout d'abord dressé, mais peu à peu se couche et après l'enfoncement de la racine adventive dans le sol, il est appliqué contre la terre.

La figure 3 nous montre l'*Asarum europæum* au stade unifoliaire âgé de plusieurs années, le rhizome s'est allongé, le limbe des feuilles s'est agrandi et le bourgeon est protégé par 3 écailles à ce moment.

Au stade juvénile à feuille unique, va suivre un stade bifoliaire sans fleurs. Le passage de l'un à l'autre est brusque, c'est-à-dire qu'au printemps d'une certaine année de végétation (peut-être

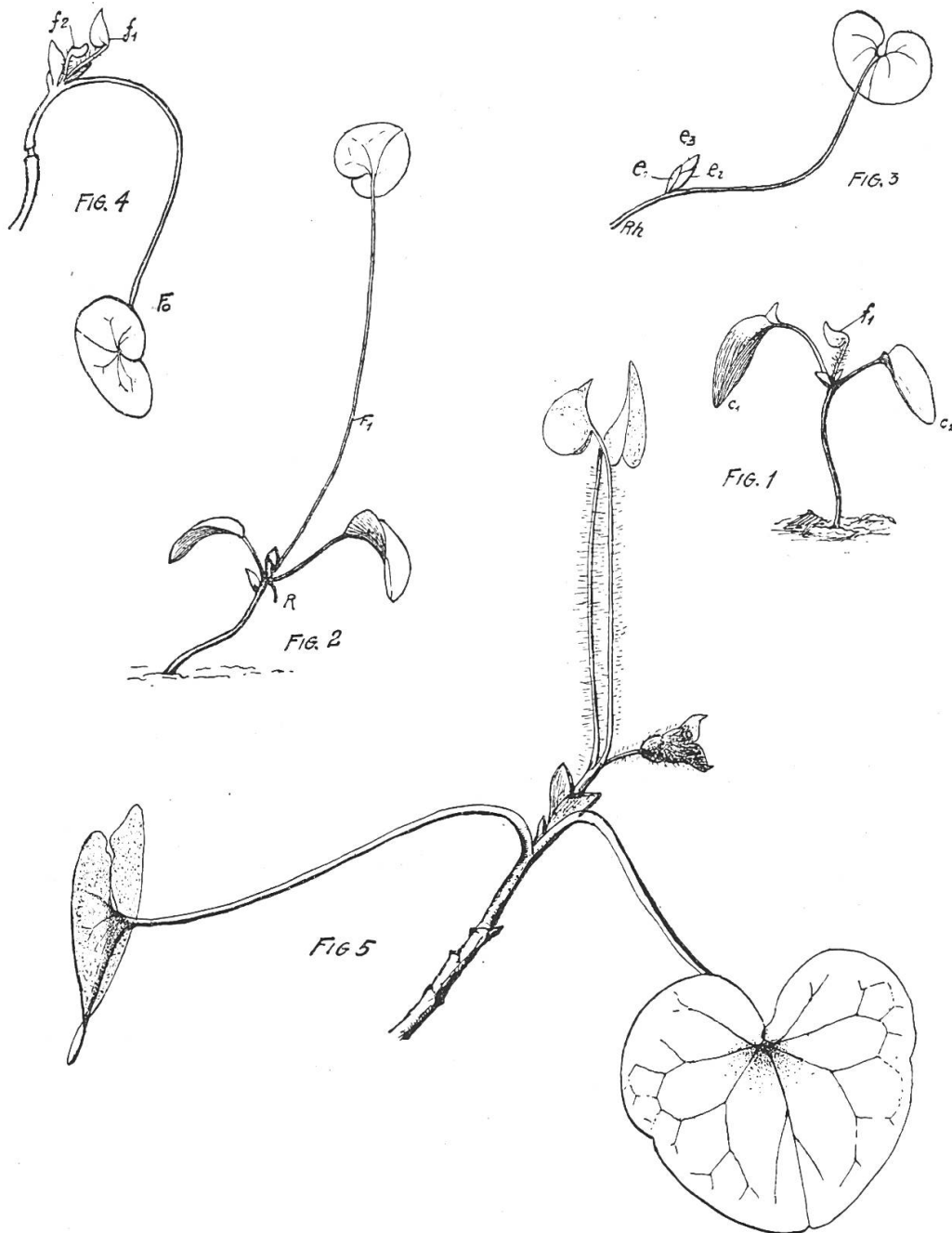


Fig. 1. — Jeune plantule ;  $c_1$  et  $c_2$ , les cotylédons ;  $f_1$ , feuille pétiolée.

Fig. 2. — La même que fig. 1, mais à un stade plus avancé.  $R$ , racine adventive,  $F_1$  feuille pétiolée unique de la première année de végétation.

Fig. 3. — Stade unifoliaire ;  $Rh$ , rhizome ;  $e_1, e_2, e_3$ , les écailles du bourgeon.

Fig. 4. — Passage du stade unifoliaire au stade bifoliaire ;  $F_0$ , feuille unique de l'année précédente ;  $f_1$  et  $f_2$  feuilles pétiochées nouvelles.

Fig. 5. — L'*Asarum europaeum* au mois de mars. Le dessin montre les deux jeunes feuilles négativement géotropiques, les vieilles feuilles présentant une exonastie, et la fleur à pédoncule plagiotope.

la huitième, chose difficile à préciser), la plante produira simultanément 2 feuilles pétiolées  $f_1$  et  $f_2$ , fig. 4, qui grandiront côte à côte et qui atteindront à peu près la même taille dans la même année. Dans la figure 4, la feuille  $F_0$  représente la feuille unique de l'année précédente. Le rhizome, à ce moment, s'est déjà rendu complètement indépendant de la racine primaire, grâce à ses racines adventives. L'axe hypocotyle et la racine primaires dépérissent après un certain temps.

Le stade bifoliaire subsiste pendant plusieurs années sans produire des fleurs. Dès que la fleur apparaît, l'*Asarum europæum* entre

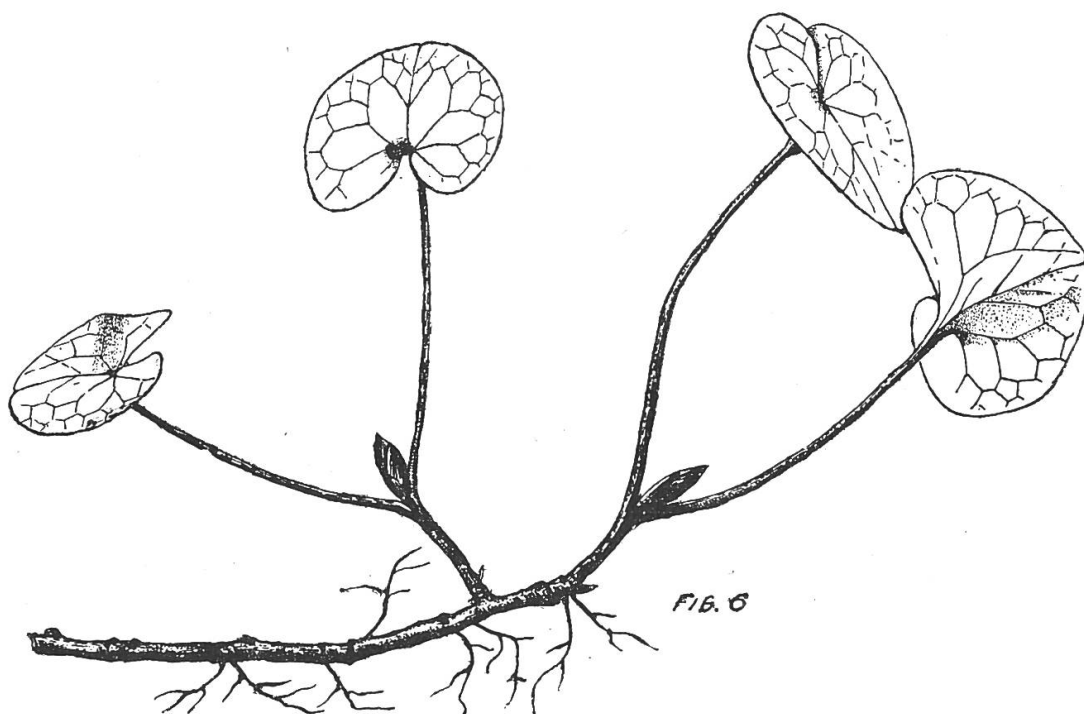


Fig. 6. — L'*Asarum europæum* au mois d'octobre.

dans la troisième période de sa vie, qui peut être considérée comme le stade adulte. A ce stade, le rhizome a une certaine longueur qui, quelquefois, correspond à environ 10 années de végétation. Cette longueur se maintient sensiblement constante, la plante laisse donc dépérir les anciennes parties à mesure que de nouvelles se forment. A l'âge d'adulte le rhizome continue à produire des racines adventives. Ces dernières apparaissent généralement bientôt après l'éclosion du bourgeon et prennent naissance sur le cylindre central du jeune rhizome nouvellement formé. La figure 5 représente l'*Asarum europæum* tel qu'il est au mois de mars avec les deux

vieilles feuilles touchant le sol, les jeunes feuilles dressées et la fleur plagiotrope. La figure 6 montre la plante telle qu'elle se présente au mois d'octobre, il y a, à ce moment déjà, un bourgeon fortement développé à l'aisselle de la feuille supérieure. Les pétioles des feuilles commencent déjà au mois d'octobre à atténuer leur géotropisme négatif, ce qui se manifeste par un écartement entre les deux.

Le développement décrit ci-dessus est celui qui se fait normalement. J'ai constaté cependant dans mes cultures que l'*Asarum europæum*, au stade juvénile, peut produire quelquefois une deuxième feuille pendant la même année bien qu'assez tardivement. Cela montre que l'inhibition, qui empêche la deuxième feuille de pousser en même temps que la première, est assez faible. A partir d'un certain âge, cette inhibition cesse d'exister pour la deuxième feuille, mais elle n'est jamais complètement abolie, car la plante ne dépasse pas le stade bifoliaire.

#### LE SOMMET VÉGÉTATIF ET LE DÉVELOPPEMENT DES FEUILLES.

Le sommet végétatif de l'*Asarum europæum* ressemble à celui de toutes les plantes distiques, c'est-à-dire qu'il y a un plan de symétrie qui passe par les deux orthostiques (voir fig. 13). Le point végétatif jeune ne diffère pas du vieux, la différence que l'on croit observer à première vue n'est qu'apparente.

Considérons d'abord le sommet végétatif juvénile tel qu'il se présente au stade unifoliaire. Lorsqu'on ouvre un bourgeon à ce stade, on trouve sur le pétiole de la seule feuille qu'il renferme, une languette (voir fig. 7), qui représente le sommet végétatif portant un mamelon. En coupe, la chose se présente comme le montre la figure 8, dans laquelle le tissu embryonnaire est en noir,  $e_1$  et  $e_2$ , sont les écailles,  $f$  la feuille pétiolée unique qui sortira au printemps. En ce qui concerne l'emplacement de ce cône végétatif, nous pouvons faire les suppositions suivantes : 1° La zone noire pourrait être une terminaison du rhizome (ce dernier a été délimité par une ligne pointillée sur notre dessin) ; 2° Le tissu embryonnaire pourrait être considéré comme étant à l'aisselle de la feuille  $f$ . Il nous semble que les deux suppositions sont également bien soutenables et qu'ici le cône principal fonctionne comme bourgeon axillaire de la dernière

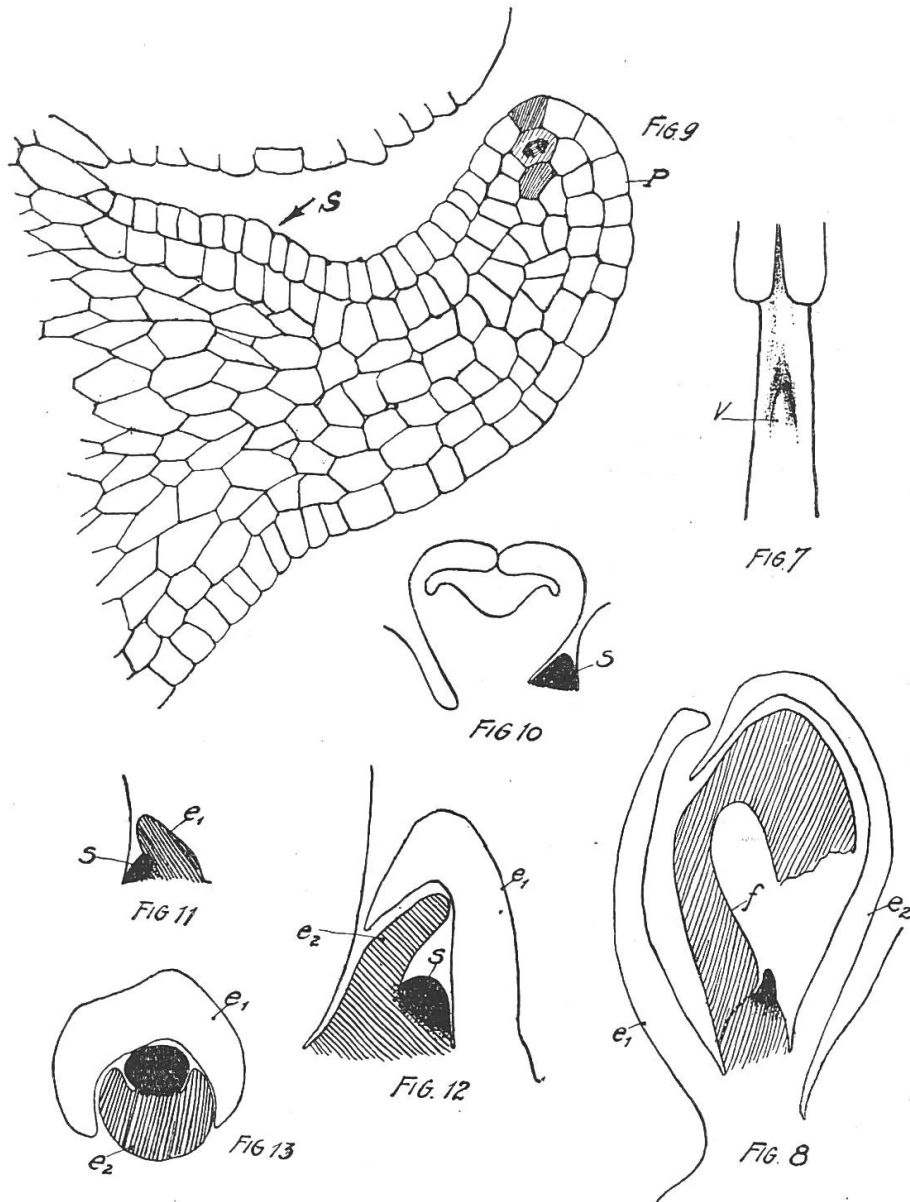


Fig. 7. — V, sommet végétatif au stade unifoliaire, appliqué, en forme de petite languette, contre le pétiole de la feuille unique.

Fig. 8. — Coupe à travers un bourgeon au stade unifoliaire ;  $e_1$ ,  $e_2$ , écailles ; f, feuille pétiolée unique à la base de laquelle on voit, en noir, le sommet végétatif.

Fig. 9. — Sommet végétatif, fortement grossi ; P, primordium d'une feuille, avec les trois cellules histogènes hachurées ; S, cône végétatif proprement dit.

Fig. 10. — Petite fleur au début de sa formation, avec cône végétatif, S.

Fig. 11. — Prolifération du premier primordium,  $e_1$ , sur le cône S.

Fig. 12. — Prolifération du deuxième primordium,  $e_2$  ;  $e_1$ , premier primordium déjà en forme d'écaille.

Fig. 13. — Coupe transversale à travers le stade fig. 12.

pièce foliacée produite dans l'année, chose qui se vérifie aussi sur la plante adulte.

La figure 9 donne le détail du point végétatif à un plus fort grossissement. Nous constatons, sur ce dessin, que le véritable cône végétatif se trouve en S et que la partie saillante, formant la languette P, est le primordium de la première écaille d'un nouveau bourgeon en voie de formation. Déjà à ce stade précoce, les tissus commencent à se différencier, on y remarque les 3 histogènes (cellules hachurées) et les 3 zones issues de ces centres.

Le primordium de la pièce foliacée P est né sur le cône S, mais ce cône est très vite dépassé par les mamelons auxquels il donne naissance et il apparaît toujours comme s'il était à l'aisselle de la pièce foliacée en voie de création. Lors de la naissance des primordiums, on ne trouve pas à leur aisselle de tissu embryonnaire constitué en cône axillaire proprement dit, ce dernier se formera plus tard à un stade de développement plus avancé de la feuille.

Le cône végétatif adulte produit deux pièces de plus que le jeune, mais en principe, les deux tissus sont identiques en forme.

Lorsque toutes les pièces d'un bourgeon adulte sont constituées, le cône végétatif passe à un stade de repos passager. Il subit une inhibition du fait de la présence de la fleur, la figure 10 le montre à côté de cette dernière. Ceci se passe à peu près au mois de juin. Un mois plus tard, il est encore au repos, mais à ce moment, il est appliqué contre l'aisselle de la dernière feuille du bourgeon, exactement de la même manière qu'au stade juvénile, comme le montre la figure 8. Ce cône se réveillera au mois de septembre environ pour constituer un nouveau bourgeon. Mais les froids de l'hiver l'arrêteront dans son développement, qu'il reprend après l'anthèse au mois d'avril-mai.

La manière dont les pièces se suivent sur le cône végétatif adulte, est représentée dans les figures 11 et 12. Ici encore, les mamelons dépassent très vite le cône sur lequel ils sont nés. Dans la figure 11,  $e_1$  est la première écaille d'un bourgeon en voie de formation. La figure 12 montre la deuxième écaille née du côté opposé à  $e_1$ , les pièces se suivent ainsi alternativement d'un côté et de l'autre jusqu'à la production de la fleur.

Le diagramme, figure 21, nous montre la situation et l'ordre d'apparition de chacune des pièces d'un bourgeon à quatre écailles. D'après ce schéma et d'après la figure 82, on comprend que lors

de la production de la fleur, il se passe ceci : Le cône végétatif, après avoir fait naître la feuille  $f_2$ , se sépare en deux masses, dont l'une à l'aisselle de la feuille  $f_1$  donnera naissance à la fleur, et dont l'autre, à l'aisselle de la feuille  $f_2$ , reste tissu embryonnaire et cône principal (p). Chacune des autres pièces foliacées produira, secondairement, un bourgeon axillaire à son aisselle.

Pour ce qui concerne le développement ultérieur des mamelons, il y a deux cas à considérer : 1° Evolution en écaille ; 2° évolution en feuille pétiolée.

Pour les deux cas, les primordiums passent d'abord par un stade écailleux, légèrement ascidié (fig. 14). Les primordiums, qui deviendront des écailles, ne subissent pas de grands changements de forme à partir de ce stade, et se développent suivant le schéma habituel des feuilles simples, sans produire à leur base un pétiole. Ces écailles se comportent, dans leur développement ultérieur, comme des limbes arrêtés dans leur évolution. Elles conservent même à la fin de cette dernière une nervure médiane voûtée.

Les primordiums qui deviendront des feuilles pétiolées, subissent un développement pleuroplaste. La feuille lobée n'est pas rare chez l'*Asarum europæum*, mais la feuille non lobée est dominante. Dans le genre *Aristolochia*, il y a des espèces à feuilles nettement trilobées et tous les intermédiaires jusqu'à la feuille simple. Le développement embryonnaire des feuilles de l'*Asarum europæum* rappelle celle d'une feuille trilobée, mais le développement pleuroplaste efface bien vite cet effet et aboutit habituellement à une feuille réniforme parfaite.

Au stade fig. 15, nous voyons le début de la formation du limbe ; il apparaît comme une prolifération du bord du phyllopoïde. L'accroissement du limbe est plus fort vers la base que vers le sommet. La ligne blanche (fig. 16, *b*), indique nettement la limite entre le limbe *l*, nouvellement formé, et ce qui deviendra la nervure médiane. Le pétiole, à ce stade, commence à se former et nous constatons qu'il produit une courbure, *c*, à son insertion sur le limbe ; cette dernière s'accroîtra même après l'éclosion du bourgeon. Dans la figure 17, la feuille est vue de côté en A et elle est déployée en B. A ce stade encore, il est difficile d'étaler le limbe sur un plan, vu que la nervure médiane est encore courbée. C'est dans la région Z qu'a lieu le maximum d'accroissement et cela transformera ce limbe cordiforme en limbe réniforme. La figure 18,

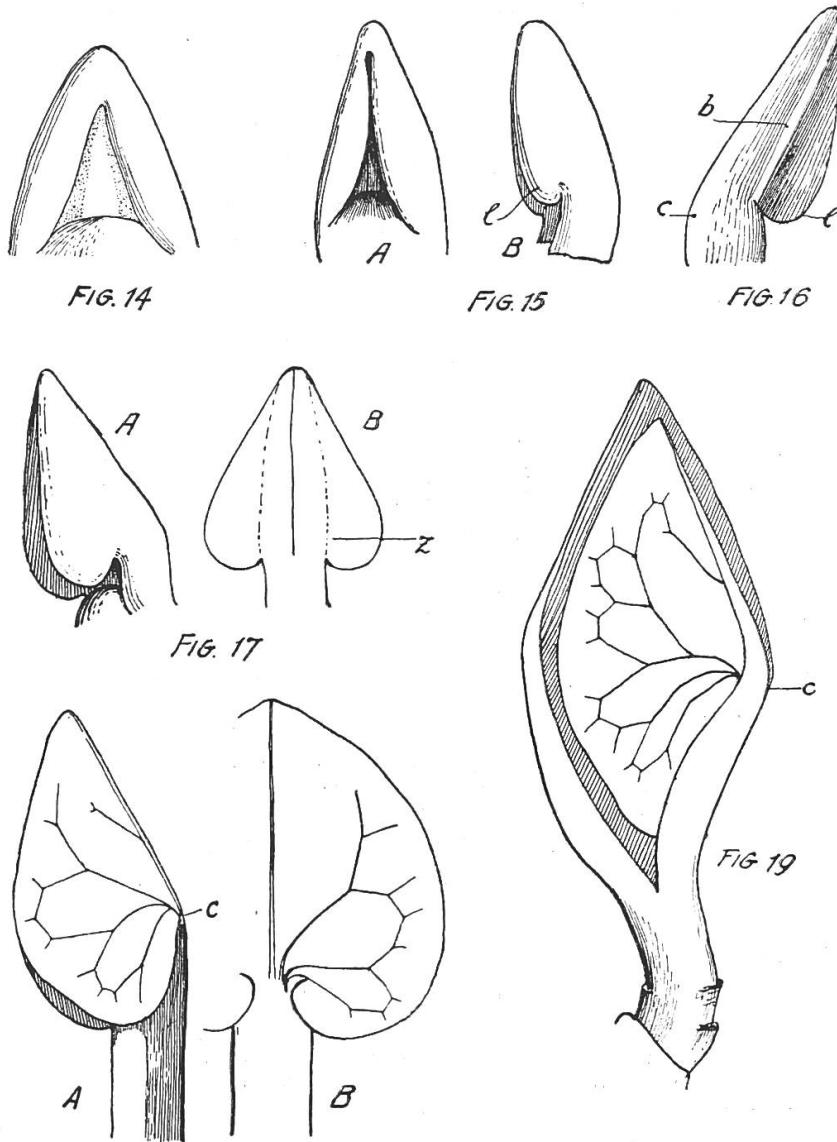


Fig. 14. — Primordium d'une feuille.

Fig. 15. — Début de la formation du limbe, l ; A, vue par devant ; B, vue de côté.

Fig. 16. — Stade plus avancé du développement pleuroplaste du limbe ; l, limbe ; b, ligne blanche dénotant une démarcation entre le limbe et la nervure médiane. Formation d'un pétiole avec courbure en c.

Fig. 17. — Stade plus avancé du développement de la feuille. A, vue de côté, position naturelle ; B, dépliée ; Z, zone du maximum d'accroissement du limbe.

Fig. 18. — Formation des nervures ; c, courbure ; A, position naturelle ; B, dépliée.

Fig. 19. — La manière dont les feuilles sont pliées dans le bourgeon. Les parties du limbe tournées vers l'observateur sont supposées enlevées.

A et B, montre une feuille presque achevée avec une partie de la nervation déjà constituée. Dans la figure 19 enfin, nous montrons comment les jeunes feuilles sont pliées dans le bourgeon, la courbure *c* est ici encore très forte et le limbe est plié en deux.

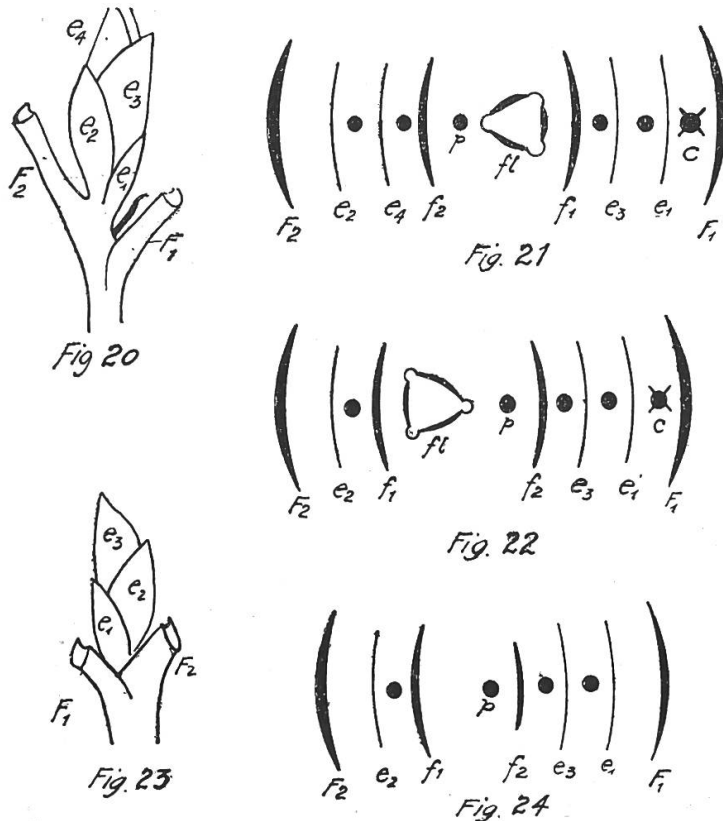


Fig. 20. — Bourgeon à 4 écailles, contenant une fleur.

Fig. 21. — Diagramme d'un bourgeon à 4 écailles avec fleur.

Fig. 22. — Diagramme d'un bourgeon à 3 écailles avec fleur.

Fig. 23. — Bourgeon à 3 écailles sans fleur.

Fig. 24. — Diagramme d'un bourgeon à 3 écailles sans fleur. Dans toutes les figures  $F_1$ ,  $F_2$ , vieilles feuilles pétiolées ;  $f_1$ ,  $f_2$ , nouvelles feuilles pétiolées ;  $e_1$ ,  $e_2$ ,  $e_3$ ,  $e_4$ , écailles ; *fl*, fleur ; *p*, sommet végétatif ; *c*, cicatrice du pédicelle du fruit. Les pièces sont numérotées dans l'ordre de leur apparition.

### LA THÉORIE DE TSCHIRCH ET LES CELLULES SÉCRÉTRICES<sup>1</sup>.

La théorie de TSCHIRCH sur l'origine de l'essence dans les cellules sécrétrices, se maintient depuis 1893. Elle n'a pas eu beaucoup de contradicteurs, je n'en connais que trois et leurs objections, quoique très sérieuses, n'ont pas ébranlé l'hypothèse. Est-ce à dire qu'elle a triomphé de toutes ces objections ? Je ne le pense aucunement ;

<sup>1</sup> Cfr. C. Lehmann, in *Planta* (1925) travail dont nous n'avons connaissance qu'au moment de l'impression de ce Mémoire.  
A. Leemann.

la théorie doit plutôt son prestige à la particularité du sujet auquel très peu de botanistes se sont adonnés.

J'ai été appelé, dans mes recherches sur l'*Asarum europæum*, à porter mon attention sur le développement des cellules sécrétrices de cette plante, et c'est grâce aux doutes exprimés au sujet des idées de TSCHIRCH, par mon maître, M. le professeur R. CHODAT, que j'ai été engagé à vérifier la théorie.

Il est indispensable, pour la compréhension de ce qui va suivre, d'avoir devant soi un exemple, au moins, de la manière dont TSCHIRCH et ses élèves envisagent le problème. J'ai reproduit, à cet effet, dans la figure 25, le développement des cellules sécrétrices de *Cinnamomum Cassia*, tel qu'on le trouve dans le livre de TSCHIRCH « Die Harze und die Harzbehälter ».

L'idée fondamentale de TSCHIRCH se résume par ces mots : « *La membrane est le siège où s'élaborent les huiles essentielles* ». Et voici comment, sur le vivant, la chose se développerait (fig. 25) : la membrane cellulosique commencerait par fabriquer un *mucilage* reconnaissable à la striation, stade A. La production de mucilage se continuerait pendant un certain temps et le protoplasme serait de plus en plus refoulé vers le centre de la cellule, stade B, E, F. (Je fais sciemment abstraction des stades C et D, car ces deux dessins sont inintelligibles et j'aurais l'occasion de parler de leur signification.) Le mucilage, au contact avec le protoplasme, formerait une zone hyaline qui serait de la plus haute importance. C'est ce que TSCHIRCH appelle le *résinogène*, laboratoire où s'élabore l'essence. TSCHIRCH avait d'abord découvert ce résinogène dans les canaux sécréteurs des résines et il a cru retrouver plus tard cette même formation dans les cellules sécrétrices. Les produits d'élaboration de cette région hyaline, résinogène, seraient déversés dans le protoplasme et ce faisant, elle s'approcherait de plus en plus de la membrane cellulaire jusqu'à la complète disparition du mucilage. Finalement, une grosse goutte d'essence occupe presque tout le lumen de la cellule.

Je ne puis pas me défendre contre l'impression désagréable que fait sur moi la suite de ces dessins : il n'y a pas de progression, ni de liens entre les différents stades et les deux figures, C et D, sortent entièrement de la série.

TSCHIRCH<sup>133</sup> a défendu ses idées encore en 1914 devant la Société helvétique des Sciences naturelles. Dans cette conférence, il a résumé

les preuves qui, selon lui, sont en faveur de son hypothèse, en faveur donc de cette thèse que la membrane est le siège d'élaboration des essences et des résines. L'auteur s'attache surtout à démontrer que la plante fabriquerait toute une série de corps en dehors du protoplasme ou dans des régions soustraites à l'influence du cytoplasme.

Je ne veux pas, par la présente, entrer dans une discussion sur l'origine chimique des substances telles que la cire, la pectine, les mucilages, etc. Je constate simplement que nos connaissances, sur ce point, sont encore trop incomplètes pour que nous ayons le

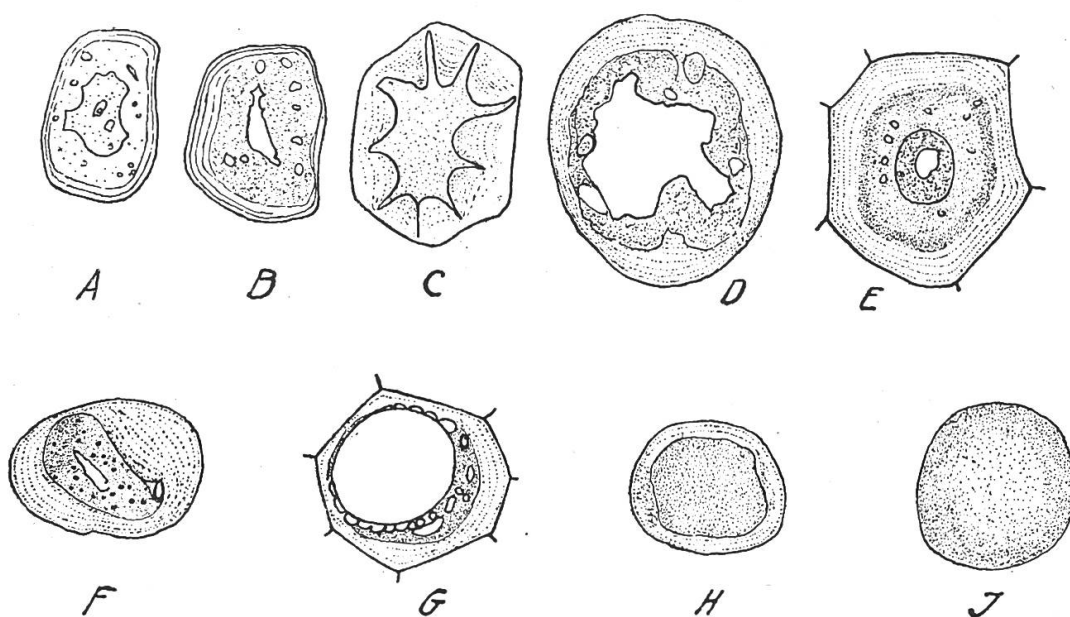


Fig. 25. — Le développement des cellules sécrétrices de *Cinnamomum cassia*, d'après Tschirch.

droit d'y fonder des raisonnements. Comme cependant j'aurais à démontrer, dans la suite, que les essences se font à partir du protoplasme, je voudrais néanmoins indiquer pourquoi les raisonnements de Tschirch ne sont pas très convaincants lorsqu'il exclut toute influence du protoplasme.

EULER dans ses « Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie », a déjà émis l'opinion que les processus synthétiques dans la plante ne sauraient se passer du concours du protoplasme. Tschirch, dans la conférence précitée, se demande si ce fondement est encore solide, si ces prémisses sont encore justes.

Tschirch a appelé protopectine un corps qui forme la lamelle moyenne entre les cellules d'un tissu et qui, entre autres, se trouve

dans les fruits non mûrs. Lors de la maturation, la protopectine se transforme en pectine qui, elle, par surmaturation des fruits, se change en acide pectique, etc. Ce qu'il y aurait de remarquable dans ces transformations, c'est que tout cela aurait lieu « sans que le strate membraneux en question soit en contact avec le plasma ».

Plus loin, il dit : « Nous pouvons admettre comme certain que les synthèses préparatoires des sécrétions se passent dans les cellules sécrétrices auxquelles pour cette raison j'ai conservé ce nom (Sezernierende Zellen). Mais ces cellules sont isolées du strate résinogène par une partie de leur membrane, et c'est dans ce strate que la sécrétion définitive est élaborée ».

Sur les ferments qu'on trouve dans les gommes et résines, TSCHIRCH fait remarquer ceci : « Toutes les gommes et résines contiennent une telle quantité d'enzymes dans toute leur masse, qu'il est impossible d'admettre qu'elles proviennent des cellules parenchymateuses entamées (par l'incision) ».

La diversité des produits sécrétés par le résinogène prouverait que « celui-ci est le siège d'un travail chimique dont l'ampleur et l'énergie ne sont pas moindres que celui du protoplasme cellulaire, même en admettant qu'une partie considérable des synthèses préparatoires a été faite par les cellules sécrétrices ».

En parlant des thylls, TSCHIRCH dit : « Des recherches plus récentes que j'ai entreprises avec M. GURNIK m'ont montré qu'il n'existe plus de protoplasme dans le bois de cœur — les essais plasmolytiques aussi ont donné un résultat négatif — et que les remplissages doivent être considérés comme appartenant à la membrane. Toutefois, ces transformations ont toujours lieu sans l'aide du protoplasme, puisque celui-ci manque aux endroits où se forment les remplissages ».

Pour les poils absorbants de la racine, sa pensée est la suivante : « En examinant avec attention les poils séparément, on voit que la partie externe de leur paroi s'est développée en un strate mucilagineux dans lequel les particules terreuses sont encastrées. C'est dans un strate membraneux, séparé du plasma par une paroi cellulosique, qu'a lieu l'exploitation des composés organiques du sol ».

Et à la fin, il mentionne encore les exudats de cire que portent certaines cuticules et qui prouveraient « l'existence d'une activité chimique prononcée de cette couche membraneuse ».

Tels sont les arguments invoqués par TSCHIRCH en faveur de sa théorie, mais aucun des faits mentionnés ne constitue, en réalité, une preuve convaincante en faveur de son idée. En effet, dans tous les cas énumérés ci-dessus, le protoplasme est toujours présent, séparé quelquefois de la sécrétion que par une membrane de quelques millièmes de millimètre. Il y a là une question de filtration et de semipermeabilité qu'il faut résoudre avant tout. Il faut encore démontrer que toutes ces transformations puissent se faire lors même que le protoplasme est absent dans les cellules avoisinantes ; il faudrait nous montrer que tout cela puisse se faire sur la plante morte. Dans notre esprit, la cellule forme un tout et l'activité de la membrane ne saurait exister sans la présence du cytoplasme.

La question de la pectine ne prouve rien, toute activité là n'est d'abord qu'une ségrégation de matières préexistantes et la preuve est précisément encore à fournir que le protoplasme n'intervient pas dans les transformations ultérieures !

TSCHIRCH reconnaît partiellement la nécessité de la présence du protoplasme. Si ce dernier fournit les matières premières, on peut supposer avec autant de raison qu'il fabrique également les ferments nécessaires à la transformation de ces substances en essence. Ici encore, il reste donc à prouver que ces ferments ne proviennent pas précisément de ce cytoplasme que TSCHIRCH, pour les besoins de sa théorie, voudrait mettre hors de cause.

La diversité des produits qu'on trouve dans les gommés et les mucilages est, contrairement à ce qu'en pense TSCHIRCH, un fait qui parle en faveur de leur origine cytoplasmique.

Ce qu'il dit à propos des remplissages du vieux bois, demande encore confirmation, car on sait depuis longtemps que ces oblitérations se font au moyen de cellules vivantes, des thyllés, qui ne vivent probablement pas longtemps à l'intérieur des vaisseaux.

A propos des cires, il y a à dire que les épidermes morts ne continuent pas à produire cette substance.

Il me semble donc que les faits cités par TSCHIRCH peuvent tout aussi bien être invoqués pour défendre l'hypothèse contraire qui suppose que l'activité du protoplasme est à l'origine de toutes ces élaborations, et j'ai l'impression que, dans son argumentation, il y a une pétition de principe.

R. CHODAT dans ses « *Principes de Botanique* » dit, à propos de l'hypothèse de TSCHIRCH : « Il est cependant extrêmement impro-

nable que sans l'activité du protoplasme, la membrane puisse être active. On ne connaît pas d'excrétion de cette sorte qui se serait faite à partir de la membrane d'une cellule ayant perdu son protoplasme ».

En 1899, M<sup>me</sup> E. SCHWABACH a fait des recherches sur la sécrétion des résines, dans les feuilles aciculaires des conifères. Cet auteur arrive aux conclusions suivantes :

1<sup>o</sup> La résine est formée, dans les jeunes cellules épithéliales qui tapissent le canal. La résine est déversée par ces dernières dans le canal.

2<sup>o</sup> La sécrétion commence à un stade très jeune, au moment où les cellules se différencient; de sorte que le canal est rempli d'essence immédiatement après sa création.

3<sup>o</sup> On peut démontrer avec certitude, chez *Abies* et *Pinus*, la présence d'essence à l'intérieur des cellules épithéliales qui entourent le canal.

TSCHIRCH a répondu aux arguments de M<sup>me</sup> SCHWABACH de la façon suivante : Qu'il n'a jamais vu de l'essence ou de la résine dans les cellules épithéliales du canal ; que les conifères se prêtent mal à ces expériences ; que le résinogène était une chose extrêmement difficile à voir ; qu'il ne croyait pas à la possibilité de diffusion des baumes à travers la membrane, et même si elle était possible, cela ne prouverait rien contre sa théorie qui ne demande pas l'intervention de la diffusion.

M<sup>me</sup> SCHWABACH a montré alors, par des expériences, que les huiles essentielles passent facilement à travers les membranes celluloses. Cette opinion est aussi celle de CZAPEK. Je pense que, contrairement à l'opinion de TSCHIRCH, la possibilité de la diffusion, dans le cas où elle est démontrée, est un fait susceptible d'ébranler la théorie.

D'autres encore après M<sup>me</sup> SCHWABACH ont douté de la présence d'un résinogène au sens de TSCHIRCH pour la formation de la résine, ainsi DORMANN <sup>138</sup>, HANNIG <sup>142</sup>, FRANCK <sup>143</sup> et MOENIKES <sup>144</sup>.

HABERLANDT a également exprimé des doutes au sujet de cette théorie et il dit que la chose mérite d'être soumise à un nouvel examen.

Enfin, un élève de HABERLANDT, R. MULLER<sup>140</sup>, a fait des recherches sur les cellules sécrétrices d'*Artistolochia brasiliensis*. Les conclusions que R. MULLER tire de ses recherches sont des plus importantes.

Il constate qu'il n'y a, dans le développement des cellules sécrétrices d'*Aristolochia brasiliensis*, pas un seul point qui s'accorde avec les idées de TSCHIRCH ; l'huile prend naissance dans le protoplasme même et l'on ne trouve du mucilage à aucun stade du développement. R. MULLER dit, en outre, que la vésicule qui renferme l'essence est suspendue à la paroi cellulosique par une petite cupule (Näpfchen).

J'arrive maintenant à parler de mes propres recherches.

Il y a d'abord une première objection à faire au sujet de la formation du mucilage : le volume de ce dernier, s'il existait, dépasserait de beaucoup celui de la membrane qui lui aurait donné naissance. Or, dans les cas que nous envisageons, la création de mucilage ne peut pas être considérée comme un cas d'hyperplasie pathologique. La membrane cellulosique des cellules sécrétrices reste intacte pendant toute la durée de la transformation, sans aucun signe de déchéance. Dès lors, la membrane ne pourrait fabriquer du mucilage que si elle tire les matières premières, pour cette élaboration, de quelque part. Pour des cellules sécrétrices isolées, on pourrait supposer que c'est le protoplasme des cellules adjacentes qui fournit ces substances. Mais alors une série de 2, 3, 4 cellules sécrétrices contiguës serait impossible, et puisque ces séries existent, il y a donc là un fait en contradiction avec l'hypothèse.

Une étude détaillée de la question des cellules sécrétrices a été faite par BIERMANN<sup>134</sup>, élève de TSCHIRCH. BIERMANN a indiqué, dans sa thèse, la méthode dont il s'est servi pour mettre en évidence la présence des mucilages et il n'avait qu'une seule : observer la striation (ou stratification) du soi-disant mucilage, lorsque petit à petit, on ajoute de l'eau à une préparation alcoolique. Il n'a pas indiqué un réactif coloré.

J'ai essayé toute une série de colorations avec un résultat négatif. Mais absence de colorabilité ne veut pas dire absence de mucilage. Cherchant alors à appliquer la méthode de BIERMANN et de TSCHIRCH (observation de la striation), j'ai dû me convaincre de l'insuffisance absolue de cette manière de procéder. La stratification n'est pas un critérium suffisant pour déceler la présence d'un mucilage. Mainte cellule non mucilagineuse présente également une striation, qui ici n'est qu'un effet optique pur et simple. Dans beaucoup de cellules sécrétrices, on voit à travers la striation, à

l'intérieur de la cellule, un mouvement brownien intense. Or, si la striation dénotait la présence d'un mucilage, il y aurait une viscosité telle dans les régions striées, qu'un mouvement brownien de cette envergure serait impossible. Ce mouvement brownien est donc un indice certain qu'il n'y a pas de mucilage dans les cellules sécrétrices.

Comme la question de l'absence ou présence de mucilage est de toute première importance dans notre discussion, il fallait donc chercher un critérium sûr pour la présence de ces substances. La seule chose qui, selon moi, décele, avec un minimum de chances de tromper, la présence d'un mucilage, c'est le gonflement. Les cellules qui renferment vraiment du mucilage, gonflent par adjonction d'eau, à tel point qu'elles occupent souvent le double de leur volume initial. Le gonflement est un phénomène des plus vigoureux et il se fait à l'intérieur de la cellule un bouleversement complet.

J'ai essayé cette méthode sur un grand nombre de cellules sécrétrices d'*Asarum europæum* et de *Cinnamomum camphora*. Dans aucun cas, je n'ai constaté un gonflement ; dans aucun cas je n'ai observé un bouleversement à l'intérieur de la cellule. Des granulations, situées dans la zone du présumé mucilage, n'ont pas quitté leur place lorsque l'eau y pénétrait et, peu à peu, elles commençaient à exécuter un mouvement brownien et une striation apparaît. Ce sont des faits qui prouvent l'absence de mucilage dans les cellules sécrétrices des plantes étudiées.

Lorsqu'on conserve les coupes faites au rasoir dans l'alcool de 95°, on constate, en les regardant au microscope, que beaucoup de cellules sécrétrices ont leur protoplasme fortement contracté. Il reste alors autour du cytoplasme une zone claire et au début, j'avais pensé que cette zone pourrait, à la rigueur, renfermer le mucilage qu'y suppose la théorie. Mais par la méthode très simple, décrite ci-dessous, j'ai acquis la certitude que la dite zone ne renferme pas le mucilage.

Voici cette méthode : Au lieu de laisser séjourner les coupes faites au rasoir (sur du matériel frais) pendant un certain temps dans l'alcool avant de les regarder, on transporte chaque coupe *immédiatement* sous le microscope et l'on ajoute l'alcool sous la lamelle. Il faut alors opérer très vite pour mettre une bonne cellule sécrétrice dans le champ de l'objectif. De cette façon, on assiste à une contractation du protoplasme sous l'influence de l'alcool,

contraction qui fournit la preuve la plus directe de l'absence complète de mucilage.

Quelquefois aussi, le protoplasme ne se contracte pas du tout. On trouve donc des cellules qui sont remplies de protoplasme jusqu'au contact avec la membrane et qui renferment déjà une grosse goutte d'essence. Souvent aussi la contraction est unilatérale le protoplasme ne se retire de la membrane que d'un seul côté. Quel que soit le degré de contraction, le bord du cytoplasme est toujours franc et net et rien n'indique la présence d'un résinogène, c'est-à-dire d'une zone de fusion hyaline du protoplasme avec un mucilage.

La figure 26 montre une de ces cellules (et j'en ai vu une certaine quantité), dans laquelle j'ai assisté à la contraction du protoplasme. La cellule renfermait une assez grande goutte d'essence et devait, suivant la théorie, avoir une certaine quantité de mucilage. Or, tel n'était pas le cas, le cytoplasme remplissait la cellule toute entière au début de l'expérience, comme le montre la figure. Lorsque, sous l'action de l'alcool, le protoplasme s'était contracté, la cellule présentait l'aspect donné par la figure 27. Dans ce stade, on voyait même dans l'alcool une striation très marquée dans la zone dépourvue de protoplasme, chose qui prouve encore une fois le danger qu'il y a d'employer la stratification comme unique critérium de la présence d'un mucilage, car manifestement, ici, il n'y en avait point.

Après la contraction, on assiste à un autre phénomène encore : l'alcool commence à pénétrer à l'intérieur de la vésicule, car l'essence chez l'*Asarum europæum* est soluble dans l'alcool. La vésicule gonfle et refoule le protoplasme vers la paroi, chose impossible s'il existait du mucilage.

Il arrive cependant, et c'est là un fait très intéressant, que la vésicule à essence ne supporte pas le gonflement par l'alcool ; elle crève et répand tout son contenu dans le protoplasme. C'est ce qui s'est passé pour la cellule figure 27. J'ai assisté à la destruction de la vésicule. Or, on peut rapprocher cette figure de celle que TSCHIRCH a donné figure 25 D comme un stade de développement. La similitude des deux figures est bien apparente. Le stade, fig. 25 D, intelligible dans la série du développement, se révèle être, non pas un stade d'évolution, mais un effet de destruction de l'alcool sur la cellule. Il y a sur, une planche donnée par BIERMANN, 7 de ces

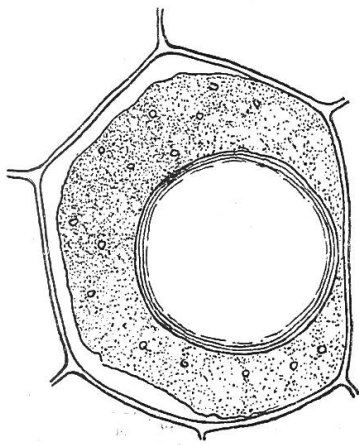


FIG. 26



FIG. 27

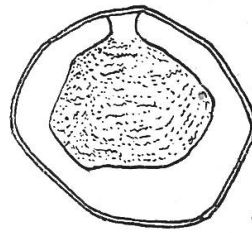


FIG. 28

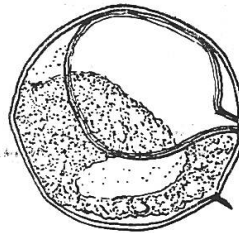


FIG. 29

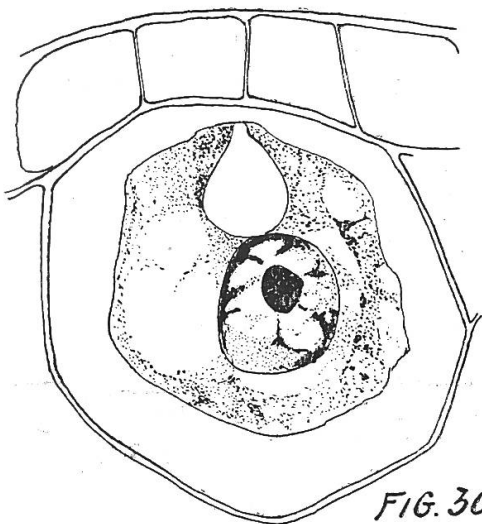


FIG. 30

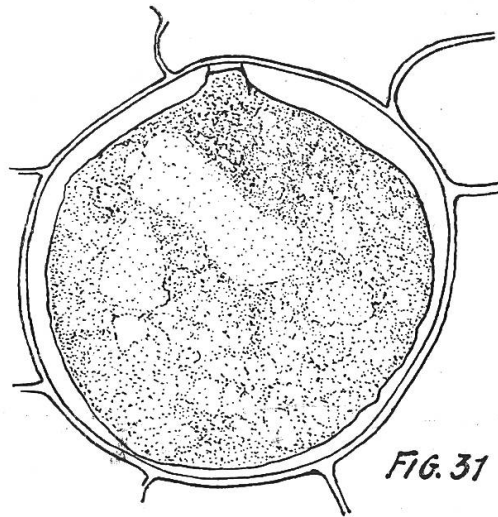


FIG. 31

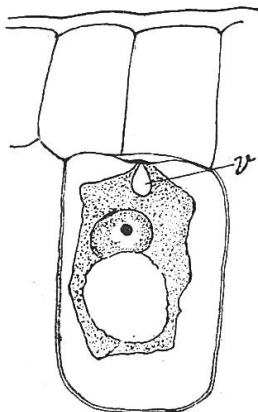


FIG. 32

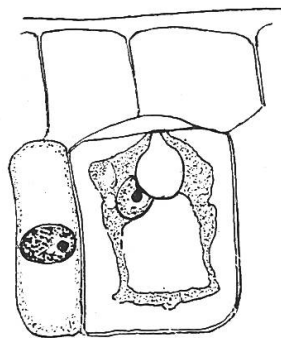


FIG. 33

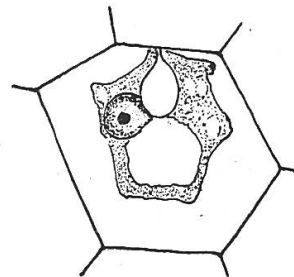


FIG. 34

Fig. 26. — Cellule sécrétrice chez *Asarum europæum*, observée sur le vivant.  
 Fig. 27. — La même avec protoplasme contracté sous l'influence de l'alcool.  
 Fig. 28 et 29. — Deux cellules sécrétrices de *Chimonanthus praecox*.  
 Fig. 30. — Cellule sécrétrice chez *Laurus nobilis*, préparation histologique.  
 Fig. 31. — Cellule sécrétrice chez *Laurus nobilis*, observée sur le vivant.  
 Fig. 32, 33, 34. — Cellules sécrétrices chez *Cinnamomum camphora*, préparations histologiques. V ; vésicule.

stades qui ressemblent à la figure 27. Ce stade ne signifie rien au point de vue de l'évolution et doit être rayé de la série.

Le stade C, figure 25, n'a pas de liens ni avec B, ni avec E. C'est une figure qui se rencontre souvent dans les vraies cellules à mucilage. Toute la question est en somme là, à savoir : justifier l'existence dans la série évolutive de ce stade mucilagineux ! Et comme nous l'avons vu, par ce qui précède, la présence de ce stade ne se justifie pas, les cellules sécrétrices des plantes étudiées ne passent pas par un stade mucilagineux.

Si nous écartons alors de la série, figure 25, les C et D, est-ce que le reste représente encore le développement des cellules sécrétrices ? Je ne le pense aucunement. Pour voir les choses telles qu'elles sont, il faut se servir :

1° de la méthode cytologique avec fixation et coloration ;

2° de l'observation, sur le vivant dans l'huile de cèdre, si l'on veut éviter la contraction.

La méthode cytologique donne des détails que l'observation sur le vivant ne permet pas de voir, mais les objets sont forcément contractés par l'action du liquide fixateur (j'ai employé de l'acide acétique glacial 5 vol., alcool 93° 15 vol., chloroforme 1 vol.). Par l'observation dans l'huile de cèdre, on verra les vésicules et les gouttelettes en place. Le traitement par l'eau de Javelle rend les coupes un peu plus transparentes que l'huile de cèdre, mais il y a une légère contraction.

J'ai dessiné, dans les figures 32 à 43, et 50 à 57, les deux séries de développement que j'ai observées par les méthodes indiquées ci-dessus, l'une chez *Cinnamomum camphora*, l'autre chez *Asarum europæum*.

Chez *Cinnamomum camphora*, il y a deux espèces de cellules sécrétrices, les unes sont allongées et situées dans l'hypoderme, les autres sont à peu près sphériques et placées à l'intérieur de la feuille. Les deux espèces de cellules ont le même développement. Les coupes histologiques nous montrent qu'on peut facilement distinguer les cellules sécrétrices des autres cellules par la grande taille que les premières affectent déjà au début de leur évolution. On constate, en outre, qu'aux stades extrêmement précoces de leur développement, ces cellules possèdent une vésicule (voir fig. 32) fixée à la membrane. C'est dire donc que les cellules sécrétrices commencent à faire leur sécrétion presque dès le premier

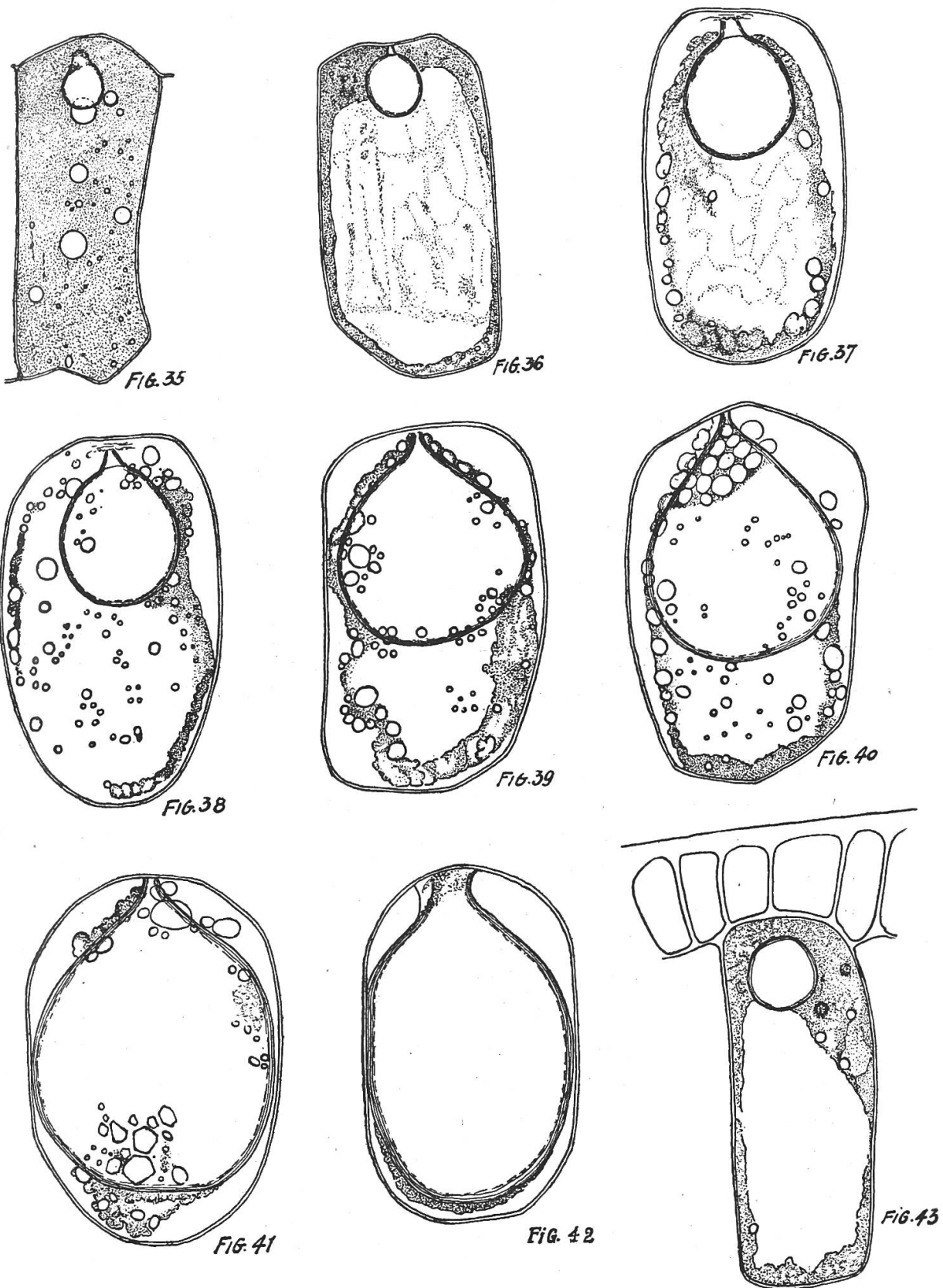


Fig. 35-42. — Développement d'une cellule sécrétrice chez *Cinnamomum camphora* observé sur le vivant.

Fig. 43. — Cellule sécrétrice de *Cinnamomum camphora* et son mode d'attachement à l'épiderme.

jour de leur différenciation, chose qui est en contradiction avec la théorie. Il est manifeste ici que l'huile prend naissance aux dépens du protoplasme. La figure 33, qui comme la figure 32 est une coupe histologique, montre l'agrandissement de la vésicule. Dans les deux figures, on constate la présence d'une hydrovacuole. La figure 34 est un stade analogue à celui de la figure 33, mais se rapportant aux cellules sphériques de l'intérieur de la feuille, alors que les figures 32, 33, 35 à 43 concernent les cellules sécrétrices sous-épidermiques. La manière dont ces cellules sécrétrices sont en rapport avec l'épiderme, est représentée par la figure 43 en particulier.

Après le stade, fig. 33, sur coupe histologique le reste du développement peut facilement être suivi sur le vivant en regardant les coupes dans l'huile de cèdre (fig. 35 et 36) ou bien dans l'eau de Javelle (fig. 37 à 42).

La suite des stades est très claire et se passe presque de commentaires. Dans la figure 35, le protoplasme remplit entièrement la cellule. Un certain nombre de gouttes d'essence y a pris naissance et y flotte. La vésicule suspendue à la paroi a déjà acquis un certain volume ; dans la figure 36, nous la voyons faire saillie dans la grande hydrovacuole que nous avons déjà remarquée dans les coupes histologiques (fig. 32 à 34). La suite des dessins indique un agrandissement de la vésicule au fur et à mesure que le protoplasme diminue de masse. Dans ce protoplasme, ainsi que dans l'hydrovacuole, flottent de nombreuses gouttelettes d'essence. Le lieu de formation de ces dernières ne laisse aucun doute sur leur origine : puisque nous avons démontré, par d'autres méthodes, qu'il n'y a pas de mucilage et partant, pas de résinogène dans ces cellules, c'est forcément dans le protoplasme que l'essence prend naissance. Cela se voit d'ailleurs assez nettement dans nos dessins. La substance tout d'abord formée, n'est d'ailleurs probablement pas l'essence même, mais une substance mère aux dépens de laquelle l'essence se formera. Les gouttelettes vont, au hasard des rencontres, se fusionner avec la grande goutte dans la vésicule et cette dernière, en s'agrandissant, va d'ailleurs à la rencontre de celles qui se trouvent à l'autre extrémité. La fin du développement est marquée à peu près par le stade 42 dans lequel la cellule est remplie entièrement par la poche à essence et où le peu de protoplasme qui reste ne tardera pas à disparaître entièrement.

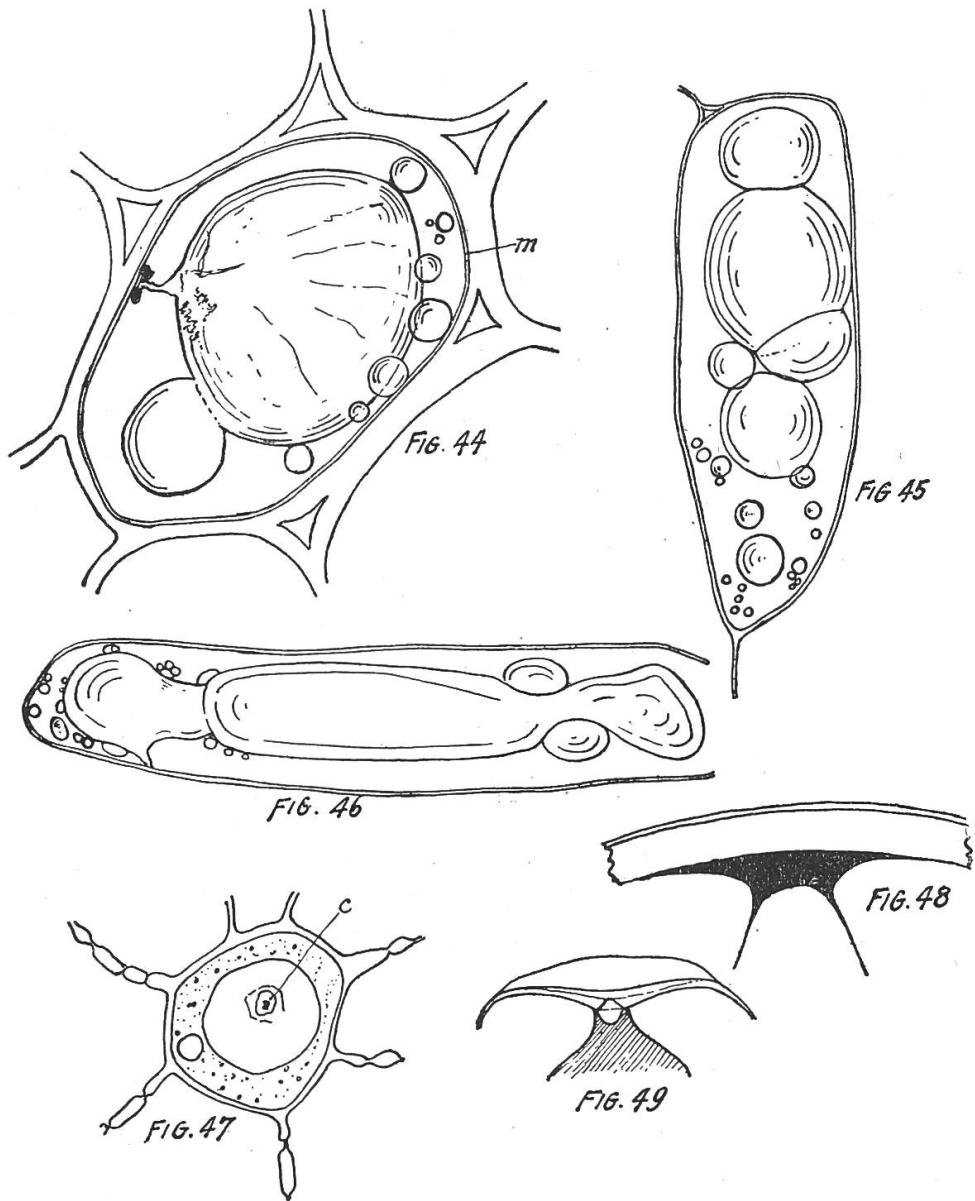


Fig. 44. — Cellule sécrétrice chez *Asarum europæum* montrant l'attache et la membrane subérifiée m. Des gouttes d'asaron se répandent dans la cellule.

Fig. 45 et 46. — Cellules sécrétrices allongées dans le rhizome de l'*Asarum europæum*.

Fig. 47. — Cellule sécrétrice vue du côté de la cupule, dans l'épiderme de l'*Asarum europæum*; c, cupule.

Fig. 48. — Cupule telle qu'elle se présente dans les coupes histologiques.

Fig. 49. — Cupule observée sur le vivant.

*Chimonanthus praecox* possède également des cellules sécrétrices à vésicule attachée (fig. 28 et 29). Je n'ai pas eu l'occasion d'étudier leur développement, mais vu le même mode de fixation, vu encore que dans la figure 29 le protoplasme adhère à la membrane, le développement de ces cellules doit ressembler à celui de *Cinnamomum*.

Je présente deux stades de *Laurus nobilis* (fig. 30 et 31), dont le premier en particulier, montre une parfaite analogie avec ce que nous avons vu chez *Cinnamomum camphora*. Ici encore, il y a formation d'une vésicule qui est fixée à la membrane, comme d'ailleurs HABERLANDT l'a montré. Dans les dessins de TSCHIRCH et de BIERMANN, cette particularité n'est pas indiquée.

Le développement des cellules sécrétrices d'*Asarum europæum* a reçu, de ma part, une attention toute particulière et une grande série de coupes colorées à l'hématoxyline de HEIDENHAIN, me montrent le développement aux premiers stades.

Chez l'*Asarum europæum*, les cellules sécrétrices se trouvent en abondance dans le rhizome, jusque dans la moelle, dans l'épiderme des écailles et des feuilles et dans la fleur en particulier dans le pistil. Les différentes formes affectées par les cellules sécrétrices adultes, sont données par les figures 44, 45 et 46, 56 et 57. Dans la figure 44, l'attache est particulièrement nette, on y remarque une membrane, *m*, de néoformation déjà signalée par ZACHARIAS. Cette membrane résiste fortement à l'action de l'acide sulfurique concentré et elle semble être en subérine. Des gouttes d'asaron sont sorties de la vésicule, ce qui montre que la membrane de la vésicule est très délicate. La figure 45 montre l'asaron presque entièrement éparpillée en gouttelettes. La figure 46 nous donne une cellule sécrétrice allongée où l'attache est encore visible. Vue de face, les cellules sécrétrices de l'épiderme se présentent comme la figure 47, dans laquelle le petit cercle *c* n'est autre que le point d'attache de la vésicule à la membrane péricline.

Par des coupes faites à la main, et sur le vivant, j'ai pu me convaincre, comme il a été dit, et en procédant de la manière décrite, de l'absence complète de mucilage. Si donc, dans les coupes histologiques (fig. 50 à 53), on constate une certaine concentration, cela n'est dû qu'à l'action du liquide fixateur.

Ici encore, il n'y a pas un seul point qui s'accorde avec la théorie de TSCHIRCH.

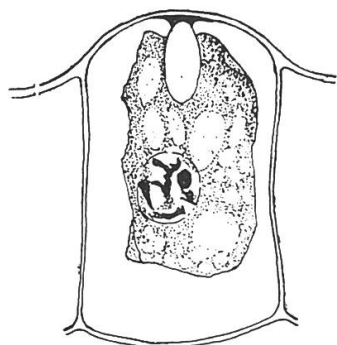


FIG. 50

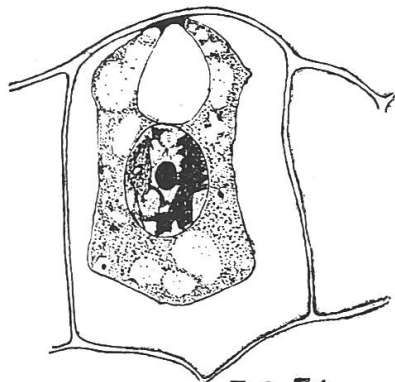


FIG. 51

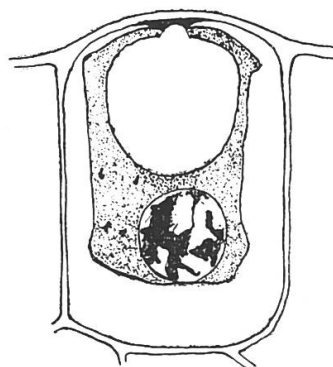


FIG. 52

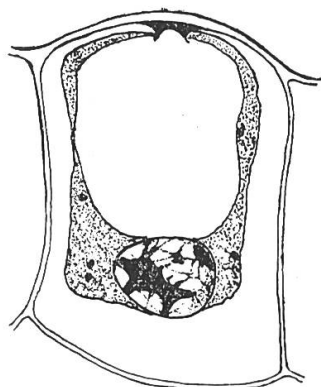


FIG. 53

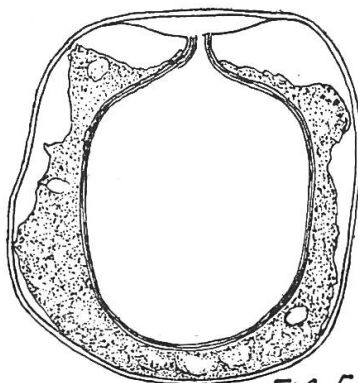


FIG. 54

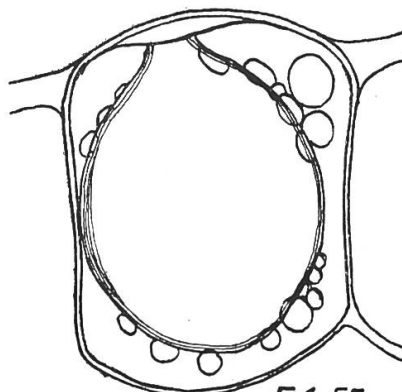


FIG. 55

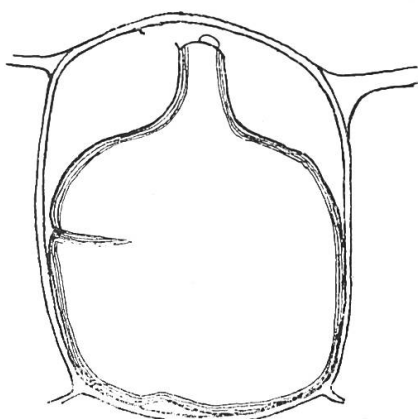


FIG. 56

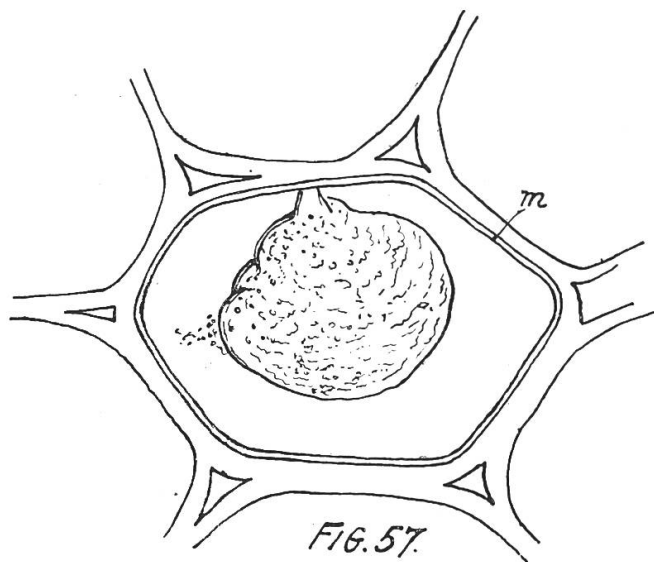


FIG. 57.

Fig. 50 à 56. — Développement d'une cellule sécrétrice chez *Asarum europæum*.  
Fig. 50 à 53. — Préparations histologiques.  
Fig. 54 à 56. — Observées sur le vivant.  
Fig. 57. — Cellule sécrétrice dans le rhizome de l'*Asarum europæum* ; m, membrane de néoformation probablement subérifiée.

Les figures 50 à 56 représentent le développement d'une cellule sécrétrice dans l'épiderme des feuilles de l'*Asarum europæum*. Ici, comme chez *Cinnamomum camphora*, une vésicule se forme de bonne heure et s'attache à la membrane (fig. 50). Cependant, dans ce cas, le mode d'attachement se voit mieux : c'est une petite cupule en noir sur nos dessins, qui fixe la vésicule à la membrane. Les stades (fig. 50 à 54) ont été observés sur des feuilles renfermées encore dans le bourgeon. L'essence apparaît donc dans ces cellules sécrétrices presque dès la naissance. Il appert également très nettement que l'essence (ou une substance qui se transforme en essence à l'intérieur de la vésicule), doit prendre naissance dans le protoplasme même. Dans l'*Asarum europæum*, je n'ai pas remarqué d'hydrovacuole à l'intérieur des cellules sécrétrices, comme cela est le cas pour *Cinnamomum camphora*.

Nos figures montrent que pour les cellules sécrétrices de l'*Asarum europæum*, le noyau subsiste pendant très longtemps, jusqu'à un stade très avancé du développement de la vésicule à essence. Au fur et à mesure que la vésicule augmente, le protoplasme diminue. Ici encore, on voit où naissent les gouttes et comment elles se fusionnent avec la grande goutte déjà existante.

Dans les stades (fig. 50 à 53), la cupule est très bien visible, nous l'avons dessinée en grand encore une fois dans la figure 48, d'après les coupes histologiques, et dans la figure 49, telle qu'elle se présente par transparence sur le vivant. Comme le montrent les figures 54, 55 et 49, la membrane péricline fait une dépression à l'endroit où se fait l'attache. La cupule en elle-même apparaît comme quelque chose qui n'appartient pas à la membrane ; elle est de nature différente, car elle se colore en noir foncé, comme le noyau et certaines parties du cytoplasme, par l'hématoxyline de HEINDENHAIN. C'est pourquoi je ne puis pas me rallier à l'idée de BERTHOLD <sup>139</sup> qui supposait que la vésicule n'était qu'une boursoufflure en forme de poche de la membrane cellulosique. Nulle part et à aucun moment, on ne voit dans la membrane primitive un espace en forme de poche qui se prolonge dans le protoplasme. La cupule est quelque chose de compact qui s'est attaché secondairement à la membrane.

Je ne possède cependant aucune indication sur le mode de formation de la cupule. Suivant la thèse que je défends, je ne saurais la considérer comme issue de la membrane sans intervention du protoplasme. Le fait, d'ailleurs que, dans l'épiderme, cette cupule

se forme toujours au même endroit, à savoir sur la paroi péricline externe, est assez curieux. Cela n'est pas en relation avec la position du bourgeon, dans lequel les feuilles sont pliées.

Il est extrêmement étonnant que TSCHIRCH n'ait pas vu l'attache chez *Laurus nobilis* qu'il a étudié. Des dessins représentant le développement de ces cellules sécrétrices, et dans lesquels ne figure pas l'attache, sont incomplets : il y manque la chose la plus caractéristique.

En ce qui concerne l'attache de la vésicule à la membrane, il semble qu'on puisse faire la remarque suivante : qu'il y a néanmoins une relation entre la membrane et l'essence, et que cette dernière pourrait provenir de la membrane. Mais il n'existe aucun doute sur le lieu où se trouve l'essence immédiatement après sa naissance. Ce lieu est exactement le même dans la théorie de TSCHIRCH et dans notre interprétation, à cette différence près que nous n'admettons ni mucilage, ni résinogène en cet endroit et que c'est tout simplement le cytoplasme qui y est actif. Il serait extrêmement improbable que l'essence passât de là dans la membrane pour se déverser, par l'intermédiaire de la cupule, dans la vésicule. Les dessins ne parlent pas en faveur d'une telle conception de la chose.

#### CONCLUSIONS DE CE CHAPITRE

Les cellules sécrétrices de *Cinnamomum camphora* et d'*Asarum europæum* ne montrent ni mucilage, ni résinogène à aucun stade de leur développement. De plus, les cellules sécrétrices de *Laurus nobilis*, *Chimonanthus praecox*, *Cinnamomum camphora* et d'*Asarum europæum*, renferment une vésicule qui contient l'essence et qui est attachée à la membrane cellulaire. La manière particulière dont se développent les cellules sécrétrices des plantes précitées, ne correspond sur aucun point aux idées de TSCHIRCH, sa théorie ne se vérifie pas du tout. Si, dans la suite, les observations que j'ai faites ici se vérifient sur d'autres plantes encore, l'hypothèse de TSCHIRCH devrait être abandonnée.

(Voir les trois photographies que nous donnons des cellules sécrétrices de l'*Asarum europæum* Planche IV, Nos 12, 13, 14.)

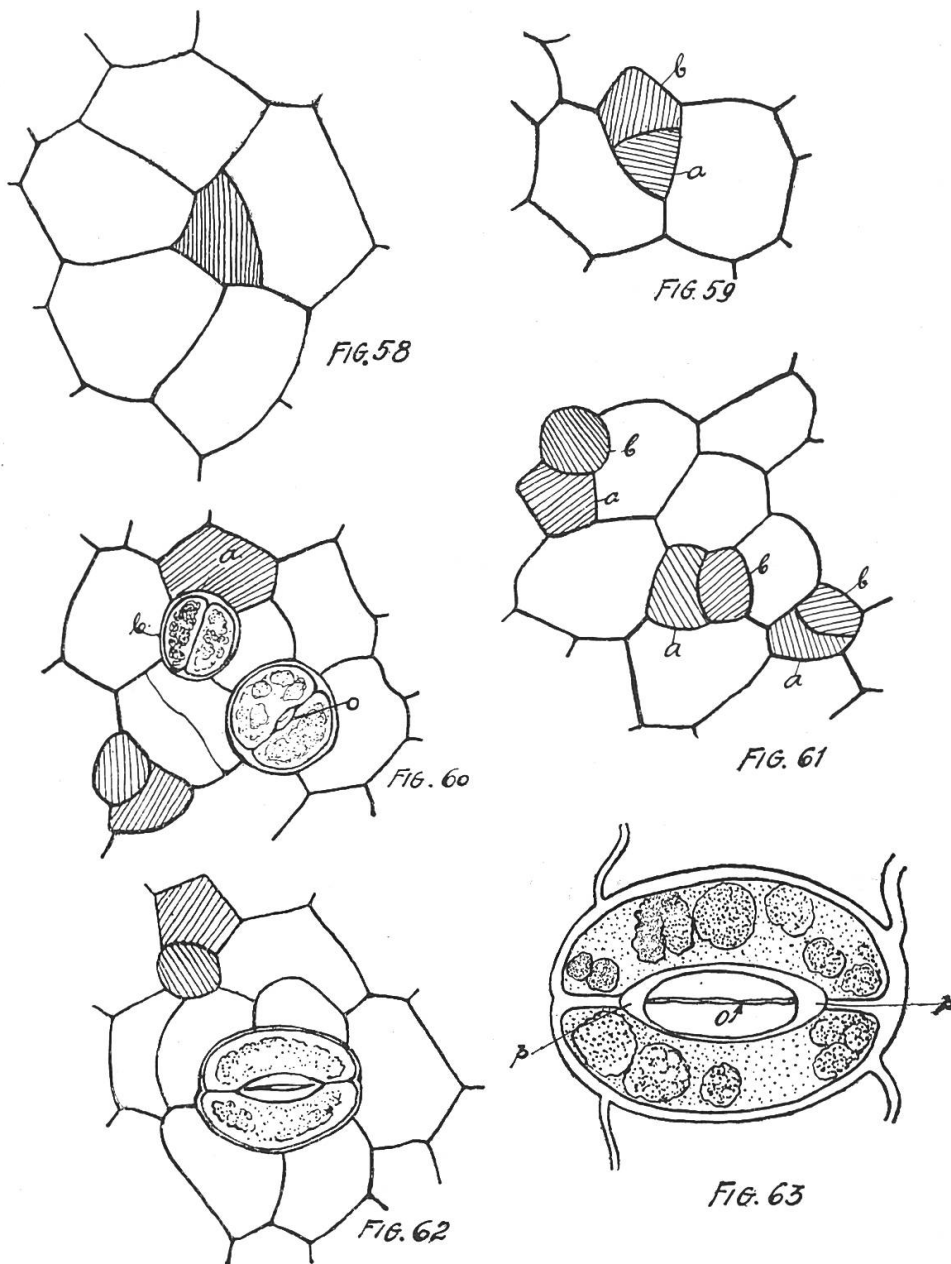


Fig. 58 à 63. — Développement d'un stomate, vu de face. O, ostiole ; p, région renforcée.

#### LE DÉVELOPPEMENT DES STOMATES

L'épiderme jeune des feuilles de l'*Asarum europæum* est formé tout d'abord de cellules polygonales, à parois plus ou moins rectilignes. Ces parois semblent s'accroître plus vite que le reste de la cellule et, dès lors, prennent des formes très tourmentées sur l'épiderme adulte.

Les stomates commencent leur évolution alors que le bourgeon est encore fermé. Le début de la formation est marqué par la division d'une cellule épidermique en deux cellules-filles, de taille inégale, dont la plus petite (fig. 58, cellule hachurée), continue à se diviser. Cette dernière donne, en effet, naissance à deux cellules de même taille (*a* et *b*, fig. 59). L'une de ces deux cellules s'arrondira (*b*, fig. 61) ; c'est celle-là qui sera la cellule-mère du stomate. Il se produit alors une dernière division, la cellule *b* se divise en deux cellules de même grandeur par une cloison perpendiculaire à la cloison précédente (fig. 60), créant ainsi les deux cellules de bordure du stomate. Le nombre de cellules annexes qui entourent le stomate est tantôt 5, tantôt 4.

On constate dans la figure 60 que, déjà à ce stade précoce de la formation du stomate, les cellules de bordure renferment des plastides. Dans la même figure, il y a un stade plus avancé où, dans la région centrale, il se dessine un ovale marquant la ségrégation qui se poursuit dans la paroi anticline. La figure 62 indique un stade presque définitif, mais l'ostiole n'y est pas encore percé. Le stade final est représenté dans la figure 63, où l'ostiole se présente comme une fente à bords parallèles *o*, autour de laquelle il y a une région renforcée en forme d'ellipse ; le point *p* y est particulièrement fort.

Considérons maintenant des coupes correspondant à ces différents stades vus en plan. Notre première coupe, figure 64, est faite à travers un stade où les deux cellules de bordure sont déjà constituées. Dans cet état, la paroi anticline *p* présente, aux deux extrémités, des épaisissements à section triangulaire. Ces dernières progressent de haut en bas et de bas en haut, de manière à se rencontrer à mi-chemin par les parties minces. Dans la figure 65, on constate que ce stade des cellules annexes *a* sont sensiblement de même hauteur que les cellules de bordure. La figure 66 marque l'apparition d'un nouveau fait : c'est la formation d'une lamelle moyenne en pectine (en foncé dans la figure) qui indique le début de l'individualisation des cellules de bordure. Dans la figure suivante, cette ségrégation est déjà achevée dans le bas, inachevée dans le haut.

Lorsque l'individualisation est devenue complète, les nouvelles parois se tapissent d'une couche de cutine. Cette cutinisation commence sous la cuticule (fig. 68, *c*) qui est encore intacte à ce

moment et progresse vers le bas (fig. 69) jusqu'au contact avec la paroi des cellules annexes. Dans cette cutinisation, il se forme des becs à deux endroits, en  $b_1$ ,  $b_2$ , fig. 69, et en  $b_3$ , fig. 70. Entre les deux becs,  $b_1$   $b_2$ , la cuticule est mince et c'est probablement lors du premier fonctionnement du stomate que se forme l'ostiole par simple déchirure.

La figure 70 montre un stomate définitif, type *Helleborus*, porté par deux cellules annexes  $a$ , plus grandes que les cellules de bordure. C'est le type d'un stomate d'une plante de sous-bois avec l'ostiole exposé aussi bien que possible à l'air.

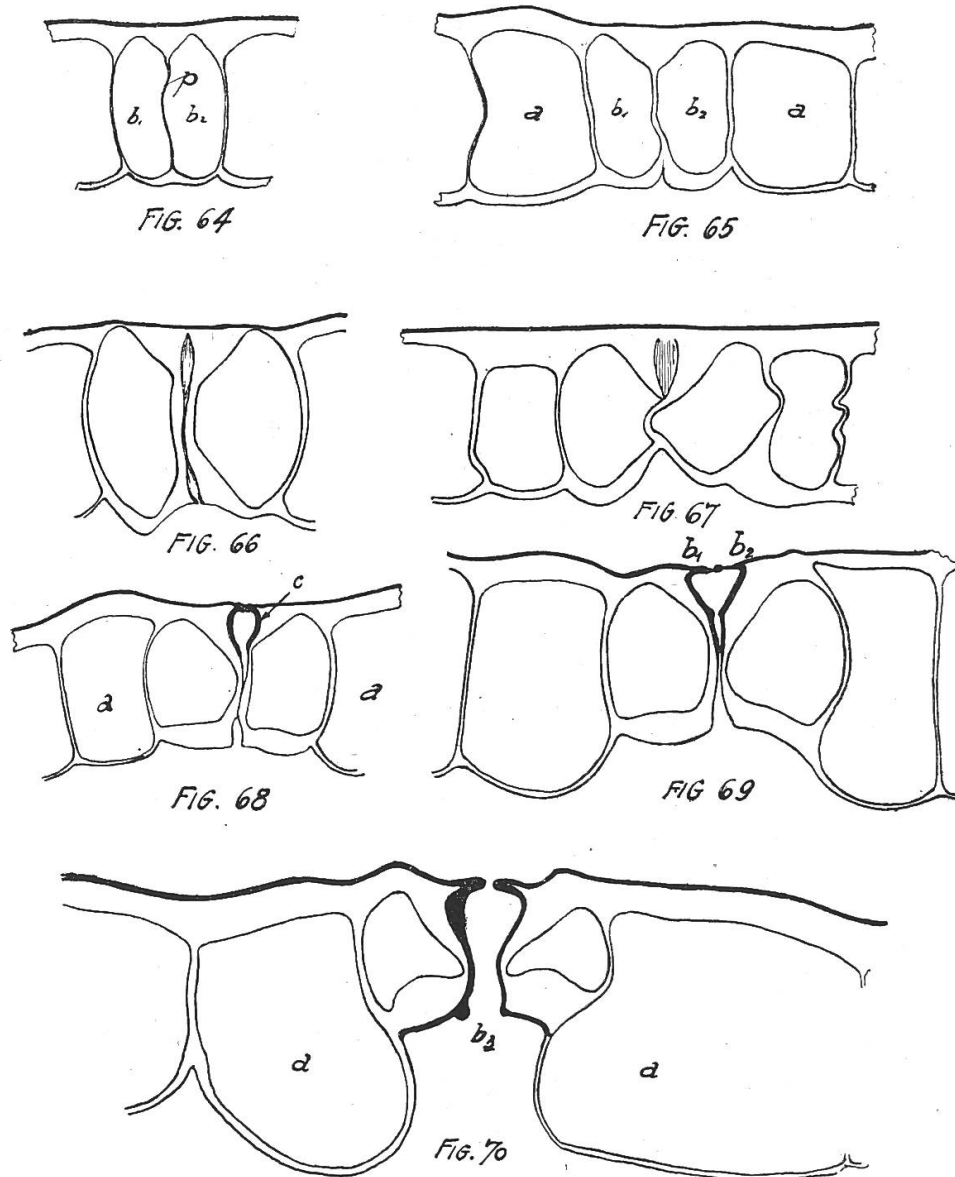


Fig. 64 à 70. — Développement d'un stomate.  
 Fig. 65. —  $a$ , cellules annexes ;  $b_1$ ,  $b_2$ , cellules de bordure.  
 Fig. 68. —  $c$ , cutinisation des nouvelles membranes anticlines.  
 Fig. 69. —  $b_1$ ,  $b_2$ , formation de deux becs externes.  
 Fig. 70. —  $b_3$ , formation de deux becs internes.

## ÉCAILLES. FEUILLES, RHIZOME ET RACINES

Les *écailles*, chez l'*Asarum europæum* sont, d'après ce que nous avons vu, des pièces foliacées, légèrement ascidiées, qui ne diffèrent pas essentiellement des feuilles pétiolées. En effet, les deux naissent de la même façon sur le cône végétatif ; en outre, si nous comparons les nervations, celle des écailles apparaît comme une nervation inachevée de feuille pétiolée. Les écailles semblent donc être des feuilles arrêtées très précocement dans leur évolution en vue de leur rôle protecteur. Elles n'ont pas de tissu pallisadique et elles sont dépourvues de stomates ; par contre, les cellules sécrétrices abondent dans leur épiderme. Ce dernier renferme, en outre, un grand nombre de cellules remplies d'anthocyane.

La nervation de la *feuille pétiolée* rappelle un peu celle de *Caltha pallustris*. Il y a bien une nervure médiane, mais pas de nervure principale (voir fig. 72). Cinq nervures à peu près de même importance sortent du pétiole, les deux latérales se bifurquent immédiatement avant de pénétrer plus avant dans le limbe. Le pétiole est pourvu d'une gouttière qui le longe sur toute sa longueur et qui, dans certaines conditions, peut s'élargir. J'ai trouvé dans mes cultures une morphose, dans laquelle le pétiole était devenu environ quatre fois plus large que d'ordinaire. Dans ce cas, le pétiole ressemblait à une grande écaille allongée.

On constate quelquefois qu'il se produit des feuilles pétiolées à l'endroit où d'habitude il se fait une écaille. Dans la figure 75, la deuxième écaille est remplacée par une feuille, et dans la figure 73, *f*<sub>1</sub> semble remplacer la quatrième écaille.

Les feuilles de l'*Asarum europæum* présentent un certain polymorphisme (voir fig. 71). Il y a des feuilles petites et des feuilles très grandes, des feuilles réniformes, cordiformes ou à plusieurs lobes. La forme dominante chez nous, cependant, c'est la feuille réniforme (fig. 72). Les formes ressemblant à celle de l'*Asarum canadense* (à droite, fig. 71), ne sont cependant pas rares.

Contrairement à l'opinion de KRATZMANN, les feuilles d'ombre de l'*Asarum europæum* possèdent un tissu pallisadique bien développé. Il y a des stomates sur les deux faces de la feuille, mais beaucoup plus à la face inférieure qu'à la face supérieure. Il n'y a pas de développement de papilles sur l'épiderme de la feuille

comme tel est le cas, suivant SOLEREDER <sup>145</sup> dans d'autres espèces d'*Asarum*. SOLEREDER <sup>145</sup> dit, en outre, que les cellules sécrétrices chez les *Aristolochiacées*, ne se trouvent jamais dans l'épiderme supérieur tout seul, elles se rencontrent, ou bien dans les deux épi-

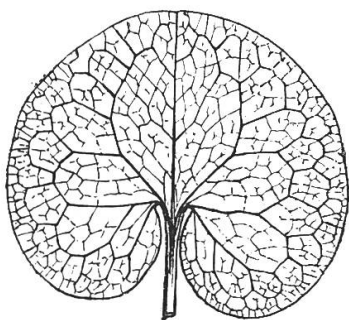
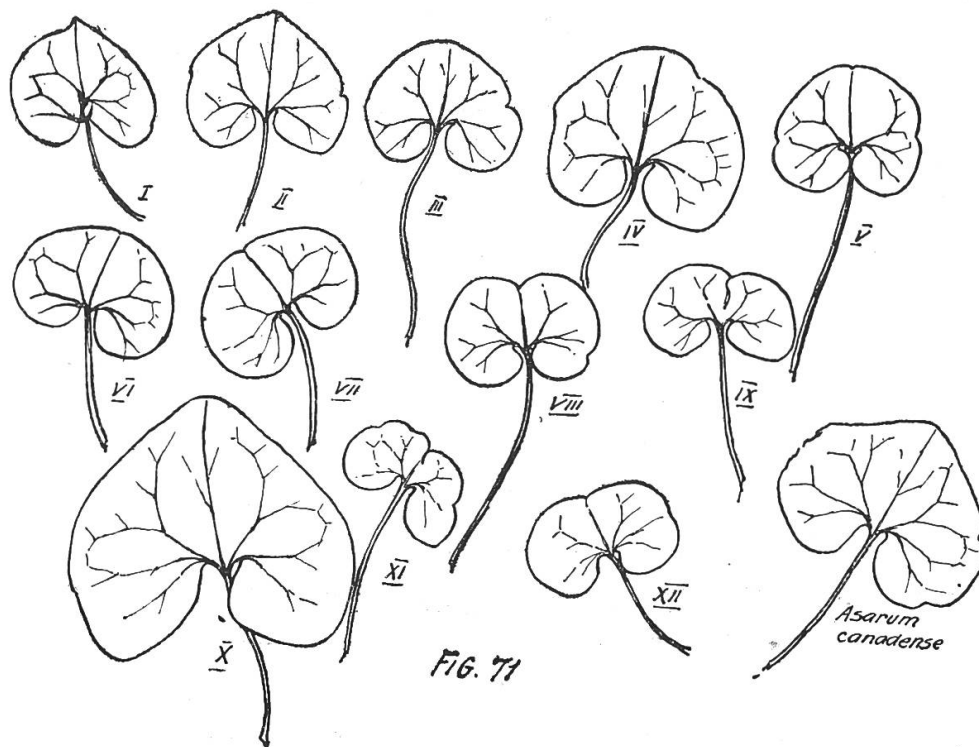


Fig. 71. — Polymorphisme foliaire. A droite, une feuille de l'*Asarum canadense*. I à XII, feuilles de l'*Asarum europæum*.

Fig. 72. — Feuille de l'*Asarum europæum* montrant sa nervation.

dermes à la fois, ou bien dans l'inférieur tout seul. Dans l'*Asarum europæum*, il y a des cellules sécrétrices dans les deux épidermes et beaucoup plus dans l'inférieur que dans le supérieur.

ASCHERSON et GRAEBNER <sup>6</sup> ont voulu faire une variété *microphyllum*. Il me semble que c'est une erreur. J'ai trouvé des *Asarum*

à feuilles immenses comme la figure 71 X et qui, dans la poussée suivante, ont produit des feuilles de la taille II. Les pieds d'*Asarum europæum*, qui ne portent pas de fleurs, ont généralement des feuilles petites. La grandeur de la feuille n'est pas un caractère assez stable ici pour justifier la création d'une variété.

Il nous semble que la variété *caucasicum* n'a pas une très grande raison d'être non plus. BOISSIER<sup>46</sup> a dit que cette variété ressemble aux spécimens de l'*Asarum europæum* qu'on trouve en Suisse. En effet, j'ai pu me convaincre que tel est bien le cas pour les échantillons qui se trouvent à l'Herbier Boissier. La forme II et X, figure 71, est fréquente chez nous ; c'est aussi celle des spécimens de la variété *caucasicum* que nous avons vus. On trouve quelquefois sur le même rhizome, plusieurs types de feuilles. Il s'agit alors de savoir si le cordiforme est vraiment la forme dominante du Caucase. Si tel était le cas, il y aura lieu de maintenir la subdivision, question que nous ne pouvons trancher pour le moment.

GENTNER<sup>146</sup> dit que le reflet bleu qu'on trouve sur certaines feuilles entre autre aussi sur celles de l'*Asarum europæum* provient des incrustations de petits grains de cutine dans l'épiderme. Les milieux louches ou troubles apparaîtraient bleus devant un écran sombre. Les grains de cutine rendraient alors l'épiderme trouble, d'où le reflet bleu.

On a signalé les parasites suivants sur les feuilles d'*Asarum europæum* : *Helicobasidium purpureum* Pat., Hyménomycète, qui produit des peaux à la base du pétiole ; *Vermicularia Dematium* Pers. var. *Asarina*, Terreris (Italie) ; *Puccinia Asari* Holuby, face supérieure des feuilles ; *Septoria Asari*, Saccardo (Italie) ; *Septoria Asaricola* Allesch. (Bavière).

Le rhizome est, comme nous l'avons vu, insensible à la pesanteur et rampe sur le sol. Anatomiquement, il est constitué comme suit : L'écorce est formée de l'épiderme, de 2 ou 3 couches de collenchyme et de plusieurs rangées de cellules parenchymateuses, parmi lesquelles on trouve des cellules sécrétrices et des cellules remplies d'anthocyane. L'endoderme n'est pas distinctement visible. Les faisceaux libéro-ligneux ont une forme triangulaire, avec la pointe dirigée vers le centre du rhizome. Il y a, sur le vieux rhizome, quelques faisceaux de plus que sur le jeune, mais ils n'arrivent rarement à fermer le cercle complètement et restent plus ou moins isolés pendant toute la vie du rhizome. Le cambium forme une

couche continue tout autour du cylindre central, mais son tracé forme une ligne sinueuse qui s'infléchit vers le centre, en face des faisceaux. C'est cela qui quelquefois donne aux faisceaux ligneux un aspect de divergent. Le cambium ne semble pas être très actif, car les rhizomes vieux de dix ans ne sont pas beaucoup plus épais que celui d'un an. Il est impossible de déterminer l'âge du rhizome par l'anatomie. Le cambium, dans son activité, ne forme jamais un anneau complet de bois secondaire. Les faisceaux ligneux sont formés de trachées spiralées et scalariformes. La moelle est formée de cellules parenchymateuses, entre lesquelles on trouve des cellules sécrétrices. Le rhizome ne forme pas d'écorce secondaire. Il renferme de la chlorophylle dans l'hypoderme.

La *racine* primaire est du type diarque, avec quatre plages de liber. La transposition des faisceaux dans le collet se fait d'une façon désordonnée : on voit que le liber reste en place et que le bois s'ajuste. Cette structure se continue sans grand changement le long de l'hypocotyle.

La racine primaire disparaît dans la suite, la plante produit alors des racines adventives, qui sont de trois types : diarque, triarque et tétraarque. Elles renferment des cellules sécrétrices, comme les autres parties de la plante. Il y a un endoderme très distinct.

SCHWARTZ<sup>147</sup> a décrit des *mycorrhizes* de la racine de l'*Asarum europæum*. L'existence de ces mycorrhizes n'est pas générale et les échantillons provenant d'autres localités d'Angleterre que celles où habitait SCHWARTZ, n'en renfermaient point. Je n'en ai pas trouvé, dans les plantes que j'ai examinées. Chose curieuse : le champignon occupe une couche très profonde de l'écorce, voisine de l'endoderme. Les hyphes sont souvent entortillés et l'on voit des haustoriums passer de cellule en cellule. Les hyphes sont non cloisonnés.

#### LE DÉVELOPPEMENT DE LA FLEUR

Sur ce point, deux travaux importants ont déjà été faits par PAYER et BAILLON. PAYER<sup>148</sup>, surtout dans son « *Organogénie comparée de la fleur* », en une série d'admirables dessins, nous a montré le développement de la fleur tel qu'on peut l'observer à la loupe. PAYER avait cependant des doutes sur certains points de

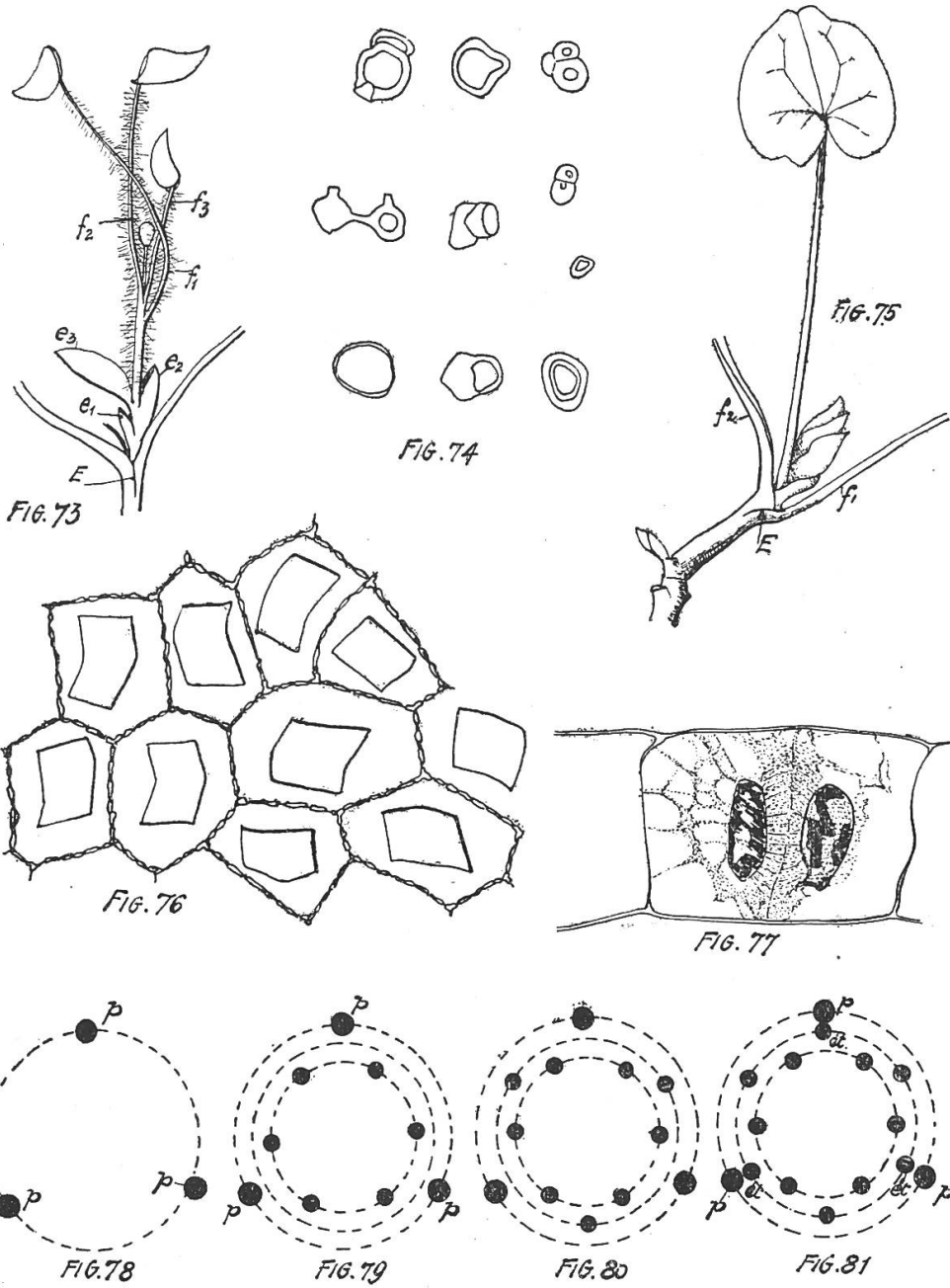


Fig. 73. — La plante immédiatement après l'éclosion du bourgeon. E, engainement ; e<sub>1</sub>, e<sub>2</sub>, e<sub>3</sub> écailles ; f<sub>1</sub>, f<sub>2</sub>, f<sub>3</sub>, jeunes feuilles dont une surnuméraire. Le jeune limbe est encore plié en deux ; le pétiole a son insertion au limbe présente une forte courbure.  
 Fig. 74. — Inclusions observées dans les cellules géantes de l'arille.  
 Fig. 75. — Cas anormal. Une feuille pétiolée s'est développée là où d'habitude se forme la deuxième écaille. Lettres comme dans la figure 73.  
 Fig. 76. — Tégument externe de la graine, avec des polyèdres en cutine, vu de face.  
 Fig. 77. — Phragmoplaste  
 Fig. 78 à 81. — Schéma montrant l'apparition successive des pétales, p, et des étamines, ét.

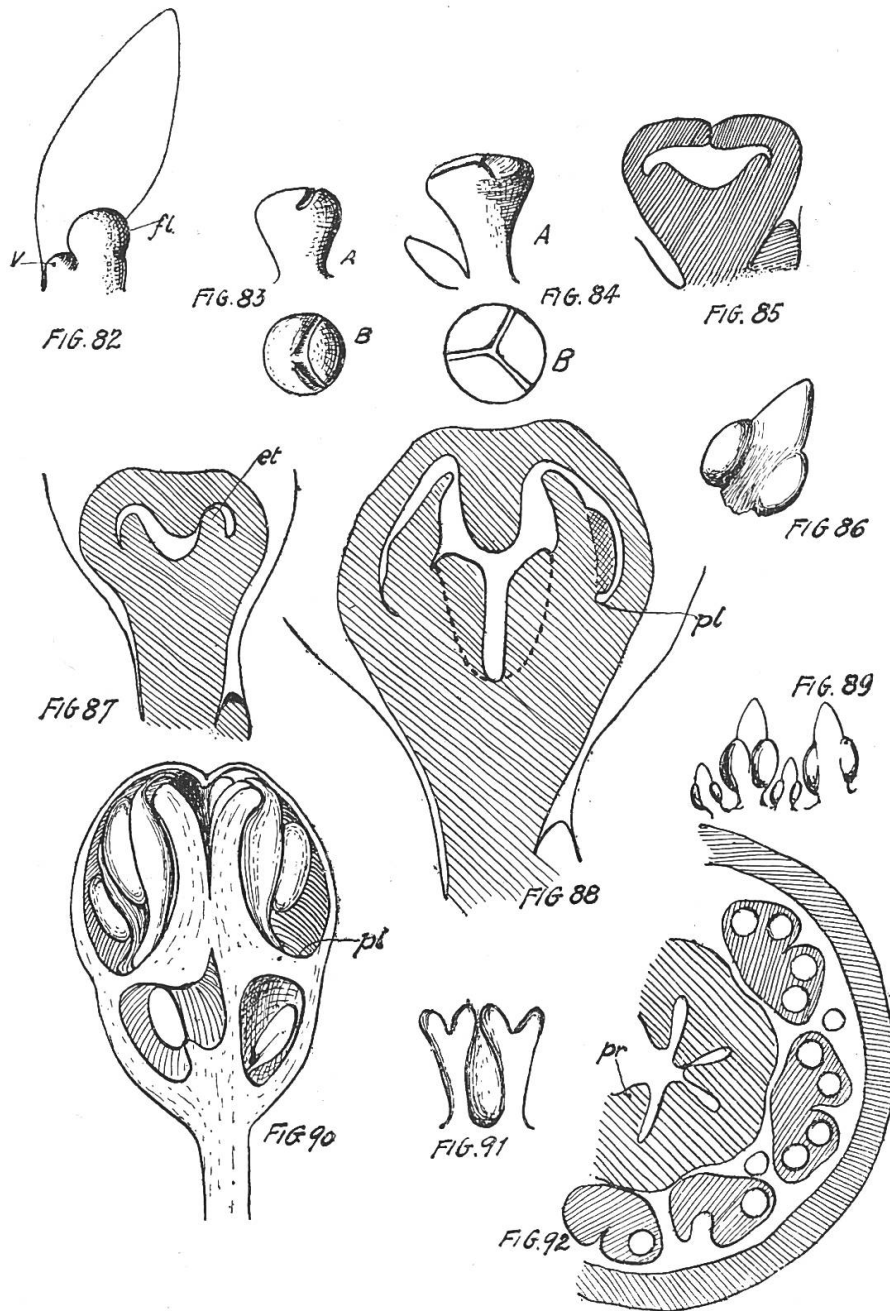
cette évolution, et ce qu'il décrit est incomplet. BAILLON<sup>149</sup> a repris cette même question et il a décrit le développement complet. Mes observations personnelles confirment pleinement la description et les interprétations de BAILLON et je puis donc décrire la chose pour l'avoir suivie moi-même.

La fleur (fig. 82, *fl.*), commence par être un petit mamelon arrondi, à côté du sommet végétatif (fig. 82, *v.*). Sur ce bourrelet, on constate, un peu plus tard, une dépression parallèle à l'avant-dernière feuille du bourgeon (fig. 83, A et B), c'est-à-dire que le sépale du côté de la bractée se forme le premier. Cette dépression progresse, de sorte qu'elle délimite bientôt trois régions distinctes. Les trois excroissances ainsi formées vont s'accroître et finiront par former un petit capuchon, laissant en dessous un petit vide. De l'extérieur, on voit trois lignes de partage (fig. 84, B), en coupe, la chose se présente comme le montre la figure 85.

Nous constatons, dans la figure 85, que l'axe présente une certaine dépression. Cette dernière possède un rebord qui, vu d'en haut, a une forme triangulaire. Les étamines vont naître sur le rebord, tandis que les carpelles vont proliférer sur les parois de ce réceptacle devenu profond. Pour suivre l'ordre d'apparition des pièces, nous avons fait les schémas, figures 78 à 81.

Aux trois coins du triangle, on voit tout d'abord apparaître un mamelon arrondi (*p*, fig. 78). Ce ne sont autres, à mon avis, que des pétales qui, à l'état adulte, affecteront la forme donnée par la figure 102. c'est-à-dire un pétale rudimentaire ressemblant à une émergence. EICHLER<sup>150</sup>, plus catégorique que BAILLON, dit que cette émergence doit être un pétale rudimentaire, car on n'aurait jamais vu des anthères sur cet organe. Il ne faudrait cependant pas perdre de vue que dans le groupe des *Polycarpicées* la distinction entre sépales et pétales est quelquefois tout à fait arbitraire. Mais ce premier cycle formé de trois mamelons *p*, ne peut pas être un cycle d'étamines, cela ressortira de ce qui suit.

Dans nos schémas, les cercles en pointillés indiquent l'emplacement d'un cycle. D'après la figure 79, on constate donc que le troisième cycle naît avant le deuxième, les six pièces à la fois. Ce cycle est composé d'étamines. Le deuxième cycle (également composé d'étamines) n'apparaît pas tout d'une pièce. Il y a d'abord apparition de trois mamelons, en alternance avec ce que nous appelons des pétales (fig. 80). Les trois mamelons qui naissent



- Fig. 82 à 92. — Développement de la fleur.  
 Fig. 82. — v, cône végétatif ; fl, bourrelet donnant naissance à la fleur.  
 Fig. 83. — A et B, formation des sépales.  
 Fig. 84. — A et B. Les 3 sépales sont constitués et se mettent bord à bord.  
 Fig. 85. — Coupe à travers la fleur, montrant la dépression dans l'axe floral au bord de laquelle apparaissent des proéminences qui sont les étamines.  
 Fig. 86. — Etamine jeune.  
 Fig. 87. — Coupe à travers la fleur à un stade plus avancé ; ét., étamine.  
 Fig. 88. — Coupe à travers un stade encore plus avancé ; pl, plancher.  
 Fig. 89. — Petites et grandes étamines immédiatement après la naissance sur le bord du réceptacle.  
 Fig. 90. — Bouton floral peu de temps avant l'anthèse.  
 Fig. 91. — Début des styles et des stigmates.  
 Fig. 92. — Coupe transversale à travers la jeune fleur ; pr, paroi de l'ovaire. La coupe passe à travers les anthères des étamines.

en dernier lieu, se mettent en face de *p* (fig. 81). C'est ce dernier point que PAYER n'a pas vu clairement et il a probablement été influencé par la fausse interprétation qu'il se faisait des pièces *p*.

L'évolution étant comme je le décris, il paraît hasardé de considérer les émergences *p* comme des étamines avortées. Si vraiment ces pièces étaient des étamines, elles ne pourraient pas se trouver en face de celles du troisième cycle. Si nous considérons, en outre, un proche-parent des *Asareæ*, le *Saruma Henryi*, il n'y a plus de doute possible, ce dernier possède des pièces pétaloïdes bien développées. On ne peut pas supposer à l'*Asarum* des cycles de trois étamines non plus, malgré l'apparence que donne l'évolution, car dans ce cas, elles seraient disposées d'une toute autre manière et il y aurait des superpositions, ce qu'il n'y a pas. Si l'on considérait les pièces *p* comme des étamines, on pourrait supposer des cycles composés comme suit : 3, 3, 3, 6, ce qui est également improbable.

La figure 87 montre une coupe qui passe par deux mamelons et au bord du réceptacle. Dans la figure 88, on observe la formation des anthères. La figure 86 est une étamine en voie de formation et la figure 89 montre les petites étamines entre les grandes, immédiatement après leur naissance.

Pendant que les étamines font leur apparition sur le bord du réceptacle, il se manifeste également une prolifération du côté interne de ce dernier. Les carpelles font leur apparition en alternance avec les pièces du troisième cycle et émanent de la paroi du réceptacle. Ce sont tout d'abord des petits mamelons qui naissent vers le bord supérieur du creux. La prolifération s'étend vers le bas et, finalement, il y a six crêtes avec partie supérieure bifurquée qui font saillie à l'intérieur du réceptacle. La figure 91 montre deux de ces carpelles primordiaux. Dans la figure 88, nous avons marqué, par des lignes en pointillé, la forme du creux, ce qui fait ressortir comment les crêtes font saillie dans cette cavité.

Les carpelles théoriques que nous venons de décrire ne donnent naissance qu'au stigmate et au style en s'élevant de plus en plus au-dessus du réceptacle et en se soudant, bien qu'imparfaitement, sur une partie de leur longueur.

L'ovaire infère se produit suivant le type habituel. Il se creuse une cavité profonde dans la tige qui se dilate à mesure que la fleur s'agrandit. Les parois de cette cavité possèdent six protubérances en alternance avec les carpelles précédemment formés. Ces nouvelles

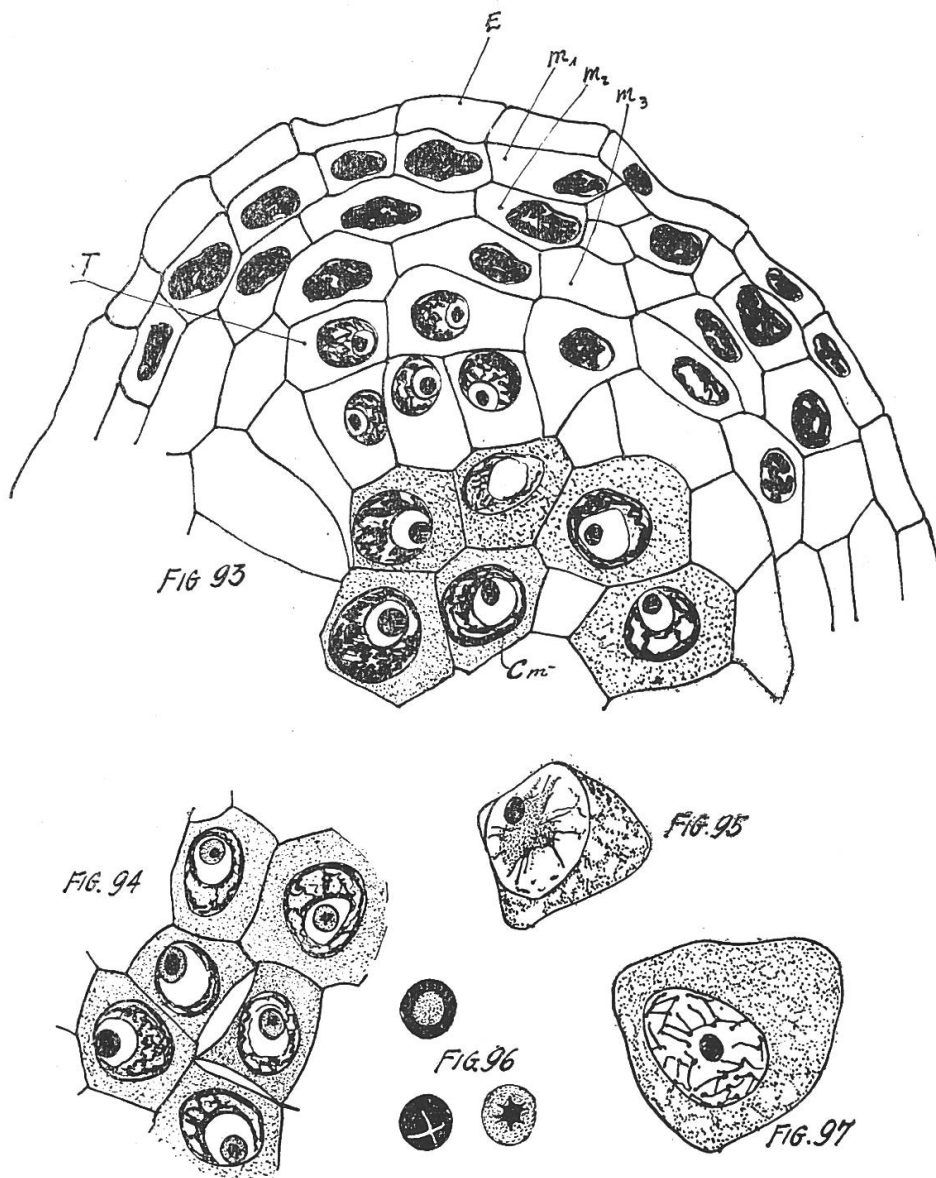


Fig. 93. — Coupe histologique à travers l'anthère. E, épiderme;  $m_1$ ,  $m_2$ ,  $m_3$  couches mécaniques; T, cellules tapètes; Cm, cellule-mère des microspores.

Fig. 94. — Cellules-mère des microspores.

Fig. 95. — Stade synapsis.

Fig. 96. — Trois formes de nucléoles avec des détails de structure particulières.

Fig. 97. — Stade leptotène.

excroissances du réceptacle, en s'agrandissant, vont se rejoindre au centre de l'ovaire, sans cependant se souder, ainsi qu'il est visible dans la figure 92 *pr*. Ces cloisons correspondent à des doubles feuilletts qui sont ovulifères sur leurs bords. Il ne se forme pas une colonne centrale solide, parce qu'il n'y a pas soudure complète (voir fig. 90 et fig. 122).

Lorsqu'on regarde au fond d'une fleur adulte, on trouve une espèce de plancher qui ferme l'ovaire par dessus. En réalité, ce

plancher n'appartient pas à l'ovaire, il représente uniquement l'élargissement de la zone *pl* du dessin (fig. 88), c'est donc une partie du réceptacle sur lequel les étamines sont insérées.

#### LE DÉVELOPPEMENT DES ANTHÈRES ET DU GRAIN DE POLLEN

Les anthères se forment précocement (voir fig. 86, 88 et 89) et déjà au stade juvénile, on remarque une différenciation en deux zones : l'une, l'interne, sporogène formée de grosses cellules, l'autre, l'externe, formée de cellules plus petites qui, en rangs serrés, entourent la zone interne. Plus tard, sur l'anthère mûre, nous trouvons les couches suivantes (fig. 93) : une couche épidermique, sous laquelle se trouvent de deux à trois couches (suivant l'endroit) de cellules aplaties, sans épaisissements mécaniques,  $m_1$ ,  $m_2$ ,  $m_3$  ; plus profondément, on trouve une à deux couches de cellules tapètes *T*, à gros noyau et à protoplasme réticulé et enfin, les cellules-mère des tétraspores.

La formation des grains de pollen se fait très rapidement ; au mois de juillet, les premiers signes des anthères apparaissent ; au mois d'octobre, il y a déjà des grains de pollen tout à fait préparés. Les grains de pollen sont donc déjà prêts en automne, alors que les ovules sont loin d'être formés. Cela n'empêche pas qu'au printemps le stigmate est mûr avant la déhiscence des étamines.

Le développement du grain de pollen se fait suivant le schéma classique et passe par les stades spirème, leptotène, synapsis, etc. J'ai représenté quelques cellules-mère de tétraspores dans les figures 94 à 97. Ces cellules ont quelquefois des nucléoles à structure particulière, comme le montre la figure 96. Les chromosomes au stade leptotène, sont renflés aux deux extrémités (fig. 97). Le nucléole subsiste jusqu'au stade synapsis. La fin de la division hétérotypique est caractérisée par la présence de deux masses chromatiques en forme d'hémisphère, qui ne sont séparés par aucune cloison. Les cloisons ne s'établissent donc qu'après la formation des quatre tétraspores.

Les figures 111 à 112 représentent des grains de pollen, vus de l'extérieur, avec des petites protubérances sur l'exine. Les figures 113 à 115 donnent des coupes histologiques colorées à l'hématoxyline de HEIDENHAIN. La figure 113 montre le grain de pollen au

stade unicellulaire, le noyau étant en voie de se diviser pour former le noyau prothallien. Dans les deux figures suivantes, ce noyau prothallien est présent, *np*, il est plus petit que le noyau végétatif *no*, de plus, il est allongé et acculé contre la paroi du grain de pollen. Ce noyau s'entoure, après sa formation, d'une cloison qui est de même nature que l'intine. Dans la figure 114, nous remarquons, en outre, un certain nombre de granulations dans le protoplasme qui semblent être des plastides. Le cytoplasme du grain de pollen renferme beaucoup de vacuoles.

L'exine (fig. 115, *e*) possède de petites protubérances et forme une région hyaline dans les coupes histologiques. Cette couche claire est délimitée vers l'intérieur par une ligne nette et très foncée (fig. 115, *l*). L'intine (fig. 115, *i*) est formée d'une substance à épaisseur variable, à l'intérieur de laquelle se trouve le cytoplasme.

La forme externe du grain de pollen a déjà été décrite par MOHL<sup>151</sup>.

#### LE DÉVELOPPEMENT DE L'OVULE.

L'ovule commence par être un petit mamelon sur le placenta. Ce mamelon s'allonge et, petit à petit, s'organise ; son extrémité libre s'arrondit et, avant même que les téguments ne s'élèvent, le nucelle est déjà constitué en principe. N° 2 et 3, Pl. I. Il se fait alors, dans ce nucelle primitif, des cloisonnements dans tous les sens qui, finalement, amèneront à la formation de l'archéspore, cellule unique dans notre cas visible dans les photographies No 4 et 5, Pl. II. La photographie No 5 indique particulièrement bien la disposition des cellules du nucelle autour de l'archéspore, reconnaissable à son grand noyau. Dans la figure 6, Pl. II, une série de quatre cellules à gros noyau, occupe le centre du nucelle. Ce ne sont autres que quatre mégaspores dont ici, l'inférieure, plus grande que les autres, donnera le sac embryonnaire. Cela se voit encore dans N° 7, Pl. II, où la mégaspore inférieure s'est beaucoup allongée et se prépare déjà à ce stade à fournir les antipodes haustoriaux dont nous parlerons tout à l'heure.

Pendant que se fait ainsi précocement l'organisation du nucelle, deux autres phénomènes se poursuivent : la formation des téguments et l'établissement de la courbure anatropique. Les deux téguments naissent l'un après l'autre, comme il est facile à voir

d'après nos clichés. La primine naît tout d'une pièce comme bourrelet circulaire autour du nucelle (N° 2, 3, 4, 5). La secondine ne semble pas naître simultanément sur tout le pourtour, comme le montrent les clichés N° 2 et 3. Il semble que la courbure anatropique empêche la prolifération de se faire aussi vite à l'intérieur qu'à l'extérieur. Comme il est visible d'après nos photographies N° 2 et 3, la courbure de l'ovule s'esquisse déjà très précocement. Plus tard, lorsque l'anatropie s'est accentuée, l'ovule ressemble à tout point à celui des *Renonculacées*, anatrope, épitrope, enveloppé de deux téguments qui le dépassent, en formant un micropyle allongé. Le nucelle est important et le sac embryonnaire en occupe l'axe ; il y a, dans ce dernier, une particularité dont nous aurons à nous occuper.

L'évolution du sac embryonnaire a déjà été décrite par JACOBSEN STIASNY <sup>153</sup> et cet auteur dit que les mégaspores ne sont pas toujours bien alignées et peuvent occuper des positions variées, analogues à celles qu'elle a décrite pour *Aristolochia Clematitis*. Je ne puis que confirmer cette opinion et, d'après mes observations, ce n'est probablement pas toujours la cellule la plus inférieure qui donne naissance au sac embryonnaire.

HOFMEISTER avait déjà remarqué que les antipodes du sac embryonnaire de l'*Asarum europæum* ont des prolongements haustoriaux. JACOBSEN STIASNY <sup>153</sup> en a donné un dessin ; il me paraît dommage que les antipodes y ont été un peu schématisés. Vu l'importance de la chose, il m'a semblé utile de publier quelques photographies représentant ces antipodes curieux. Le cliché N° 9, Pl. III, nous montre deux d'entre elles à très grand noyau, surmontés d'un système vacuolaire. Le N° 8, qui est une coupe à travers le même objet que le N° 9, représente le noyau secondaire. Le N° 11 enfin donne le détail de l'haustorium. Nous remarquons déjà, dans le N° 9, que la séparation entre les deux cellules antipodiales a disparu, elles forment une espèce de plasmodium qui s'avance dans les tissus du nucelle. Ces antipodes ont l'air d'avoir pénétré de force dans les tissus voisins de la chalaze ; cela devient plus manifeste si nous nous reportons au cliché N° 7, Pl. II, sur lequel nous remarquons une mégaspore fusiforme, entourée de toutes parts du tissu nucellaire. Ce dernier semble cependant s'organiser pour s'opposer à l'avancement des haustoriums (N° 11). Il forme une espèce de rempart, au moyen de membranes fortement cutinisées,

très foncées dans nos photographies. Cette réaction du tissu nucléaire, ainsi que l'aspect des cellules adjacentes à l'haustorium, laisse croire que ce dernier exerce encore une influence enzymatique, cytolytique et membrano-lytique. D'ailleurs, le sac embryonnaire, dans sa partie médiane, paraît développer une activité analogue aux haustoriums sur les tissus qui l'entourent. Voir photographie N° 10 où sont encore visibles les deux synergides.

HOFMEISTER a également soulevé la question de savoir si le noyau secondaire se divise parthénogénétiquement ou qu'après fécondation. Il m'est impossible pour le moment de donner une réponse définitive à cette question.

L'albumen se cloisonne immédiatement après la karyodiérèse. (JACOBSEN STIASNY).

## LA FLEUR ET SA POLLINISATION

### DISCUSSION DE LA RAMIFICATION

La fleur de *Asarum europæum* est rarement visible, elle est toujours très près du sol, cachée par les plantes et les détritiques qui l'entourent. Elle n'est jamais véritablement sous terre. Cette fleur curieuse résiste fort bien au froid et souvent même dans nos contrées elle subsiste sous la neige du printemps sans subir de dommages.

Vu qu'elle passe presque toute sa vie à l'obscurité ou à la demi-obscurité on est tenté de la considérer comme étant négativement héliotropique, mais tel n'est pas le cas, elle est insensible à la lumière. Les expériences que j'ai faites m'ont montré que malgré un éclairage unilatéral la courbure se fait dans un sens quelconque aussi bien vers la lumière qu'en sens contraire. En situation naturelle, le pédicelle floral est horizontal avec coude brusque à son insertion et nous avons montré que si l'on dérange la fleur, en lui donnant une position anormale, le pédicelle fait toujours une courbure géotropique telle que l'axe de la fleur est ramené dans l'horizontale. Ces mouvements se font aussi bien à l'obscurité complète qu'à la lumière. Cette position horizontale de l'axe floral est dans un certain rapport avec la pollinisation de la fleur.

Autant que je puis en juger d'après les quelques dessins que je possède des autres espèces d'*Asarum*, cette position horizontale de la fleur se rencontre dans beaucoup d'espèces du genre. Mais

on ne la constate pas chez les genres voisins *Saruma* et *Aristolochia*.

Nous nous poserons ici la question de savoir si la fleur est terminale ou latérale. EICHLER dans « Blütendiagramme » dit que la fleur de l'*Asarum europæum* est terminale, mais il y a de sérieuses raisons pour croire que tel n'est pas le cas. Si l'on considère la figure 75 on y remarque une ligne L provenant du pétiole de la feuille à l'aisselle de laquelle se trouvait la fleur. Cette ligne dénote une espèce d'engainement de la feuille  $f_1$  autour du pétiole de la feuille  $f_2$ . A juger par la nature de cet engainement, la feuille  $f_1$  est située plus bas que la feuille  $f_2$ . Si nous considérons en outre la succession des pièces sur le sommet végétatif, (voir fig. 21)  $f_1$  bractée de la fleur est née avant  $f_2$  ; en outre, si dans la figure 73 nous suivons l'alternance des pièces du distique en commençant par les écailles  $e_1, e_2, e_3$ , on constate que l'alternance se continue dans le même sens si l'on suppose que la feuille  $f_2$  (bractée de la fleur) est située plus bas que  $f_3$ . Bien qu'ici il y ait une feuille surnuméraire, la chose se vérifie néanmoins. Si donc la bractée de la fleur est toujours l'avant dernière feuille de la tige, cette dernière ne peut pas se terminer par une fleur. La fleur est donc latérale et non pas terminale comme le suppose EICHLER.

L'*Asarum europæum* n'est donc pas à croissance sympodiale comme le *Saruma Henryi*<sup>154</sup>. Chez ce dernier la fleur termine la tige et c'est le bourgeon axillaire d'une feuille inférieure qui continue à pousser. Tel n'est pas le cas chez *Asarum europæum* et il nous apparaît comme un type descendant d'une plante à croissance indéfinie avec inhibition de ce caractère. Nous avons vu que l'inhibition est plus forte à l'état juvénile qu'à l'état adulte. *Saruma* et *Asarum europæum* n'ont pas la même ramification, à ce point de vue ce dernier rappelle plutôt *Aristolochia*.

Il semble en outre que l'axe de l'*Asarum europæum* est le résultat d'une réduction. Cette dernière affecte surtout les feuilles caulinaires inférieures qui sont représentées par des écailles et qu'on ne trouve ni chez *Aristolochia* ni chez *Saruma*. Nous avons d'ailleurs vu que ces écailles sont de même nature que les feuilles pétiolées qui, quelquefois, poussent à la place d'une écaille.

Pour ce qui concerne l'épanouissement du bourgeon il y a deux cas à considérer. Dans le premier cas le jeune rhizome s'allonge très vite, la fleur est ainsi ramenée en dehors des écailles avant de s'ouvrir (fig. 73). Dans l'autre cas la fleur s'ouvre précocement dans le bourgeon en écartant toutes les autres pièces (fig. 103).

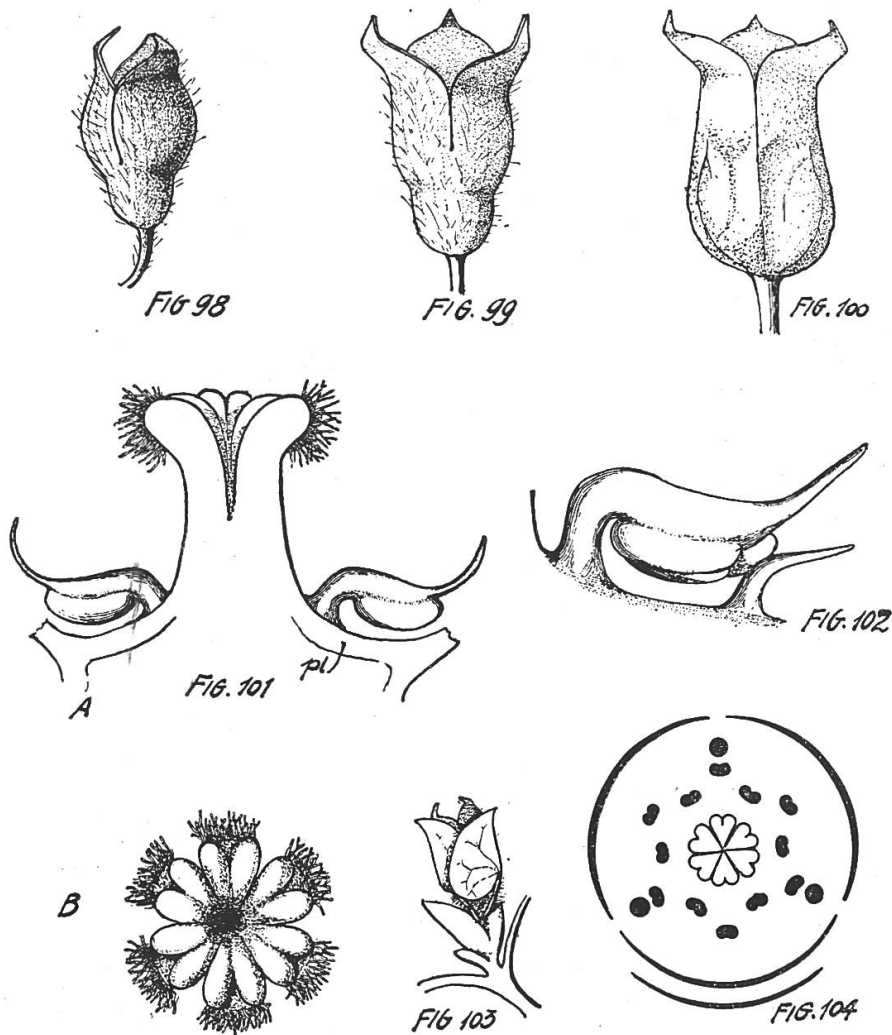


Fig. 98. — Bouton floral en voie d'éclosion.

Fig. 99. — Fleur ouverte.

Fig. 100. — Fleur quelque temps après la fécondation avec l'ovaire gonflé.

Fig. 101. — Style, stigmates et étamines ; pl, plancher ; A, en coupe ; B, stigmate vu d'en haut.

Fig. 102. — Petite étamine en face d'une proéminence qui est considérée comme un pétale rudimentaire

Fig. 103. — Éclosion de la fleur à l'intérieur du bourgeon.

Fig. 104. — Diagramme de la fleur.

Le bouton floral jeune est de forme ovoïde et couvert d'un duvet épais (fig. 98) Peu avant l'épanouissement il devient d'une couleur brun sale. Cette couleur provient de la présence d'anthocyane dans certaines cellules à côté de cellules à chlorophylle. Ce glycoside abonde dans la fleur d'*Asarum europæum* ; la face interne de la fleur est d'un rouge brun foncé, le filet des étamines, le style les papilles du stigmate et les poils contiennent de l'anthocyane en abondance.

Le diagramme de la fleur est le suivant (fig. 104) : trois sépales qui surmontent le receptacle de la fleur, trois pétales qui ne sont pas toujours présents tous à la fois, six étamines du cycle externe (petites), six étamines du cycle interne (grandes), six styles à stigmate bifide.

DEDECEK<sup>173</sup> a trouvé une intéressante anomalie près de Prague et qui mérite d'être notée : des *Asarum europæum* à cinq carpelles, cinq stigmates, deux cycles d'étamines à cinq étamines et trois sépales dont deux soudés entre eux.

Mais la fleur normale est essentiellement trimère et cette trimérie est l'une des nombreuses raisons pour lesquelles on peut classer les *Aristolochiacées*<sup>160, 156</sup> dans le groupe des *Polycarpicées*.

Les sépales sont charnues et portent de nombreux poils très fins à l'extérieur. A l'intérieur ils sont garnis de poils robustes qui sont courts vers le haut du calice et longs vers le bas, au fond du tube. Ces sépales sont d'abord concrescents et ferment le bouton en se mettant bord à bord. Le bouton s'ouvre alors par trois fentes qui se constituent par le décollement des trois sépales dans la région médiane.

Les pétales sont rudimentaires en forme d'une petite émergence en alternance avec les sépales. Nous avons déjà discuté la nature de ces pièces dans un chapitre précédent. La figure 102 indique comment le pétale est situé en face d'une petite étamine. Si l'on considère les grands pétales de *Saruma*, on est bien tenté de dériver la fleur de l'*Asarum europæum* d'un type analogue à celui de ce genre voisin. Ces pétales font complètement défaut chez *Aristolochia* ou cependant on en trouve des traces par des faisceaux qui primitivement, peut-être, étaient destinées aux pétales.

Les étamines ont quatre loges et leur connectif est allongé en un long bec (voir fig. 101 et 102). Ces étamines sont insérées en apparence à la base des styles, mais en réalité, comme nous l'avons vu d'après l'évolution de la fleur, elles sont fixées sur les bords du réceptacle qui forme au stade adulte de la fleur une espèce de plancher. Il existe des espèces d'*Asarum* où les anthères sont sessiles comme cela est le cas aussi dans le genre *Aristolochia*.

L'ovaire chez *Asarum europæum* est infère, mais il ne faut pas perdre de vue que dans le genre *Asarum* nous trouvons tous les intermédiaires entre l'ovaire supère et l'ovaire infère. Comme nous l'avons déjà fait ressortir dans la description du développe-

ment de la fleur, les carpelles conservent une certaine indépendance vers l'intérieur, ici encore il y a une forte ressemblance avec *Saruma* qui possède des carpelles en partie libres aussi. Cela est encore un des caractères qui rattache les *Aristolochiacées* aux *Polycarpicées*. Nous verrons comment cette individualité se manifeste lors de la déhiscence du fruit.

Les ovules sont nombreux dans chaque loge, ils sont anatropes épitropes portant l'arille caractéristique sur le funicule.

Pendant l'épanouissement de la fleur on assiste aux phénomènes suivants : Dans le bouton fermé toutes les étamines sont dressées (voir fig. 105 et 90). Dans la figure 105 on suppose que les sépales sont enlevés. Pendant que le bouton s'ouvre toutes les étamines vont se coucher vers l'extérieur, la figure 106 montre la fin de ce mouvement. A ce moment là le stigmate est mûr, mais aucune étamine n'est déhiscente, il y a protogynie. Peu de temps après cela les grandes étamines vont toutes se dresser plus ou moins simultanément et se placent exactement entre les lobes du stigmate (fig. 107). Les petites étamines se lèveront à leur tour, mais dans ces mouvements les pièces de chaque cycle sont solidaires et ainsi chaque verticille se distingue nettement de l'autre. Dans une fleur normale la déhiscence des étamines se fait dans la position dressée, jamais avant.

Ces mouvements semblent être conditionnés par la présence des sépales. J'avais, pour mieux observer la déhiscence des étamines, enlevé les sépales à deux fleurs qui sont restées attachées à la plante. Dans ces conditions les étamines, toutes couchées vers l'extérieur, n'ont pas exécuté leur mouvement de redressement et la déhiscence a eu lieu dans la position inclinée. La déhiscence des anthères n'est donc conditionnée ni par la présence des sépales, ni par la position redressée du filet.

Vu la curieuse structure de la fleur, vu sa protogynie, il n'est pas étonnant de voir des hypothèses naître qui font de cette fleur une prison pour les insectes, analogue à celle d'*Aristolochia Clematilis*, et de telles hypothèses sont fort légitimes. En effet, la fleur s'ouvre par trois fentes garnies de poils et ces fentes laisseraient facilement s'introduire les insectes. Comme il y a de gros poils au fond du calice et comme les étamines sont toutes courbées vers l'extérieur à ce moment, il y aurait peu de chances que les insectes puissent s'échapper de leur prison. Ils seraient forcés d'attendre

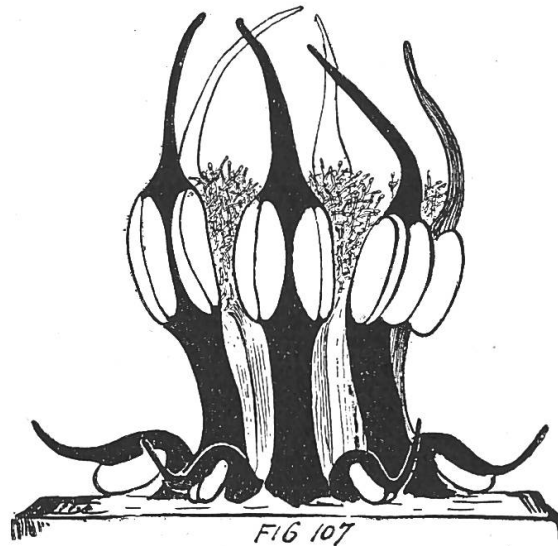
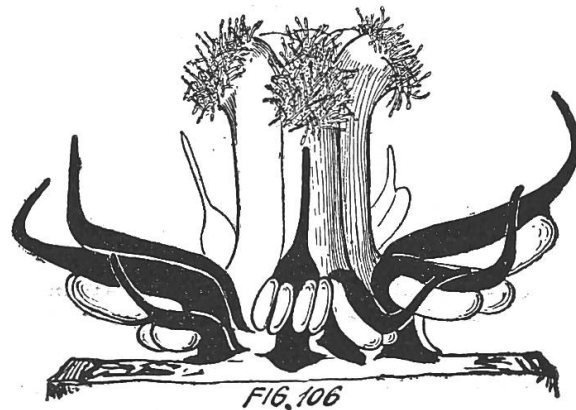
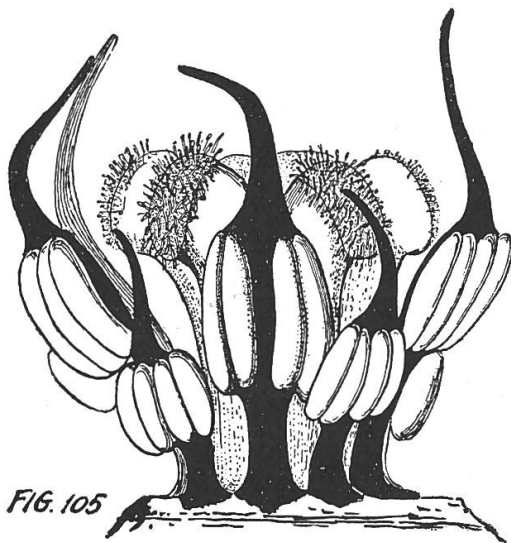


Fig. 105. — Position des étamines dans le bouton floral avant l'anthèse : toutes les étamines sont dressées.

Fig. 106. — Position des étamines dans la fleur après l'anthèse : toutes les étamines sont courbées vers l'extérieur.

Fig. 107. — Redressement des grandes étamines. Dans le dessin, les petites étamines sont encore couchées, mais elles se redresseront à leur tour.

le redressement des grandes étamines, ils longeraient alors le filet et en passant sur l'anthère entraîneraient le pollen. Ces idées ont été soutenues par MULLER<sup>159</sup> et KERNER<sup>162</sup>, nous verrons dans la suite qu'il n'en est pas ainsi. Cependant KIRCHNER qui a déjà observé le mouvement des étamines a émis l'idée qu'il pourrait y avoir autofécondation. KNUTH dit en outre qu'il n'a jamais vu des insectes sortir de la fleur.

Il s'agissait donc pour moi de démontrer quel est le véritable mode de pollinisation de l'*Asarum europæum*; il n'y avait que l'expérience qui pouvait me le montrer.

Sur les quelques centaines de fleurs que j'ai eues entre les mains, aucune ne renfermait un insecte. J'ai examiné un certain nombre de fleurs où les étamines étaient toutes couchées, le stigmate était mûr, mais sur aucun de ces stigmates examinés au microscope, je n'ai trouvé du pollen étranger. Mais on trouve toujours du pollen sur les papilles au moment où les grandes étamines font leur déhiscence. Notons encore cette particularité que la maturité du stigmate se prolonge au-delà de la maturité des étamines et que le pollen est lourd et peu adhérent.

Pour arriver à la certitude il fallait donc : 1. assister à la déhiscence des étamines ; 2. exclure rigoureusement tous les insectes. J'ai pu démontrer que les insectes ne jouent aucun rôle dans la pollinisation de la fleur de l'*Asarum europæum*. J'avais d'abord mis du papier gluant autour des fleurs pour capturer les insectes qui auraient voulu s'y introduire. Aucun insecte n'est tombé dans le piège. Jugeant ce moyen insuffisant, j'ai changé de méthode. J'ai soigneusement nettoyé une dizaine de pots dans lesquels j'avais planté des pieds d'*Asarum europæum*. Les fleurs étaient toutes en bouton au début de l'expérience. Pour empêcher les insectes de sortir de la terre j'ai couvert cette dernière d'une couche de plâtre de 2 cm d'épaisseur. Ce plâtre se moulait autour des tiges et en se durcissant fermait hermétiquement le dessus du pot. Les plantes n'ont pas souffert de ce procédé. Tous ces pots ont été placés dans une baignoire avec 10 cm. d'eau à la chambre de bain. Pendant tout le temps que durait l'expérience j'ai surveillé toutes les fleurs étroitement. J'ai ainsi la certitude d'avoir exclu rigoureusement tous les insectes. La photographie N° 1, Planche 1 montre les pots dont le dessus est couvert de plâtre.

J'ai examiné toutes les fleurs, il y en avait vingt, qui ont mûri dans ces conditions et toutes étaient pollinisées. Donc je puis conclure de cette expérience que les fleurs d'*Asarum europæum* s'autopollinisent et que les insectes ne sont pas du tout nécessaires pour opérer la pollinisation.

J'ai encore une dernière preuve que l'*Asarum europæum* s'autopollinise : c'est d'avoir assisté moi-même au microscope à cette pollinisation. Il faut se représenter la fleur dans sa position horizontale. Les grandes étamines sont dressées contre le style, les anthères entre les lobes du stigmate. Tout cela forme une espèce de cylindre dont l'axe est horizontal. Les loges des anthères, au lieu

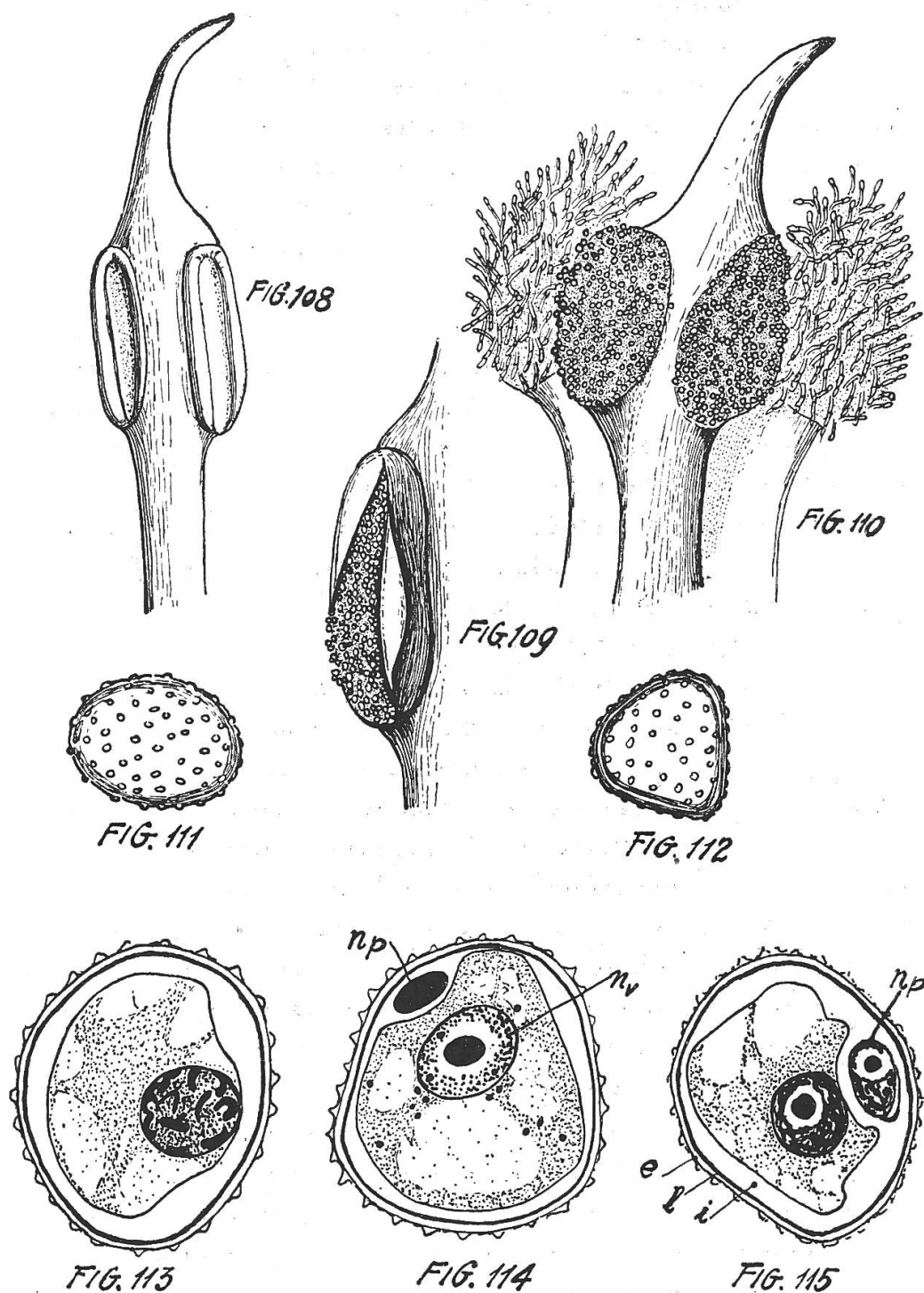


Fig. 108. — Etamine dont les anthères sont vides, bords retournés.  
 Fig. 109. — Anthère opérant sa déhiscence.  
 Fig. 110. — Etamine dressée opérant la déhiscence de ses anthères entre deux lobes du stigmate. De cette façon, le pollen en roulant en dehors des anthères tombe sur les papilles du stigmate.  
 Fig. 111 et 112. — Grain de pollen, vue externe.  
 Fig. 113. — Coupe histologique dans un grain de pollen à un seul noyau. Le noyau est en voie de division.  
 Fig. 114. — Coupe histologique à travers un grain de pollen, à deux noyaux ; Np, noyau prothélien ; Nv, noyau végétatif. On voit des petits points noirs dans le protoplasme qui sont probablement des plastides.  
 Fig. 115. — Comme figure 114, e, exine, i, intine, mais avec un noyau prothalien mieux développé.

d'être vraiment extorses, sont à 45° et les papilles des stigmates les touchent très souvent. Lors de la déhiscence de l'anthère il se fait alors une fente unique pour deux loges (voir fig. 109). Les bords de cette fente se retroussent au fur et à mesure qu'elle s'allonge et il y a finalement un mouvement qui ressemble à celui quand on retourne un sac. Souvent le pollen est emporté par les bords qui se retournent et il est déposé directement sur les papilles les plus proches. Le reste du pollen roule par grains ou par paquets en dehors de l'anthère et il ne peut tomber ailleurs que sur le stigmate (voir fig. 110). La figure 108 montre une anthère vidée avec les bords retournés.

Ainsi se confirme l'hypothèse de KIRCHNER qui est vérifiée maintenant par mes expériences.

Dans une position verticale la fleur ne pourra pas s'autoféconder aussi facilement que dans la position horizontale, cette dernière semble donc avoir un sens biologique.

KNUTH<sup>157</sup> dit avoir observé l'autofécondation chez l'*Asarum caulescens*, REDFIELD<sup>175</sup> aura constaté les mêmes mouvements des étamines chez *Asarum canadense*. Chez *Asarum Thunbergii* il y a des étamines introrses et extrorses, mais leur filet est beaucoup plus court que le style et il semble impossible qu'il y ait autofécondation malgré la position horizontale de l'axe floral.

Mais il semble, d'après tout ce que nous savons maintenant de la fleur, que la position horizontale n'était pas prédestinée à l'autofécondation. N'est-il pas étonnant de voir cette fleur faire toute une série de mouvements pouvant faire d'elle une fleur attrappe-mouche et qui finalement n'a pas besoin de tout cela ? La plante fait plusieurs efforts qui, aujourd'hui semblent inutiles : pistil mûr avant les étamines, courber les étamines, les redresser ensuite, déhiscence de la fleur par une fente. Tout cela ne sert à rien car l'autofécondation ne nécessite pas tant de détours.

En présence de ces faits il faut se demander :

1. Tout ce mécanisme n'est-il qu'une réminiscence d'un état ancestral fait, jadis, pour capturer tel insecte qui peut-être aujourd'hui ne vit plus ?

2. Est-ce le début d'une fleur analogue à celle du genre *Aristolochia* un acheminement vers ce que les allemands appellent « Kesselfallblume » ?

Il est difficile de décider entre ces deux possibilités.

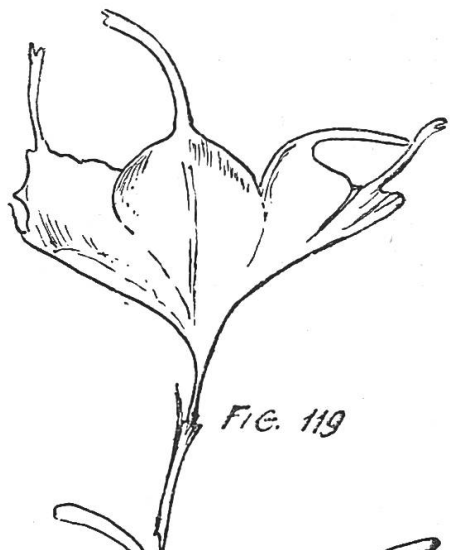


FIG. 119

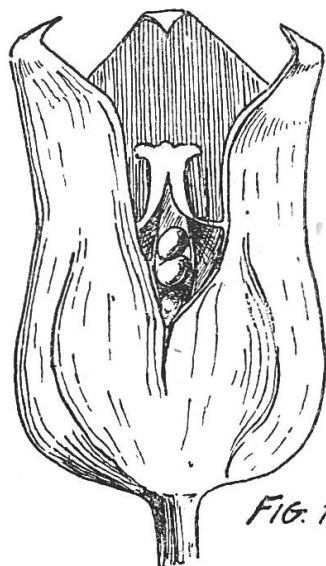


FIG. 116

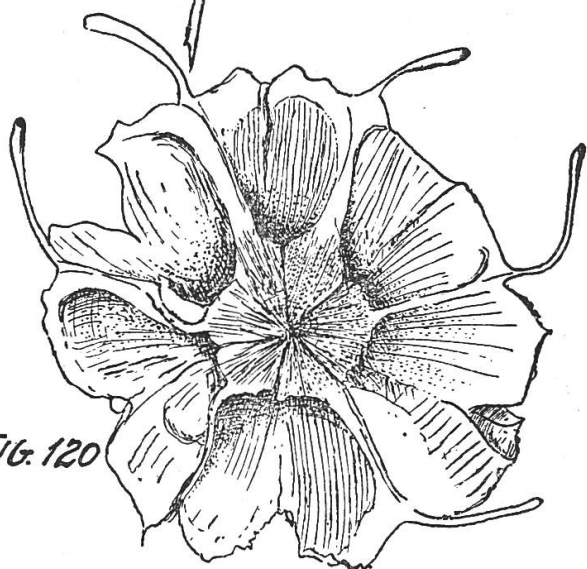


FIG. 120

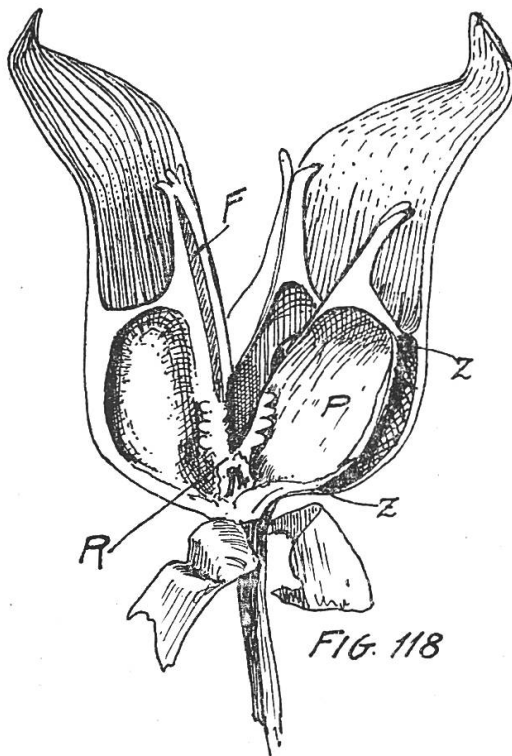


FIG. 118

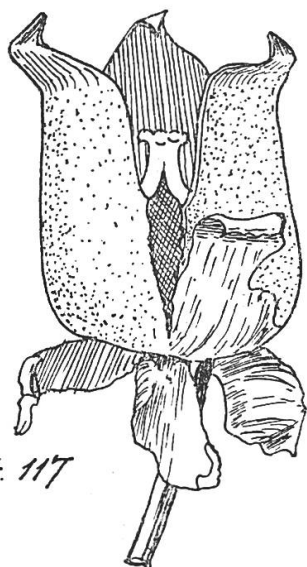


FIG. 117

Fig. 116 à 120. — La déhiscence du fruit. Explication dans le texte.

Notons encore que le parfum et la couleur de la fleur rappellent les fleurs myophiles à odeur indoloïde et à teinte rouge livide ou brun sale comme par exemple *Ruscus aculeatus*, *Rafflesiacées*, *Paris quadrifolia*, etc. En outre le temps de floraison est très précoce et les feuilles ne tombent pas en hiver: cela rappelle *Daphne Laureola*, *Hedera Helix*, *Helleborus foetidus*, plantes qui également fleurissent à des moments où la plupart de nos plantes ne portent plus de fleurs. Ceci indique probablement une origine intertropicale, conclusion qui est en concordance avec ce que nous avons mentionné dans un chapitre précédent, à savoir que l'*Asarum europæum* paraît être devoir dérivé du gros des *Aristolochiacées* par réduction ou inhibition et que le genre ne semble pas avoir été originairement le genre originaire des zones tempérées.

#### LE FRUIT

Le fruit de l'*Asarum europæum* est une capsule charnue. Jusqu'au moment de sa déhiscence, ce fruit ne diffère pas beaucoup de la fleur, l'ovaire ne se transforme pas et il est tout simplement plus gonflé mais couronné encore jusqu'à la maturité des pièces du périgone (fig. 100). Lors de la déhiscence il se transforme profondément en se disloquant complètement.

Au moment où les graines sont mûres il se produit une fissuration à la base du style. Cette fissure se propage vers le haut du stigmate et progresse sur le plancher de telle manière que les styles sont dissociés par moitiés et que le réceptacle se déchire à son tour (fig. 116). La fissure du réceptacle se propage jusqu'à l'insertion du pédicelle (fig. 117). Tels sont les premiers phénomènes visibles du dehors sur le fruit déhiscent.

Nous avons vu, au chapitre du développement de la fleur, comment se forme l'ovaire, nous y avons dit qu'il se produit des cloisons à doubles parois qui procèdent de la masse du réceptacle. Ici, dans la déhiscence, il se produit alors un phénomène curieux qui consiste en une différenciation des tissus du réceptacle et du plancher de telle manière que les carpelles s'individualisent et se décolent du réceptacle comme s'ils y avaient été soudés (ainsi que le supposait l'ancienne théorie). La figure 118 nous montre à gauche un carpelle non encore individualisé et uni encore avec

le réceptacle; à droite un carpelle libre et un grand espace entre la paroi restante du réceptacle et la nouvelle paroi externe du carpelle.

Cette déhiscence loculicide qui débute par la fissuration dont nous avons parlé, ouvre les carpelles individualisés seulement par le haut, ces derniers restent unis dans la zone z-z (fig. 118), tandis que la paroi restante du réceptacle se déchire jusqu'au pédicelle. Dans la figure 118, nous supposons enlevé le troisième carpelle pour montrer l'intérieur du fruit, nous avons donc forcément dû déchirer la zone z-z qui unissait le carpelle à droite aux carpelles enlevés. Notons, en outre, que les phénomènes de dislocation marchent plus lentement en face des sépales, en F, qu'en face des espaces intersépales. P est l'une des doubles cloisons dont nous avons parlé plus haut. Lorsque le décollement interne entre les styles encore connivents se sera produit, l'ensemble des carpelles individualisés formera un petit cratère à bords plissés, le tout étant encore enveloppé par le réceptacle et les sépales.

Parallèlement à cette transformation interne, il se passe une modification externe. Comme il est visible dans les figures 117 et 118, tout l'épiderme externe du fruit se desquame, tombe et l'hypoderme est mis à nu. Ces tissus sous-épidermiques ont un aspect granuleux, au microscope on constate qu'ils sont formés de cellules allongées et de formes bizarres, lâchement juxtaposées, se détachant facilement les unes des autres. Au toucher, ces cellules se sentent comme du sable très fin. Cette desquamation prépare la désagrégation complète des sépales et du réceptacle.

Après le stade (fig. 118), l'enveloppe florale y compris le réceptacle, disparaissent par désagrégation complète et il ne reste plus que les carpelles nus. Ce décollement de la zone externe, périgonéale et des carpelles n'est pas absolument régulier, en ce sens que le périgone indépendant sépare souvent par une fente transversale les lobes sépales du réceptacle.

Le périgone qui tombe emporte avec lui le plancher et souvent aussi une partie des styles restés adhérent à ce dernier. Privés alors de cette enveloppe, les carpelles s'écartent, les doubles parois se déplient un peu et finalement, nous aurons un petit cratère comme le montrent les figures 119 et 120. Les appendices grêles qui en garnissent les bords, sont composés de deux demi-styles restés unis. Dans le prolongement des styles et descendant dans le cratère,

il y a des arêtes qui sont les lignes de suture des anciennes doubles parois. Au fond de l'entonnoir, on trouve six losanges groupés autour du centre ; ce sont les placentas autrefois parallèles à l'axe, mis maintenant sur un plan perpendiculaire à l'axe.

J'ai observé, dans un certain cas, que le pédicelle était en train de se dessécher au moment où se produisait la première fissure. La déchirure du réceptacle s'arrêta dans la suite et la desquamation de l'enveloppe florale ne se fit plus. Le fruit devint une bouillie informe et tomba. Il semble donc que le pédicelle doit rester fonctionnel pendant que se fait la déhiscence et que certains tissus demandent à être nourris pendant toute la durée du phénomène, si ce dernier doit s'accomplir normalement.

Quelque soit l'irrégularité de la désagrégation du périgone, on peut exprimer le phénomène de la déhiscence théoriquement de la manière suivante :

1<sup>o</sup> Différenciation de la périphérie inférieure de l'ovaire en deux couches, ce qui individualise les carpelles, au nombre de six.

2<sup>o</sup> Déhiscence loculicide des carpelles ainsi formés, mais déhiscence incomplète uniquement dans la partie supérieure intéressant aussi le style. Les carpelles restent unis dans une large zone périphérique.

3<sup>o</sup> Individualisation des carpelles du côté interne et déhiscence qui rappelle celle des follicules.

4<sup>o</sup> Rejet de la partie périgonale.

5<sup>o</sup> Ecartement des carpelles.

La desquamation, dont nous avons parlé, s'étend même au pédicelle qui, perdant ainsi sa turgescence, devient flasque. Le fruit est suspendu alors comme une loque au pédicelle flexible. L'ouverture de la capsule étant tournée vers le bas, les graines qu'elle contenait sont déposées sur le sol, il n'y a aucun mécanisme pour les projeter loin de la plante-mère.

On ne doit pas perdre de vue que toutes ces transformations se font sur un fruit dont l'axe est dirigé horizontalement. Par les mouvements floraux, le fruit a été ramené en dehors du plan passant par les pétioles des deux feuilles végétatives. Ainsi, aucun des mouvements du fruit n'est gêné par la présence des pétioles et le mouvement de bascule de la capsule, qui suit la déhiscence, peut s'exécuter librement.

La capsule suspendue, comme nous l'avons indiqué, au pédicelle

se dessèche très vite, tombe et pourrit facilement. Si l'on passe un peu plus tard, on ne trouve plus trace ni du fruit, ni des graines.

Les causes qui sont à l'origine des mouvements décrits, ne sont pas bien apparentes. On croit tout d'abord pouvoir mettre sur le compte de la pression des ovules une partie de la déhiscence. Mais lorsqu'on ouvre un fruit, on trouve que les ovules ont suffisamment de place et qu'ils ne font pas pression sur les parois des carpelles. Une pression interne dans l'ovaire ne pourra d'ailleurs pas provoquer une déchirure telle qu'on l'observe. Les phénomènes tels que la désquamation, la fissuration et le décollement, doivent être considérés comme des transformations autonomes des tissus en question. L'écartement des carpelles, par contre, pourrait être, à mon avis, un mouvement dû à un renflement moteur. Ce tissu moteur, je le situe à la base des placentas en R (fig. 118). C'est le seul point solide sur lequel puissent s'appuyer les mouvements décrits.

#### LA GRAINE

La graine de l'*Asarum europæum* est entourée d'un tégument formé par la primine et la secondine sclérifiées et cutinisées en partie. Les quatre couches de cellules qui forment les deux téguments de l'ovule, se transforment comme suit après la fécondation : La couche la plus externe se cutinise, il s'y forme des proéminences de forme polyédrique qui font saillie au dehors (fig. 76). Toute la couche externe est formée de cellules assez grandes. Les deux couches suivantes, à cellules plus petites, se sclérifient et les cellules se transforment en stéréïdes allongés. A certains endroits, les axes des fibres de la deuxième couche sont perpendiculaires aux axes des cellules de la troisième couche. La deuxième couche est limitée à l'extérieur et à l'intérieur, par une mince cloison en cutine. La quatrième couche disparaît.

Lorsque les graines sont mûres, elles ont l'aspect donné par la figure 124. Le funicule, à ce stade, est formé d'un tissu hyalin F, qui, vue de face, se présente comme une plage blanchâtre qui se distingue très nettement du reste de l'ovule. Ce tissu se dessèche dans la suite, avant la déhiscence du fruit et il ne reste qu'une mince membrane tendue au-dessus d'un vide et qui supporte l'arille.

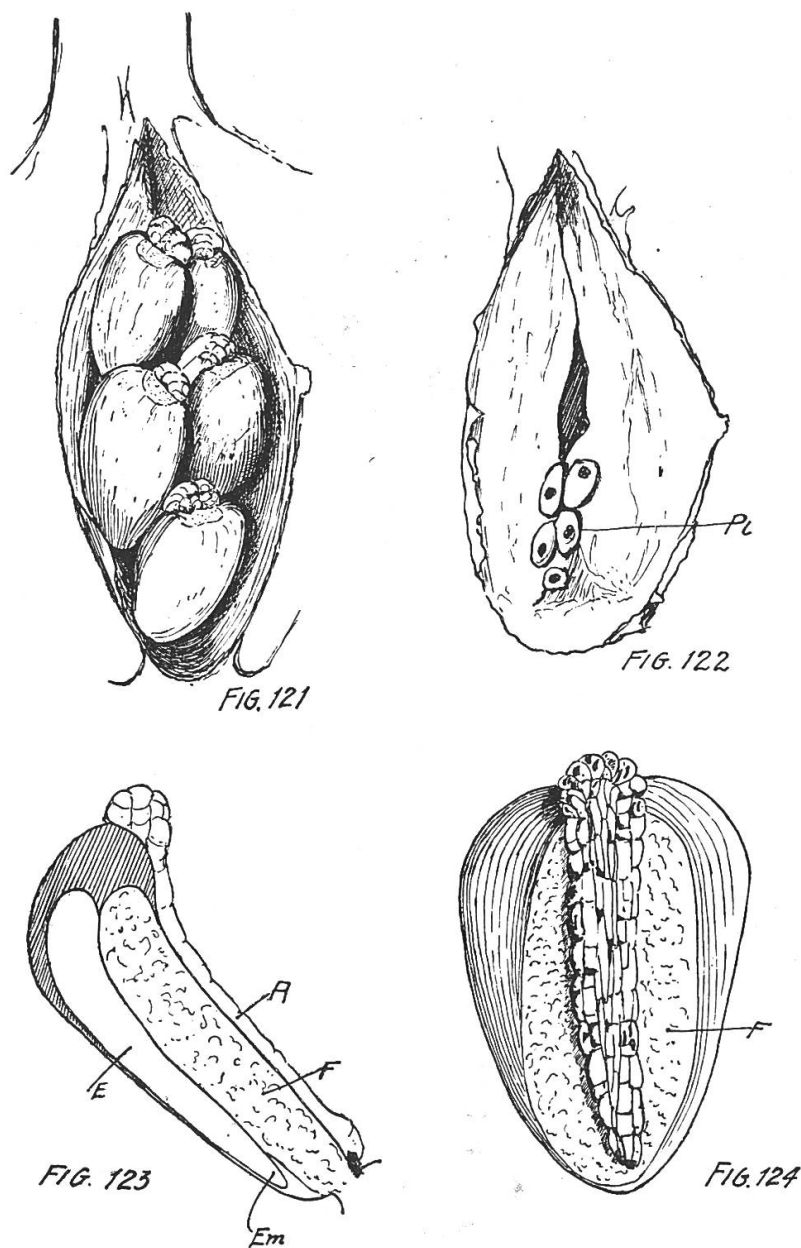


Fig. 121. — Carpelle ouvert par le dehors pour montrer la position des graines.  
 Fig. 122. — Le même carpelle après l'enlèvement des graines montrant les placentas.  
 Pl. La fente montre que les carpelles ne sont pas complètement soudés.  
 Fig. 123. — Graine, coupe. A, arille ; F, funicule ; E, albumen, Em, embryon.  
 Fig. 124. — Graine, F, funicule.

La chalaze n'est pas formée du même tissu que le funicule, elle ne se désagrège pas (voir fig. 123).

L'albumen E (fig. 123), se présente macroscopiquement comme un tissu blanc et laiteux. Il est formé de cellules polyédriques remplies d'huile et de grains d'aleurone.

L'embryon est petit et il est situé dans la région Em.

L'arille naît sur le funicule avant la fécondation de l'ovule. Cet organe dérive essentiellement de la première couche sous-épidermique du funicule (voir fig. 125 et 126). On constate, en effet, que cette couche hypertrophie énormément les cellules qui soulèvent l'épiderme du funicule. Ce dernier subsistera sur l'arille pour lui servir d'enveloppe de soutien. Les cellules de la première couche

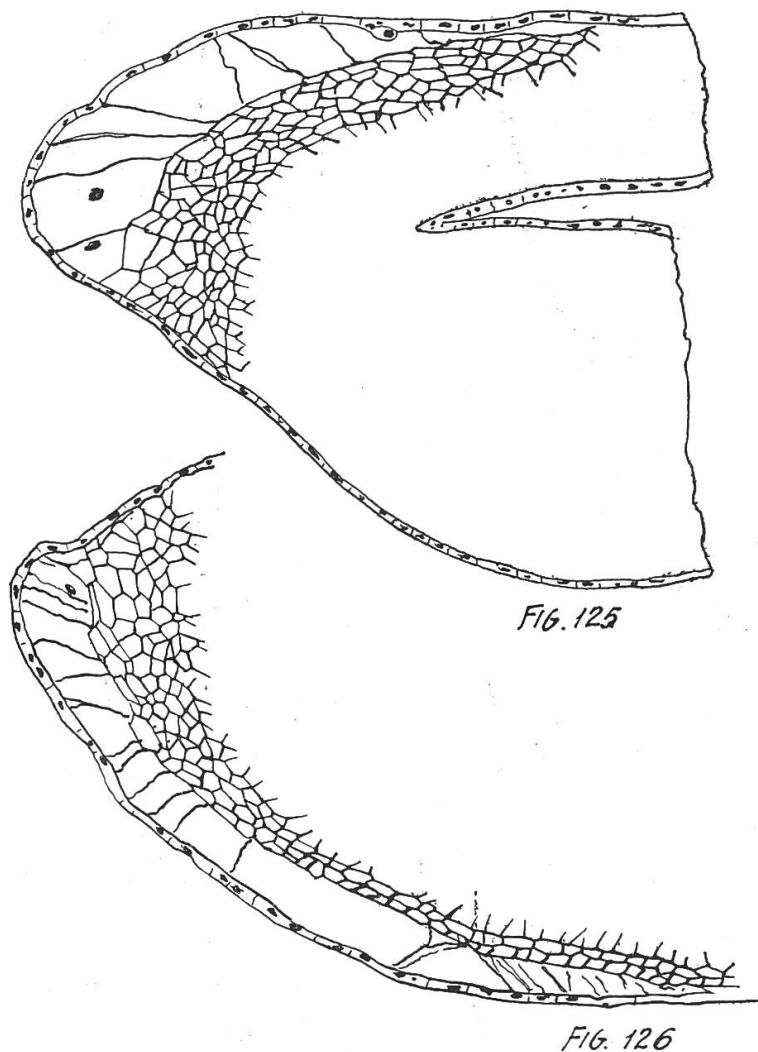


Fig. 125 et 126. — La naissance de l'arille.

sous-épidermique de la région de la chalaze s'hypertrophient les premières, le phénomène se propage ensuite vers le hile, ainsi que le montrent nos deux dessins.

L'arille de la graine mûre a l'aspect donné par les figures 127 à 129. Près de la chalaze, les cellules de l'arille sont immenses et atteignent parfois 1 mm. de longueur. Dans cette région, elles convergent toutes vers une même région, qui est constituée d'un

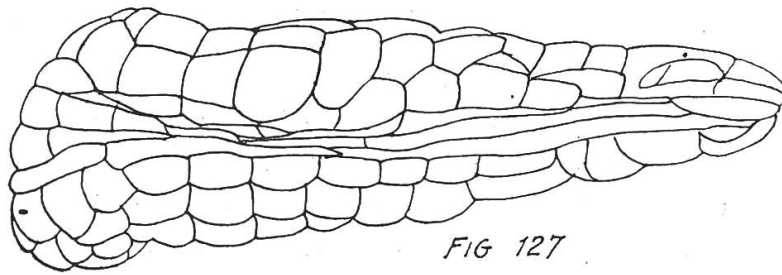


FIG 127

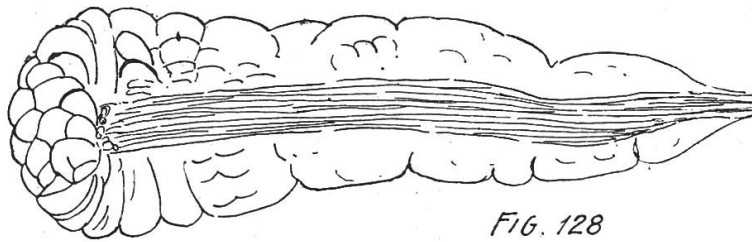


FIG. 128

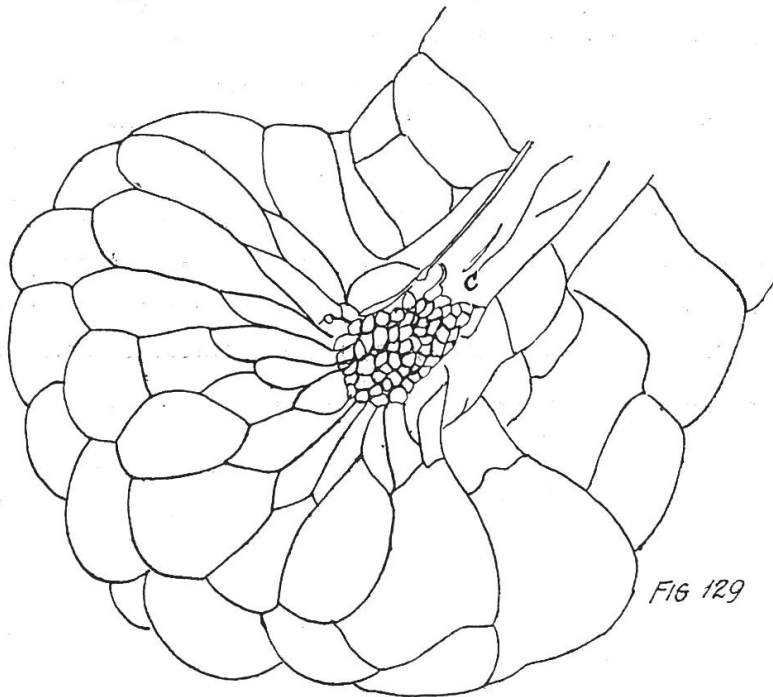


FIG 129

Fig. 127 à 129. — L'arille

ensemble de petites cellules (*c*, fig. 129). Plus près de la région *c*, les cellules de l'arille sont plus petites que celles de la circonférence. La figure 127 montre comment les cellules géantes sont arrangées du côté externe de l'arille. Tout le long de la ligne centrale, il y a des cellules allongées qui divisent l'arille dans un sens longitudinal en deux moitiés distinctes. La figure 128 indique la face interne sur laquelle la zone foncée représente une couche de cellules arrachées au funicule par le détachement de l'arille. Les cellules qui

composent l'arille, s'isolent facilement les unes des autres dans la zone de la chalaze, moins facilement dans les autres régions. Tout l'arille est entouré d'une peau mince qui donne au tout une certaine rigidité. Nous avons vu, plus haut, l'origine de cette peau.

PFEIFFER <sup>168</sup>, dans une étude qu'il a faite sur les arilles de plusieurs plantes, range celui de l'*Asarum europæum* parmi les types dont la signification biologique serait encore énigmatique. Il n'est pas facile de dire si cet organe est en rapport avec la myrmécochorie ou non. Cependant, les auteurs qui affirment qu'il y a myrmécochorie (SERLANDER, LUDWIG) pour l'*Asarum europæum*, supposent que les fourmis sont friandes de l'arille et que c'est à cause de cela qu'elles ramassent les graines. Il ne faudrait cependant pas perdre de vue que l'arille se dessèche très vite après être sorti du fruit. Il faudrait que les fourmis ramassent les graines bien vite pour avoir l'arille intact et il faut qu'elles le mangent immédiatement.

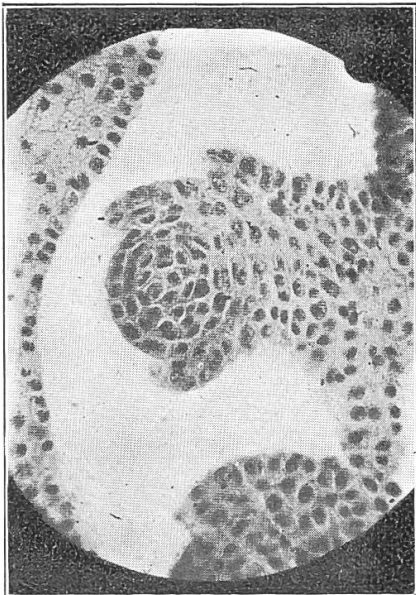
Le noyau des cellules de l'arille est petit par rapport au volume de la cellule. On remarque, à l'intérieur de ces cellules, une foule d'inclusions de forme bizarre, telles que les représente la figure 74. Le protoplasme est granuleux et le contenu de la cellule se colore en rose par l'iodure de potassium iodé. Mais la couleur rose disparaît lorsqu'on chauffe et ne reprend plus après refroidissement, ce qui indiquerait que ce n'est pas du glycogène.

---

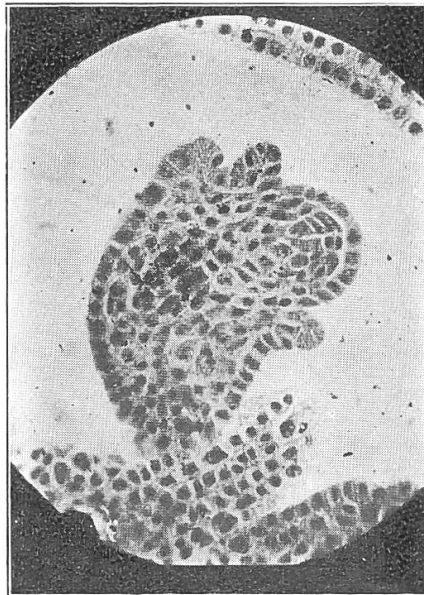
## Planche I



No 1. — Cultures de l'*Asarum europaeum* en pots. La terre a été recouverte de plâtre pour l'expérience de la pollinisation afin d'exclure les insectes. Voir aussi la différence de comportement des jeunes et des vieilles feuilles.

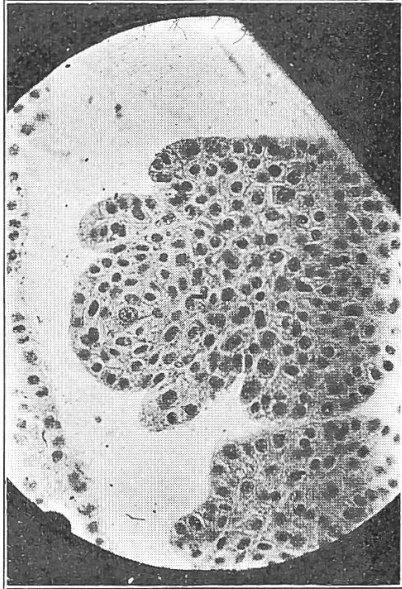


No 2. — Naissance de l'ovule et de ses téguments. Début de la courbure, organisation du nucelle en couches concentriques autour d'une région qui donnera naissance à l'archéspore.

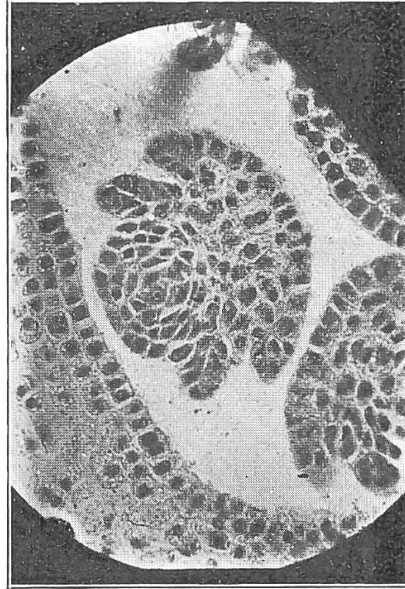


No. 3 — Comme No 2, mais un peu plus avancé.

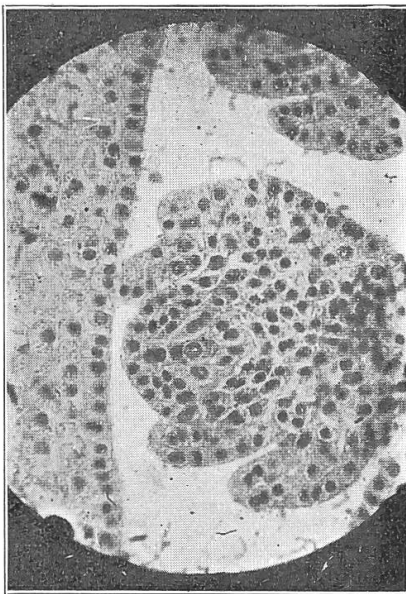
Planche II



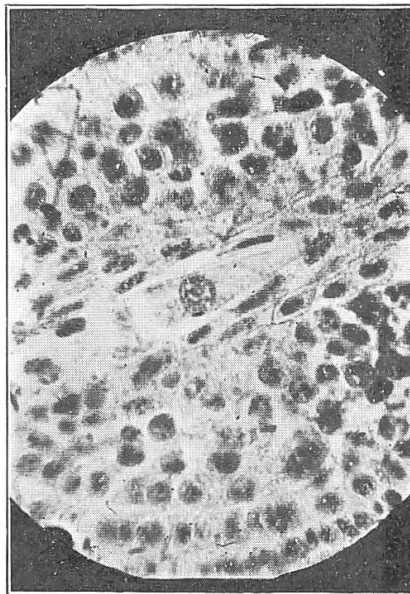
No. 4 — Ovule. Téguments plus avancés que chez No 3 ; à l'intérieur du nucelle, la cellule-mère des tétraspores.



No 5. — Montre particulièrement bien l'arrangement des cellules du nucelle autour de la cellule-mère des tétraspores.

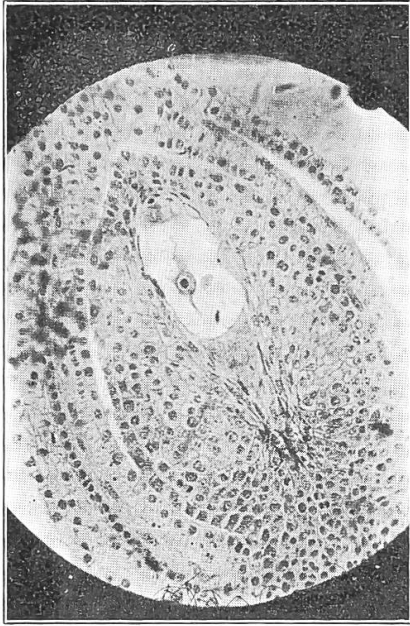


No 6. — Ovule. Téguments plus avancés que chez No 4. Montre les 4 tétraspores alignés au centre du nucelle.

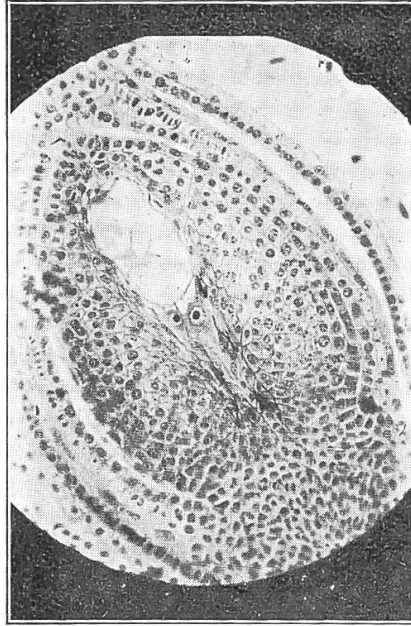


No 7. — Cellule-mère du sac embryonnaire avec prolongement en pointe vers la chalaze.

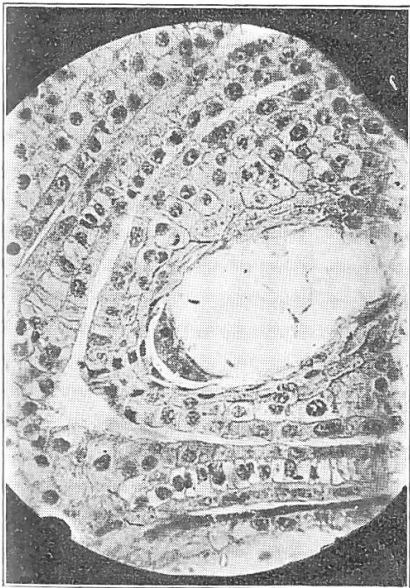
Planche III



No 8. — Ovule. Dans le sac embryonnaire, le noyau secondaire.



No 9. — Ovule. Deux antipodes du sac embryonnaire sont allongées en haustorium et pénètrent dans les tissus du nucelle.

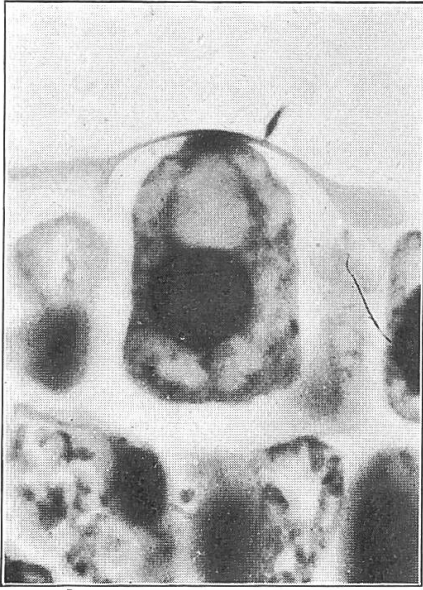


No 10. — Ovule. Sac embryonnaire et synergides.



No 11. — Antipode haustoriale. Le tissu du nucelle au contact avec l'haustorium présente des signes de cytolysé.

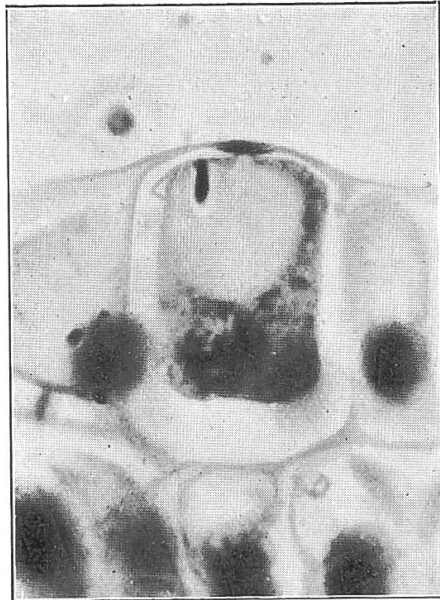
Planche IV



No 12. — Cellule sécrétrice de l'*Asarum europæum* montrant la formation d'une vésicule à essence et fixation du protoplasme à la paroi péricleine.



No 13. — Cellule sécrétrice de l'*Asarum europæum* montrant très nettement la cupule en noir se détachant de la paroi cellulosique.



No 14. — Cellule sécrétrice de l'*Asarum europæum*, montrant la cupule, en noir, se détachant de la paroi cellulosique péricleine. On remarque très nettement comment cette cupule est reliée à la vésicule à essence qui, ici, se présente comme une grosse vacuole.

Remarque : Les clichés Nos 12, 13 et 14 sont des microphotographies non retouchées d'après des préparations cytologiques colorées à l'hématoxyline de Heidenhain.

## BIBLIOGRAPHIE

1. DIOSCORIDE. — Mat. méd., I, 9.
2. PLINE. — L. 12, c. 13, it. 1. 12, C. 6.
3. A. CONSTANTIN et l'abbé GAVE. — Flore populaire de la Savoie.
4. HEGI. — Illustrierte Flora Mitteleuropas, III, p. 160.
5. TSCHIRCH. — Handbuch der Pharmakognosie.
6. ASCHERSON u. GRAEBNER. — Synopsis ; Nordöstl. Flachland.
7. BOCK HIERONYMUS. — Kreutterbuch 1575.
8. BAILLON. — Botanique médicale phanérogamique.
9. LEMÉRY. — Dictionnaire de drogues.
10. HAGER. — Handbuch der pharmazeutischen Praxis.
11. PALMSTRUCH. — Svensk Botanik.
12. SCHULZ. — Vorlesungen über Wirkung und Anwendung der deutschen Arzneipflanzen.
13. GUIBOURT. — Histoire des drogues, 1849.
14. SCHWABE, W. — Homöopathisches Arzneibuch, 1924.
15. Real-Encyclopedie der gesamten Pharmazie.
16. ZÖRNIG, H. — Arzneidrogen.
17. GOERTZ. — 1784. Chez Pereira.
18. LASSAIGNE. — 1820. Chez Pereira.
19. REGIMBEAU. — 1827. Chez Pereira.
20. GRÄGER. — 1830. Chez Pereira.
21. GRÄGER. — Dissertat. de Asaro europæo. Göttingen, 1830 ;  
Lieb. Ann., 6 (1833), p. 300.
22. LASSAIGNE et FENEULLE. — Journal pharmac., 1820, p. 561.
23. BLANCHET et SELL. — Lieb. Ann., 6 (1833), p. 296.
24. SCHMIDT, C. — Journal p. Chem., 33 (1844), 221.
25. EIJKMANN. — Ber. d. Chem. Ges., 22, 3172 (1889).
26. GATTERMANN et F. EGGERS. — Ber. d. chem. Ges., 32, 289  
(1899).
27. KOFLER. — Pharm. Zeitschr. Halle. Mikrochemie *Asarum europæum*, 59, 279 (1918).
28. LESUEUR. — Journ. pharm. et chim., 7<sup>me</sup> sér., III, 1911, p. 399.

29. MILLER. — Arch. Pharm. Berlin, 1912, p. 371.
30. RIZZA et BUTLEROW. — Ber. d. chem. Ges., 20, 222 (1887).
31. PETERSEN. — Arch. de Pharm., 226 (1888), p. 89. Ber. d. chem. Ges., 21, p. 1057. Inaug. Dissertation, Breslau, 1888.
32. POLECK. — Ueber die flüchtigen Bestandteile der Wurzel und des Wurzelstockes von *Asarum europæum*. Tageblatt der 60. Naturf. Vers. zu Wiesbaden, p. 281.
33. STAATS. — Tageblatt der 58. Naturf. Vers., N° 229, p. 371.
34. WILL. — Ber. d. chem. Ges., 21, 614 (1888).
35. BRISSEMORET et COMBES. — Bull. sc. pharm., 1906, p. 368.
36. MITTMANN. — Arch. Pharmacie, 1889, p. 543.
37. BECKSTRÖM. — Arb. d. pharm. Inst., Berlin, 1903. Arch. Pharm., 1904.
38. HERZOG. — Diss. Basel, 1903.
39. TUNMANN. — Pflanzenmikrochemie
40. MOLISCH. — Mikrochemie der Pflanzen.
41. CZAPEK. — Biochemie der Pflanzen, 1921, p. 613, t. III.
42. CHARABOT et GATIN. — Le parfum chez la plante
43. WEHMER. — Die Pflanzenstoffe, 1911, p. 166.
44. KRATZMANN. — Sonnen und Schattenblätter bei *Asarum europæum*. Oester. Bot. Zeitschr., LXIV, 1914, p. 169-174.
45. SERNANDER. — Entwurf einer Monographie der europ. Myrmécochoren.
46. BOISSIER. — Flora Orientalis, IV, p. 1073-1074.
47. LE COQ. — Géographie botanique de l'Europe.
48. KRAUSE. — Pour la distribution de l'*Asarum europæum* dans les régions boréales. Bot. Centralblatt, 77, 1899, p. 145-150 ; p. 180-185 ; p. 252-258 ; 79, p. 86-90 ; p. 117-121, p. 401-405.
49. KRYLOW, P. — Kurze Uebersicht der Flora des Gouvernements Tomsk und des Altaigebirges. Mitt. des kais. Bot. Gartens zu St-Petersburg, 1902.
50. BENTHAM and HOOKER. — Genera, 1880, III, p. 121.
51. BESLER. — Hort. Syst. ordo VI, tab. 9, fig. 9.
52. CARIOT et ST-LAGER. — Botanique.
53. COSTE. — Flore de la France et de la Corse.
54. DÖLL. — Flora von Baden.
55. GIBELLI. — Compendio della flora italiana, Pl. XXXVII, 251.

56. GORDJAGIN, A. — Beiträge zur Kenntnis der Bodenarten und der Vegetation Westsibiriens. Bot. Centralblatt 93, 1903, p. 249-255.
57. POSPICAL — Flora oest. Küstenländer, I, p. 414.
60. LINNÉ. — Genera.
61. ROUY et FOUCAUD. — Flore de France, XII, p. 296.
62. GRECESCU. — Compectul Florei Romaniei.
63. HÖCK. — Brandenburger Buchenbegleiter.
64. KRASNOW. — Relief, Pflanzenwelt und Boden des Gouvernements Charkow.
65. HAUSMANN. — Flora von Tyrol.
66. NEILREICH. — Flora von Niederoesterreich.
67. CELAKOWSKY. — Prodrumus von Böhmen.
68. DALLA TORRE et SARNTHEIM. — Flora von Tyrol.
69. GÜNTHER. — Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder.
70. BERTOLONI. — Flora italica.
71. FIORI et PAOLETTE. — Flora analitica d'Italia.
72. COLLA. — Herbarium Pedemontanum.
73. LANGE. — Handbog i den danske Flora.
74. LEDEBOUR. — Flora Russica.
75. HOOKER. — The British Flora.
76. SCHUR. — Enumeratio plantarum Transylvaniae.
77. HERMANN, F. — Flora von Deutschland, etc.
78. DANCE. — List of British Plants.
79. GRABOWSKY. — Flora Schlesiens.
80. SCHWARZ. — Flore von Nürnberg.
81. LINNÉ. — Flora Suecica.
82. LILIEBLAD, S. — Flora.
83. LINDMANN. — Svensk Fanerogam Flora.
84. HARTMANN. — Skandinaviens Flora.
85. ~~DE~~ WILDEMANX et DURAND. — Prodrome de la flore belge.
86. JACCARD, H. — Catalogue de la flore valaisanne.
87. RHINER. — Tabellarische Flora der Schweiz. Kantone, p. 40.
88. SCHINZ et KELLER. — Flora der Schweiz. 1923.
89. HALLER. — Histoire des plantes suisses.
90. LÜSCHER. — Flora des Kantons Aarau.
91. SCHOBINGER et PFISTER. — Taschenbuch für reisende Bot. im Kanton Luzern.

92. KELLER, R. — Flora von Wintherthur.
93. GODET. — Flore du Jura.
94. SPINNER, H. — La distribution verticale et horizontale des végétaux vasculaires dans le Jura neuchâtelois.
95. SCHNEIDER, F. — Taschenbuch der Flora von Basel.
96. RHINER. — Prodrum der Waldstätter Gefässpflanzen. Die Gefässpfl. der Urkantone und von Zug.
97. MORITZI. — Die Flora der Schweiz.
98. MEISTER. — Flora von Schaffhausen.
99. WARTMANN u. Th. SCHLATTER. — Kritische Uebersicht über die Gefässpflanzen der Kantone St-Gallen u. Appenzell.
100. COTTET et CASTELLA. — Guide du botaniste dans le canton de Fribourg.
101. DURAND et PITTIER. — Flore vaudoise, 1882.
102. FISCHER, L. — Verzeichniss der Gefässpflanzen des Berner Oberlandes.
103. GEILINGER. — Die Grignagruppe am Comerssee.
104. CHENEVARD, P. — Catalogue des plantes vasculaires du Tessin.
105. GODET. — Enumération des végétaux vasculaires qui croissent dans le canton de Neuchâtel.
106. AUBERT. — La flore de la vallée de Joux.
107. BLANCHET. — Catalogue des plantes vaudoises.
108. Naturgeschichtliche Beiträge zur Kenntniss der Umgebung von Chur : *Asarum europæum* y est noté en 1874.
109. BRITTON and BROWN. — Illustrated flora of the northern States and Canada.
110. KOMAROW. — Flora Manshuria.
111. HAYATA. — Icones pl. Formosananarum.
112. HELDREICH. — Flore de l'île de Céphalonie.
113. FRANCHET et SAVATIER. — Plantarum Jap.
114. Livre de KWA-WI. Traduit du japonais par SAVATIER.
115. WILLKOMM et LANGE. — Prodrum fl. hispan.
116. REGEL. — Gartenflora, p. 440.
117. BLYTT. — Norges Flora.
118. DUCHARTRE. — Aristolochiacées in Prodr. syst. nat., par. A. DE CANDOLLE.
119. ENDLICHER. — Genera.
120. HEMSLEY. — The genus *Asarum*. G. ch., 3<sup>me</sup> sér., vol. VII, 420.
121. HOOKER. — Icones plantarum, tab. 1895.

122. LINDLEY. — The vegetable Kingdom, 1847, p. 192.
123. Index Kewensis.
124. JUST. — Botanischer Jahresbericht.
125. THUNBERG. — Flora japonica.
126. LÉVEILLÉ. — Aristolochiacées d'Extrême-Orient. Bull. Soc. France, LVI, 1909, p. 607-612.
127. FORBES et HEMSL. — Ind. fl. sin., II, p. 360.
128. BUNYI OKADA. — Flore de Sakhaline.
129. JEPSON. — Manuel of flow. plants of California.
130. JACKSON, A. B. — Leicestershire Plant Notes, 1886-1904. Journal of Bot., XLII, N° 503, London, 1904, p. 337-349.
131. SMALL. — Fl. South East United States, 1903, p. 1131.
132. FRANCHET. — Journal de Bot., 1898 (espèces de Chine).
133. TSCHIRCH. — a. Verhandl. der schweiz. naturf. Gesellschaft., 1914, II. Teil. Sektion für Botanik, p. 178-188 : Die Membrane als Sitz chem. Arbeit.
  - b. Bull. soc. Vaud. des Sc. nat., vol. 50, N° 185, 1915.
  - c. Ueber die Bildung von Harzen und Aeth. Oelen im Pflanzenkörper, 1893. Pringsheims Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. XXV, Heft 3.
  - d. Die Harze und die Harzbehälter.
  - e. Verhandl. der Frankf. Naturforscher Versammlung, 1896, p. 165.
  - f. Beiträge zur Kenntnis der Harzbildung bei Pflanzen. Festsschrift für Schwendener.
  - g. Die Einwände der Frau SCHWABACH gegen meine Theorie der Harzbildung. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 19, 1901, p. 25.
134. BIERMANN. — Ueber Bau und Entwirklung der Oelzellen und die Oelbildung in ihnen Dissertation, Bern, 1898.
135. SCHWABACH. — Zur Kenntnis der Harzabscheidungen. Bot. Berichte XVII, p. 291, XVIII, p. 417, XIX, p. 25.
136. HABERLANDT. — Physiolog. Pflanzenanatomie, p. 463.
137. ZACHARIAS. — Ueber Sekretbehälter mit Verkorkten Membranen. Botanische Zeitung, 1879.
138. DORMANN. — Zur Kenntnis der Hautdrüsen und der Harzsekretion von *Alnus viridis*. Sitzungsber. der Akademie der Wiss., Wien., Math. naturw. Klasse Abt. I, 133 Bd. 10. Heft., 1924.

139. BERTHOLD. — Studien über Protoplasma mechanik, 1886, p. 25
140. MÜLLER. — Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Oelbehälter. Vorläufige Mitteilung. Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, 1905, p. 292-297.
141. CHODAT, R. — Principes de Botanique.
142. HANNIG. — Untersuchungen über die Harzbildung in Koniferennadeln. Zeitschrift für Botanik, Bd. 14, 1922.
143. FRANCK. — Ueber die Harzbildung in Holz und Rinde der Koniferen. Bot. Archiv, Bd. III, 1923.
144. MOENIKES. — Zur Frage der Harzbildung bei den Umbelliferen Kompositen und Araliaceenwurzeln. Botan. Archiv., Band V.
145. SOLEREDER. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Aristolochiaceen, etc. Engl. J. Bd. X, p. 410-524.  
— Systematische Anatomie der Dicotyledonen, p. 769.
146. GENTNER. — Ueber den Blauglanz auf Blättern und Früchten. Flora I. C., 1909, p. 337-354.
147. SCHWARTZ. — Observations on *Asarum europæum* and its mycorrhiza. Annals of Botany, XXVI, 1912, p. 769-775.
148. PAYER. — Organogénie comparée de la fleur, p. 433, Pl. 109.
149. BAILLON. — *a.* Adansonia, I, 55 ; *b.* Dictionnaire de Botanique; *c.* Histoire des Plantes.
150. EICHLER. — Blutendiagramme, II, p. 526.
151. MOHL. — Sur le pollen. Ann. Sc. Nat., 3<sup>me</sup> sér., 2, p. 148, 220 et 304.
152. JÖNSSEN. — Ueber die Entwirkung des Embryosackes der Angiospermen. Acta Univ. Lund, tome XVI, II, V, p. 1-88. Botaniska Notiser, 1881, p. 169-187.
153. JACOBSON STIASNY, Emma. — Zur Embryologie der Aristolochiaceen. Denkschrift. Akad. d. Wissenschaften, Wien, 1918.
154. WAGNER. — Zur Kenntnis des *Saruma Henryi*. Oestr. Bot. Zeitschrift., LVII, 1907, p. 265-271. Dessin.
155. PONZO. — L'autogamia nelle piante fanerogame, IV. Contribuzione in Bull. Soc. bot. Ital., 1909, p. 88-89.
156. WETTSTEIN. — Handbuch der systematischen Botanik.
157. KNUTH. — Blütenbiologie.

158. KIRCHNER. — *a.* Flora, p. 520.  
 — *b.* Neue Beobachtungen über die Bestäubungseinrichtungen einheimischer Pflanzen. Programm 68. Jahresfeier der Kg. Württemberg Landw. Akademie Hohenheim. Stuttgart, 1886.  
 — *c.* Blumen und Insekten.
159. MÜLLER, H. — Insekten als unbewusste Blumenzüchter. Kosmos, Bd. III, p. 314-337, 403-426, 476-499.
160. BALDACCI. — Affinità delle Aristol. Bull. della Soc. Ital., 1894, p. 49.
161. DELPINO. — Applicazione di nuovi criteri per la classificazione della piante. Mem. Acad. Bologna, ser. V, t. III, 1893, p. 217-244.
162. KERNER. — Pflanzenleben.
163. ENGLER. — Botanik, XVI, tab. 1083.
164. ENGLER u. PRANTL. — Syllabus der natürlichen Pflanzenfamilien.
165. KLOTZSCH. — Die Aristolochiaceen des Berliner Herbariums.
166. KOSCHEWINKOW. — Zur Anatomie der korollinischen Blütenhüllen. Schriften der Neurussischen Ges. der Naturf., Bd. VIII, Heft 1, p. 1-199.
167. NILSSON N. Hjalmar. — Dicotyle Erdstämme. Acta Lund, XXI, 1885.
168. PFEIFFER. — Die Arillargebilde der Pflanzensamen. Engl. J. XIII, p. 492-540.
169. WARBURG. — Pflanzenwelt, I, p. 520.
170. ESSER. — Giftpflanzen Deutschlands, Tab. 77.
171. SCHNIZLEIN. — Analysen zu den natürl. Ordnungen. Iconographia Familiarum, etc., 1843-1870.
172. VIRIEUX. — Quelques observations sur l'Asaret d'Europe. Feuille des jeunes Naturalistes, 1<sup>er</sup> sept. 1910.
173. DEDÉCFK. — Oestr.-Bot. Zeitschrift, 1871, p. 164.
174. REDFIELD. — Litter., N<sup>o</sup> 2053.
175. RIMBACH. — Ueber die Lebensweise der geophilen Pflanzen. Ber. D. B. G., XV, 1897, p. 92-100.

HERBIERS CONSULTÉS : Herbar Boissier.

- » Delessert.  
 » Burnat.  
 » du Prodromus de DE CANDOLLE.  
 » Reuter, Institut de Botanique.