

Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certain Gamopetales.

Par

Dr. Gabrielle Balicka-Iwanowska.

Avec 8 planches.

Les questions fondamentales rattachées à la naissance et au développement du sac embryonnaire ont déjà été élucidées dans leurs traits principaux, aussi est-il bien difficile aujourd'hui d'ajouter quelque chose d'essentiel dans un domaine, où les recherches ont été poussées bien loin et où elles ont démontré la présence de loix fixes. Cependant, même les faits connus et décrits peuvent être considérés à un certain point de vue special et éclaircir ainsi les questions qui restent controversées, où donner une autre valeur à d'autres, sur lesquelles on est déjà tombé d'accord.

C'est toujours le point de vue biologique qui fournit un champ de recherches fructueuses, car c'est ici que les faits censés minimes sont relevés par le rattachement qu'on leur donne aux loix générales. La question de nutrition est sans aucun doute de ce nombre, car elle subit plus particulièrement les loix d'adaptation et, en sa qualité d'un des fondements principaux de la vie végétale, influence tout le champ de ses manifestations. Aussi, comme sujet de mon travail present, j'ai choisi en premier lieu la question de nutrition du sac embryonnaire dans plusieurs familles des Gamopetales, plus spécialement chez les Scrofularinées, ensuite chez d'autres familles de l'ordre des Personatae (Gesneriacées, Pedalinées, Plantaginées), enfin chez les Dipsacées (*Morina longifolia*) et les Campanulinées (*Campanula*, *Lobelia*). J'omet l'aperçu historique de la question, il se trouve décrit d'une manière suffisamment circonstanciée dans les travaux de Guignard.¹⁾

Dans le cours de ces recherches, limitées pour le moment à la méthode d'observation, à l'exclusion de la méthode expérimentale, j'ai pu constater certains nouveaux faits de détail, qui ne sont pas dénués d'importance. Tout le travail présente nécessairement des lacunes, inévitables en présence de l'étendue immense de la question.

1) „Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames angiosp.“ *Annales des sciences nat.* VI. série, 1882, t. XIII.

Qu'il me soit permis d'exprimer ici mes remerciements à Mr. le prof. Goebel pour les conseils précieux qu'il ne m'a pas ménagés, ainsi que pour les ressources abondantes que fournit son laboratoire, où j'ai exécuté le présent travail.

Munich, Juin 1898.

Scrophulariaceae.

1. Antirrhineae.

Digitalis purpurea.

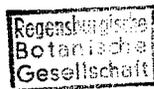
Le sac embryonnaire est allongé dans sa partie chalazienne et élargi dans la partie micropylaire, le tout entouré d'un tégument épais, qui est traversé par un faisceau primaire, à cellules allongées et riches en protoplasma, mais ne présentant pas les véritables éléments d'un faisceau fibrovasculaire. Sa direction est indiquée sur la fig. 1 pl. III/IV.

L'appareil sexuel est constitué normalement; avant la fécondation le noyau endospermique secondaire est situé vers le milieu de la partie allongée (fig. 1, 2 pl. III/IV). A la base du sac je n'ai observé que des vestiges d'antipodes, parfois un noyau unique, plus ou moins désagrégé, jamais de parois cellulaires distinctes. Ceci semble confirmer l'opinion de Westermayer¹⁾, qu'en général chez les Scrophularinées les antipodes sont particulièrement difficiles à constater, grâce à leur petitesse et à la ténuité de leur parois. Dans tous les cas elles ont une existence très éphémère.²⁾ La fécondation une fois effectuée, les synergides s'atrophient et leur noyau se désagrège. En même temps le noyau endospermique secondaire subit un changement de position bien caractéristique, notamment il opère une migration

1) M. Westermayer, „Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sog. Antipoden.“ Nova Acta der Leopold. Carol. Akad. O. Nat. Bd. 57. 1892.

2) Je laisse ouverte la question posée par Vesque („Développement du sac embryonnaire des végétaux phanérogames Angiosp.“ Annales des sciences nat. VI, 1878, T. VIII), qui affirme que chez les Gamopétales il n'y a point d'antipodes, mais bien des „antielines“, qui se régénèrent dans certains cas sans se diviser (cotyloïdes) et donnent de ramifications. Ce qui est certain, c'est que plusieurs Gamopétales, comme *Uroskineria spectabilis*, *Pedicularis palustris* (Scrophularinées), les Plantaginées etc. présentent à la base du sac embryonnaire trois cellules bien distinctes et d'une disposition classique, propre aux antipodes; chez les Dipsacées j'ai même pu constater, comme nous le verrons dans la suite, leur multiplication incontestable.

vers le haut et se rapproche peu à peu de l'oosphère. On peut même déterminer le degré relatif du développement du sac embryonnaire d'après la place occupée par le noyau en question. C'est justement dans la région élargie du sac, que s'opère la première division endospermique: le noyau grandit considérablement et devient très riche en chromatine. Les fig. 3, 4, 5, 6 et 7 pl. III/IV montrent les phases successives de cette migration qui présente un fait constant. Elle est intéressante au point de vue de la nutrition de l'oosphère: celle-ci une fois fécondée, réclame une nutrition plus abondante et il semble que c'est justement le noyau endospermique qui est appelé à remplir ici un rôle correspondant. Je n'ai jamais observé dans cette dernière phase de noyau antipodial, il semble désagrégé et nous voyons seulement deux traînées protoplasmiques qui longent l'embryosac, depuis le noyau secondaire endospermique jusqu'à sa base chalazienne. Dans la partie micropylienne élargie, à la place des synergides disparues, l'embryosac pousse quatre prolongements d'origine endospermique, qui s'élargissent et forment un haustorium, rempli de protoplasma d'une structure toujours plus spongieuse avec l'âge (fig. 8 a, 9, 10, 11 pl. III/IV). Le haustorium quadruple ne possède pas de membranes cellulaires, mais les noyaux y persistent à l'état libre et peuvent même se diviser. Les prolongements du haustorium communiquent avec le tissu endospermique par quatre tubes élargis à leurs bases et fortement remplis de protoplasma. L'Hematoxyline les colore d'une couleur intense et fortement violette: on peut les considérer comme des conduits de matière nutritive. Dans la partie chalazienne, les cellules endospermiques se différencient en deux tubes allongés, munis de noyaux propres (fig. 8 b pl. III/IV). Ces tubes sont en communication directe avec un tissu nutritif (Nährgewebe), qui est au début très riche en contenu protoplasmique, mais à mesure que le tissu endospermique devient de plus en plus compact, il gélifie ses membranes et désagrège son contenu; les tubes chalaziens constituent donc aussi un haustorium. Nous sommes par conséquent en présence de deux haustoriums: micropylie et chalazien. Tout les deux disparaissent à la maturité de l'embryon ne laissant que des traces plus ou moins marquées de protoplasma gélifiée. Avant la fécondation, on trouve l'amidon dans le placenta, dans la région micropylaire du tégument, ou il est plus abondant, ainsi que quelques traces dans les tapètes. Quand le tissu endospermique est en voie de formation, on ne trouve plus d'amidon que dans la région micropylienne, de même quand l'embryon est déjà formé. Une cutine tapisse la cavité du sac embryon-



naire, mais elle fait défaut dans sa partie micropylienne. Les tapètes qui, au début de la formation de l'embryosac, recouvrent sa partie allongée, ne la dépassent jamais dans la suite; elles subsistent longtemps, mais leur contenu diminue sensiblement.

Scrophularia vernalis.

Le sac embryonnaire se compose comme chez *Digitalis* d'une partie micropylienne élargie et d'un prolongement entouré de tapètes. L'appareil sexuel est normalement constitué, le noyau endospermique secondaire est sujet à une même migration vers l'oosphère (fig. 12 pl. III/IV). Les points de différence entre *Digitalis* et *Scrophularia* correspondent principalement à l'âge plus avancé du sac embryonnaire, coïncidant avec la division de l'endosperme. Les quatre prolongements du haustorium micropylaire se ramifient en digitations arborescentes, sont munis de noyaux et flanqués à leur base d'une couche de tissu nutritif à parois assez épaisses, facilement gélifiables et d'une configuration pareille à celle du tissu nutritif chalazien (fig. 13, 14 a pl. III/IV). Les deux tubes allongés du suçoir du haustorium chalazien communiquent directement avec leur tissu nutritif. Nous y trouvons des gros noyaux typiques pour le haustorium et un contenu très riche (fig. 14 b pl. III/IV).

Les tapètes, qui au début n'occupent que la région moyenne du sac embryonnaire, notamment sa partie étroite et allongée, poussent ensuite vers le haut et occupent toute la longueur du sac; toutefois les régions haustoriales, chalazienne et micropylaire, en restent dépourvues. Les tapètes sont très pauvres en contenu, par contre le tissu nutritif est gorgé de matières albuminoïdes. La réaction à l'Iode nous montre la présence de l'amidon dans le placenta et dans la région micropylienne du tégument. C'est dans cette région seulement que le tégument interne — les tapètes — ne possèdent pas de cutine.

Linaria Cymbalaria.

L'ovule de *L. Cymbalaria* possède un tégument épais et riche en contenu protoplasmique. Le sac embryonnaire, très allongé et étroit, ne présente d'ailleurs, dans les premières phases de son développement, aucune particularité notable, en comparaison avec les deux espèces précédentes, si ce n'est qu'il est plus richement rempli de granules albuminoïdes (fig. 15 pl. III/IV). Les tapètes, assez riches en contenu, surtout dans leur couche supérieure, environnent la partie étroite du sac. Les antipodes sont parfaitement distinctes, elles per-

sistent jusqu'au moment de la formation complète du haustorium chalazien (fig. 15, 16, 17 pl. III/IV). L'appendice du haustorium, ainsi que son extrémité inférieure, sont riches en contenu protoplasmique. Le haustorium lui-même se désagrège peu à peu et disparaît complètement vers l'âge où l'embryon est définitivement formé et clairement distinct (fig. 18 pl. III/IV). L'espace qu'il occupait est partiellement envahi par le tissu endospermique, qui remplit alors, comme nous le verrons, lui-même l'office d'un haustorium chalazien. Le tissu nutritif attenant à la partie chalazienne du sac, est pauvrement pourvu de matière et communique comme toujours avec les éléments du faisceau primaire qui part du placenta. Le tissu nutritif entoure complètement l'extrémité inférieure du sac embryonnaire, dès le point où s'arrêtent les tapètes. Les cellules ont la forme de losange et l'on distingue facilement les noyaux (fig. 18 pl. III/IV). Leurs parois sont toujours fortement gélinées, surtout vers l'appendice haustorial, ou elles finissent par former une traînée compacte. La formation de l'endosperme avance depuis la partie micropylienne vers la chalaze et dans cette dernière les parois cellulaires ne se forment que tardivement (fig. 16 pl. I). Quand le sac embryonnaire en est complètement rempli, le haustorium chalazien lui-même se divise en deux compartiments principaux (fig. 17 pl. III/IV). *Linaria Cymbalaria* présente en outre une particularité par rapport à la configuration générale du sac embryonnaire quelque peu avancé: celui-ci se rétrécit vers les deux tiers de sa longueur et forme un étranglement, une espèce d'isthme qui sépare nettement sa portion chalazienne, non recouverte de tapètes (fig. 18 pl. III/IV). Celle-ci est traversée par un conduit vide qui se forme au moment de la désagrégation du haustorium, et va pénétrer jusque dans la profondeur du corps du sac embryonnaire. C'est évidemment un canal conducteur, par où passent les substances, élaborées par le tissu nutritif ainsi que par le faisceau primaire, qui le relie avec le placenta. Les cellules endospermiques qui entourent le conduit se colorent plus fortement par l'Hematoxyline que les couches supérieures, ce qui atteste la richesse de leur contenu. L'appendice, séparé ainsi du sac proprement dit par l'isthme, subit une strangulation progressive et finit par former un vrai haustorium chalazien, rempli de cellules gélinées, qui ne communique avec le corps du sac embryonnaire que par un passage étroit et vide. Son aspect général présente une similitude complète avec l'appendice micropylie analogue (fig. 19 pl. III/IV). L'appendice primitif (fig. 16 pl. III/IV), formé de plusieurs cellules fusiformes symétriquement disposées, se désagrège dans la suite, simul-

tanément avec le haustorium chalazien. Sa régénération s'opère au dépens du tissu endospermique du sac. L'appendice est composé de cellules gélifiées de bonne heure et entouré d'une couche de cellules réticulées (fig. 19 pl. III/IV) qui constituent la couche interne du tégument et ont été décrits chez la famille des Scrophularinées par Bachman.¹⁾

L'amidon se trouve avant la formation de l'endosperme dans toute la longueur du sac et dans le tégument de la région micropylenne. Quand l'endosperme est formé, le sac se vide d'amidon, mais nous le trouvons dans le placenta, dans le tégument de la région micropylenne et dans le faisceau primaire. La cutine tapisse la cavité du sac; vers l'âge plus avancé, elle fait défaut dans la partie micropylenne et chalazienne.

Scoparia dulcis.

Cette espèce possède des ovules relativement petits et d'une structure assez grêle (fig. 20 pl. V/VI). Le tégument qui, dans beaucoup d'autres genres des Scrophularinées, atteint une épaisseur considérable et possède des cellules riches en contenu protoplasmique, présente ici un aspect diaphane. Nous ne trouvons point de faisceau primaire qui communique avec le tissu nutritif, si caractéristique pour les autres Scrophularinées. Ce tissu nutritif manque de même, ce qui est évidemment en rapport avec la configuration du sac embryonnaire, qui dans sa terminaison chalazienne est dépourvu de haustorium typique, mais démontre comme un vestige atavistique de celui-ci (fig. 21 pl. V/VI). Le sac embryonnaire, dans sa phase première, qui précède la fécondation, présente dans sa partie micropylenne un élargissement qui occupe la moitié de sa longueur, l'autre moitié est bien plus étroite et c'est seulement dans cette région qu'on observe les tapètes. Le noyau endospermique secondaire se trouve dès le début à l'entrée de la partie amincie. Les antipodes sont grêles, menues et difficiles à constater. Dans cette période (fig. 20 pl. V/VI) le placenta est très riche en amidon et de même on observe beaucoup d'amidon dans les cellules de tout le pourtour du sac embryonnaire, plus ou moins dans les trois rangées de cellules qui y adhèrent. Les cellules épithéliales du placenta présentent un contenu richement protoplasmique et mucilagineux.

Après la fécondation, l'endosperme se forme dans toute la longueur du sac et s'éfile en tube bifide à l'extrémité chalazienne (fig. 21 pl. V/VI).

1) E. Theodor Bachman, „Darstellung der Entwicklungsgeschichte und des Baues der Samenschalen der Scrophularineen“. Halle 1882.

Ce prolongement éfilé atteint la base du tégument et s'appuie contre les cellules de l'épiderme, dont il n'est séparé que par une mince zone de protoplasma gélifié. Dans la partie micropylaire élargie les cellules endospériques semblent être pourvues d'un contenu plus riche. Au pourtour de cet élargissement il n'y a point de tapètes, mais des cellules à membranes épaisses et gélifiables, un certain genre des cellules nutritives (fig. 21 pl. V/VI). Les cellules épithéliales du placenta perdent beaucoup de leur contenu. Les grains d'amidon se trouvent dans le placenta et dans le tissu aux membranes épaissies, qui entoure la partie micropylaire du sac. C'est justement cette partie qui ne possède pas de cutine, mais la réaction avec H_2SO_4 la colore en violet: toute la partie micropylaire atteste sa nature cellulosique. Le reste de la cavité du sac montre la présence d'une cutine assez forte. Le placenta est cutinisé, sauf dans la partie formant l'attache de l'ovule.

Après la formation complète de l'embryon, le tissu nutritif dénote encore des traces d'amidon, qui disparaît du placenta. Les cellules épithéliales du placenta sont désagrégées dans la partie adhérente au sommet du sac embryonnaire, celles qui environnent cette partie désagrégée deviennent réticulées et perdent leur contenu protoplasmique (fig. 22 pl. V/VI). La partie micropylaire du sac est entourée d'un tissu à membranes gélifiées, elle est dépourvue de cutine. Il semble que le tissu environnant l'élargissement micropylaire du sac, ainsi que celui de la région placentaire avoisinante, jouent un rôle prépondérant, peut-être exclusif, dans la nutrition, ce qui est démontré par la gélification de leur membranes ou leur désagrégation.

Torenia Fournieri, Deli, et Sp. Nov.

Ce genre si intéressant, à cause de la configuration extraordinaire du sac embryonnaire, fut l'objet d'études réitérées. Cependant les auteurs, faute de matériel avancé, n'ont pas pu pousser leurs observations assez loin.¹⁾ Dans *Torenia Fournieri*, T. Deli, T. sp. nov. on observe toujours le même phénomène d'une croissance extraordinaire du sac embryonnaire, qui dépasse le micropyle, s'applique étroitement au funicule et touche même au placenta (fig. 23, 24, 25 pl. V/VI). Avant

1) J'ai eu l'occasion d'examiner quelques espèces de ce genre dans toute les phases de son développement, grâce à l'envoi aimable d'un matériel abondant de la part du Dr. M. Raciborski, qui me l'a fait parvenir de Java. Je profite de l'occasion pour l'en remercier ainsi que pour d'autres envois non moins importants.

la fécondation, l'embryosac a une forme allongée et recourbée, le noyau endospermique secondaire migre, comme nous l'avons déjà démontré pour les autres genres, vers l'oosphère. Depuis la région où se trouve ce noyau, jusqu'à la base chalazienne, le sac est entouré de tapètes. Des trois cellules antipodiales une seule subsiste (fig. 23 pl. V/VI). Dans cette phase nous avons observé l'embryosac tout entier gorgé d'amidon, de même le funicule et le placenta en contiennent une quantité notable. L'amidon se trouve dans l'embryosac et non dans les téguments, car toute la couche interne de la cavité du sac est fortement cutinisée. Elle est très faible dans la région où l'embryosac est libre. Quand la fécondation est terminée, l'endosperme se multiplie et le sac embryonnaire change de forme: la partie inférieure s'élargit notablement et dans la couche correspondante des tapètes se forme une zone, composée de cellules de dimensions considérables: celles-ci semblent exercer une fonction spéciale, difficile à préciser (fig. 24 pl. V/VI). Vers la chalaze le sac s'éfile et plonge dans un tissu nutritif peu abondant et dont les membranes se gélifient promptement; la partie éfilée possède le noyau caractéristique pour le haustorium. Le sac dans sa portion micropylaire ne contient point de parois cellulaires, mais des noyaux à l'état libre (fig. 24 pl. V/VI). Dans cette phase l'amidon se loge dans le funicul, dans le haustorium chalazien, de même nous en trouvons des traces dans toute la longueur de l'embryosac.

Quand l'embryon est formé, et à mesure qu'il grandit, les cellules du funicule perdent de leur contenu. Ce fait nous permet de considérer la portion libre du sac embryonnaire comme un haustorium — ce qu'a déjà supposé le prof. Goebel et dont parle le Dr. Merz¹⁾ dans sa courte notice sur le genre *Torenia*. Cette portion de l'embryosac persiste longtemps, son contenu devient spongieux et les noyaux disparaissent complètement (fig. 25 pl. V/VI).

La zone musilagineuse, qui recouvre le placenta et les ovules, semble fournir une protection contre la dessiccation de l'embryosac, qui pourrait arriver vu sa migration extramicropylaire.

Uroskineria spectabilis.

Les particularités de ce genre sont assez exceptionnelles pour nous obliger de les décrire spécialement, quoique la disposition du sac

1) M. Merz, „Untersuchungen über Anatomie und Samenentwicklung der Utricularien und Pinguicula. 1897.

embryonnaire, la formation de l'endosperme, la présence des tapètes, des haustoriums et du tissu nutritif est la même, que chez les autres genres de la famille des Scrophularinées. Trois antipodes sont nettement visibles (fig. 26 pl. V/VI). Les ovules de *Uroskineria* ne possèdent presque pas de funicule, elles sont attachées à un placenta, garni de cellules épidermiques reticulées et muni des poils et d'émergences particulières, qui ont une structure ponctuée et sont remplies d'un mucilage (fig. 27 pl. V/VI). Ces émergences entourent chaque ovule et le couvrent presque complètement. Le mucilage se trouve aussi dans les cellules épithéliales de l'ovule même (fig. 26 pl. V/VI), celles-ci deviennent avec le temps réticulées et munies d'épaississements pariétaux en forme de poutres.

Le haustorium chalazien, pointu et fortement protoplasmique, communique avec un tissu nutritif et celui-ci entre en contact direct avec l'épiderme mucilagineuse de l'ovule. La partie micropylaire de l'embryosac est remplie de cellules, qui attirent l'attention par leur structure particulière. Elles possèdent des membranes fortement épaissies et forment comme une espèce de collenchyme, riche en contenu et fortement mucilagineux, qui communique avec l'endosperme par l'intermédiaire de deux tubes allongés et remplis d'un protoplasma épais. La partie micropylaire de l'embryosac constitue sans aucun doute un haustorium. On pourrait supposer, que le mucilage contenu dans les émergences attenant à l'extrémité micropylaire (fig. 27 pl. V/VI), joue ici le rôle d'une substance nourricière. De même le tissu nutritif chalazien communique avec l'épithélium mucilagineux ainsi qu'avec le vaisseau primaire, ce qui est le cas constant chez les autres Scrophularinées. Les restes du nucelle dans la partie chalazienne du sac persistent plus longtemps chez *Uroskineria*, que chez les autres Scrophularinées, décrits plus haut; nous trouvons ses traces en forme de cellules fusiformes tapissant le sac embryonnaire jusqu'à la hauteur des tapètes.

2. Rhinanthae.

Cette famille semiparasite attira depuis longtemps l'attention des observateurs par la forme particulière du sac embryonnaire, qui lui est propre. Notamment celui-ci pousse à ses deux extrémités, chalazienne et micropylaire, des appendices multiples et variés, qui ruminent les téguments ambiants. Ces faits sont connus; il s'agit cependant de déterminer avec plus de précision la fonction et la nature de ces appendices. C'est ce côté de la question qui m'a porté à passer en revue les principaux genres de cette famille.

Les travaux de Tulasne¹⁾, Deecke²⁾, Chatin³⁾, Hofmeister⁴⁾, Tschirch⁵⁾ et dans les dernier temps de J. O. Schlotterbeck⁶⁾ traitent à des divers point de vue cette intéressante famille. Le travail de J. O. Schlotterbeck s'occupe aussi entre autres de la détermination de la nature de l'appendice micropylaire chez *Melampyrum pratense*, ce qui nous intéresse spécialement. Je ne partage pourtant pas l'opinion de l'auteur quand il considère les deux appendices micropylaires comme des synergides transformées. Dans les genres: *Melampyrum nemorosum*, *Rhinanthus minor*, *Pedicularis Sept. Carolinum* et *palustris*, *Bartsia alpina*, *Odontites*, *Euphrasia officinalis*, nous observons invariablement la désagrégation des synergides une fois la fécondation terminée. Encore avant leur disparition, la partie micropylaire de l'embryosac produit une expansion d'origine évidemment endospermique qui se développe ensuite et forme le haustorium (fig. 28, 29 pl. V/VI, 31, 32 pl. VII/VIII). Tout ce qui a été dit par les auteurs cités au sujet de l'ovule des Rhinanteae, nous dispense d'une description plus minutieuse, je me bornerai donc à en signaler les traits généraux.

Dans tous les genres mentionnés nous trouvons certains traits communs. Le tégument est toujours très épais, le tissu nutritif de même que le vaisseau primaire, avec lequel il communique, possèdent un contenu très riche en protoplasma et en mucilage (fig. 30 a pl. V/VI, 33 pl. VII/VIII). Les parois du tissu nutritif sont gélifiables et gélifiées de bonne heure.

Dans la région micropylaire l'on trouve constamment des cellules de nucelle qui persistent plus ou moins longtemps. Cela se rapporte surtout au genre *Pedicularis palustris*, où nous observons toute une colonne cylindrique compacte, servant de prolongement au sac embryonnaire, quand celui-ci est déjà complètement formé et les élé-

1) Tulasne, „Nouvelles études d'embryogénie végét.“ Annales des Sciences nat. 3 série t. XII. 1855.

2) M. Th. Deecke, „Développement de l'embryon du *Pedicularis silvatica*“. Annales des Sc. nat. IV série. 1855.

3) Chatin, „Etudes sur le développement de l'ovule et de la graine“. Ann. des Sc. nat. 5 série t. XIX. 1874.

4) Hofmeister, „Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen“. 1859.

5) Tschirch, „Anatomischer Atlas“, Taf. 46.

6) J. O. Schlotterbeck, „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte pharmakognostisch wichtiger Samen“. Bern 1896.

ments sexuels constitués (fig. 34 pl.VII/VIII). Le sac se développe dans la direction chalazienne au dépens du nucelle n'en laissant autour de soi qu'une mince couche désagrégée, pour la dépasser ensuite considérablement et former un haustorium (fig. 35 pl. VII/VIII).

Ce qu'il y a encore de particulier ici, ce sont les tapètes, qui contrairement à ce que nous voyons chez les autres Rhinanteae et Antirrhineae, tapissent toute la portion de la cavité, où se trouve le nucelle; c'est donc pour servir d'intermédiaire à sa nutrition qu'ils semblent destinés. Deux haustoriums, chalazien et micropyle, constituent aussi un trait caractéristique constant des Rhinanteae. Leur nature est identique, en tant qu'ils sont dépourvus de parois cellulaires et possèdent des noyaux endospermiques libres et particulièrement développés. Cependant leur forme varie considérablement d'espèce à espèce. Le haustorium chalazien ne présente point de ramifications dans les espèces citées, il finit en coecum et plonge dans le tissu nutritif (fig. 30 b pl.V/VI, 33, 36 pl.VII/VIII). Le haustorium micropyle offre beaucoup plus de variabilité dans sa conformation. Dans la *Bartsia alpina* il est unilatéral et tourné vers le funicule, atteint des dimensions considérables et forme un vaste appendice vacuolisé (fig. 30 a pl. V/VI); dans son voisinage on voit des cellules remplies d'un contenu abondant et qui semblent jouer le rôle d'un tissu nutritif. *Melampyrum nemorosum* présente un type très particulier, même unique sous certains rapports, entre les genres qui font l'objet de la présente étude. L'appendice micropyle débute par des prolongements endospermiques éfilés (fig. 31, 32 pl.VII/VIII). Ils sont recouverts de tapètes et s'enfoncent peu à peu dans le tégument. Le conduit micropyle est tapissé d'une couche de cellules allongées, très riches en contenu, qui paraissent incontestablement être d'origine épidermique.¹⁾ Elles remplissent en rangs serrés l'espace entre le micropyle et les prolongements. Ceux-ci s'accroissent rapidement, se ramifient et atteignent d'une part le faisceau primaire et le funicule, de l'autre l'épiderme qu'ils viennent parfois à percer et à sortir à la surface de l'ovule. Leur extrémité est alors entourée d'une membrane bien distincte. Dans la fig. 33 pl.VII/VIII, nous avons réuni sur un même dessin le parcours des prolongements typiques. Deux branches principales partent de la partie supérieure du sac embryonnaire (on peut observer aussi parfois des embranchements accessoires qui ne dépassent alors jamais la couche cellulaire micropyle). La branche

1) Elles ont été observées et décrites par Hofmeister („Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen.“ 1859).

extérieure est toujours courte et ne donne pas de ramifications. Celle, tournée vers le côté funiculaire, se ramifie en deux embranchements principaux qui se divisent ensuite. D'ordinaire une seule branche atteint un développement considérable, les autres finissent dans les téguments. Chacune des trois peut le cas échéant sortir au dehors. Les haustoriums sont munis de noyaux qui pénètrent parfois jusque dans l'extrémité libre. La base du haustorium a une forme particulière. Schlotterbeck la décrit chez *Melampyrum pratense* comme un appendice micropylaire qui „besteht aus meist zwei ausgebreiteten lappenartigen Gebilden, die aus stark lichtbrechendem, mit feinen Pünktchen versehenen Protoplasma bestehen. Scheinbar umgeben diese Gebilde den Stiel des Keimlings“. A en juger par le dessin explicatif, il y a un malentendu. L'auteur semble avoir pris la couche cellulaire entourant le micropyle pour le contenu des „lappenartigen Gebilden“. En réalité les appendices débutent par deux arcades, une de chaque côté (on en voit l'origine sur la fig. 32 pl. VII/VIII). Quand l'embryon commence à se former, le haustorium devient un organe indépendant: il présente alors à sa base deux anses, réunies par des traverses, qui forment alors comme un carré vide au milieu, par où passe le suspenseur de l'embryon. Les deux anses se continuent en prolongements haustoriaux (fig. 33 pl. VII/VIII). Nous n'avons observé rien qui pourrait correspondre aux „lambaux“, décrits par Schlotterbeck, à moins que l'espèce qu'il a eu sous les yeux ne soit plus propre à induire en erreur. Il est impossible de passer sous silence le fait exceptionnel, que les tubes haustoriaux de *Melampyrum nemorosum* sont nettement divisés sur certains points et même séparés par fragments, qui présentent alors un aspect prononcé de cellules distincts (fig. 33 pl. VII/VIII).

Le haustorium micropylaire du *Pedicularis palustris* dénote la même nature que le précédent (fig. 36 pl. VII/VIII); je n'ai pourtant pas observé sa sortie en dehors de l'ovule, quoiqu'il atteigne l'épiderme de la fente funiculaire. Le haustorium du *Rhinanthus minor* (fig. 37 pl. VII/VIII) passe directement par l'ouverture micropylaire et dépasse même la surface de l'ovule; il donne un embranchement, qui se dirige vers le funicule et pénètre dans le tissu qui part de l'appendice chalazien et constitue le vaisseau primaire. Observons encore que l'épiderme qui entoure le funicule prend ici un développement extraordinaire et présente une cutinisation marquée. Vers l'âge plus avancé ces cellules cutinisées ne persistent qu'à la partie inférieure du funicule et sont en contact direct avec le pseudo-vasseau (fig. 37 pl. VII/VIII).

Les *Rhinanthacées* ne présentent pas d'antipodes bien distinctes, excepté *Pedicularis palustris*, où elles sont très prononcées et persistent jusqu'à la formation complète du haustorium chalazien. Nous voyons dans la famille des *Rhinantheae* les mêmes phénomènes que chez les *Anthirineae*, à cette différence près qu'ici ils sont plus accentués; c'est donc encore une confirmation de leur parenté si rapprochée. Chez les *Rhinantheae* tout prend des proportions plus considérables: l'épaisseur du tégument, les noyaux endospermiques agrandis, enfin le développement des haustoriums. Ces caractères semblent se rattacher au semi-parasitisme de cette famille.

Gesneraceae.

J'ai eu l'occasion d'examiner plusieurs genres de cette famille, si étroitement liée avec les *Scrophulariaceae*, en particulier l'espèce *Klugia Notoniana*, ainsi que *Columnea Schideana*, *Pimelea* et *Glokcynia*, ces derniers non dans leur évolution complète.

Klugia Notoniana présente des ovules très petites et nombreuses. Le tégument est peu épais et l'ovule même d'un aspect très grêle. Dans la partie micropylienne de l'ovule nous observons des cellules épidermiques relativement fort volumineuses et disposées en évantail, elles sont remplies d'un contenu mucilagineux (fig. 38 pl. VII/VIII). Le sac embryonnaire est élargi dans sa partie micropylienne, allongé et passablement étroit dans sa portion inférieure. La région micropylienne est dépourvue de tapètes. L'extrémité chalazienne de l'embryosac s'allonge après la fécondation et vient jusqu'à toucher la couche cellulaire de l'épiderme (fig. 39 pl. VII/VIII). Il n'y a pas ici de tissu nutritif ni de vaisseau primaire, quoique le sac embryonnaire forme une espèce d'ampoule, munie d'un noyau ce qui permettrait de considérer cette formation comme une espèce de haustorium. Celui-ci disparaît complètement de bonne heure, une fois le contenu du tégument digéré. La partie micropylienne finit de même par un petit haustorium quadruple, fusiforme, non ramifié et riche en protoplasma (fig. 40 pl. VII/VIII).

Entre l'endosperme normalement constitué et le petit haustorium micropylie il y a un rattachement qui s'opère par l'indermédiaire de quatre cellules allongées. Ces cellules sont de même remplies d'un contenu protoplasmique et laissent passage au suspenseur de l'embryon.

La formation haustoriale, tant micropylle que chalazienne de *Klugia Notoniana* rappelle ainsi de près celle de *Scroparia dulcis* de la famille des Scrophulariaceae (Antirrhineae) (fig. 20, 21, 22 pl.V/VII) et les traits caractéristiques des deux espèces se laisseraient peut-être rapporter à la ténuité de leurs téguments ovulaires.

Pedalinaceae.

Cette famille faisant aussi partie des Personatae présente de grandes ressemblances avec les autres familles de ce groupe sous le rapport de l'épaisseur du tégument ovulaire, ainsi que par certains caractères du sac embryonnaire. J'ai examiné les espèces suivantes: *Sesamum indicum*, *Ceratotheca biloba* et *Martynia bicolor*; j'ai choisi cette dernière comme sujet d'une étude spéciale.

L'ovule de *Martynia bicolor* (fig. 41, 42, 43 pl.VII/VIII) présente un tégument épais, composé de cellules de petites dimensions, mais très riches en contenu, surtout dans la région qui avoisine la cavité de l'embryosac. Le sac embryonnaire de *Martynia bicolor* est très allongé et sa partie chalazienne communique avec un tissu nutritif, qui est ici extraordinairement développé: ses membranes sont très épaisses et se gélifient de bonne heure, le contenu en est très riche et les noyaux plus grands, que dans les familles précédentes. Le tissu communique avec le vaisseau primaire de l'ovule. Les cellules qui adhèrent à la terminaison chalazienne se vident bientôt et forment un tissu à membranes fines et présentant un caractère méristématique, entouré d'une zone, fortement chargée de protoplasma (fig. 43 pl.VII/VIII).

Les antipodes sont nettement distinctes et semblent contribuer, au moins en partie, à la formation du haustorium chalazien (fig. 41 pl.VII/VIII). Celui-ci est constitué chez les Pedalinées de deux cellules très allongées qui font suite à la double rangée de cellules endospermiques du corps du sac embryonnaire (*Martynia bicolor*, fig. 42 pl. VII/VIII, *Ceratotheca biloba*, fig. 44 pl. IX/X). Le développement relativement faible du haustorium chalazien s'explique par l'abondance de matières nutritives renfermées dans le tissu avoisinant.

Le noyau endospermique secondaire se divise dans la région moyenne du sac. Quand l'endosperme est complètement formé, nous observons un allongement considérable du col du sac. Ce col est rempli de cellules endospermiques allongées, d'une constitution particulière: dans leur partie supérieure renfermant le noyau, le contenu est plus riche et se colore fortement par l'Hématoxyline. L'extrémité inférieure de chaque cellule forme un lumen de forme ovale, nette-

ment circonscrit. Le col est entouré de tapètes renforcées (fig. 43 pl. VII/VIII). A cet âge, c'est à dire au moment de la formation de l'embryon, nous trouvons dans la région chalazienne une rangée de cellules endospermiques analogues à celles du col du sac embryonnaire, mais remplies en entier d'un contenu fortement coloré. Elles sont allongées en massue et s'affilent vers l'extrémité chalazienne (fig. 43 pl. VII/VIII). Ce sont les cellules haustoriales multipliées et transformées qui contiennent à communiquer directement avec le tissu nutritif.

La région micropylienne non entourée de tapètes est composée de quatre cellules endospermiques formant la tête du sac embryonnaire. Elles sont faiblement colorées et jouent le rôle d'un haustorium micropylie, comme le montre le tissu tégumentaire avoisinant fortement digéré.

L'embryon possède un suspenseur grêle, mais d'une longueur considérable et il est enfoncé très profondément dans l'endosperme.

Plantaginaceae.

Cette famille, dont la parenté est si difficile à déterminer et que Warming attribue à juste raison au groupe des Personatae, présente avec les Scrophulariaceae des ressemblances, surtout dans la configuration intérieure de l'ovule. J'ai examiné plusieurs espèces de cette famille, notamment: *Plantago maritima*, *P. coronopus*, *P. arenaria*, *P. major* et *P. lanceolata*. L'ovule anatrophe possède un tégument épais et le sac embryonnaire se trouve assez profondément englobé dans le tissu environnant, par conséquent l'ouverture micropylie est d'une longueur considérable. Des cellules allongées tapissent cette ouverture, ainsi que la portion supérieure du sac, au-dessus des tapètes; elles sont riches en contenu et munies de membranes épaissies et gélifiées de bonne heure. Elles sont particulièrement prononcées chez *P. maritima* où elles forment une espèce de tissu nutritif (fig. 45 pl. IX/X). Le sac embryonnaire est toujours entouré de tapètes bien pourvues en protoplasma. Celles-ci tapissent généralement la cavité du sac dans sa portion supérieure, là où il y a formation de l'endosperme. Ce n'est que chez *P. Coronopus* et *Arenaria* qu'elles longent la cavité dans sa partie inférieure, en laissant à découvert la région de l'oosphère. Quand le sac présente un développement inégal et se courbe vers le placenta, ce qui, à un certain degré, est un fait constant chez les *Plantago*, les tapètes sont moins nombreuses dans la région concave, mais elles ne manquent jamais, ne soit-ce qu'en guise de vestige (fig. 54 pl. IX/X),

contrairement à ce qu'indique Buscaloni dans son ouvrage sur le *Plantago lanceolata*.¹⁾

Dans les premières phases du développement, le sac est généralement droit (excepté chez *P. lanceolata*), mais bientôt il subit une courbure dans la partie dorsale, par suite de sa croissance accélérée et cette déviation s'accroît de plus en plus. Cette courbure est la plus précoce et prononcée chez *P. lanceolata* puis chez *P. major*, beaucoup plus faible chez *P. maritima*, *P. coronopus* et *P. arenaria*. Quand l'endosperme est complètement formé, par suite de la courbure, la partie micropylaire se dirige vers le placenta et finit par déboucher dans l'aine du funicule (fig. 48—55 pl. IX/X).

Les synergides, assez petites, disparaissent après la fécondation et à leurs côtés l'endosperme pousse deux expansions, qui suivent symétriquement la direction de l'ouverture micropylaire et penchent par conséquent vers le placenta. L'oosphère est attachée au milieu entre les synergides. Nous observons chez les *Plantago* trois antipodes qui varient en forme et en disposition. Tandis que chez *P. lanceolata* deux antipodes inférieures se trouvent côte à côte et la troisième au-dessus (fig. 53, 54 pl. IX/X), chez *P. maritima* l'ordre est inverse (fig. 45 pl. IX/X) et chez *P. coronopus* elles sont superposées (fig. 51 pl. IX/X). Les antipodes de *P. lanceolata* sont volumineuses, allongées, possèdent un contenu protoplasmique très riche et persistent longtemps; chez les autres espèces que j'ai étudiées elles sont petites, pauvres en contenu et disparaissent bientôt. Je n'ai jamais constaté de développement secondaire des antipodes. L'endosperme se forme dans la portion supérieure du sac et s'étend plutôt vers le haut, sans jamais atteindre la portion chalazienne. La base du sac forme un prolongement en coecum, qui se ramifie quelquefois comme chez *P. maritima* (fig. 48 pl. IX/X) et *coronopus*. (*P. lanceolata* présente sous ce rapport comme sous beaucoup d'autres des particularités frappantes, dont nous parlerons dans la suite.) Ce prolongement est sans aucun doute une espèce de haustorium, car quoique nous n'observions pas à cet âge chez les *Plantago* de tissu nutritif proprement dit, que nous avons signalé chez les *Scrophulariaceae*, le tissu sous-jacent est complètement désagrégé dans le voisinage de cet appendice. La partie micropylaire du sac, recourbée vers le placenta, forme aussi un haustorium double, qui ne possède pas de membrane cellulaire, mais seulement un protoplasma plus ou moins

1) Dr. L. Buscaloni, „Contribuzione allo studio della membrana cellulare.“

dense et digéré consécutivement, ainsi que des noyaux désagrégés (fig. 50, 51 pl. IX/X). Ce haustorium touche le placenta sans pourtant jamais y pénétrer, mais dans une phase plus avancée il débouche dans l'aine du funicule comme chez *P. coronopus*, *P. arenaria* et *P. maritima* et même sort de l'ovule et longe librement le placenta, comme chez *P. lanceolata*.

Cette dernière espèce présente sous le rapport des haustoriums un phénomène extraordinaire et tout à fait isolé. Comme je l'ai déjà signalé, le corps du sac embryonnaire de *P. lanceolata*, notamment sa partie remplie de cellules endospermiques, présente une courbure très considérable et occupe une petite portion de l'ovule (fig. 55 pl. IX/X). Les haustoriums par contre prennent un grand développement¹⁾ et possèdent de gros noyaux, qui se divisent librement. Toute la portion verticale du sac embryonnaire, celle où la division cellulaire endospermique ne pénètre pas (fig. 54 pl. IX/X), se transforme en un haustorium chalazien, très riche en contenu et en noyaux, qui vient déboucher dans le creux entre l'ovule et le placenta. La partie extérieure se bifurque fréquemment (fig. 58 pl. IX/X), j'ai même pu observer un cas où les deux ramifications, munies d'une membrane propre, pénètrent librement au loin: une longe l'attache funiculaire, l'autre le bord extérieur de l'ovule. Mais l'appareil nutritif ne se limite pas aux deux haustoriums classiques, micropylie et chalazien. Déjà au moment de la formation de l'endosperme nous observons des petites traînées protoplasmiques, qui relient le sac embryonnaire avec les tapètes (fig. 54 pl. IX/X). Au moment de la première division cellulaire de l'embryon, immédiatement au-dessous de la couche du tissu endospermique, il se forme un bulbe d'une même constitution que le haustorium chalazien qui en est un simple prolongement; les traînées protoplasmiques primitives se développent en conduits arborescents qui débouchent dans le bulbe. J'en ai constamment observé trois branches principales: une se dirige vers le haut en contournant le sac embryonnaire et se ramifie dans toute la partie supérieure de l'ovule, une autre part du côté extérieur du sac et pousse des embranchements dans la partie moyenne et inférieure, une troisième enfin vient se placer entre les deux haustoriums, micropylie et chalazien, en enlevant les derniers vestiges des tapètes et ne donne que peu ou point de ramifications (fig. 55 pl. IX/X). Le tégument est ainsi sillonné dans toutes les directions d'un système de canaux qui ruminent le tissu environnant. Ces haustoriums latéraux sont remplis d'un

1) Ils ont été brièvement décrits par Buscaloni.

protoplasma dense, mais ne possèdent point de noyaux. Les téguments une fois rongés, ils s'atrophient, tandis que les haustoriums micropylaire et chalazien prennent un développement croissant.

On peut donc observer chez les *Plantago* une conformation caractéristique par rapport à l'adaptation nutritive. Nous ne rencontrons pas ici de tissu nutritif tant soit peu durable, ni dans la région chalazienne, ni micropylaire, aussi pouvait-on s'attendre à trouver une forme d'adaptation spéciale. Effectivement les prolongements haustoriaux s'attaquent au tégument entier pour en tirer les matières nutritives.

La réaction à l'Iode a démontré la présence de l'amidon dans le sac même au cours de sa phase première, de même dans sa région micropylaire et chalazienne. Après le développement de l'embryon, l'amidon se trouve être riche dans le placenta, on le constate dans le tégument, en très petite quantité dans l'endosperme et on n'en trouve point de traces dans les haustoriums et leurs prolongements.

Campanulaceae.

Les fig. 56—61 pl. IX/X montrent le développement successif du sac embryonnaire de *Campanula rotundifolia*. Il ne présente rien de bien particulier dans sa configuration générale et entre dans le type des Gamopetales. Le sac embryonnaire présente une forme allongée, son tégument est peu épais. Après la fécondation, la partie micropylaire, non entourée de tapètes, s'élargit peu à peu et forme un corps spongieux, rempli d'une masse protoplasmique uniforme vacuolisée au milieu, dans laquelle se logent les noyaux à l'état libre (fig. 60 a, 61 pl. IX/X). Cet élargissement se rattache par quatre expansions au tissu endospermique du corps du sac embryonnaire. Les expansions sous-haustoriales montrent une coloration plus intense à l'Hématoxyline ce qui atteste la richesse de leur contenu en matières albuminoïdes (fig. 61 pl. IX/X). Le suspenseur de l'embryon passe entre les expansions et vient se fixer à la partie supérieure du haustorium micropylaire. Celui-ci se trouve donc renforcé par les expansions qui semblent jouer ici le rôle de réserves de matières nutritives. A l'extrémité chalazienne du sac, nous voyons une formation analogue quoique différente dans son développement. Les antipodes bien distinctes et entourées d'une forte couche de nucelle (fig. 56, 57 pl. IX/X) gagnent encore en dimensions avec l'âge et se conservent longtemps. Au moment de la formation des cellules endospermiques distinctes, l'extrémité chalazienne du sac se sépare par une cloison et forme une

espèce de corps ovale, qui renferme outre les antipodes un noyau de l'endosperme (fig. 58 pl. IX/X). Cette partie augmente en volume et forme des cellules distinctes, fortement colorées et munies de gros noyaux (fig. 59 pl. IX/X). Les antipodes semblent jouer un rôle dans leur formation, nous ne saurions pourtant nous exprimer à ce sujet d'une manière catégorique. La cellule inférieure donne naissance à un haustorium chalazien d'une même constitution que le haustorium micropylie, à cette différence près qu'il est dépourvu de noyaux (fig. 60 b pl. IX/X). Le tissu nutritif typique fait défaut chez *Campanula rotundifolia*, il est réduit à une couche de cellules fusiformes gélifiées.

Le développement et la constitution du sac embryonnaire chez les *Campanulinea* ressemble beaucoup à ce que Schlotterbeck¹⁾ a observé et décrit pour l'espèce *Lobelia inflata* (*Lobeliaceae*) à cette différence près, que je n'ai point observé dans le haustorium chalazien la formation particulière qu'il décrit²⁾, notamment quatre cellules bourgeoniformes, placées à l'entrée du haustorium, qu'il considère comme des antipodes transformées.

Les stades correspondants de *Lobelia inflata* m'ont manqué.

Dipsaceae.

En étudiant le genre *Morina longifolia* j'ai eu l'occasion de me convaincre de la parenté étroite des *Dipsaceae* avec les *Compositae* sous le rapport des caractères généraux de l'embryosac.

L'ovule de *Morina longifolia* possède un tégument assez épais et l'embryosac est pourvu de tapètes, qui sont renforcées par plusieurs rangées de cellules très riches en contenu. Les tapètes, ce qui est à remarquer, entourent toute la cavité du sac (fig. 62, 63, 64 pl. IX/X) depuis l'ouverture micropylie jusqu'au delà des antipodes. Le noyau endospermique secondaire se divise dans la région moyenne du sac et à la base nous trouvons trois antipodes très distinctes et bien développées. Ces antipodes se divisent dans la suite (fig. 63 pl. IX/X) et communiquent avec un cordon de cellules allongées, qui pénètrent profondément dans le tégument de l'ovule, où il se perd. Le fait de la division des antipodes a été bien des fois décrit pour

1) J. O. Schlotterbeck, „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte pharmakognostisch wichtiger Samen“. Bern 1896.

2) *loc. cit.* pag. 17.
Flora 1899.

le *Senecio vulgaris*¹⁾, *Aster Novae Angliae*²⁾ et d'autres Composées.

Chez *Morina longifolia* nous sommes donc aussi en présence d'une division franche des antipodes, qui forment conjointement avec le cordon des cellules allongées un tissu special. Celui-ci exerce une fonction nourricière, car il persiste, conserve la richesse de son contenu et la grosseur de ses noyaux, tandis que le tissu avoisinant est désagrégé et digéré.

Ce qui est encore à observer chez *Morina longifolia* c'est le manque complet de toute formation haustoriale dans la région micropylle. Celle-ci ne présente point d'élargissement, qu'on est convenu d'appeler tête du sac embryonnaire; le tissu endospermique présente une couche uniforme et le corps de l'embryosac prend un aspect fusiforme (fig. 64 pl. IX/X).

Conclusions.

Il existe une relation entre la présence d'un haustorium et l'épaisseur des téguments, car nous trouvons les haustoriums les mieux développés chez les *Rhinantheae* qui possèdent tous des téguments très épaissis, de même chez les *Plantaginaceae* et chez les espèces des *Antirrhineae*, qui sont douées du même caractère. Au contraire, les espèces comme *Scoparia dulcis*, *Artanema sesamoides* (*Antirrhineae*) et *Klugia Notaniana* (*Gesneraceae*), munis d'un tégument grêle sont presque dépourvues d'appareil haustorial, surtout du côté de la chalaze.

La présence d'un haustorium ne pourrait être à lui seul considéré comme base d'une classification, car ce n'est qu'un ensemble de caractères qui peut fournir un criterium suffisamment concluant pour la détermination stricte d'un groupe. Les caractères distinctifs doivent être classés en primaires et secondaires; les premiers sont des caractères ontologiques, les seconds philetiques. Or les caractères qui se rapportent au sac embryonnaire mériteraient en premier lieu d'être classés au nombre des premiers. Aussi le rapprochement entre les *Scrophulariaceae* (*Antirrhineae*, *Rhinantheae*), *Utriculariaceae*, *Pedalinaceae* et *Plantaginaceae*, en dehors des autres caractères communs, se laisse confirmer par la présence d'un appareil

1) Hegelmayer, „Ueber den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung“. (*Botanische Zeitung* 1889.)

2) Chamberlain, „On *Aster Novae Angliae*“. (*Botanical Gazette* 1895.)

haustorial. Le même rapprochement confirmatif se laisse constater dans le genre des Campanulineae entre la *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae) et *Lobelia inflata* (Lobeliaceae).

Les types morphologiques des haustoriums sont excessivement variables et mobiles, et dans l'état actuel de la question aucune règle fixe ne peut être établie à ce sujet.

Tout haustorium étant destiné à servir de suçoir ou de conduit aux matières nutritives, il se trouve pour la plupart en relation directe avec un tissu nutritif spécial, riche en contenu; son développement est alors localisé. Les cas correspondants sont les plus fréquents pour le haustorium chalazien. Là, où un tissu nutritif spécial fait défaut, comme c'est pour la plupart le cas du haustorium micropylie, ce dernier ronge le tégument de l'ovule de la région avoisinante, quelquefois à une grande distance (*Melampyrum nemorosum*, *Plantago lanceolata*), sinon, le tissu du funicule (*Torenia*) et même celui du placenta (*Scoparia*). Les embranchements haustoriaux extraovulaires jouent peut-être le rôle de conduits pour l'humidité.

Il y a une relation entre la présence d'un haustorium et l'absence d'un véritable faisceau fibrovasculaire dans le tégument ovulaire, car dans tous les genres où il y a un haustorium chalazien prononcé il n'y a point de faisceau, quoiqu'il puisse se trouver en même temps dans le placenta.

Les noyaux libres du haustorium présentent généralement une forme spéciale, des dimensions plus considérables et un contenu plus riche.

Nous sommes à même de confirmer l'opinion de certains auteurs qui attribuent au noyau un rôle considérable dans la nutrition. Dans mes recherches j'ai pu effectivement constater qu'il se dirige toujours vers la partie où la nutrition est plus forte.

Le haustorium ne possède pas généralement de tissu, il ne forme pas de membranes cellulaires, et quand elles se forment, elles sont gelifiées très vite ou complètement mucilagineuses (*Uroskineria spectabilis*, *Linaria Cymbalaria*).

Mes recherches ne confirment pas l'opinion d'Hegelmayer, que les tapètes servent de protection au sac embryonnaire, car elles manquent justement dans le voisinage des haustoriums qui ne possèdent pas de membranes cellulaires et auraient par conséquent besoin de protection. Les tapètes possèdent probablement un ferment

dans leur contenu mucilagineux et semblent exercer une fonction digestive, car elles persistent, tandis que les tissus avoisinants sont désagrégés. Elles entourent les parties en voie d'accroissement rapide, ayant par conséquent besoin d'une nutrition activée.

Les synergides n'ont aucune fonction nutritive persistante, elles se désagrègent toujours après la fécondation. On ne peut en aucun cas considérer les prolongements haustoriaux micropylaires comme des synergides transformées, car nous voyons clairement disparaître ces dernières et l'endosperme se développer à leur place.

Les antipodes, dans les genres étudiés, quand elles existent, semblent avoir une fonction transitoire, elles possèdent un contenu pauvre pour la plupart et disparaissent très vite. Elles ne subissent de division que chez *Morina longifolia*.

L'amidon n'existe que dans les régions dépourvues de cutine, nous le trouvons donc dans les téguments, quand les tapètes ne sont pas cutinisées, dans le sac même, où la cutine couvre les tapètes et ne laisse pas de passage aux matières amylacées.

Explication des figures.

Planche III/IV.

Digitalis purpurea.

- Fig. 1. Sac embr. avec son tégument. *a* Synergides, *b* oosphère, *c* noyau endospermique secondaire, *d* tapètes, *e* tissu nutritif.
- Fig. 2, 3, 4, 5, 6, 7. Sac embr. dans son développement progressif et la migration du noyau endospermique vers l'oosphère après la fécondation.
- Fig. 8*a*. Portion micropylaire de l'embryosac, phase première de la formation du haustorium.
- Fig. 8*b*. Portion chalazienne du sac, avec le prolongement bifide des cellules endospermiques formant un haustorium.
- Fig. 9 et 10. Développement complet du haustorium micropylaire.
- Fig. 11. Coupe transversale du haustorium micropylaire, démontrant qu'il se compose de quatre parties.

Scrofularia vernalis.

- Fig. 12. Sac embr. avant la fécondation avec son tégument.
- Fig. 13. Phase, correspondant à la formation de l'embryon. *a* Haustorium micr., *b* haustorium chal., *c* première division cellulaire de l'endosperme, *d* tissu nutritif micropylaire, *d'* tissu nutritif chalazien.
- Fig. 14*a*. Haustorium micropylaire avec ses noyaux en voie de division. *a* Digtations arborescentes, *b* tissu nutritif.
- Fig. 14*b*. Haustorium chalazien avec ses deux tubes, formant un suçoir.

Linaria Cymbalaria.

- Fig. 15. Ovule contenant le sac embryonnaire. *a* Tissu nutritif, *b* vaisseau primaire, *c* tapètes, *d* antipodes.
- Fig. 16. Sac embryonnaire après la formation de l'endosperme. *a* Haustorium microp., *b* haustorium chalaz.
- Fig. 17. Haustorium chalazien primaire avec ses deux compartiments et l'appendice suçeur.
- Fig. 18. Haustorium chalazien secondaire. *a* Conduit livrant passage au matières nutritives, *b* vestiges du haustorium primaire, *c* tissu nutritif.
- Fig. 19. Haustorium micropylrien secondaire. *a* Cellules gélifiées, *b* cellules réticulées.

Planche V/VI.

Scoparia dulcis.

- Fig. 20. Ovule après la fécondation.
- Fig. 21. Sac embryonnaire après la formation de l'endosperme. *a* Cellules du placenta riches en contenu, *b* haustorium micropylrien entouré de *c* cellules nutritives, *d* prolongement haustorial chalazien.
- Fig. 22. Haustorium micropylrien plus avancé. *a* Cellules du placenta désagrégées, *b* cellules nutritives.

Torenia Deli.

- Fig. 23. Ovule après la fécondation. *a* Portion du sac qui sort hors de l'ovule, *b* tissu nutritif, *c* vaisseau primaire, *d* cellules antipodiales.
- Fig. 24. Sac après la formation de l'endosperme. *a* Tapètes, *b* éfilement haustorial.
- Fig. 25. Haustorium microp. *a* Sa portion libre et spongieuse, *b* cellules réticulées, *c* cellules désagrégées du funicule.

Uroskineria spectabilis.

- Fig. 26. Ovule après la fécondation. *a* Antipodes, *b* tissu nutritif, *c* restes du nucelle, *d* cellules épidermiques mucilagineuses.
- Fig. 27. Portion micropylrienne de l'ovule. *a* Haustorium composé de cellules épaissies gélifiées, *b* émergence mucilagineuse du placenta, *cc* cellules épidermiques pourées, *d* embryon.

Bartsia alpina.

- Fig. 28. Sac embryonnaire avec son expansion micropylaire unilatérale.
- Fig. 29. Sac embr. après la formation de l'endosperme. *a* Haustorium micropyl., *b* nucelle, *c* tissu nutritif.
- Fig. 30*a*. Haustorium micropylrien. *a* Vacuoles, *b* tissu nutritif, *c* embryon.
- Fig. 30*b*. Haustorium chalazien.

Planche VII/VIII.

Melampyrum nemorosum.

- Fig. 31. Sac embr. avec *aa* origine des prolongements endospermiques.
- Fig. 32. Sac embr. avec *a* prolongements haustoriaux, *b* couche de cellules d'origine épidermique, *c* micropyle.

Fig. 33. Ovule avec *a*, *a'*, *a''* prolongements haustoriaux, dont *a'* perce l'épiderme, *bb* haustorium chalazien, *c* tissu nutritif, *d* branche du vaisseau prim., *e* funicule, *f* embryon, *g* son suspenseur, *h* anses à la base des prolongements vues de côté, *i* tube cloisonné.

Pedicularis palustris.

Fig. 34. Sac embr. *a* Antipodes, *b* nucelle, *c* tapètes.

Fig. 35. Sac embr. après la formation de l'endosperme. *a* Haustorium chalazien, *b* couche du nucelle désagrégé.

Fig. 36. Sac embr. après la formation de l'embryon. *a*, *a'* Haustorium micropyléen, *b* haustorium chalazien.

Rhinanthus minor.

Fig. 37. Sac embr. *a* Haustorium microp. dont une branche sort de l'ovule, *b* haustorium chalazien, *c* épiderme épaissie, *d* funicule.

Klugia Notoniana.

Fig. 38. Ovule avec le sac embryonnaire. *a* Cellules épidermiques agrandies, *b* nucelle, *c* tapètes, *d* antipodes.

Fig. 39. Sac embr. vers l'âge de la différenciation primaire de l'endosperme. *a* Ampoule haustoriale chalazienne, *b* épiderme.

Fig. 40. Ovule après la formation de l'embryon. *a* Haustorium micropyléen, *b* cellules qui le rattachent à l'endosperme, *c* embryon, *d* vestiges de l'appendice haustorial.

Martynia bicolor.

Fig. 41. Sac embryon. *a* Antipodes, *b* tissu nutritif.

Fig. 42. Le même après la formation complète de l'endosperme. *a* Cellules haustoriales, *b* tissu nutritif.

Fig. 43. Sac embryon. après la formation complète de l'embryon. *a* Haustorium micropyl., *b* tégument digéré, *c* col du sac avec cellules allongées, *d* tapètes renforcées, *e* cellules haustoriales de l'extrémité chalazienne, *f* tissu nutritif, *g* tissu meristémateux.

Planche IX/X.

Ceratotheca biloba.

Fig. 44. Sac embr. *a* Tube polynique, *b* cellules haustoriales, *c* tissu nutritif.

Plantago maritima.

Fig. 45. Sac embr. avec *a* tissu nutritif du micropyle à parois gélifiées, *b* tapètes *c* antipodes.

Fig. 46. Phase plus avancée. *a, a'* Excroissances haustoriales, *b* vestiges d'antipodes.

Fig. 47. Phase de la formation de l'embryon. *a* Haustorium micropyléen double, *b* noyaux en voie de désagrégation, *c* antipodes, *d* suspenseur de l'embryon.

Fig. 48. Développement complet de l'endosperme et de l'embryon. *a* Haustorium microp., *b* haustorium chalazien.

Plantago arenaria.

Fig. 49. Sac embr. avant la fécondation. *a* Synergides, *b* antipodes.

Fig. 50. Le même après la fécondation.

Plantago Coronopus.

Fig. 51. Sac embr. avant la fécondation. *aa* Origine des expansions haustoriales, *b* antipodes.

Plantago major.

Fig. 52. Sac embr. après la fécondation. *a* Synergides atrophiées, *b* origine de l'expansion haustoriale micropylienne, *cc* tapètes asymétriques, *d* antipodes en voie de désagrégation.

Plantago lanceolata.

Fig. 53. Portion chalazienne du sac avant la division de l'endosperme. *a* Antipodes, *b* fente.

Fig. 54. Sac embr. après la fécondation. *aa* Trainées protoplasmiques, *b* vestiges des tapètes du côté concave, *c* antipodes, *d* fente.

Fig. 55. Ovule après la formation de l'embryon. *a* Sac embryonnaire, *b* haustorium micropyléen, *c* suspenseur de l'embryon, *d* haustorium chalazien, *e* conduit supérieur, *f* conduit moyen et inférieur, *g* conduit intrahaustorial.

Campanula rotundifolia.

Fig. 56. Sac embr. avant la fécondation.

Fig. 57. Phase plus avancée. *a* Antipodes, *b* nucelle.

Fig. 58. Le même après la formation de l'endosperme. *a* Première formation du haustorium microp., *b* cellules originaires des expansions sous-haustoriales, *c* expansion chalazienne avec le noyau endospermique et les antipodes.

Fig. 59. Origine du haustorium chalazien.

Fig. 60*a*. Région micropylaire du sac embryon. *a* Haustorium micropyl., *b* noyau, *c* expansion sous-haustoriale.

Fig. 60*b*. Haustorium chalazien à l'état de maturité.

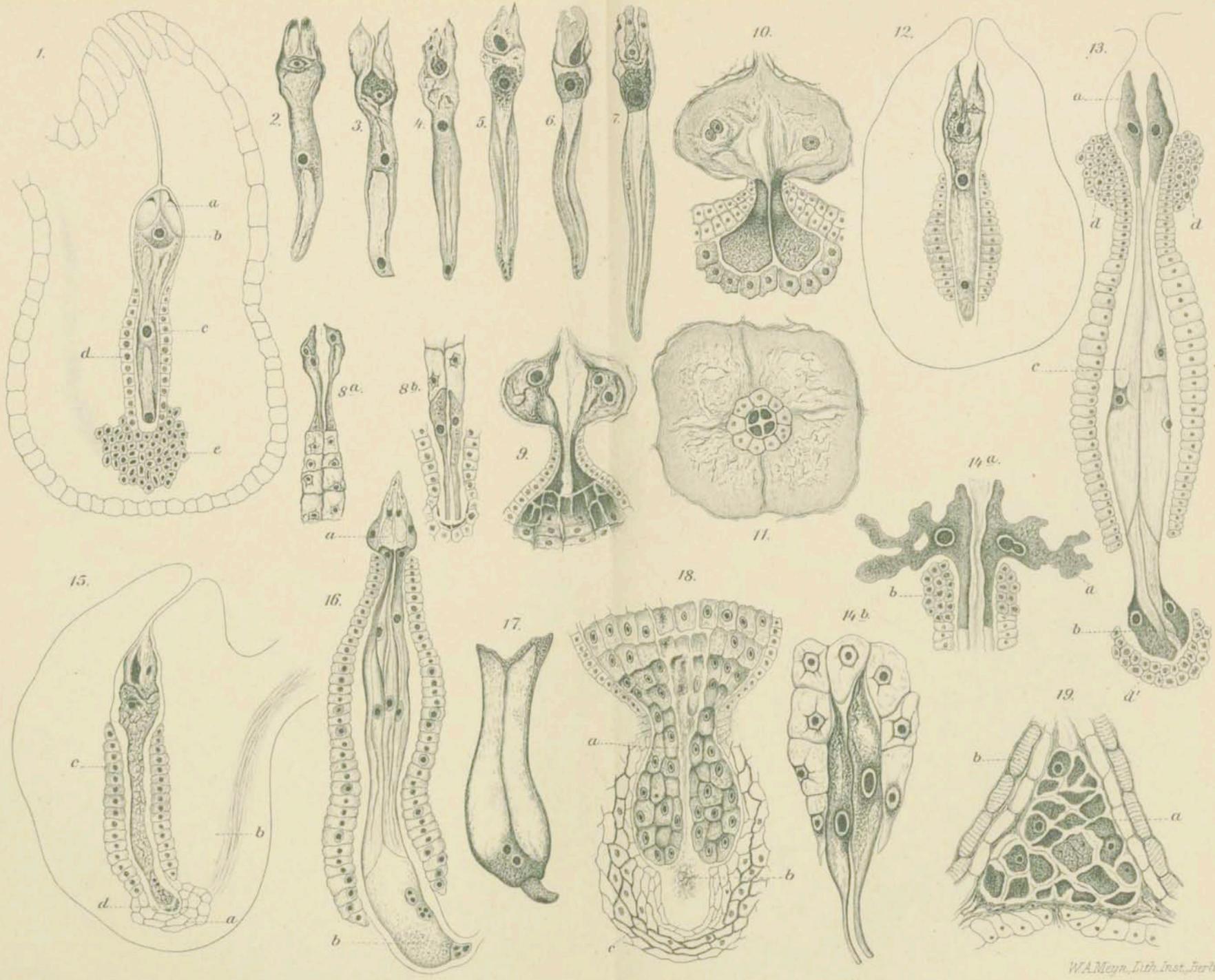
Fig. 61. Haustorium micropyléen à l'état de maturité. *a* Substance spongieuse, *bb* noyaux, *c* suspenseur de l'embryon, *dd* expansions sous-haustoriales.

Morina longifolia.

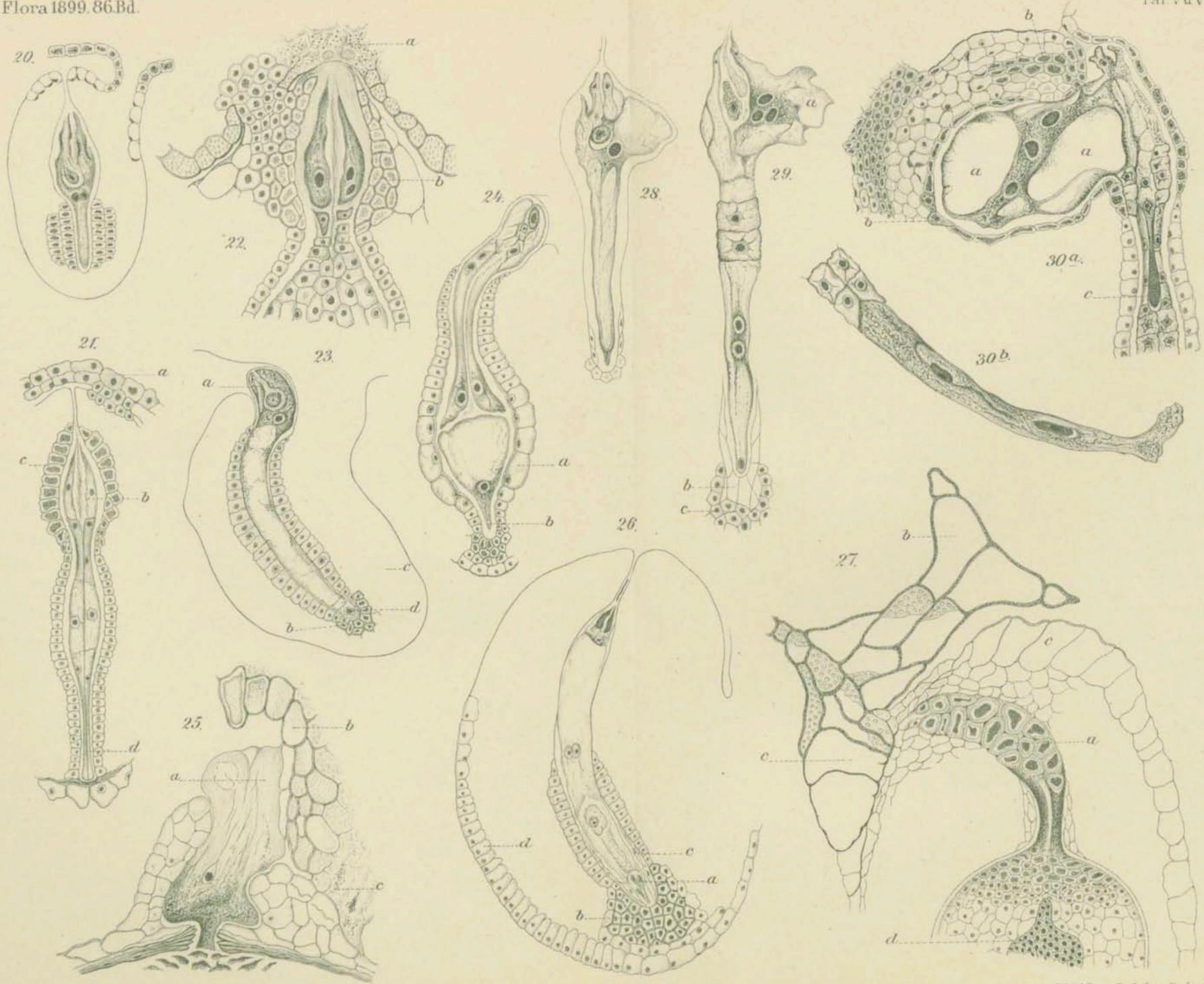
Fig. 62. Sac embr. jeune avec *a* antipodes, *b* nucelle.

Fig. 63. Le même après la fécondation. *a* Antipodes en voie de multiplication, *b* nucelle, *c* origine des cellules allongées, *d* tapètes renforcées.

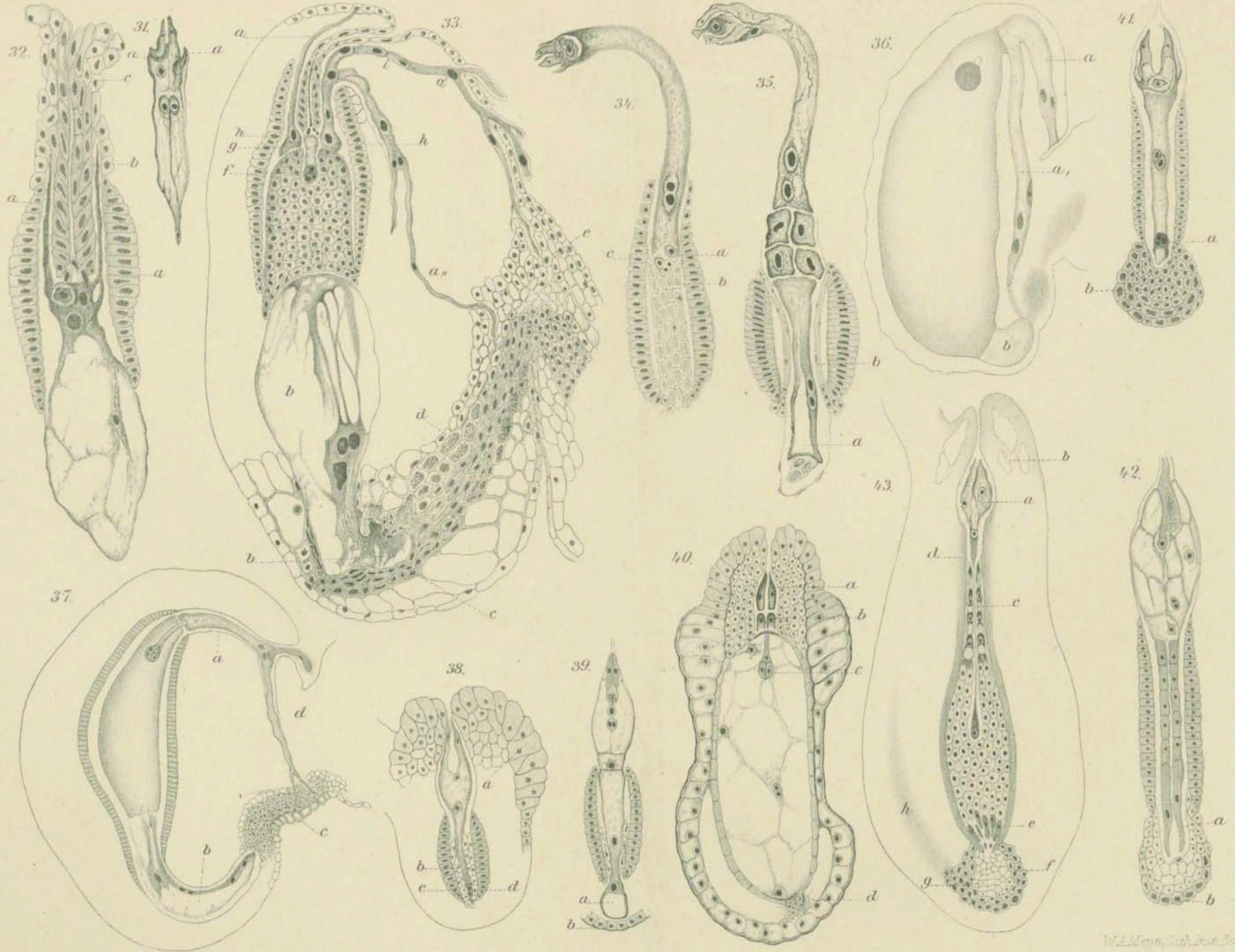
Fig. 64. Sac embr. après la formation de l'embryon. *a* Antipodes multipliées *b* cordon axial de cellules allongées.



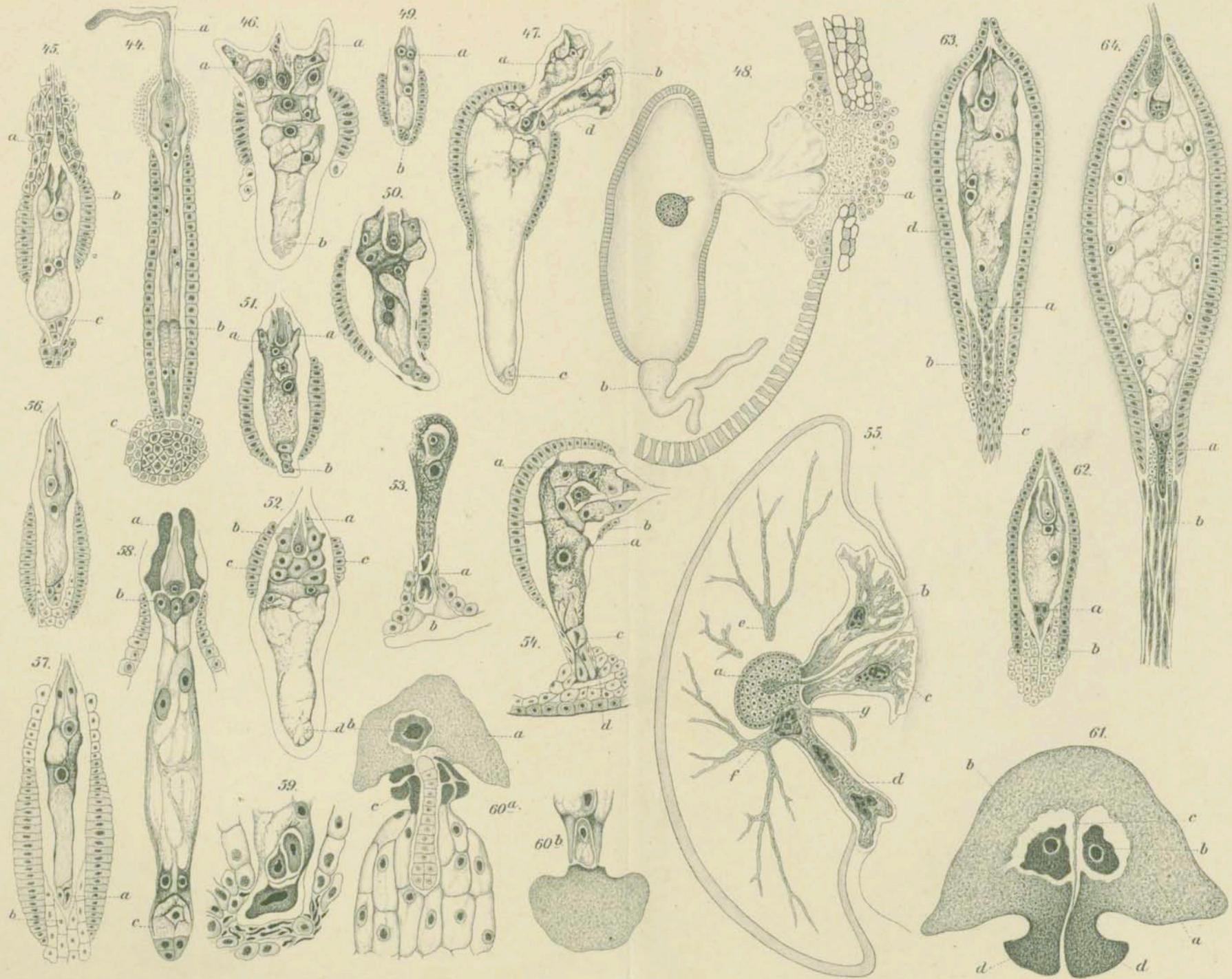
W.A. Meyn, Lith. Inst. Berlin



W.A. Meyn, Lith. Inst. Berlin 9.



W. & Meyer, Lith. Inst. Berlin.



WAM:sp.Litth.Inst. Berlin.S.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: [86](#)

Autor(en)/Author(s): Balicka-Iwanowska Gabriele

Artikel/Article: [Contribution á l'étude du sac embryonnaire chez certain Gamopetales. 47-71](#)