

ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DU D^r TOULOUSE

BIBLIOTHÈQUE DE PHYSIOLOGIE
ET DE PATHOLOGIE VÉGÉTALES

DIRECTEUR
L. MANGIN

Biologie Florale

PAR

F. PÉCHOUTRE

36



GASTON DOIN ET C^{ie}, ÉDITEURS A PARIS



G. DOIN et C^o
ÉDITEURS
22 FR.

Rqm
2581



gma 74
932

23.760

~~3168~~

~~P.G. M - 1975~~

BIBLIOTÉCA

No 36

Data 24-9-1937

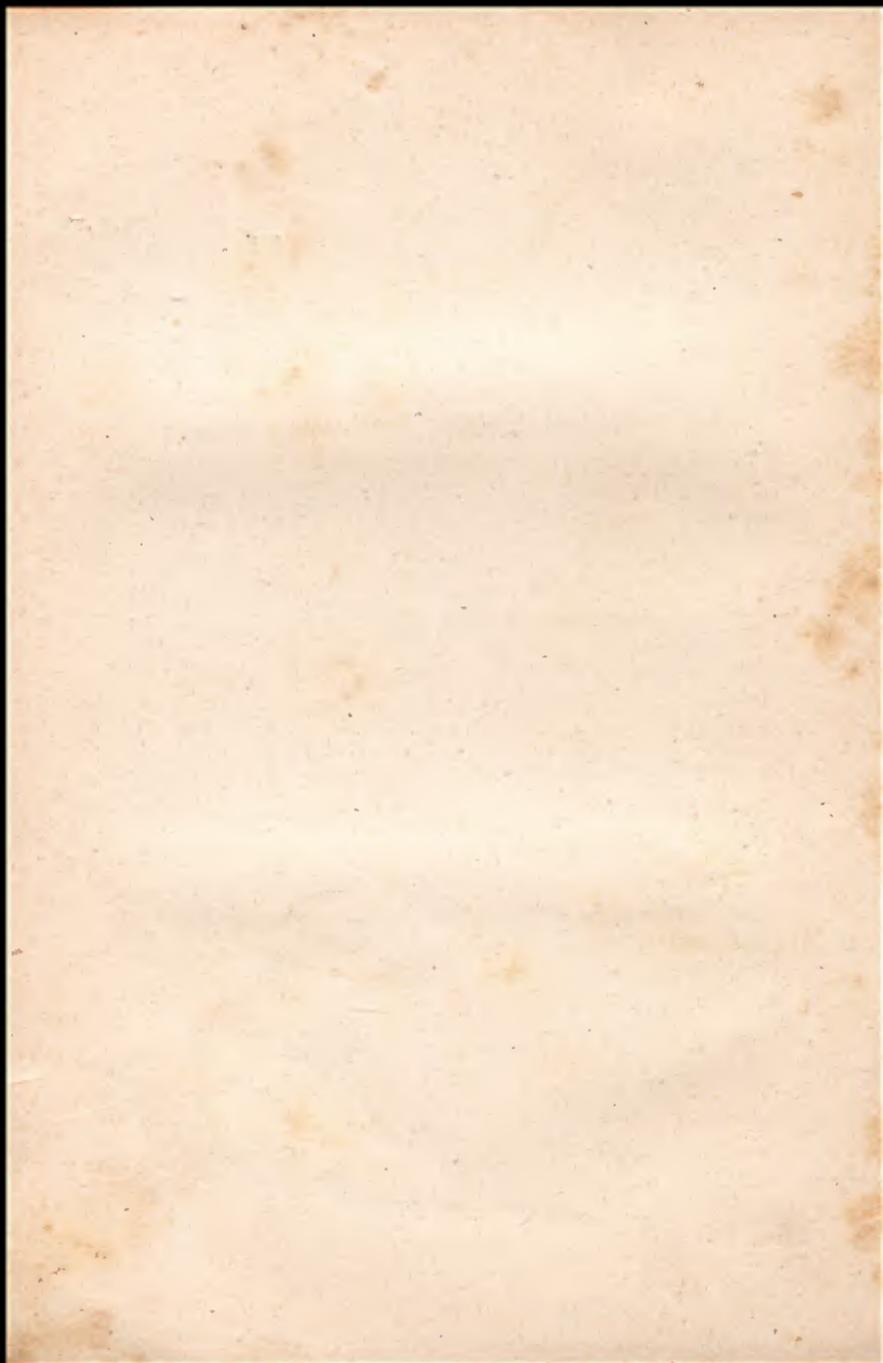
Estação Experimental Central de Café

BOTUCATU - Estado de São Paulo - Brasil

Serie I

Reqm 2581





Octave DOIN et FILS, éditeurs, 8, place de l'Odéon, Paris

ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

Publiée sous la direction du D^r TOULOUSE

BIBLIOTHÈQUE DE PHYSIOLOGIE & DE PATHOLOGIE VÉGÉTALES

Directeur : L. MANGIN

Membre de l'Institut

Professeur au Muséum d'Histoire naturelle

La Physiologie végétale débarrassée de l'étude des mécanismes si compliqués, qui chez les animaux préparent l'exercice des fonctions fondamentales, paraissait destinée, d'après un physiologiste éminent, à suivre *pede claudo* la physiologie animale.

Née d'hier, cette partie de la science, sous l'influence de la nécessité d'une production végétale intense, a d'abord été confinée dans l'étude des rapports de la plante avec le sol et dans celle des phénomènes de croissance, intimement liés à la nutrition. La physiologie végétale a bientôt abandonné cet horizon étroit, illustré cependant par des chimistes de la plus haute valeur, pour aborder les problèmes les plus captivants de la biologie générale.

C'est d'abord, depuis les découvertes de Thuret et d'Unger sur la motilité de certaines cellules végétales, l'extension des phénomènes de sensibilité et de réactions motrices à tous les



végétaux. Les données nouvelles recueillies sur cette importante question ont eu pour conséquence, par exemple, de substituer à l'explication purement physique des phénomènes de croissance, la conception plus précise qui subordonne les déformations géotropiques ou phototropiques aux formes de sensibilité plus ou moins dissociées dans les organes en voie de croissance. Les phénomènes de la reproduction découverts d'abord, par un singulier contraste, chez les cryptogames avant d'être soupçonnés chez les phanérogames, par Thuret et Bornet, Pringsheim, etc., ont pris une importance considérable avec les belles découvertes de Ikeno et Hirase, de Weber, de Navaschine et de Guignard. Enfin les questions d'hérédité et de variation, si magistralement développées par de Vries, offrent à l'attention des chercheurs un merveilleux champ d'observations.

Affranchie de la tutelle qu'on voulait lui imposer, la physiologie végétale est devenue indépendante, elle constitue une section spéciale où l'exposé des problèmes variés qu'elle soulève aujourd'hui doit avoir sa place; toutefois, la partie relative à la nutrition des végétaux sera réduite, pour éviter les doubles emplois avec la section agricole ou la section de chimie biologique.

L'étude des troubles, apportés dans le développement normal des plantes par la rupture de l'équilibre des fonctions, constitue une section : la Pathologie végétale, annexée à la Physiologie. Ces troubles, qui constituent des maladies plus ou moins graves, peuvent être attribués à des causes diverses et l'on peut distinguer les maladies physiologiques et les maladies parasitaires.

Les premières sont provoquées par des modifications du milieu contre lesquelles la plante est impuissante à se protéger.

Les secondes, plus nombreuses, sont dues à la pénétration plus ou moins complète de deux individus différents. Dans



cette vie en commun, on peut observer tous les degrés : depuis la symbiose vraie où les deux individus tirent un bénéfice réciproque de leur association, jusqu'au parasitisme le plus étroit où l'un des deux êtres, le parasite, détermine plus ou moins rapidement la mort de son hôte.

L'importance des maladies d'origine parasitaire, la variété des réactions que le parasite exerce sur son hôte, justifient l'existence de la section de Pathologie végétale.

Les volumes seront publiés dans le format in-18 jésus cartonné; ils formeront chacun 400 pages environ avec ou sans figures dans le texte. Le prix marqué de chacun d'eux, quel que soit le nombre de pages, est fixé à 5 francs. Chaque volume se vendra séparément.

Voir, à la fin du volume, la notice sur l'ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE, pour les conditions générales de publication.



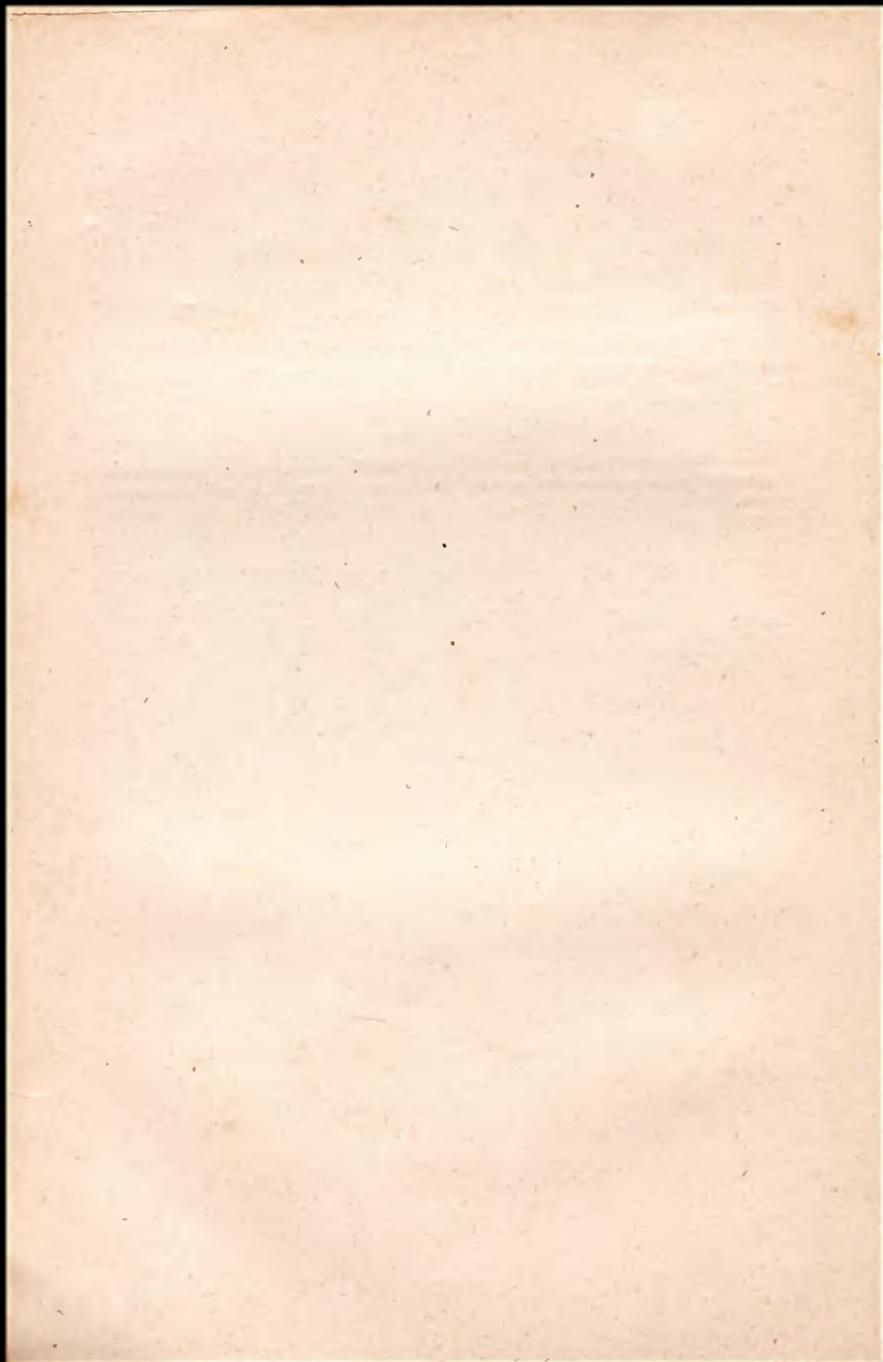


TABLE DES VOLUMES ET LISTE DES COLLABORATEURS

*Les volumes publiés sont indiqués par un **

PHYSIOLOGIE

1. Les sources de l'énergie chez la plante. Echanges gazeux.
2. Les aliments; absorption, synthèse. Réserves nutritives.
3. La croissance. Multiplication végétative.
4. La sensibilité et le mouvement.
- * 5. La biologie florale, par F. PÉCHOUTRE, docteur ès-sciences, professeur au lycée Louis-le-Grand.
6. La reproduction et la sexualité, par F. PÉCHOUTRE, docteur ès-sciences, professeur au lycée Louis-le-Grand.
7. La variation et l'hérédité chez les végétaux, par L. BLARINGHEM, chargé de cours à la Sorbonne.
8. Eléments de tératologie végétale, par L. BLARINGHEM, chargé de cours à la Sorbonne.

PATHOLOGIE VÉGÉTALE

1. Introduction. Symbiose. Commensalisme. Parasitisme. Maladies physiologiques, par L. MANGIN.
2. Les maladies des céréales.



3. Les maladies de la vigne.
4. Maladies des arbres fruitiers, des plantes potagères et horticoles.
5. Les champignons des arbres des forêts. Mycorhizes. Parasites. Champignons des bois, par M. MANGIN, inspecteur-adjoint des Eaux et Forêts.



ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION

du D^r TOULOUSE, Directeur de Laboratoire à l'École
des Hautes-Études.

Secrétaire général : H. PIÉRON, Agrégé de l'Université.

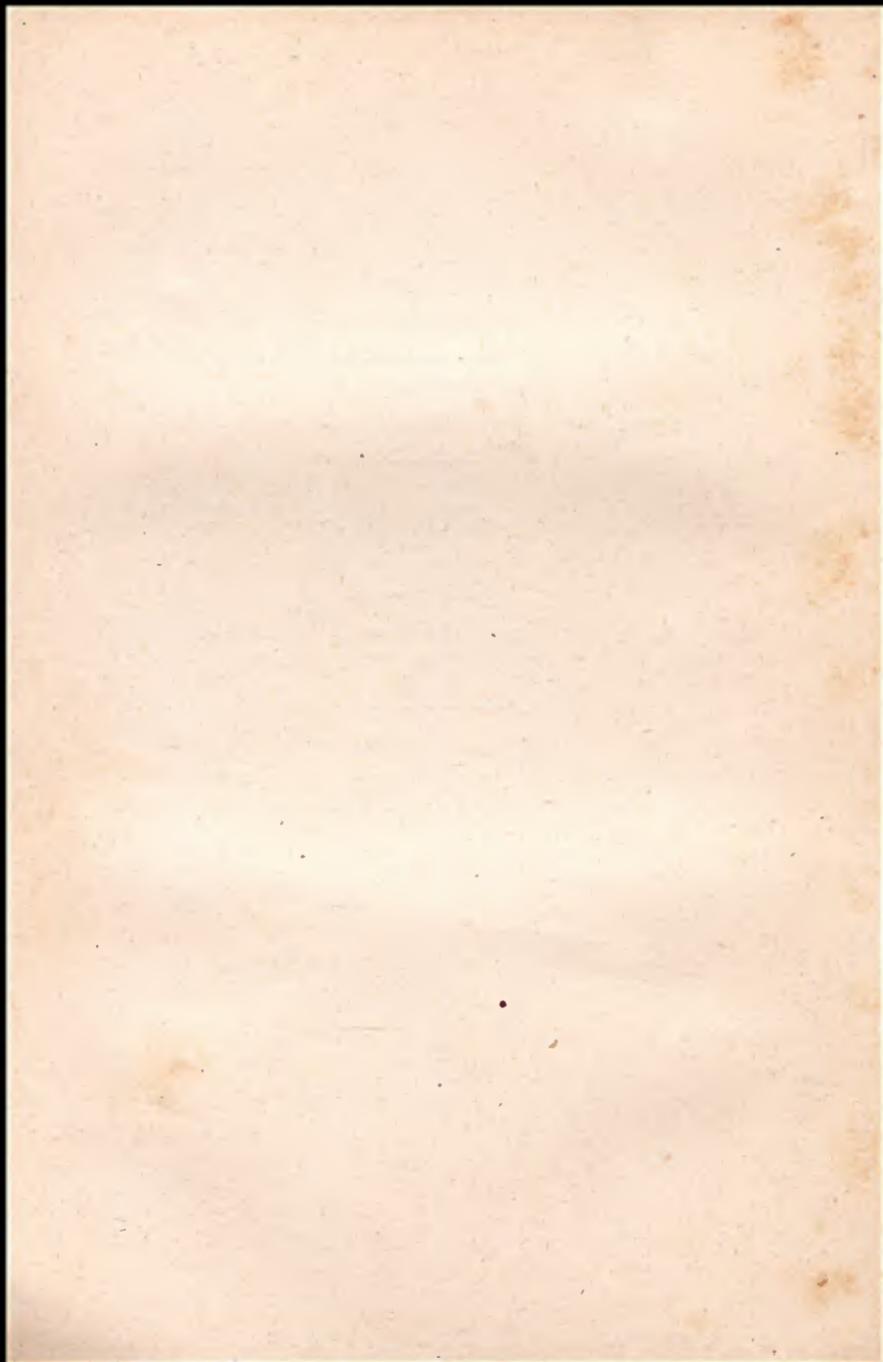
BIBLIOTHÈQUE DE PHYSIOLOGIE & DE PATHOLOGIE VÉGÉTALES

Directeur : L. MANGIN

Membre de l'Institut
Professeur au Muséum d'Histoire naturelle

BIOLOGIE FLORALE





BIOLOGIE FLORALE

PAR

F. PÉCHOUTRE

DOCTEUR ÈS-SCIENCES

PROFESSEUR AU LYCÉE LOUIS-LE-GRAND

Avec 82 figures dans le texte

PARIS

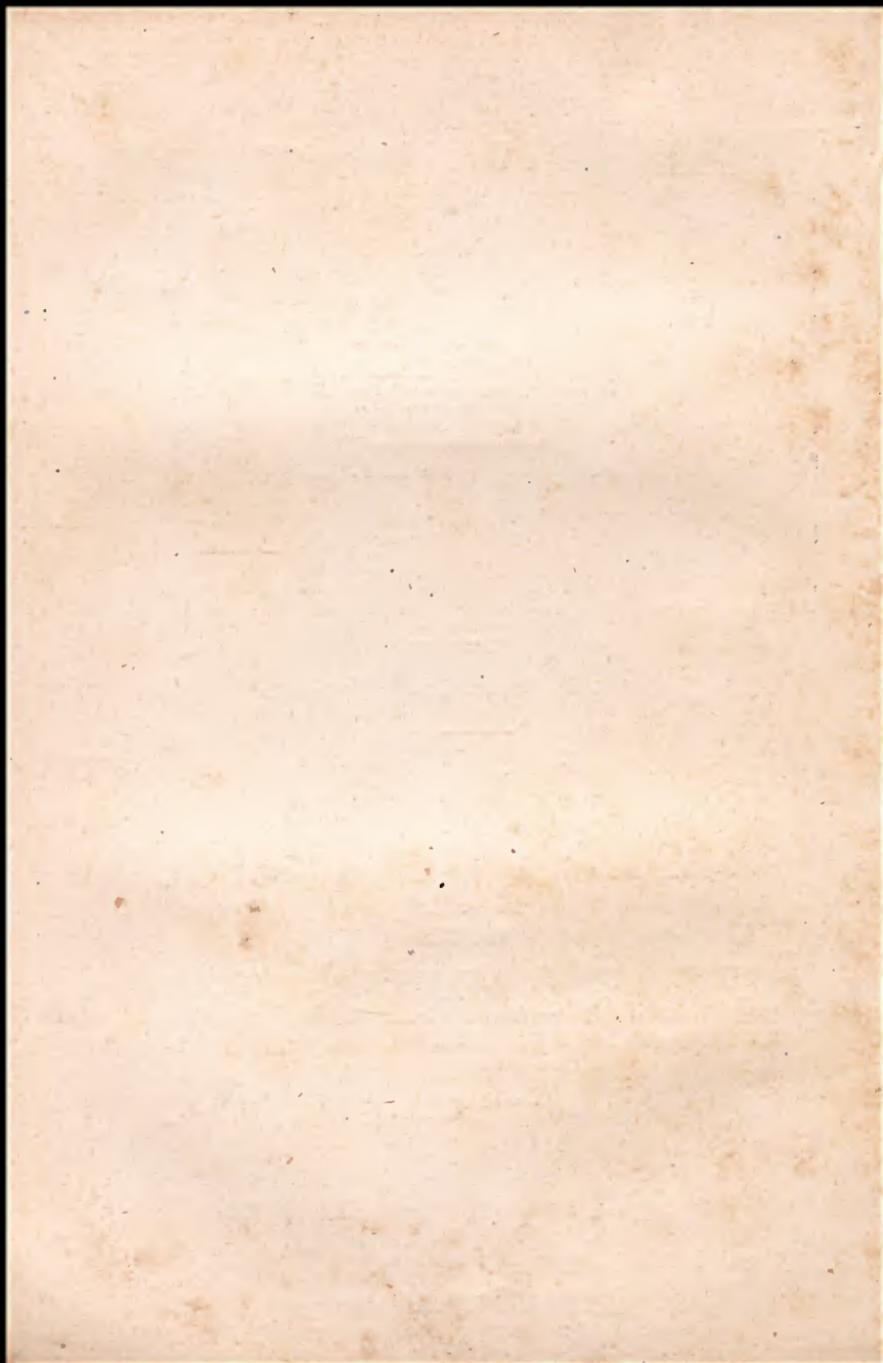
OCTAVE DOIN ET FILS, ÉDITEURS

8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1909

Tous droits réservés





BIOLOGIE FLORALE

INTRODUCTION

LE DOMAINE DE LA BIOLOGIE FLORALE ET L'HISTOIRE DE SES PROGRÈS

SOMMAIRE. — Le domaine de la biologie florale. — Son histoire : Kœlreuter, Christian Konrad Sprengel, Knight, Herbert, Ch. Darwin, F. Hildebrand, Severin Axell, F. Delpino, Hermann Müller, Errera et Gevaert, Naegeli, G. Bonnier, Kerner von Marilaun. — Les tendances actuelles de la biologie florale.

Le domaine de la biologie florale. — La biologie florale se propose de connaître la structure et le mécanisme des dispositions qui, chez les Phanérogames, assurent le contact des éléments reproducteurs, Qu'il s'agisse de fleurs hermaphrodites ou de fleurs unisexuées, le rapprochement des organes sexuels se heurte à des obstacles de toute nature, nécessitant souvent l'intervention d'intermédiaires étrangers à la fleur. Ces obstacles résultent de complications florales si surprenantes et si nombreuses qu'il serait difficile d'en

Biologie florale.

1



trouver un autre exemple dans l'histoire biologique d'organes homologues.

La répartition des sexes dans les fleurs constitue le premier objet de la biologie florale, et celui auquel sont subordonnés tous les mécanismes secondaires. Cette répartition change non seulement dans les divers groupes de plantes, mais encore, dans un même groupe, elle est sujette à de grandes variations. Peut-on pénétrer l'origine de ce polymorphisme, y découvrir une loi, et, dans ce cas, en établir les étapes phylogénétiques, en éclairer l'évolution et la signification ; et, quand il s'agit de plantes dioïques, doit-on considérer le sexe comme un legs immuable ou comme une propriété variable avec les circonstances ? Les éléments sexuels considérés dans leurs caractères extérieurs, dans leur résistance aux agents de destruction, dans leurs modes de protection, sont encore du domaine de la biologie florale.

Ces premiers points établis, la biologie florale étudie les divers modes de pollinisation, en suppute et en compare les avantages avec d'autant plus de rigueur que le dogme darwinien de la prépondérance de la fécondation croisée commence à être battu en brèche et qu'une école nouvelle tend à restituer à la fécondation directe une importance dont elle semblait à tout jamais dépouillée. Mais le véritable domaine de cette science réside dans l'examen approfondi des structures florales considérées dans le retentissement qu'elles ont sur le mode de pollinisation ; en voulant



expliquer l'origine de ces structures, la biologie florale aborde l'un des problèmes les plus obscurs de l'évolution et sur lequel l'accord est loin d'être fait.

Obligée de s'appuyer sur toutes les branches de la science des végétaux, morphologie, physiologie, écologie, systématique, distribution géographique, la biologie florale a des bornes mal définies ; pourtant limitée aux points que nous venons d'indiquer, elle ne manque pas d'homogénéité et elle mérite de constituer un chapitre de la biologie générale des plantes.

La biologie florale qui suppose une connaissance exacte de la sexualité est une science relativement récente ; elle date du xviii^e siècle.

HISTOIRE DE LA BIOLOGIE FLORALE

Kœlreuter. — KŒLREUTER (1733-1806) doit être considéré comme le fondateur de la biologie florale ; il fut le premier botaniste qui étudia avec méthode la pollinisation et sut reconnaître l'importance des insectes comme agents de la fécondation. « Les insectes, dit-il, jouent un rôle considérable dans la fécondation des plantes où il n'y a pas pollinisation par contact direct et des expériences nouvelles sont même venues prouver qu'il n'existe pas de restriction à cet égard et que la possibilité de la fécondation directe n'exclut pas l'intervention des insectes. Ils contribuent, dans une forte mesure, au transport du pollen d'une fleur à l'autre, et, par conséquent à la fécondation qu'ils fa-



cilient extrêmement ; et ceci s'applique à la plupart des plantes, sinon à toutes, car toutes les fleurs que nous connaissons attirent les insectes, et on découvrirait difficilement une fleur autour de laquelle il n'y a pas une quantité d'insectes. » Koelreuter soumit l'*Epilobe* à des études qui lui permirent de constater la dichogamie, mais il ne poursuivit pas ses observations. Si les conclusions de Koelreuter étaient exagérées sur certains points, elles eurent le mérite d'ouvrir une voie qui allait être suivie avec succès par d'éminents observateurs.

Christian Konrad Sprengel. — A leur tête se place SPRENGEL (1750-1816) dont les observations sont si nombreuses et si exactes qu'elles constituent encore aujourd'hui les fondements de la biologie florale. Son grand ouvrage « Le secret de la nature découvert dans la structure et la fécondation des fleurs », contient les descriptions détaillées des adaptations florales de plus de 500 espèces de plantes. Sprengel croyait que la forme générale et les particularités de structure d'une fleur ne peuvent être expliquées que par les rapports qu'elles offrent avec les insectes qui servent d'intermédiaires dans l'œuvre de la fécondation. C'est la première tentative d'explication des formes organiques par l'adaptation au milieu ambiant et la théorie de la sélection est en partie fondée sur les doctrines de Sprengel.

Les belles découvertes de Sprengel ne rencontrèrent



que l'indifférence générale ; à cette époque les botanistes négligeaient complètement les phénomènes physiologiques et biologiques pour s'enfermer dans les études systématiques. De plus, imbus du dogme de la constance des espèces, ils ne pouvaient trouver aucun intérêt aux rapports si étranges qui existent entre l'organisation des fleurs et celle des insectes.

Knight et Herbert. — Quelques savants firent, en vain, de méritoires efforts pour donner aux vues de Sprengel de nouveaux développements. Peu de temps après l'apparition de l'ouvrage de Sprengel, KNIGHT prit, comme sujet d'étude, les Pois et se livra à des expériences comparées sur la fécondation croisée et la fécondation directe. Il crut constater par ses expériences que les végétaux ne peuvent être fécondés par leur propre pollen durant un nombre illimité de générations et qu'aucune plante n'échappe à cette loi. En 1837, HERBERT résumait de la manière suivante les observations qu'il avait faites au cours de ses essais de fécondation : « J'atteindrais, je le crois, des résultats plus satisfaisants, si je fécondais la fleur dont je veux obtenir des graines à l'aide du pollen d'un autre individu, appartenant à la même variété, ou, tout au moins, à l'aide du pollen d'une autre fleur, au lieu de la féconder au moyen de son propre pollen. En 1844, GERTNER (1) parvenait au même résultat.



Ch. Darwin. — Mais c'est Darwin qui devait donner toute son importance et toute sa force à la doctrine de Sprengel. Substituant à la théorie de la fixité des espèces la théorie de la descendance, il tenta d'expliquer scientifiquement les découvertes de Sprengel et d'en tirer des arguments en faveur de la théorie de la sélection.

Les fleurs de Papilionacées avaient attiré de bonne heure l'attention de DARWIN (1) et c'est par elles qu'il inaugura ses travaux sur la fécondation (1858). L'objet principal de cette publication semble avoir été d'obtenir des documents sur la possibilité, pour des variétés de plantes légumineuses, de croître les unes à côté des autres, tout en conservant leur pureté. Quelques-unes d'entre elles, en effet, se fécondent elles-mêmes, bien qu'elles soient manifestement appropriées aux visites des insectes. En 1862, dans son travail sur les Orchidées, DARWIN (2) passe en revue les procédés si variés de la pollinisation dans ce groupe où la fécondation directe paraît rare. Le nombre considérable des ovules rend le pollen précieux et, l'anthere étant toujours située immédiatement au-dessus du stigmate, il paraît évident que la fécondation directe aurait été un procédé incomparablement plus sûr que le transport du pollen d'une fleur à l'autre. Il est donc surprenant que cette fécondation directe ne soit pas devenue la règle. D'après cela, il doit y avoir quelque chose de nuisible dans ce procédé et Darwin conclut : « La nature nous dit de la manière la plus



éloquente qu'elle a horreur de la fécondation de soi par soi perpétuelle ».

Le livre de DARWIN (3), « Les Effets de la fécondation directe et croisée dans le Règne végétal » (1876), est un complément de la « Fécondation des Orchidées », car il cherche à y démontrer combien sont importants les résultats de la fécondation croisée, assurée par les mécanismes décrits dans ce livre. Persuadé que la descendance d'individus croisés est plus vigoureuse que celle d'individus autofécondés, l'auteur veut établir qu'une des circonstances qui influent sur le sort des jeunes plantes dans la lutte pour l'existence est le degré auquel leurs parents sont adaptés à la fécondation croisée. L'intensité de la lutte qui existe parmi les jeunes plantes est si vive que la sélection trie continuellement toute modification capable d'affecter leur adaptation à la fertilisation croisée.

Il est remarquable que ce livre, le résultat de onze années de travail expérimental, ait dû son origine à une observation de hasard. Darwin avait planté deux plates-bandes de *Linaria vulgaris* provenant les uns de fécondation croisée et les autres de fécondation directe. Ces plantes étaient élevées pour servir à quelques observations sur l'hérédité, et non en vue de l'étude des croisements ; Darwin fut étonné de voir que la descendance des plantes autofécondées était manifestement moins vigoureuse que l'autre. Il lui semblait incroyable que ce résultat pût être dû au simple fait de la fécondation directe, et ce ne fut que



l'année suivante, lorsqu'un résultat identique fut obtenu dans une expérience de même nature sur l'hérédité chez les OEillets, que son attention fut attirée et qu'il se décida à faire une série d'expériences spécialement consacrées à cette question.

Le dernier volume de biologie florale de DARWIN (4) est intitulé : « Les différentes formes de fleurs sur des plantes de même espèce »; il parut en 1877. Cet ouvrage consiste en un certain nombre d'anciens travaux réédités auxquels il ajouta une quantité de matières nouvelles. Les sujets traités dans le livre sont : 1° les plantes hétérostylées; 2° les plantes polygames, dioïques et gynodioïques et 3° les fleurs cléistogames. Comme exemple de plantes hétérostylées, Darwin étudie surtout la Primevère, l'une des plantes les plus connues de cette catégorie. Si l'on cueille un certain nombre de Primevères, l'on trouve que certaines plantes ne comportent que des fleurs dans lesquelles le style est long, tandis que les autres ne produisent que des fleurs à styles courts. Les Primevères sont ainsi divisées en deux séries ou castes qui diffèrent l'une de l'autre par la structure. Darwin a démontré qu'elles diffèrent également au point de vue sexuel et qu'en fait le lien entre les deux castes ressemble plus à celui qui existe entre des sexes différents qu'à toute autre parenté connue. Ainsi une Primevère à long style, bien qu'elle puisse être fécondée par son propre pollen, n'est complètement fertile que si elle est imprégnée par le pollen d'une fleur à style court. Les plantes



hétérostylées peuvent être comparées à des animaux hermaphrodites tels que les escargots qui ont besoin du concours de deux individus, bien que tous deux possèdent les deux éléments sexuels. La différence est que, dans le cas de la Primevère, c'est la fertilité parfaite et non simplement la fertilité qui dépend de l'action mutuelle des deux séries d'individus.

L'étude des fleurs cléistogames ou fermées conduit Ch. Darwin à y reconnaître des adaptations réalisées et acquises en vue d'un but spécial. Ce n'est pas un arrêt fortuit de développement qui les produit. Chez elles, plusieurs parties ont été modifiées spécialement en vue de venir en aide à l'autofécondation et de protéger le pollen. Dans les plantes cléistogames, les fleurs parfaites ne peuvent être parfaitement fécondées que par les insectes, et, dans ce cas, il y a croisement abondant; mais ces fleurs ne sont pas toujours, surtout au printemps, suffisamment visitées, et, pour cette cause, les petites fleurs sont développées pour assurer une quantité suffisante de graines.

Pendant que Darwin poursuivait ses recherches, les travaux sur la pollinisation s'accumulaient de toutes parts, aussi bien sur l'Ancien continent que dans le Nouveau Monde où Asa Gray, dans l'Amérique du Nord, et Fr. Müller, dans l'Amérique du Sud, marchaient sur les traces de Darwin.

F. Hildebrand. — Il devenait nécessaire de condenser en les groupant les notions acquises, et, en 1867,

r.

Estação Experimental de Café
Botucatu - Est. de São Paulo



FRIEDRICH HILDEBRAND (3) dans son livre sur « La Distribution des sexes dans les plantes » donnait une classification de tous les cas d'adaptations florales connus à ce moment, tout en confirmant les lois établies par Darwin.

Severin Axell. — Deux ans plus tard, en 1869, SEVERIN AXELL faisait un travail analogue pour la Flore de Suède. Il distinguait sous le nom d'hercogamie un ensemble de dispositions qui empêchent l'autofécondation et qui résultent de la séparation des sexes dans l'espace chez les fleurs hermaphrodites (Différence de longueur des étamines et des styles dans la Sauge, emprisonnement des étamines dans *Lupinus polyphyllus* etc.). Pour Axell, les plantes les plus parfaites au point de vue sexuel sont celles chez lesquelles la pollinisation est réalisée avec la plus grande épargne de matériel, d'espace et de temps. On peut suivre pas à pas les étapes de ce perfectionnement depuis l'anémophilie jusqu'à l'entomophilie, de la diœcie à la monoœcie et à la protogynie chez les plantes anémophiles et chez les plantes entomophiles de la diœcie à la monoœcie, à la protandrie, à l'hercogamie, à l'hétérostylie et à l'homostylie.

F. Delpino. — FREDERICO DELPINO, (1, 3 et 4) professeur à Bologne, puis à Naples, est un des botanistes qui aient le plus étendu le domaine de la biologie florale; il a même voulu lui assigner une hauteur où il n'a pu la



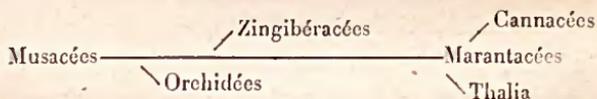
conduire, malgré toute son ingéniosité. Non content d'étudier les structures florales dans un territoire déterminé, il a cherché à réunir en groupes et en sous-groupes les modes de fécondation du règne végétal tout entier. Il se laissait guider, dans ces tentatives, par des principes biologiques qui tenaient le milieu entre le darwinisme et le finalisme. Il admettait la descendance des espèces, des genres et des familles d'un nombre plus grand de formes originelles, mais il rejetait l'hypothèse d'une transformation progressive de ces espèces sous l'influence de causes mécaniques ou sous l'influence de la sélection naturelle ; il croyait plutôt qu'obéissant à un principe transcendant les espèces se développent en formes subordonnées les unes aux autres et conformément à une idée biologique préétablie.

L'activité de Delpino dans le domaine de la biologie florale était sollicitée par la classification des adaptations des fleurs plus que dirigée vers l'étude des cas particuliers. Et, à cet égard, l'œuvre de Delpino contraste avec celle de H. Müller. Celui-ci décrit avec soin chaque fleur et ne tire ses conclusions que tardivement. Delpino ne cherche qu'à comparer les structures florales ; il les classe et ne fait intervenir les cas particuliers que comme exemples. Il distingue chez les plantes fécondées par les animaux trois grands groupes de structures florales, suivant que les insectes sont attirés par la vue ou le goût, par l'odorat ou par des caractères particuliers. Ces groupes sont à leur tour



divisés en 13 classes et 47 sous-types. Cette œuvre, assez vaine en elle-même, a perdu aujourd'hui toute sa valeur; elle n'est que l'expression d'un finalisme outré.

DELPINO (3) donna à la biologie florale une direction nouvelle en cherchant à établir une relation entre les procédés de pollinisation et les caractères biologiques et morphologiques des espèces. Cette tendance est déjà visible dans son travail sur les *Asclépiadées* (1865), elle s'accroît dans ses recherches sur les *Marantacées* (1869) puis sur les *Artémisiées* (1877) et enfin dans son ouvrage sur les *Smilacées* (1880). Ces travaux touchent ainsi à l'un des problèmes les plus captivants de la biologie florale, c'est-à-dire à la manière dont sont nées, dans un même groupe végétal, les structures diverses. C'est d'après ces considérations qu'il a dressé l'arbre généalogique suivant des *Marantacées* :



Hermann Müller. — **HERMANN MÜLLER** (1, 2, 3, 4) est, sans contredit, l'un des plus grands noms de la biologie florale, car les erreurs et les excès d'interprétation dans lesquels il est tombé ne sauraient faire oublier la patience et la compétence avec lesquelles il a accumulé d'innombrables observations, souvent exactes en elles-mêmes. Déjà connu par un travail sur les *Orchidées* de Westphalie (1868) et par un essai sur



l'application des théories darwiniennes aux fleurs et aux insectes butineurs (1866), il s'imposa à l'attention par son travail célèbre sur la « Fécondation des fleurs par les insectes et leurs adaptations réciproques » (1873). Ce travail combla bien des lacunes que présentait encore une science à peine éclosée. Jusqu'alors les chercheurs s'étaient plus préoccupés des conformations florales que des particularités des insectes visiteurs. H. Müller s'imposa la tâche énorme de dresser pour chaque espèce de fleurs une liste aussi complète que possible des espèces qui les visitent. Il consacra cinq ans à ce travail, et alors seulement il en tira des conclusions relatives à l'influence des structures florales sur les insectes et au degré d'adaptation des insectes qui se nourrissent des fleurs. Comme, d'après H. Müller, de nombreuses particularités de l'organisation des fleurs et des insectes ne peuvent être comprises que par leurs adaptations réciproques, la biologie florale doit s'appuyer autant sur la connaissance des insectes que sur celle des plantes. Et, en fait, il a laissé une étude zoologique approfondie des insectes anthophiles.

La théorie de H. Müller se résume en une étroite corrélation entre le perfectionnement de l'insecte et le perfectionnement de la fleur fondés sur la sélection. Dès que les formes originelles des insectes actuels acquéraient, par la variation individuelle, une particularité qui leur facilitait la recherche du pollen et du nectar, cette particularité leur assurait à chaque fois,

Estação Experimental de Café
Botucatu - Est. de São Paulo



une telle supériorité qu'elle était aussitôt fixée par la sélection. De même, dès que les formes originelles de nos plantes actuelles acquéraient une particularité qui les favorisait dans la visite des insectes, le bénéfice consécutif de la fécondation croisée était tel que cette particularité était, à chaque fois, fixée par la sélection. Ainsi la fleur est, pour ainsi dire, élevée par l'insecte qui lui donne la conformation la plus favorable à ses besoins.

Errera et Gevaert.—ERRERA et GEVAERT, dans un travail remarquable, ont rassemblé l'ensemble des dispositions florales et sexuelles connues jusqu'en 1878, et en ont donné une classification fondée à la fois sur la répartition des sexes, sur la conformation florale et sur les modes de pollinisation. Leur doctrine n'est qu'une amplification de la théorie darwinienne. Toute variation qui facilite la fécondation croisée constitue un précieux avantage ; elle donne aux descendants de ceux qui la présentent de grandes chances de survie dans la bataille pour l'existence ; au contraire, les descendants nés par fécondation directe, vaincus dans cette lutte inégale, sont éliminés graduellement. Transmis par l'hérédité, accentué de plus en plus par la sélection naturelle, le caractère nouveau se développe, s'affirme, se fixe. Puis, une autre variation pourra venir se greffer sur la première, et, si elle favorise le croisement, elle prendra pied comme elle et ainsi de suite. De cette manière, se produisent peu à



peu ces adaptations complexes et admirables que le règne végétal offre à chaque pas.

Naegeli. — Cependant NAEGELI(2) qui, le premier, a appliqué à l'évolution du règne végétal la doctrine de Lamarck, s'était depuis longtemps préoccupé de l'origine des structures florales. Il voyait dans l'adaptation et non plus dans la sélection l'origine de ces structures. La coopération des conditions extérieures de l'existence avec les forces connues des organismes, hérédité et variabilité, ne semble pas suffire pour expliquer la marche du développement. Pour Lamarck, le principe de la sélection est tout au plus un principe auxiliaire qui admet ou qui repousse ce qui existe, mais qui n'est en état de rien créer de neuf par lui-même. Naegeli cherche uniquement à l'intérieur des organismes les causes des modifications des espèces, et il leur attribue la faculté de se transformer d'une manière appropriée aux excitations qu'ils reçoivent. L'un des principaux arguments de Naegeli repose précisément sur les modifications provoquées dans la fleur par le contact direct des insectes à la recherche du pollen et du nectar. Les chatouillements, les piqûres produits par les insectes sur la fleur ont déterminé une augmentation de croissance qui a été une réaction appropriée et qui favorisait la fécondation croisée. Ainsi s'explique l'adaptation réciproque des trompes des papillons et des fleurs à corolle tubuleuse. Les deux dispositions, corolle



étroite et profonde, trompe allongée, ont atteint progressivement leur développement actuel, les fleurs à longs tubes procédant des fleurs sans tubes et des fleurs à petits tubes, les longues trompes, des courtes trompes. Les deux se sont développées sans doute concurremment, de telle sorte que la longueur des deux organes a toujours été la même.

Si Naegeli refuse avec raison à la sélection fondée sur la variation lente le pouvoir de créer des formes nouvelles, l'explication qu'il donne des structures florales, fondée sur l'adaptation directe, n'est guère plus satisfaisante pour l'esprit. Que la fleur soit capable de réagir et de modifier sa croissance sous l'influence d'excitations extérieures, telles que les piqûres des insectes, on peut l'admettre à la rigueur ; mais supposer qu'elle n'a pu se modifier que dans un sens éminemment avantageux pour elle, c'est lui attribuer implicitement une sorte d'intelligence capable de discerner l'utile et de guider sa croissance dans cette direction.

G. Bonnier.— En 1879, G. BONNIER (1 et 2) publia sur les Nectaires un travail qui est surtout une critique de l'œuvre de H. Müller et une réaction contre les doctrines fondées sur l'adaptation réciproque des fleurs et des insectes. Reprenant les principaux arguments de Müller, il conteste que les dispositions florales soient calculées en vue d'attirer les insectes. Les nectaires ne sont qu'une réserve sucrée de la plante, que l'on trouve souvent en dehors de la fleur, et beaucoup



d'insectes vont puiser le nectar dans les fleurs sans y opérer la fécondation croisée ; les formes, les couleurs et les parfums des fleurs ne sont pas davantage des dispositions acquises en vue de leur attirer une clientèle. Souvent des fleurs obscures sont visitées par les insectes, et des fleurs brillantes ou parfumées complètement délaissées. Il n'y a pas, en un mot, d'adaptations réciproques entre les fleurs et les insectes. G. Bonnin croit même qu'une adaptation trop étroite, c'est-à-dire l'adaptation de certaines fleurs à des insectes déterminés, aurait pour résultat de diminuer les chances de fécondation. Tel n'est cependant pas l'avis de WEISMANN (1) qui pense que la fécondation d'une espèce de fleurs est d'autant plus sûrement facilitée par un insecte que ce même insecte visite moins d'espèces de fleurs et qu'il est mieux adapté aux caractères de ces fleurs par sa grosseur, sa forme, sa manière de chercher le nectar. Les insectes qui butinent sur toutes les fleurs possibles dissipent souvent le pollen sans profit par le fait d'aller le porter à une espèce de plante toute différente. En somme, l'œuvre de Bonnier a eu le mérite de réagir contre les tendances par trop finalistes des écoles darwinienne et lamarckienne, et l'on ne peut soutenir aujourd'hui que la fleur ait été élevée et façonnée à sa convenance par l'insecte ; mais, entraîné par la polémique, l'auteur exagère certainement ses conclusions lorsqu'il prétend qu'il n'y a aucune adaptation entre la fleur et l'insecte. Des observateurs sagaces, des expérimentateurs habiles,



ont démontré que les fleurs attiraient les insectes par leur nectar, leurs couleurs et leurs parfums, que, de leur côté, les insectes provoquent la pollinisation croisée; on a donc là tous les éléments d'un mutualisme réel. En outre, la fécondation croisée est une source importante de variation et par conséquent de perfectionnement possible; or, la sélection ne peut manquer d'intervenir ici, comme partout, en assurant le triomphe des formes les mieux douées. Et, à ce point de vue seulement, et non, au point de vue de l'origine des formes des fleurs, on peut dire qu'il y a actuellement une adaptation réelle et réciproque entre les fleurs et les insectes.

Kerner von Marilaun. — Malgré les travaux précédents, l'école allemande resta fidèle à la doctrine de H. Müller. KERNER VON MARILAU (3), dont les recherches touchent à la fois à la géographie botanique et à la protection du pollen et des fleurs, a eu, en biologie florale, des idées fort voisines de celles de Darwin et de H. Müller. Dans un même pays et dans des conditions élimatériques semblables, l'origine simultanée des diverses structures florales est due à l'adaptation des fleurs à des insectes différents ou à la non-simultanéité de la floraison des divers individus d'une même espèce. Dans les deux cas, la concurrence des formes imparfaites est rendue difficile et même impossible et ces formes doivent céder la place à celles qui sont mieux douées. Mais des conditions climatiques



différentes ou des sols divers peuvent faire naître dans une même espèce des formes nouvelles.

Et maintenant, quand nous aurons cité « l'Introduction à la Biologie florale » de Lœw (2) et le remarquable « Traité de Biologie florale » de KNUTH inspirés l'un et l'autre de la doctrine de H. Müller, nous aurons épuisé la liste des travaux uniquement consacrés à la biologie florale. Mais, à côté de ces œuvres spéciales, la littérature de la biologie florale compte d'innombrables mémoires particuliers. Les plus importants de ces mémoires seront signalés dans le cours de ce travail.

Les tendances actuelles de la biologie florale.

Actuellement, les progrès de nos connaissances sur les phénomènes intimes de la sexualité ont fortement ébranlé l'hypothèse de Darwin relative à la prépondérance de la fécondation croisée. On a remarqué que les résultats expérimentaux sur lesquels se fondait Darwin avaient été obtenus avec des plantes cultivées, c'est-à-dire avec des races qui, presque toutes, sont des hybrides; l'autofécondation y est, d'ordinaire, peu favorable, et il arrive fréquemment que l'infusion d'un sang nouveau augmente la vigueur en altérant les propriétés spécifiques. Mais, s'il s'agit d'espèces pures, le croisement ne paraît pouvoir apporter aucun avantage. Des espèces pures, autofécondées de génération en génération, conservent leurs propriétés spécifiques, leur vigueur et leur fertilité. La fécondation directe, au lieu d'être nuisible, est seule en état de perpétuer les ca-



raçtères de race : les chromosomes de même origine, quand ils ont conservé leur pureté, s'accouplent facilement, tandis que des chromosomes, altérés dans leur nature par le croisement, s'unissent plus péniblement et ne peuvent pas transmettre, dans leur intégrité, les propriétés des espèces parentes.

D'un autre côté, sous l'influence de travaux qui, de tous côtés, ont soumis à une critique serrée le Darwinisme et le Lamarckisme, sous l'influence des idées mécanistes qui gagnent de plus en plus les esprits, sous l'influence des travaux de de Vries sur le rôle de la mutation dans l'origine des espèces, les botanistes contemporains, rompant définitivement avec les anciennes hypothèses, renoncent à chercher dans la sélection ou dans l'adaptation directe l'origine des formes florales.

Deux tendances générales se dessinent parmi les chercheurs actuels. Les uns, avec Vöchting et Gæbel, voient dans l'adaptation indirecte, c'est-à-dire dans les changements provoqués par les facteurs cosmiques ou par les conditions nutritives, la cause des formes florales. Les autres, séduits d'emblée par la théorie de de Vries, considèrent les formes des fleurs comme des mutations et ils entreprennent des expériences pour appuyer leur hypothèse.

Ce travail est divisé en deux parties : la première est consacrée au sexe et aux éléments sexuels, et la seconde, à la pollinisation et aux structures florales.



PREMIÈRE PARTIE

LE SEXE ET LES ÉLÉMENTS SEXUELS

CHAPITRE PREMIER

LA RÉPARTITION DES SEXES CHEZ LES PLANTES À FLEURS

SOMMAIRE. — Monoclinie et polymorphisme des plantes monoclines : dichogamie, cléistogamie et chasmogamie, hétérostylie, duplicature, fleurs différentes par la taille, par le nombre des pièces florales. — Diclinie ; répartition des plantes diclines. — Polygamie ; l'andromonœcie des Umbellifères, — Pléogamie : pléogamie femelle, pléogamie mâle et pléogamie complexe.

L'appareil floral affecte, dans son ensemble, les dispositions les plus variées par la manière dont ses parties se trouvent groupées et se développent l'une après l'autre, par les divers modes de répartition des sexes, par le fait que toutes les fleurs d'une même espèce peuvent être semblables entre elles ou qu'il y en a de plusieurs formes portées sur le même individu ou réparties sur des individus différents.

Si l'on essaie de résumer la répartition des sexes chez les plantes à fleurs, on est amené à distinguer, comme le faisait déjà Linné, trois manières essentielles :



la *monoclinie* ou *hermaphroditisme*, c'est-à-dire la réunion des sexes dans une même fleur, la *diclinie* ou séparation des sexes dans des fleurs ou des individus différents, et la *polygamie* où se confondent, dans une même espèce des combinaisons fort variées des deux premiers états. Toutefois, les deux premières formes, monoclinie et diclinie, fleurs bisexuées et fleurs unisexuées, sont seules fondamentales ; la polygamie ne représente qu'une série de termes de passage entre la monoclinie et la diclinie.

MONOCLINIE

La monoclinie est, par excellence, l'état des Phanérogames supérieures ; inconnue chez les Gymnospermes, très rare chez les Dicotylédones apétales, moins rare chez les Monocotylédones et les Dicotylédones dialypétales, elle devient la règle chez les Dicotylédones les plus élevées, c'est-à-dire chez les Dicotylédones gamopétales.

Les espèces hermaphrodites ont donc toutes leurs fleurs construites sur le même plan fondamental, à savoir, la réunion à l'intérieur d'une même enveloppe florale des organes mâles et femelles, des étamines et des carpelles. Cette uniformité de plan est loin d'entraîner la ressemblance des fleurs d'une même espèce, et la monoclinie s'accompagne d'un polymorphisme hautement différencié.

Dichogamie. — Dans la majorité des cas, ce polymorphisme est purement physiologique ; il résulte d'un défaut de simultanéité dans la maturation des étamines et du pistil, désigné sous le nom de di-



chogamic. La plupart des plantes dichogames mûrissent leurs étamines avant leur stigmate ; elles sont protandres. Les autres, au contraire, ont leur pistil et leur stigmate mûrs et déjà fécondés avant que les étamines aient achevé leur développement ; elles sont protogynes. Qu'il s'agisse de plantes protandres ou de plantes protogynes, il est facile de comprendre que l'on y trouve sur un même pied des fleurs fort différentes au point de vue de leurs aptitudes physiologiques ; dans une plante protandre, par exemple, les premières fleurs épanouies, avec leurs étamines bien développées, leur pollen prêt à sortir et leur ovaire à peine ébauché, ne peuvent fonctionner que comme fleurs mâles ; plus tard ces mêmes fleurs avec leurs étamines flétries, leurs anthères vidées et leur pistil prêt à être fécondé représentent de véritables fleurs femelles. Dans une plante protogynic les fleurs au moment de leur épanouissement se comportent comme des fleurs femelles et plus tard comme des fleurs mâles. Les fleurs d'un même pied s'ouvrant successivement, il en résulte que ces plantes hermaphrodites, en apparence, portent, en réalité, des fleurs unisexuées et se rapprochent des plantes diclines. Les sexes réunis dans l'espace sont séparés dans le temps. Une des premières conséquences de la dichogamic est de favoriser la pollinisation croisée ou du moins la pollinisation de fleur à fleur sur un même individu.

Les plantes hermaphrodites qui mûrissent en même temps leurs étamines et leurs stigmates, les hermaphrodites homogames, sont moins nombreuses que les dichogames et, chez elles, il existe encore dans les fleurs d'une même espèce un polymorphisme accentué et qui

Estação Experimental de Café
Botucatu - Est. de São Paulo



se manifeste par des caractères morphologiques très nets.

Cléistogamie et Chasmogamie. — Et d'abord certaines plantes hermaphrodites portent deux espèces de fleurs, les unes parfaites et complètement épanouies, les autres petites, entièrement closes et munies de pétales rudimentaires. Les premières sont appelées chasmogames et les secondes, cléistogames. Bien que les fleurs cléistogames portent souvent plusieurs anthères avortées au milieu des autres très réduites dans leurs dimensions, comme les stigmates eux-mêmes, elles sont parfaitement fécondes. Ces fleurs sont manifestement adaptées à l'autofécondation qui y est effectuée au prix d'une très minime dépense de pollen, tandis que les fleurs chasmogames sont capables de fécondation croisée.

Chez les hermaphrodites homogames dont toutes les fleurs sont épanouies, il existe de nombreuses plantes dont les individus se présentent sous deux ou trois formes et diffèrent soit par la longueur de leurs styles ou de leurs étamines, soit encore à d'autres points de vue.

Hétérostylie. — Chez les individus d'une espèce qui poussent côte à côte, la position réciproque des anthères et du stigmate varie de façon à ce qu'il y ait deux ou trois formes florales, portées par autant d'individus distincts. Quand il y a deux formes, l'une a presque toujours les étamines longues et le style court, c'est la forme microstylée; l'autre a les étamines courtes et le style long, c'est la forme macrostylée. Quand il y



a trois formes, la première, microstylée, a le style court, une rangée d'étamines de longueur moyenne et une rangée d'étamines longues; la deuxième (mésostylée) a un style moyen, une rangée d'étamines courtes et une rangée d'étamines longues; le troisième (macrostylée) a le style long, une rangée d'étamines moyennes et une rangée d'étamines courtes. *Primula officinalis* et *Polygonum Fagopyrum* (fig. 1) sont un bon exemple du premier cas, *Lythrum Salicaria* et *Oxalis gracilis*, du second.

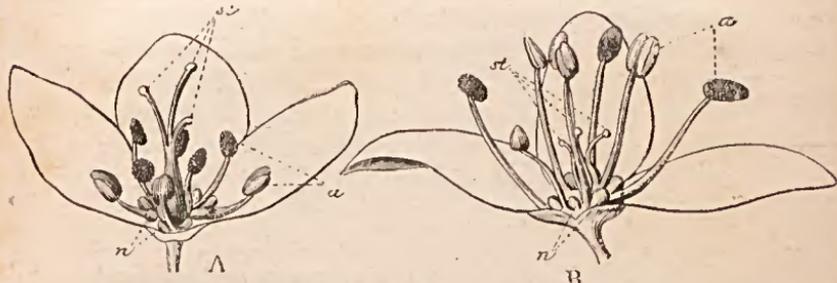


Fig. 1. — Dimorphisme du *Polygonum Fagopyrum*.

A, forme macrostylée; B, forme microstylée. a, étamines, st, stigmates, n, nectaires. D'après H. Müller.

Duplicature. — Quelques plantes hermaphrodites portent sur le même pied ou sur des pieds différents deux sortes de fleurs, des fleurs à périanthe simple qui sont fertiles et des fleurs à périanthe multiple qui sont stériles.

Deux sortes de fleurs hermaphrodites différentes par la taille. — Un certain nombre de plantes hermaphrodites portent, tantôt sur des individus différents, tantôt sur le même individu, deux sortes de fleurs,



les unes grandes et brillantes, les autres petites et obscures, ne différant en rien les unes des autres par leur conformation. Ces différences sont assez manifestes pour que les botanistes descripteurs aient basé sur elles des variétés ou des espèces douteuses, lorsque les deux sortes de fleurs sont portées par des individus différents.

Ainsi *Viola tricolor* présente deux sortes d'individus, les uns à grandes fleurs, *Viola tricolor vulgaris*, les autres à petites fleurs, *Viola tricolor arvensis*. Chez les premiers, les fleurs sont longues de 20 à 30 millimètres et larges de 14 à 16. Les pétales sont plus longs que le calice, tous violets ou les quatre supérieurs violets et l'inférieur jaune avec des veines violettes. Chez les seconds, les fleurs n'ont que 8 à 13 millimètres de long et 6 à 8 de large; les pétales sont petits, à peine aussi longs que le calice, jaune blanchâtres; plus rarement les quatre supérieurs sont bleus ou violets et l'inférieur jaune foncé. Il en est de même chez *Euphrasia officinalis* et *Euphrasia officinalis nemorosa*, *Erodium cicutarium* et *Erodium cicutarium pimpinellifolium*, *Sagina Linnæi* et *Sagina Linnæi micrantha*, *Nigella damascena* et *Nigella damascena apetala*.

Dans d'autres plantes les deux sortes de fleurs sont portées par le même individu, *Salvia pratensis*, *Salvia sylvestris*, *Clinopodium vulgare*, *Lysinachia vulgaris*, etc...

Les différences entre ces deux sortes de fleurs, en outre du rapetissement qui rend les petites fleurs moins voyantes, se traduisent quelquefois par l'atrophie d'une partie des étamines (*Sagina Linnæi micrantha*) ou des pétales (*Nigella damascena apetala*). Les petites fleurs se distinguent encore des grosses fleurs qui sont pro-



tandres et adaptées à la pollinisation croisée en ce qu'elles sont homogames et adaptées à l'autopollinisation.

Fleurs neutres. — Il faut enfin signaler un exemple de dimorphisme remarquable chez des plantes hermaphrodites ; certaines fleurs ont leurs organes mâles et femelles avortés, sont à l'état de fleurs neutres ; ces dernières sont plus grandes que les autres et plus brillantes. Plusieurs espèces d'*Hydrangea* et de *Viburnum* (fig. 2), quelques Composées offrent des exemples

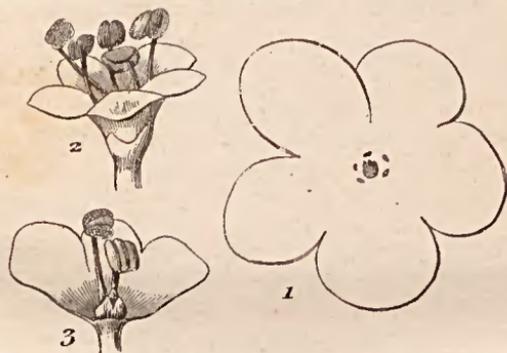


Fig. 2. — *Viburnum Opulus* L.

1. Fleur de la périphérie montrant les vestiges des anthères et du stigmate Gr. $2\frac{1}{2}$; 2. Fleur fertile peu après son épanouissement Gr. 5 ; 3. La même, après enlèvement de la partie antérieure de la corolle. D'après H. Müller.

frappants de ce fait. Le genre *Muscari* porte à la fois des fleurs parfaites et des corps en forme de bouton dont l'épanouissement ne se produit jamais. Ces derniers rappellent par leur particularité les fleurs cléistogames dont ils diffèrent cependant par leur état stérile et par

leur beauté. Les boutons floraux et leurs pédoncules sont, en effet, brillamment colorés ainsi que la partie supérieur de l'épi. Les fleurs parfaites sont, au contraire, obscures. Dans *Salvia Horminum* les fleurs supérieures sont avortées et leurs bractées, élargies et brillamment colorées.

Variations dans le nombre des pièces florales.

— Quelques plantes, comme l'*Adoxa* et la Rue commune, présentent des fleurs centrales normalement conformées, mais différant légèrement comme structure et comme nombre de leurs parties des autres fleurs de la même plante. Ainsi, dans *Adoxa*, les fleurs terminales ont quatre pétales et leurs étamines tournées vers le haut, tandis que les fleurs latérales ont cinq pétales et leurs étamines tournées vers le dehors.

DICLINIE

La dichinie, c'est-à-dire la séparation des sexes dans des fleurs différentes, revêt deux formes : la *monœcie*, dans laquelle fleurs mâles et fleurs femelles sont portées sur le même pied et la *diœcie*, avec fleurs mâles et fleurs femelles portées sur des pieds différents. Les fleurs des plantes diclines diffèrent nécessairement les unes des autres, quand on les considère dans une même espèce, mais il y a des degrés dans ces différences. Dans la dichinie absolue, les fleurs de l'un des sexes ne renferment aucun rudiment de l'autre sexe et les formes des deux sortes de fleurs diffèrent beaucoup l'une de l'autre. Il en est ainsi, par exemple, chez le Chanvre. Les fleurs mâles et les fleurs femelles sont si différentes dans toutes leurs parties qu'on ne songerait pas, si l'on n'était



prévenu, à les attribuer à la même plante. Il en est de même des plantes à chatons, Noyer, Chêne, Noisetier, Châtaignier, etc...

A un second degré de la diclinie, les structures des fleurs mâles et des fleurs femelles, abstraction faite des organes sexuels, sont à peu près semblables, mais on n'observe encore aucune trace du sexe absent, ni rudiments d'étamines dans les fleurs femelles, ni rudiments de carpelles dans les fleurs mâles. Il en est ainsi dans les genres *Cucumis*, *Cucurbita*, *Begonia*, *Salix*. La séparation des sexes est encore ici très étroite.

Mais elle l'est moins dans un dernier degré de la diclinie où, malgré l'existence de fleurs réellement mâles et réellement femelles, l'on trouve toujours dans les premières des rudiments de carpelles et dans les secondes des rudiments d'étamines. Ces rudiments sont parfois à peine reconnaissables, et, dans d'autre cas, si développés que la fleur paraît normale : *Laurus nobilis*, *Sassafras*, *Rhus Toxicodendron*, etc... Il n'est pas douteux que ces formes ne représentent des intermédiaires entre la monoclinie et la diclinie.

Répartition de la diclinie. — Quand on considère la distribution de la diclinie chez les Phanérogames, comme l'a fait CHATIN, on remarque d'abord que les Gymnospermes déjà marquées d'infériorité par leurs fleurs sans enveloppes, par leurs ovules nus, leurs cotylédons multiples et leur apparition hâtive sur le globe sont uniformément unisexuées, soit dioïques (Cycadées) soit, ou dioïques ou monoïques (Conifères, Gnétacées).

Beaucoup de Monocotylédones sont encore unisexuées



comme les Gymnospermes, soit monoïques (Maydées, certaines Caricées, Naiadacées, Potamogetonacées, Sagittaire, Lemnacées, Aroidées, Typhacées, certains Palmiers), soit dioïques (certaines Caricées, certaines Naiadacées, Pandanées, Dioscoracées, certains Palmiers, certaines Liliacées, Hydrocharidées).

Le grand embranchement des Dicotylédones présente, en bas, des fleurs unisexuées, en haut, des fleurs hermaphrodites.

La diclinie domine, en effet, chez les Apétales, soit sous forme de monœcie (Amentacées sauf Salicacées, Casuarinacées, Platanacées, Urticacées, Euphorbes, Buxacées, certains genres de Santalacées, de Pipéracées, et de Chénopodiacées) soit sous forme de dioëcie (Salicacées, Myricacées, Mécuriale, Loranthacées, Myristicacées et certains genres de Santalacées, de Pipéracées et de Chénopodiacées).

Les Dialypétales unisexuées sont plus rares; quelques-unes sont monoïques (Berbéridacées, Bégoniées, etc.). Les autres sont dioïques (Monimiacées, Ménispermacées, Berbéridacées, Caryophyllées, Simarubacées, Rhamnacées, Papayacées, Cornacées, etc.).

Avec les Gamopétales, l'hermaphroditisme devient la règle, et c'est à peine si l'on peut citer quelques plantes unisexuées chez les Ebénacées, les Plantaginées, les Cucurbitacées, les Valérianiacées et les Composées.

Quelques plantes monoïques sont formées de deux séries d'individus munis de fleurs différant comme fonction et non comme structure, car certains individus mûrissent leur pollen avant que les fleurs femelles de la même plante ne soient prêtes pour la



fécondation et sont par conséquent protandres, tandis qu'inversement d'autres individus protogynes ont leurs stigmates mûrs avant que leur pollen ne soit préparé à la fécondation. Un cas de ce genre fut d'abord signalé par Delpino dans le Noyer et a depuis été observé dans le Noisetier.

La diœcie se complique parfois d'un polymorphisme prononcé. Dans le *Rhamnus cathartica*, chaque sexe présente deux sous-formes. Les deux propres à la forme mâle montrent des différences dans le pistil qui est très petit et dépourvu de stigmate dans quelques plantes. Les deux sous-formes des plantes femelles portent des étamines rudimentaires et diffèrent par la longueur des styles, de sorte qu'on y peut distinguer une forme macrostylée et une forme microstylée. Les sépales et les pétales sont manifestement plus petits chez les mâles, et, après maturité, les pièces du calice ne se réfléchissent pas comme cela s'observe chez les mâles. Sur le même arbrisseau, toutes les fleurs, bien que sujettes à une grande variabilité, appartiennent à la même sous-forme.

POLYGAMIE

Linné a appliqué le nom de Polygamie à une classe de plantes Phanérogames, présentant simultanément, sur le même pied ou sur des pieds différents, des fleurs hermaphrodites et des fleurs unisexuées : *Planta quæ hermaphroditis et femineis aut masculis simul floribus constat polygama dicitur*. Mais cette définition si large, qui mêle une foule de cas très différents, manque de précision ; aussi DARWIN (4) a-t-il proposé de réserver le



nom de polygames aux espèces qui existent simultanément sous les états hermaphrodite, mâle et femelle et de donner des noms nouveaux aux autres plantes polygames plus nombreuses et ne présentant, à côté des fleurs hermaphrodites, qu'une seule sorte de fleurs unisexuées, des fleurs mâles ou des fleurs femelles.

La polygamie, dans son sens ainsi restreint, se présente sous deux états, la polygamie monoïque et la polygamie triïque ou triœcie, suivant que les trois sortes de fleurs existent sur le même individu ou sont réparties chacune sur des individus distincts.

La polygamie monoïque (Darwin) ou trimonoœcie (Errera et Gevaert) ou cœnomonoœcie (Kirchner) consiste donc dans la présence sur un même pied de fleurs hermaphrodites, mâles et femelles. Elle est très rare et l'on ne peut guère citer, d'après Hildebrand, que *Saponaria ocymoides*. Encore faut-il ajouter que quelques pieds seulement présentent les trois sortes de fleurs ; la plupart des individus sont ou complètement hermaphrodites ou complètement mâles ou femelles et rentrent dans d'autres catégories de polygamie.

Le Frêne commun (*Fraxinus excelsior*) est l'exemple classique du second cas, c'est-à-dire de la triœcie.

Un grand nombre de plantes généralement considérées comme polygames existent sous deux formes seulement : hermaphrodites et femelles, ou hermaphrodites et mâles. Suivant que les deux sortes de fleurs sont portées sur le même pied ou sur des individus distincts, Darwin a été amené à distinguer la gynomonœcie et la gynodioœcie, quand les fleurs hermaphrodites s'accompagnent de fleurs femelles, l'andromonœcie et l'androdioœcie, quand au contraire les



fleurs mâles existent en même temps que les fleurs hermaphrodites.

Gynomoeecie et gynodioecie. — La gynomonœcie consiste dans la présence simultanée sur un même pied de fleurs hermaphrodites et de fleurs femelles sans mâles. Errera et Gevaert la signalent dans *Atriplex*, *Parietaria*, *Geranium macrorrhizum*, etc., mais c'est encore chez les Composées corymbifères que cette forme est la plus répandue. Les fleurs centrales du capitule sont hermaphrodites et les fleurs périphériques, femelles. Entre la fleur hermaphrodite et la fleur femelle, on trouve, chez quelques formes telles qu'*Erigeron al-*

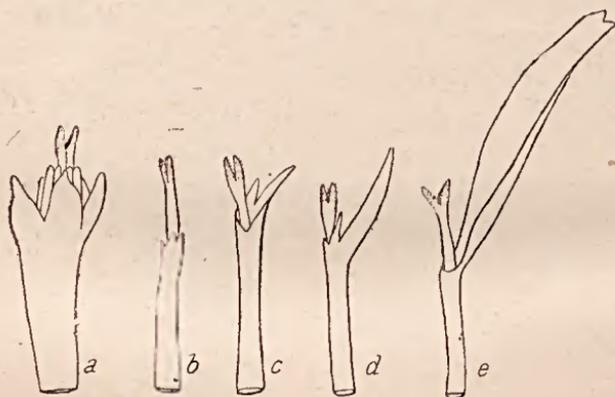


Fig. 3. — *Erigeron alpinus*.

Passage de la fleur tubuleuse hermaphrodite à la fleur ligulée femelle. *a*, fleur hermaphrodite tubuleuse à cinq dents; *b*, *c*, corolle réduite à trois dents; *d*, allongement de la corolle; *e*, fleur ligulée femelle. D'après Uexküll-Gyllenband Gr. 10.

pinus (fig. 3), des termes de passage avec rudiments des



étamines, qui semblent bien démontrer que la fleur femelle n'est qu'une forme dérivée de la fleur hermaphrodite.

La gynodioécie consiste dans l'existence, chez une même espèce, de deux sortes d'individus, les uns portant seulement des fleurs hermaphrodites, et les autres, des fleurs femelles. Bien que la gynodioécie se rencontre dans des familles différentes, *Scabiosa arvensis*, *Echium vulgare*, *Plantago*, *Stellaria graminea*, *Gladiolus segetum*, *Polygonum viviparum* etc..., il est très remarquable qu'elle soit surtout répandue dans la famille des Labiées : *Thymus Serpyllum* et *vulgaris*. *Satureia hortensis*, *Origanum vulgare*, *Mentha hirsuta* et *aquatica*, *Nepeta Glechoma*, *Brunella vulgaris*, *Dracopetalum moldavicum*, *Melissa officinalis*, *Calamintha Clinopodium* et enfin *Hyssopus officinalis*. Dans *Thymus Serpyllum*, (fig. 4) spécialement étudié par Darwin,

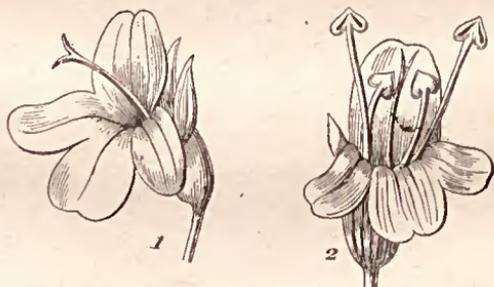


Fig. 4. — *Thymus Serpyllum*.

1, fleur femelle ; 2, fleur hermaphrodite.

les plantes hermaphrodites ne présentent rien de particulier dans leurs organes reproducteurs. Les plantes



féelles produisent un peu moins de fleurs que les hermaphrodites et ont des corolles un peu plus petites que ces dernières. Les dimensions réduites de la corolle constituent, d'ailleurs, un caractère commun aux féelles du plus grand nombre des Labiées. Le pistil de la forme féelle, quoique légèrement variable en longueur, est généralement plus court que celui des hermaphrodites ; les bords du stigmate y sont aussi plus larges et formés d'un tissu plus lâche que dans ces dernières. Les étamines de la forme féelle varient excessivement en longueur ; elles sont généralement enfermées dans le tube de la corolle et les anthères ne contiennent pas de pollen sain. Les hermaphrodites dépassent considérablement en nombre les féelles, et une station bien desséchée paraît à Darwin favorable au développement de la forme féelle. Delpino a rencontré, aux environs de Florence, le *Thymus Serpyllum* dans un état trimorphe, consistant en hermaphrodites, en mâles pourvus de pistils avortés et en féelles avec étamines dégradées. C'est d'ailleurs là une particularité assez fréquente des plantes gynodioïques que, dans certaines localités, on puisse trouver à côté des deux formes fondamentales, hermaphrodite et féelle, des formes mâles ; *Origanum vulgare* peut être cité comme exemple.

Ombellifères andromonoïques. — L'andromonoécie est caractérisée par la présence sur un même individu de fleurs hermaphrodites et de fleurs mâles. C'est une distribution des sexes fort rare, que l'on rencontre exceptionnellement ça et là dans sept ou huit familles ; seule, la famille des Ombellifères



étudiée à cet égard par BURCK (4), présente une andromonœcie très fréquente (fig. 5). Dans la liste

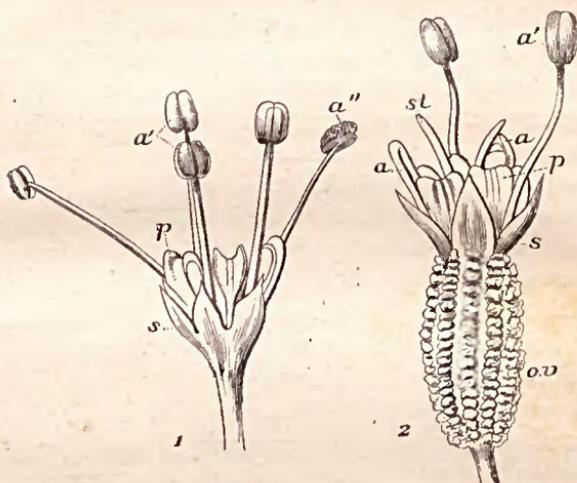


Fig. 5. — *Astrantia major* L.

1. Fleur mâle avec étamines dressées, dont deux ont ouvert leurs anthères; 2, fleur hermaphrodite au début de son épanouissement; deux étamines sont dressées, mais n'ont pas encore ouvert leurs anthères; les autres sont encore recourbées dans la fleur; les styles sont saillies, mais les stigmates ne sont pas encore développés; ov, ovaire; s, sépales; p, pétales; a, étamines pliées dans la fleur; a', étamines dressées; a'', étamines avec anthères ouvertes. D'après H. Müller.

des 66 Ombellifères européennes que donne Lœw (1) dans sa « Blütenbiologische Floristik », on ne trouve pas plus de seize espèces connues comme exclusivement hermaphrodites, tandis que plus de quarante sont andromonoïques. Les espèces hermaphrodites sont : *Laserpitium pruthenicum*, *Peucedanum venetum*,

Crithmum maritimum, *Silvaus pratensis*, *Seseli Hippomarathrum*, *S. annuum*, *Anthriscus vulgaris*, *Bupleurum longifolium*, *B. falcatum*, *B. tenuissimum*, *Pleurospermum austriacum*, *Eryngium maritimum*, *Berula angustifolia*, *Conium maculatum*, *Helosciadium nodiflorum*.

Il y a tout lieu de présumer que tôt ou tard on trouvera encore des formes andromonoïques de quelques-unes de ces espèces, quand on les aura examinées sur une plus grande étendue de leur domaine, d'autant plus que la répartition des sexes paraît être en relation avec la distribution géographique. Des espèces rencontrées comme hermaphrodites dans une partie de l'Europe, peuvent se présenter ailleurs sous d'autres formes. D'après BURCK (4), *Sium latifolium* ne se rencontre dans une grande partie de l'Europe centrale que sous forme andromonoïque; la forme mâle n'en est connue qu'aux environs de Halle et on n'a trouvé la forme hermaphrodite qu'en Hollande. On n'a trouvé la forme hermaphrodite de *Pimpinella magna* que dans le Tyrol méridional et en Italie; par contre, la forme andromonoïque se rencontre dans toute l'Europe centrale. Dans le Tyrol méridional et en Italie, la plante se présente encore avec des fleurs femelles, ou bien avec des fleurs femelles et hermaphrodites. La forme andromonoïque de la petite Ciguë, *Ethusa Cynapium*, n'a été observée qu'aux alentours de New-Ruppin et dans les environs de Leyde, tandis que l'on connaît la forme hermaphrodite dans toute l'Europe centrale. La forme andromonoïque de la Carotte commune, est universellement répandue; on n'a rencontré jusqu'ici la

Biologie florale.

3



forme hermaphrodite qu'en Flandre et en Hollande. Il est donc probable que des espèces que l'on tient actuellement pour exclusivement hermaphrodites seront trouvées plus tard sous d'autres formes; mais on peut de même admettre que, pour un grand nombre d'Ombellifères dont on ne connaît en ce moment que la forme andromonoïque, un examen minutieux fera encore connaître la forme hermaphrodite ou simplement mâle ou femelle.

C'est néanmoins un fait fort remarquable qu'une forme sexuelle aussi rare que l'andromonoëcie soit si répandue dans la famille des Ombellifères et que là où l'on trouve, à côté d'individus andromonoïques, des individus hermaphrodites ou des individus mâles, les formes andromonoïques l'emportent de beaucoup sur les formes associées. Il faut encore noter les grandes divergences que l'on observe dans la façon dont les fleurs mâles se présentent dans les ombelles de divers ordres et les formes nombreuses sous lesquelles se rencontre par conséquent une même plante andromonoïque. Tantôt on trouve un individu qui porte un nombre relativement restreint de fleurs mâles parmi une multitude d'hermaphrodites, tantôt le nombre des fleurs mâles égale à peu près celui des autres; tantôt enfin, les fleurs mâles prédominent. Entre ces trois sortes, il y a une longue série de transitions graduelles et de formes intermédiaires.

Androdioëcie. — L'androdioëcie, dans laquelle une même plante présente des individus hermaphrodites à côté d'individus mâles, est un phénomène très rare. Darwin n'en pouvait citer, d'après Lecoq, qu'un seul



exemple, le *Caltha palustris*, où certains plants exclusivement mâles vivent mêlés aux hermaphrodites. Des recherches récentes ont fait connaître quelques autres plantes pouvant présenter la forme androdioïque : *Dryas octopetala*, *Geum*, *Poterium Sanguisorba*, *Trinia*, *Valeriana*, etc.

La rareté de l'androdicécie fait supposer à Darwin que la présence des fleurs hermaphrodites et mâles, sur le même individu, n'étant pas un fait inaccoutumé, il semble que la nature n'a pas pensé qu'il valût la peine de consacrer un individu distinct à la production du pollen, si ce n'est dans le cas d'indispensable nécessité, comme dans les espèces dioïques. Nous verrons ce qu'il faut penser de cette hypothèse.

PLÉOGAMIE

Les recherches de LUDWIG (1), de KIRCHNER (1 et 2), de SCHULZ, ont montré qu'il existe d'autres modes de distribution des sexes résultant de ce que de nombreuses plantes peuvent être en même temps gynomonoïques et gynodioïques ou bien andromonoïques et androdioïques, ou enfin gynomonoïques, gynodioïques, andromonoïques et androdioïques à la fois. A ces modes particuliers de distribution des sexes LÖEW (1) a donné le nom de pléogamie et SCHULZ a distingué trois sortes de pléogamie : la pléogamie femelle, la pléogamie mâle et la pléogamie complexe.

Pléogamie femelle. — Dans certaines espèces hermaphrodites, les étamines avortent dans toutes les



fleurs de certains individus et dans quelques fleurs seulement d'autres individus. Il y a donc ici des individus de trois sortes : hermaphrodites, femelles et hermaphrodites-femelles ; la gynodioécie est combinée à la gynomonœcie. Il en est ainsi dans *Hepatica*, des espèces de *Ranunculus*, beaucoup de Dianthées et de Lychnidées, la plupart des Alsinées, de nombreuses espèces de *Geranium*, *Potentilla*, *Epilobium*, *Ribes Grossularia*, *Saxifraga oppositifolia*, *Sherardia arvensis*, la plupart des Dipsacées, *Convolvulus*, *Anchusa*, *Echium*, *Verbascum*, des espèces de Digitales, beaucoup de Labiées, des espèces de *Plantago*, *Polygonum amphibium*, etc...

Pléogamie mâle. — Dans certaines espèces hermaphrodites, les carpelles avortent partiellement chez certains individus et complètement chez d'autres. Il y a donc encore ici des individus de trois sortes ; hermaphrodites, mâles et hermaphrodites-mâles ; l'andro-diœcie est combinée à l'andro-monœcie. Exemples : *Pulsatilla alpina*, *Dryas octopetala*, *Geum urbanum*, *rivale*, *reptans et montanum*, de nombreuses espèces de *Rubus*, *Asperula taurina*, *Chenopodium glaucum et Vulvaria*, *Veratrum album*.

Pléogamie complexe. — Dans quelques espèces hermaphrodites, les carpelles avortent dans tout ou partie des fleurs de certains individus, tandis que les étamines avortent dans tout ou partie des fleurs d'autres individus de la même espèce. Chez d'autres individus encore, l'avortement ne se produit pas, ou, du moins, il ne frappe que ça et là les étamines ou les carpelles de



certaines fleurs de la même plante. Il y a donc ici cinq séries d'individus : hermaphrodites, femelles, mâles, hermaphrodites-femelles et hermaphrodites-mâles, auxquelles peut se joindre une sixième série, la série trimonoïque. Cette forme de pléogamie conduit à la dioécie pure par la réduction de plus en plus grande du nombre des fleurs ou des individus hermaphrodites.

Dans le Fusain, *Evonymus europæus*, les individus hermaphrodites l'emportent de beaucoup sur les individus unisexués. DARWIN (1) avait déjà signalé trois formes de cette plante, des individus hermaphrodites de beaucoup les plus nombreux avec pistil bien développé et étamines égales en longueur au pistil et pourvues d'anthères bien développées, des individus femelles avec gynécée parfait et étamines courtes portant des anthères rudimentaires, dépourvues de pollen, et enfin des individus mâles semblables en apparence aux individus hermaphrodites, mais ne fructifiant pas. Schulz a montré que les formes unisexuées pures étaient très rares, mais qu'on trouvait assez fréquemment des plantes hermaphrodites-mâles et hermaphrodites-femelles.

Dans *Daucus Carota*, nous avons vu que les individus hermaphrodites deviennent très rares comparés aux individus andromonoïques. La gynodioécie se rencontre aussi dans ce genre et plus rarement la gynomonocée.

Avec *Asparagus officinalis*, enfin, nous nous trouvons presque en face d'une plante dioïque ; la plus grande partie des individus sont mâles ou femelles. Ce n'est qu'exceptionnellement qu'on trouve des individus hermaphrodites, andromonoïques et gynomonocées.

CHAPITRE II

INFLUENCE DES AGENTS EXTÉRIEURS SUR LA DÉTERMINATION DU SEXE CHEZ LES PLANTES DIOÏQUES

SOMMAIRE. — La détermination du sexe. — Influence des agents extérieurs sur cette détermination : lumière, température, nature du sol, substances chimiques, nutrition, âge des éléments reproducteurs, castration, greffe, traumatismes, parasites. — Castration parasitaire.

Il est peu de questions qui aient autant retenu l'attention des biologistes que celle de savoir si le sexe des plantes dioïques est capable d'être influencé par les circonstances qui accompagnent leur origine ou leur développement. Tandis que, pour les uns, le sexe déterminé dans le germe, tout au moins après la fécondation, échappe à toute influence, pour les autres, le sexe peut être modifié et l'expérimentation a mis toutes ses ressources au service de cette question.

Influence de la lumière. — A une époque déjà reculée, en 1822, F. MAUZ avait avancé, à la suite d'études sur le Chanvre, que, chez les plantes dioïques et monoïques, la lumière favorisait la formation des pieds mâles et l'obscurité, celle des pieds femelles. Ses conclusions étaient même plus étendues; la sécheresse et le libre accès de l'air agissaient dans le même sens que la lumière, tandis que l'humidité et l'engraissement favorisaient, comme l'obscurité, la production du sexe



femelle. En 1884, HEYER s'éleva contre ces conclusions. La numération des deux sexes chez le Chanvre même lui montra que la proportion des deux sexes est une grandeur constante, que ne peuvent influencer les conditions extérieures. Ses observations qui ont porté sur 40 000 plantes lui ont donné la proportion de 100 pieds mâles pour 114,93 femelles. HABERLANDT, en Autriche, BRIOSI et TOGNINI, en Italie, étaient déjà arrivés pour cette même plante à des résultats très voisins de ceux de Heyer. FISCH, à Erlangen, obtint en 1887, une proportion constante aussi, mais assez différente de celle donnée par Heyer : 154,23 femelles pour 100 mâles de Chanvre. HEYER avait en outre montré que pour la Mercuriale annuelle, plante dioïque et pour la Courge et le Concombre, plantes monoïques, la diminution dans l'intensité de l'éclairement ne changeait en rien la proportion des deux sexes. Les mêmes expériences manquaient pour le Chanvre. Elles furent d'abord réalisées par MOLLIARD (2) qui, à la suite de cultures de Chanvre en serre, annonça avoir observé la transformation de fleurs mâles en fleurs femelles. Dans ses cultures, les individus mâles normaux étaient l'exception ; presque tous présentaient dans leurs fleurs des étamines plus ou moins transformées en carpelles. D'un semis de 160 graines, Molliard obtint 147 plantes dont 119 étaient femelles et 28 mâles. De ces dernières, 21 présentaient dans de nombreuses fleurs des transitions vers le sexe femelle. Un autre semis de 200 graines dont 172 germèrent donna la proportion de 148 femelles pour 24 mâles. Ainsi, d'après Molliard, ni la nature chimique du sol, ni le degré d'humidité, ni la température n'avaient influencé le sexe ; seule la faible lumière



qui régnait dans la serre avait exalté la production du sexe mâle. Ces résultats si opposés à ceux des auteurs précédents, Mauz excepté, ont conduit STRASBURGER (3) à entreprendre une série d'expériences analogues sur *Melandryum album* et *rubrum* — et sur *Cannabis sativa*. Ses premières expériences furent faites à l'abri d'un mur exposé vers le sud-est et au-dessous d'un toit épais de jute. Qu'il s'agisse des *Melandryum album* et *rubrum* ou du Chanvre et quelle que fût la mortalité due à l'obscurité, le rapport des deux sexes resta identique au rapport obtenu dans les conditions normales; en outre, la diminution de l'éclairement n'avait provoqué ni dans *Melandryum album* ni dans *M. rubrum* le développement des ébauches d'étamines. Quant au Chanvre, il n'était pas possible de trouver un seul plant présentant les états intermédiaires entre l'état mâle et l'état femelle signalés par Molliard. Et Strasburger se demande si Molliard ne se serait pas servi, à son insu, de graines provenant de plantes présentant naturellement une tendance marquée vers l'hermaphroditisme; de telles races de Chanvre peuvent se former dans les cultures et ont été signalées à différentes reprises.

Strasburger recommença les mêmes expériences en serre pour se placer dans des conditions identiques à celles réalisées par Molliard et ici encore la proportion des sexes resta inaltérée; l'action de la lumière sur la proportion des sexes reste donc sujette à controverse.

Action de la température. — L'action de la température sur la détermination des sexes chez les plantes dioïques fut d'abord étudiée par HEYER chez la Mercuriale annuelle. D'après lui, une température élevée se-



rait sans influence sur la proportion des sexes. Il cueillit 21 000 plantes dans le courant d'une saison. Le vingt-et-unième millier de plantes recueillies le 6 octobre montrait la même distribution des sexes que les autres vingt milliers arrachés au commencement de l'été. Le vingt-et-unième millier appartenait à la deuxième génération de ce même été ; la fécondation en remontait au mois de juin et la maturation avait eu lieu pendant les jours chauds de l'été. La proportion des sexes reste donc la même aux diverses époques de l'année. Les Mercuriales cultivées en serre chaude donnèrent aussi des résultats négatifs à HEYER. « Ni les diverses sortes du sol, ni les hautes températures n'étaient en état de favoriser la production de l'un des deux sexes ».

MOLLIARD (3), au contraire, a trouvé que, chez la Mercuriale annuelle, la température du milieu influençait la répartition des sexes. Molliard utilisait des graines d'individus qui avaient poussé dans des conditions différentes et les semait dans des carrés séparés, le 18 avril et le 25 juin. Le développement se poursuivait dans le même sol, mais à des températures différentes : 12° C° en moyenne, pour le premier semis et 18°5 C° pour le second. Dans la première culture, Molliard obtint 100 mâles pour 86 femelles et dans la seconde, 100 mâles pour 99 femelles ; si bien que la température paraissait favoriser la production du sexe femelle. Comment expliquer des résultats aussi différents ? Il faut remarquer que le semis du 18 avril donna 1 894 mâles et 1 637 femelles et celui du 25 juin 2 019 mâles et 1 999 femelles. Molliard ne dit pas que, pour le second semis, il eût employé plus de graines que pour le second ; de ses données il résulte au con-



traire que le nombre de graines employées était le même, de sorte que la première récolte présente un manque de 487 c'est-à-dire d'environ un septième, attribuable au dépérissement. On sait, en effet, que les deux sexes d'une plante dioïque peuvent être influencés inégalement par des conditions défavorables, et c'est sans doute à cette circonstance qu'il faut attribuer les résultats précédents.

Influence du sol. — Des cultures de *Melandryum* réalisées par STRASBURGER (3) de 1889 à 1896, aussi bien au jardin botanique de Bonn qu'à l'École forestière de l'Université, ont montré que la qualité du sol était sans influence sur la proportion des sexes chez *Melandryum album*.

Les plantes étaient cultivées en proportions égales sur de la terre de jardin engraisée ou non, sur de la terre des champs engraisée ou non et sur du sable.

Des 3 645 individus obtenus en tout, 1 604 étaient mâles et 2 041 femelles, soit 100 mâles pour 127,2 femelles.

	Mâles	Femelles	Nombre de femelles pour 100 mâles
Terre de jardin fumée . . .	410	562	137
» » non fumée.	235	282	120
Terre arable fumée . . .	384	479	124,4
» » non fumée. . .	254	307	120,8
Sable	321	411	128
	1 604	2 041	127,2



Ainsi toutes ces cultures donnèrent un nombre de femelles plus grand que celui des mâles. Si l'on considérait le premier résultat, on pourrait penser qu'un sol favorable hâte la production des pieds femelles. Mais il faut tenir compte des oscillations qui se produisent toujours et des expériences de contrôle ont montré dans d'autres cas et dans les mêmes conditions une proportion de 121,7 femelles pour 100 mâles, tandis que, sur le sable, on a obtenu au contraire 140,4 femelles pour 100 mâles.

Les résultats obtenus par Strasburger correspondent avec ceux de Heyer et de Fisch qui, eux aussi, ont réalisé des cultures de Chanvre et de Mercuriale dans les lieux les plus divers. Avec les mêmes races, Fisch obtint, sur le sable et pour le Chanvre, 100 mâles pour 150,3 femelles, proportion peu différente de celle qu'il avait déjà obtenue, 100 pour 154,23.

Influence des substances chimiques. — KNOX paraît avoir obtenu une détermination du sexe dans le Maïs, plante monoïque, en le cultivant dans des solutions nutritives où le sulfate de magnésie était remplacé par un hyposulfite. Sur les neuf exemplaires de ses cultures, la panicule mâle était concentrée en un épi de fleurs sessiles à l'extrémité duquel se mélangeaient quelques fleurs mâles brièvement pédicellées et quatre à cinq fleurs femelles. Le même phénomène se renouvelait dans toutes les cultures. Il semblait donc que ce développement sexuel était dû à l'hyposulfite. En réalité il s'agit d'un autre phénomène; la culture en solution nutritive avec l'hyposulfite de magnésie empêche la formation des rameaux sur l'axe primaire de l'épi



et entraîne la formation sur l'épi mâle de fleurs femelles normalement sessiles. Knop lui-même ne croyait pas à une influence de la solution nutritive sur le sexe de la plante.

E. LAURENT pense que l'alimentation peut influencer directement sur le sexe des plantes. Ainsi, chez l'Épinard, un excès d'engrais azoté ou de chaux donne plus de pieds mâles ; la potasse et l'acide phosphorique augmentent le nombre des pieds femelles. Quant aux graines produites par les plantes cultivées avec excès d'engrais azoté, elles ont donné moins de pieds mâles, plus de pieds femelles, et, parmi les individus monoïques, un plus grand nombre de fleurs femelles. Au contraire un excès de potasse, d'acide phosphorique ou de chaux prédispose les graines à donner plus de pieds mâles et plus de fleurs mâles chez les individus monoïques. Si ces résultats se vérifiaient, il y aurait là une influence manifeste des substances chimiques sur le sexe.

J. LAURENT, de son côté a émis l'hypothèse d'une relation entre la pression osmotique et le sexe des végétaux ; l'augmentation de la pression osmotique correspondrait à la prédominance des organes femelles.

C'est une hypothèse de même ordre que GIARD (5) a formulée à propos de l'évolution sexuelle et d'après laquelle il faut admettre des modes différents de nutrition pour les organes mâles et pour les organes femelles. Les tissus des ovaires sont riches en réserves qui ne seront utilisées qu'après la fécondation ; les organes mâles sont grêlés et en état d'épuisement. Un excès momentané de nutrition, à l'époque de la différenciation sexuelle, favorise la production du sexe fe-



melle; la pénurie d'aliments a pour conséquence l'apparition du sexe mâle.

Enfin KLEBS, en faisant agir simultanément ou successivement les mutilations, les variations de température et d'éclairement, de nutrition, au moyen de liqueurs où la proportion des sels était variable, a pu obtenir des métamorphoses florales nombreuses dans *Sempervivum*.

Influence de la nutrition. — L'influence de la nutrition sur le sexe des embryons fut étudiée d'abord par HOFFMANN (1 et 2) qui croyait à cette influence. Pour la Mercuriale et pour le *Lychnis dioïque*, Hoffmann obtint par des semis épais, par conséquent, dans de mauvaises conditions de nutrition un peu plus de mâles que de femelles; dans les mêmes conditions, la proportion des mâles était plus élevée pour *Rumex Acetosella* et *Spinacia oleracea*. Il faut d'abord remarquer que les chiffres de Hoffmann ne sortent pas des proportions normales, et que les semis épais ont un défaut qui leur enlève leur valeur, à savoir que beaucoup d'individus périssent et qu'un sexe peut être plus fragile que l'autre. HABERLANDT a en effet établi que, dans des conditions défavorables, chez le Chanvre, le sexe mâle souffre particulièrement. Haberlandt pensait que ni l'engraisement ni les soins de culture ne pouvaient exercer d'influence sur le sexe, et il ne lui paraissait pas risqué de prétendre que le sexe était déjà déterminé dans la graine: LEYDIECKER complétait les recherches d'Haberlandt en montrant que l'époque du semis était sans influence sur la proportion des sexes; mais il pensait à tort qu'une terre forte provoque



l'apparition du sexe femelle. Haberlandt a montré aussi que le choix des graines, d'après leur grosseur et leur poids, était sans influence sur la proportion des sexes.

Pour résoudre cette question de l'influence de la nutrition sur la détermination du sexe, STRASBURGER (3) a imaginé une série d'expériences fondées sur ce fait qu'on peut appliquer sur une portion de plante des pinces qui la compriment jusqu'au bois sans amener son flétrissement. Si le manque de nourriture pouvait agir sur le sexe, ces compressions appliquées sur les pousses florales femelles de plantes dioïques devaient amener une formation de fleurs mâles. L'expérience fut réalisée sans résultat sur *Bryonia dioica*.

On sait que DARWIN (5) a surtout insisté sur l'influence qu'avaient sur la descendance les conditions différentes dans lesquelles s'étaient développés les parents, et il était intéressant de rechercher si la proportion des sexes était modifiée dans ces conditions. Dans ce but, Strasburger avait semé en 1893 deux lots égaux de graines de *Melandryum album*, l'un dans de la bonne terre de jardin, l'autre dans du sable. Les premières donnèrent de nombreuses plantes vigoureuses; les secondes étaient faibles et peu nombreuses. Les plantes les plus vigoureuses et les plantes les plus chétives de chaque lot furent d'abord fécondées entre elles; et en second lieu les plantes les plus vigoureuses du premier lot furent croisées avec les plantes les plus faibles du second lot. Les graines recueillies et semées montrèrent que la descendance ne présentait, dans la répartition des sexes, aucune modification attribuable à ces conditions.



Influence de l'âge des éléments reproducteurs.

— THURY avait émis l'opinion, en 1863, que l'état de maturité de l'ovule était capable d'influencer le sexe chez les animaux, et que les ovules fécondés de bonne heure donnaient des femelles, les ovules fécondés tardivement, des mâles. Sous l'influence de cette croyance, HOFFMANN (1 et 2) entreprit chez des plantes dioïques des expériences similaires de fécondation précoce et tardive; les résultats furent négatifs pour *Spinacia*, tandis que chez la *Mercuriale* une fécondation précoce donnait un nombre relativement plus grand de mâles, L'emploi de pollen âgé lui donnait une plus forte proportion de femelles. Mais de nouvelles recherches lui apportèrent des résultats opposés à ceux qu'il avait déjà obtenus, et, avec *Melandryum album*, la fécondation tardive ou précoce lui fournit la même proportion des deux sexes, ou un nombre plus grand de femelles dans le cas de fécondation tardive, conclusion opposée à celle de Thury. Et ici encore, comme le confirme Strasburger, l'âge des éléments reproducteurs est sans influence sur la proportion des sexes.

Influence de la castration. — On sait que, chez les animaux, la castration fait apparaître les caractères sexuels secondaires du sexe opposé. Mais il n'en est pas de même chez les plantes, car les conditions de l'apparition des sexes y sont bien différentes de celles des animaux. Pour être efficace, c'est-à-dire, pour arriver à provoquer le développement du sexe opposé, la castration devrait être très précoce et les boutons floraux ne supportent pas ces mutilations. La castration tardive dans une fleur donnée est forcée-



ment inefficace, car la fleur, à l'inverse des animaux chez lesquels on a opéré, ne peut produire qu'une fois des éléments reproducteurs et a épuisé désormais son aptitude à cet égard. On ne peut admettre que la suppression de tous les boutons floraux dans une plante dioïque fasse apparaître sur le pied considéré le sexe opposé. Dans tous les cas, cette opération ne fait que provoquer l'apparition de nouveaux bourgeons du même sexe. Dans *Melandryum album*, STRASBURGER (3) enlevait avec toutes les précautions possibles les boutons floraux, sans léser les plus jeunes bourgeons. Ces expériences réalisées sur trois pieds femelles vigoureux, et sur nombre de pieds mâles sont restées sans résultat, et les nouvelles fleurs développées ne présentaient aucun changement dans leur sexe. L'enlèvement des jeunes étamines ou des jeunes carpelles, la piqure des pistils dans les jeunes boutons restèrent sans influence sur le développement du sexe opposé. L'on sait d'ailleurs que la nature du sexe se manifeste de très bonne heure chez les plantes dioïques, et longtemps avant la floraison par l'apparition de caractères sexuels secondaires, et l'on peut dans le Chanvre, dans la Mercuriale, dans le *Melandryum*, reconnaître très tôt si la pousse sera mâle ou femelle. Dans le Chanvre, le pied femelle est plus fort; dans le *Melandryum* les pieds mâles sont plus petits, plus abondamment ramifiés et plus tard plus florifères. Il semble donc que la nature du sexe est déjà déterminée dans les sommets végétatifs et que ces sommets végétatifs reçoivent des substances formatrices douées d'une aptitude sexuelle déterminée.



Influence de la greffe. — Ne pourrait-on pas supposer que ces substances formatrices sont capables d'influencer le sexe d'un greffon, et de faire apparaître chez lui le sexe contraire à sa nature propre? Les données de l'expérience sont peu favorables à cette hypothèse. On sait en effet que l'on peut greffer des rameaux d'un sexe sur des porte-greffes de l'autre sexe sans amener de changements dans les premiers. Aussi puissamment que se développent les greffons femelles de *Ginkgo biloba* implantés sur les tiges mâles, ils ne présentent aucun changement, ils restent femelles. On n'y observe jamais de tendance à la masculinisation, on n'y observe jamais de fleur mâle. Et les porte-greffes mâles eux-mêmes, sur lesquels on avait greffé des bourgeons femelles, ne portaient jamais de fleurs femelles. Strasburger a greffé entre eux des individus différents de plantes herbacées dioïques, sans obtenir de changements de sexe (*Bryonia dioica*, *Mercurialis annua*, *Cannabis sativa*. VÖCHTING (2) a de même greffé entre eux des pieds mâles et des pieds femelles de *Mercuriale* annuelle sans jamais obtenir une influence quelconque. Il est vrai que JERIE signale qu'un pied de *Gros Colman rupestris* mâle a donné, après greffage, un rejet portant des fleurs hermaphrodites; mais Millardet, qui a fait des observations semblables, pense qu'on se trouve simplement en présence d'une perturbation dans la nutrition, ayant déterminé le développement d'organes qui, normalement, sont atrophiés ou même avortés.

Influence des traumatismes. — L'influence des traumatismes sur le changement de sexualité des plantes



est une hypothèse déjà ancienne dans la botanique. C'est en 1821 qu'ANTENRIETH et MAUZ annoncèrent avoir obtenu par la section des tiges mâles du Chanvre une production de fleurs hermaphrodites plus ou moins parfaites sur les pieds mutilés; la Mercuriale traitée de la même façon ne donna aucun résultat, et ce fait fut confirmé par HEYER. STRASBURGER (3), lui-même a effeuillé, coupé, décapité les pieds mâles ou femelles du Chanvre sans obtenir de résultats. BLARINGHEM, au contraire, prétend avoir obtenu la production de fleurs hermaphrodites par la mutilation des pieds mâles du Chanvre et d'individus à fleurs mâles et femelles, après la section des jeunes tiges de *Mercurialis annua* et *Spinacia oleracea* femelles. Mais il reconnaît lui-même que ce matériel est peu favorable aux essais, parce qu'il se présente spontanément, parmi les plantes témoins, des individus hermaphrodites.

Les changements de sexualité provoqués par les traumatismes sont rares dans la littérature et BLARINGHEM les relève avec grand soin dans sa thèse : changement de sexe d'une Cucurbitacée, *Thladiantha dubia* (Blavet), apparition de fleurs mâles et hermaphrodites, après transplantation, sur des pieds femelles de *Trianosperma ficifolia*, *Dioscorea bonariensis*, *Clematis Hilarii* (Spegazzini), changement de sexe d'un Palmier par déchirure des feuilles des pieds jeunes (Hariot, Davaul), changement d'un Papayer mâle en Papayer femelle par section de la tige (Bordage).

Nous ajouterons, d'après J. LAURENT, les exemples suivants de changement de sexualité : *Aucuba japonica* (Lombard), *Centaurea Jacea* (Gillot); le Saule



(Géneau de Lamarlière), l'Érable argenté (Meehan), le Houblon (Reider). Enfin, d'après Warburg, *Myristica moschata* donne toujours des fleurs mâles dans sa jeunesse et devient uniquement femelle dans la suite. Les Pastèques ou Melons d'eau développent d'abord des fleurs mâles et ce n'est que plus tard qu'apparaissent les fleurs femelles.

Ces exemples sont encore trop peu nombreux pour que l'on puisse admettre la réalité d'un changement de sexe par traumatisme dans une plante dioïque. Les plantes dioïques ne sont pas à l'abri des mutilations accidentelles et même opportunes et il est surprenant, si le phénomène était général, qu'il n'ait pas été signalé plus souvent. D'un autre côté, l'apparition de l'autre sexe dans des fleurs ou des individus d'un sexe est, en dehors du traumatisme, un phénomène si commun que l'on se demande si un traumatisme est la cause déterminante de l'anomalie.

Les expériences de Blaringham sur la production expérimentale des épillets hermaphrodites dans la panicule terminale du Maïs, quelque intérêt qu'elles offrent, touchent moins à notre sujet, puisqu'il s'agit d'une plante monoïque, c'est-à-dire née d'un œuf qui porte en puissance les deux sexes.

Influence des parasites. — La possibilité, pour un parasite d'influencer la sexualité d'une fleur, fut indiquée pour la première fois par TULASNE, en 1847, à propos de l'espèce linnéenne, *Lychnis dioica*, dont on a fait deux espèces, *Melandryum album* Garcke et *Melandryum rubrum* Garcke. Ces formes sont dioïques et souvent envahies par une Ustilaginée, *Ustilago*



violacea, dont les spores ne peuvent se développer que dans les anthères. TULASNE eut l'occasion d'observer des pieds hermaphrodites qui présentaient tous les caractères des pieds femelles. En 1869, CORNU signala le même phénomène qui lui avait été communiqué par Giard. MAGNIN (1, 2, 3, 4 et 5) qui n'avait pas eu connaissance de la communication de Cornu et Giard fit du même sujet l'objet de deux notes successives à l'Académie et d'exposés plus étendus dans les Annales de la société botanique de Lyon et dans le Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. GIARD (1, 2, 4) de son côté revenait à maintes reprises sur ce sujet et en faisait l'objet de plusieurs notes ou mémoires présentés à l'Académie des sciences ou parus dans le Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. En 1891, VUILLEMIN reprenait la question au point de vue histologique et en 1900, STRASBURGER (3) essayait d'élucider, chez ces mêmes plantes, le rôle du parasite.

Il est nécessaire de préciser les caractères sexuels secondaires des fleurs normales mâles ou femelles pour apprécier l'influence du parasite et pour pouvoir décider si la fleur hermaphrodite doit son origine à la transformation d'une fleur mâle ou d'une fleur femelle. Or, ces caractères sexuels secondaires sont assez nets pour que l'hésitation ne soit pas possible; et il est certain que, chez les pieds envahis par l'*Ustilago*, dont les fleurs réunissent des étamines et des carpelles, il ne s'agit pas de fleurs mâles avec ovaire imparfait, mais bien de fleurs femelles ayant produit des étamines et dont les carpelles sont atrophiés.

Le développement de la fleur femelle de *Melandryum*



album, étudié par STRASBURGER (3) est semblable à celui de *Cerastium Bibersteinianum* et de *Malachium aquaticum*, tel que l'a fait connaître Payer, si l'on suppose la formation des étamines arrêtée après les premiers stades, car les plantes étudiées par Payer sont hermaphrodites. Les cinq sépales naissent autour du sommet du bourgeon en série quinconciale et en alternance avec eux, les cinq sépales. Les cinq étamines du cycle externe apparaissent ensuite sous forme de rudiments opposés aux cinq sépales, puis, sous la même forme, les cinq étamines du cycle interne opposées aux pétales et insérées un peu plus profondément. Les cinq carpelles font enfin leur apparition autour du sommet conique et s'allongent en cinq styles, pendant que les ovules se différencient à leur intérieur. Les dix rudiments d'étamines cessent dès lors de s'accroître et forment, sans différenciation ultérieure des tissus, dix éminences insérées avec les bases des pétales sur un disque commun. Alternant avec ces éminences bien visibles à la loupe, se trouvent dix nectaires portés aussi par le disque et incolores ; quant aux mamelons staminaux, ils sont formés d'un parenchyme homogène, recouvert d'un épiderme.

Le pédicelle floral renferme dix faisceaux rangés en cercle ; de ce cercle se détachent dix branches destinées au calice gamosépale, cinq pour les nervures médianes des sépales et cinq pour les commissures ; ces dernières se divisent chacune en trois branches, d'où vingt nervures pour le calice des fleurs femelles. Cinq autres rameaux se rendent aux pétales et chaque rudiment d'étamine est pourvu d'un faible faisceau ; cinq autres rameaux se rendent enfin aux carpelles tandis que le



reste de l'appareil vasculaire s'épuise dans la partie terminale de l'axe floral.

La majorité des exemplaires femelles, examinés par Strasburger, présentait ce faible développement des étamines. Dans quelques cas, le développement des ébauches staminales était poussé un peu plus loin, et elles pouvaient se présenter sous forme de filaments velus d'un millimètre de longueur, à l'extrémité desquels se produisait un commencement de différenciation des sacs polliniques, sans qu'on pût noter une formation de pollen.

VUILLEMIN a constaté lui aussi dans les fleurs femelles de *Melandryum album* des étamines réduites au moment de l'anthèse à des points à peine visibles ou à des filaments velus portant un renflement reconnaissable; mais, dans l'évolution de la fleur, cet état filamenteux ne saurait être comparé à un stade du développement des étamines dans les fleurs mâles. Les sacs polliniques ne se forment point; on ne trouve à leur place que de grosses cellules contenant des mâcles d'oxalate de chaux.

VUILLEMIN s'appuie sur cette observation pour avancer que l'influence du parasite se borne à provoquer l'hypertrophie des ébauches préformées. Le mycélium du parasite forme des replis dans les points qui correspondent aux sacs polliniques et donne naissance à quatre masses sporogènes. L'activité du parasite, loin de provoquer la formation des éléments mâles, se bornerait à détruire les cellules destinées à former le pollen. Magnin signala aussi des cas comparables aux états avancés des ébauches staminales décrites par Vuillemin; mais, ne les ayant rencontrés



que dans des lieux déterminés, il les considéra comme des variations locales de races régionales.

Dans les fleurs femelles examinées par Strasburger, les étamines n'étaient que des éminences à peine perceptibles et avec tissu indifférencié; après infection elles n'en produisaient pas moins des étamines comparables aux étamines des fleurs mâles parasitées. La structure de ces étamines envalvées était telle qu'il était impossible d'y voir une simple hypertrophie des mamelons staminaux caractéristiques des plantes saines. Il est incontestable, d'après Strasburger, que l'excitation provoquée par le parasite a déterminé la formation des étamines; celles-ci auraient sans doute atteint leur plein développement, si le parasite n'avait tué une partie de leurs tissus.

Le développement des fleurs mâles normales ressemble à celui des fleurs femelles, si ce n'est que les dix étamines s'accroissent, pendant que les ébauches des carpelles avortent. Le pistil n'est représenté que par un organe filiforme qui fait saillie par l'étroite ouverture du disque, pourvu ici aussi de dix nectaires. L'avortement du pistil est accompagné d'un moindre développement du pédicelle floral, pourvu seulement de cinq faisceaux qui envoient au calice dix branches non ramifiées, de sorte que le calice des fleurs mâles ne possède que dix faisceaux au lieu de vingt, comme le calice des fleurs femelles. D'un autre côté l'on voit s'allonger l'entre-nœud qui sépare l'insertion des sépales de celle des pétales, entre-nœud non visible dans les fleurs femelles (fig. 6).

Le mycélium d'*Ustilago violacea* s'accroît dans la plante nourricière entre les cellules, sans les pénétrer;



il ne végète pas non plus dans des espaces intercellulaires préexistants, mais bien dans l'épaisseur même

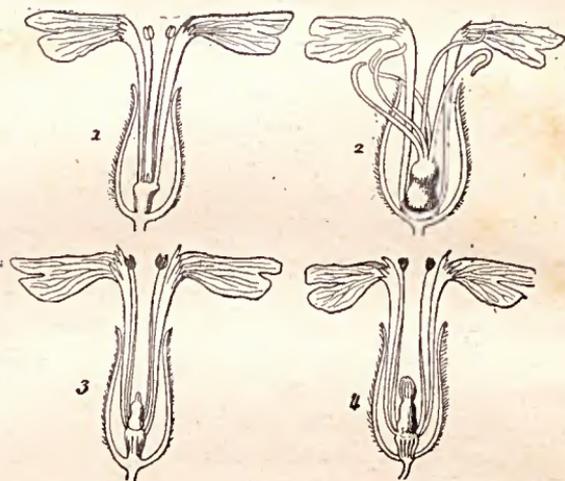


Fig. 6. — *Melandryum album*.

1, fleur mâle normale; 2, fleur femelle normale; 3 et 4, fausses fleurs mâles c'est-à-dire fleurs femelles envahies par l'*Ustilago*. D'après Strasburger.

de la membrane primaire qu'il dissout. Dans le *Melandryum*, le champignon se montre d'abord dans les sommets végétatifs dépourvus d'espaces intercellulaires; le nombre des hyphes y est peu nombreux et leur développement peu actif. Dès que la fleur commence à se former, la croissance du sommet végétatif est arrêtée et le champignon s'étend. Il arrive ainsi jusqu'aux bosses staminales qu'il envahit de ses branches latérales après avoir suivi en direction rectiligne les cellules



qui entourent les filaments de procambium. La figure 7 représente une coupe longitudinale de l'anthère après la différenciation des cellules mères du pollen. Les hyphes du champignon suivent longitudinalement les cellules mères du pollen, du côté du connectif et envoient vers l'extérieur des branches latérales que l'on peut suivre jusqu'à l'épiderme des sacs polliniques. On trouve des filaments mycéliens dans le pistil et dans les autres parties de la fleur, mais moins faiblement développés, comme si l'anthère offrait des conditions particulièrement favorables à la nutrition du champignon.

Malgré cet envahissement, les cellules de l'anthère sont encore intactes; ni le cytoplasme, ni les noyaux ne sont altérés d'une manière reconnaissable. Mais, dès que les cellules mères du pollen sont formées, leur destruction commence, sans qu'on puisse jamais noter une formation de pollen. Le tapis et l'assise

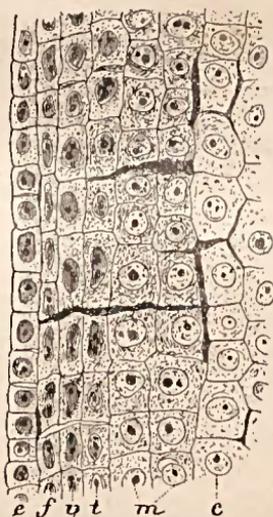


Fig. 7. — *Melandryum album*.

Coupe longitudinale de l'anthère jeune. *e*, épiderme; *f*, assise mécanique; *v*, assise transitoire; *t*, tapis; *m*, cellules mères primordiales des grains de pollen; *c*, tissu du connectif. Les lignes noires et sinueuses représentent les filaments du champignon. D'après Strasburger.



intermédiaire disparaissent comme dans une anthère normale, tandis que l'assise mécanique et l'épiderme résistent en suivant leur évolution ordinaire. On a, en définitive, une anthère contenant des spores à la place de grains de pollen. Ainsi l'action du champignon est double; il provoque d'abord la formation des étamines, il devient ensuite virulent et tue le contenu des sacs.

La formation de tissus nouveaux par un parasite est un fait banal; ce qu'il y a ici de remarquable c'est la formation des organes de l'autre sexe sous l'influence de ce parasite qui réalise une métamorphose que l'on ne peut obtenir par les procédés expérimentaux. Et cependant le parasite ne pénètre point dans le corps cellulaire qui reste inaltéré au début. Il faut donc admettre que le parasite fabrique une substance qui pénètre l'hôte et qui exerce une action chimiotactique qui, au lieu de léser la cellule, exalte son activité. C'est, en somme, un procédé tout à fait anormal.

La formation d'étamines dans les fleurs femelles envahies a pour corollaire un allongement dans l'entre-nœud qui sépare les sépales des pétales et une lésion de l'ovaire. Plus l'entre-nœud est long, plus l'ovaire est avorté. Lorsque l'ovaire est très réduit, la fleur prend donc l'apparence d'une fleur mâle. Cependant c'est bien à une fleur femelle que l'on a affaire; sans parler de l'allure de la plante, les nervures du calice ne laissent aucun doute. Les fleurs femelles parasitées sont stériles; le développement des ovules s'arrête à la formation du sac embryonnaire. Si VULLEMIN et MAGNIN ont pu cueillir des graines sur des pieds envahis, c'est que certaines fleurs étaient restées intactes.



Au lieu d'accorder au parasite une influence provocatrice de la formation des étamines dans des fleurs femelles, Vuillemin croit qu'il produit simplement une hypertrophie des rudiments staminaux préexistants. STRASBURGER (3), au contraire, pense que le parasite a le pouvoir de faire apparaître les caractères mâles qui sont à l'état latent dans la fleur femelle et de transformer ainsi ces fleurs femelles en fleurs hermaphrodites; il pense même que, dans les anthères nées sous l'influence du champignon, les cellules mères du pollen pourraient s'isoler et se diviser, si l'action destructrice du parasite se trouvait retardée.

C'est aussi l'opinion de GIARD (1 et 2) qui a désigné sous le nom de castration parasitaire l'ensemble des modifications produites par un parasite animal ou végétal sur l'appareil générateur de son hôte ou sur les parties de l'organisme en relation indirecte avec cet appareil. Au point de vue physiologique, ces modifications peuvent aller depuis un simple trouble de la fonction génératrice, diminuant à peine la fécondité, jusqu'à la stérilité complète en passant par tous les intermédiaires.

Au point de vue morphologique, la castration parasitaire agit plus ou moins énergiquement sur les caractères sexuels primaires et même secondaires de l'organe parasité, elle fait souvent apparaître dans un sexe les caractères du sexe opposé. Giard distingue la castration parasitaire androgène qui fait apparaître dans le sexe femelle certains caractères appartenant ordinairement au sexe mâle, la castration thélygène qui amène le résultat opposé et la castration amphigène qui mêle les caractères des deux sexes en développant dans



chacun d'eux les caractères du sexe opposé. Lorsque la plante infectée est normalement dioïque, elle affecte, suivant que la castration est androgène, thélygène ou amphigène, les allures d'une plante androdioïque, gynodioïque ou hermaphrodite. Giard ajoute qu'il y a peut-être une relation entre ces faits et la dioïcité de certaines plantes qui serait due à l'atrophie des étamines sous l'influence d'un parasite.

Dans la classification de Giard, le cas du *Melandryum*, rentrerait dans la catégorie des castrations parasitaires androgènes, que l'on observe chez les animaux où une castration de l'organe femelle provoque l'apparition de l'organe mâle. Toutefois le cas du *Melandryum* diffère de celui des animaux à castration androgène vraie, en ce que la formation des étamines n'est point une conséquence de la castration du pistil, mais un résultat immédiat de l'action parasitaire. L'apparition et le développement des étamines se produisent à un moment où le pistil, non encore lésé, poursuit son développement. Il semble même que l'accaparement des substances nutritives par les étamines empêche le développement du pistil; en aucun cas, on ne peut supposer que l'arrêt dans le développement du pistil provoque la formation des étamines. A ce point de vue, l'apparition des étamines dans les fleurs femelles parasitées se rapproche plus des formations galligènes que des phénomènes de castration parasitaire.

D'autres faits analogues à celui du *Melandryum* ont été enregistrés. D'après MAGNIN (5), l'*Ustilago Vaillantii* produit dans les inflorescences du *Muscari comosum* des phénomènes de même nature. Certaines fleurs qui, à l'état normal, ne sont pourvues que de rudiments



staminaux, développent, sous l'influence du champignon, des anthères qui se remplissent de spores. Roze a décrit un exemplaire unique de *Carex præcox* qui présentait, avec l'épi mâle, un seul épi femelle sain. L'épi mâle contenait six ovaires envahis par un parasite, *Cintractia caricis*; celui-ci avait donc provoqué dans un épi mâle la formation d'organes femelles, comme dans la castration parasitaire thélygène. Sans vouloir rappeler ici les nombreux cas connus où un parasite rend la fleur stérile, nous ne retenons que ceux où le parasite a provoqué dans des fleurs à sexes séparés l'apparition du sexe absent.

En résumé, si l'on excepte cette action très particulière de certains parasites, il semble bien que les expériences réalisées jusqu'à ce jour, chez les Phanérogames, n'ont pas ébranlé cette notion que le sexe est déjà déterminé dans la graine.



CHAPITRE III

PHYLOGÉNIE DE LA RÉPARTITION DES SEXES

SOMMAIRE. — Priorité de monoclinie ou de la diclinie ; hypothèses diverses ; anémophilie et entomophilie. Distinction des plantes à diclinie fortement prononcée et des plantes à diclinie moins accusée. Phylogénie de la répartition des sexes chez les Composées : travaux de Hildebrand, de H. Müller, de Giard et d'Uexküll-Gyllenband. Hypothèses d'Arber et Parkin et de Lignier.

Priorité de la monoclinie ou de la diclinie. — C'est encore aujourd'hui une question discutée que celle de savoir quelle est de la monoclinie ou de la diclinie la forme qui représente l'état primitif de la fleur des Phanérogames. La circonstance que la majorité des Cryptogames ont les sexes séparés, tandis que les plus élevées des Phanérogames, les Gamopétales, possèdent des fleurs hermaphrodites porte à penser que l'hermaphroditisme est un phénomène secondaire et c'est l'opinion de LECOQ et de DELPINO (4). DAMMER pense, comme Lecôq, que la loi qui préside au développement des Phanérogames a provoqué la réunion des sexes dans une même fleur ; mais il croit que l'état ancien serait la monœcie d'où seraient sortis, d'un côté, la dioecie et de l'autre, l'hermaphroditisme, manifestation la plus récente de la répartition des sexes. Les formes les plus hautement différenciées de la structure florale sont, pour Dammer, la dichogamie



et l'hétérostylie, variétés de l'hermaphroditisme et la diécie, parce qu'elles assurent la pollinisation croisée.

Anémophilie et entomophilie. — H. MÜLLER (5) pense aussi que la fleur hermaphrodite entomophile est née de la fleur anémophile à sexes séparés et qu'il est exceptionnel de voir des plantes entomophiles, telles que les Saules, dériver de plantes anémophiles en conservant leurs sexes séparés. ERRERA et GEVAERT voient aussi dans la diécie le premier état des plus anciennes des plantes à fleurs c'est-à-dire des Gymnospermes. Par degrés insensibles, certaines espèces passèrent de la diécie à la monœcie, de la monœcie à l'hermaphroditisme. Parallèlement à cette transformation, il s'en effectuait une autre. Les insectes avaient apparu. Ils trouvaient dans le pollen des espèces anémophiles un aliment précieux et en faisaient leur profit, comme on l'observe encore aujourd'hui. Dès lors, ils purent accidentellement en transporter aux stigmates. L'entomophilie réalisa vis à vis de l'anémophilie une énorme économie de pollen, de sorte que la sélection naturelle intervint bientôt, d'une manière constante, pour fixer tout ce qui favorisait la métamorphose des anémophiles. Cette métamorphose des anémophiles en entomophiles peut être observée de nos jours. Les Saules, par exemple, sont sur la limite entre les plantes adaptées au vent et les plantes adaptées aux insectes. Ils tiennent des premières l'absence de périgone coloré, la diclinie sans trace d'organes du sexe qui manque dans chaque fleur; des secondes, ils ont le pollen cohérent, un certain parfum, la sécrétion abondante du nectar et les visites des insectes. En outre, quoique dioïques, ils montrent des tendances vers



la monœcie par la transformation assez fréquente d'organes mâles en organes femelles et réciproquement. Une Rhubarbe (*Rheum Rhaponticum*) est, suivant les observations concordantes d'Axell et de Darwin, dans un état de transition assez analogue aux Saules. Il en est encore ainsi des Euphorbiacées. *Euphorbia Paralias* est fréquemment visité par de petits Hyménoptères et des diptères; *Mercurialis*, *Acalypha* sont tout à fait anémophiles. Une transition semblable se retrouve chez les Sanguisorbées: le *Poterium* anémophile produit une quantité de pollen dans ses étamines exsertes que le vent fait constamment osciller, ses stigmates en forme de pinceaux s'étalent, prêts à arrêter quelques grains de pollen pulvérulent, il est monoïque ou polygame monoïque et ses capitules sont verdâtres, tandis que le *Sanguisorba*, genre pourtant si affine, est entomophile, ne possède que quatre étamines qui ne dépassent pas le calice et sur lesquelles le vent n'a pas d'action; son stigmate est dilaté et indivis, ses fleurs sont hermaphrodites et d'un pourpre foncé. L'antithèse est complète et cependant la parenté est intime; ce sont là deux genres frères l'un de l'autre et que Scopoli réunissait même en un seul.

S'il est incontestable que l'anémophilie a précédé l'entomophilie, on ne peut affirmer avec autant de certitude la priorité de la diclinie sur la monoëlie.

Etat plus ou moins prononcé de la diclinie. — En réalité, la question se présente sous plus d'un aspect. Quand il s'agit de plantes à diclinie fortement accusée, c'est-à-dire à fleurs mâles différentes des fleurs femelles et ne présentant dans un sexe aucune trace des organes



propres à l'autre sexe, et c'est le cas des Gymnospermes et de quelques Apétales, il faut reconnaître, avec Darwin, que l'on ne sait rien sur l'origine de ces plantes. Il est possible qu'elles soient descendues de formes anciennes d'organisation inférieure, pourvues d'abord de sexes séparés et alors elles n'auraient jamais été hermaphrodites. Mais l'hypothèse contraire est également admissible. Le professeur MATTEI a constaté chez des Cupulifères du Japon, *Castanea*, *Castanopsis* et *Pasania*, la présence dans les fleurs mâles d'un pistil rudimentaire changé en nectaire. Ce pistil indique la descendance de fleurs hermaphrodites et entomophiles. L'anémophilie et la diclinie ne seraient donc ici que secondaires et les Cupulifères ne devraient pas être considérées comme des Angiospermes primitives. Elles descendent peut-être, pense Mattei, de Rosacées unisexuées anciennes appauvries par l'anémophilie et devenues temporairement hermaphrodites et entomophiles.

Mais l'on connaît de nombreuses plantes qui, alliées de tous côtés à des hermaphrodites, présentent une diclinie moins étroite. Les unes portent sur le même individu des fleurs hermaphrodites et d'autres qui sont mâles ou femelles, d'autres présentent à la fois des individus où les sexes sont réunis et d'autres où ils sont séparés; d'un autre côté, certaines plantes dioïques, avec des fleurs peu différentes, possèdent des rudiments d'étamines ou d'ovaires. Dans tous ces cas, on est porté à penser, avec la majorité des auteurs, que les fleurs unisexuées proviennent de fleurs hermaphrodites, en d'autres termes, que la diclinie est ici secondaire.



Pourtant, comme on trouve dans certaines familles une série complète de termes de passage depuis la fleur hermaphrodite jusqu'à la fleur unisexuée, ne pourrait-on pas admettre que c'est la fleur unisexuée qui est la fleur primitive et que la fleur hermaphrodite se soit constituée plus tard par le rapprochement progressif des organes mâles et des organes femelles.

PHYLOGÉNIE DE LA RÉPARTITION DES SEXES CHEZ LES COMPOSÉES

Il y a peu de familles qui se prêtent mieux à cette étude que la famille des Composées et qui aient été l'objet de recherches plus approfondies.

Travaux de Hildebrand. — L'opinion que la fleur hermaphrodite représente chez les Composées la forme originelle a été défendue par Warming, Hildebrand et bien d'autres. Mais HILDEBRAND (4) est le premier botaniste qui se soit attaché à une étude approfondie de la phylogénie de la fleur des Composées. De ses observations qui ont porté sur 30 espèces, il n'hésite pas à conclure que la fleur unisexuée dérive de la fleur hermaphrodite. Hildebrand attribue un rôle prépondérant à la dichogamie. Les Composées sont fortement protandres ; dans un capitule, les premières fleurs épanouies, c'est-à-dire les fleurs de la périphérie doivent devenir femelles par avortement des étamines et les fleurs centrales qui s'épanouissent les dernières deviennent mâles par avortement des carpelles. Ainsi s'explique la monœcie réalisée dans *Calendula*. Hildebrand pense même que *Calendula fruticosa* pour-



rait posséder des capitules avec fleurs périphériques femelles, fleurs centrales mâles et fleurs intermédiaires hermaphrodites, et il estime qu'une telle découverte serait particulièrement instructive. Quand les fleurs femelles ou les fleurs mâles l'emporteront dans un capitule monoïque, on aura des capitules presque exclusivement femelles ou presque exclusivement mâles. De là à la diécie, somme toute, assez rare dans les Composées, il n'y a qu'un pas. *Antennaria alpina* montre en effet des capitules exclusivement femelles sans trace de l'autre sexe.

Travaux d'Uexküll Gyllenband. — M^{me} VON UEXKÜLL-GYLLENBAND a repris avec une documentation abondante cette question de la phylogénie des fleurs et des capitules des Composées. Elle s'est attachée surtout à trouver soit dans un capitule, soit dans un individu, soit dans une espèce, des formes de passage entre les types extrêmes, c'est-à-dire des formes présentant des organes rudimentaires ou incomplètement développés et à les ranger en séries de manière à montrer les transitions insensibles qui conduisent de la forme fondamentale et originelle à la forme nouvelle.

La forme fondamentale et originelle de la fleur des Composées est, pour l'auteur, la forme hermaphrodite à corolle à cinq dents, en cloche ou en entonnoir. Cette fleur a cinq anthères soudées, un seul ovule, des nectaires et un style bifide pourvu de papilles. Le capitule le plus primitif est le capitule homogame formé de fleurs toutes semblables et toutes hermaphrodites. De nombreuses Tubuliflores (Vernoniées, Eupatoriées) et de nombreuses Radiées (Inuloïdées) sont dans ce cas.



Passage de la fleur tubuleuse à la fleur ligulée.

— Les Ligulifères, remarquables par leur extrême homogénéité, possèdent aussi des capitules homogames, mais les fleurs, tout en restant hermaphrodites sont irrégulières, ligulées, c'est-à-dire à corolle déjetée en forme de languette à cinq dents. Or, cette forme hermaphrodite irrégulière se laisse facilement dériver de la forme fondamentale. Kœhne qui a étudié le développement de ces fleurs ligulées ne constate qu'une différence entre ce développement et celui des fleurs hermaphrodites régulières, à savoir que, chez les premières,

le tube de la corolle se fend longitudinalement entre les 2 pétales situés en arrière, à partir de l'insertion des étamines.

Ainsi s'explique la présence de 5 dents dans les demi-fleurons des Chicoracées. Le parallélisme entre l'ontogénie et la phylogénie est frappant chez certains *Hieracium* dont les capitules portent en même temps des fleurs régulières et des fleurs irrégulières. Dans *Hieracium barbatum* (fig. 8), la forme primitive, c'est-à-dire la fleur tubuleuse et hermaphrodite coexiste sur le même capitule avec la fleur ligulée et des

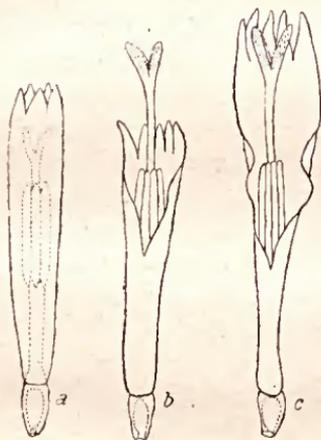


Fig. 8. — *Hieracium barbatum*.

a, fleur tubuleuse; b, terme de passage;
c, fleur ligulée. D'après Uexklül-Gyl-
lenband Gr 18.

la forme primitive, c'est-à-dire la fleur tubuleuse et hermaphrodite coexiste sur le même capitule avec la fleur ligulée et des



formes de passage. Dans celles-ci, la corolle était bien fendue, mais elle avait conservé la longueur de la corolle primitive sans prendre nettement la forme de languette ; on aurait pu prendre ces fleurs pour des fleurs ligulées à l'état jeune, si les organes sexuels n'avaient atteint leur maturité. Ces trois sortes de fleurs occupent une position déterminée dans le capitule : les fleurs ligulées à la périphérie, les fleurs tubuleuses au centre et les formes de passage intermédiaires. C'est là une première vérification d'une loi qui n'est jamais en défaut chez les Composées, à savoir que, dans un capitule, les fleurs normales occupent le centre et les fleurs les plus déformées, la périphérie.

Avec les Composées hétérogames, c'est-à-dire à capitules formés de plusieurs sortes de fleurs, nous allons nous trouver en présence d'une extrême variabilité de l'appareil floral ; mais ici encore les formes de passage permettent toujours de préciser les stades successifs par lesquels est passée la fleur primitive.

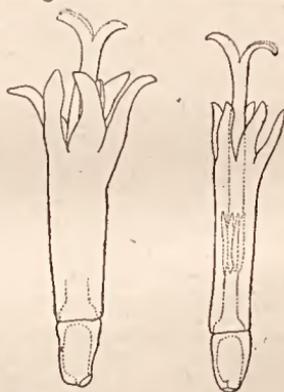


Fig. 9. — *Brachylaena nerifolia*.

Passage de la mono-clinie à la gynomonœcie. — Un premier degré de complication nous est offert par les



Composées gynomonoiques qui présentent des fleurs hermaphrodites centrales et des fleurs femelles périphériques. Chez la plupart d'entre elles, les deux sortes de fleurs sont tubuleuses et la fleur femelle ne diffère de la fleur hermaphrodite que par l'absence des étamines et une corolle réduite comme dans *Brachylaena neriifolia* (fig. 9). Les formes de passage sont rares ; dans *Conyza saxatilis*, elles se présentent avec une netteté parfaite et forment une série continue

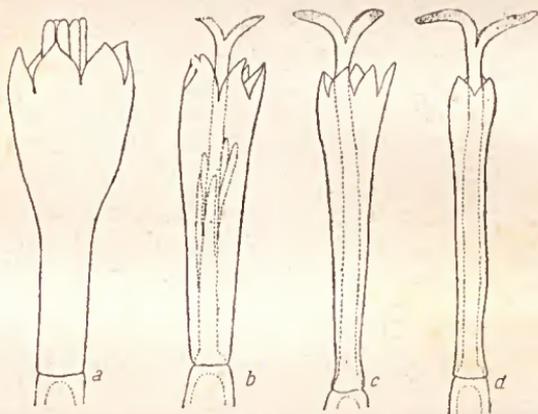


Fig. 10. — *Conyza saxatilis*.

a, fleur centrale hermaphrodite et tubuleuse; b, fleur à anthères rudimentaires et à corolle plus petite; c, fleur à anthères atrophiées et à corolle encore plus petite; d, fleur femelle de la périphérie à corolle réduite. D'après Uexküll-Gyllenband. Gr 18.

(fig. 10). La forme a est la forme hermaphrodite et centrale; b ne diffère que par l'avortement des anthères dont les rudiments sont encore visibles; en c les anthères ont complètement disparu et la corolle a un



peu diminué de taille; *d* représente la fleur femelle avec sa corolle réduite. Il est d'ailleurs exceptionnel que la corolle tubuleuse de la fleur femelle présente trois dents au lieu de cinq, comme on l'observe dans *Conyza saxatilis*.

D'autres Composées gynomonoïques présentent dans leurs fleurs femelles des variations qui frappent la corolle; chez les unes, *Haastia* (fig. 11), on la voit se réduire progressivement et finalement disparaître complètement; chez les autres, *Eri-geron* (fig. 3), on la voit au contraire grandir en devenant irrégulière et revêtir finalement la forme d'une fleur ligulée. Quel que soit le nombre des différentes formes de fleurs femelles, la forme la plus différenciée est toujours

la plus éloignée du centre et par conséquent située à la périphérie; dans *Haastia*, c'est la fleur dépourvue de corolle et réduite à son pistil et à son nectaire et, dans *Erigeron*, c'est la fleur vraiment ligulée séparée des fleurs femelles tubuleuses par des formes intermédiaires très nettes.

Mais à côté des espèces gynomonoïques à fleurs tubuleuses que nous venons d'étudier, il est d'autres

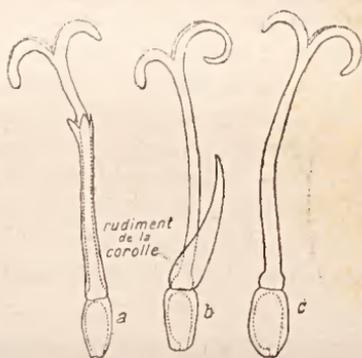


Fig. 11. — *Haastia Sinclairii*.

Trois fleurs femelles, *a*, avec corolle faiblement développée; *b*, avec rudiment de corolle; *c*, sans corolle. D'après Uexkl.-Gyllenband. Gr 18.

Composées gynomonœiques où le polymorphisme floral est plus prononcé. Ce sont des Radiées dont les capitules présentent au centre de leurs capitules des fleurs tubuleuses hermaphrodites et à la périphérie des fleurs ligulées femelles ou neutres ou bien ces deux dernières formes à la fois.

Cette forme particulière de gynomonœcie, compliquée ou non d'agamogynomonœcie, est réalisée de deux manières, suivant que les cinq dents de la corolle participent ou non à la formation de la languette des fleurs ligulées femelles ou neutres.

Les capitules de *Senecio carniolicus*, *cordifolius*, *Anthemis nobilis*, *Cotula* et *Aronicum Clusii* se développent de la première manière et les fleurs hermaphrodites tubuleuses du centre en se transformant en fleurs ligulées conservent l'intégrité de leur corolle, comme chez les Chicoracées. Mais tandis que chez les Chicoracées, l'état hermaphrodite persiste après l'acquisition de la corolle ligulée, on constate, chez les Sénécionées et des espèces analogues, un avortement précoce des anthères, si précoce chez *Senecio cordifolius* qu'il s'est manifesté avant toute modification de la corolle. Au point de vue des formes de passage entre la fleur hermaphrodite primitive d'un côté et la fleur ligulée femelle et neutre de l'autre, il est peu d'espèces aussi intéressantes qu'*Anthemis Cotula* (fig. 12). De la forme primitive centrale *a* à la forme ligulée neutre, on n'observe pas moins de quatre formes de passage : *b* et *c* représentent des passages à la fleur femelle, *d* et *e*, le passage à la fleur neutre *f*. Ces six formes de fleurs peuvent être reliées en outre par des transitions insensibles. On ne trouve point d'ordinaire sur le



même capitule ces six formes florales. Quelques capitules ne possèdent que des fleurs ligulées femelles avec ou sans transitions vers la fleur hermaphrodite,

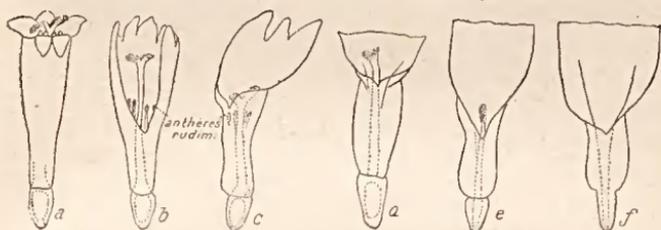


Fig. 12 — *Anthemis Cotula*.

Passage de la fleur hermaphrodite tubuleuse à la fleur ligulée femelle et à la fleur ligulée neutre. *a*, forme fondamentale; *b*, corolle fendue où les cinq dents sont encore reconnaissables, anthères rudimentaires; *c* et *d*, fleurs ligulées femelles; *e*, avortement du pistil; *f*, fleur ligulée neutre. D'après Uexküll-Gyllenband, Gr 6.

d'autres, des fleurs neutres pures, d'autres encore, des fleurs femelles avec transitions vers les fleurs neutres. Chez les exemplaires cultivés d'*Anthemis nobilis*, on peut trouver la série complète des formes florales.

Dans la seconde manière, deux dents de la corolle avortent dans la formation des fleurs ligulées; quelquefois les dents avortées sont encore reconnaissables; souvent elles ont complètement disparu. L'étude comparée du développement d'un fleuron et d'un demi-fleuron de *Doronicum caucasicum* et de *Chrysanthemum Leucanthemum* a montré que les deux dents postérieures arrêtent leur développement alors que les ébauches des anthères sont encore visibles. Dans les figures de Payer relatives à *Heliospis scabra*, on voit

de même les deux dents de la corolle arrêtées dans leur développement.

Comment reconnaître dans les espèces qui ne présentent aucune forme de passage, si elles appartiennent au premier ou au second type de développement ? Lorsque la languette présente cinq dents, il n'y a aucune difficulté. Quand la languette a trois dents, ce qui est le cas le plus fréquent, on ne peut conclure rien de précis. *Senecio cordifolius* et *Chrysanthemum Leucanthemum* ont l'un et l'autre des languettes à trois dents et cependant cinq dents sont soudées dans la corolle de la première, et trois dans la corolle de la seconde ; souvent même le bord de la languette est lisse. Dans ce cas, l'étude du développement peut seule fournir des renseignements.

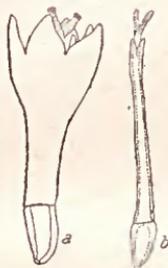


Fig. 13.

Conyza stricta.

a, fleur mâle du centre, avec ovaire sans ovule ; *b*, fleur femelle de la périphérie avec petite corolle. D'après Uexküll Gyllenband, Gr 15.

Passage de la gynomonœcie à la monœcie. — Si nous arrivons maintenant aux Composées monoïques, nous faisons un pas de plus dans le progrès de la différenciation, puisque nous voyons pour la première fois avorter la fleur hermaphrodite.

Les Composées monoïques à fleurs tubuleuses possèdent presque sans exception des fleurs femelles à corolle réduite à la périphérie de leurs capitules et des fleurs mâles au centre. La figure 13 représente une fleur mâle de *Conyza stricta* à côté d'une fleur femelle ; on y voit encore l'ovaire, mais il

ne renferme pas d'ovule et le style bifide est dépourvu de papilles. Comment ces capitules monoïques dérivent-ils de capitules purement hermaphrodites ?

L'étude de l'espèce *Conyza stricta* montre que les capitules monoïques, avant d'atteindre l'état de monœcie pure, ont traversé un court stade trimonoïque caractérisé par la présence sur un même capitule de fleurs femelles, de fleurs mâles et de fleurs hermaphrodites. Les fleurs mâles de cette espèce ne présentent, en effet, qu'un avortement incomplet des organes femelles; la division du pistil y est conservée d'une manière tenace, même lorsqu'il n'existe pas d'ovule. Ce fait mérite d'être rapproché de cet autre que la fleur femelle a définitivement cessé d'évoluer et se trouve dans une période de stabilité, lorsque les fleurs mâles sont encore en période de variation; la fleur femelle est donc phylogénétiquement plus ancienne que la fleur mâle et les Composées monoïques ont dû traverser le stade gynomonoïque, puisqu'elles proviennent de fleurs hermaphrodites.

Passage de la monœcie à la dioïcie. — Les Composées dioïques présentent dans le développement de leurs fleurs les mêmes caractères et les mêmes termes de passage que les Monoïques; il est facile de s'en rendre compte par l'examen des sept formes de fleurs d'*Antennaria dioica* (fig. 14). De la fleur hermaphrodite primitive *a*, les formes de passage *b* et *c* conduisent aux deux formes femelles *d* et *e* à corolle réduite et ne différant que par le nombre des dents; le rapetissement de la corolle s'accompagne toujours en effet d'une diminution dans le nombre des dents. Le dé-



veloppement de la fleur mâle s'y poursuit comme dans les Monoïques. La forme de passage *g* possède encore un ovule, mais le style n'est pas divisé.

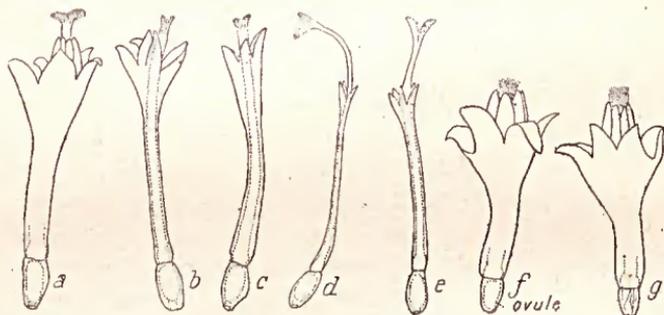


Fig. 14. — *Antennaria dioica*.

Passage de la fleur hermaphrodite à la fleur femelle et à la fleur mâle. *a*, fleur hermaphrodite fondamentale; *b* et *c*, termes de passage montrant la réduction de la corolle, *b*, avec cinq dents, *c*, avec trois et l'avortement des étamines; *d*, fleur femelle avec corolle réduite à trois dents; *e*, fleur femelle avec corolle réduite à cinq dents; *f*, forme de passage vers la fleur mâle avec un ovule dans l'ovaire et un style non divisé; *g*, fleur mâle où l'ovule a avorté. D'après Uexküll-Gyllenband. Gr 6.

L'ovule a avorté dans la fleur mâle *g*. Le développement phylogénétique des capitules est facile à suivre; chez les individus femelles, le premier état est une gynomonœcie se traduisant par la féminisation progressive des fleurs à partir de la périphérie et chez les individus mâles une andromonœcie où l'avortement des ovules commence dans les fleurs externes. Les capitules mâles sont toujours plus imparfaits que les capitules femelles et ne franchissent pas souvent l'andromonœcie.

L'Edelweiss, *Leontopodium alpinum*, est une Composée dioïque remarquable par la grande variété qu'y affecte la distribution des sexes. Le développement des fleurs mâles et des fleurs femelles s'y accomplit comme dans *Antennaria*, mais on y trouve en outre des fleurs

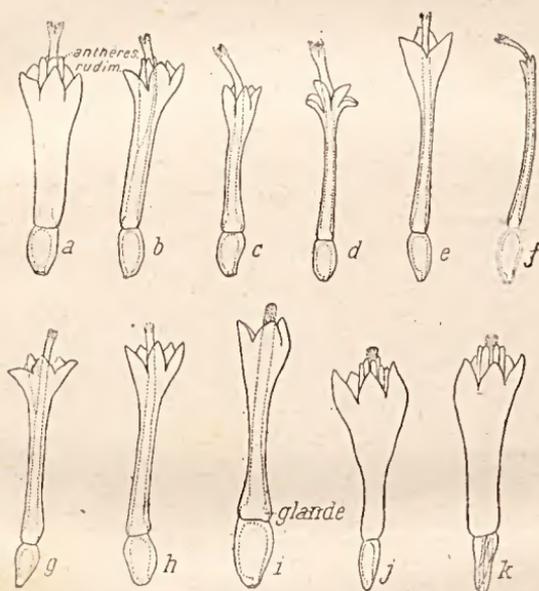


Fig. 15. — *Leontopodium alpinum*.

Passage de la fleur hermaphrodite à la fleur femelle, à la fleur à nectar et à la fleur mâle. *a*, fleur hermaphrodite; *b* à *e* formes de passage vers la fleur femelle; *f*, fleur femelle; *g* et *h*, formes de passage vers la fleur à nectar; *i*, fleur à nectar; *j*, forme de passage vers la fleur mâle; *k*, fleur mâle. D'après Uexküll-Gyllenband. Gr 6.

neutres à nectar qui ne sont que des fleurs femelles modifiées (fig. 15).



Le développement phylogénétique des capitules y est plus compliqué que dans *Antennaria dioica* et, en s'appuyant sur les termes de passage, on peut y distinguer plusieurs séries dérivées suivant des lignes divergentes du capitule hermaphrodite primitif : gynœcie primaire avec capitules entièrement femelles, androécie primaire avec capitules entièrement mâles, gynomonœcie, monœcie menant à une subdioécie mâle ou femelle, suivant la prépondérance des fleurs mâles ou femelles. FRANCHET a en effet observé sur des Edelweiss asiatiques des capitules mâles portant quelques fleurs femelles périphériques et des capitules femelles portant quelques fleurs centrales mâles. Il s'agit donc ici d'une supplantation d'un sexe par l'autre. Si la supplantation est absolue, la subdioécie conduit à la dioécie. Il existe enfin, dans *Leontopodium*, une dernière série ; celle des capitules à fleurs neutres ; c'est l'agamo-gynœcie caractérisée par des fleurs périphériques femelles à corolle étroite et des fleurs centrales neutres mêlées à des fleurs femelles pourvues d'une corolle large. Tous les capitules d'un même individu présentent la même répartition des sexes. Exceptionnellement on rencontre des individus dont l'inflorescence est formée d'un mélange de capitules exclusivement femelles et de capitules faiblement hétérogames, avec fleurons femelles de beaucoup les plus nombreux ; ce cas assez rare et qui n'avait pas encore été signalé a été constaté par Franchet sur un petit nombre de spécimens d'origine himalayenne.

L'Edelweiss est un des rares exemples où l'on ait constaté une influence de la distribution géographique sur la répartition des sexes. Franchet est le premier



qui ait signalé le singulier dimorphisme présenté par *Leontopodium alpinum*, selon que l'on a affaire à des individus d'origine européenne ou à des spécimens de provenance asiatique, les premiers étant constamment monoïques et par conséquent hétérogames, les autres se montrant tantôt hétérogames et tantôt strictement dioïques. Toutefois les recherches de M^{me} von Uexküll-Gyllenband, tout en conservant aux conclusions de Franchet une grande partie de leur valeur, ont montré qu'elles devaient être un peu modifiées. Ce sont seulement les individus alpins de l'Europe qui se montrent, sans exception, monoïques. Les individus des plaines en Europe et les individus des plaines et des montagnes en Asie montrent au contraire tous les modes possibles de répartition des sexes.

Ontogénie de la fleur des Composées. — Les recherches de morphologie comparée montrent donc que la fleur hermaphrodite régulière et les autres formes si variables des fleurs sont unies, chez les Composées, par une chaîne ininterrompue de formes intermédiaires présentant des rudiments de l'autre sexe, lorsqu'il s'agit de formes unisexuées. Un argument de valeur en faveur de l'hypothèse que la fleur hermaphrodite tubuleuse est la forme originelle résulte donc déjà de ce fait que les fleurs si polymorphes des Composées sont toutes reliées par des formes de passage à cette fleur hermaphrodite fondamentale.

D'un autre côté, le développement ontogénique qui récapitule en courtes étapes les stades du développement phylogénétique confirme cette manière de voir. M^{me} von Uexküll-Gyllenband a étudié à cet égard le



développement des fleurs de *Doronicum caucasicum* et de *Chrysanthemum Leucanthemum*. Ces deux espèces possèdent des capitules avec fleurs du disque hermaphrodites et un rang périphérique de fleurs ligulées femelles. Celles-ci ne fournissent aucune indication sur leur développement ; la languette, fortement développée est terminée en pointe ou tridentée, sans trace de lèvre inférieure et les rudiments d'anthère sont complètement défaut. Dans la fleur hermaphrodite, l'ébauche florale se présente sous la forme d'un massif cellulaire qui fait saillie sous forme de coupe : du bord de la coupe s'élèvent cinq dents qui formeront les cinq pétales et plus tard, vers le fond de la cavité, cinq nouvelles ébauches, les futures anthères et enfin l'ébauche du pistil. Le développement de la fleur ligulée femelle ne présente au début aucune différence ; mais, au moment où la corolle se différencie, au lieu des cinq dents caractéristiques de la corolle tubuleuse, l'on n'en voit apparaître que trois, les deux postérieures n'étant pas même indiquées. Les ébauches des anthères se forment comme au stade correspondant dans la fleur hermaphrodite ; mais, plus tard, lorsque le pistil se forme, les anthères ont cessé leur développement. Sur les parois du tube de la corolle adulte de la fleur ligulée femelle de *Chrysanthemum Leucanthemum*, on peut trouver les ébauches des anthères sous forme de petites languettes ; on ne les observe pas dans *Doronicum*.

Arbre phylogénétique de la répartition des sexes chez les Composées. — Quant à la distribution des sexes sur un même capitule, on peut, au milieu des



nombreux modes présentés, trouver quelque régularité dans l'évolution suivie à partir du capitule primitif, homogame, hermaphrodite et tubuliflore.

Les capitules des Composées se sont développées suivant deux séries : la série mâle et la série femelle (fig. 16.)

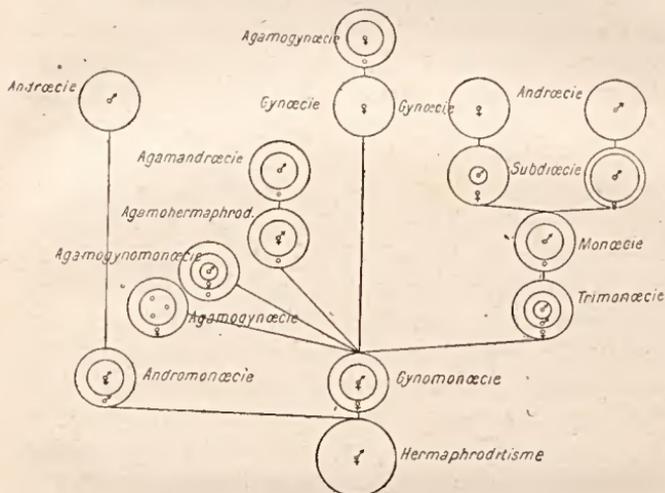


Fig. 16. — Schéma général de la distribution des sexes à l'intérieur des capitules des Composées. D'après Uexküll-Gyllenband.

La série mâle commence par la masculinisation des fleurs périphériques (andromonœcie) et se termine par la formation de capitules exclusivement mâles (andrœcie). Cette série est rare. On la rencontre alliée à la gynœcie (*Brachylaena dentata*), à la gynomonœcie (*Anaphalis yedoensis*), à l'andromonœcie et à la gynœcie (*Antennaria carpathica*), à l'andromonœcie, à

la gynomonœcie et à la gynœcie (*Antennaria dioica*); mais on ne la trouve jamais combinée à l'hermaphroditisme seul ou à l'andromonœcie seule. Cette série est incapable de tout développement ultérieur, de donner par exemple une série neutre.

La série femelle commence par la féminisation des fleurs périphériques (gynomonœcie) et de là suit une quintuple voie. La plus simple mène à la constitution de capitules exclusivement femelles et, par neutralisation des fleurs périphériques, à l'agamogynœcie (*Centaura Jacea*). La seconde se complique de la formation de fleurs mâles au milieu de fleurs femelles, d'où trimonœcie d'abord, puis monœcie, pouvant conduire à la subdiœcie, puis à la gynœcie et à l'androcœcie secondaires (*Leontopodium alpinum*). La troisième est l'agamogynœcie avec fleurs neutres centrales (*Petasites*); la quatrième, l'agamogynomonœcie avec fleurs neutres périphériques, fleurs femelles moyennes et fleurs hermaphrodites centrales. Enfin toutes les fleurs femelles se sont transformées en fleurs neutres périphériques avec des fleurs hermaphrodites au centre (agamohermaphroditisme, *Centaura Jacea*) ou des fleurs mâles (agamandrocœcie, *Centaura Jacea*).

Ainsi l'ontogénie et la phylogénie conduisent à la même conclusion, à savoir que la forme originelle de la fleur des Composées est la fleur hermaphrodite régulière et tubuleuse. La monoclinie est donc primitive dans cette famille et la diclinie, secondaire et le passage de la monoclinie à la diclinie suit, d'après M^{me} von Uexküll, des lois fixes. La différenciation se poursuit toujours dans un capitule de Composée dans le sens centripète. Si l'on considère un capitule gynomonœque



avec formes de passage, on trouve sans exception la fleur primitive hermaphrodite au centre, la fleur femelle à la périphérie et d'autant plus éloignée du centre qu'elle est plus déformée ; la différenciation commence à la périphérie et progresse vers le centre. On peut donc poser comme règle que sur un capitule on ne trouve jamais de fleurs hermaphrodites à l'extérieur et de fleurs unisexuées au centre, de fleurs tubulenses à l'extérieur et de fleurs ligulées au centre, de fleurs hermaphrodites à l'extérieur et de fleurs neutres au centre. Le souhait formé par Hildebrand que l'on puisse trouver des capitules de *Calendula* avec des fleurs périphériques femelles, des fleurs centrales mâles et des fleurs intermédiaires hermaphrodites est donc irréalisable. Le développement des fleurs femelles, plus anciennes, commence invariablement à la périphérie du capitule ; le développement des fleurs mâles commence à la périphérie s'il s'agit d'un capitule hermaphrodite, à l'intérieur des fleurs femelles, si le capitule en porte. On ne trouve jamais de fleurs mâles à l'extérieur et de fleurs femelles à l'intérieur sur un capitule. La modification de la corolle, réduction ou agrandissement, paraît être, chez les Composées, sans relation avec les changements des organes sexuels.

Travaux de Giard. Transformation de *Pulicaria dysenterica* en plante dioïque. — GIARD (3) a étudié aussi la formation des plantes dioïques chez les Composées et est arrivé à des conclusions qui diffèrent de celles de M^{me} von Uexküll. Tout en admettant que la forme ancestrale de la fleur des Composées est une forme monocline, Giard croit que, dans certains cas, cette forme avait



fait place de bonne heure à une forme dioïque d'où seraient sorties une gynodioécie d'abord, une gynomonœcie ensuite. Quand les plantes gynomonœtiques ainsi formées montrent une tendance à la diœcie, cette tendance doit être considérée comme un retour à la forme atavique dioïque. Giard observa, en 1877, à Boulogne-sur-mer, plusieurs exemplaires de *Pulicaria dysenterica* avec capitules anormaux : les uns femelles, les autres mâles avec des rayons imparfaits et dont les fleurs portaient des étamines ou des styles avortés et présentaient aussi d'autres signes de régression ; il appella A la forme mâle avec fleurs ligulées périphériques, et B la forme femelle sans fleurs ligulées. En éloignant les plantes normales qui végétaient dans le même lieu, Giard poursuivit pendant 10 ans ses observations sur ces pieds anormaux ; il put constater que l'anomalie était héréditaire et assister ainsi à la transformation d'une plante gynomonœtique en plante dioïque.

L'absence de formes intermédiaires empêche, d'après Giard, de considérer ces plantes comme dérivées d'individus hermaphrodites. Elles sont plutôt dérivées d'un ancêtre dioïque par l'intermédiaire d'individus gynodioïques dont les uns portaient des fleurs femelles de la forme B et les autres, des fleurs hermaphrodites avec rang de ligules femelles. La fleur des *Pulicaria* aurait ainsi traversé les stades suivants.

STADE I *Prosyanthera*. — Fleur-hermaphrodite. Étamines protandriques. Style 3-5 fide.

STADE II. *Propetasus*. — Capitules dioïques : les femelles présentent en partie l'état de *Prosyanthera* ; les mâles ont des fleurs à corolle plus développée, à style bifide rudimentaire ; la périphérie des capitules



mâles est garnie d'un rang de fleurs femelles à corolle bilabée.

STADE III. *Propulicaria*. — Plante gynodioïque.

STADE IV. *Pulicaria*. — Plante gynomonoïque.

Plus récemment GIARD (4) a découvert à côté des formes A ♂ et B ♀ une troisième forme C de *Pulicaria*, remarquable par l'existence à la périphérie des capitules de quelques fleurons ligulés (1 à 6); les fleurons du centre sont normaux et hermaphrodites, les fleurons de la périphérie non ligulés ont la forme bilabée à pétales aigus et inégaux des fleurons périphériques des *Centaurea*. Guidé par les vues précédentes, Giard considère la forme C comme un rappel atavique d'un stade phylogénique *Procentaurea* dans l'évolution de *Pulicaria*.

MOLLIARD (1) avait déjà essayé d'expliquer la production de la forme dioïque de *Pulicaria* par une association parasitaire intéressant les organes du végétal.

Ces formes anormales de *Pulicaria* observées par Giard sont conformes aux lois de l'évolution établies par M^{me} von Uexküll et rentrent dans le cadre des possibilités qui résultent de ces lois; au lieu de les considérer comme un retour atavique vers un ancêtre dioïque hypothétique, on devrait les interpréter comme un progrès évolutif vers la dioécie. De la forme monocline ancestrale serait sortie la forme gynomonoïque actuelle; continuant à évoluer, cette forme gynomonoïque aurait donné naissance à trois séries divergentes: la série A ♂ où la corolle des fleurs ligulées périphériques a persisté et précédée d'une trimonoécie et d'une monœcie qui n'ont pas laissé de vestiges, la série B ♀ résultant de la féminisation complète d'un capi-



tule gynomonoïque et accompagnée de la réduction de la corolle dans toutes les fleurs et la série C qui n'est qu'une agamogynomonœcie, c'est-à-dire une série gynomonoïque compliquée de l'apparition de fleurs neutres au milieu des fleurs femelles périphériques, car les fleurons à corolle bilabée signalés dans la forme C par Giard ne peuvent guère être interprétés que comme des fleurs neutres.

Travaux d'Arber et Parkin et de Lignier. —

Ainsi de nombreuses raisons plaident en faveur de l'hermaphrodisme primitif des Angiospermes; mais des recherches paléontologiques récentes apportent à cette thèse de nouveaux arguments. ARBER et PARKIN, après avoir recherché dans l'étude des végétaux vivants et fossiles les lois principales qui président à leur évolution et les caractères vraiment primitifs des Angiospermes actuelles, ont été amenés à attribuer aux premiers représentants de ces plantes des fleurs isolées organisées sur le plan suivant : un axe simple, défini, portant des feuilles distribuées en ordre spiralé; les premières, en bas, stériles et réunies en un périanthe protecteur; les suivantes formant un androcée et les dernières, un gynécée. Ces fleurs primitives sont des *Eu-anthostrobiles*.

L'*anthostrobile* dériverait lui-même d'une forme gymnospermique, le *Pro-anthostrobile* possédant la même organisation générale. Le *Pro-anthostrobile* était probablement anémophile et l'intervention des insectes venus tout d'abord pour manger le pollen aurait peu à peu amené la fermeture des carpelles et provoqué l'angiospermie. Dans la nature actuelle, ce sont les



Magnoliacées et les Renonculacées qui semblent présenter la fleur la plus rapprochée du strobile primitif. Les Amentales et les Pipérales sont dérivées du type précédent et l'unisexualité n'y est pas primitive. La production fréquente de fleurs hermaphrodites chez les Amentacées corrobore cette opinion.

Mais tandis qu'Arber et Parkin voient dans les Bennettitées les plantes fossiles les plus voisines du type pro-anthostrobile, LIGNIER qui se rallie à la conception des deux savants, dans ses traits généraux, pense que les Cycadées se rapprochent beaucoup plus du type primitif pro-anthostrobile ou héli-angiospermique et que l'hermaphroditisme du type pro-anthostrobile dérive lui-même de l'unisexualité d'un type plus primitif, appelé par Lignier le *Ptéridostrobile*. Ainsi, d'après Lignier, le phylum angiospermique et le phylum cycadéen sont sortis d'un même tronc généalogique et leur dernière phase commune a été caractérisée par l'existence de strobiles unisexués ou *Ptéridostrobiles*. Après la séparation des deux phyla, celui des Cycadées aurait conservé presque intacts les caractères généraux de la phase ptéridostrobile, les Angiospermes les auraient plus ou moins abandonnés en acquérant l'hermaphroditisme. Cette séparation se serait faite probablement dans le paléozoïque.



CHAPITRE IV

TRANSFORMATION DES PLANTES HERMAPHRODITES EN PLANTES DIOÏQUES. VARIATION LENTE OU MUTATION

SOMMAIRE. — Transformation des plantes monoclines en plante dioïques. — La gynodimorphie et l'androdimorphie sont les étapes intermédiaires entre l'hermaphroditisme et la diœcie. — Prépondérance des formes gynodimorphes. — Origine de la fleur femelle chez les plantes gynodimorphes; hypothèses basées sur la sélection. — Influence des conditions extérieures sur la production de la fleur femelle. — Hérité des deux sortes d'individus chez les plantes gynodioïques. — La production de la fleur femelle est-elle due à une mutation? Hypothèse de Burck. — Arguments tirés de la périodicité de l'anomalie. — Objections de Correns.

Transformation des plantes monoclines en plantes dioïques. — L'étude phylogénétique des sexes appuyée sur l'ontogénie et sur l'anatomie comparée nous a montré que beaucoup de plantes dielines actuelles descendent de plantes hermaphrodites. Peut-on savoir comment et pourquoi ces hermaphrodites sont devenues unisexuées? « C'est là, dit Darwin, un problème aussi curieux qu'obscur à résoudre. »

Il n'est guère possible d'admettre une transformation immédiate de la plante hermaphrodite en plante dioïque. Les nombreux intermédiaires que l'on rencontre dans tant de familles entre la monoclinie et la dielinie, la persistance fréquente ou l'apparition accidentelle dans les fleurs des dielines des rudiments



du sexe absent permettent d'affirmer que l'état dioïque n'a été atteint que par étapes successives. Le problème qui s'est imposé à de nombreux chercheurs est de savoir, d'un côté, quelles sont ces étapes, et, de l'autre, si elles sont le résultat d'une variation lente et continue ou si chacune d'elles a été réalisée chaque fois par une mutation.

La gynodimorphie et l'androdimorphie sont les étapes intermédiaires entre l'hermaphroditisme et la diœcie. — La plupart des auteurs admettent aujourd'hui que les plantes à diœcie secondaire descendent d'hermaphrodites homostylées et que la gynodiœcie, précédée de la gynomonœcie, représente la transition habituelle de l'hermaphroditisme à la diœcie. Une plante hermaphrodite produit d'abord des fleurs femelles, puis des individus femelles à côté d'individus restés hermaphrodites; ces individus hermaphrodites, à leur tour, débarrassés en partie du soin de produire les graines, voient leur pistil s'atrophier et se transforment eux-mêmes en individus mâles. Dans quelques autres cas, la transformation de l'hermaphrodite en dioïque s'est faite par une autre voie, l'androdiœcie précédée de l'andromonœcie. Une plante hermaphrodite aurait produit des fleurs mâles d'abord, puis des individus mâles à côté d'individus restés hermaphrodites; ceux-ci, devenus seuls capables de produire des graines, y consacrent tous leurs efforts et perdent leurs étamines devenues en partie inutiles.

Prépondérance des formes gynodimorphes. — Mais ce dernier mode de transition est exceptionnel,



ainsi que le prouve la rareté des formes andromonoïques et androdioïques comparée à la fréquence des formes gynomonioïques et gynodioïques.

La gynomonœcie et la gynodioœcie avec termes de passage se rencontrent, en effet, dans 34 familles :

Liliacées	Gentianacées
Amaryllidacées	Rosacées
Polygonacées	Légumineuses
Chénopodiacées	Onagracées
Alsiniées	Hippuridacées
Silénées	Plombaginacées
Scéranthiacées	Oléacées
Renonculacées	Convolvulacées
Crucifères	Polémoniacées
Cistinées	Boraginacées
Violacées	Scrofulariacées
Géraniacées	Plantaginacées
Oxalidées	Labiées
Thyméléacées	Rubiacées
Crassulacées	Caprifoliacées
Saxifragacées	Valérianiacées
Malpighiacées	Dipsacées
Iridacées	

L'andromonœcie et l'androdioœcie n'ont été constatées que dans les huit familles suivantes :

Colechiacées	Ombellifères
Ulmacées	Résédacées
Hippocastanacées	Rosacées
Graminées	Asparagées

Et encore faut-il ajouter qu'à l'exception des Ombellifères, l'andromonœcie et l'androdioœcie n'ont été constatées que dans quelques rares cas chez les autres familles.



La prépondérance des formes gynodimorphes sur les formes androdimorphes démontre que l'organe mâle présente moins de stabilité que l'organe femelle et que, dans la variation de la fleur, l'organe mâle a été plus souvent atteint le premier par la réduction. Les plus anciens botanistes, HERBERT, SCHELVER, attribuaient cette réduction plus fréquente des étamines à une corrélation entre elles et la corolle; pour eux la corolle appartenait à la partie mâle de la fleur, parce qu'elle fournissait le support et les sucs nécessaires à la formation des étamines. Aussi, la réduction qui ne peut manquer, dans certains cas, de frapper un organe aussi fragile que la corolle, devait-elle retentir sur les étamines et amener une réduction concomitante de ces organes. Il y avait là une erreur que GERTNER n'avait pas tardé à relever. Il n'en reste pas moins vrai qu'il y a une corrélation entre le développement des étamines et la grandeur de la corolle; mais cette relation n'est point telle que la supposaient les anciens auteurs et c'est l'avortement des étamines qui entraîne le rapetissement de la corolle. C'est ce qui ressort des recherches de CORRENS (4) sur *Geranium pratense*. Tandis que les corolles des fleurs hermaphrodites de cette espèce ont 40 millimètres de large, celles des fleurs femelles des plantes gynomonoïques n'ont que 30 millimètres. Dans les nombreuses fleurs intermédiaires qui portent d'une à neuf étamines fertiles et des étamines stériles à divers degrés, les pétales situés entre les étamines fertiles ou au-dessous d'elles sont beaucoup plus gros que les pétales correspondant aux étamines stériles (fig. 17). Il est vrai que chez les hybrides, où les étamines avortent d'ordinaire, la corolle reste aussi grande que chez les



espèces parentes, mais d'autres conditions interviennent chez les hybrides.

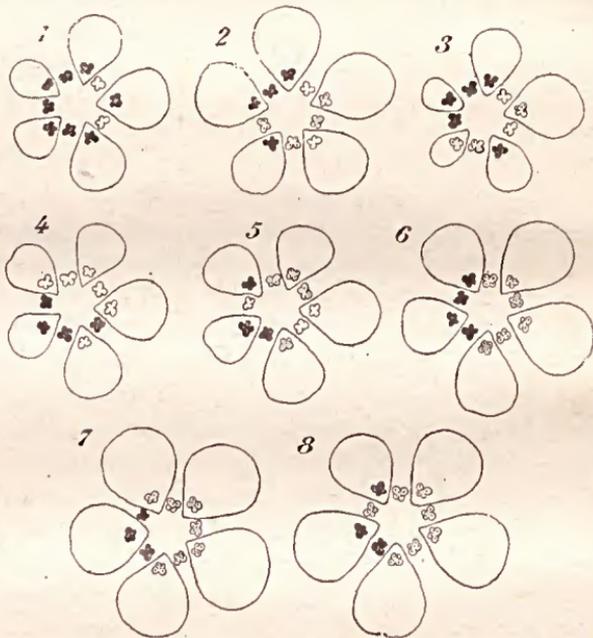


Fig. 17. — *Geranium pratense*.

Fleurs de trois pieds gynomonoïques montrant la relation qui existe entre le développement des pétales et la réduction des anthères. Les anthères parfaites sont représentées en blanc, les anthères imparfaites sont plus ou moins ponctuées ou noires suivant le degré de la réduction. D'après C. Correns.

Origine de la fleur femelle chez les plantes gynodimorphes. Hypothèses basées sur la sélection.
— Ainsi le mécanisme de la production de la fleur fe-



melle aux dépens de la fleur hermaphrodite représente le point obscur de l'évolution des plantes dielines et celui qui a le plus retenu l'attention des observateurs. Tant que la doctrine de la variation lente et continue a dominé la science, les chercheurs se sont appliqués à démontrer que la fleur femelle, apparaissant au milieu d'hermaphrodites, était le produit d'une sélection avantageuse pour la plante ou d'une adaptation patiente. Mais les diverses hypothèses émises résistent peu à la critique.

HILDEBRAND (3) expliquait la naissance des individus femelles par la protandrie. Les premières fleurs d'une plante protandre ouvrent leurs anthères et disséminent inutilement leur pollen, puisqu'il n'y a pas encore de stigmates prêts à le recevoir. Ces étamines sont donc pour la plante des organes inutiles et leur suppression est avantageuse. Cette théorie de l'épargne, conduisant de l'hermaphroditisme à la diécie n'est guère soutenable; en employant le même raisonnement on pourrait prétendre que les premiers pistils produits ne trouvant pas de pollen avortent aussi parce qu'ils sont inutiles.

H. MÜLLER (3), remarquant que l'explication d'Hildebrand ne s'appliquait qu'aux premières fleurs des protandres et non point aux individus femelles qui, chez les gynodioïques, fleurissent tout l'été à côté des hermaphrodites, proposa une autre hypothèse. Lorsque diverses formes d'une même espèce croissent au même endroit, les insectes visitent d'abord celles qui ont les fleurs les plus brillantes. Si les fleurs de quelques individus, peut-être nourris moins abondamment, sont plus petites que les fleurs des individus voisins, elles



seront visitées les dernières. Que, grâce aux nombreuses visites des insectes et à la protandrie, la fécondation croisée soit assurée, l'autofécondation devient sans utilité et les étamines des dernières fleurs visitées, c'est-à-dire des fleurs peu visibles deviennent aussi inutiles. Et cette épargne d'organes inutiles est si avantageuse pour la plante qu'elle ne tarde pas à être fixée par la sélection ; la théorie de l'épargne explique ici encore la féminisation de la fleur hermaphrodite. On peut d'abord répondre qu'il n'est pas démontré que les insectes visitent systématiquement les grandes fleurs puis les petites, les fleurs brillantes puis les fleurs obscures. Et, en admettant même l'hypothèse, il faut reconnaître que les conditions de cette espèce seraient singulièrement défavorables puisque les grosses fleurs hermaphrodites seraient fécondées les premières et à leur suite, quelques petites fleurs femelles, tandis que la masse des individus femelles à petites fleurs ne pourraient être fécondés malgré les visites des insectes, puisqu'il n'y aurait plus de pollen disponible.

DARWIN (4) combattit l'hypothèse de H. Müller et donna une autre explication de l'origine des pieds femelles. Il admettait que les individus femelles sont plus fertiles que les individus hermaphrodites de la même espèce ; la production d'une grande quantité de graines étant, pour chaque plante, d'une grande importance, cet avantage suffit pour justifier la naissance des deux sortes de fleurs. Mais il n'est pas possible de décider si les deux sortes de fleurs sont nées chez certains individus parce qu'ils étaient plus fertiles que les autres et produisaient, par suite, moins de pollen, ou si les étamines de certains individus avaient



d'abord subi une réduction à la suite de laquelle la production des graines avait augmenté.

Le principe sur lequel repose l'argumentation de Darwin, c'est-à-dire la plus grande fertilité des individus femelles a été fortement contesté.

Darwin avait trouvé que chez le Serpolet (*Thymus Serpyllum*) en pesant les graines d'un même nombre d'épis des deux formes, on obtient pour les plantes femelles un poids double de celui que l'on trouve pour les plantes hermaphrodites. ERRERA et GEVAERT se sont demandé si cette énorme différence était due à la production d'un plus grand nombre de graines, ou de graines plus pesantes. Ils ont pesé soigneusement le même nombre de bonnes graines des deux sortes et provenant de la même localité et ils ont pu constater qu'il n'y avait pas de différence sensible entre les poids des graines des deux sortes. Dans *Plantago lanceolata* qui produit en même temps des pieds hermaphrodites et des pieds femelles, l'avantage est en faveur des graines hermaphrodites.

SCHULZ a trouvé, dans beaucoup de cas, les graines des individus femelles plus lourdes que les graines hermaphrodites, mais d'une manière insignifiante. En revanche, chez les Alsiniées, il ne put trouver, dans aucune des espèces étudiées, que les capsules des fleurs femelles contiennent plus de graines que celles des hermaphrodites; de plus, les graines des capsules femelles n'étaient pas plus pesantes que celles des hermaphrodites.

CORRENS (4) qui a particulièrement étudié la fécondité des individus hermaphrodites et des individus



femelles de *Satureia hortensis*, a constaté que les premiers étaient plus féconds que les seconds.

Influence des conditions extérieures sur la production de la fleur femelle chez les plantes gynodimorphes. — Si la sélection ne peut expliquer d'une manière formelle l'apparition des fleurs femelles, l'influence des conditions vitales peut-elle donner la clef de cette transformation? Ludwig croit que, sinon toujours, du moins dans certains cas, la gynodiœcie est due à des conditions vitales défavorables, c'est-à-dire à des conditions nutritives défavorables ou à des unions consanguines prolongées.

DÜSING, dans son traité de la régulation des sexes, est arrivé à ce résultat que l'excès de nourriture favorise la formation du sexe femelle et son insuffisance, celle de sexe mâle, résultats en contradiction avec ceux de Müller; il pense aussi que des unions consanguines prolongées, agissent comme une nutrition insuffisante et favorisent la production du sexe mâle.

BEJERINCK, dans son travail sur la gynodiœcie de la Carotte (*Daucus Carota*), prétend que, dans l'état actuel de nos connaissances, il n'est pas possible de donner une explication satisfaisante de la gynodiœcie. Si la gynodiœcie doit être considérée comme une propriété utile, la sélection doit entrer en jeu et l'on doit trouver des transitions progressives entre les extrêmes. Or, il est difficile de comprendre en quoi, chez la Carotte, l'existence, dans les fleurs femelles peu visibles, de grossés anthères qui ne s'ouvrent pas, peut être utile à l'espèce. La gynodiœcie lui serait ici plutôt nuisible, mais pas assez pour compromettre son existence.



Les plantes femelles paraissent plutôt être nées par une suite d'explosions sous l'influence des conditions extérieures et en particulier des conditions nutritives. Il faudrait voir dans la gynodioécie un phénomène comparable à l'apparition d'une plante à fleurs doubles dans un semis d'une espèce à fleurs simples.

WILLIS croit aussi que la cause vraisemblable qui fait ici une fleur femelle, là une fleur hermaphrodite est attribuable aux conditions nutritives différentes d'individu à individu dans la gynodioécie, de fleur à fleur dans la gynomonœcie.

Ainsi la plupart des auteurs précédents, Ludwig, Düsing, Bejerinck, Willis, attribuent l'apparition des individus femelles chez les Gynodioïques aux conditions nutritives. Mais l'accord est loin de régner. Pour Ludwig c'est l'excès et pour Düsing l'insuffisance de nourriture qui provoque la formation des fleurs femelles. Darwin pense que les endroits secs sont favorables à l'apparition des fleurs femelles et Willis, les lieux ou les stations humides.

Hérédité des deux sortes d'individus chez les plantes gynodioïques.— Pour savoir si les influences extérieures ont une action sur la production des deux sortes d'individus d'une plante gynodioïque, ou sur les deux sortes de fleurs d'une plante gynomonœïque, il convient d'abord d'étudier les caractères héréditaires de ces deux formes. Si, en effet, les fleurs femelles ou les individus femelles devaient leur origine à un avortement des étamines provoqué par des circonstances extérieures, il ne devrait naître de leurs graines que des



plantes hermaphrodites. S'il n'en est pas ainsi, il faut trouver une autre explication.

Ce que nous savons sur l'hérédité des deux formes d'une plante gynodioïque se réduit à peu de chose. DARWIN (4) a montré le premier que les graines des individus femelles de *Thymus Serpyllum* produisent en quantité des individus des deux formes. Bejerinck signala aussi le fait que les individus femelles d'une plante gynodioïque fécondés par du pollen d'hermaphrodites produisent non seulement des hermaphrodites mais aussi des femelles et il pensait que dans ce cas la force héréditaire de la plante mère triomphe de l'influence du pollen. WILLIS, de son côté, montra que les descendants des individus hermaphrodites d'*Origanum vulgare* étaient presque exclusivement hermaphrodites ; sur 322 hampes florales, 12 seulement étaient femelles, les autres hermaphrodites.

Plus récemment CORRENS (4) a étudié l'hérédité des formes femelle et hermaphrodite dans *Satureia hortensis* et *Silene inflata*. *Satureia hortensis* est très polymorphe non seulement au point de vue de ses caractères végétatifs, mais encore au point de vue de ses organes floraux. Et l'on peut y distinguer trois sortes de fleurs : des fleurs hermaphrodites, des fleurs femelles avec rudiments d'anthers et de nombreuses autres fleurs dont les anthères, avec une taille normale et des grains de pollen formés, ne s'ouvrent pas, mais changent de couleur et se ratatinent. Il y avait aussi trois sortes d'individus, les uns avec fleurs hermaphrodites normales et fleurs hermaphrodites à anthères ratatinées, les autres avec fleurs hermaphrodites à anthères ratatinées et fleurs femelles, les



derniers enfin avec fleurs femelles seulement. La descendance de 353 hermaphrodites donne $\frac{2}{3}$ de plantes hermaphrodites et $\frac{1}{3}$ de plantes femelles. La descendance de 334 individus femelles a donné, au contraire presque exclusivement des plantes femelles.

Silene inflata existe sous cinq formes : mâle, andromonoïque, hermaphrodite, gynomonoïque et femelle, Correns a expérimenté sur les formes hermaphrodite et femelle. Ici les hermaphrodites ont donné presque exclusivement des hermaphrodites et les individus femelles ont produit un excès de pieds femelles (65) mais quelques pieds hermaphrodites (13).

Correns tire de ces observations ces deux lois à savoir que chaque forme sexuelle d'une plante gynodioïque se reproduit elle-même exclusivement ou à peu près, et que la tendance phylogénétiquement plus récente (forme unisexuée) est dominante par rapport à la forme ancienne (forme hermaphrodite).

La production de la fleur femelle d'une plante gyncdimorphe est-elle due à une mutation? — La manière dont se comporte la descendance des deux formes sexuelles des plantes gynodioïques montre qu'il s'agit ici de différences fixées par l'hérédité et que ces plantes sont nées par mutation. Le stade final de cette mutation, la fleur femelle, a pu être atteint d'enlée par un seul bond, ou bien par plusieurs bonds successifs et de moindre importance. D'ailleurs la mutation se mesure non à sa grandeur, mais à son hérédité. Toute variation pour être héréditaire doit revêtir la forme de mutation.



Cette nouvelle hypothèse qui considère les formes sexuelles d'une même plante comme des mutations ne force pas encore à abandonner ou ne réfute qu'en partie les anciennes théories biologiques sur leur origine ; car elle explique seulement comment ces formes sexuelles sont nées, et non pourquoi, une fois nées, elles se sont montrées avantageuses, ou du moins ont pu se maintenir à côté des formes originelles.

En outre, bien que la gynodioécie paraisse offrir des facilités particulières pour la formation des plantes dioïques, il ne faut pas considérer ce stade comme un intermédiaire entre l'hermaphroditisme et la dioécie, au sens que les partisans de la variation lente attachent à ce mot. Une forme gynodioïque est une forme fixée par l'hérédité et elle ne donnera pas d'espèce dioïque sans une nouvelle mutation qui provoquera l'avortement des carpelles dans les individus hermaphrodites.

Hypothèse de Burck; arguments tirés de la périodicité de l'anomalie. — C'est BURCK (3) qui a surtout insisté sur ce fait que, dans les fleurs unisexuées descendant de fleurs hermaphrodites, la disparition de l'organe mâle ou femelle, est due à une mutation, renouvelant ainsi un résultat que de Vries avait établi pour les formes à petites fleurs de *Viola tricolor*; et d'*Euphrasia officinalis* et pour les fleurs doubles qui descendent par mutation de formes à grosses fleurs, dans le premier cas, et de formes à fleurs simples dans le second.

S'il en est ainsi, les individus mâles et femelles des gynodioïques, des androdioïques et des vraies dioïques sont des variétés constantes, c'est-à-dire des variétés



dans lesquelles le caractère primitif (hermaphroditisme) est devenu complètement latent. Les individus andromonoïques et gynomonoïques qui portent sur un même individu des fleurs unisexuées et des fleurs hermaphrodites sont au contraire des races intermédiaires, c'est-à-dire des races chez lesquelles il y a antagonisme entre le caractère normal, ancestral, et le caractère nouveau, anormal.

Les individus gynomonoïques chez lesquels il y a lutte entre deux caractères antagonistes, fleur hermaphrodite et fleur femelle (fleur mâle s'il s'agit d'individus andromonoïques) se comportent, d'après Burck, comme des races intermédiaires, comme ces races bien étudiées par de Vries, *Trifolium incarnatum quadrifolium* et *Trifolium pratense quinquefolium* où l'anomalie est à l'état semi-latent.

D'abord, l'anomalie qui est ici la fleur femelle suit la loi de périodicité établie par de Vries. Burck qui a étudié à cet égard les formes gynomonoïques de *Satureia hortensis* a montré qu'un *Satureia hortensis* gynomonoïque commence sa période de floraison par la production de fleurs exclusivement hermaphrodites et que ce n'est que plus tard, quand la plante est devenue plus vigoureuse, que quelques fleurs femelles apparaissent; le nombre de ces fleurs femelles augmente jusqu'à un certain maximum, puis diminue, et la période de floraison se termine par des fleurs hermaphrodites.

Cette périodicité, on la retrouve dans les expériences de culture réalisées par WILLIS avec *Origanum vulgare*. Des individus hermaphrodites de cette plante présentaient des fleurs anormales, tout à fait femelles ou ne



possédant qu'une, deux ou trois étamines au lieu de quatre qu'elles auraient dû avoir normalement. Chez ces fleurs anormales, la corolle était un peu plus petite que chez les hermaphrodites. En semant, l'année suivante, les graines d'une de ces plantes hermaphrodites pures, il obtint 11 tiges femelles pour 322 tiges hermaphrodites. Or, une de ces plantes femelles transplantée et qui était restée femelle la première année, se transforma l'année suivante en plante hermaphrodite, avec quelques rares fleurs femelles, pour redevenir ensuite une plante femelle avec quelques rares fleurs hermaphrodites. Les plantes anormales que Willis rencontra parmi les plantes hermaphrodites semblent donc représenter des races intermédiaires nées par mutation; l'apparition de l'anomalie, c'est-à-dire la réduction de l'androcée, présente une périodicité en ce sens qu'elle se montre au moment où la plante atteint son maximum de développement.

Ainsi *Satureia hortensis* et *Origanum vulgare* peuvent être placés sur le même plan que *Trifolium incarnatum quadrifolium* et *Trifolium pratense quinquefolium*; ce sont des races intermédiaires, nommées demi-races par de Vries, dans lesquelles l'anomalie, est peu apparente, beaucoup moins que la propriété normale. Elles ont, par conséquent, une hérédité faible; les conditions nutritives favorables font apparaître l'anomalie.

Les Ombellifères andromonoïques représentent aussi pour BURCK (4) des races intermédiaires, chez lesquelles l'apparition de l'anomalie, la fleur mâle, suit la loi de périodicité. Mais ce sont des races intermédiaires bien différentes des précédentes, car c'est ici le caractère normal, ancestral, fleur hermaphrodite, qui est devenu



semi-latent et l'anomalie, la fleur mâle, qui est devenue active. Bien qu'il n'en ait pas rencontrés, H. de Vries tient de pareils cas pour possibles, et Burck croit précisément que les Ombellifères andromonoïques en sont un exemple.

En effet, quand on étudie la répartition des fleurs hermaphrodites et des fleurs mâles dans l'inflorescence d'une Ombellifère andromonoïque, on en arrive à constater que, dans l'ombelle comme dans l'ombellule, les fleurs hermaphrodites occupent toujours la place la plus favorable au point de vue de la nutrition. C'est donc précisément le contraire de ce que l'on observerait, si la plante andro-monoïque représentait une race intermédiaire comme *Trifolium pratense quinquefolium*. Ce n'est pas la fleur mâle, l'anomalie, que l'on rencontre de préférence sur les meilleures places, mais la fleur hermaphrodite. Cette fleur hermaphrodite est donc soumise à l'influence des conditions nutritives et se comporte, à tous les points de vue, comme un caractère qui se trouve dans un état semi-latent vis-à-vis de l'état actif de l'anomalie.

Objections de Correns. — Sans nier que certaines plantes polygames soient nées par mutation, CORRENS (4) ne peut admettre que l'on assimile, comme le veut Burck, les formes gynomonoïques et andromonoïques à des races intermédiaires. Dans *Satureia hortensis*, que Correns a pris lui aussi pour objet d'études, la féminisation de la fleur n'est point une mutation, mais une variation provoquée par les conditions nutritives. On trouve, en effet, dans cette plante, entre les fleurs hermaphrodites typiques pourvues de quatre



étamines fertiles et les fleurs femelles typiques ne portant que des rudiments des quatre étamines, diverses formes intermédiaires. Chez les unes, les étamines ne sont pas complètement rudimentaires, mais plus ou moins contabescentes et toutes les anthères présentent le même degré de réduction ; chez les autres, on peut trouver dans la même fleur des étamines parfaites à côté d'étamines rudimentaires, ou encore des étamines rudimentaires à côté d'étamines contabescentes, des étamines contabescentes à côté d'étamines normales et même les trois sortes à côté les unes des autres, au point que l'une des loges de l'anthère peut se comporter autrement que la seconde loge. Le terme de contabescence, créé par Gärtner, désigne, d'après Correns, une dégénérescence des anthères qui peut atteindre des degrés divers et qui les rend très différentes des étamines rudimentaires ; elles contiennent quelques grains de pollen qu'on ne trouve jamais dans les étamines rudimentaires des fleurs femelles et elles sont aussi plus grosses. Ces étamines contabescentes ne se rencontrent que sur les plantes gynomoniques à côté d'étamines normales ; on ne les trouve jamais dans les plantes femelles. Etamines contabescentes et étamines rudimentaires ne diffèrent que par le degré ; les unes et les autres sont des arrêts de développement plus ou moins précoces.

Les conditions nutritives qui sont sans influence sur les pieds femelles éprouvent toujours les pieds gynomoniques de *Satureia hortensis* : une nutrition déficiente provoque l'avortement des étamines et par suite la formation de fleurs femelles, tandis qu'une nutrition avantageuse favorise l'apparition des fleurs her-



maphrodites. En d'autres termes, les pieds femelles de *Satureia hortensis* se comportent absolument comme les individus femelles d'une plante dioïque : ils représentent une forme sexuelle nouvelle née par mutation. Les individus gynomonoiques ne sont que des variations étroitement liées aux conditions extérieures.



CHAPITRE V

LES ÉLÉMENTS SEXUELS DES PHANÉROGAMES. PROTECTION DU POLLEN. FORMATION DES GAMÈTES. LE TRAJET DU TUBE POLLINIQUE ET LA FÉCONDATION

SOMMAIRE. — La fonction de la fleur. — L'ovule. — Le grain de pollen. — Protection du pollen et de la fleur. — Durée du pouvoir germinatif du pollen. — Formation des gamètes chez les Angiospermes et chez les Gymnospermes. — Les anthérozoïdes des Gymnospermes. — Le trajet du tube pollinique. — Chalazogamie. — Double fécondation chez les Angiospermes.

La fonction de la fleur. — La fonction essentielle de la fleur est la formation de la graine, germe d'une nouvelle plante, aux dépens de l'ovule. Pendant cette transformation de l'ovule en graine, l'ovaire grossit pour former un abri ou un support suffisants à la jeune graine et se transforme en fruit. Si l'on excepte les cas de parthénogénèse où la transformation de l'ovule en graine et de l'ovaire en fruit se poursuit sans copulation préalable, on peut dire que la formation de la graine est nécessairement subordonnée chez les Phanérogames, à l'accomplissement de deux actes préparatoires : une pollinisation efficace, c'est-à-dire suivie de la formation d'un tube pollinique et une fécondation proprement dite, c'est-à-dire une fusion des éléments sexuels mâle et femelle. Ces deux phases



préalables de la formation d'un nouvel individu méritent d'être distinguées avec soin, car elles ont des effets divers qu'il est souvent possible de dissocier ; elles ont aussi une signification physiologique différente. La pollinisation est un phénomène purement végétatif nécessaire tout au moins pour assurer la survie et la première croissance de l'ovaire et des ovules ; la fécondation est un phénomène sexuel qui assure au nouvel être la transmission héréditaire des caractères des parents. Mais avant de préciser dans la vie de la fleur les rôles respectifs de la pollinisation et de la fécondation, il convient d'examiner, d'une façon très sommaire, les caractères anatomiques et physiologiques des organes reproducteurs des plantes supérieures c'est-à-dire de l'ovule et du grain de pollen.

L'OVULE

Angiospermes. — Les ovules sont de petits corps arrondis enfermés dans la partie ovarienne du pistil (Angiospermes) ou nus à la surface du carpelle (Gymnospermes).

L'ovule des Angiospermes est attaché au bord du carpelle sur le placenta par un cordon nourricier ou funicule. Il est essentiellement formé par une masse centrale ou nucelle, entourée par une enveloppe ou tégument. Le tégument laisse au sommet de l'ovule une ouverture ou micropyle, par où le nucelle communique avec l'extérieur. La surface d'attache du nucelle au tégument est appelée chalaze. L'ovule affecte des formes variées : il peut être droit, recourbé ou renversé.



Le tégument de l'ovule est unique dans un grand nombre de plantes : Gymnospermes, Gamopétales. Souvent l'ovule possède deux téguments emboîtés l'un dans l'autre, un tégument interne et un tégument externe. Le micropyle est, dans ce cas, plus développé et devient un véritable canal, formé le plus souvent par la superposition des ouvertures des deux téguments, quelquefois par l'ouverture seule du tégument interne.

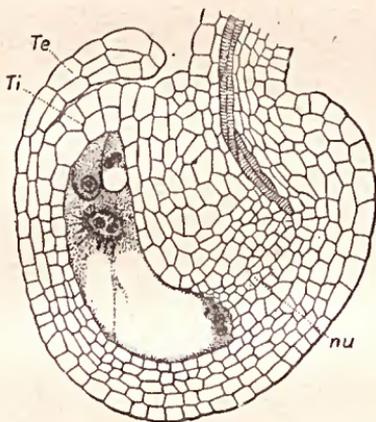


Fig. 18. — *Capsella Bursa pastoris*.

Coupe de l'ovule adulte dans son plan de symétrie avant l'arrivée du tube pollinique; la fusion des noyaux polaires est encore incomplète; *Te*, *Ti*, téguments; *nu*, reste du nucelle. D'après L. Guignard. Gr. 300.

Quand l'ovule est mûr pour la fécondation, le nucelle renferme à sa partie supérieure une cellule beaucoup plus grande que les autres, allongée suivant l'axe et pourvue d'un gros noyau; cette cellule est le sac embryonnaire et son noyau, qui résulte lui-même de la fusion de deux noyaux est le noyau secondaire du sac em-

bryonnaire (fig. 18). A la partie supérieure du sac et suspendues côte à côte à la voûte de la membrane, on aperçoit trois cellules nues, pourvues chacune d'un noyau. Deux de ces cellules sont destinées à dispa-



raître après la fécondation, on les nomme synergides. La troisième qui est insérée la plupart du temps un peu plus bas que les synergides est le gamète femelle destiné à devenir l'œuf après la fécondation : c'est l'oosphère. Enfin, dans le fond du sac, on aperçoit trois cellules placées côte à côte, pourvues d'une membrane et d'un noyau : ce sont les cellules antipodes. Les antipodes constituent d'ailleurs un groupe très variable en nombre et en durée. Dans beaucoup de plantes elles se désorganisent aussitôt après leur formation ; dans d'autres, elles subissent des divisions répétées et forment un tissu plus ou moins épais dont la fonction assez durable est de nourrir le sac embryonnaire et même l'embryon dans ses premiers développements. Dans les Gamopétales le nucelle a disparu au moment de la maturité du sac embryonnaire.

Gymnospermes. — Chez les Gymnospermes, la structure du nucelle est plus compliquée. Le sac embryonnaire constitué par une cellule beaucoup plus volumineuse que les autres, ne tarde pas à se remplir d'un tissu qui a reçu le nom d'endosperme. A la partie supérieure de ce tissu, un certain nombre de cellules, plus grandes que les autres et séparées de la paroi du sac par une rosette formée d'un nombre variable de cellules, constituent les corpuscules. Dans ces corpuscules se différencie l'oosphère. Ces corpuscules sont en tout comparables par leur structure et leur mode de développement aux archéogones des Cryptogames vasculaires. Les corpuscules sont tantôt isolés (Pin, Epicéa, Sapin), tantôt groupés en faisceau (Cyprès, Genévrier). Autour des corpus-



cules l'endosperme s'accroît dans sa portion supérieure et se relève en bourrelet en constituant une dépression

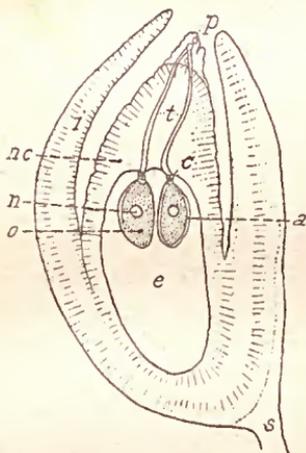


Fig. 19. — *Picea vulgaris*.

Coupe longitudinale médiane de l'ovule mûr. *e*, sac embryonnaire rempli par l'endosperme; *a*, un archégon; *c*, son col; *o*, oosphère; *n*, son noyau; *nc*, nucelle; *p*, grain de pollen; *t*, tube pollinique; *i*, tégument; *s*, aile de la graine. D'après Strasburger.

en forme d'entonnoir dont le fond est occupé par les cols des archégon. Quand les archégon sont isolés, il y a autant d'entonnoirs étroits que de corpuscules; lorsqu'ils sont groupés, il y a un seul entonnoir commun. Chez les Cycadacées, les Ginkgoacées et la Gnétacée *Ephedra*, le sommet du nucelle se désorganise et il se produit une chambre plus ou moins

élargie, la chambre pollinique qui se prolonge jusqu'au sommet du sac embryonnaire, de telle sorte que les cols des archégon sont accessibles au tube pollinique qui n'a point de tissu nucellaire à traverser. Chez les Conifères, les archégon restent recouverts par un paroi nucellaire (fig. 19). Il se forme simplement au-dessous du canal micropylaire, par dissociation des cellules périphériques du nucelle, une chambre pollinique imparfaite.



LE POLLEN

Angiospermes. — Le pollen est une poussière généralement colorée en jaune formée d'éléments microscopiques appelés grains de pollen. Un grain de pollen est toujours un complexe cellulaire en état de vie ralentie.

Chez les Angiospermes, le grain de pollen est formé de deux cellules, la cellule végétative et la cellule génératrice enfermées dans une même membrane, de sorte que le grain de pollen se présente comme une cellule unique pourvue de deux noyaux, parce qu'il ne se développe point de cloison de cellulose entre les deux cellules. Le noyau de la cellule végétative est beaucoup plus gros que le noyau de la cellule génératrice et, par conséquent, facilement reconnaissable. Le cytoplasme de la cellule génératrice, central ou pariétal par rapport au cytoplasme de la cellule végétative, peut être distingué, ainsi que l'a montré Guignard, par des réactions colorantes spéciales, et il est quelquefois entouré d'une membrane plasmatique propre. Ajoutons que la cellule génératrice est rarement sphérique; elle affecte la forme d'un fuseau d'un C ou d'une lentille.

La membrane du grain de pollen se divise le plus souvent en une couche extérieure fortement cutinisée, colorée, inextensible et imperméable, destinée à protéger le grain de pollen contre la dessiccation et une couche interne, incolore, de nature cellulosique, perméable et extensible. Dans quelques cas, la membrane du grain de pollen demeure mince et ne se diffé-



rence pas en deux couches; il en est ainsi dans *Zostera*, *Naias*, *Ruppia*, etc... La différenciation de la membrane peut être poussée plus loin encore.

La surface du pollen est tantôt lisse et égale, tantôt inégale et marquée de deux sortes d'accidents qui y dessinent comme des sculptures : certains de ces accidents sont en relief, d'autres sont en creux. Lorsque la surface présente des accidents en relief, ce sont le plus souvent des épines plus ou moins saillantes ou des tubercules, des crêtes isolées ou anastomosées en réseau. D'ordinaire, les grains épineux sont enveloppés d'une matière glutineuse, tandis que les grains lisses en sont dépourvus. Les accidents en creux sont des espaces incolores où la membrane s'est moins épaissie que partout ailleurs ; s'ils se présentent sous

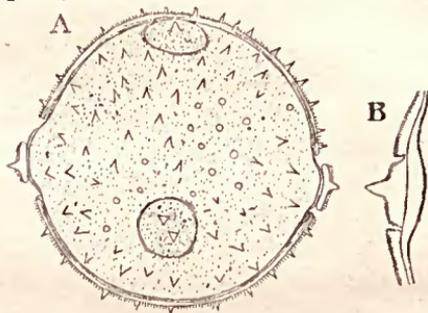


Fig. 20. — A) *Cucurbita Pepo*.

Grain de pollen vu de face et en partie en coupe optique. Gr. 240.

B) *Cucurbita verrucosa*.

Portion de coupe transversale du grain de pollen avec pore muni d'un bouchon. Gr. 540. D'après Strasburger.

forme de simples bandes longitudinales, ce sont des plis ; s'ils sont arrondis, ce sont des pores (fig. 20). Le



nombre des pores ou des plis est constant pour une même espèce. Parfois le grain présente à la fois des pores et des plis. Enfin il existe des grains qui n'ont ni pores ni plis. L'intine qui est de la cellulose non modifiée offre souvent, en face des pores ou des plis, des épaisissements destinés à être utilisés ultérieurement pour le développement du tube pollinique. Dans certains grains, l'intine n'existe qu'en face des pores et manque sur tout le restant de la surface.

Les formes que peuvent affecter les grains de pollen sont des plus variées. Le plus souvent ils sont sphériques ou ellipsoïdes, quelquefois triangulaires ou cubiques, ils sont rarement tétraédriques (*Corydalis lutea*) ou dodécaédriques (*Cichorium Intybus*). Mais ceux qui ont l'aspect le plus singulier sont assurément les grains de pollen de *Zostera* qui, au lieu de la forme arrondie ordinaire, s'allongent en longs tubes minces, placés parallèlement côte à côte à l'intérieur de la loge.

Généralement tous les grains de pollen sont de la même forme ; cependant on peut trouver, quoique très rarement, deux ou trois formes différentes pour la même espèce.

La dimension des grains de pollen est des plus variables. Les uns sont relativement très gros, comme ceux de la Courge, de la Belle de nuit qui ont 200 μ ; ceux du Fumeterre ont 40 μ , tandis que ceux de *Ficus elastica* n'ont que 7,55 μ . Les plus petits sont ceux du *Myosotis alpestris* qui n'ont que 5,5 μ de longueur sur 2,75 μ de largeur.

Le pollen est généralement de couleur jaune ; néanmoins sa couleur peut varier quelquefois dans un



même genre. Ainsi il est jaune dans *Lilium candidum* jaune safran dans *L. croceum*, rouge, dans *L. chalcidonicum*, brun rouge dans *L. fulgens*. Il est de couleur bleuâtre dans certain *Epilobes*, presque blanc dans l'*Actaea*.

Au sortir du sac pollinique, les grains de pollen

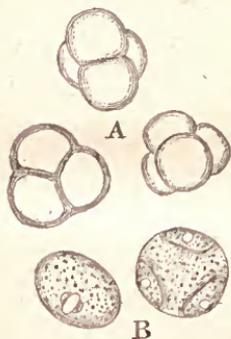


Fig. 21.

A) Grains de pollen en tétrades de *Calluna vulgaris*. B) Grains de pollen simples du Tilleul. D'après Strasburger, Gr. 250.

sont le plus souvent isolés les uns des autres, mais parfois après avoir été mis en liberté, ils demeurent soudés quatre par quatre en formant des tétrades (*Ericacées*) (fig. 21); ce sont des grains composés.

Des grains plus composés existent dans les *Mimosées* et les *Orchidées* où l'on observe d'ailleurs en même temps des grains simples. Chez la plupart des *Orchidées* et des *Asclépiadées*, tous les grains d'un sac pollinique ou de deux sacs voisins sont soudés en une pol-

linie. Chez les *Orchidées* on trouve des grains simples (*Cypripedium*), des tétrades (*Neottia*) et des pollinies.

Chez les *Mimosées* on trouve des grains simples (*Mimosa agrestis*) ou des grains réunis en tétrades (*Mimosa pudica*) ou bien des grains soudés par 8, 12, 16, 32 ou 64, suivant l'espèce considérée.

Gymnospermes. — Chez les *Gymnospermes*, le grain de pollen est d'ordinaire plus compliqué et de conformation variable avec les groupes.



Chez les Cycadées, le grain de pollen au repos est formé de trois cellules, une grande, la cellule végétative qui, ici, comme chez les Angiospermes donnera naissance au tube pollinique et deux petites ou cellules prothalliennes. De ces deux cellules, l'externe mérite le nom de cellule stérile, elle n'a pas d'équivalent chez les Angiospermes, l'interne est la cellule anthéridiale. Elle n'est pas encore l'équivalent de la cellule génératrice, mais elle l'engendrera par division au moment de la formation du tube pollinique. A cet effet la cellule anthéridiale se divisera en une cellule pédicelle et une cellule génératrice. C'est là un schéma assez général chez les Gymnospermes, mais qui est réalisé à des

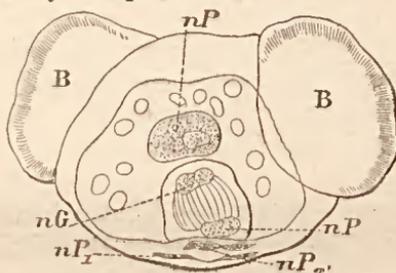


Fig. 22. — *Picea vulgaris*.

Grain de pollen pendant la division de la cellule anthéridiale; nG, noyau générateur et nP (en bas) noyau de la cellule pédicelle issus de cette division; nP (en haut), noyau de la grande cellule du grain; nP₁, nP₂, résidus nucléaires des premières divisions du grain de pollen; B, ampoules latérales formées aux dépens de l'exine. Gr. : 400. D'après E. Strasburger.

moments différents : une ou plusieurs cellules stériles, une cellule végétative, une cellule anthéridiale donnant par division une cellule pédicelle et une cellule génératrice (fig. 22). Parmi les Conifères, le *Taxus* offre des

grains de pollen monocellulaires lorsqu'ils arrivent sur la nucelle et ce n'est qu'au moment de la germination que la grande cellule donne par division la cellule anthéridiale ; il n'y a pas de cellule stérile propre, si l'on excepte la cellule pédicelle qui se forme plus tard et qui n'est que la cellule sœur de la cellule génératrice. Parmi les Cupressinées, les *Cupressus* et les *Juniperus* se comportent comme le *Taxus* et la cellule anthéridiale ne prend naissance que sur le nucelle au moment de la formation du tube pollinique, tandis que chez les *Thuia*, *Biota*, *Chamaecyparis*, la cellule anthéridiale se trouve au contraire formée dès le sac pollinique.

Le grain de pollen des Abiétinées comprend toujours plusieurs cellules stériles propres ou cellules prothalliennes dont les premières se résorbent de bonne heure, deux généralement, et en outre une cellule anthéridiale et une cellule végétative. Il en est de même du grain de pollen de *Ginkgo* au repos.

Protection du pollen. — KERNER VON MARILAU (1) a étudié avec soin, dans un gros travail, les moyens de protection du pollen contre les dommages d'une dissémination ou d'un mouillage prématurés. Il a décrit les mécanismes qui protègent le pollen visqueux et cohérent des fleurs entomophiles contre la pluie et la rosée, mécanismes si différents de ceux que l'on rencontre chez les plantes anémophiles où le pollen pulvérulent, formé d'éléments isolés, est contenu dans des anthères facilement accessibles au vent.

La protection du pollen chez les plantes entomophiles est réalisée par des organes et des procédés très divers. Ici ce sont des parties du pistil ou de l'androcée qui



s'adaptent à ce rôle : stigmates pétaloïdes de l'*Iris*, disque stigmatoïde des *Aspidistra*, connectif cotyloïde du *Vinca*, appendices en forme de capuchons des étamines d'*Asclepias* ; là interviennent les pièces du périanthle, lèvres supérieures en forme de toit des Labiées et des Scrofulariacées, dents de la corolle des *Phytoloma*, tubes corollins étroits cachant le pollen, poils ou écailles placés à l'entrée du tube de la corolle, fleurs pendantes à corolle en forme de cloche ou de coupe. Ailleurs la protection est réalisée par les gaines des feuilles ou par des bractées en forme de nacelles. Enfin, il faut citer l'ouverture et la fermeture périodiques des fleurs et les courbures des pédicelles floraux. Souvent plusieurs mécanismes protecteurs se combinent dans une même fleur. Kerner croit pouvoir poser comme une loi générale relative à la protection du pollen contre les inconvénients dus au mouillage prématuré que cette protection est d'autant plus parfaite que la quantité de pollen produite par une espèce est moindre, que sa cohésion est plus grande, que l'intervention des insectes est plus nécessaire et que la durée de l'épanouissement est plus faible.

Les relations étroites qui existent entre le régime météorologique et l'accomplissement de la pollinisation ont conduit Kerner à comparer les moyens de protection du pollen dans des régions botaniques pourvues de climats différents. Les plantes des régions alpines, où les précipitations atmosphériques sont fréquentes, sont exposées, au moment de leur anthèse, durant le jour à la pluie ou à la neige et durant la nuit à la condensation de la rosée. Aussi ne trouve-t-on point chez les plantes alpines des fleurs avec étamines exsertes et pollen



cohérent ; par contre, toutes les espèces alpines, *Gentiana*, *Primula*, *Androsace*, *Soldanella*, *Pedicularis*, *Campanula*, *Phyteuma*, *Euphrasia*, *Veronica*, *Viola*, *Ranunculus*, *Pulsatilla*, etc., ont acquis un ou plusieurs des mécanismes protecteurs déjà étudiés.

Bien différentes se montrent les plantes des territoires pauvres en pluies, tels que l'Australie avec leurs nombreuses Mimosées, Myrtacées, Protéacées chez lesquelles on n'observe ni ouverture ni fermeture périodiques, ni sommeil des fleurs. Les filets staminaux rigides des espèces indigènes d'*Acacia*, de *Callistemon*, de *Calothamnus* et de *Metrosideros*, ainsi que les supports en forme de colonne des pistils de Protéacées, préminent sans protection hors du périclype et sous cette forme seraient infailliblement détruits dans des régions pluvieuses ; chez ces plantes ce n'est point la corolle qui sert d'attrait pour les insectes, mais bien la couleur rouge ou jaune des étamines et l'odeur des nectaires. Quelques plantes de la flore européenne telles que certaines Ericacées et certaines Boraginacées possèdent, comme les plantes anémophiles, un pollen pulvérulent et en même temps des moyens de protection pour ce même pollen ; c'est que, dans ce cas, le pollen est en partie expulsé des anthères par les secousses qu'impriment aux étamines les insectes butineurs. Les Saules et les *Pachysandra* du nord de l'Amérique paraissent offrir une exception à la règle précédente en ce qu'ils offrent aux insectes un pollen visqueux dépourvu de toute protection. Mais, chez ces plantes, la longue floraison des chatons, l'ouverture successive des sacs polliniques, l'épanouissement d'un si grand nombre de fleurs obvient à une forte perte de pollen sous l'influence de la pluie.



Protection de la fleur. — Ce n'est pas seulement le pollen, c'est la fleur tout entière qui a besoin d'être protégée. Qu'une feuille soit modifiée dans sa forme ou dans sa taille par la morsure d'un insecte ou la formation d'une galle, sa fonction n'est point supprimée, elle n'est que diminuée. Il en va tout autrement pour la fleur; les mécanismes qu'elle présente sont si compliqués, dit Kerner, qu'il est de toute nécessité que tout y soit bien ajusté et qu'un rouage trop court et trop mince y détraque la machine. Et l'auteur cite comme exemple le Colchique et le *Sternbergia* chez lesquels, par suite de la fermeture vespérale, une partie du pollen reste adhérente aux feuilles du périgone; si les insectes butineurs font défaut, l'autofécondation se produit infailliblement quand, au dernier jour de l'anthèse et après la fermeture de la fleur, les feuilles du périgone s'allongent de manière à porter le pollen sur le stigmate. La moindre blessure du périgone empêcherait l'autopollinisation.

La fleur est exposée à des accidents de deux sortes, d'un côté les accidents dus aux agents météorologiques, froid, sécheresse, vent, pluie, etc., de l'autre, les blessures des animaux, soit qu'il s'agisse d'animaux qui la dévorent, soit qu'il s'agisse d'intrus qui s'installent dans son intérieur et, sans profit pour elle, gaspillent son pollen ou son nectar.

La fleur résiste à des conditions météorologiques défavorables par des mouvements correspondant aux oscillations de ces conditions. Ces mouvements qui se rencontrent chez de nombreuses plantes consistent en des courbures répétées des pédicelles floraux. Pendant la nuit ou par un temps pluvieux, les pédicelles sont



courbés vers le bas de manière à protéger la fleur contre la pluie, contre la rosée ou contre le rayonnement, tandis que, par les jours clairs, l'ouverture de la fleur se redresse vers le soleil ou vers le zénith. HANS-GIRG a décrit avec soin ces mouvements des pédicelles floraux dans les *Oxalis*, les Anémones et les inflorescences des Ombellifères. Les fleurs des *Oxalis Acetosella*, *O. stricta* sont par les jours ensoleillés et chauds dressées sur leur pédicelle vertical, l'ouverture tournée vers le soleil; vers le soir ou si la pluie survient, les fleurs se ferment et leurs pédicelles se courbant de plus en plus vers le bas deviennent pendants. Au matin suivant, par un temps nuageux, froid ou pluvieux, les pédicelles ne se redressent qu'incomplètement; quand la température s'élève et quand le temps devient beau, les pédicelles floraux sont redressés complètement vers midi et se tournent vers le soleil. S'il survient un changement subit dans le temps, les pédicelles s'incurvent de nouveau et gardent cette position, à moins que le temps ne redevienne beau, auquel cas la fleur cherche de nouveau les rayons solaires. Ces mouvements se répètent jusqu'au flétrissement de la fleur. Vöchting a étudié et expérimenté des mouvements analogues dans diverses espèces d'Anémones. Les inflorescences des Ombellifères présentent ces mouvements avec plus d'énergie dans leur jeunesse que dans les périodes tardives de l'anthèse. Les ombelles dressées dans le jour deviennent pendantes pendant la nuit. Ces mouvements se produisent aussi dans les jeunes fruits qui forment le nid d'oiseau.

Les procédés qui protègent la fleur contre la dent des gros animaux ne diffèrent pas de ceux qui sont connus pour les feuilles et les autres parties végéta-



tives. Mais la fleur a besoin d'une protection particulière contre les insectes qui, armés d'une cuirasse de chitine, ne se laissent pas arrêter par les piquants ou les épines et contre ces intrus de petite taille qui, incapables de jouer un rôle dans la pollinisation, déchirent la fleur, dispersent le pollen ou dérobent le nectar destiné à attirer les insectes. La variété des parasites qui s'installent dans les fleurs explique la variété des procédés de défense.

Un premier moyen de défense consiste, d'après Kerner, dans la production d'alcaloïdes ou d'essences agréables aux hôtes utiles à la fleur, mais dangereux pour de nombreux animaux. Au premier rang des ennemis des plantes se trouvent les chenilles des papillons et les mammifères herbivores. Kerner a observé à maintes reprises que le bétail flairait les fleurs de nombreuses plantes sans y toucher ou même broutait les feuilles sans toucher aux fleurs.

Dans d'autres cas, les feuilles forment des sortes de coupes où s'accumule l'eau de pluie et d'où sort l'inflorescence ainsi protégée contre les insectes rampants (Broméliacées, *Dipsacus*, *Silphium*). C'est par un procédé analogue que se protègent certaines fleurs qui s'ouvrent le matin seulement alors que la rosée arrête les insectes dépourvus d'ailes. Ailleurs la plante sécrète des substances gluantes ou des latex, ou bien des poils se développent à l'intérieur des fleurs et sont suffisants pour arrêter les intrus de petite taille. Enfin beaucoup de fleurs enferment leur nectar dans un éperon.

Il est bien certain que beaucoup de ces adaptations signalées par Kerner sont contestables et il suffit de rappeler que les alcaloïdes qu'il considère comme un moyen de défense sont regardés plutôt aujourd'hui



comme un stade de l'évolution de la matière azotée, mais beaucoup de ces observations sont exactes ; si elles ne sont pas des adaptations directes dans le sens qui dominait à ce moment la biologie florale, elles sont cependant des constatations de faits peu douteux et elles gardent leur valeur jusqu'à ce qu'elles aient reçu une interprétation plus scientifique.

Durée du pouvoir germinatif du pollen. — La durée du pouvoir germinatif du pollen a été étudiée par MANGIX au moyen de cultures en milieu artificiel solide et pourvu de substances nutritives. Cette durée est très variable et l'auteur n'a pas pu établir de relation entre la conservation de cette propriété et la nature des fleurs (dichogamie, cléistogamie).

Ainsi, le pollen de Pervenche, plante à fleurs cléistogames, conserve son pouvoir germinatif pendant soixante jours, bien que les fleurs ne persistent que pendant un mois environ. On peut cependant conclure que la durée est très courte chez les plantes qui fleurissent longtemps (*Cerastium vulgatum*, *Rumex Acetosella*).

Durée de la faculté germinative.

<i>Oxalis Acetosella</i>	1 jour
<i>Cerastium vulgatum</i>	3 »
<i>Rumex Acetosella</i>	5 »
<i>Plantago major</i>	12 »
<i>Papaver Rhoeas</i>	20 »
<i>Polygonatum vulgare</i>	30 »
<i>Atropa Belladonna</i>	34 »
<i>Vinca minor</i>	55 »
<i>Agraphis nutans</i>	70 »
<i>Narcissus Pseudo-Narcissus</i>	80 »



Lorsque les conditions de milieu sont favorables, tantôt la germination commence aussitôt (*Plantago major*, Coquelicot, Pervenche), tantôt la germination n'a lieu que plusieurs heures ou même plusieurs jours après le semis (*Pinus sylvestris*, *Picea excelsa*). Il arrive alors que la germination présente un optimum de rapidité qui a lieu au bout d'un certain nombre de jours après la récolte; pour l'Epicéa, cet optimum aurait lieu quarante jours après la récolte.

La lumière diffuse a une influence sur la rapidité du phénomène qui est, suivant les cas, très variable. Certains pollens germent plus vite à l'obscurité qu'à la lumière; c'est tout le contraire chez le *Yucca gloriosa*, le Coquelicot. La Capucine est indifférente à cette action.

Germination du grain de pollen. Formation des gamètes mâles. — Lorsque le grain de pollen, mis en liberté par la déhiscence des anthères, trouve réunies dans le milieu extérieur, un certain nombre de conditions, eau, air, température convenable, il se met à germer, c'est-à-dire qu'il abandonne l'état de vie ralentie pour passer à l'état de vie active. En ce qui concerne les conditions de la germination, Jost a partagé les grains de pollen en trois types: ceux qui ne réclament que de l'eau pour entrer en germination, les autres substances ne faisant qu'entraver le phénomène (Graminées), ceux qui ont besoin, avec l'eau, d'une substance chimique déterminée, contenue dans le stigmate, lévulose ou acides organiques, ceux qui ne germent que dans une solution de sucre de concentration déterminée, sans qu'on sache si



le sucre agit comme aliment ou par ses propriétés osmotiques.

Le protoplasme absorbant une certaine quantité d'eau se gonfle et, ne pouvant rester emprisonné dans l'enveloppe inextensible de cutine, pousse devant lui, par un pore ou un pli, sa membrane interne, qui s'allonge en un tube grêle, le tube pollinique. Au fur et à mesure que le tube pollinique s'accroît par son extrémité, le protoplasma, les noyaux et les réserves s'y introduisent abandonnant en partie la cavité du grain. Le noyau végétatif qui préside à la formation du tube pollinique y pénètre tantôt avant, tantôt après le noyau générateur. Tandis que le noyau végétatif ne se divise jamais, le noyau générateur présente, ainsi que le protoplasme qui l'entoure, une bipartition qui peut précéder la germination du grain de pollen, mais qui le plus souvent ne s'accomplit que dans le tube pollinique. Les deux noyaux nés de la bipartition du noyau générateur constituent les gamètes mâles. Leur forme est très variable; mais qu'ils soient plus ou moins allongés, contournés en spirale ou vermiculaires, ils ne présentent point chez les Angiospermes de cils vibratiles formés aux dépens du protoplasma, ils sont dépourvus de mobilité. Ce ne sont point, en un mot, de véritables anthérozoïdes et l'on comprend la nécessité d'un tube pollinique pour amener, chez ces plantes qu'on a nommées siphonogames, les gamètes mâles au contact des éléments femelles.

Anthérozoïdes des Gymnospermes. — La plupart des Gymnospermes forment, comme les Angios-



permes, des gamètes mâles immobiles. Le grain de pollen germant sur le nucelle émet un tube pollinique formé aux dépens de la cellule végétative et qui conduit jusqu'au col des archéogones les deux gamètes formés. Mais des découvertes relativement récentes ont montré que trois de ces plantes, deux Cycadées, *Cycas* et *Zamia* et une Conifère, *Ginkgo*, développent de véritables anthérozoïdes. Étudiés dans *Cycas* par IKENO (1896, 1898), dans *Ginkgo* par HIRASE (1896), 1898) par WEBER (1897) et par FUJII (1900) et dans *Zamia* par WEBER (1897, 1901), les anthérozoïdes de ces plantes offrent une étroite ressemblance avec ceux des Fougères.

Étudions, par exemple, la formation des anthérozoïdes dans *Zamia*, dont Weber a donné une description très complète. Le grain de pollen mûr est formé d'une cellule végétative plus grande et de deux cellules prothalliennss pourvues seulement d'une membrane plasmatique (fig. 23). La première de ces cellules prothalliennes, appliquée contre la paroi, est planconvexe et l'autre, qui représente la cellule anthérienne, fait saillie dans la cavité de la cellule végétative. Le grain de pollen germe dans la chambre pollinique, après avoir franchi le micropyle par une sorte de succion. Le tube polyclinique fait saillie hors de l'exine et, contrairement à ce qui se passe chez les Conifères et les Angiospermes, il ne se dirige pas vers les archéogones, mais sur les côtés vers le nucelle, où il se ramifie en servant à l'absorption des substances nutritives (fig. 24). L'extrémité opposée pourvue encore de son exine et occupée par les cellules prothalliennes est tournée vers les archéogones. La



cellule anthéridisale se divise alors suivant la règle en une cellule pédicelle et une cellule génératrice. A ce

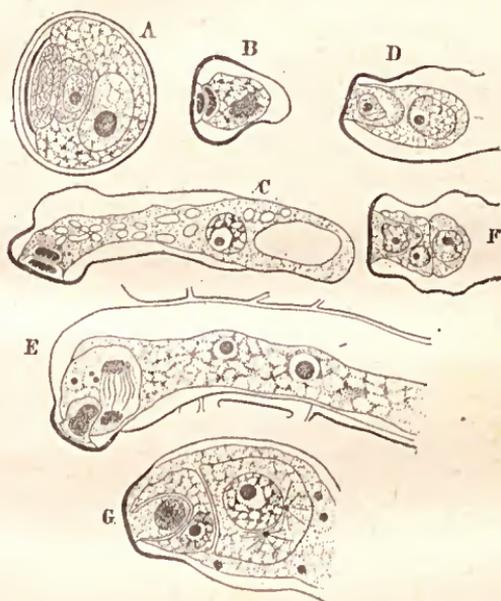


Fig. 23. — Grain de pollen de *Zamia* et son développement.

A, Grain de pollen mûr : le trait noir représente le vestige d'une cellule prothallienne ; B, début de la germination du grain de pollen ; C, stade plus avancé : le noyau végétatif a pénétré dans le tube pollinique ; D, la cellule stérile et la cellule anthéridiale ont augmenté de taille ; E, le noyau de la cellule anthéridiale est en voie de division ; F, la cellule anthéridiale s'est divisée en cellule du pied de l'antheridie et en cellule génératrice ; G, apparition des blépharoplastes. D'après Weber.

moment, apparaissent des organes destinés à former la bande ciliée des anthérozoïdes et nommés blépharo-

plastés; ce sont, à l'origine, des granules faiblement colorables entourés de stries protoplasmiques rayon-

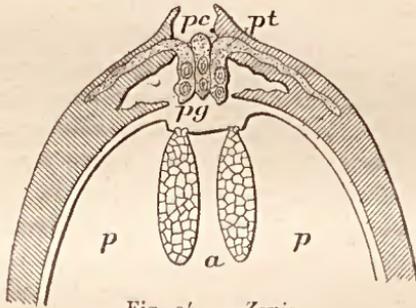


Fig. 24. — *Zamia*.

Représentation schématique de l'extrémité supérieure du nucelle montrant l'extrémité du grain de pollen opposée au tube pollinique en voie de croissance dans la cavité qui surmonte les archéogones; a, archéogones; p, endosperme; pc, chambre pollinique; pt, tubes polliniques; pg, grains de pollen. D'après Weber.

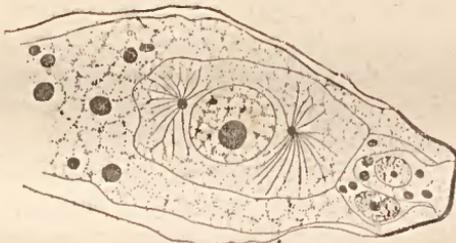


Fig. 25.

Cellule génératrice du tube pollinique de *Zamia* après sa croissance et avant sa division; les blépliaroplastes se sont placés en deux points opposés du noyau, correspondant au grand axe du tubo pollinique. D'après Weber.

nantes et placés aux deux pôles de la cellule génératrice (fig. 25). Lorsque la cellule génératrice, en se

divisant, a produit les deux gamètes séparés par une membrane plasmique, le blépharoplaste a subi des modifications; il a grandi en s'entourant d'une membrane qui paraît fragmentée parce qu'elle est formée de granulations disposées en ligne brisée; les stries rayonnantes ont disparu et à l'intérieur se trouve un délicat réseau hyalin. A la fin de la division de la cellule génératrice, le blépharoplaste est représenté par une masse irrégulière ou sphérique de granules, dérivés de la fragmentation de sa membrane. Pour former la bande ciliée de l'anthérozoïde, le blépharoplaste prend d'abord la forme d'un délicat cordon faiblement colorable et étendu de la masse des granules au noyau de la cellule. Le cordon s'épaissit ensuite et s'enroule en hélice en acquérant des cils qui sont ou les anciennes stries du blépharoplaste transformées ou bien des formations nouvelles; le blépharoplaste décrit cinq ou six tours d'hélice et embrasse en moyenne la moitié de la cellule (fig. 26). L'anthérozoïde de *Zamia* est, sans doute, le plus grand des gamètes que l'on connaisse chez les végétaux; il peut avoir 332 μ de long sur 306 de large; il est facilement visible à l'œil nu.

Durant les derniers stades de la formation des anthérozoïdes, l'extrémité du tube pollinique, la plus voisine des archéogones s'accroît vers ces organes, puis se brise au sommet livrant ainsi passage aux anthérozoïdes qui nagent dans un liquide qui surmonte l'endosperme et qui est sécrété soit par les archéogones, soit par le tube pollinique. Ils pénètrent ensuite dans l'œuf au sommet duquel ils abandonnent leurs protoplasmes et leurs bandes ciliées et seuls les noyaux mâles vont se fusionner avec les noyaux femelles. Un



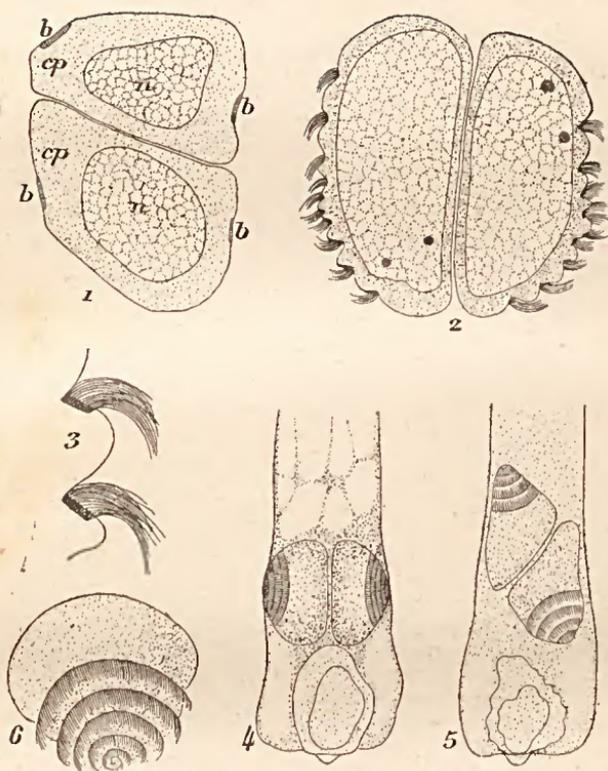


Fig. 26. — *Zamia integrifolia*.

1, Anthérozoides jennes formés par la division de la cellule génératrice montrant en section transversale la bande spiralee formant un tour; n, noyau; cp, cytoplasme; b, bande spiralée. Gr. : 200. 2, section transversale d'antherozoides presque mûrs avec cils. Gr. : 200. 3, section transversale de la bande spiralée montrant le point d'attache des cils. Gr. : 900. 4 et 5, antherozoides un peu avant complète maturité, à l'intérieur des tubes polliniques placés dans une solution de sucre à 10⁰/0. Gr. : 100. 6, antherozoido mûr. Gr. : 90. D'après Weber.



seul anthérozoïde suffit à féconder un archégone (fig. 27).

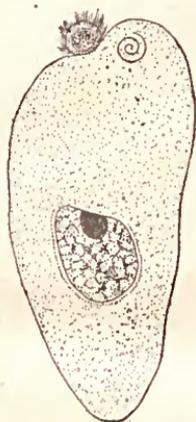


Fig. 27. — Fécondation dans *Zamia*.

L'oosphère immédiatement après l'union des noyaux mâle et femelle; la bande ciliée de l'anthérozoïde qui a pénétré occupe l'extrémité supérieure de l'oosphère; on voit au sommet de l'œuf un second anthérozoïde, essayant de pénétrer. D'après Weber.

Ainsi, chez ces plantes qu'on peut appeler zoïdiogames, les gamètes mobiles se dirigent seuls vers les organes femelles; le tube pollinique devenu inutile s'adapte à une autre fonction, la fonction nourricière. C'est un point de ressemblance très étroit avec les Cryptogames vasculaires.

Le trajet du tube pollinique et la fécondation chez les Angiospermes. — C'est AMICI qui découvrit, en 1823, la germination du pollen et la formation du tube pollinique sur le stigmate de *Portulaca oleracea*. Peu après, en 1827, BRONGNIART observait la germination du pollen sur le stigmate de diverses plantes et constatait, en outre, que le tube pollinique formé pénétrait

plus ou moins profondément dans le tissu du stigmate; ayant ainsi pénétré, le tube s'ouvrait à son extrémité et versait la substance fécondante dans les interstices du tissu conducteur. Cette substance fécondante était recueillie par un tube émané du sommet du nucelle, le tube conducteur du mamelon d'imprégnation et était ainsi portée jusqu'au sac embryonnaire.

En 1830, dans une lettre écrite à Mirbel, Amici (2) confirmait l'observation de Brongniart concernant la pénétration du tube pollinique dans le stigmate, mais il niait que le tube pollinique déversât son contenu dans les espaces intercellulaires du tissu conducteur. Le tube pollinique se continue sans interruption du stigmate au micropyle de l'ovule; il s'allonge peu à peu, descend par le style et va se mettre en contact avec l'amande. Amici avait même compris la fonction du tissu conducteur lorsqu'il dit : le tube pollinique reçoit de ce tissu une nourriture et un accroissement de matière pour pouvoir se distendre jusqu'à la longueur nécessaire.

Toutes les recherches postérieures ne firent que confirmer les travaux d'Amici; et l'on admettait encore, il y a peu d'années, que le tube pollinique pour se rendre du stigmate au sac embryonnaire suivait, chez les Angiospermes, un chemin invariable représenté par le canal styloïde, le micropyle et le canal micropyle (fig. 28).

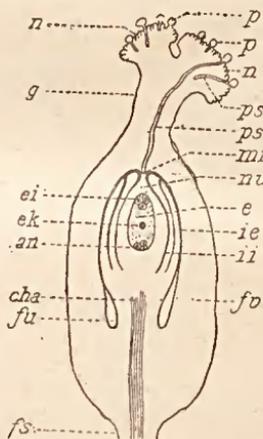


Fig 28. — *Polygonum Convolvulus*.

Ovaire pendant la fécondation ; fs, pedicelle florale ; fu, funicule ; cha, chalaze ; nu, nucelle ; mi, micropyle ; ii, tegument interne ; ie, tegument externe ; e, sac embryonnaire ; ek, son noyau ; ei, appareil sexuel ; an antipodes ; g, style ; n, stigmate ; p, grain de pollen ; ps, tubes polliniques. D'après Strashurger. Gr. : 32.

Chalazogamie. — TREUB (2), le premier, en 1891, démontra que cette règle n'était point générale et que dans un groupe de plantes, les Casuarinacées, le tube pollinique se comportait de façon différente. Chez ces plantes, le tube pollinique tout en parcourant l'intérieur des tissus arrive à la chalaze, pénètre à son niveau dans le nucelle et gagne le sac embryonnaire sans passer par le micropyle et le canal micropylaire. Et, s'appuyant sur ces faits, Treub pensait que les Casuarinacées devaient être séparées du reste des Angiospermes pour former le groupe des Chalazogames opposé à toutes les autres Angiospermes qui sont porogames. Mais il se refusait à voir dans les Casuarinacées une famille transitoire entre les Gymnospermes d'aujourd'hui et les autres Angiospermes vivant actuellement. A l'apparition des Angiospermes, le micropyle ayant perdu sa fonction de canal conducteur du grain de pollen, puisque celui-ci germait non plus sur le nucelle mais sur le stigmate, le tube pollinique dut pour rejoindre le nucelle chercher une autre voie qui, pour la majorité des Angiospermes actuelles, est représentée par le micropyle et pour d'autres, par la chalaze.

Mais des recherches postérieures vinrent démontrer que la chalazogamie n'était pas spéciale aux seules Casuarinacées. NAWASCHIN et BENSON la découvrirent en 1892 et 1893, dans les Bétulacées, Corylacées, Juglandacées et BILLINGS, en 1903, dans *Carya olivæformis*.

Nawaschin montra, en outre, dans *Ulmus effusa* et peu après dans *Ulmus pedunculata* et *Ulmus montana* que le tube pollinique suit une voie un peu différente de celle qui est caractéristique de la Chalazoga-



mie. Là, en effet, le tube pollinique n'entre ni par le micropyle ni par la chalaze; ordinairement, après avoir parcouru l'intérieur du funicule et du tégument, il rejoint le canal micropylaire et pénètre dans le sommet du nucelle (fig. 29).

Nawaschin, à l'opposé de Treub, considère la chalazogamie comme un terme de passage entre la croissance intercellulaire du tube pollinique des Gymnospermes qui s'enfonce dans le nucelle et la croissance libre de ce tube à travers la cavité ovarienne des Angiospermes. La cause déterminante de la chalazogamie serait l'impossibilité pour le tube pollinique de croître à travers la cavité ovarienne.

Plus tard, le parcours intercellulaire du tube pollinique fut découvert chez les Cannabinées par ZINGER, chez *Cynomorium coccineum* par PIROTTA ET LONGO (1) et chez le Figuier cultivé par LONGO. Dans ces deux derniers cas, le tube pollinique, ne trouvant pas de canal micropylaire, se fraye un chemin à travers un tissu spécial qui occupe cette région et gagne le nucelle.

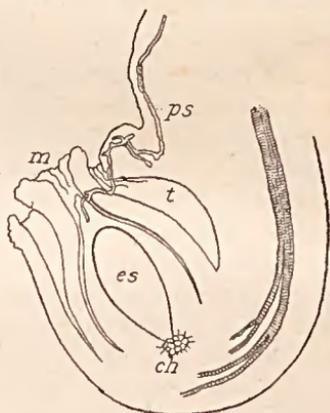


Fig. 29 — *Ulmus pedunculata*.

Ovule grossi; es, sac embryonnaire; m, micropyle; ch, chalaze; t, cavité en forme de poche entre les deux téguments. Le tube pollinique ps pénètre directement à travers les deux téguments jusqu'au sommet du nucelle. D'après Nawaschin.



De la considération des parcours du tube pollinique dans ces Angiospermes inférieures, PIROTTA et LONGO (2) ont distingué les divers trajets en deux modes distincts, suivant que le tube pollinique accomplit son parcours à l'intérieur ou à l'extérieur des tissus, a un parcours endotropique ou ectotropique. Dans l'un et l'autre de ces modes, le tube pollinique peut se comporter de manières diverses. Dans l'acrogamie, le tube pollinique pénètre par le sommet morphologique de l'ovule, dans la basigamie, par la base, c'est-à-dire par la chalaze et dans la mésogamie par un chemin intermédiaire. L'acrogamie est porogame quand le tube pollinique pénètre par le micropyle et le canal micropylaire (Angiospermes supérieures) et aporogame quand le canal micropylaire est oblitéré (Cynomoriacées, Figuier). Parmi les basigames rentrent les Casuarinacées, les Corylacées, les Bétulacées et les Juglandacées, c'est-à-dire ces Angiospermes inférieures où se rencontre la véritable chalazogamie. Aux mésogames appartiennent les Ulmacées et les Cannabinacées.

Tant que le parcours endotropique du tube pollinique ne fut connu que chez les Angiospermes inférieures, la théorie phylogénétique de Nawaschin restait solide. Mais de nouvelles recherches sont venues démontrer son existence dans des plantes élevées. La découverte d'un parcours endotropique du tube pollinique dans *Alchemilla arvensis* par MURBECK, dans *Cucurbita Pepo* par LONGO et dans quelques espèces de *Plantago* par ASCHKENASI a prouvé que ce cas n'était pas spécial aux Angiospermes inférieures, mais qu'il se rencontrait aussi dans des plantes élevées en organisation.



Il n'est donc plus possible, comme le pense Murbeck, d'attribuer à la chalazogamie une valeur phylogénétique; la présence d'un micropyle et d'un canal micropylaire dans les plantes chalazogames montre, au contraire, que la porogamie est le mode primitif et la chalazogamie, un phénomène postérieur.

Nawaschin et Murbeck attribuaient le parcours endotropique du tube pollinique à son incapacité de croître dans une cavité. Longo a réalisé avec du pollen de nombreuses plantes chalazogames des expériences de germination sur lame de verre dans la chambre humide, expériences faites sans l'aide des solutions nutritives habituelles et qui prouvent que ces tubes polliniques étaient capables d'avoir un parcours ectotropique.

Une seule explication reste possible. Dans les plantes porogames, le tissu conducteur qui guide et qui nourrit le tube pollinique est doué, ainsi que l'ont démontré Moliscu et Miyosui de propriétés chimiotactiques auxquelles est due son influence directrice. Il est donc probable que le parcours endotropique est déterminé lui aussi par un tissu conducteur doué de propriétés chimiotactiques. C'est ce tissu conducteur qu'a spécialement étudié Longo dans diverses espèces de *Cucurbita* et qui a été signalé par Murbeck dans *Alchemilla*, par Zinger dans les Cannabinacées, par Nawaschin lui-même dans *Juglans* et *Betula alba*. En résumé, la voie parcourue par le tube pollinique est déterminée par la présence de substances chimiotactiques qui se développent à l'intérieur des tissus dans les plantes à parcours endotropique et à l'extérieur, dans les plantes à parcours ectotropique.



La double fécondation des Angiospermes. — Quel que soit le chemin suivi par le tube pollinique, il arrive finalement au contact du sac embryonnaire contre lequel il applique son extrémité distale. A ce moment le noyau végétatif a disparu ; le tube pollinique s'ouvre à son sommet et déverse dans le sac embryonnaire les deux gamètes mâles. Récemment encore on admettait qu'un seul de ces gamètes, en se fusionnant avec l'oosphère intervenait efficacement dans la fécondation. En 1899, NAWASCHIN (7) et GUIGNARD (2)

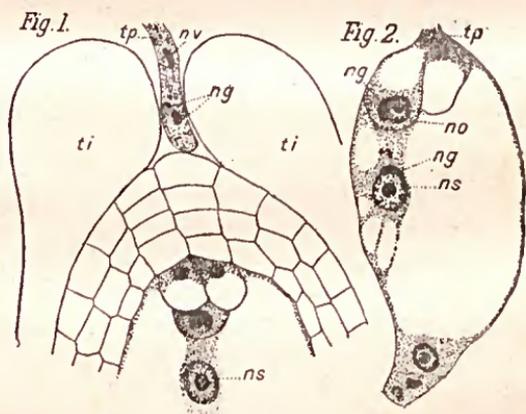


Fig. 30. — Double fécondation dans *Naias major*.

1, Partie supérieure du sac embryonnaire adulte, recouvert par le tissu nucellaire persistant et les bords du tégument interne ; *tp*, tube pollinique ; *nv*, noyau végétatif ; *ng*, *ng*, noyaux générateurs ; *ti*, *ti*, tégument interne. Gr. : 324. 2, fécondation de l'oosphère et du noyau secondaire du sac embryonnaire ; *no*, noyau de l'oosphère ; *ns*, noyau secondaire ; *ng*, *ng*, noyaux mâles ; *tp*, extrémité du tube pollinique. D'après L. Guignard.

établirent que, contrairement aux notions admises

jusque-là, tandis que l'un des gamètes va féconder l'oosphère, l'autre n'est point inactif, ne disparaît point sans avoir rempli un rôle tout à fait inattendu, mais va se fusionner avec le noyau secondaire du sac embryonnaire (fig. 30). Il semble donc que ce noyau, déjà double par son origine, est assimilable dans une certaine mesure, à un noyau sexuel femelle ; c'est-à-dire ne peut accomplir son évolution et se transformer en albumen qu'après avoir reçu l'imprégnation d'un noyau mâle, au même titre que l'oosphère.



CHAPITRE VI

DISSOCIATION DE L'ACTION VÉGÉTATIVE ET DE L'ACTION SEXUELLE DU POLLEN

SOMMAIRE. — Dissociation de l'action végétative et de l'action sexuelle du pollen. — Développement des ovules des Orchidées. — Les larves parasites de l'ovaire des Liparis. — Influence du pollen étranger. — Fruits sans graine. — La survie de l'ovaire et l'excitation à la croissance.

DISSOCIATION DE L'ACTION VÉGÉTATIVE ET DE L'ACTION SEXUELLE DU POLLEN

Influence de la pollinisation sur la formation des ovules chez les Orchidées. Travaux de Hildebrand et de Guignard. — HILDEBRAND(1), en 1863, a montré le premier que le pollen exerçait sur le pistil une double influence, influence végétative manifestée par le grossissement des ovaires et des ovules, influence sexuelle qui est le propre de la fécondation. Et il fut conduit à ces observations par des études sur la pollinisation des Orchidées où il se préoccupait de calculer l'intervalle de temps compris entre le dépôt du pollen sur le stigmate et le premier développement de l'embryon dans l'ovule; il suivait en même temps sur des fleurs semblables non fécondées les progrès successifs des ovules. Il constata ainsi que la



pollinisation n'a d'abord d'autre effet que de provoquer la croissance de l'ovaire et le développement des ovules qui tantôt ont à peine commencé à se former et tantôt ne sont pas même ébauchés ; c'est alors seulement et après un intervalle de temps variable, une semaine dans *Neottia Nidus-avis*, deux mois dans *Eria stellata*, quatre mois dans *Dendrobium nobile* que s'accomplit le contact du tube pollinique et du sac embryonnaire qui maintenant a atteint sa maturité. Le grossissement de l'ovaire et la formation des ovules ne sont pas, dans ce cas, attribuables au pouvoir sexuel du tube pollinique puisque ces formations ne se produisent pas en l'absence de pollinisation et qu'elles sont antérieures à la fécondation. Les fleurs des Orchidées conservent beaucoup plus longtemps leur fraîcheur lorsqu'elles ne sont pas pollinisées ; dans *Dendrobium nobile*, les fleurs conservent leur éclat de vingt à trente jours, lorsque le pollen n'arrive pas sur le stigmate ; dans le cas contraire, elles montrent des signes de dépérissement deux jours après le contact du pollen et neuf jours après, elles sont complètement fanées. Hildebrand crut trouver une preuve de cette double influence du pollen dans les résultats divers que donne l'hybridation des Orchidées. La pollinisation d'une Orchidée avec du pollen étranger influençait de façons diverses les ovules et provoquait leur développement jusqu'à des stades inégaux. Ainsi la pollinisation de *Cypripedium Calceolus* avec du pollen d'*Orchis mascula* conduit l'ovule jusqu'à la formation du sac embryonnaire, tandis que la pollinisation entre espèces voisines telle que *Orchis mascula* et *Morio* ne produit qu'un développement insignifiant des ovules. Le croi-



sement d'*Orchis militaris* et d'*O. mascula* permet le développement de l'embryon.

Hildebrand n'avait point précisé l'évolution du pollen jusqu'au moment où il peut remplir son rôle, ni déterminé s'il agit sur l'ovaire ou les ovules pour en provoquer l'accroissement et de quelle façon s'exerce cette action. GUIGNARD (1) a étudié comparativement à cet égard les Orchidées indigènes et les Orchidées exotiques cultivées en serre, en opérant la pollinisation et en suivant pas à pas les effets qu'elle produit. Chez aucune Orchidée, l'ovule n'est apte à être fécondé lorsque la fleur s'épanouit et que le pollen est déjà mûr. Le pollen germe immédiatement sur le stigmate quel que soit l'état des ovules et provoque aussitôt l'accroissement de l'ovaire qui s'accompagne du développement plus ou moins rapide des ovules. Chez les Orchidées indigènes, les ovules présentent déjà, au moment de la floraison, un certain degré de développement et la fécondation a lieu dans les premières semaines qui suivent la pollinisation. Chez les Orchidées exotiques le développement des ovules est beaucoup plus tardif et plus lent. Le temps nécessaire à partir de la pollinisation, pour amener les ovules à l'état adulte, varie, suivant les espèces d'un à dix mois.

Au point de vue physiologique, Guignard conclut que la germination du pollen est nécessaire à la formation ou au complet développement des ovules, le développement des ovules étant subordonné à celui de l'ovaire. Les tubes polliniques pénètrent en nombre immense dans l'intérieur de la cavité ovarienne en formant de chaque côté et au contact des trois placentas six cordons parallèles de plus de deux millimètres



d'épaisseur. Ils doivent attendre des semaines et des mois avant de s'unir aux oosphères. Ils se nourrissent en saccharifiant l'amidon des tissus ovariens et en digérant la matière albuminoïde. Cette sorte de parasitisme détermine dans l'ovaire un afflux de matières nutritives. L'ovule, quand il est mûr, attire le tube pollinique par chimiotaxie.

Cette action du tube pollinique sur la croissance de l'ovaire et des ovules n'est pas spéciale aux Orchidées. Le même fait a été signalé par HOFMEISTER et plus récemment par Miss BENSON pour plusieurs Aménacées.

Influence des larves d'insectes sur le développement des ovules dans *Liparis*. Travaux de TREUB. — Il ne paraît point jusqu'à présent que cette action végétative du pollen soit une action spécifique. La meilleure preuve en est dans la découverte singulière faite par TREUB (1) sur des fleurs de *Liparis*. Certains pieds d'une Orchidée, le *Liparis talifolia*, présentent cette particularité de n'avoir à leurs grappes que la moitié des fleurs épanouies. Chez les autres fleurs, le bourgeon floral n'est pas ouvert, et cependant l'ovaire offre un épaissement plus ou moins considérable, comme dans les fleurs normales à la suite de la pollinisation. En examinant ces ovaires au microscope, Treub rencontra à leur intérieur quelques petites larves, et c'était certainement à elles qu'était dû le grossissement de l'ovaire (fig. 31). Il ne pouvait être question de pollinisation indirecte puisque la fleur était fermée, ni de pollinisation directe, cléistogame, car il n'y avait ni pollen sur le stigmate, ni

Biologie florale.



tubes polliniques dans le canal stylaire. Le renflement de l'ovaire provoqué par les larves ne diffère pas au début de celui qui est dû à une pollinisation.

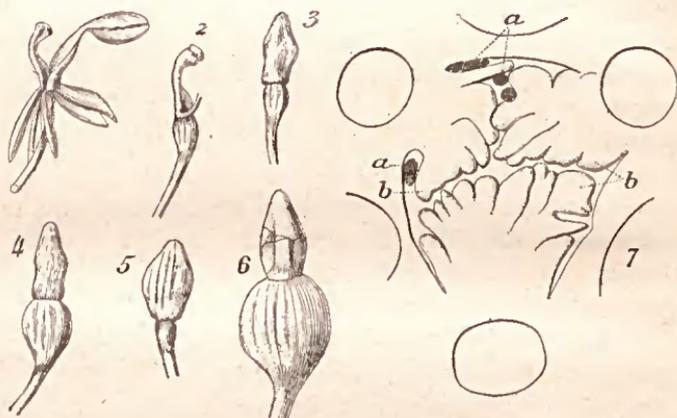


Fig. 31. — *Liparis latifolia*.

1, Fleur épanouie très peu grossie ; 2, ovaire avec gynostème d'une fleur normale épanouie. Gr. : 2 diam. 3 et 4, jeunes ovaires anormaux contenant des larves. Grand. nat. 5, très jeune état d'ovaire anormal. Gr. : 2 diam. 6, jeune ovaire. Excepté la labelle, tout le périanthe a été enlevé ; 7, partie centrale d'une section transversale d'un jeune ovaire anormal ; a, a, larves ; b, b, placentas. D'après M. Treub.

Les placentas s'y terminent vers l'intérieur par des digitations comparables à celles que l'on observe dans les ovaires en voie d'évolution normale ; il est vrai que ces ovules ne sont le plus souvent que des sacs vides. Mais Treub a observé parfois des ovules normaux. Il faut ajouter que sur beaucoup de points du placenta, la croissance se borne à la production de digitations. Toutefois, ce faible développement ne diminue en rien



l'importance du fait que la présence seule des larves a amené la formation d'un grand nombre d'ovules sans intervention aucune des tubes polliniques (fig. 32). Aussi

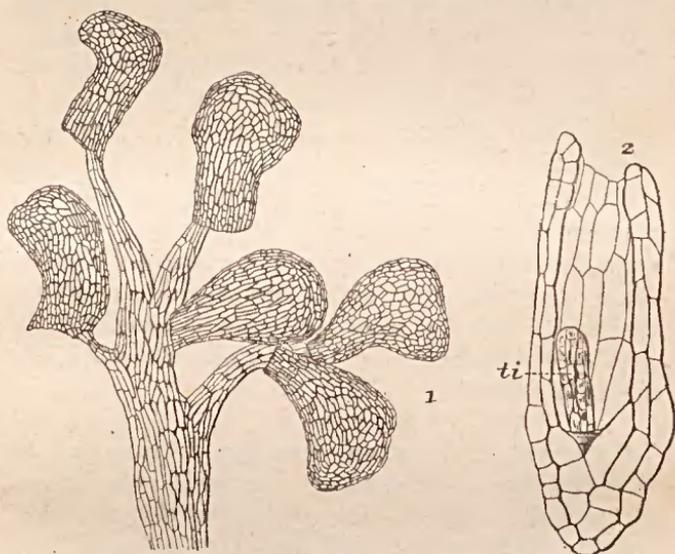


Fig. 32. — *Liparis latifolia*.

- 1, Lobe de placenta avec six ovules d'un ovaire anormal. Gross. : 65 diam. 2, ovule d'un ovaire anormal en section longitudinale. D'après Treub.

Treub pense que si, dans l'ovaire des Orchidées, les placentas et les ovules, ou bien les ovules seuls n'arrivent au terme de leur développement qu'après la pollinisation, ce résultat ne tient pas à une action spécifique exercée par les tubes polliniques. Ceux-ci n'amènent l'épaississement de l'ovaire, la croissance des placentas et le dé-

veloppement des ovules qu'en enlevant aux parois du style et de l'ovaire des substances nutritives nécessaires à leur allongement et en déterminant de la sorte un courant de ces substances vers l'ovaire. Toute autre cause qui pourra déterminer un même courant, et ce sont les larves qui se chargent de ce rôle dans les *Liparis*, amènera par là même l'épaississement de l'ovaire, la croissance des placentas, et, en définitive, la production des ovules.

En dehors de cette action végétative du pollen si manifeste dans la croissance des ovules et du péricarpe des Orchidées, la science a enregistré d'autres cas où la pollinisation seule, c'est-à-dire sans fécondation successive, pouvait provoquer la croissance du péricarpe jusqu'à un état plus ou moins voisin d'une maturité normale.

Influence du pollen étranger. Travaux de Strasburger. — En faisant germer le pollen d'une plante sur le stigmate d'une espèce très-éloignée et incapable d'être fécondée réellement dans ces conditions, STRASBURGER (2) a pu quelquefois provoquer les premiers développements du péricarpe et la formation des téguments autour de l'ovule. Ainsi le pollen de *Fritillaria persica* germe bien sur les stigmates d'*Orchis Morio* et d'*Orchis mascula* et les tubes polliniques formés pénètrent jusqu'à environ un tiers de la longueur de l'ovaire ; comme les tubes polliniques d'*Orchis*, ceux de la Fritillaire croissent le long des placentas et forment six faisceaux serrés. Ces tubes polliniques provoquent le développement des ovules et l'excitation qu'ils produisent dure naturellement



aussi longtemps que les tubes polliniques restent vivants. Sur un exemplaire d'*Orchis Morio* qui avait été pollinisé le 14 mai, les ovules avaient déjà, le 18 mai, développé leur tégument interne jusqu'au sommet du nucelle à peu près. Le développement se poursuit deux jours encore et le tégument avait fini par recouvrir le nucelle. L'ovaire avait suivi un développement parallèle, mais sa croissance s'était arrêtée peu de temps après celle des ovules. Au moment de la pollinisation, les ovules dépourvus de tégument ne représentaient que des proéminences rudimentaires. Il était intéressant de constater que l'excitation au développement des ovules partait des régions recouvertes par les tubes polliniques et que cette excitation s'affaiblissait à mesure que l'on s'éloignait de ces régions. Les tubes polliniques de *Fritillaire* ne parvenaient pas dans tous les cas jusqu'aux placentas ; lorsqu'ils cessaient plus tôt leur croissance, les ovules subissaient de même une évolution moins avancée, et le péricarpe lui-même ne présentait que peu de modifications.

Chez les Balsaminées, Strasburger obtint des résultats analogues en pollinisant le stigmate d'une espèce avec le pollen d'une autre espèce. Il choisit dans ce but deux espèces aussi différentes que possible, *Impatiens glanduligera* et *Impatiens Sultani*. La première espèce présente une fleur en forme de casque avec un large éperon sur le sépale postérieur, tandis que la seconde ne porte qu'un étroit éperon et une corolle élargie. Les grains de pollen des deux espèces sont essentiellement différents ; ceux d'*I. glanduligera* sont elliptiques, blancs, sans réseau à leur surface ; ceux d'*I. Sultani* sont beaucoup plus petits, rectangulaires,



veloppement des ovules qu'en enlevant aux parois du style et de l'ovaire des substances nutritives nécessaires à leur allongement et en déterminant de la sorte un courant de ces substances vers l'ovaire. Toute autre cause qui pourra déterminer un même courant, et ce sont les larves qui se chargent de ce rôle dans les *Liparis*, amènera par là même l'épaississement de l'ovaire, la croissance des placentas, et, en définitive, la production des ovules.

En dehors de cette action végétative du pollen si manifeste dans la croissance des ovules et du péricarpe des Orchidées, la science a enregistré d'autres cas où la pollinisation seule, c'est-à-dire sans fécondation successive, pouvait provoquer la croissance du péricarpe jusqu'à un état plus ou moins voisin d'une maturité normale.

Influence du pollen étranger. Travaux de Strasburger. — En faisant germer le pollen d'une plante sur le stigmate d'une espèce très-éloignée et incapable d'être fécondée réellement dans ces conditions, STRASBURGER (2) a pu quelquefois provoquer les premiers développements du péricarpe et la formation des téguments autour de l'ovule. Ainsi le pollen de *Fritillaria persica* germe bien sur les stigmates d'*Orchis Morio* et d'*Orchis mascula* et les tubes polliniques formés pénètrent jusqu'à environ un tiers de la longueur de l'ovaire ; comme les tubes polliniques d'*Orchis*, ceux de la Fritillaire croissent le long des placentas et forment six faisceaux serrés. Ces tubes polliniques provoquent le développement des ovules et l'excitation qu'ils produisent dure naturellement



aussi longtemps que les tubes polliniques restent vivants. Sur un exemplaire d'*Orchis Morio* qui avait été pollinisé le 14 mai, les ovules avaient déjà, le 18 mai, développé leur tégument interne jusqu'au sommet du nucelle à peu près. Le développement se poursuivit deux jours encore et le tégument avait fini par recouvrir le nucelle. L'ovaire avait suivi un développement parallèle, mais sa croissance s'était arrêtée peu de temps après celle des ovules. Au moment de la pollinisation, les ovules dépourvus de tégument ne représentaient que des proéminences rudimentaires. Il était intéressant de constater que l'excitation au développement des ovules partait des régions recouvertes par les tubes polliniques et que cette excitation s'affaiblissait à mesure que l'on s'éloignait de ces régions. Les tubes polliniques de *Fritillaire* ne parvenaient pas dans tous les cas jusqu'aux placentas ; lorsqu'ils cessaient plus tôt leur croissance, les ovules subissaient de même une évolution moins avancée, et le péricarpe lui-même ne présentait que peu de modifications.

Chez les Balsaminées, Strasburger obtint des résultats analogues en pollinisant le stigmate d'une espèce avec le pollen d'une autre espèce. Il choisit dans ce but deux espèces aussi différentes que possible, *Impatiens glanduligera* et *Impatiens Sultani*. La première espèce présente une fleur en forme de casque avec un large éperon sur le sépale postérieur, tandis que la seconde ne porte qu'un étroit éperon et une corolle élargie. Les grains de pollen des deux espèces sont essentiellement différents ; ceux d'*I. glanduligera* sont elliptiques, blancs, sans réseau à leur surface ; ceux d'*I. Sultani* sont beaucoup plus petits, rectangulaires,



colorés en violet et pourvus d'un élégant réseau. Les deux espèces peuvent former l'une sur l'autre leurs tubes polliniques, sans qu'il y ait fécondation. Les ovaires d'*Impatiens Sultani* fécondés avec le pollen d'*I. glanduligera* tombent sans présenter de changements. Au contraire un certain nombre d'ovaires d'*I. glanduligera* fécondés avec le pollen d'*I. Sultani* ne tombaient qu'après avoir subi un accroissement notable. Ces différences d'action s'expliquent par ce fait que les tubes polliniques d'*I. Sultani* pénètrent en partie dans les ovaires d'*I. glanduligera*, tandis que les tubes polliniques d'*I. glanduligera* s'arrêtent dans les styles d'*I. Sultani*.

Dans ces deux observations où la fécondation ne peut être réalisée, l'influence végétative du pollen capable, à elle seule, d'amener le péricarpe et les ovules à un degré voisin de la maturité ne saurait être mise en doute. Mais la science a enregistré d'autres faits analogues.

Formation de fruits sans graines. — MÜLLER-THURGAU a montré que le développement des baies dans *Vitis vinifera* peut être provoqué par la simple germination du pollen déposé sur le stigmate et que l'on obtient ainsi, dans certaines variétés, des fruits petits, sans graines, mûrissant de bonne heure. Dans quelques variétés, ce résultat est attribuable à la mauvaise conformation des ovules ; mais dans d'autres variétés qui forment de nombreuses baies sans graines, on ne peut reconnaître aucune anomalie dans la structure des ovules.

TSCIERNIAK (2) a pu, de même, montrer l'influence de



la pollinisation sur le développement du péricarpe. En essayant sur *Cheiranthus* l'action des divers modes de pollinisation, il a pu montrer qu'à côté de l'effet sexuel, il se produit un effet végétatif qui se manifeste par une croissance exagérée du péricarpe, indépendante de la réalisation de la fécondation et de la formation des graines, effet d'ordre chimique sans doute et émané du tube pollinique. On connaît d'ailleurs la formation de fruits sans graines chez les Crucifères. La formation des fruits sans graines a été de même signalée dans des hybrides d'*Azalea*, de *Pisum*, de *Vicia* et de *Phaseolus*. Tout parle aussi chez *Funkia* en faveur d'une action végétative du pollen.

Influence de la pollinisation sur la survie de l'ovaire. Action des traumatismes et des corps inertes. — En 1902, MASSART a entrepris des recherches analogues, c'est-à-dire qu'il a cherché à dissocier les deux actions végétative et sexuelle du pollen et à préciser l'influence de la pollinisation sur le développement du fruit et la survie de l'ovaire.

Il a mis à profit cette observation que, dans beaucoup de plantes, lorsque la fleur est abritée contre l'apport du pollen, la corolle ne tarde pas à se flétrir et l'ovaire à tomber. Chez les Courges, notamment, où les fleurs ne restent ouvertes qu'un jour, les fleurs femelles qui n'ont pas été fécondées montrent bientôt le jaunissement et le flétrissement de l'ovaire et, au bout de cinq à six jours, se forme à la base une lame séparatrice qui fait tomber l'ovaire. Mais quand du pollen convenable a été amené sur les stigmates, non seulement l'ovaire reste en place, mais déjà après deux ou trois



jours, il se met à grossir quelque peu. Si, à ce moment, on coupe le jeune fruit, on ne remarque encore aucun développement appréciable des ovules ni des placentas : l'accroissement ne siège que dans les parois du fruit. C'est seulement trois ou quatre jours plus tard que les ovules commencent à leur tour à grossir. A partir de ce moment l'augmentation de volume du fruit est générale et rapide : à sa croissance participent les ovules, les placentas et les cloisons, aussi bien que les parois externes

Si, dans ces divers phénomènes, on veut isoler la part qui revient au tube pollinique même, c'est-à-dire à son action végétative, il faut donc découvrir un pollen qui, tout en étant incapable de féconder les ovules, puisse provoquer les premiers phénomènes de la croissance. Or, dans les Citrouilles et les Potirons, le pollen de l'individu fécondé ou pollen propre remplit ces conditions. En effet, quand on pollinise les stigmates avec du pollen propre, les carpelles subissent une influence manifeste ; quoique les ovules ne soient pas fécondés, le jeune fruit reste en place pendant quinze à vingt jours et il grossit lentement jusqu'à ce que son diamètre soit doublé. Bien que Massart n'ait pas étudié la formation des tubes polliniques, il est probable que, dans ce cas, ils se développaient normalement et pénétraient dans l'ovaire. De semblables fruits ne tombent pas, comme si la pollinisation était venue s'opposer à la formation de la lame séparatrice ; ils se décomposent lentement sur place. Si on coupe un de ces fruits stériles, quand il a atteint sa taille maxima, on voit tout d'abord que ni les ovules, ni les placentas, ni les cloisons n'ont subi le moindre chan-



gement; l'augmentation de volume est due uniquement à la croissance des parois externes des carpelles. Et, dans les parois, l'accroissement n'est pas égal dans tous les sens; l'accroissement tangentiel, qui détermine l'augmentation de surface du fruit, est supérieur à l'accroissement radial, qui détermine l'épaississement des parois. Il en résulte que le fruit devient creux; les eloisons des loges se décollent et se séparent, laissant dans le fruit un grand vide en forme d'étoile.

Cette expérience met en lumière un fait auquel Massart attribue une grande importance, à savoir que, dans ces plantes, la première phase de croissance (croissance limitée aux parois) est provoquée par un excitant qui émane directement du pollen, tandis que l'accroissement des placentas et des eloisons est consécutif à la fécondation des ovules.

Bien mieux, il distingue dans l'excitation émanée du pollen et qui provoque la première phase de croissance deux phénomènes distincts, une excitation de survie et une excitation de croissance. Et il montre que si l'on emploie dans ces expériences des pollens âgés de quatre à cinq jours, on n'obtient que la survie sans croissance de l'ovaire. Les carpelles dont les stigmates ont reçu ces pollens âgés conservent leur fermeté et leur turgescence tout en gardant leurs dimensions primitives; à aucun moment ils ne montrent le jaunissement et le flétrissement caractéristiques des fruits non pollinisés et ce n'est qu'après une quinzaine de jours, qu'ils pourrissent et se décomposent. La longue persistance de ces fruits indique, d'après Massart, que la survie et la croissance sont



provoquées par des excitants différents et il croit que les excitants de la survie se trouvent préformés dans le grain de pollen, tandis que les excitants qui déterminent la croissance n'y entrent qu'en partie.

Les expériences réalisées par Massart avec du pollen broyé confirment cette hypothèse ; car le pollen broyé, tout en étant incapable d'opérer la fécondation, détermine néanmoins la survie. Effectivement, il suffit d'enfouir les stigmates, sans les blesser, de pollen finement écrasé dans un mortier, pour obtenir la survie et souvent aussi la première phase de croissance.

Quant aux excitants qui provoquent la croissance généralisée des placentas, des cloisons et des parois des fruits ainsi que des ovules, ils dérivent, sans aucun doute des ovules eux-mêmes. Massart a réalisé à ce sujet les expériences suivantes.

Quand on pollinise les stigmates d'une moitié seulement des carpelles et qu'immédiatement après on sectionne longitudinalement l'ovaire, de façon à séparer la moitié fécondée de la moitié vierge, on voit les deux moitiés croître également (à la suite de l'excitation traumatique pour la partie non fécondée) pendant une dizaine de jours, puis la moitié vierge pourrit peu à peu, tandis que la moitié fécondée continue à se développer jusqu'à ce qu'elle succombe à son tour à l'infection. Quand on répartit sur les divers stigmates d'une fleur un très petit nombre de grains de pollen, on n'obtient naturellement qu'un nombre restreint de graines, qui sont distribuées à travers tout le fruit. Celui-ci se développe régulièrement ; il n'a pas de bosselure indiquant extérieurement la position qu'occupent les graines. Les excitations parties de celles-ci ont donc diffusé



également dans toutes les directions à l'intérieur des parois. Mais les cloisons et les placentas ne suivent pas ce mouvement de croissance : l'excitant ne les a pas atteints. Aussi y a-t-il dans le fruit une multitude de cavités irrégulières indiquant les endroits où les ovules sont restés stériles.

Le traumatisme peut, dans la Citrouille et les Potirons, remplacer l'excitation pollinique, c'est-à-dire déterminer la survie et la première phase de croissance de l'ovaire. Toute coupure dans un ovaire jeune a exactement le même effet que la pollinisation par un pollen non fécondant. Ces faits rappellent le développement parthénogénétique de certains fruits à la suite des excitations les plus diverses et les observations de Treub sur l'action des parasites dans l'ovaire des *Liparis*. On sait aussi par les recherches classiques de Gärtner que, chez certaines plantes, on peut obtenir des fruits stériles, aussi gros que les fruits normaux, en appliquant sur les stigmates de la poudre de lycopode. On raconte aussi que pendant les étés pluvieux, peu favorables à la fécondation, les cultivateurs parisiens obtiennent des melons sans graines en saupoudrant les stigmates de poudres inertes.

De ces diverses expériences, Massart conclut que l'excitation qui détermine la survie et le début de la croissance du fruit de la Citrouille et du Potiron dérive du pollen lui-même et peut être remplacée par un traumatisme. L'excitation qui provoque la croissance généralisée du fruit provient uniquement des ovules fécondés ; l'excitation peut diffuser au loin à travers les parois et en déterminer la croissance ; mais elle ne passe pas des parois aux cloisons et aux placentas, de



sorte que les cloisons et les placentas ne se développent que dans le voisinage immédiat des ovules fécondés.

Ainsi il n'est pas douteux que le pollen possède une double action, une action sexuelle et une action végétative. L'action sexuelle consiste dans la transmission à l'œuf des propriétés héréditaires de l'individu mâle ; elle est spécifique et le pollen ne peut être remplacé par rien dans cette fonction. L'action végétative consiste dans la propriété que possède le pollen, en dehors de la fécondation, de provoquer jusqu'à un degré variable avec les plantes la croissance des ovules et du péri-carpe. L'action végétative ne paraît pas être spécifique et le pollen normal peut être remplacé dans ce rôle par du pollen de plantes à affinités sexuelles éloignées, par des parasites, par des traumatismes ou par des corps inertes.



DEUXIÈME PARTIE

LA POLLINISATION ET LES STRUCTURES FLORALES

CHAPITRE VII

LES STRUCTURES FLORALES CONSIDÉRÉES DANS LEURS RAPPORTS AVEC LES DIVERS MODES DE POLLINISATION, ORIGINE DES FORMES DES FLEURS

SOMMAIRE. — Les divers modes de pollinisation. — Classification biologique des structures florales. — Structures autogamiques. — Mouvements gamotropiques au service de l'autogamie. — Autogamie succédanée. — Structures allogamiques. — Séparation des sexes dans l'espace et dans le temps. — Mouvements gamotropiques au service de l'allogamie. — Origine des formes des fleurs. — Théorie finaliste : K. Sprengel. — Théories fondées sur la sélection : Darwin, H. Müller. — Théories fondées sur l'adaptation : Naegeli. — Objections de Weismann à la théorie de Naegeli. — Adaptation indirecte. — Théories fondées sur la physiologie mécanique : Vöchting.

Divers modes de pollinisation. — La pollinisation, qui constitue l'acte préalable de la fécondation, consiste dans le transport du pollen sur le stigmate de la fleur. Elle présente des modes divers et parfois fort compliqués dont l'étude constitue une des branches importantes de la biologie florale.



La pollinisation présente, chez les Phanérogames, deux cas principaux : ou bien il y a union entre les cellules sexuées d'une seule et même fleur hermaphrodite ou bien cette union a lieu entre les éléments sexuels de fleurs différentes. Le premier cas de pollinisation peut être, d'une façon générale, désigné par autogamie, le second, par allogamie.

Ces cas se subdivisent de la manière suivante : l'autogamie peut être amenée soit par la structure même de la fleur, c'est l'autogamie directe ; soit par l'intervention d'agents extérieurs, tels que les insectes ou l'expérimentateur, c'est l'autogamie indirecte.

Quant à l'allogamie, elle ne peut être réalisée évidemment que par une intervention étrangère (vent, insectes, etc.) Lorsqu'elle a lieu entre fleurs du même pied, on peut la désigner, avec Errera et Gevaert sous le nom de gitonogamie (de *Γέιτων*, voisin) et par xénogamie (de *Ξένος*, étranger), quand elle a lieu entre fleurs appartenant à des individus différents. La xénogamie est la véritable forme du croisement ; elle revêt deux modes suivant que les individus croisés appartiennent à la même variété — xénogamie isomorphe, ou à des variétés, des races ou des espèces différentes — xénogamie hétéromorphe. La xénogamie hétéromorphe n'est autre chose que l'hybridation.

On peut résumer dans le tableau suivant les divers modes de pollinisation.

Autogamie	{	Directe
	{	Indirecte
Allogamie	{	Gitonogamie.
	{	Xénogamie { isomorphe
		hétéromorphe



Dans ses belles recherches sur les effets de la fécondation croisée et directe, Darwin est arrivé, on le sait, à cette conclusion que, dans la plupart des cas, les plantes croisées l'emportent en taille, en vigueur et en fertilité sur les plantes autofécondées. Il reconnaît d'ailleurs que chez d'autres plantes, *Pisum sativum*, *Lathyrus odoratus*, *Primula sinensis*, *Nicotiana Tabacum*, *Ononis minutissima*, etc., le croisement n'a aucun avantage sur l'autogamie.

Dans la pensée de Darwin, la fécondité parfaite des parents et la vigueur de la descendance nécessitent un certain degré de différence dans la constitution des éléments sexuels. Mais dans ces derniers temps nos conceptions sur la fécondation se sont profondément modifiées et, d'un autre côté on a découvert des plantes cléistogames qui ne portent jamais que des fleurs fermées et qui, sans affaiblissement, se reproduisent indéfiniment par autogamie.

Les vues nouvelles sur la fécondation ont établi sur des bases solides que la fertilité n'est parfaite, que la descendance ne conserve sa vigueur et sa fécondité qu'à la condition que les éléments sexuels des parents, au lieu de différer, se correspondent dans toutes leurs propriétés essentielles. L'évolution de l'embryon, la vie végétative de l'individu, la formation des cellules sexuelles se heurtent, au contraire, à de graves obstacles, dès que les éléments sexuels des parents croisés diffèrent plus ou moins. L'on peut admettre comme une loi que des espèces pures ne tirent aucun avantage du croisement.

Sur quels arguments s'appuie l'hypothèse de Darwin? Sur les résultats fournis par l'expérimentation



chez les animaux domestiques et les plantes cultivées, résultats qui montrent en premier lieu que le croisement entre diverses variétés ou entre individus de la même variété mais d'origine différente exalte la vigueur et la fertilité de la descendance et en second lieu que cette vigueur et cette fertilité sont diminuées par une longue promiscuité.

La première loi n'est guère contestable ; mais il faut remarquer qu'il s'agit de variétés cultivées, c'est-à-dire d'hybrides et non d'espèces pures. Darwin a négligé ce fait et a supposé que la loi s'étendait à toutes les formes sans exception. Elle n'atteint pas les espèces pures. Il en est de même de l'influence d'une promiscuité prolongée ; elle n'est déprimante que pour les hybrides, jamais pour les espèces pures.

Si les phénomènes d'autostérilité et d'hétérostylie semblent en contradiction avec les lois précédentes, c'est qu'on n'a pas encore des connaissances suffisantes sur la pureté des gamètes des plantes autostériles et hétérostylées et s'il était démontré que ces plantes sont des formes hybrides, on s'expliquerait chez elles les avantages de la fécondation croisée.

D'après ces données, la gitonogamie, c'est-à-dire la fécondation entre fleurs d'un même individu ne saurait être supérieure à l'autogamie. Mais les résultats expérimentaux obtenus de tous côtés sont si contradictoires qu'il n'est guère possible d'en tirer des conclusions. Ici, la gitonogamie se montre supérieure à l'autogamie, là elle lui est inférieure. Ailleurs elle donne des résultats identiques à ceux que fournit l'autogamie.

La xénonogamie hétéromorphe, c'est-à-dire le croise-



ment entre individus appartenant à des variétés différentes n'est qu'une forme de l'hybridation ; elle ne rentre pas immédiatement dans notre sujet.

Classification biologique des structures florales.— Quand on considère les fleurs au point de vue de la manière dont s'y accomplit la pollinisation, on est amené à constater que certaines structures entraînent nécessairement l'autogamie ou la rendent probable, tandis que les autres ont pour conséquence une allogamie obligatoire ou très fréquente. Errera et Gevaert ont pu ainsi ranger les structures florales en deux catégories : les structures autogamiques et les structures allogamiques.

STRUCTURES AUTOGAMIQUES

On ne connaît actuellement qu'une seule structure qui entraîne inévitablement une autogamie féconde ; c'est la cléistogamie, sur laquelle nous nous proposons de revenir. L'immense majorité des fleurs s'épanouissent, ouvrent leur périclype, en un mot sont chasmogames. Or, chez beaucoup de Phanérogames chasmogames, les organes floraux sont parfois disposés de telle façon que l'autogamie y a toutes les chances de se produire. Mais il importe de remarquer que la possibilité de réaliser la pollinisation directe n'exclut pas celle de la pollinisation croisée, et dans toute fleur épanouie la xénogamie reste possible.

Sous l'influence des travaux de Darwin sur l'avantage de la pollinisation croisée, on en était arrivé à consi-



dérer l'autogamie comme une exception et l'allogamie comme la règle. Mais une observation plus attentive a affaibli la valeur de cette loi et a montré que, somme toute, l'autogamie était un phénomène assez répandu chez les plantes.

KERNER VON MARILAUN (3) a décrit avec soin les dispositions très variées qui rendent possible ou probable l'autopollinisation.

Chez de nombreuses plantes annuelles, *Centunculus minimus*, *Lepidium ruderale*, *Geranium pusillum*, chez nombre de Liliacées, les anthères sont au contact des stigmates et les recouvrent au moment de leur déhiscence. Dans les fleurs pendantes de *Galanthus* et de *Soldanella*, dans les fleurs horizontales de *Narthecium* et dans les fleurs dressées du Lilas, le pollen tombe sur le stigmate soit directement, soit en glissant sur les parois de la corolle. Ici c'est la courbure du style qui amène les stigmates au contact des sacs polliniques recouverts de pollen (*Verbascum Thapsus*, *Lilium Martagon*, espèces de Valérianelles et de Chèvrefeuilles, diverses Scrofulariacées, Caryophyllacées, Renonculacées et la plupart des Malvacées, etc...); là c'est la courbure des stigmates qui réalise le même résultat (diverses espèces de *Galeopsis* et de *Stachys*, *Pinguicula*, *Utricularia*) ou encore l'enroulement en spirale des branches stigmatiques (nombreuses Campanulacées, *Dianthus glacialis* et *neglectus*, *Ballota nigra*, etc...)

La corolle est souvent dans les plantes corolliflores, l'intermédiaire qui assure l'autopollinisation, et par des mécanismes variés; en croissant, elle peut amener les anthères primitivement sous-jacentes au



contact des stigmates (beaucoup de Solanacées, de Gentianacées) ; elle peut, en se détachant frôler les stigmates soit avec les anthères mêmes, soit avec le pollen dont elle est saupoudrée (*Rhododendron hirsutum*, *Digitalis*, *Anchusa*, et des espèces de Scrofulariacées, Boraginacées et Solanacées).

L'autogamie est enfin réalisée souvent par des mouvements spéciaux des pédicelles floraux, des pétales, des filets staminiaux et des styles, véritables mouvements gamotropiques qui se rencontrent fréquemment isolés ou combinés.

Mouvement gamotropiques au service de l'autogamie. — Le plus bel exemple de ces mouvements gamotropiques nous est offert par les étamines excitables de l'Épine-Vinette. Là les étamines placées tout près des pétales forment un angle presque droit avec le pistil. Les glandes à nectar sont au nombre de douze, situées par couples à la base des pétales, de sorte que le nectar occupe l'angle formé par la base des étamines et celle du pistil (fig. 33). Les étamines ne sont excitables que sur le côté interne de la base de leur filet et le moindre contact en ce point suffit pour faire courber brusquement l'étamine et pour amener au contact du stigmate les anthères qui y déversent leur pollen. Il est vrai que tous les auteurs n'acceptent pas cette interprétation ; déjà Herman Müller y voyait une adaptation à l'allogamie, les insectes qui pénètrent dans la fleur ne pouvant manquer de se couvrir de pollen. C'est aussi l'avis de HECKEL qui n'a obtenu que de rares fruits en conservant sous gaze les *Berberis* et les *Mahonia*. Le



même auteur croit plutôt que les mouvements spontanés des Rutées, Saxifragées et Limnanthées, toutes plantes qui ont parfaitement fructifié sous gaze, ont pour but d'assurer l'autogamie.

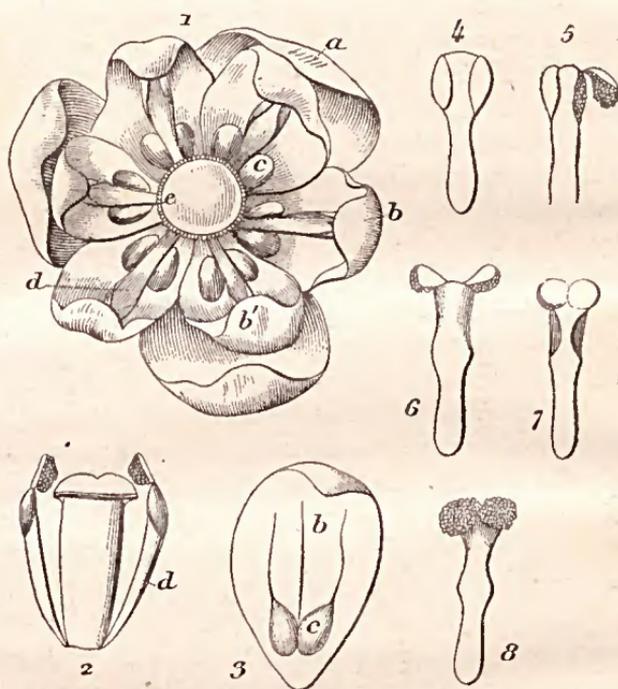


Fig. 33. — *Berberis vulgaris*

- 1, Fleur vue d'en haut; a, sépale; b, b' pétales; c, nectaire; d, étamine; e, stigmate. 2, position des étamines après leur mouvement vers le stigmate. 3, pétale avec ses deux glandes colorées en rouge orangé; 4 à 7, étamines montrant les états successifs de la déhiscence. D'après H. Müller.

La loi qui paraît se dégager de ces recherches est

que les structures florales autogamiques sont en général des structures actinomorphes; mais les exceptions à cette loi sont nombreuses, et il suffit de rappeler que beaucoup de Papilionacées, Pois, Haricots, etc., dont les fleurs sont nettement zygomorphes, se fécondent régulièrement par autogamie et sont fertiles.

Autogamie succédanée. — Axell est le premier qui ait insisté sur cette idée que beaucoup de plantes manifestement adaptées à la fécondation croisée peuvent cependant produire des graines par autogamie, si le croisement n'a pas eu lieu. ERRERA et GEVAERT ont donné le nom de structures autogamiques succédanées à ces dispositions souvent fort curieuses qui amènent nécessairement l'autogamie, lorsque l'absence d'insectes ou tout autre motif empêche le croisement de s'effectuer. Ces structures autogamiques succédanées sont dues d'ordinaire à des changements qui se produisent dans la situation des organes, lorsque la fleur va se flétrir ou à des mouvements qui amènent à ce moment les anthères et le pistil en contact; il en est ainsi dans *Ornithogalum umbellatum*. GUNTART cite des faits analogues dans les familles des Crucifères, des Crassulacées et dans le genre *Saxifraga*.

STRUCTURES ALLOGAMIQUES

L'allogamie, avons nous vu, revêt deux formes : la gitonogamie et la xénogamie. S'il ne saurait être question de structures florales gitonogamiques, il y aurait cependant, d'après KERNER VON MARILAU, certains



assemblages de fleurs et certains mécanismes qui, en assurant la pollinisation entre fleurs voisines, devraient être regardés comme des adaptations gitonogamiques.

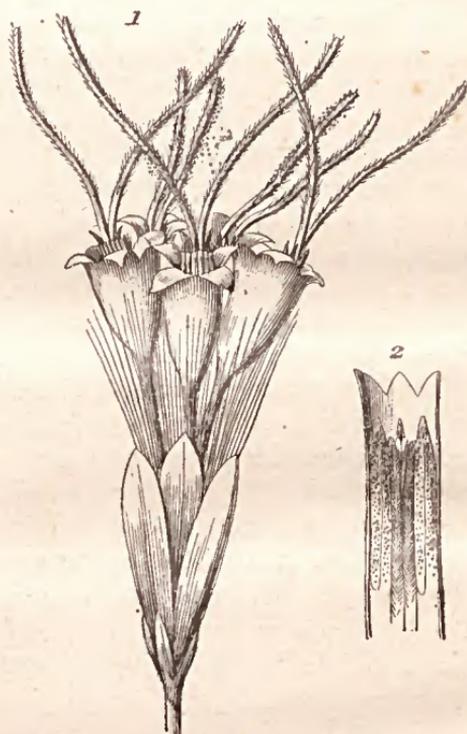


Fig 34. — Gitonogamie dans *Eupatorium cannabinum*.

- 1, Entrecroisement des branches stigmatiques des fleurs voisines d'un capitule. 2, coupe longitudinale de la partie supérieure d'une jeune fleur d'*Eupatorium*; les deux branches stigmatiques sont accolées et enfermées dans le tube des anthères qui est entouré lui-même par le tube de la corolle. D'après Kerner.

Les capitules et les ombelles sont dans ce cas : dans de



nombreux capitules de Liguliflores, les branches stigmatiques, en s'écartant, s'entremêlent avec leurs congé-

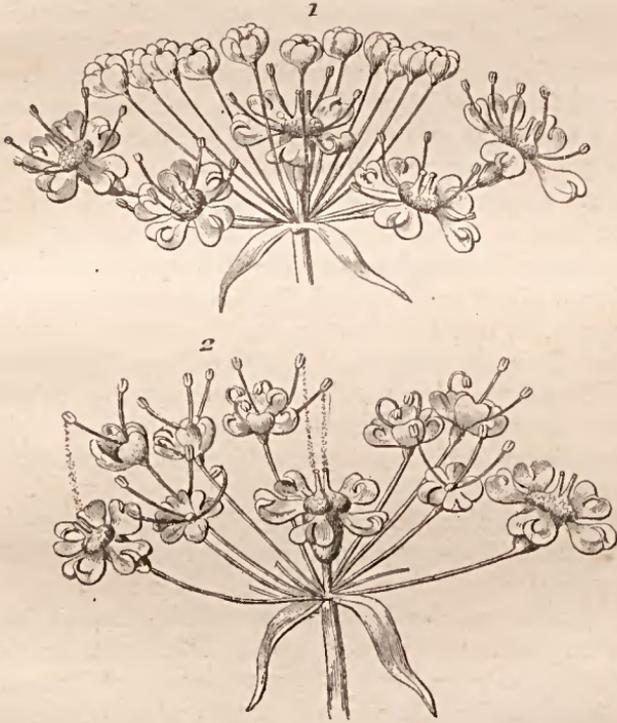


Fig. 35. — *Charophyllum aromaticum*.

1, Ombellule dont les vraies fleurs hermaphrodites sont ouvertes, tandis que les fleurs à pollen pseudo-hermaphrodites sont fermées. 2, Le même capitule ; les vraies fleurs hermaphrodites ont perdu leurs étamines, les fleurs à pollen sont ouvertes. Les anthères de celles-ci versent leur pollen sur les stigmates de celles-là. D'après Kerner.

nères des fleurs voisines, de manière que le pollen



retenu par les poils en brosse des styles des unes viennent au contact des papilles stigmatiques des autres ; il en est de même chez quelques Tubuliflores et notamment chez *Eupatorium cannabinum* (fig. 34). Les Ombellifères offrent des exemples analogues et en général les plantes dont les fleurs sont réunies en épis, en grappes ou en capitules. La figure 35 montre comment le pollen de certaines fleurs tombe sur le stigmate des autres fleurs.

Séparation des sexes dans l'espace et dans le temps. — Les structures florales allogamiques qui assurent le dépôt sur le stigmate d'une fleur du pollen venu d'une fleur voisine ou d'une fleur d'un autre pied sont très variées ; elles se ramènent cependant à deux causes essentielles, la séparation des sexes dans l'espace ou dans le temps et l'inefficacité du pollen propre.

La séparation des sexes dans l'espace est évidente chez toutes les espèces qui possèdent des fleurs unisexuées.

Mais, même chez les fleurs hermaphrodites, il peut exister des obstacles qui s'opposent à la pollinisation directe. Ces obstacles sont des plus variés : différence de longueur des étamines et des styles, emprisonnement des étamines ou des stigmates, défaut de mobilité des grains de pollen. Axell a donné le nom d'hercogamie (de ἕρκος, obstacle) à cette impossibilité de l'auto-pollinisation d'une fleur hermaphrodite. Les fleurs hercogames sont généralement des fleurs zygomorphes.

L'hétérostylie n'est en somme qu'une variété de



l'hercogamie. Les espèces hétérostylées sont hermaphrodites et possèdent deux ou même trois sortes d'individus qui diffèrent par la longueur relative de leurs étamines et de leurs styles.

La séparation des sexes dans le temps ou dichogamie est un autre procédé par lequel les fleurs hermaphrodites évitent l'arrivée de leur propre pollen sur leur stigmate.

Enfin il est des cas où des fleurs morphologiquement hermaphrodites sont fonctionnellement unisexuées, puisque le pollen d'une fleur est incapable de féconder le pistil de cette même fleur.

Mouvements gamotropiques au service de l'allogamie. — Sans discuter encore les diverses structures florales allogamiques, nous nous contenterons d'ajouter que l'allogamie a aussi à son service des mouvements gamotropiques particuliers et destinés à empêcher autant que possible la pollinisation propre.

Dans *Centaurea Jacea*, comme chez les Composées, les anthères sont soudées les unes aux autres de façon à former un tube fermé dans lequel se trouve le style. Les étamines parviennent à maturité avant le pistil et s'ouvrent du côté intérieur, de sorte que le pollen est déposé dans la partie supérieure du tube. Les poils qui constituent la brosse destinée à expulser le pollen ne sont pas placés, comme d'ordinaire, à l'extrémité des stigmates, mais forment un anneau autour du style à l'endroit où ce dernier se bifurque. Quand la fleur s'ouvre, les anthères ont déjà déversé leur pollen dans le tube où il est supporté par l'anneau des poils. Les lobes stigmatiques encore appliqués l'un contre l'autre



n'ont pu recevoir ce pollen. Or les étamines des *Centaurea*

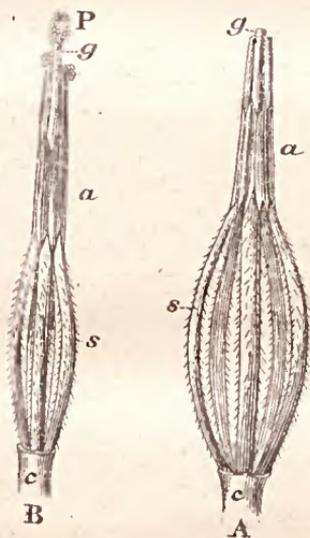


Fig. 36. — Étamines de *Centaurea jacea* après enlèvement de la corolle, à droite (A), à l'état d'excitabilité, à gauche (B), à l'état de contraction; *c*, partie inférieure de la corolle; *s*, filets des étamines; *a*, tube de la corolle; *g*, style; *P*, pollen. D'après Pfeffer. Grossi.

rées sont excitables et sont capables d'exécuter des mouvements provoqués. Si un insecte se pose sur la fleur, ou si une pression quelconque, quelque faible qu'elle soit, est exercée sur les étamines, les filets se raccourcissent brusquement et laissent à nu le pollen porté par la brosse (fig. 36). Ce n'est que plus tard que le pistil s'allonge et se bifurque; à ce moment le pollen a été presque toujours complètement enlevé par des insectes qui le portent sur des fleurs plus âgées, parce que ces fleurs, riches en nectar, sont abondamment visitées.

ORIGINE DES FORMES DES FLEURS

Théorie finaliste. K. Sprengel. — L'origine des structures florales avec leurs formes et leurs couleurs si variées, leurs adaptations si étroites parfois à cer-



tains insectes avait sollicité de bonne heure l'attention des observateurs. C. K. SPRENGEL fut le premier à reconnaître que les formes et les couleurs des fleurs ne sont point des effets du hasard, des « jeux de la nature ou de simples plaisirs des yeux pour l'homme, mais qu'elles ont pour but d'attirer les insectes qui les féconderont ». Imbu des principes finalistes, Sprengel voyait dans cette adaptation l'intervention d'une intelligence supérieure et prévoyante qui, à côté de la fleur, avait placé l'insecte destiné à la féconder.

Théories fondées sur la sélection. Darwin, H. Müller. — Les observations de Sprengel tombèrent dans l'oubli après avoir fait sensation et c'est à la reprise du problème par Darwin qu'elles furent de nouveau portées à la lumière et devinrent un des arguments les plus puissants en faveur de la théorie de la sélection. Sprengel n'attachait aucune importance au croisement auquel Darwin attribuait une grande influence sur la vigueur et la fertilité des descendants. Du jour où, pour la première fois, un insecte a butiné dans une fleur et en a effectué la fécondation croisée, toute variation qui favorisait les visites de l'insecte et le croisement de la plante a dû être fixée héréditairement par la survivance des plus aptes dans la lutte pour l'existence. Par la fixation des variations utiles l'une après l'autre, par l'addition progressive d'un détail nouveau à la somme des détails déjà acquis, les fleurs ont dû se compliquer et atteindre peu à peu le haut degré de perfection que nous admirons aujourd'hui chez la plupart d'entre elles.

Depuis Darwin, de nombreux naturalistes, Kerner,



Delpino, Hildebrand, H. Müller, Errera et Gevaert, ont continué à expliquer ces rapports par la théorie de la sélection et ont poussé leurs conclusions à un tel degré qu'elles ne diffèrent plus des conclusions du finalisme le plus pur. Dans les deux hypothèses, la fleur et l'insecte sont tellement associés l'un à l'autre, que la disparition de l'une entraîne la disparition de l'autre ; cette liaison si étroite a été réglée d'emblée par une intelligence créatrice, dans l'hypothèse finaliste ; dans la doctrine darwinienne, elle a été réalisée à pas lents et progressifs par la sélection. Mais c'est surtout H. MÜLLER (3) qui a prétendu pénétrer le phénomène de la formation de la fleur et démontrer que des insectes déterminés sont les éleveurs inconscients de certaines formes de fleurs. Il distingua, par exemple, les fleurs fétides généralement peu voyantes dues aux Diptères aimant les tissus à odeur désagréable et en décomposition et les fleurs qui sont dues aux papillons. Il distingua aussi les fleurs qui ont été développées par les Libellules, les Abeilles et d'autres insectes. Il croit même pouvoir démontrer dans certains cas particuliers (*Viola calcarata*) qu'une fleur qui doit sa forme primitive aux visites des Abeilles a pu se transformer plus tard en fleur adaptée à la fécondation par les papillons, après avoir émigré dans une région alpestre où les Lépidoptères sont beaucoup plus nombreux que les Abeilles.

Pour établir ces conclusions, H. Müller a déterminé d'une part, pour la flore indigène, les espèces d'insectes qui sont les agents du croisement d'une espèce florale et de l'autre, comparé la structure des fleurs à celle des insectes en les expliquant l'une par l'autre et en



se plaçant à la fois sur le terrain zoologique et sur le terrain botanique.

Ainsi l'organisation des Abeilles qui est si bien adaptée à la récolte du pollen et du nectar provient de modifications introduites successivement dans l'organisations de certaines Guêpes inférieures et entre ces deux groupes, Guêpes et Abeilles, on trouve des formes intermédiaires qui conduisent insensiblement des unes aux autres. Le point de départ de ces modifications fut, sans doute, l'habitude que prirent certains groupes de Guêpes de nourrir leurs larves de pollen et de nectar ; chez les descendants de ces espèces, il se produisit peu à peu une transformation lente du corps et de l'appareil buccal, en même temps que se développait un appareil collecteur du pollen. Les femelles qui, seules, prenaient soin des larves subirent dans tout leur perfectionnement ces modifications qui en firent les Abeilles actuelles, tandis que les mâles n'héritèrent qu'en partie de ces nouvelles acquisitions ; ce fut là l'origine de différences sexuelles secondaires, avantageuses pour la descendance. D'un autre côté, comme les plantes tirent un avantage du croisement, la survivance des plus aptes assura la persistance de celles qui s'étaient modifiées en vue de ce croisement et la sélection fixa les nouveaux caractères.

L'hypothèse et l'imagination jouent un grand rôle dans l'œuvre de H. Müller, et, sans discuter point par point ses observations, il suffit de rappeler que sa théorie n'explique pas l'apparition des premières variations. On comprend bien comment la sélection a pu faire un choix dans les plantes plus ou moins adaptées aux visites des insectes ; on ne comprend pas l'apparition de



la première variation, et, si elle a été accidentelle, il n'en reste pas moins surprenant qu'elle ait si bien assuré le perfectionnement.

Théories fondées sur l'adaptation : Nægeli. — NÆGELI (2) qui a surtout propagé dans la botanique les idées de Lamarck, voit dans l'adaptation et non plus dans la sélection la cause des formes des fleurs. Pour expliquer ces adaptations, Nægeli admet que les influences extérieures peuvent avoir pour conséquence de petites variations durables. Si des influences de ce genre agissent d'une façon continue dans le même sens pendant un temps assez long, la transformation peut arriver à un degré qui se révèle par des signes extérieurs. L'adaptation, en vertu du principe de l'usage et du non-usage de Lamarck, naît au moment où le changement qui survient correspond au but à atteindre.

Les insectes, à la recherche du pollen et du nectar, ont provoqué constamment par des chatouillements et de petites piqûres des excitations qui ont déterminé les formes florales, c'est-à-dire des formes si bien adaptées aux visiteurs que chaque partie a sa signification et doit jouer un rôle déterminé pour attirer les insectes qui doivent opérer la fécondation croisée. Il en est ainsi non seulement pour les caractères de la forme, mais encore pour ceux de la couleur, et il faut admettre, objecte Weismann, que les attouchements des insectes ont rendu blanches les corolles nocturnes, ont bigarré les fleurs diurnes et placé un point coloré ou brillant à l'ouverture qui conduit au miel de la fleur caché au fond du nectaire.



Au nombre des adaptations les plus communes et les plus remarquables que nous offrent les formes des fleurs, figurent les corolles tubuleuses faites pour les longues trompes des insectes qui vont chercher le miel au fond des tubes étroits et allongés et qui facilitent par là la fécondation croisée.

Nægeli, dont la manière de voir a été déjà exposée (page 15), se demande comment un tel processus de développement pourrait s'expliquer par la théorie de la sélection; puisque, à chacun de ces stades, il y a eu adaptation complète. Le tube de la fleur et la trompe de l'insecte ont atteint, par exemple, la longueur de cinq centimètres. Si le tube de la fleur devenait plus long chez quelques plantes, le changement était préjudiciable, parce que les insectes ne trouvaient plus leur compte à visiter ces plantes et se rendaient aux fleurs à petits tubes; les corolles à longs tubes, devaient, d'après la théorie de la sélection, disparaître à nouveau. D'un autre côté, si chez quelques insectes, les trompes s'allongeaient, l'inutilité de cette modification a dû se faire bientôt sentir, et, d'après la même théorie, elle a dû être mise de côté comme un luxe inutile.

Objections de Weismann à la théorie de Nægeli. — WEISMANN (I) s'est élevé avec force contre cette théorie de l'adaptation directe proposée par Nægeli et il a essayé de restituer à la sélection le rôle de facteur essentiel dans l'évolution des formes florales. Il fait remarquer que les fleurs et les trompes des papillons ne rivalisent pas en quelque sorte entre elles pour parvenir à la plus grande longueur. Elles



ne se développent pas respectivement ; seulement la fleur a allongé primitivement sa corolle et le papillon ne fait que la suivre. Les rapports ne sont pas de poursuivant à poursuivi, la corolle s'allongeant pour échapper au papillon et tous les deux luttant de vitesse. Dans l'esprit de la théorie de la sélection, l'excitation ne réside ni dans la fleur, ni dans le papillon, mais bien dans les autres visiteurs de la fleur qui lui volent son miel sans profit, c'est-à-dire sans opérer la fécondation croisée, et l'on doit admettre que des fleurs ouvertes à miel superficiel, telles, sans doute, qu'étaient les plus anciennes sont sorties peu à peu les fleurs à miel profondément caché. L'ensemble du processus prit vraisemblablement naissance dans la fleur, parce que la situation plus profonde du miel avait l'avantage de le protéger contre la pluie, d'amener par suite une plus grande quantité de miel et d'augmenter le nombre des visites des insectes. Dès que ce résultat fut atteint, le processus de la sélection de la bouche des insectes commença aussitôt, une partie des insectes prolongeant leur trompe de la longueur correspondant à la profondeur où se trouvait le miel. Ce processus était fait pour durer, car dès que les insectes qui visitent les fleurs se furent divisés en insectes à trompe courte et insectes à trompe longue, il devait se produire chez toutes ces espèces de fleurs un accroissement du tube des fleurs, parce qu'il y avait avantage pour elles à s'assurer la clientèle de quelques espèces d'insectes déterminées ; la fécondation d'une espèce de fleur est d'autant plus sûrement facilitée par un insecte que ce même insecte visite moins d'espèces de fleurs et qu'il est mieux adapté aux caractères de



ces fleurs par la grosseur, la forme, la pilosité, la manière de pénétrer dans la fleur, etc... Les insectes qui vont butiner sur toutes les fleurs possibles dissiperont souvent le pollen sans profit par le fait d'aller le porter à une espèce de plante toute différente; au contraire, les insectes qui n'ont accès qu'à un petit nombre de fleurs, sont obligés de visiter beaucoup de fleurs de la même espèce, et, par suite, portent le plus souvent le pollen au bon endroit.

La corolle tubuleuse et la trompe des papillons visiteurs ont dû par suite se développer aussi longtemps qu'il y a eu avantage pour la fleur à exclure d'autres visiteurs moins réguliers, et avantage pour le papillon à s'assurer l'unique jouissance de la fleur. La lutte n'a donc pas lieu ici entre la fleur et le papillon qui la féconde, mais entre eux deux d'une part et les autres visiteurs de la fleur qu'il s'agit d'exclure.

Mais ces explications de Weismann ne sont pas plus décisives que celles de Nægeli; elles constatent les unes et les autres des adaptations qui sont indéniabiles; elles ne les expliquent pas ou du moins ne peuvent les expliquer qu'en sous-entendant une force directrice qui discerne et fait naître la variation utile puis la fixe soit en la sélectionnant, soit en augmentant sa force par l'usage, conception à peine différente de la finalité ordinaire.

Adaptation indirecte. Théories fondées sur la physiologie mécanique. — Mais il est une autre hypothèse qui a séduit beaucoup de botanistes dans l'explication des structures florales, c'est celle de l'adaptation indirecte qui, sans tenir compte des intentions



de la nature, place à la base de la transformation une variation commandée par des forces mécaniques et constantes, avantageuse ou non, et qui s'accomplit fatalement, du moins dans des limites compatibles avec les aptitudes individuelles. Sans nier que la sélection soit capable de faire un tri parmi les formes privilégiées, sans refuser à l'adaptation directe au sens de Nægeli le pouvoir de créer accidentellement des variations utiles, les partisans de l'adaptation indirecte croient plutôt que les fleurs, comme les organes végétatifs, sont gouvernées dans leur morphologie par les facteurs externes auxquels elles ne peuvent échapper et auxquels elles se conforment grâce à leur plasticité : pesanteur, lumière, climat, conditions nutritives. Que ces facteurs fassent naître une variation : si elle est inutile ou nuisible, elle ne tardera pas à être éliminée par la concurrence vitale ; si elle est avantageuse, elle sera protégée par la sélection ou même renforcée par l'adaptation directe.

C'est surtout à propos de la fleur zygomorphe si bien adaptée parfois à certaines formes d'insectes que les partisans de l'adaptation indirecte ont cherché à fonder leur hypothèse sur des bases expérimentales. Tandis que la théorie de la sélection ne voit dans la fleur zygomorphe qu'une variation utile et fixée, celle de l'adaptation directe, une modification provoquée et renforcée par l'usage, la doctrine de l'adaptation indirecte prétend que la fleur zygomorphe a été créée par la pesanteur.

C'est VÖCHTING (1) qui a abordé le problème et a essayé de démontrer que certaines fleurs zygomorphes sont produites par l'influence de la pesanteur ; c'est,



pour l'auteur, la zygomorphie de l'espace. Dans la zygomorphie de constitution, la forme asymétrique de la fleur est due exclusivement à des causes internes. Dans d'autres cas, la zygomorphie de l'espace est accompagnée d'une zygomorphie de constitution.

La zygomorphie de l'espace représente le cas le plus simple. On la rencontre dans ces fleurs, originellement actinomorphes et dont les parties d'un même verticille, peu différentes d'ailleurs, décrivent en s'épanouissant des mouvements qui les éloignent de leur situation primitive. Ces mouvements sont bien de nature géotropique, car, si l'on change la position de la fleur, le sens de la zygomorphie change aussi. Si l'on supprime l'action unilatérale de la pesanteur, la fleur reste régulière.

Vöchting a étudié à cet égard de nombreuses plantes appartenant, soit aux Dicotylédones, soit aux Monocotylédones et il a pu les ranger en deux groupes représentés, l'un par *Epilobium angustifolium* et l'autre par *Epiphyllum truncatum*.

La fleur d'*Epilobium angustifolium*, régulière dans son ébauche, se compose de cinq verticilles de quatre feuilles et l'axe longitudinal de la fleur forme avec l'horizon un angle de 10 à 20°. Pendant l'épanouissement, les sépales latéraux qui sont négativement géotropiques se courbent vers le haut. Les quatre pétales subissent aussi un changement de position; les deux inférieurs se meuvent vers le haut jusqu'à ce que leur direction soit horizontale, les deux supérieurs se meuvent aussi vers le haut de manière à former avec le plan médian un angle de 30°, accomplissant ainsi les premiers une courbe de 45° et les seconds une courbe



de 15°. Ainsi le périanthe est divisé en deux moitiés : une supérieure formée de trois sépales et de quatre pétales et une inférieure formée d'un seul sépale (fig. 37).

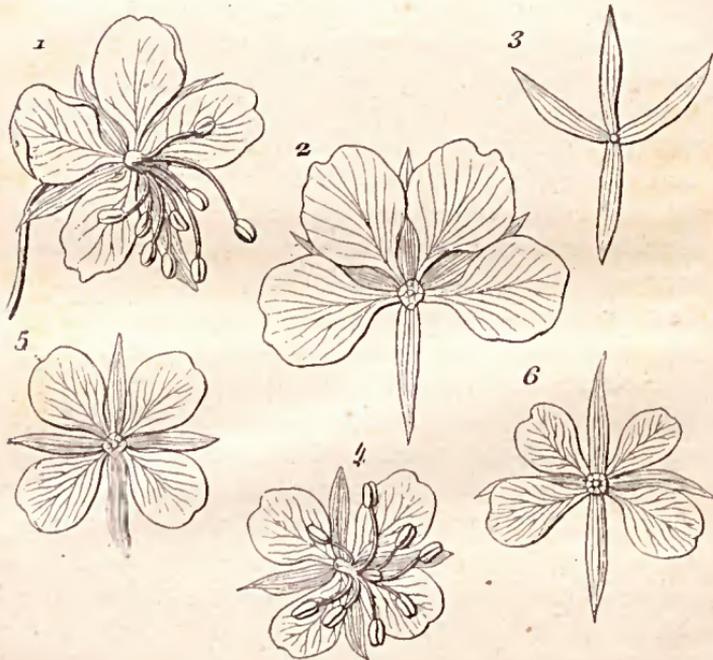


Fig. 37. — *Epilobium angustifolium*.

- 1, Fleur peu après l'épanouissement. 2, Position des sépales et des pétales après l'enlèvement du style et des étamines. 3, Position des sépales. 4, Fleur devenue régulière après rotation sur le clinostat. 5, Fleur régulière obtenue sur le clinostat après enlèvement des étamines et du pistil. 6, Fleur avec zygomorphie renversée. D'après H. Vöchting.

La zygomorphie déjà manifestée dans le calice et la corolle est renforcée par la manière d'être des étamines et du pistil. Aussitôt après l'épanouissement de la fleur,



le style se courbe à sa base vers le bas ainsi que les étamines. Les étamines qui appartiennent à la moitié supérieure de la fleur décrivent une torsion telle que les faces internes sont tournées vers le plan médian. La zygomorphie a atteint ainsi son plus haut point. Tous ces phénomènes sont, d'après Vöchting, de nature géotropique. Si l'on place en effet l'inflorescence dans une position inverse, la zygomorphie devient elle-même inverse. Par rotation sur le clinostat les fleurs restent régulières. La lumière n'a d'ailleurs aucune influence ; les mêmes résultats sont obtenus à l'obscurité comme à la lumière.

Vöchting, pour réaliser ses expériences, renversait dans des cylindres de verre des inflorescences vigoureuses et suspendait à leurs sommets des poids assez lourds pour empêcher un redressement de l'axe floral. Dans ces conditions, les pédicelles floraux n'accomplirent aucun mouvement et conservèrent au moment de l'épanouissement la position qu'ils possédaient déjà. Les fleurs qui, au moment de l'expérience, étaient épanouies montraient de la zygomorphie. Les autres se comportaient autrement ; leurs feuilles florales étaient régulièrement disposées en croix ou bien elles présentaient une zygomorphie qui correspondait à la nouvelle position de la fleur et qui était opposée à la précédente. Il semble donc que c'est à la pesanteur qu'il faut attribuer cette zygomorphie.

Le second type de zygomorphie est représenté par une Cactée, l'*Epiphyllum truncatum*. Les fleurs sont zygomorphes, d'une manière plus ou moins prononcée. La forme expérimentée par Vöchting possédait une zygomorphie peu accentuée. Ici le bouton floral



tout entier, encore fermé, subit une courbure géotropique qui influe sur les conditions d'expansion des feuilles florales au moment de l'épanouissement et qui a pour conséquence une zygomorphie dont le caractère est accentué par la courbure géotropique des étamines et du style déjà préparée dans le bourgeon. Cette zygomorphie est encore due au géotropisme. En effet les rameaux d'*Epiphyllum* ont une croissance limitée et une symétrie bilatérale et ils orientent normalement à la lumière une de leurs faces qui subit d'ordinaire une courbure épïnastique. Les fleurs naissent au sommet des derniers rameaux. Accidentellement il arrive qu'un rameau place ses deux faces verticalement et si une fleur vient à naître sur ces rameaux, elle présente encore sans subir de torsion une zygomorphie réelle, comme les fleurs nées sur les rameaux normaux. C'est que, dans ce cas, la fleur a subi dans la position originelle du rameau, de la part de la pesanteur, une influence dont l'action a continué à se faire sentir. Mais si, sur des rameaux faiblement développés et dressés, le pédicelle de la fleur a, dès l'origine, une situation verticale, elle reste régulière. D'ailleurs, en exposant sur le clinostat des pousses riches en bourgeons floraux, on obtient, comme on pouvait s'y attendre, des fleurs actinomorphes.

La zygomorphie de l'*Amaryllis formosissima* est attribuable à la fois à des facteurs externes et à des causes internes. Les variations dans la grosseur des pièces du périanthe, la forme et la situation qu'elles occupent ne relèvent que de l'hérédité. La position des étamines et du pistil dans la fleur épanouie est seule influencée par la pesanteur. Dans les fleurs normales,



le pédicelle floral est coudé et presque horizontal



Fig. 33. — *Amaryllis formosissima*.

1, fleur normale vue par devant; 2, fleur à zygomorphie renversée obtenue par renversement de la plante; 3, position des parties de la fleur normale après enlèvement du péricône; 4, *id.* dans la fleur à zygomorphie renversée. D'après H. Vöchting.

dans la région supérieure, là où il s'unit à l'ovaire.

Des trois pièces externes du péricone, la supérieure est plus large et les trois internes forment à leur base une sorte de tube. Les étamines et le pistil sont fortement courbés vers le bas à leur base et redressés à leur sommet (fig. 38). Si l'on place les buibes après la formation des premières racines dans une position renversée, l'on constate que le péricone conserve sa zygomorphie, mais qu'elle est renversée. Quant aux étamines et au pistil, ils prennent une position anormale par rapport au péricone, mais normale par rapport à la direction de la pesanteur. Il faut donc admettre que deux causes, dans les conditions ordinaires, déterminent la position des étamines et du pistil, la pesanteur et l'hérédité, mais que dans le cas de renversement, la pesanteur l'emporte sur l'hérédité. Si l'on fait tourner sur le clinostat la plante retournée, les étamines et le pistil s'orientent normalement par rapport au péricone. Ces faits offrent d'autant plus d'intérêt que le genre *Amaryllis* présente, à côté de formes régulières, des formes à zygomorphie faiblement prononcée; et on est porté à penser que cette espèce descend d'ancêtres à fleurs actinomorphes. S'il en est ainsi, on se trouve en présence de ce fait remarquable que le péricone d'*Amaryllis formosissima* a acquis une conformation stable indépendante des influences extérieures, tandis que les étamines et le pistil sont restés sensibles à l'action de la pesanteur.



CHAPITRE VIII

LA CLÉISTOGAMIE

SOMMAIRE. — Les premiers travaux sur les fleurs cléistogames : *Oxalis Acetosella*, *Viola*. — Pseudo-cléistogames. — Plantes exclusivement cléistogames. — Signification de la cléistogamie. — Travaux de Goebel. — Apparition des fleurs cléistogames. — Organisation comparée des fleurs cléistogames et des fleurs chasmogames d'une même plante. — Les fleurs cléistogames sont des formations d'arrêt.

Les premiers travaux sur les fleurs cléistogames. — L'on sait qu'il existe de nombreuses plantes qui portent sur le même individu ou sur des individus différents de la même espèce deux sortes de fleurs, les unes normales, ouvertes, les fleurs chasmogames, les autres fermées, chez lesquelles, cependant, les organes de la reproduction sont bien développés et la fructification régulière. C'est HUGO MOHL qui, en 1863, publia le premier travail d'ensemble que nous possédions sur ces plantes qu'il avait appelées dimorphes ; il y étudiait avec soin *Oxalis Acetosella*, *Impatiens Noli-tangere* et *Specularia perfoliata*. Quelques années plus tard, en 1867, KUNN fit connaître de nouvelles espèces présentant cette particularité et créa pour ces fleurs fermées le terme adopté de fleurs cléistogames. Les espèces décrites par KUNN se répartissent en quarante-quatre genres.



D'après HUGO MOHL, c'est Dillenius qui le premier découvrit des fleurs cléistogames sur une plante qui devait plus tard être appelée *Ruellia clandestina* par

Linné. La seconde plante cléistogame découverte par Dillenius fut *Viola mirabilis*; il trouva que les fleurs du printemps avec corolle bien développée fructifiaient rarement, tandis que les fleurs, paraissant plus tard et restant fermées, fructifiaient régulièrement.

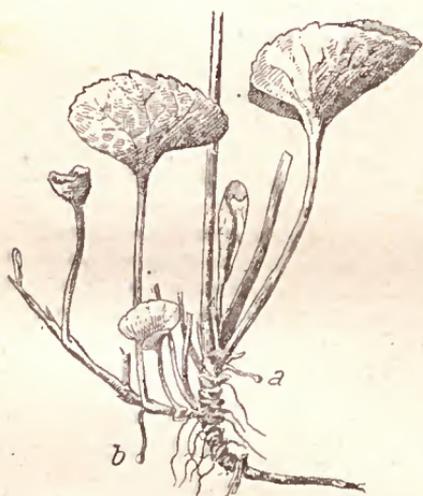


Fig. 39. -- *Viola odorata*.

Aspect d'une plante dessinée vers le milieu de mai et portant aussi bien sur l'axe principal que sur les stions une fleur cléistogame (a et b). D'après K. Goebel. $\frac{2}{3}$ de grand. nat.

Les fleurs cléistogames sont remarquables par leur petitesse et leur manque absolu de déhiscence. Elles ont la corolle réduite ou même nulle. Les étamines sont souvent réduites en nombre et leurs anthères petites contiennent un pollen peu abondant qui, sans sortir des anthères, émet directement des tubes polliniques qui, à travers une zone perméable de la paroi de l'anthère, gagnent le pistil réduit lui-même et portant un stigmate à peine développé (fig. 39).

Pseudo-cléistogames. — On savait que beaucoup de fleurs aquatiques se fécondent comme des fleurs cléistogames lorsque l'eau est trop profonde pour que les fleurs atteignent la surface. Il en est ainsi chez *Ranunculus aquatilis*, *Alisma natans*, *Illecebrum verticillatum*, *Subularia aquatica*, etc... HANSGIRG a distingué ces plantes des vraies cléistogames sous le nom de pseudo-cléistogames. Elles sont conformées comme les plantes chasmogames. Il s'agit de fleurs qui, dans les circonstances ordinaires, s'ouvrent normalement, mais qui peuvent rester fermées et se féconder elles-mêmes. Suivant l'influence qui s'oppose à l'ouverture de la fleur, Hansgirg distingue les photocléistogames, où la cléistogamie est due au manque de lumière, les hydrocléistogames chez lesquelles la hauteur de l'eau ou de forts courants empêchent la fleur de s'ouvrir et les thermocléistogames où le facteur est une température insuffisante. La pseudo-cléistogamie peut encore être due à une trop grande sécheresse ou à une trop grande humidité.

Plantes exclusivement cléistogames. — Y a-t-il des plantes qui ne portent que des fleurs cléistogames ? BATALIN avait avancé, en 1871, que *Juncus bufonius* se féconde régulièrement par des fleurs fermées. Mais son observation a été contredite par ASCHERSON qui signale de son côté une Sauge africaine, *Salvia cleistogama* de Bary et Paul, comme ne portant que des fleurs cléistogames. Darwin cite aussi, d'après Fitz-Gerald, une Orchidée australienne, *Thelymitra*, qui ne s'ouvre jamais dans son pays et y est cependant fertile, et, d'après Crüjer, trois Orchidées de la Trinidad, un



Schomburgkia, un *Cattleya* et un *Epidendrum*, dont les fleurs s'ouvrent très rarement.

Plus récemment BURCK (2) a fait connaître des plantes où les fleurs, d'ailleurs normales, sont toutes complètement fermées. Il en est ainsi chez *Myrmecodia echinata* où les fleurs, tout en possédant des nectaires, sont fermées par la soudure des dents du calice. Les stigmates pourvus de papilles tournées vers l'extérieur alternent avec les pétales; par la croissance de la corolle, le pollen est mis en contact avec les stigmates et l'autofécondation se produit en l'absence de fécondation croisée rendue impossible par le manque de fleurs chasmogames. Plus tard, BURCK a fait connaître d'autres plantes complètement cléistogames dans la famille des Anonacées, *Unona coclophloea*, *Artabotrys suaveolens*, *A. Blumei*, *Goniothalamus giganteus*, *Cyathocalyx zeylanica*. BURCK croyait à ce moment que, chez ces plantes, le remplacement de la fécondation croisée par l'autogamie était dû à des changements dans leurs conditions d'existence et que la fermeture de la fleur était une adaptation protectrice contre les fourmis.

Kœhne a aussi signalé *Ammania latifolia* comme exclusivement cléistogame.

Signification de la cléistogamie. — Quelle est la signification des fleurs cléistogames? Représentent-elles ou non des formations d'arrêt, c'est-à-dire proviennent-elles de bourgeons qui auraient pu donner des fleurs normales, chasmogames, mais qui ont arrêté leur développement à un stade déterminé ou bien doivent-elles leur origine à une déviation du développement



normal, à une adaptation, à un processus particulier, l'autogamie, qui, sans cela n'aurait pu se produire? Le problème a reçu des solutions diverses.

Au début, les fleurs cléistogames furent considérées par Asa Gray comme de simples « bourgeons arrêtés ». Mais une telle opinion n'est guère soutenable. Les arrêts de développement ne sont pas inconnus chez les fleurs et les exemples sont nombreux (*Symphytum*, *Impatiens Noli-tangere*, *Viola mirabilis*, etc.), de fleurs restées à l'état d'ébauche, se desséchant et tombant sans fructifier. Les fleurs cléistogames ont des caractères bien différents; bien qu'elles s'arrêtent à un stade plus ou moins précoce de leur développement, la formation du pollen et des ovules et la fécondation s'y accomplissent dans cet état, alors qu'elles n'auraient dû se produire qu'à une période plus reculée. C'est, en somme, quelque chose de comparable au phénomène du nanisme. Des plantes mal nourries restent petites, forment des feuilles moins nombreuses ou plus simples que d'autres mieux nourries et cependant arrivent à produire quelques fleurs normalement conformées. Ici, la plante franchit, pour ainsi dire, une partie de son développement végétatif et arrive plus tôt à la formation de ses organes reproducteurs.

Pour mieux éclairer la condition de la fleur cléistogame, on pourrait encore rappeler la distinction établie par SACHS dans les phénomènes de croissance entre la période morphologique et la période physiologique. Dans la première, les organes apparus en nombre déterminé et à une place fixe poursuivent leur croissance embryonnaire; dans la seconde ils atteignent leur conformation définitive et leur maturité.



Dans les fleurs cléistogames la période morphologique est raccourcie ; mais la période physiologique achève son évolution.

Darwin fut le premier à s'élever contre l'hypothèse d'Asa Gray ; la fleur cléistogame ne représente pas, pour Darwin, un bourgeon floral arrêté dans son développement, mais une structure adaptée à une fonction déterminée. C'est là le point essentiel de la doctrine de Darwin.

Darwin, d'ailleurs, ne conteste pas que les fleurs cléistogames ne doivent primitivement leur structure à un arrêt de développement des organes floraux parfaits. Il en voit la preuve dans l'examen de ces cas où le pétale inférieur rudimentaire, comme dans *Viola*, est plus grand que les autres et semblable à la lèvre inférieure des fleurs-parfaites, ou bien dans l'existence d'un vestige d'éperon dans les fleurs cléistogames d'*Impatiens* ou encore dans la soudure des dix étamines de l'*Ononis* en un tube. Mais il ne serait pas exact de dire que les fleurs cléistogames doivent entièrement leur origine à un arrêt de développement. Plusieurs parties ont été, en effet, modifiées spécialement en vue de venir en aide à l'autofécondation et de protéger le pollen : par exemple, le pistil coudé dans les *Viola* et dans quelques autres genres où le stigmate est rapproché des anthères fertiles, la corolle rudimentaire du *Specularia* transformée en une membrane parfaitement fermée et la gaine des *Monochoria* modifiée de façon à devenir un sac, les enveloppes excessivement fines des grains polliniques, les anthères frappées d'un degré d'avortement inégal et autres cas semblables. Darwin rappelle en outre que



BENNETT a montré que, dès la première période du développement, il existe des différences profondes entre les boutons des fleurs cléistogames et ceux des fleurs parfaites. On sait d'ailleurs que les fleurs cléistogames donnent, à peu de frais, une copieuse moisson de semences et il paraît difficile à Darwin d'échapper à cette conclusion que les fleurs cléistogames doivent les modifications et les dégradations de leur structure à l'utilité de ce but.

Ainsi deux questions dominent tout le problème ; y a-t-il entre l'organisation d'une fleur cléistogame et celle d'une fleur chasmogame des différences réelles, c'est-à-dire qui ne soient point attribuables à un arrêt de développement compris comme plus haut et, en second lieu, quelles sont les causes de cet arrêt de développement dont l'existence primitive ne fait aucun doute pour Darwin ?

Si l'on admet que les fleurs cléistogames sont de simples arrêts de développement dans le sens d'Asa Gray, il n'y a plus à distinguer les véritables cléistogames des pseudo-cléistogames. Les pseudocléistogames sont des fleurs exactement organisées comme les fleurs chasmogames de la même espèce, mais qui ne s'ouvrent point. L'arrêt de développement se produit au dernier stade, c'est-à-dire à celui qui précède l'épanouissement de la corolle tandis que dans les vraies cléistogames il se produit plus tôt. Et comme dans une même plante, *Impatiens Noli-tangere*, par exemple, on trouve tous les intermédiaires entre la fleur cléistogame vraie et la fleur pseudo-cléistogame, ces dénominations paraissent défectueuses à Goebel. Il serait plus exact, d'après lui, de distinguer chez les cléistogames



un arrêt de développement et un arrêt d'épanouissement ou encore d'opposer la cléistogamie vraie ou habituelle, apparaissant régulièrement et indépendamment des conditions extérieures, à la cléistogamie induite, pouvant se montrer à des phases diverses du développement. La classification des pseudo-cléistogames en photocléistogames, hydrocléistogames et thermocléistogames n'est guère acceptable pour plusieurs raisons. D'abord la cléistogamie peut être provoquée sur une même plante par plusieurs facteurs et en second lieu, dans les hydrocléistogames, par exemple, ce n'est pas l'eau qui empêche l'ouverture des fleurs, mais bien l'éclairement trop faible, le manque d'oxygène et la gêne de la transpiration.

Au point de vue qui nous occupe, l'étude des cléistogames vraies offre seule de l'intérêt; les pseudo-cléistogames diffèrent si peu des chasmogames que la question purement morphologique s'explique d'elle-même.

Travaux de Goebel. Apparition des fleurs cléistogames. — GOEBEL attache une importance particulière à la distribution dans le temps des fleurs cléistogames et des fleurs chasmogames d'une même plante. On admettait jusqu'à présent, sur les données de Hugo Mohl, qu'à cet égard on pouvait distinguer trois cas suivant que les fleurs cléistogames apparaissaient avant, après ou en même temps que les fleurs chasmogames. Une telle division n'est, pour Goebel, que le résultat d'une observation superficielle, et, à chaque période végétative, les fleurs cléistogames apparaissent avant les fleurs chasmogames. Ainsi, pour *Impatiens Noli-*



langere, des opinions contradictoires avaient été émises. Hugo Mohl avait constaté à Tubingen que, vers la mi-juin, les fleurs cléistogames existaient en abondance et avaient fructifié à un moment où il n'existait pas encore de fleurs chasmogames. Au contraire, en septembre, il trouva dans la Forêt-Noire ces plantes abondamment pourvues de fleurs chasmogames, sans aucune fleur cléistogame. De son côté Kirchner prétend que dans *Impatiens Noli-tangere* les fleurs cléistogames pa-

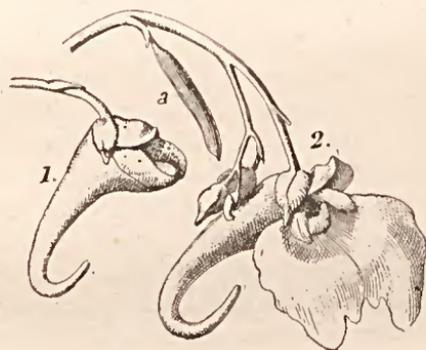


Fig. 40. — *Impatiens Noli-tangere*.

1, Forme florale intermédiaire entre une fleur chasmogame et une fleur cléistogame; 2, portion d'inflorescence qui après avoir produit un fruit cléistogame (a) ne porte que des fleurs chasmogames. D'après K. Goebel. Gr. : 1,5.

raissent sur les mêmes rameaux et en même temps que les fleurs chasmogames. La question reprise par Goebel lui a montré que cette plante pouvait se comporter de façons différentes. A Munich, conformément aux observations de Hugo Mohl, il rencontra des



centaines de pieds qui avaient d'abord porté des fleurs cléistogames, puis des fleurs chasmogames. Si l'on prenait pour point de départ l'axe primaire, les premiers rameaux secondaires ne portaient que des fleurs cléistogames ; à la suite venaient d'autres rameaux secondaires avec fleurs cléistogames et fleurs chasmogames ; dans ceux-ci, les fleurs inférieures, (une ou deux) c'est à dire les premières apparues étaient cléistogames et les autres chasmogames. Entre les deux, il n'était pas rare de rencontrer des formes de passage (fig. 40).

On peut trouver des individus qui ne portent que des fleurs chasmogames ou des fleurs cléistogames ; mais lorsque les deux sortes de fleurs se présentent sur un même individu, les fleurs cléistogames précèdent toujours les fleurs chasmogames.

Une objection plus grave à l'hypothèse de Goebel est offerte, en apparence, par le genre *Viola* où l'on admet communément que les fleurs chasmogames précèdent les fleurs cléistogames. Et, en effet, il est facile d'observer que les premières fleurs qui apparaissent dès mars et avril sont des fleurs ouvertes ; plus tard se produiront les fleurs cléistogames. Mais le cas des *Viola* n'est qu'une exception apparente ; es fleurs chasmogames qui se montrent au printemps sont des fleurs déjà ébauchées l'année précédente et elles appartiennent au même cycle de végétation que les fleurs cléistogames de l'été précédent. Ici encore, par conséquent, en s'en tenant à une même période de végétation, la production des fleurs cléistogames précède celle des fleurs chasmogames. Et cette manière de voir est confirmée par l'étude de la germination.



ROYER qui a observé des plantules de *Viola alba et odorata* a constaté qu'à la première floraison de la jeune plante les fleurs apétales précèdent les fleurs corollées, tandis que le contraire aura lieu pour les floraisons suivantes, où en effet les petites ne naîtront qu'après les grandes.

Organisation comparée des fleurs cléistogames et chasmogames d'une même plante. Les fleurs cléistogames sont des formations d'arrêt. — Comparons maintenant l'organisation des fleurs ouvertes et des fleurs cléistogames d'une même espèce et recherchons si ces dernières représentent autre chose qu'un arrêt du développement, c'est à dire une adaptation particulière manifestée par une déviation du développement normal. Nous considérerons d'abord un des cas les plus simples, *Lamium amplexicaule*, où la fleur cléistogame ne diffère de la fleur parfaite que par sa corolle plus petite et non épanouie. On a voulu voir une adaptation dans la position qu'occupent les anthères par rapport au stigmate qu'elles touchent presque. Le pollen peut ainsi tomber facilement sur le stigmate, si les anthères s'ouvrent et s'il germe à l'intérieur de l'anthère, le tube pollinique atteint sans difficulté le stigmate. Si l'on compare cet état avec le stade correspondant de la fleur parfaite on y constate les mêmes particularités ; les anthères et le stigmate occupent la même situation et sont si rapprochés qu'ils semblent confondus. Quand la corolle s'ouvre plus tard, le style et les filets staminaux s'allongent ; c'est cette phase d'allongement qui ne se produit point chez les fleurs cléistogames qui représentent ainsi une for-



mation d'arrêt. Il paraît en être de même chez *Salvia cleistogama* (fig. 41).

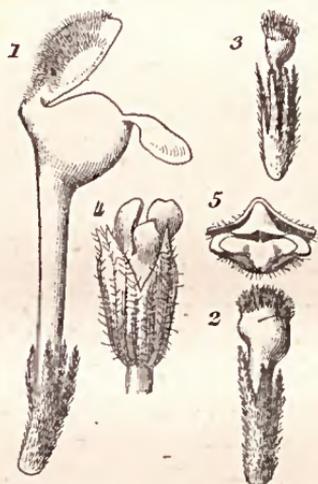


Fig. 41. — *Lamium amplexicaule*.

1 à 3 : 1, fleur chasmogame ; 2, son bouton ; 3, fleur cleistogame.
4 et 5 : *Salvia cleistogama* fleur vue de côté (4) et de devant (5). D'après K. Goebel, Gr. : 3.

Dans le genre *Impatiens*, les différences entre les fleurs cléistogames et les fleurs chasmogames sont, d'après BENNETT, assez considérables. Dans *Impatiens fulva*, elles sont de trois sortes. 1° Les pointes des deux sépales extérieurs dans le bourgeon d'une fleur chasmogame sont courbés en forme de crochets tandis qu'ils sont droits dans un bourgeon de même taille d'une fleur cléistogame.

2° le sépale postérieur ou le nectaire de la fleur chasmogame n'existe pas dans la fleur cléistogame ; 3° tandis que les étamines dans les fleurs chasmogames sont soudées par le bas et libres vers le haut, elles sont libres dans toute leur étendue dans les fleurs cléistogames ; leurs filets d'abord droits sont ensuite courbés. D'après Goebel, toute l'argumentation de Bennett prouve qu'il n'a pas suivi d'assez près le développement des deux sortes de fleurs. Aucune des différences qu'il signale n'est réelle et les fleurs chasmogames passent ici encore par le stade de

développement auquel s'arrêtent les fleurs cléistogames.

Darwin considère les fleurs cléistogames de *Specularia perfoliata* comme très remarquables en ce qu'elles demeurent closes par une membrane, dépourvue de traces d'ouverture, qui forme la corolle rudimentaire. Les étamines varient entre les nombres trois et cinq comme les sépales. Hugo Moench fait remarquer également que le calice des fleurs cléistogames est trifide, tandis que celui des fleurs parfaites est quinquifide. Mais en examinant le développement d'une fleur parfaite, on constate que sa corolle passé par un état correspondant à celui de la fleur cléistogame. Les variations dans le nombre des éléments de la fleur sont plus remarquables ; il n'est pas rare en effet que la fleur cléistogame soit construite sur le type trois, tandis que la fleur parfaite est construite sur le type cinq. Il s'agit ici d'une réduction et non d'une adaptation.

Dans le genre *Viola*, il n'est pas douteux que la corolle réduite ne représente un arrêt de développement de la corolle normale. Mais deux faits plus intéressants dominent toute l'histoire des *Viola* cléistogames, la réduction de l'androcée et la conformation du stigmate :

La réduction des étamines apparaît progressivement et est plus ou moins étroitement liée à la dorsiventralité de la fleur. *Viola mirabilis*, *odorata*, *biflora* possèdent généralement cinq étamines avec deux sacs polliniques seulement, les antérieurs. Dans *Viola sylvatica*, les trois étamines supérieures n'ont que deux sacs polliniques et les deux étamines inférieures qui correspondent à la partie précoce de la fleur en présentent



quatre. On trouve dans cette même plante des termes de passage qui permettent de suivre la disparition des trois étamines supérieures (fig. 42). Or cette dorsiventra

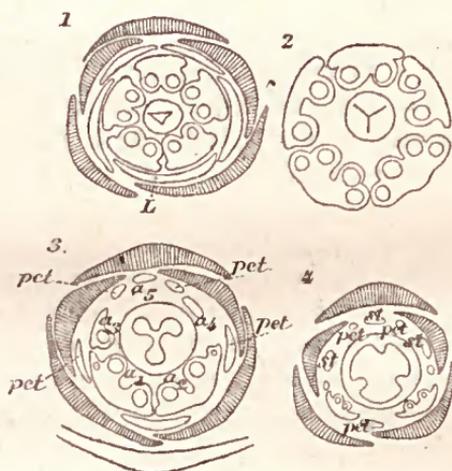


Fig. 42. — Coupes transversales de fleurs cléistogames de *Viola*.

1, *Viola odorata* : L, le pétale développé d'ordinaire en forme de lèvre; le calice est couvert de haechures. 2-4, *Viola sylvatica* : (Des fleurs conformées comme 2 existent aussi chez *Viola odorata*); 2 et 3, formes de passage vers la forme 4; pet, pétale rudimentaire; a_3 , a_4 , a_5 , dans 3 et st, dans 4, représentent des staminodes. D'après K. Goebel.

lité se manifeste aussi dans l'ébauche des fleurs chasmogames et Payer a constaté, dans *Viola odorata*, que les feuilles florales et les étamines se montrent d'avant en arrière; la réduction des étamines trouve donc une explication suffisante dans la symétrie de la fleur, sans faire intervenir les avantages que la fleur peut en retirer; la feuille antérieure de la fleur est plus précoce et plus grosse bien qu'elle n'ait aucun rôle spécial à jouer.

La formation des tubes polliniques à l'intérieur des anthères de *Viola*, telle qu'elle est connue depuis longtemps et telle qu'elle a été récemment étudiée par LECLERC DU SABLON est-elle un processus spécial aux fleurs cléistogames et peut-elle être considérée comme une adaptation propre à ces fleurs ? C'est bien là l'opinion que paraît avoir Leclerc du Sablon lorsqu'il dit : « les fleurs où le pollen germe dans l'anthère étaient en quelque sorte le dernier terme de la transformation progressive des fleurs ordinaires en fleurs cléistogames. »

Gœbel rejette absolument cette interprétation. Il a observé, en effet, la germination des grains de pollen à l'intérieur des anthères de fleurs ouvertes chez *Viola sylvatica* et *Viola biflora* et chez ces dernières, dans des anthères ouvertes. Dans *Viola biflora*, les tubes polliniques n'atteignent pas les stigmates, de sorte que le processus est inutile et il est possible qu'il soit provoqué par une température élevée. Et l'on peut penser avec autant de raison que l'aptitude de ces grains de pollen à former des tubes polliniques sans excitation préalable venue du style est non point le dernier terme d'une transformation, mais la première indication de la possibilité pour ces plantes de former des fleurs cléistogames.

Gœbel s'élève aussi contre l'assertion de Leclerc du Sablon, que, dans les fleurs cléistogames les mieux différenciées, l'assise mécanique fait défaut et est remplacée par un assise de cellules parenchymateuses, ce qui explique que le pollen reste enfermé dans les anthères, Gœbel n'a jamais constaté une absence absolue d'assise mécanique dans les fleurs de *Viola*. Assez souvent,



cette assise mécanique ne se développe pas complètement. Et même, lorsqu'elle est bien développée, la déhiscence des anthères ne se produit pas (*Viola mirabilis* et *Viola biflora*) ou l'ouverture des sacs polliniques se fait au sommet. Au sommet de l'anthère Leclerc du Sablon prétend avoir trouvé un tissu conducteur formé de petites cellules riches en plasma et il en conclut que ce tissu conducteur est une adaptation en rapport avec l'atmosphère humide où se trouvent les étamines dans les fleurs cléistogames. Or ce tissu conducteur existe aussi, d'après Gœbel, dans les anthères des fleurs chasmogames. Il n'est autre que le tissu correspondant à la ligne de déhiscence des sacs polliniques et qui, en se résorbant, permet à l'assise mécanique d'obéir aux mouvements que lui imprime la dessiccation. Loin d'être pour la plante une adaptation en rapport avec l'atmosphère humide, ce tissu ne représente qu'une zone perméable déjà existante que la plante utilise pour le passage du tube pollinique. Si les tubes polliniques ne sortent, dans les fleurs cléistogames, que par le sommet et non point par la ligne entière de déhiscence, c'est que l'arrêt du développement a surpris ces anthères à un moment où les cellules parenchymateuses du sommet étaient plus développées que les autres.

Le style et le stigmate des fleurs de *Viola* méritent une explication particulière, car on les a regardés comme une véritable adaptation des fleurs cléistogames. Déjà Hugo Mohl pensait que le transport des tubes polliniques sur le stigmate ne pouvait manquer de se produire, tant sont rapprochés les anthères et le stigmate ; en outre la forme particulière du style incliné



avec le stigmate au-dessous du prolongement membraneux du connectif jusqu'au contact immédiat de la ligne de suture des deux anthères fertiles assure l'auto-fécondation. Darwin voit lui aussi dans le style des *Viola* une adaptation particulière.

C'est ce fait que nie encore Goebel. Le style des fleurs chasmogames est à la base mince, géniculé et coudé vers le bas. Vers le haut il s'épaissit et au-dessous du stigmate il se dilate en deux excroissances en forme d'ailes (fig. 43). Le stigmate lui-même est petit et déplacé vers le bas des excroissances.

La courbure du style et le déplacement du stigmate se produisent dans le plan médian de la fleur. L'étude du développement montre qu'à l'origine le style est droit et tubuleux (fig. 44). L'extrémité de ce tube devient le stigmate et au-dessous de lui se produisent

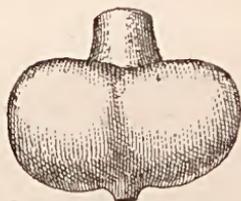


Fig. 43. — *Viola biflora*.
Style et stigmate vus obliquement d'en haut. A droite et à gauche les deux prolongements en forme d'ailes du style, en bas le stigmate. D'après Goebel.

les excroissances ; ces excroissances sont, à l'origine dans le prolongement du style, mais plus tard elles sont déplacées vers le bas à cause du développement plus grand de la partie supérieure du style. Si l'on compare le style d'une fleur cléistogame à celui d'une fleur chasmogame, on constate simplement que l'arrêt de développement s'est produit au moment où le style est encore tubuleux. La seule modification qu'il subisse ensuite est une courbure vers le bas. Mais cette courbure du style des cléistogames



n'est pas un fait nouveau, en rapport avec une adaptation, mais simplement un phénomène qui se produit aussi dans la fleur chasmogame.

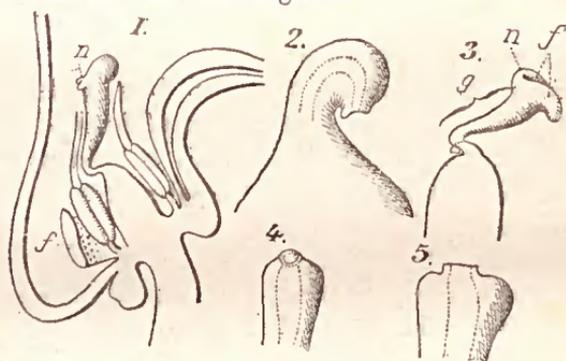


Fig. 44. — *Viola biflora*.

1, Coupe longitudinale d'une fleur chasmogame; *n*, stigmate; *f*, nectaire (excroissance d'un étamine) grossi. 2, Style et stigmate d'une fleur cléistogame avec la cavité du style ponctuée. 3, Style d'une fleur chasmogame (la parenthèse *g* indique la partie qui manque au style d'une fleur cléistogame qui ne possède pas non plus les deux ailes (*f*) du stigmate (*n*). 4, Style jeune d'une fleur chasmogame, encore droit, avec le stigmate au sommet. 5, Stade plus avancé, les deux ailes commencent à se former. D'après K. Goebel.

Des recherches analogues entreprises par Goebel sur les fleurs cléistogames d'*Oxalis Acetosella*, de *Cardamine chenopodifolia* le conduisent au même résultat. *Cardamine chenopodifolia* est particulièrement intéressante en ce qu'il produit de très bonne heure des fleurs cléistogames qui s'enfoncent dans la terre. Déjà, lorsque les germinations n'ont produit que deux feuilles, on peut observer des fleurs fermées qui ressemblent extérieurement à des racines et qui, comme elles, pénètrent dans la terre (fig. 45). La corolle est

absente, mais les auteurs ne sont pas d'accord sur le nombre des étamines.

Grisbach en décrit quatre paraissant opposées aux sépales et Schulz, deux seulement. Gœbel a trouvé tantôt quatre, tantôt trois et tantôt deux étamines et ces étamines ne renferment chacune que deux sacs polliniques, les deux postérieurs sans doute. On sait que la fleur normale comprend six étamines, quatre grandes et deux petites, chacune avec quatre sacs polliniques. Les quatre grandes ont seules persisté dans la fleur cléistogame, mais avec une

réduction dans le nombre des sacs polliniques et une réduction dans le nombre des grains de pollen.

En somme, toutes ces observations démontrent, d'après Gœbel, que les fleurs cléistogames sont des formations d'arrêt dues à un arrêt survenu dans le développement normal, à un stade plus ou moins précoce, mais n'empêchant pas la maturation des organes sexuels. On ne saurait admettre la théorie de Darwin et y voir une adaptation fixée par la sélection.

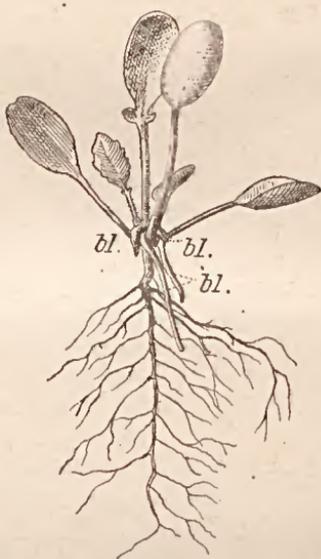


Fig. 45. — *Cardamine chenopodifolia*.
Germination avec les fleurs cléistogames (bl) pénétrant dans le sol.
D'après K. Gœbel.

CHAPITRE IX

ORIGINE DE LA CLÉISTOGAMIE

SOMMAIRE. — Influence des conditions nutritives sur l'apparition des fleurs cléistogames. — Influence de la lumière. — Influence de la température. — Critique du travail de Goebel par Burck. — Valeur subordonnée de la fleur chasmogame chez les plantes cléistogames. — Rôle de la mutation dans la production des plantes cléistogames. — Variétés constantes et races intermédiaires chez les plantes cléistogames. — La régression et la fermeture de la fleur sont deux phénomènes distincts. — Objections de Loew à la théorie de Burck.

La recherche des causes qui provoquent l'apparition des fleurs cléistogames avait déjà préoccupé les anciens auteurs et Linné qui avait remarqué que des plantes originaires d'Espagne, transplantées à Upsal, formaient des fleurs cléistogames, avait attribué leur production à l'influence du climat et notamment au manque de chaleur, sans toutefois appuyer son opinion sur des bases expérimentales. Les premières expériences furent réalisées par GOEBEL avec *Impatiens Noli-tangere*. Il s'agissait de déterminer si, toutes choses égales d'ailleurs, les conditions nutritives pouvaient provoquer l'apparition des fleurs cléistogames.

Influence des conditions nutritives. — De nombreuses plantes d'*Impatiens Noli-tangere* étaient cultivées en pots par GOEBEL, les unes dans le sable pur, les



autres dans la terre; certaines plantes recevaient des solutions nutritives et les autres étaient simplement arrosées avec de l'eau. Toutes ne portèrent d'abord que des fleurs cléistogames; plus tard, pour ne citer qu'un lot de six plantes cultivées en terre, cinq portèrent peu à peu des fleurs chasmogames après avoir présenté de curieuses formes intermédiaires. Toutes les plantes cultivées dans le sable ne produisirent que des fleurs cléistogames. L'une des plantes cultivées en terre, qui n'avait pas porté de fleurs chasmogames, était plus chétive que les autres, de sorte que, malgré un substratum nutritif favorable, elle avait été moins bien nourrie; il peut arriver, en effet, que les racines se développent insuffisamment ou soient attaquées par des parasites.

Il ne paraît pas douteux que les plantes cultivées dans le sable étaient moins bien nourries et que c'est là la cause de leur floraison cléistogame; leurs racines étaient moins développées, leurs tiges moins élevées et toutes périrent bientôt. Inversement les plantes qui ont déjà donné des fleurs chasmogames peuvent-elles fleurir en cléistogames, si on les place dans des conditions défavorables? Gœbel cueillit des pieds sauvages d'*Impatiens* en fleurs et après s'être assuré qu'ils n'avaient porté que des fleurs chasmogames les planta en pots dans le sable. Ils souffrirent d'abord de cette transplantation, mais élevés sous cloche, ils reprirent peu à peu leur force et l'on put bientôt les découvrir. Les bourgeons de fleurs chasmogames déjà ébauchés continuèrent leur développement, mais la plupart périrent. Un des pieds montrait une forme intermédiaire entre une fleur chasmogame et une fleur cléistogame (fig. 40). Cette



forme intermédiaire correspondait à une fleur chasmogame qui ne s'était pas complètement ouverte. Elle s'était donc arrêtée à un stade très tardif du développement et bien que la corolle fût très développée, elle n'était pas en état de s'ouvrir. Elle périt sans fructifier. Quatorze jours plus tard, deux des plantes ainsi traitées produisirent des fleurs cléistogames, tandis que les fleurs chasmogames cessèrent de se montrer. Beaucoup de bourgeons floraux se flétrirent sans s'épanouir. Ainsi, les conditions qui provoquent l'ébauche de la fleur ne sont pas les mêmes que celles qui provoquent son épanouissement et, si ces dernières font défaut, la fleur peut s'arrêter à un degré variable du développement, se buter à un obstacle.

La chute des feuilles peut aussi provoquer l'apparition des fleurs cléistogames. Dans le voisinage d'Ambach, *Impatiens Noli-tangere* est fortement attaqué par le *Sphærotheca Castagnei*. Dans un site humide, pourvu d'une bonne terre, Gœbel avait noté au mois de juin de nombreux pieds de cette plante avec une abondante floraison chasmogame. Le 11 août, il n'existait plus de fleurs épanouies; les feuilles atteintes par le parasite étaient tombées et les plantes, avec un mètre de hauteur, ne portaient plus que des fleurs cléistogames et des fleurs cléistogames très simples, sans rudiment d'éperon. Beaucoup de bourgeons périrent sans fructifier.

Ainsi, chez *Impatiens Noli-tangere*, les plantes bien nourries produisent seules des fleurs chasmogames après quelques fleurs cléistogames, tandis que les plantes mal nourries n'arrivent pas à produire des fleurs épanouies; en outre, des plantes qui ont déjà



formé des fleurs chasmogames, recommencent à fleurir en cléistogames lorsqu'elles rencontrent des conditions de nutrition moins favorables.

D'autres arguments d'ailleurs prouvent l'importance des conditions nutritives comme facteur dans la production des fleurs cléistogames. Dans *Capsella Bursa-pastoris*, les longues inflorescences qui ont porté de nombreux fruits ne produisent à leur sommet que des fleurs cléistogames et la fécondation s'y produit à l'intérieur des fleurs fermées; c'est qu'ici les substances nutritives ont été soustraites par les fleurs déjà formées. Il en est de même chez *Pisum sativum* et la littérature fournit d'autres exemples.

Darwin cite une observation de Torrey et Gray d'après laquelle des espèces d'*Helianthemum* du nord de l'Amérique, lorsqu'elles croissent sur des sols pauvres, ne donnent que des fleurs cleistogames.

LUDWIG (1) signale aussi que le *Collomia grandiflora*, plante de l'Amérique du Nord acclimatée en Europe et redevenue sauvage, se multiplie abondamment dans les stations nouvelles, puis ralentit lentement d'abord et plus tard rapidement sa floraison chasmogame et montre une tendance très marquée à la cléistogamie. Il est vrai qu'ici, comme pour d'autres plantes, Ludwig attribue ce changement au manque d'insectes appropriés à la fécondation. Mais, pour Goebel, la vraie cause du phénomène réside dans les mauvaises conditions nutritives de la plante et il croit que, même en Amérique, ces plantes, sur les sols pauvres, produisent des fleurs cléistogames.

Goebel en conclut que la chasmogamie représente de grandes exigences au point de vue de l'activité



nutritive. Il reste toutefois à décider si l'absence de fleurs chasmogames est attribuable à une nutrition générale insuffisante, ou au manque de certaines substances nécessaires à l'épanouissement de la fleur. Vraisemblablement et c'est l'opinion de Gœbel, il s'agit de certaines substances organiques qui doivent être fournies à la plante en quantité et en qualité déterminées pour permettre son épanouissement et qu'un système racinaire insuffisant ne peut lui procurer. Au commencement de la période de végétation, la plante utilise les substances nutritives pour la formation de son corps; quand, au moment de la floraison, ces substances sont insuffisantes, il ne se forme que des fleurs cléistogames. Si la plante devient plus vigoureuse, si elle assimile abondamment, si elle absorbe en quantité l'eau du sol et les sels dissous, les fleurs chasmogames se montrent et elles peuvent même apparaître dès le début chez des exemplaires situés de façon favorable. Non seulement un sol pauvre en substances nutritives, mais aussi un sol sec, fertile d'ailleurs, peut produire le même effet.

Influence de la lumière. — C'est surtout VÖCHTING (3) qui, dans son travail relatif à l'influence de la lumière sur la forme des fleurs, a attribué à un éclairage insuffisant la formation de fleurs cléistogames. Il a réussi chez *Stellaria media*, *Lamium purpureum*, à empêcher l'ouverture des fleurs normales en les cultivant à l'ombre et il pense, en conséquence, que chez des plantes si strictement cléistogames que certaines espèces de *Viola* et d'*Impatiens*, la quantité de lumière est un facteur prépondérant. Gœbel, sans



nier la valeur de ces expériences, n'accepte pas sous cette forme les conclusions de Vöchling. L'influence de l'éclaircissement doit s'expliquer par le retentissement qu'il a sur la nutrition, par la gêne qui favorise le développement végétatif et entrave la formation des fleurs. Lorsqu'on prétend que dans une plante, comme *Viola odorata*, l'éclaircissement défectueux est l'influence vraiment déterminante de la cléistogamie, il faut décider auparavant si d'autres causes n'entrent pas aussi en jeu. Goebel a montré que l'on peut obtenir avec *Viola*, dans un éclaircissement parfait, des fleurs cléistogames, si on place la plante dans les conditions qui d'ordi-

naire accompagnent la production de telles fleurs, c'est-à-dire dans des conditions telles que la plus grande partie des substances nutritives soit employée à la for-

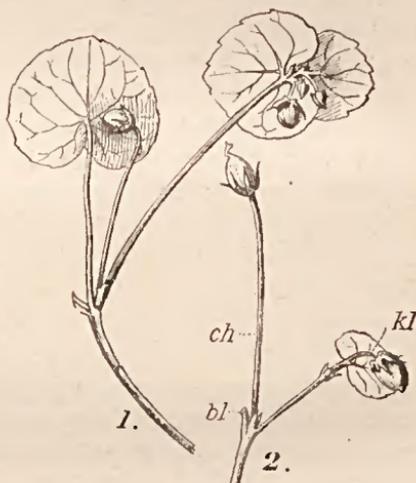


Fig. 46. — *Viola biflora*.

1, Rameau d'une plante qui, cultivée à la chaleur et à la lumière, avait produit des fleurs et des fruits cléistogames. 2, Rameau d'une plante alpine qui, après avoir produit un fruit chasmogame (*ch*) à l'aisselle de la feuille *bl* (coupée) porta un fruit cléistogame (*kl*) à l'aisselle de la feuille suivante. D'après K. Goebel.



mation du corps végétatif (fig. 46). De même, si, après le repos de l'hiver, la période de végétation est plus hâtive que dans les conditions normales, il se forme des fleurs cléistogames.

Influence de la température. — GRAEBNER a attribué à de hautes températures la production des fleurs cléistogames. Pourtant ses observations ne paraissent pas suffisantes pour établir une telle action : Dès qu'un pied de *Viola* est porté dans une serre ou dans une chambre chaudes, la formation des fleurs chasmogames s'arrête et il ne pousse plus que des fleurs cléistogames. En outre, les bourgeons floraux complètement développés s'ouvrent seuls : dans les autres, la croissance des pétales cesse et les pédicelles floraux s'inclinent vers le sol, de sorte que toutes les fleurs se comportent comme des cléistogames. Mais il ne s'agit sans doute ici que d'un avortement de fleurs chasmogames. Gœbel croit qu'une température élevée ne peut provoquer, par elle-même, de telles formations. Il fait remarquer que dans l'été extraordinairement chaud et sec de 1904, on pouvait constater l'existence de fleurs chasmogames chez *Viola sylvatica*, *V. odorata*, dans la première moitié de juillet. Ces deux espèces de *Viola* avaient porté auparavant des fleurs cléistogames. Il est difficile d'admettre que ces fleurs fussent ébauchées au moment où la période de croissance prit fin ; elles s'étaient donc formées au moment des grandes chaleurs. Quand on soumet un plant normal de *Viola odorata*, avant l'épanouissement des fleurs ouvertes, à une température élevée, la chaleur agit non seulement sur les bourgeons floraux,



mais aussi sur les organes végétatifs. C'est un fait connu que si l'on soumet des pousses à une température élevée, les fleurs restent fermées et Müller-Thurgau admet que la croissance rapide des organes végétatifs soustrait les sucs nécessaires à l'épanouissement.

L'explication téléologique ne peut donc s'appliquer à la cléistogamie ; la fermeture des fleurs n'est attribuable ni au manque d'insectes pollinisateurs, ni à la stérilité des fleurs chasmogames, elle est déterminée par les conditions nutritives et des phénomènes de corrélation avec la croissance des organes végétatifs. Une nutrition insuffisante, qu'elle soit due à un manque de sels minéraux, de lumière, de température, etc., représente la cause provocatrice de la cléistogamie, qui peut apparaître chez des plantes qui n'en ont nul besoin. Pour beaucoup de végétaux, le pouvoir de former des fleurs cléistogames est devenu d'une grande importance, parce que les fleurs chasmogames ne portent pas de fruits. La relation de ces deux processus, cléistogamie et stérilité des fleurs chasmogames, doit être interprétée au rebours de l'acceptation courante ; les fleurs cléistogames ne se montrent point parce que les fleurs chasmogames sont stériles, mais les fleurs chasmogames ont cessé d'être fertiles parce qu'il y a des fleurs cléistogames.

Critique du travail de Göebel par Burck. —

Dans un travail récent BURCK (3) s'est proposé de donner une meilleure solution des questions relatives à l'origine et à la signification des fleurs cléistogames. Il combat d'abord l'opinion de Göebel que, dans la suite normale du développement, les fleurs cléistogames pré-



cèdent les fleurs chasmogames. Il cite à l'appui *Ruellia clandestina* L. = *Cryphiacanthus barbadensis* N. ob. Esenb., une Acanthacée originaire de l'Amérique tropicale et devenue depuis peu très commune à Batavia. Elle fleurit en toute saison et porte deux sortes de fleurs, de grosses fleurs, bien épanouies en forme de cloches, très belles et régulières et des fleurs très petites incolores ou de couleur vert blanchâtre, toujours fermées. Or, ces deux sortes de fleurs ou bien se produisent simultanément ou alternent indifféremment et il ne saurait être question ici d'une apparition préalable des fleurs cléistogames. La littérature fournit à Burck d'autres exemples. Dans *Commelina bengalensis*, on trouve simultanément des fleurs cléistogames souterraines et des fleurs chasmogames au dessus du sol. Et il en est encore ainsi dans *Cardamine chenopodifolia*, *Oxalis sensitiva* (Darwin), *Juncus bufonius* (Buchenau), *Amphicarpea monoica* (Miss Adeline Schively). Certaines de ces plantes cléistogames paraissent demander plus de nourriture que les fleurs chasmogames, car des fleurs imparfaites y produisent des fruits beaucoup plus gros et des graines plus pesantes que les fleurs parfaites.

Ainsi, à côté des groupes où les fleurs cléistogames apparaissent avant les fleurs chasmogames ou en même temps qu'elles, il faut admettre avec Burck un troisième groupe où les fleurs cléistogames apparaissent après les chasmogames.

A un autre point de vue Burck attache une grande importance à la distinction entre plantes cléistogames et plantes pseudo-cléistogames que Gœbel tend au contraire à diminuer. Pour lui, une vraie plante cléisto-



game est celle dont les graines donnent des plantes cléistogames et d'une manière tout à fait indépendante des circonstances extérieures. Une plante pseudo-cléistogame peut ne produire que des fleurs chasmogames.

Burck reproche ensuite à la classification de Gœbel de négliger le groupe très important des plantes exclusivement cléistogames, *Myrmecodia tuberosa*, *Artabotrys*, *Cyathocalyx*, *Goniothalamus*, *Anona* et *Unona* où la fleur ne saurait être considérée comme une formation d'arrêt.

Dans *Myrmecodia*, les fleurs, quoique fermées possèdent des nectaires; les quatre pétales normaux s'appliquent étroitement les uns contre les autres, les organes reproducteurs présentent une protogynie très marquée avant la croissance de la corolle. Plus tard seulement, lorsque la corolle s'allonge, les quatre étamines fixées sur elle, avec leurs sacs polliniques ouverts viennent au contact des quatre stigmates opposés et les papilles stigmatiques retiennent le pollen.

Chez les Anonacées, les deux cycles de trois pétales qui constituent la corolle forment une sorte de coiffe au dessus de la colonne constituée par les étamines et le pistil. Les longueurs réciproques de ces derniers organes sont telles que l'autogamie y est impossible. La pollinisation ne se produit que par le flétrissement de la fleur naturellement pendante; les pétales en tombant mettent les étamines en contact avec les stigmates. Ces fleurs ne diffèrent donc des fleurs chasmogames que par leur non épanouissement et il est difficile d'y voir des formations d'arrêt seulement.

Dans la famille des Orchidées, *Schomburgkia*, *Cat-*



Ileya, *Epidendron* et *Thelymitra* ont des fleurs cléistogames qui ressemblent complètement à des fleurs chasmogames.

Chez des plantes où les deux formes de fleurs parfaites et imparfaites sont connues, il faut enfin distinguer avec soin, d'après Burk, celles où les fleurs cléistogames ne diffèrent pas ou diffèrent à peine des fleurs chasmogames : *Lathyrus Nissolia*, *Hordeum vulgare*, *H. distichum*, *Juncus bufonius*, *Drosera rotundifolia*, *Gentiana Pneumonanthe*, *Heteranthera reniformis*, *Illecebrum verticillatum*, *Spergularia salina*, etc. Chez les autres plantes cléistogames, les fleurs sont tantôt plus petites seulement avec une structure normale (*Heteranthera spicata*) ou bien présentent les phénomènes de réduction déjà exposés.

Valeur subordonnée de la fleur chasmogame chez les plantes cléistogames. — Pour établir la signification de la fleur chasmogame chez les plantes cléistogames, Burck considère que la floraison chasmogame est une rareté, que, dans les conditions ordinaires, ces plantes forment surtout des fleurs imparfaites, et que, dans la culture, les conditions extérieures sont sans grande influence, le pouvoir de former des fleurs cléistogames résidant dans la plante même, étant une aptitude héréditaire.

Quant à la conception darwinienne de la fleur chasmogame qui, fécondée de loin en loin par allogamie, retrempe la race et restitue à la descendance une vigueur affaiblie par une longue autofécondation, Burck la conteste et ne croit pas qu'on puisse établir que la plante cléistogame tire un avantage de cette féconda-



tion croisée. Les recherches faites avec *Ononis*, *Vandellia*, *Oxalis* et *Pisum* n'ont pas montré que les individus nés d'un croisement fussent plus fertiles et plus vigoureux que les individus autofécondés. Résultat à prévoir si l'on songe que, parmi les cléistogames, il en est qui ne forment pas de fleurs chasmogames ou dont les fleurs chasmogames ne produisent pas de fruits. Des plantes qui tirent des avantages d'un croisement ne peuvent devenir cléistogames et, réciproquement, le croisement n'apporte aucun avantage à la descendance des plantes cléistogames. En somme la fleur chasmogame est sans grande importance pour une plante cléistogame.

Rôle de la mutation dans la production des plantes cléistogames. — Les plantes cléistogames, d'après Burck, sont nées par mutation. Pour comprendre la manière dont est née cette mutation, il convient de considérer d'abord ces plantes dites pseudo-cléistogames dont les fleurs cléistogames ne diffèrent des fleurs chasmogames que par le non épanouissement de la corolle avant d'arriver à celles dont les fleurs cléistogames présentent des phénomènes de régression.

Il n'est pas invraisemblable d'admettre que les fleurs d'une plante restent fermées sous l'influence d'une mutation; il est plus important de rechercher si une telle mutation est favorable ou non à la plante. Dans le premier cas, elle explique la formation d'une plante cléistogame; dans le second cas, les mutants disparaîtront aussi soudainement qu'ils ont apparu.

La persistance ou la disparition des mutants dépend de la plante même et surtout de son aptitude à



l'autogamie. Si l'on suppose que certains individus d'une espèce dont la fécondation ne peut être réalisée que par l'intermédiaire des insectes, soit parce que le pollen propre est stérile, soit par suite de la disposition des étamines et du pistil, conservent leurs fleurs fermées, il est clair que ces individus ne pourront subsister.

Si, au contraire, de tels mutants se présentent chez une espèce fertile avec son propre pollen, chez laquelle cependant la descendance autogamique est inférieure en fertilité et en vigueur à la descendance xénogamique, ils pourront persister quelques générations, mais ils finiront par être vaincus dans la lutte pour l'existence.

Ce n'est que chez les espèces qui ne sont pas sensibles à l'autofécondation et où les descendants sont aussi vigoureux qu'à la suite de la fécondation croisée que les mutants pourront persister. Si, en outre, cette mutation présente un avantage, si petit qu'il soit, leur triomphe sera encore plus assuré.

La fermeture de la fleur est loin d'être toujours un avantage, puisque la fleur est à l'abri du vent et des insectes. Chez quelques plantes elle peut représenter un bénéfice et notamment chez celles dont la fécondation était réalisée avant l'épanouissement de la corolle et chez d'autres encore, soit que le pollen se trouve économisé, soit que les étamines et les stigmates soient préservés contre la pluie. La fécondation étant mieux assurée, le nombre des graines plus grand, les mutants se sont multipliés et ont pu devenir la souche d'une nouvelle espèce.

Un exemple éclaire bien ces déductions. Il est un



fait connu et très remarquable que de toutes les espèces de *Viola* de la section *Nomimum*, il n'en est qu'une, le *Viola tricolor* qui ne produise pas de fleurs cléistogames. Mais on sait aussi que de toutes les espèces de *Viola* avec lesquelles Darwin réalisa des expériences de pollinisation artificielle, elle fut la seule qui se montra sensible aux suites de l'autogamie. La hauteur des pieds autofécondés était à celle des pieds croisés comme 42 est à 100 et quand on compare la fertilité des deux sortes de pieds, on constate que les premiers produisent dix fois moins de fruits que les seconds. Transportés à l'état sauvage, les pieds autofécondés périrent. Une telle plante ne pouvait devenir cléistogame.

Variétés constantes et races intermédiaires chez les plantes cléistogames. — Les plantes dont les fleurs cléistogames ne diffèrent des fleurs parfaites que par le non épanouissement de la corolle, constituent d'après Burek, des variétés constantes ou des races intermédiaires. Celles d'entre elles qui ne portent que des fleurs fermées, Anonacées, Orchidées, *Myrmecodia tuberosa* et *Salvia cleistogama*, méritent d'être considérées comme des variétés constantes cléistogames, au sens de de Vries, c'est-à-dire des variétés constantes chez lesquelles le pouvoir de former des fleurs chasmogames est devenu complètement latent. Il n'en est pas ainsi chez d'autres, *Ruellia*, *Impatiens* ..., etc; la fleur chasmogame ne s'y montre pas toujours, mais elle peut apparaître sous l'influence de conditions favorables. Il s'agit ici de races intermédiaires cléistogames, c'est-à-dire de races chez lesquelles le caractère



de race (chasmogamic) et le caractère nouvellement né par mutation (cléistogamic) sont restés actifs.

La régression et la fermeture de la fleur sont deux phénomènes distincts. — Tout autre est l'origine de ces plantes cléistogames dont les fleurs fermées diffèrent des fleurs ouvertes par un rapetissement et souvent aussi par un avortement de diverses parties. Les sépales sont d'ordinaire très petits, les pétales sont en partie avortés; les étamines moins nombreuses contiennent moins de grains de pollen. Souvent aussi le pistil est réduit. Peut-on admettre que ces fleurs sont nées elles aussi, par mutation, des fleurs chasmogames.

En réalité il y a ici deux phénomènes distincts qui n'ont, d'après Burck, aucun rapport l'un avec l'autre, d'un côté la réduction et de l'autre la fermeture des fleurs. Chez beaucoup de cléistogames, en effet, on ne note aucune différence de structure entre les fleurs ouvertes et les fleurs fermées et on peut regarder les réductions comme n'étant pas liées nécessairement à la cléistogamic.

Le phénomène de la cléistogamic étant laissé de côté pour le moment, on se trouve en présence d'un fait qui n'est pas rare chez les plantes, la présence de deux sortes de fleurs sur le même pied.

Et les plantes cléistogames qui, à côté des fleurs normales portent des fleurs qui en diffèrent par la fermeture et la réduction ne peuvent être que des variétés à deux sortes de fleurs et des races intermédiaires devenues cléistogames, c'est-à-dire des races chez lesquelles il y a antagonisme de deux caractères dont l'un, normal,



ancestral (fleur chasmogame), au lieu de devenir latent se distingue plus ou moins à côté de l'autre anormal et apparu récemment (fleur cléistogame).

Il faut donc admettre que des plantes telles que *Viola*, *Oxalis Acetosella*, *Ampliocarpea*, *Vandellia*, *Ruellia tuberosa*, *Impatiens*, etc... avaient d'abord subi une mutation qui avait donné des variétés et des races intermédiaires à petites fleurs comme chez *Viola tricolor*, *Euphrasia officinalis*, *Salvia pratensis*, etc... Les petites fleurs sont ensuite devenues cléistogames par une nouvelle mutation ; les autres sont restées chasmogames. Chez quelques-unes de ces plantes, la mutation n'a produit qu'un rapetissement ; chez d'autres, elle a produit un rapetissement et une réduction.

D'ailleurs, les variétés à petites fleurs ne sont pas inconnues chez les plantes cléistogames. Lindmann a montré que, dans les montagnes scandinaves, *Viola biflora* porte accidentellement de petites fleurs ouvertes où les feuilles florales sont rudimentaires ; il les considère comme un terme de passage vers la cléistogamie. Gæbel a retrouvé ces petites fleurs chasmogames dans deux autres espèces de Violettes, *Viola odorata* et *sylvatica* ; les grains de pollen y germaient dans les anthères. Dans *Oxalis Acetosella*, les petites fleurs chasmogames ont été décrites par Darwin et Rössler. D'après Miss ADELINÉ SCHIVELY, dans *Ampliocarpea monoica*, on peut trouver sur la même plante, au même moment ou successivement quatre sortes de fleurs : 1° des fleurs d'été, normalement construites, ouvertes, avec corolle purpurine et présentant la forme habituelle des fleurs de Papilionacées ; 2° des fleurs



beaucoup plus petites, cléistogames, de couleur blanc verdâtre avec un calice petit et des pétales rudimentaires ou absents, des anthères fermées et une fructification régulière ; 3° des fleurs d'hiver se montrant à la surface du sol et cléistogames, que l'on n'obtient que dans les serres ; 4° des fleurs cléistogames souterraines nées sur les longs stolons qui naissent de l'aisselle des cotylédons ou des premières feuilles ; la corolle est absente, la plupart des étamines sont rudimentaires et sur les quatre à six étamines qui persistent, deux seulement contiennent du pollen.

En résumé, d'après Burck, les plantes cléistogames qui, comme *Ruellia*, *Impatiens*, *Viola*, *Oxalis*, *Amphicarpea* etc..., présentent à côté de la fermeture de leurs fleurs un rapetissement et une réduction doivent leur origine à deux mutations successives, une première mutation qui a provoqué le rapetissement et la réduction de la fleur et une seconde mutation qui en a provoqué la fermeture.

Objections de Loew à la théorie de Burck. — LOEW s'est élevé récemment avec force contre les conclusions de Burck. Il se refuse d'abord à considérer comme cléistogames les plantes décrites par l'auteur comme pourvues de fleurs constamment fermées, *Myrmecodia* et Anonacées, etc., parce que leurs fleurs ne présentent pas de réduction et ne possèdent pas de structure entraînant nécessairement l'autogamie. Il rappelle que des cas analogues sont connus dans d'autres plantes et infirment l'hypothèse de Burck. ULE a trouvé au Brésil une Mélastomacée, *Purpurella cleistopetala*



dont les fleurs sont constamment fermées, protandriques et pourvues de nectaires, semblable par conséquent au *Myrmecodia* de Burek, et qui cependant est normalement fécondée par des fourmis qui pénètrent à l'intérieur de la fleur ou des bourdons qui déchirent la corolle. Fritz Müller — a aussi décrit, chez les Broméliacées, des espèces de *Nidularium* chez lesquelles la corolle qui fait saillie au-dessus du calice reste fermée et dont les fleurs sont fécondées par les Colibris. Dans *Philodendron*, la spathe, d'après Hubbard, reste fermée et cependant la fécondation y est opérée par une Nitidulide. On pourrait citer d'autres exemples, *Ficus*, *Gentiana Andrewsii*. Ule qui se refuse à voir dans ces plantes de véritables cléistogames les nomme cléistopétales.

En ce qui concerne les relations des fleurs chasmogames et des fleurs cléistogames chez les plantes qui présentent les deux sortes de fleurs, Loew relève des contradictions dans le raisonnement de Burck. La fleur chasmogame, à cause de sa fréquente stérilité, est, pour Burck, à peu près sans signification au point de vue écologique et, d'un autre côté, il prétend qu'une plante chasmogame autofertile est seule capable de devenir cléistogame. Si la fleur chasmogame était complètement stérile, elle ne pouvait donner naissance à une descendance cléistogame et si elle était fertile, elle n'avait pas besoin de se transformer en cléistogame. En réalité, d'après Loew, l'apparition alternative des deux sortes de fleurs ne peut être expliquée par des considérations tirées de la fertilité. Au point de vue général, les deux formes de fleurs ont la même signification pour la conservation de l'espèce, parce



que l'une sert surtout à l'allogamie et l'autre exclusivement à l'autogamie. Dans certaines conditions de milieu et chez diverses plantes, l'une des formes peut être plus avantageuse que l'autre sans pour cela la supplanter. D'après les données ontogéniques et expérimentales de Gœbel, la fleur cléistogame n'est qu'une formation d'arrêt provoquée par des conditions nutritives défavorables et dans laquelle la maturation précoce et simultanée des organes reproducteurs jointe à leur situation voisine provoque nécessairement l'autofécondation. La fermeture des fleurs n'est qu'un phénomène secondaire et qui, suivant les circonstances, peut ne se produire qu'après la pollinisation, de sorte que la pollinisation croisée reste possible. Il en est ainsi dans *Stellaria pallida*, variété de *Stellaria media* où la pollinisation a lieu d'ordinaire dans la fleur fermée, mais où la fleur peut s'ouvrir. L'autogamie n'y est donc pas exclusive.

Les pseudo-cléistogames sont, pour Loew comme pour Gœbel, très différente des cléistogames vraies. La pseudo-cléistogamie est un phénomène induit, un défaut d'épanouissement, qui, dans de nombreux cas, est lié aux propriétés gamotropiques du périanthe. Quand les conditions sont défavorables et l'autogamie précoce, la pseudo-cléistogamie peut frapper quelques fleurs seulement ou affecter toute une flore, comme cela se produit dans les régions montagneuses ou dans le pays arctiques.

Quant aux arguments fondés sur la descendance des plantes cléistogames, ils doivent être basés sur des recherches nouvelles orientées suivant la direction inaugurée par DE VRIES, CORRENS (2) et TSCHERMAK (1).



Ainsi l'hypothèse de Burck qui voit dans les plantes cléistogames des races intermédiaires, au sens de Vries, ne s'appuie, d'après Lœw, sur aucun fondement décisif. La forme cléistogame n'est pas une mutation, mais une variation dépendante des conditions extérieures.



CHAPITRE X

HERCOGAMIE — HÉTÉROSTYLIE — DICHOGAMIE INEFFICACITÉ DU POLLEN PROPRE

SOMMAIRE. — Les structures florales allogamiques. — *Herco-*
gamie. — Exemples d'hercogamie : les fleurs des Orchidées et
des Asclépiadées. — *Hétérostylie*. — Plantes hétérostylées di-
morphes : Primevère. — Caractères sexuels secondaires. —
Plantes hétérostylées trimorphes. — Influence des divers modes
de pollinisation chez les espèces hétérostylées. Différence de
grosceur des grains de pollen. — *Dichogamie* : protandrie et
protogynie. — *Inefficacité du pollen propre*.

Les structures allogamiques. — Après avoir
étudié la cléistogamie qui a pour conséquence une
autogamie fertile, il convient d'examiner avec quelques
détails les structures florales qui entraînent nécessaire-
ment la pollinisation croisée ou du moins la rendent
très probable. Si variées et si nombreuses que soient
ces structures florales, elles réalisent en somme l'une
ou l'autre des trois conditions suivantes : 1° séparation
des sexes dans l'espace (diclinie, polygamie, herco-
gamie, hétérostylie) ; 2° séparation des sexes dans le
temps (dichogamie) ; 3° inefficacité du pollen propre.

La diclinie et la polygamie représentent naturelle-
ment les dispositions les plus simples propres à
assurer la pollinisation croisée ; il suffit de noter que
dans les cas de monœcie pure ou de polygamie mo-
noïque, la gitonogamie reste possible et, en fait, se



réalise souvent. Mais, même dans des fleurs hermaphrodites, des dispositions spéciales peuvent empêcher ou gêner la réunion des éléments sexuels d'une même fleur; ce sont l'hercogamie et l'hétérostylie.

HERCOGAMIE

AXELL, a proposé le nom d'hercogame pour la fleur hermaphrodite dont les deux sexes sont adultes en même temps, mais chez laquelle des dispositions mécaniques empêchent l'autogamie. L'hercogamie présente bien des degrés, depuis les fleurs où la pollinisation autogamique n'est que peu probable jusqu'à celles où elle est rendue absolument impossible; aussi Delpino, dans une classification difficilement applicable, avait-il distingué les hercogames absolues, les hercogames contingentes, les hémi-hercogames et les hercogames obscures. D'une façon générale, on peut dire que l'hercogamie a deux caractères: 1° Le pollen ne parvient guère ou pas du tout au stigmate, si on empêche l'accès de tout agent extérieur; 2° la fleur a une structure telle qu'un insecte, en la visitant, y touche inévitablement le stigmate avant de s'y couvrir de pollen, disposition qui assure le croisement.

Les adaptations hercogames les plus absolues se trouvent surtout dans les familles des Orchidées et des Asclépiadées.

La fleur des Orchidées. — DARWIN a fait connaître dans son livre « la Fécondation des Orchidées »,



les phénomènes remarquables de la pollinisation dans cette famille.

Les fleurs des Orchidées, zygomorphes, sont presque toujours tordues de 180° sur leur ovaire grêle ou sur le pédicelle floral. Le calice s'y montre formé de trois sépales colorés presque égaux et la corolle, de trois pétales dont le médian ramené en avant par la torsion et appelé labelle est très différent des deux autres. Les cinq pièces du périanthe autres que le labelle sont généralement disposées en forme de casque.

A l'exception du Sabot de Vénus, la fleur ne comporte qu'une seule étamine opposée au labelle et dont le filet se soude au style pour former la colonne ou gynostème. L'anthere est divisée en deux loges souvent assez distinctes l'une de l'autre pour ressembler à deux anthères séparées. Le pollen formé parfois de grains libres (*Cypripedium*) ou réunis en tétrade (*Listera*, *Neottia*, etc.,) est le plus souvent agglutiné

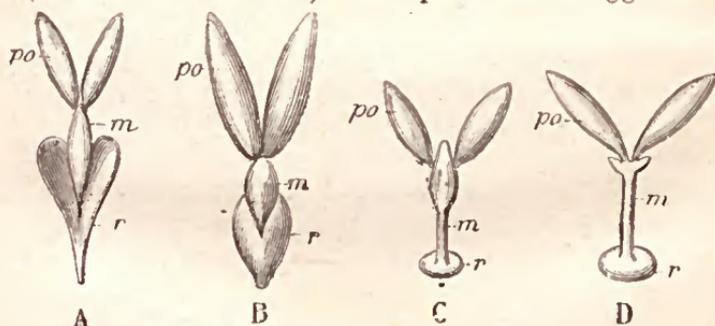


Fig. 47. — Pollinies de quelques *Vandées*.

A, *Stanhopea insignis*; B, *St. gravecolens*; C, *Oncidium Batemani*; D, *O. devaricatum*. *po*, pollen; *m*, pédicelle; *d*, rétinacle. D'après Th. Barrois.

en masses nommées pollinies; ces pollinies sont sou-

vent prolongées en une sorte de support ou caudicule de nature gommeuse et terminé par une pelote visqueuse ou rétinacle (fig. 47). Les carpelles au nombre de trois forment un ovaire à une loge continué par un style terminé lui-même par un stigmate trilobé. Le lobe médian du stigmate devient un organe remarquable, le rostellum, dans la substance duquel se creusent deux poches ou bursicules où viennent se loger les rétinacles; les deux lobes latéraux sont destinés à recevoir le pollen. Dans la plupart de ces plantes l'autogamie est impossible et on conçoit que ces dispositifs nécessitent l'intervention précise de certains insectes.

L'insecte qui vient butiner dans cette fleur se retient au labelle et cherche à pénétrer dans un appendice de ce dernier, l'éperon, rempli de nectar. Mais la tête de l'insecte fait osciller les bursicules et, mettant à nu les rétinacles, les emporte ainsi que les pollinies qui y sont fixées. Il est facile de s'assurer de

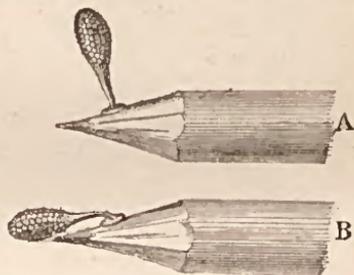


Fig. 48. — Pollinies d'*Orchis mascula* fixées sur un crayon; A, avant le mouvement d'abaissement; B, après ce même mouvement. D'après Darwin.

ce fait en employant un brin d'herbe ou la pointe d'un crayon en guise de trompe et d'emporter les deux masses du pollen et leurs tiges, car les loges de l'anthere se sont ouvertes, même avant l'épanouissement de la fleur, et les deux pollinies, devenues libres, sont restées couchées côte à côte dans leurs premières places (fig. 48).

Toutefois, si les pollinies renaient leur situation dressée, quand l'insecte vient visiter une autre fleur, elles seraient tout simplement repoussées dans leur première position ; mais, par un phénomène hygrosopique, les caudicules se courbent activement et amènent les pollinies en situation horizontale. En pénétrant dans une autre fleur, l'insecte y dépose involontairement les deux pollinies divergentes et dont la position est telle qu'elles s'attachent aux deux stigmates latéraux, particulièrement gluants (fig. 49).

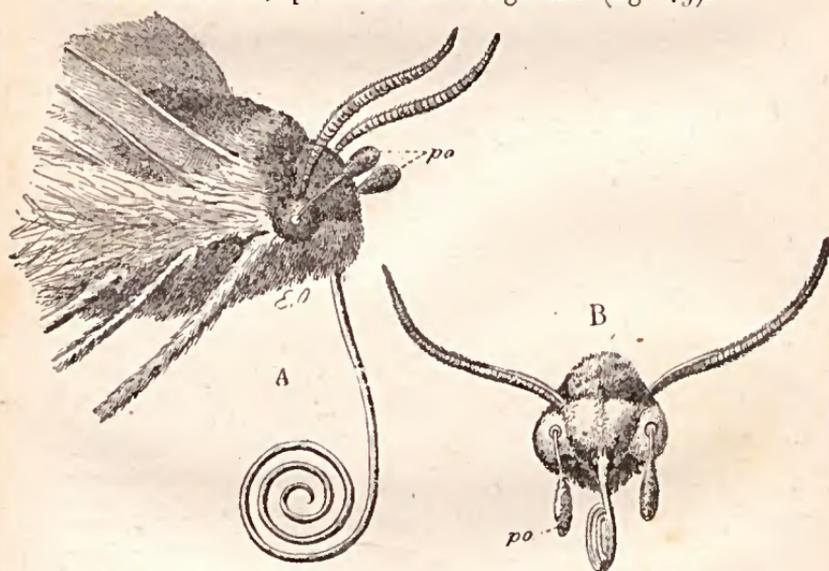


Fig. 49. — Tête de *Sphinx drupiferarum* sur les yeux duquel se sont fixées deux pollinies (po). A, vue de profil avant le mouvement d'abaissement des pollinies. B, vue de face, après ce même mouvement. D'après Gray.

La description précédente s'applique dans ses parties essentielles à l'*Orchis mascula*, à l'*O. Morio*, à

O. fusca, à *O. maculata* et à *O. latifolia* aussi bien qu'à *Aceras anthropophora*. *L'Orchis pyramidalis* diffère du groupe précédent en ce que le rostellum surplombe l'entrée du nectaire et l'obstrue en partie. Les rétinacles sont unis en un seul corps qui affecte la forme d'une selle. La lèvre inférieure est pourvue de deux rebords qui guident la trompe de l'insecte dans l'orifice du nectaire. Toutefois l'éperon de ces fleurs ne produit pas de nectar et Sprengel leur avait appliqué le nom de « fleurs trompeuses ». Darwin a reconnu cependant que la membrane qui garnit l'intérieur de l'éperon est formée d'un tissu plein de suc et il pense que les Phalènes qui se chargent principalement de féconder ces fleurs percent la membrane et sucent la sève.

Les fleurs appartenant au genre *Ophrys* ont à peu près la même structure que les *Orchis*, mais elles n'ont pas d'éperon et le rostellum est double. Toutefois, *Ophrys apifera* diffère beaucoup de toutes les autres espèces voisines. Les deux rostellum, le rétinacle et la position des stigmates restent à peu près les mêmes, mais les tiges qui supportent les masses du pollen sont longues, minces, flexibles et trop faibles pour rester droites. Les anthères s'ouvrent peu de temps après l'éclosion de la fleur et les pollinies, sortant de leurs loges, viennent se placer immédiatement au dessus du stigmate, de sorte que le moindre courant d'air suffit pour les mettre au contact avec lui (fig. 50). En conséquence, tandis que chez la plupart des espèces d'*Orchis* et d'*Ophrys* la fécondation de la fleur par elle-même paraît impossible, elle est presque certaine chez *Ophrys apifera*. Elle est aussi réalisée chez *Gymna-*



denia, *Platanthera*, *Epipactis*, *Aphalanthera* *Neottia*

et chez ces *Epiden-*
drées (*Dendrobium*)
dont les fleurs
restent souvent
closes.

Les rapports de
la fleur du *Listera*
ovata avec les in-
sectes sont parti-
culièrement cu-
rieux. Les pollinies
sont placées immé-
diatement au-dessus
du rostellum; le
pollen est friable et
n'adhérerait pas de
lui-même aux in-
sectes, si ce résultat
n'était obtenu par
un moyen spécial.
Dès que l'insecte
touche le sommet

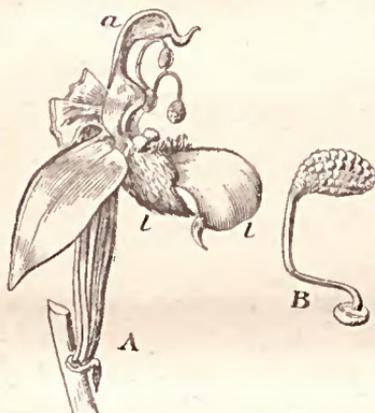


Fig. 50. — *Ophrys apifera*.

A, Vue latérale de la fleur, le sépalo et les deux pétales supérieurs étant enlevés. Une pollinie, dont le disque est encore dans le rostellum, est figurée au moment où elle tombe de sa loge; l'autre, dont la chute est presque terminée, regarde déjà la surface du stigmate. *a*, anthère; *ll*, labelle. B, Pollinio dans la position qu'elle occupe dans sa loge. D'après Ch. Darwin.

du rostellum, celui-ci émet une grosse goutte de liquide visqueux qui colle le pollen au corps de l'insecte; l'atouchement le plus léger, celui qu'on peut exercer, par exemple, avec un cheveu suffit pour produire ce résultat (fig. 51).

Les Orchidées exotiques offrent des mécanismes encore plus compliqués. Chez quelques espèces de *Bulbophyllum* et dans le genre *Calceana*, le labelle est irritable et lorsqu'un insecte s'y pose, celui-ci s'abat

brusquement contre la colonne enfermant sa proie comme dans une boîte. Chez les *Catasetum*, la fleur présente en face de la lèvre deux longs processus ap-

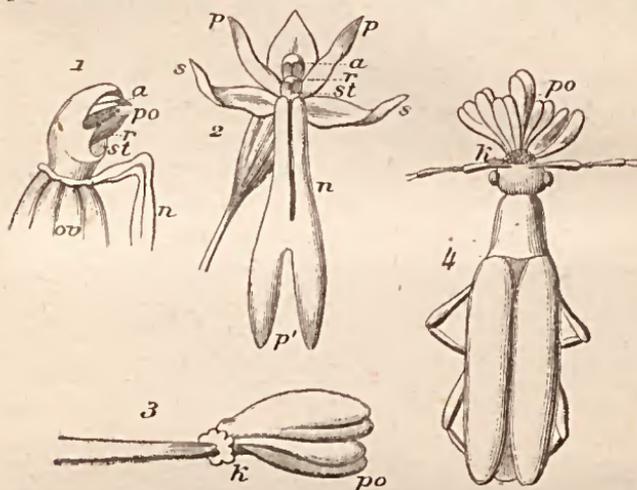


Fig. 51. — *Listera ovata*.

1. Fragment de fleur vierge vue de côté; 2, Fleur vue d'en haut, après l'expulsion des pollinies (*po*) hors des anthères (*a*); le rostellum (2) s'est penché en avant et le stigmate (*st*) est en partie caché. *n*, nectaire; *s*, sépale; *p*, pétale; *p'*, labelle fourchu; *ov*, ovaire. 3, Les pollinies fixées à une aiguille, *k*, tissu visqueux. 4, Grammoptera laevis avec de nombreuses pollinies sur le front. D'après H. Müller.

pelés antennes, très irritables chez quelques espèces; dans *C. saccatum*, dès qu'un insecte vient à toucher l'antenne placée à gauche, l'irritation se propage et détruit une membrane qui retient la pollinie; celle-ci se trouve projetée hors de la fleur, le disque visqueux en avant et dans une direction telle qu'il vient frapper la tête de l'insecte qui a touché l'antenne. L'insecte



emporte avec lui la pollinie et la dépose sur le stigmate d'une fleur femelle qu'il pourra visiter ensuite. Le *Coryanthes macrantha* est peut-être la plus merveilleuse de toutes les Orchidées; deux petits cornets situés entre la base du labelle et celle de la colonne sécrètent un liquide en si grande abondance qu'il tombe goutte à goutte dans le labelle creusé en godet comme dans un seau suspendu au dessous d'une source. Cette fleur est visitée par des Abeilles du genre Englosse. Le fluide recueilli par le nectaire ne sert pas à attirer les insectes, mais, en mouillant leurs ailes, il les empêche de sortir par une autre voie que de petits passages ménagés près de l'anthere et du stigmate. Beaucoup d'Orchidées sont fécondées par des insectes déterminés et lorsqu'on les dépayse il faut, pour obtenir des fruits, avoir recours à la fécondation artificielle (Vanille).

La fleur des Asclépiadées. — La famille des Asclépiadées, chez laquelle il existe aussi des pollinies, offre un mode de pollinisation qui a été diversement interprété. Dans le *Vincetoxicum officinale*, à l'intérieur d'un calice à cinq divisions profondes et d'une corolle rotacée à cinq pétales se trouvent cinq étamines fixées sur le tube de la corolle (fig. 52). La structure de ces étamines est particulièrement compliquée. Les filets soudés en un tube qui entoure le pistil portent à leur sommet les anthères et en dehors cinq fossettes nectarifères dont l'ensemble forme une couronne staminale. Les cinq anthères rangées en tube sont appliquées contre les angles du stigmate. Les connectifs élargis sont infléchis sur le stigmate et prolongés de chaque côté en lames qui, en se rejoignant, achèvent presque



d'obturer l'accès vers le stigmate. Dans chaque loge de l'anthère, le pollen est aggloméré en une pollinie. Les

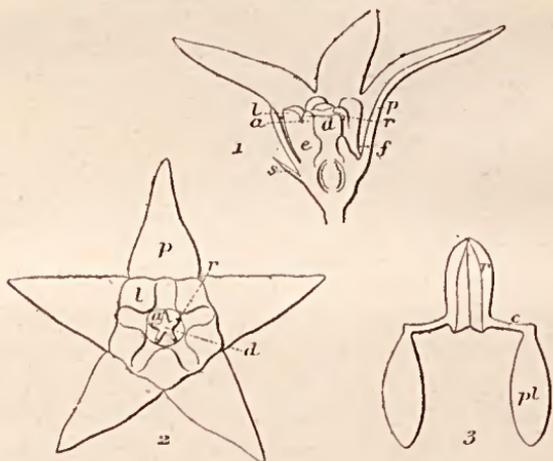


Fig. 52. — *Vincetoxicum officinale*.

1, Fleur coupée longitudinalement; s, sépale; p, pétale; e, étamine; l, lobe de la couronne (appendice dorsal de l'étamine); a, anthère; f, fossette nectarifère (chambre stamiale); r, rétinacle; d, disque stigmatisifère. 2, Fleur vue d'en haut; mêmes lettres. 3, Masse pollinique; pl, pollinie; c, caudicule; r, rétinacle. D'après P. Richer.

deux carpelles indépendants dans la région ovarienne sont soudés plus haut en un style unique renflé en une grosse tête stigmatique aplatie et pentagonale, dont les angles portent chacun un double corpuscule visqueux, sorte de rétinacle auquel adhèrent deux caudicules attachées chacune à l'une des pollinies de deux anthères voisines. Les cinq angles saillants du stigmate sont séparés par cinq sillons qui représentent les seules surfaces papilleuses du stigmate et méritent le nom de chambres stigmatiques.

Les plus anciens observateurs pensaient que les pollinies germent sur place le long des caudicules ou que les insectes qui visitent fréquemment ces fleurs déplacent les pollinies à l'intérieur de la fleur et les amènent au contact du stigmate. Mais à la suite des recherches de Hildebrand, la plupart des observateurs ont admis que la pollinisation croisée est la règle dans ces plantes; les insectes tout en butinant le nectar emportent attachées à leur trompe ou à leurs pattes les pollinies et les déposent sur d'autres fleurs dans les intervalles des anthères. RICHER a d'ailleurs démontré que l'autogamie et la gitonogamie sont stériles dans cette plante.

Valeur biologique de l'hercogamie. — L'hercogamie des Orchidées a été, on le sait, un des plus puissants arguments de Darwin en faveur de la nécessité de la fécondation croisée. Comme les plantes hercogames descendent manifestement de plantes capables d'autogamie, il semble bien, à y regarder de près, que cette acquisition est plutôt désavantageuse, puisque la fleur hercogame est absolument assujettie à la visite aléatoire des insectes. D'ailleurs, Darwin a reconnu lui-même le mauvais côté de l'hercogamie, lorsqu'il constate les lacunes énormes que présente la série généalogique des Orchidées, lacunes qui supposent l'extinction de nombreuses formes intermédiaires. Cette extinction est une conséquence de l'adaptation trop étroite des fleurs. Darwin constate que des Orchidées exotiques avec des centaines de fleurs sur un même pied ne portent qu'une ou deux capsules et il pense que l'avortement de la plupart des fruits est



compensé par le bénéfice que la plante retire des rares fruits croisés. Il n'en reste pas moins que cet avortement presque général est désastreux pour la plante au point de vue de la conservation de l'espèce. Il a été d'autant plus désastreux que beaucoup d'Orchidées ne sécrètent pas de nectar, seul capable de leur assurer la clientèle des insectes. Si beaucoup d'espèces hercogames ont pu se maintenir, c'est qu'elles sécrètent en abondance du nectar ou qu'elles se sont affranchies de la reproduction sexuée en produisant des stolons, des rhizomes, des bulbes ou des tubercules.

HÉTÉROSTYLIE

L'hétérostylie a été découverte presque simultanément

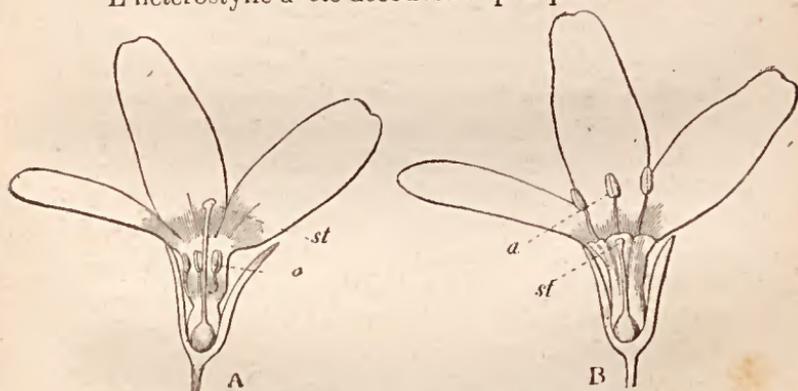


Fig. 53. — Dimorphisme stylaire de l'*Holtonia palustris*.

A, forme macrostylée; B, forme microstylée. a, étamine; st, stigmate.
D'après H. Müller.

ment par SPRENGEL sur *Holtonia palustris* et par W. CURTIS et PEARSON sur *Primula*. Sprengel avait remar-

qué que certains pieds d'*Hottonia palustris* ont des fleurs dont les étamines incluses dans le tube de la corolle sont dépassées par le pistil, tandis que dans les autres pieds, les fleurs ont un style plus court dépassé par les étamines et Sprengel ajoute qu'il ne croit pas à l'existence accidentelle de ces deux formes, bien qu'il ne puisse en donner aucune explication. Le trimorphisme de *Lythrum Salicaria* fut remarqué pour la première fois en 1841 par VAUCHER et quelques années plus tard, en 1848, par WIRTGEN.

Plantes hétérostylées dimorphes. Primevère. —

L'exemple classique des plantes hétérostylées dimorphes, la Primevère officinale, si bien étudiée par DARWIN (4), existe sous deux formes qui diffèrent l'une de l'autre par la longueur de leurs pistils et de leurs étamines et qui sont réparties sur des pieds distincts. Le pistil, dans la forme à long style est presque exactement deux fois aussi long que dans celle à court style. Le stigmate se tient dans la gorge de la corolle ou s'élève à peine au-dessus de cette enveloppe pour se montrer ainsi au dehors. Il domine de beaucoup les anthères qui, placées au milieu de la longueur du tube, ne peuvent pas y être vues facilement. Dans la forme à style court, les anthères attachées près de l'ouverture de la corolle se trouvent au-dessus du stigmate qui occupe environ le milieu du tube de la corolle. Le stigmate de la forme macrostylée a une surface beaucoup plus rugueuse que l'autre, grâce à des papilles deux à trois fois aussi longues que dans les formes à style court. Les anthères ne diffèrent en rien comme dimensions dans les deux formes. Mais les grains de



pollen présentent de remarquables différences ; ils sont plus gros dans la forme à style court que dans la forme à style long ; distendus par l'eau, les grains de pollen de la forme microstylée mesurent environ $0^{\text{mm}},038$ en diamètre et ceux de la forme macrostylée, $0^{\text{mm}},0254$, chiffres qui sont dans le rapport de 100 à 67.

Caractères sexuels secondaires. — À côté de ces caractères différentiels fondamentaux, les deux

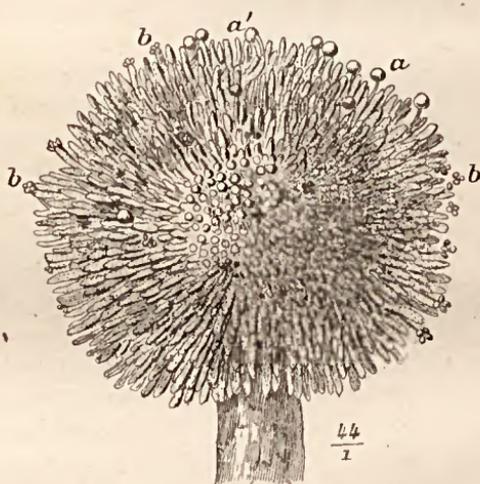


Fig. 54. — *Primula elatior*.

Stigmate de la forme macrostylée portant des grains de pollen des deux sortes ; *a*, pollen de la forme microstylée ; *a'*, grain de pollen de la forme microstylée, émettant son tube pollinique ; *b*, pollen de la forme macrostylée. D'après L. Errera et G. Gevaert.

formes se distinguent par une foule de traits sans connexité immédiate avec l'hétérostylie et qui font songer

à ces caractères sexuels secondaires qui séparent les deux sexes des espèces dioïques et qui sont sans rapport immédiat avec la différence sexuelle. Ces traits distinctifs secondaires ont été bien mis en évidence par ERRERA à propos de *Primula elatior*.

Dans les pieds à long style (fig. 54) les stigmates sont plus sphéroïdaux que dans les pieds à style court

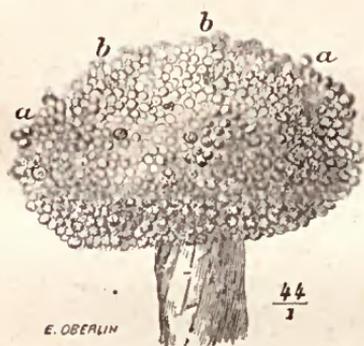


Fig. 55. — *Primula elatior*.

Stigmate de la forme microstylée portant des grains de pollen des deux sortes ; a, grain de pollen de la forme microstylée ; b, pollen de la forme macrostylée. D'après L. Errera et G. Gevaert.

haute, les feuilles un peu plus longues par rapport à leur largeur, les graines un peu moins lourdes (fig. 56 et 57).

Il y a lieu encore de signaler que la teinte moyenne des fleurs à long style (vues en masse) est légèrement plus foncée que celle des fleurs à style court ; elles paraissent présenter, un peu plus que les microstylées, la tendance à des variations florales en plus (fleurs hexamères, par exemple), tandis que les microstylées

à ces caractères sexuels secondaires qui séparent les deux sexes des espèces dioïques et qui sont sans rapport immédiat avec la différence sexuelle. Ces traits distinctifs secondaires ont été bien mis en évidence par ERRERA à propos de *Primula elatior*.

Dans les pieds à long style (fig. 54) les stigmates sont plus sphéroïdaux que dans les pieds à style court

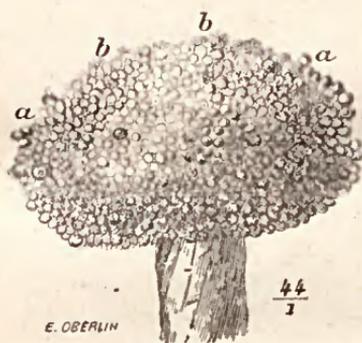


Fig. 55. — *Primula elatior*.

Stigmate de la forme microstylée portant des grains de pollen des deux sortes : a, grain de pollen de la forme microstylée ; b, pollen de la forme macrostylée. D'après L. Errera et G. Gevaert.

(fig. 55); les anthères un peu plus petites, les grains de pollen pourvus d'une cannelure en moins, le limbe de la corolle un peu plus grand, mais son tube d'autant plus court, le limbe des pétales moins rétréci à la base, l'ouverture du tube de la corolle un peu moindre, la hampe plus

haute, les feuilles un peu plus longues par rapport à leur largeur, les graines un peu moins lourdes (fig. 56 et 57).

Il y a lieu encore de signaler que la teinte moyenne des fleurs à long style (vues en masse) est légèrement plus foncée que celle des fleurs à style court; elles paraissent présenter, un peu plus que les microstylées, la tendance à des variations florales en plus (fleurs hexamères, par exemple), tandis que les microstylées

semblent avoir plutôt une tendance aux variations florales en moins (fleurs tétramères, par exemple). Les

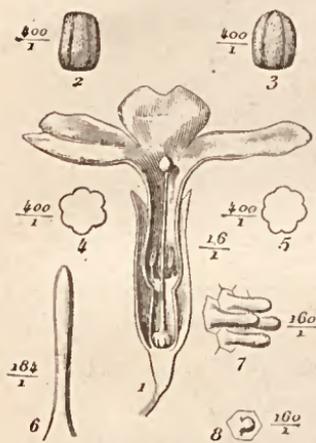


Fig. 56. — *Primula elatior*.

1, Fleur de la forme macrostylée (coupe longitudinale); 2 et 3, grains de pollen de la forme macrostylée; 4 et 5, sections transversales de ces grains; 6, papille stigmatique de la forme macrostylée; 7, portion de l'épiderme stigmatique de la forme macrostylée; on y voit les papilles, en raccourci et les cellules hexagonales dont elles sont les prolongements; 8, une de ces cellules hexagonales, vue de face. D'après L. Errera et G. Gevaert.

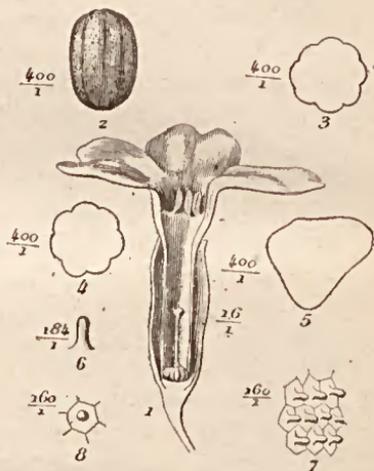


Fig. 57. — *Primula elatior*.

1, Fleur de la forme microstylée; 2, grain de pollen de la forme microstylée; 3 et 4, sections transversales du pollen de la forme microstylée; 5, contour d'un grain de pollen de la forme microstylée anormal; 6, papille stigmatique de la forme microstylée; 7, portion de l'épiderme stigmatique de la forme microstylée avec les papilles en raccourci et les cellules hexagonales; 8, une cellule hexagonale. D'après L. Errera et G. Gevaert.

capsules s'ouvrent à la maturité avec 6-12 dents, les macrostylées ayant le plus souvent 9 ou 10 dents, les microstylées, 8 ou 9. En revanche les graines des pieds

à long style sont de moins belle qualité en moyenne que celles des microstylées; celles-là sont souvent recroquevillées, irrégulières, à faces déprimées et concaves, peu uniformes entre elles, tandis que celles-ci ont des faces planes ou convexes, sont de belle venue ou de grosseur assez uniforme.

Chez les diverses espèces de *Primula*, les deux sortes de plantes microstylées et macrostylées peuvent être en nombre sensiblement égal. Mais le plus souvent, comme l'ont montré les recherches récentes de CHODAT, à propos de *Primula officinalis*, il y a ici, comme dans la répartition du sexe, prédominance d'une des formes et c'est la microstyliie qui l'emporte à peu près de $\frac{1}{16}$ sur la macrostyliie. Darwin avait pensé d'abord que les plantes macrostylées de *Primula officinalis* avec leur pistil plus long, leur stigmate plus grand, leurs étamines plus courtes et leurs grains polliniques plus petits paraissent constituer la plus féminine des deux formes; mais il dut renoncer à cette opinion lorsqu'il eut constaté que les plantes microstylées qui, à tous égards, semblent plus masculines donnent plus de graines et se rapprochent ainsi des pieds femelles des plantes dioïques. L'avantage dans les *Primula elatior* et *fariuosa* est au contraire en faveur de la macrostyliie.

Les espèces hétérostylées dimorphes sont les plus abondantes dans les genres *Oxalis* (51 espèces) *Primula* (36) et *Lilium* (30). Parmi les Primulacées dimorphes, il faut encore citer *Hottonia palustris*, *Gregoria Vitaliana*, des espèces de *Dionysia* et parmi les Linacées, des espèces appartenant aux genres *Erythroxyton*, *Reinwardtia* et *Hugonia*.



La famille des Rubiacées est particulièrement riche en espèces hétérostylées dimorphes pour la plupart exotiques. Pour BURCK (1) la moitié des espèces dimorphes aujourd'hui connues appartient à la seule famille des Rubiacées.

Les familles des Turnéracées et des Lythracées contiennent également des espèces dimorphes.

Parmi les Boraginées, *Pulmonaria officinalis*, *P. angustifolia*, *Cordia*, *Amsinckia*, *Lithospermum canescens*, *Macrotomia perennis*, parmi les Gentianées, *Mennyantbes trifoliata*, *Villarsia Humboldtiana*, parmi les Polygonées, *Polygonum Fagopyrum* et *P. amphibium* représentent des espèces hétérostylées dimorphes.

Enfin les Hypéricacées, les Sterculiacées, les Solanées, les Plombaginacées, les Verbénacées et les Amarantacées présentent chacune un petit nombre d'espèces hétérostylées dimorphes.

Plantes hétérostylées trimorphes. — Les plantes hétérostylées présentent trois formes différentes. Elles ont été observées dans la famille des Lythracées (*Lythrum Salicaria*, *L. Graefferi*, *L. virgatum*, *flexuosum* et *maculatum*, *Decodon verticillatum*, *Nesaea* et *Lagerstræmia*) dans les genres *Roucheria* (Linacée), *Oxalis*, et parmi les Monocotylédones dans le genre *Pontederia* (fig. 58). Kerner range aussi le Colchique d'automne parmi les espèces trimorphes.

La Salicaire présente trois formes caractérisées par la longueur des styles et que l'on peut convenablement désigner par forme à long style ou macrostylée, forme à style moyen ou mésostylée et forme à style court ou microstylée (fig. 59). Dans chacune de ces formes, il



existe deux verticilles d'étamines différentes, moyennes et courtes dans les fleurs macrostylées, longues et

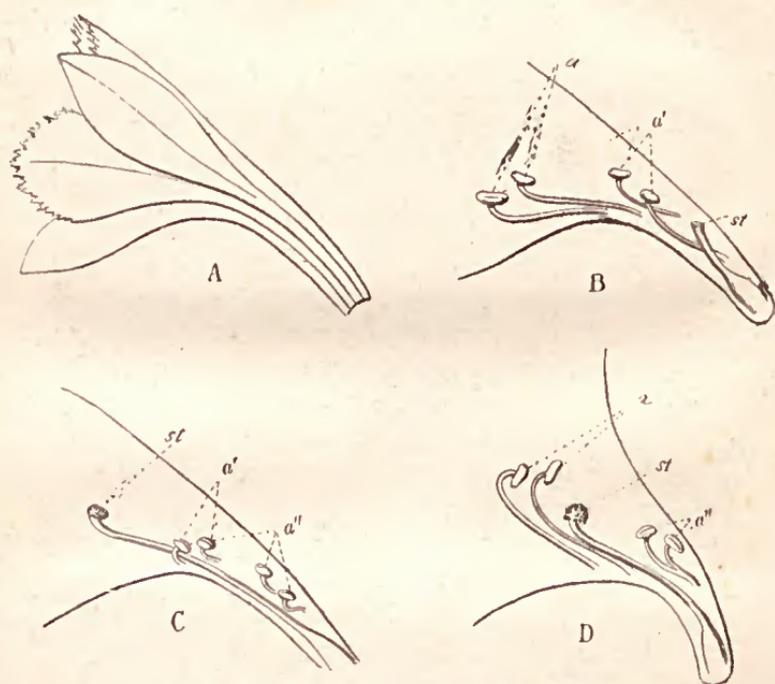


Fig. 58. — Trimorphisme stytaire de *Pontederia*.

A, vue latérale du périanthe; B, forme microstylée; C, forme macrostylée; D, forme mésostylée; *st*, stigmate; *a*, longues étamines; *a'*, moyennes étamines; *a''*, courtes étamines. D'après Fritz Müller.

courtes dans les fleurs mésotylées, longues et moyennes dans les fleurs microstylées. Les grains de pollen des longues étamines sont les plus gros. Les anthères des longues étamines sont vertes; celles des moyennes et des courtes, jaunes. Les longues étamines ont des filets roses, les moyennes et les courtes des filets blancs. Les



papilles stigmatiques des styles longs sont beaucoup plus grandes que celles des styles moyens et celles-ci un peu plus grandes que celles des styles courts. Il est

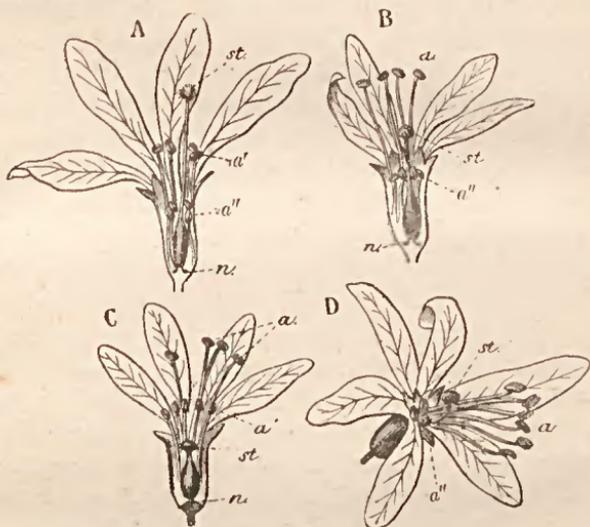


Fig. 59. — Trimorphisme du *Lythrum Salicaria*.

A, forme macrostylée; B, forme mésostylée; C, forme microstylée; D, aspect d'une fleur mésostylée; a, étamines longues; a', étamines moyennes; a'', étamines courtes; st, stigmate. D'après H. Müller.

à remarquer aussi que les graines des trois formes diffèrent les unes des autres; en effet cent graines de la forme à long style équivalent à cent-vingt-et-une graines de la forme à style moyen et à cent-quarante-deux de la forme à style court.

Ces trois formes coexistent dans toute l'Europe, et, d'après les numérations qui en ont été faites, Darwin suppose qu'elles sont en nombre sensiblement égal.

Influence des divers modes de pollinisation chez les plantes hétérostylées. — C'est aux recherches de Darwin et de Hildebrand que nous devons la plus grande partie de ce que nous savons sur les résultats des divers modes de pollinisation dans les plantes hétérostylées. Dans les plantes dimorphes, Darwin (4) appelle union illégitime ou homomorphe la fécondation d'une forme par le pollen de la même forme et union légitime ou hétéromorphe la fécondation d'une forme par le pollen de l'autre forme. Le nombre des modes de pollinisation se trouve augmenté dans les plantes de cette nature. La fécondation illégitime peut en effet, se faire, soit par autogamie, soit par gitonogamie, soit par xénogamie, et, comme il y a deux formes, nous avons déjà six combinaisons différentes. L'union légitime est toujours xénogame; elle présente deux formes réciproques et qui ne diffèrent que par la nature de la plante qui fournit le pollen, soit en tout huit combinaisons. Pour donner à ses expériences toute la justesse désirable et pour écarter, comme il le dit, tout dommage résultant d'une autofécondation ou d'un croisement trop rapproché, Darwin a évité d'user dans les unions illégitimes de l'autogamie et de la gitonogamie et s'est invariablement servi du mode xénogamique. Le nombre des pollinisations réalisées par Darwin chez les plantes dimorphes se trouve ainsi réduit à quatre : union illégitime ou xénogamie homomorphe entre style long et étamines longues ou entre style court et étamines courtes et union légitime ou xénogamie hétéromorphe entre style long et étamines courtes ou entre style court et étamines longues (fig. 60). Chez les plantes tri-



morphes, le nombre des pollinisations réalisables est beaucoup plus considérable et s'élève à dix-huit dont six légitimes et douze illégitimes.

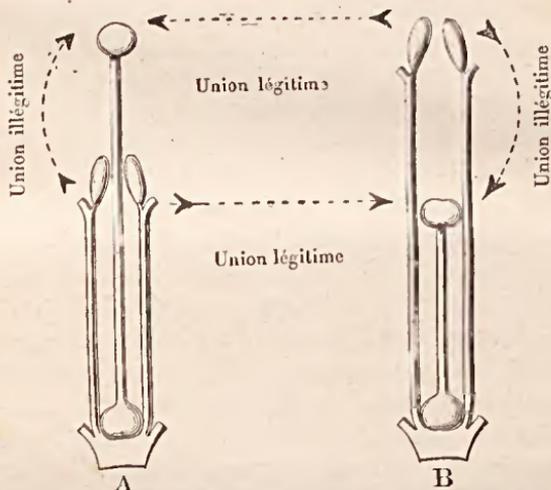


Fig. 60. — Schéma des unions légitimes et illégitimes chez les *Primula*. A, forme macrostylée; B, forme microstylée. D'après Darwin.

Les résultats obtenus par Darwin et Hildebrand sont concordants. Presque sans exception, les fécondations légitimes sont plus fécondes que les fécondations illégitimes; mais la différence entre la fertilité des unions légitimes et celle des unions illégitimes est très inégale chez les diverses espèces. A l'intérieur d'un même genre, on trouve à côté d'espèces dont l'union illégitime est presque complètement stérile (*Oxalis valdiviana*, *Regnelli*) d'autres espèces où elle est relativement féconde (*Oxalis speciosa*). Les divers modes d'unions légitimes



donnent des résultats très peu différents (*Oxalis valdiviana*, *O. Regnellii*) ou différents à un haut degré (*Lythrum Salicaria*). Chez les plantes dimorphes, l'union d'une forme à style long avec du pollen d'étamines courtes est la plus fertile ; c'est l'inverse chez *Hottonia* et chez *Primula acaulis*. Chez les espèces trimorphes les rapports sont plus compliqués : dans *Lythrum Salicaria* les unions légitimes des formes à style moyen sont les plus fécondes, celles des formes à long style viennent ensuite et enfin celles des formes à style court. Dans les autres espèces trimorphes telles qu'*Oxalis speciosa*, la série est différente, mais les différences ne sont pas aussi importantes que dans *Lythrum*.

Des deux unions illégitimes des espèces dimorphes, celle des formes à long style est beaucoup plus fertile que celle des formes à style court, excepté chez la Pulmonaire où, d'après Hildebrand, les deux unions illégitimes sont presque complètement stériles. Les diverses unions illégitimes d'une même espèce trimorphe ont des résultats beaucoup plus inégaux que dans les espèces dimorphes. Dans *Lythrum Salicaria*, par exemple, les unions illégitimes de la forme à style moyen sont remarquablement fécondes et celles des deux autres formes très stériles. D'après Darwin, la stérilité est d'autant plus prononcée qu'est plus grande la distance qui sépare le style de la position des étamines qui ont fourni le pollen. Dans *Oxalis speciosa* quelques unions illégitimes, dans les trois formes, sont fertiles à un certain degré, mais celle de la forme à style moyen n'est pas plus fertile que celle des deux autres.

L'influence des divers modes de pollinisation chez les plantes hétérostylées a été reprise récemment par



RICHER qui a expérimenté également l'effet de l'autogamie et de la gitonogamie. Dans le *Primula grandiflora*, la forme microstylée peu féconde à la suite de la gitonogamie est presque complètement stérile après autogamie, tandis que la forme macrostylée reste féconde après la gitonogamie et même l'autogamie. Quant à la pollinisation xénogame, le maximum de fertilité, dans *Primula grandiflora* et *Primula officinalis*, s'observe dans les unions légitimes.

Dans les autres espèces étudiées par Richer, *Linum grandiflorum*, *Polygonum Fagopyrum*, *Pulmonaria angustifolia*, la xénogamie hétéromorphe se montre encore la plus efficace. L'autogamie et la gitonogamie ne donnent aucun résultat chez le Lin et le Sarrazin ; l'autogamie donne quelques succès dans la Pulmonaire. L'union illégitime est stérile dans le Lin ; elle ne produit de rares fruits chez la Pulmonaire et le Lin que dans la forme microstylée.

Différence de grosseur des grains de pollen. —

En ce qui concerne la différence de grosseur des grains de pollen dans les formes hétérostylées, DELPINO (3) avait émis l'opinion que la taille plus grande des grains de pollen de la forme à style court était en relation avec le chemin plus long que devait parcourir le tube pollinique dans la fécondation légitime, pendant que les grains de pollen de la forme à long style avaient un volume plus petit, puisque le style qu'ils devaient féconder était plus court.

Pour DARWIN (4), également, il est difficile de se soustraire à cette idée que les grains polliniques des étamines les plus longues, dans les plantes hétéros-



tylées, ont pris des proportions plus grandes en vue de suffire au développement de tubes plus allongés. Pourtant certains faits diminuent incontestablement la valeur de cette hypothèse. Le *Linum* présente des grains polliniques égaux dans les deux formes tandis que le style de l'un est à peu près deux fois aussi long que le style de l'autre. D'un autre côté, on pourrait citer bien des cas où il n'y a pas proportionnalité entre les différences de grosseur des grains de pollen et les différences de longueur des styles. Aussi Darwin hésite-t-il à donner une explication définitive.

NEGELI se refuse à voir dans la différence de grosseur des grains de pollen une adaptation à la longueur du style, puisque les deux sortes de pollen peuvent former leurs tubes polliniques sur un même style. Il voit là, ainsi que dans la différence de coloration qui les distingue parfois, un signe apparent d'une différenciation intérieure qui restreint l'illégitimité; elle tient peut-être comme la longueur des papilles stigmatiques à la hauteur d'insertion des organes qui les portent. Mais CORRENS (1) à la suite de recherches expérimentales avec le pollen de *Primula acaulis* croit pouvoir conclure que la grosseur des grains de pollen n'est en rapport ni avec la longueur des styles ni avec l'empêchement des unions illégitimes.

La descendance des espèces hétérotylées a été étudiée avec soin et l'on sait que les fécondations illégitimes donnent une prépondérance de descendants de la même forme, tandis que les fécondations légitimes donnent à peu près une égalité des deux sortes de descendants.



DICHOGAMIE

Dans beaucoup de plantes hermaphrodites, les organes mâles et femelles d'une même fleur ne sont pas mûrs en même temps, c'est-à-dire aptes à la fécondation. Déjà reconnues par Pontedera et Linné qui se contentèrent de les signaler, ces plantes furent d'abord étudiées par KOELREUTER et surtout par SPRENGEL qui leur donna le nom de dichogames par opposition aux autres plantes hermaphrodites dont les étamines et les carpelles sont mûrs en même temps et qu'il appela homogames. Sprengel reconnut même que cette dichogamie empêchait l'autogamie : « Comme de nombreuses plantes, dit-il, ont les sexes séparés et que vraisemblablement un aussi grand nombre de fleurs hermaphrodites sont dichogames, il semble que la nature n'a pas voulu qu'une seule fleur fût fécondée par son propre pollen. »

La dichogamie consiste en ce que l'un des deux sexes d'une fleur hermaphrodite devance l'autre dans son développement. Chez certaines Dichogames, les organes mâles sont développés avant les organes femelles (fleurs protandres), chez d'autres après (fleurs protogynes). Mais entre les Dichogames les plus accentuées et les Homogames où le stigmate est nubile au moment précis de la déhiscence des anthères, il y a une foule de transitions insensibles. On peut former une série continue ayant, à une extrémité, les protogynes absolues, comme la Pariétaire, dont le pistil se désarticule avant la maturité des anthères, au milieu les homogames et, à l'autre extrémité, les pro-



tandres absolues comme l'*Impatiens*, chez qui le style avant d'être fécondable, fait lui-même tomber les étamines. Ainsi, la dichogamie, lorsqu'elle est très prononcée, donne lieu à ce phénomène remarquable de fleurs morphologiquement, mais non physiologiquement hermaphrodites. Dans tous les cas, la dichogamie favorise beaucoup la pollinisation allogamique et elle est très répandue dans la nature. Elle existe chez presque toutes les Ombellifères et les Composées et l'on sait que cette dernière famille seule représente environ le dixième des Phanérogames actuelles.

La dichogamie a des degrés suivant que les organes du sexe qui est adulte le premier sont ou ne sont pas fanés, lorsque les organes de l'autre sexe deviennent mûrs. Dans le premier cas, l'autogamie est impossible ; dans le second, elle peut intervenir d'une façon succédanée et en quelque sorte « posthume » suivant une expression de Delpino. De là les subdivisions établies par le savant italien, subdivisions un peu artificielles et souvent difficiles à appliquer. Delpino distingue, parmi les protandres, les *brachybiostémones* (c'est-à-dire à étamines non persistantes) dont les anthères sont déjà flétries lorsque les stigmates de la même fleur deviennent mûrs ; et les *macrobiostémones* (à étamines persistantes) dont les anthères existent encore lorsque les stigmates deviennent nubiles. Parmi les protogynes, il distingue de même les *brachybiostigmatiques* et les *macrobiostigmatiques*, selon que les stigmates sont ou ne sont pas flétris quand commence la déhiscence des anthères.

Protandrie. — Les Campanules offrent un bel



exemple de Protandrie. La corolle tubuleuse, en forme de clochette se termine par cinq lobes larges ou lancéolés. Les insectes visitent fréquemment ces fleurs qui distillent du nectar à la base de la clochette. Les anthères qui sont conniventes en tube autour du style s'ouvrent même avant que la fleur ne soit épanouie ; elles sont introrses et entourent le style non encore nubile qui est couvert de poils collecteurs auxquels le pollen demi-visqueux adhère. Les anthères se fanent alors et tombent au fond de la corolle (fig. 61). A ce

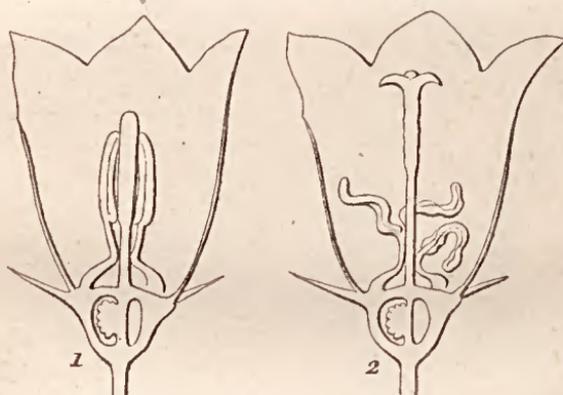


Fig. 61. — *Campanula rotundifolia*.

1, fleur jeune: 2, fleur âgée. D'après P. Richer.

moment la fleur s'épanouit, mais elle n'est qu'à l'état mâle. Elle peut fournir du pollen, elle ne peut être pollinisée. Plus tard, le style s'allonge et développe ses deux, trois ou cinq stigmates. Les insectes qui visitent les fleurs jeunes et qui doivent, pour trouver le nectar, pénétrer par les fentes étroites qui séparent les bases

élargies des filets ne peuvent manquer de se couvrir de pollen qu'ils déposeront sur les stigmates des fleurs plus âgées. On trouve d'autres cas de protandrie chez les Géraniacées, les Composées, les Lobéliées, les Ombellifères, les Malvacées, l'Epilobe, la Digitale.

Protogynie. — L'*Aristolochia Clematitis* est un

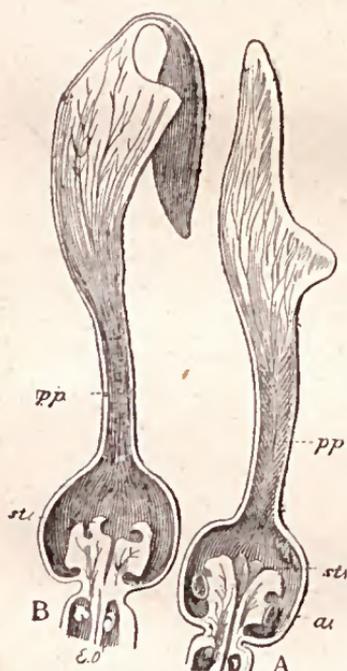


Fig. 62. — Fleurs protogynes d'*Aristolochia Clematitis*.

A, état femelle; B, état mâle: a, étamines; st, stigmate; pp, poils. D'après Dodel-Port.

exemple classique de protogynie. Les stigmates arrivent à maturité bien avant les étamines. La fleur d'Aristolochie consiste en un tube allongé à ouverture étroite, fermée par des poils assez rudes qui se dirigent en arrière. Les petites mouches entrent dans le tube à la recherche du nectar, mais n'en peuvent ressortir par suite de la direction même des poils; elles restent donc emprisonnées. Avec le pollen qu'elles ont apporté d'une autre fleur, elles fécondent les stigmates qui à ce moment sont mûrs.

Les étamines mûrissent immédiatement après et

couvrent les mouches de pollen; les poils du tube tombent en même temps, ce

qui permet aux mouches prisonnières de s'échapper et de porter à une autre fleur le pollen dont elles sont couvertes.

La Flouve odorante, la Luzule poilue, la Scrofulaire noueuse, l'Hellébore, le Magnolia, le Plantain moyen sont aussi protogynes. Mais ces cas sont comparativement rares et s'observent surtout chez les plantes anémophiles.

Valeur biologique de la dichogamie. — Pour apprécier la valeur biologique de la dichogamie et décider si elle est, comme le pense Darwin, une acquisition utile pour la plante, il faut rappeler d'abord que beaucoup de plantes dichogames se fécondent sans le secours des insectes. Des espèces de Campanules, des Composées possèdent une autogamie succédanée et si l'on place sous gaze des espèces protandres, on constate qu'elles sont en état de se féconder; il en est de même de beaucoup d'espèces protogynes qui conservent leurs stigmates assez longtemps frais pour être autopollinisées. La dichogamie est donc indifférente pour les plantes qui possèdent cette propriété; elle est un désavantage pour les formes étroitement protandres ou même protogynes, puisqu'elle assujettit leur fécondation à la visite des insectes. On peut prendre une notion plus exacte de la dichogamie en considérant une famille riche en espèces protandres comme celle des Umbellifères où l'on trouve tous les termes de passage depuis une dichogamie à peine prononcée jusqu'à une protandrie exagérée, dans laquelle les sacs polliniques sont vides et les étamines tombées au moment où



les stigmates sont nubiles. La protandrie n'est en somme qu'un phénomène normal et l'expression de l'ordre habituel dans lequel se développent les verticilles floraux : calice, corolle, étamines et pistil. L'homogamie n'est qu'une protandrie à évolution accélérée. La dichogamie des Ombellifères ne mérite pas d'autre explication et la protandrie fortement accusée de certaines d'entre elles n'est qu'une conséquence d'un retard anormal dans l'ébauche du pistil, ainsi que l'a montré Sieler ; ce phénomène est une anomalie du développement et n'a rien à voir avec une adaptation aux agents extérieurs.

Il en est de même de la protogynie. HOFMEISTER a étudié les fleurs protogynes de certaines Rosacées et a montré que chez toutes les Rosacées, pourvues de nombreuses étamines, les carpelles sont ébauchés avant les étamines et sont déjà visibles avant que les étamines aient fait leur apparition. La protogynie de ces plantes, *Sorbus Aucuparia*, *Pirus domestica*, *Geum urbanum*, *rivale*, etc..., trouve son explication dans leur ontogénie.

La dichogamie ne paraît donc pas être une adaptation chargée d'assurer la fécondation croisée, elle est plutôt un caractère qui appartient à l'organisation de la fleur. Elle peut être comparée à l'infériorité de l'ovaire des Ombellifères, à la disposition spiralée des étamines et des carpelles des Renonculacées, etc..., toutes particularités qui sont des caractères d'organisation et qui n'ont rien à faire avec les changements dans les conditions d'existence.



INEFFICACITÉ DU POLLEN PROPRE

On connaît des plantes qui, même dans leur patrie et sous les conditions normales, sont absolument stériles, lorsqu'elles reçoivent le pollen de la même fleur, quoique celui de tout autre individu les féconde et que leur pollen soit capable de féconder tout autre individu de la même espèce. L'autogamie y est toujours stérile. Darwin nomme ces plantes autostériles et Delpino adynamandres. Dans quelques cas, en outre, le pollen et le stigmate d'une même plante exercent l'un sur l'autre une action réciproque nuisible. Il y a des degrés dans cette autostérilité.

En général, le pollen de la même fleur est simplement moins efficace que le pollen étranger. En effet, si quelque temps après avoir pollinisé un stigmate avec le pollen de la même fleur, l'on y dépose du pollen d'un autre individu de la même espèce, celui-ci annule l'action du premier et fécondera seul les ovules : le pollen allogamique est prépotent sur le pollen autogamique. C'est ce que Darwin a voulu prouver par ses expériences. De cette façon, quand un insecte apporte du pollen après la pollinisation autogamique, le croisement est encore assuré.

Chez les vraies plantes autostériles, le pollen propre est absolument inefficace ; il en est ainsi dans *Corydalis cava* et *Eschscholtzia*. HILDEBRAND (5) a observé avec soin le *Corydalis cava* ; par pollinisation xénogame il donne une abondante fructification ; par gétonogamie, le succès est médiocre : sur seize fleurs,



trois capsules dont une seule renfermait deux graines ; par autogamie, la stérilité est absolue. Accidentellement, certains plants donnent mais très rarement quelques fruits autofécondés.

C'est Fritz Müller qui a observé l'*Escholtzia californica*. Un plant cultivé par lui dans le Sud du Brésil vint à fleurir un mois avant les autres sans produire une seule capsule. Ce fait le conduisit à observer la plante pendant les six générations suivantes et il trouva que tous les plants étaient complètement stériles à moins d'être croisés par les insectes ou artificiellement fécondés avec le pollen d'un plant distinct, auquel cas ils devenaient complètement fertiles. Toutefois, la descendance des plants brésiliens d'*Escholtzia* ne fut en Angleterre, dès la première génération, que partiellement autostérile. Inversement, la descendance des plants anglais, après avoir végété pendant deux saisons au Brésil, devint dès la première génération complètement autostérile.

Chez d'autres plantes autostériles, l'impuissance ne frappe que certains individus : dans le Réséda, plusieurs individus de la même parenté sont autostériles et d'autre autoféconds. Quelquefois, l'impuissance dépend du milieu extérieur : *Abutilon Darwinii* qui est autostérile au Brésil, sa patrie, est devenu modérément autofécond, après la première génération, en Angleterre dans une serre.

Enfin on connaît des Orchidées où non seulement le pollen et le stigmate d'une même fleur sont réciproquement inefficaces, mais encore réciproquement délétères. Cette action nuisible se manifeste, chez certains *Oncidium*, par exemple, par une modi-



fication de la surface du stigmate et du pollen lui-même qui, au bout de trois à cinq jours, deviennent brun foncé et tombent en pourriture; il faut, sans doute incriminer ici des cryptogames parasites.

L'autostérilité est, dans l'état actuel de nos connaissances, un phénomène si surprenant qu'il est presque permis d'affirmer qu'il ne peut intéresser que des races hybrides et non des espèces pures. De même, dans les espèces pures, le pollen propre est toujours prépondérant par rapport aux pollens étrangers.



CHAPITRE XI

LES AGENTS DE LA POLLINISATION CROISÉE

SOMMAIRE. — Les divers modes de transport du pollen. — *Plantes hydrophiles*. — *Plantes anémophiles*. — *Plantes zoïdiophiles* : fleurs pollinisées par les Chauves-souris, par les Oiseaux, par les Mollusques. — *Plantes entomophiles*. — Hyménoptères. — Perfectionnement progressif de l'appareil collecteur de pollen. — Abeilles. — Bourdons. — Lépidoptères. — Diptères. — Coléoptères.

Les divers modes de transport du pollen. — Dans la pollinisation croisée, les intermédiaires qui transportent l'élément mâle d'une fleur à l'autre sont ou des forces physiques ou des forces physiologiques, c'est-à-dire des organismes vivants. Parmi les premières, on distingue les courants de l'atmosphère, c'est-à-dire les vents et, pour quelques plantes aquatiques, les courants des eaux ; il faudrait même y ajouter, suivant O. KUNTZE, la rosée, dont les gouttes pourraient amener la gitonogamie en ruisselant sur un épi. Parmi les êtres vivants il faut signaler les insectes, certains oiseaux et, pour être complet, les limacées, et les chauves-souris. Delpino a distingué les plantes en hydrophiles, anémophiles et zoïdiophiles selon que leur pollinisation s'opère par l'intermédiaire de l'eau, du vent ou des animaux.



PLANTES HYDROPHILES

La pollinisation des plantes par l'intermédiaire de l'eau est un phénomène rare. Le pollen de beaucoup de plantes aquatiques est caractérisé par l'absence d'exine autour des grains polliniques. La densité du pollen ou des fleurs mâles est tantôt plus grande que celle de l'eau et tantôt plus faible. Dans le premier cas, la pollinisation s'opère sous l'eau et, dans le second, à la surface.

Au premier groupe appartient le *Naias* dont le pollen alourdi par de l'amidon tombe au fond de l'eau et va féconder les fleurs femelles. Il en est autrement chez *Ceratophyllum*. Les étamines y sont formées d'une anthère portée par un filet très court et d'un tissu rempli d'air qui termine l'anthère en se divisant en deux pointes et lui sert de flotteur. Amenés ainsi à la surface de l'eau, les sacs polliniques s'ouvrent et libèrent les gros grains de pollen qui, de densité égale à celle de l'eau, peuvent surnager et féconder les fleurs femelles. Dans le genre *Ruppia*, au moment où le pollen se déverse, les fleurs femelles ne sont pas parvenues à maturité et la tige qui les supporte reste courte et cachée sous l'eau ; lorsque les fleurs femelles parviennent à la maturité, la tige qui les supporte s'allonge et se dispose en spirale, de sorte que, malgré les changements qui peuvent survenir dans le niveau de l'eau, la fleur repose toujours à la surface.

On remarque un arrangement semblable chez la Vallisnérie ; la fleur femelle y est portée par une longue tige en spirale qui lui permet de s'élever jus-



qu'à la surface de l'eau. Les fleurs mâles qui sont petites, très nombreuses et attachées au dessous de l'eau à la plante elle-même, se détachent complètement, s'élèvent à la surface et fécondent les fleurs femelles au milieu desquelles elles flottent. Quand la fécondation est accomplie, les spires de la tige de la fleur femelle se contractent de nouveau et la font rentrer sous l'eau. Il en est de même dans son pays d'origine, c'est-à-dire en Amérique, de l'*Elodea canadensis* dont la forme femelle est seule connue en Europe.

PLANTES ANÉMOPHILES

C'est incontestablement le vent qui représente l'agent primitif de transport du pollen, et l'anémophilie se rencontre surtout dans les Gymnospermes et les Angiospermes inférieures.

Les fleurs anémophiles sont avant tout remarquables par l'abondance du pollen qu'elles produisent et par la grandeur de leurs stigmates. Le pollen est pulvérulent et lisse; il ne présente point ces crêtes et ces épines qui, dans les fleurs entomophiles, servent à l'accrocher au corps des insectes. Les stigmates sont en général amples et plumeux et, comme le remarque Axell, développés surtout dans un plan vertical, ce qui multiplie les chances de récolter quelques grains de pollen emportés par le vent. (fig. 63) Les plantes anémophiles fleurissent avant la pousse des feuilles qui ne gênent point la libre arrivée du pollen sur la fleur femelle. En outre, chez ces fleurs, les filets des étamines sont très longs et les



anthères oscillent facilement au moindre souffle du vent. On peut aussi considérer comme une règle générale que les fleurs fécondées par le vent sont peu voyantes ;

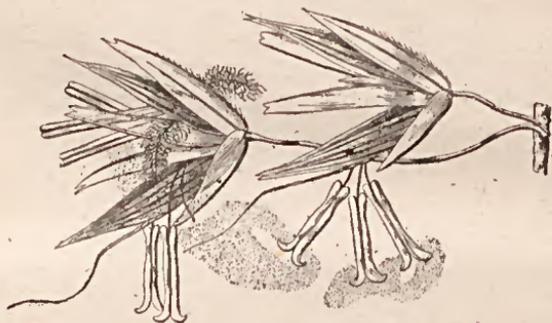


Fig. 63. — Fleurs anémophiles d'*Arrhenatherum elatius*.

Epillet agité par le vent. Les anthères de l'une des fleurs sont pendantes et disséminent leur pollen ; les anthères d'une autre fleur sont vides de leur pollen et l'une des anthères s'est détachée de son filet. Les anthères de la troisième fleur sont encore fermées. Gr. : 3. D'après Kerner.

mais le contraire n'est pas absolument exact, beaucoup de fleurs visitées habituellement par les insectes n'ayant cependant pas de couleurs brillantes. Celles-ci sont, dans ce cas, pourvues d'organes qui font défaut aux plantes anémophiles, c'est-à-dire de nectaires ou bien sont pourvues d'odeurs ; les plantes anémophiles n'ont ni nectaires, ni parfums.

KERNER VON MARILAU, (3) a remarqué que certaines plantes peuvent être anémophiles à un moment donné, après avoir présenté tous les caractères entomophiliques. Ainsi, quelques Rhinantacées et quelques Ericacées sont entomophiles dans la première phase de leur floraison et deviennent ensuite anémophiles. Les



genres *Bartsia* et *Lathraea*, *Calluna vulgaris*, *Erica carnea*, présentent ce caractère ; au moment où ces plantes s'épanouissent, une dispersion de leur pollen par le vent est impossible, et, si le temps est favorable, elles sont abondamment visitées par les insectes. Plus tard les conditions changent, les nectaires sont épuisés et les insectes cessent leurs visites. En même temps, les filets des étamines s'allongent, les anthères arrivent à la gorge de la corolle et le pollen qu'elles contiennent est porté par le vent aux stigmates des fleurs plus jeunes. HILDEBRAND est arrivé aux mêmes résultats pour des espèces de *Cyclamen*. Dans leur premier état, l'état entomophile, les grains de pollen de ces plantes sont rendus visqueux par une substance huileuse et dans le second état, l'état anémophile, le pollen devient pulvérulent, par la disparition de cette substance.

Le pollen des plantes anémophiles est protégé contre l'humidité par des dispositions diverses. Chez les Graminées, les anthères oscillantes à la pointe des filets longs et grêles ne s'ouvrent que dans un air sec. Chez les plantes à chaton, les anthères sont protégées par une bractée en forme d'écusson ; en outre le pollen n'est pas directement projeté dans le milieu extérieur ; il s'assemble d'abord dans une partie de la fleur protégée contre l'humidité, et c'est de là que le vent l'emporte, lorsque les conditions extérieures sont favorables.

DELPINO (3), a le premier proposé une classification des adaptations offertes par les plantes anémophiles et y a distingué le type astigmaté (Gymnospermes) le type amentacé avec chatons longs et mobiles, le type à fleurs pendantes (*Negundo fraxinifolium*, *Ruueux*)



le type longistaminé avec étamines longues et mobiles (Graminées, Cypéacées, Juncacées, Chanvre, Houblon, Mercuriale), le type explosif (*Urtica*, *Parietaria*) et le type à fleurs immobiles. (*Sparganium*, *Typha*, *Potamogeton* et beaucoup de Palmiers).

Toutes les Gymnospermes sont des plantes anémophiles. Jusqu'en 1869, la pollinisation des Gymnospermes était considérée comme une énigme, le micropyle des ovules nus paraissant à cause de son étroitesse incapable de donner directement passage au pollen. DELPINO (4) reconnut que chez beaucoup de Taxinées et de Cupressinées, pendant l'épanouissement, il s'écoule de l'ouverture du micropyle un liquide destiné à retenir le pollen et qui, peu de temps après, rétrograde vers le canal micropylaire entraînant le pollen dans la chambre pollinique. Il reconnut même une autre adaptation dans le Pin et le Méléze ; au moment de la pollinisation, il se forme entre les écailles du cône ouvertes vers l'extérieur d'étroits canaux qui conduisent le pollen jusqu'aux prolongements en forme de stigmates de l'ouverture micropylaire. Ce fait a été confirmé par Strasburger. La curieuse adaptation anémophile offerte par le pollen du Pin est bien connue ; l'exine forme de chaque côté deux ballonnets remplis d'air. Si l'on frappe légèrement un rameau mâle, on voit un véritable nuage de pollen se produire.

PLANTES ZOÏDIOPHILES

Fleurs pollinisées par les chauves-souris. — Le premier exemple de fleur pollinisée par les Chauves-souris a été signalé par Burek sur une Pandanacée de



Java, le *Freyeinetia*, plante dioïque. Une Chauve-souris (*Pteropus edulis*) se nourrit des feuilles colorées qui jouent dans la fleur de ces plantes le rôle de corolle; en introduisant sa tête velue dans les fleurs mâles l'animal se charge de pollen qu'il transporte sur les stigmates des fleurs femelles. Le *Bauhinia megalandra* serait aussi d'après HART fécondée, à la Trinité, par les Chauves-souris; c'est un arbre d'une dizaine de mètres de haut, dont les fleurs longues et blanches ne s'ouvrent que le soir de quatre heures à six heures. A ce moment, on voit de nombreuses Chauves-souris, voler autour de l'arbre et les corolles jonchent le sol. Les Chauves-souris vont sans doute chercher les insectes attirés par l'éclat des corolles. Hart cite encore comme plante chéiroptérophile, l'*Eperua falcata* visité par le *Glossonycteris Geoffroyi*.

Plantes ornithophiles. — C'est sous les tropiques que l'on rencontre des plantes fécondées par les oiseaux; les colibris, les oiseaux-mouches avec leur bec mince, leur langue délicate et souvent plumeuse, comptent parmi les visiteurs les plus assidus d'un grand nombre de fleurs, et, malgré les doutes émis par Kuntze, leur participation à la pollinisation paraît indiscutable. Les travaux de Delpino, de Darwin et surtout de Fritz Müller ont accumulé les observations à cet égard. Les oiseaux vont chercher dans les fleurs non seulement le nectar, mais encore les insectes qui peuvent y être attirés. C'est ce que BELT a observé pour le *Marcgravia nepenthoides* et c'est aussi ce qu'on peut déduire des fragments d'insectes trouvés dans l'œsophage des colibris.



Le *Marcgravia* a des fleurs disposées en cercle comme un candélabre renversé. Du milieu du cercle floral pendent un certain nombre de récipients en forme de cornets qui se remplissent de liquide sucré dont les insectes sont friands. Pour s'emparer de ces insectes enfermés dans les urnes, les oiseaux se frottent forcément aux étamines tournées en bas et se couvrent de pollen

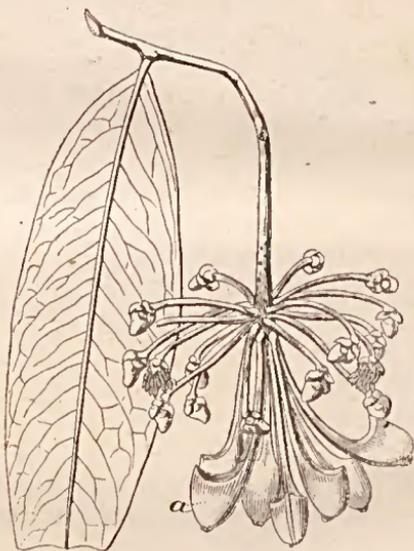


Fig. 64. — *Marcgravia nepentoides*.
Une fleur à Colibris; a, nectaire. D'après Wittmack.

qu'ils déposent sur le stigmate des autres fleurs visitées (fig. 64).

On a encore signalé comme fécondées par les oiseaux des espèces de *Freycinetia*, de *Feijoa*, de *Salvia*, des Rubiacées et de nombreuses autres plantes.

Plantes malacophiles. — Le rôle des Mollusques dans la pollinisation est beaucoup plus restreint.

Delpino a noté certains Gastéropodes comme pollinisateurs de quelques plantes : *Rhodea japonica* fécondé par *Helix aspersa*, *Alocasia odorata*, les Lemnacées.

H. MÜLLER a confirmé les observations de Delpino pour le *Chrysosplenium alternifolium*. LUDWIG (2) considère également comme malacophiles le *Philodendron pinnatifidum* et le *Chrysanthemum Leucanthemum*, ENGLER, les *Anthurium coriaceum* et *Martianum* et TRELEASE (1), le *Symplocarpus foetidus*.

Faut-il enfin rappeler que, d'après Kerner, les Kangourous effectueraient la pollinisation d'une Protéacée australienne, le *Dryandra*, en venant lécher le nectar dont les inflorescences regorgent ? Il n'y a, sans doute, rien d'impossible à ce que la langue de quelque mammifère transporte du pollen d'une fleur à l'autre ; mais, dans la plante en question, la structure de la fleur semble plutôt adaptée à des oiseaux de petite taille, comme c'est d'ailleurs le cas pour beaucoup de Protéacées.

PLANTES ENTOMOPHILES

Les Insectes représentent les agents de transport les plus sûrs et les plus économes du pollen ; par ordre d'importance, il faut citer les Hyménoptères, les Lépidoptères, les Diptères et les Coléoptères.

Les Hyménoptères. — Parmi les Hyménoptères butineurs, les Apides tiennent la première place ; ils vivent complètement de la fleur et ne nourrissent leurs larves que de nectar et de pollen. Les genres les plus



inférieurs *Prosopis* (fig. 65) et *Sphecodes* (fig. 66) prennent surtout le pollen avec leur bouche et ne possèdent point d'appareil collecteur spécial du pollen en dehors de quelques poils qui recouvrent leur corps; leur trompe est courte et ils recherchent les fleurs à nectaire superficiel bien que cer-

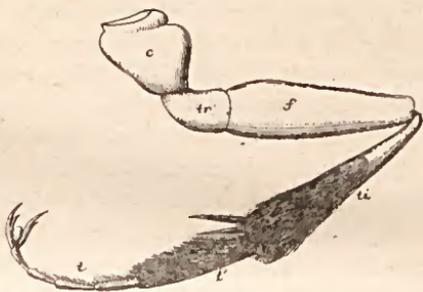


Fig. 65. — *Prosopis variegata*.

♂. Patte postérieure droite; c, hanche; tr, trochanter; f, fémur; ti, jambe; l', premier article du tarse; t, tarse.

taines espèces de *Prosopis* puissent, en raison de leur petitesse, pénétrer dans les fleurs à Abeilles et dévorer le pollen. Avec les Halictes et les Andrènes, on note un perfectionnement; la trompe s'allonge un peu, le corps devient plus ou moins velu et l'on voit se différencier des appareils collecteurs du pollen encore primitifs, c'est-à-dire des revêtements de poils touffus se montrant sur la jambe et le premier article

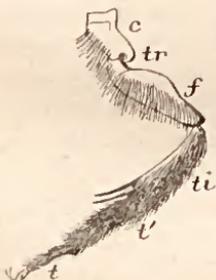


Fig. 66. — *Sphecodes*.

Patte postérieure droite de *Sphecodes gibbus* L. ♀; c, hanche, tr, trochanter; b, cuisse; ti, jambe; l', premier segment du tarse; t, tarse.

D'après H. Müller.

du tarse des pattes postérieures et même sur la hanche

et le thorax à la base des mêmes pattes. Grâce à ces multiples appareils de récolte, on rencontre des femelles d'Andrènes rentrant à leurs nids chargées de pollen entassé au milieu de leurs corps au point d'en être méconnaissables.

Avec les Apides solitaires, nouveau progrès; la trompe s'allonge et ces insectes peuvent visiter des fleur à nectar plus profond. Les femelles des espèces travailleuses récoltent le pollen des fleurs de diverses manières, mais elles sont généralement dépourvues aux jambes postérieures de la corbeille où l'Abeille entasse le pollen. Chez le Anthophores, la jambe assez convexe extérieurement est garnie de poils et le métatarse plat, velu, porte une forte brosse de poils en dedans. Avec ses brosses une Anthophore rassemble le pollen des étamines, l'entasse sur les poils des métatarses des jambes postérieures et le rapporte au nid; c'est au nid seulement qu'elle le mêlera de miel et formera la pâtée dans laquelle elle déposera un œuf. Chez les Xylocopes, les jambes postérieures sont également garnies de longs poils sur les deux faces et le dessous du métatarse est pourvu d'une brosse. Le genre Englosse, par les caractères anatomiques des femelles, est voisin des Bourdons; les jambes postérieures des femelles ont une extrémité très dilatée qui est creusée en dessus en une large corbeille pour la récolte du pollen; le premier article du tarse est muni d'une brosse en dessous et d'une palette à l'extérieur. La langue est très longue.

Abeilles. — La forme la plus parfaite sous le rapport de la récolte est réalisée par les Abeilles ouvrières. Les mandibules qui servent à ouvrir les anthères et à



saisir les grains de pollen sont larges, creusées en dessous, et, quand elles se joignent, elles ressemblent à deux cuillers appliquées l'une contre l'autre. La languette plus courte que le corps est plus longue que la tête ; elle mesure environ six millimètres et ne permet aux Abeilles que la visite des fleurs dont le nectar n'est pas à une distance plus grande de l'ouverture de la fleur ; c'est au moment de la récolte que l'insecte imprègne le pollen de miel et façonne les boulettes qu'il entasse dans la corbeille. C'est surtout l'appareil collecteur du pollen qui atteint son maximum de perfectionnement manifesté par les modifications que subit la patte postérieure (fig. 67, 2). La jambe est aplatie et élargie en triangle allongé (palette triangulaire) ; la face externe de la jambe offre une cavité, la corbeille, où se logera la boulette de pollen retenue par des poils raides qui forment le rateau. Le premier article du tarse, plus développé que les autres, est de forme subrectangle et forme la pièce carrée. En dessous de la pièce carrée sont des séries transversales de poils constituant la brosse, d'une structure et d'une régularité de brins parfaites, formée de rangées de poils cylindriques, parallèles, d'un jaune doré. Cette brosse sert à enlever et à rassembler le pollen, pris sur les fleurs ou adhérant aux poils du corps de l'ouvrière. Les pattes de la paire intermédiaire ont une forme analogue à celles de la troisième, mais elles sont plus courtes, moins triangulaires, sans cavité ; le premier article du tarse, aplati et oblong est muni d'une brosse imparfaite en dessous. Enfin les pattes de la première paire n'ont la jambe ni aplatie, ni triangulaire, et le premier article du tarse est allongé, arrondi et entièrement velu. Lors de la récolte, les



pattes de la première paire, faisant office de main, transmettent les grains de pollen détachés par les mandibules à celles de la seconde paire et celles-ci les déposent dans les corbeilles des pattes de la troisième paire et les y fixent à coups répétés.

Bourçons. — Les Bourçons femelles récoltent le pollen des fleurs comme les Abeilles ouvrières, au moyen de la corbeille et de la brosse de leurs pattes postérieures (fig. 67, 1); leur gros corps très poilu

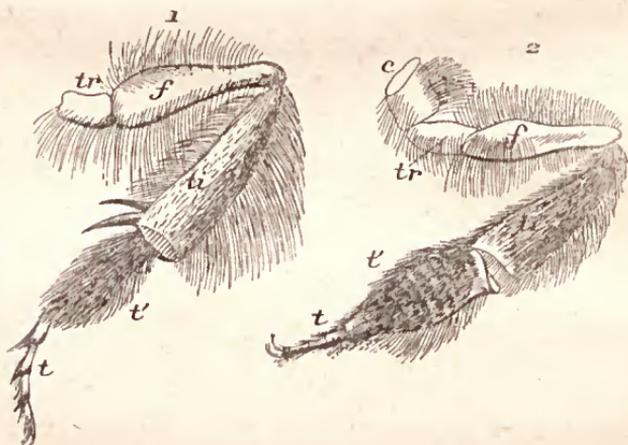


FIG. 67. — Appareil collecteur du pollen.

1, Patte postérieure droite du *Bombus Scrimshiranus*; 2, Patte postérieure droite de l'*Apis mellifica*; *tr*, trochanter; *f*, cuisse; *ti*, jambe; *t'*, premier segment du tarse; *t*, tarse; *c*, hanche. D'après H. Müller.

recueille une quantité considérable des grains de pollen. La languette est organisée comme celle de l'Abeille, mais plus longue, pouvant atteindre des nectaires situés plus profondément; en outre, un peu au-dessus de son



extrémité, elle est garnie de poils assez longs pour former un pinceau permettant d'enlever une quantité de miel plus considérable que la trompe presque nue de l'Abeille. Les Bourdons offrent une grande variation dans la longueur de leur trompe et H. Müller a pu établir par des statistiques une relation entre la longueur de la trompe et la nature des fleurs visitées.

Il arrive quelquefois que les fleurs ont une corolle tubuleuse trop longue ou une corolle trop bien fermée (les Nyctaginacées, les *Petunia*, certains Haricots, etc...) pour que les Bourdons puissent y introduire leur trompe. Ils attaquent alors la fleur à la base de la corolle et y font, avec leurs mandibules, une incision transversale par laquelle pénètre ensuite leur trompe. On avait prétendu qu'il y avait là une marque d'intelligence et que les Bourdons s'avertissaient et s'apprenaient à exercer cette manœuvre; mais il ne faut y voir qu'un acte individuel, car on a signalé que les Xylocopes, Apiens solitaires et sans communication entre eux, savent se servir du même procédé. Les Abeilles profitent ensuite de cette perforation pour aller puiser le nectar qu'elles ne pourraient atteindre. Il semble d'ailleurs que l'on puisse remarquer certaines différences dans la manière dont les Bourdons se comportent avec les fleurs. Certains se procurent le nectar du Haricot d'Espagne en se posant sur la fleur, tandis que certains autres percent un trou dans la corolle.

KRONFELD a cru pouvoir établir une relation étroite entre la distribution géographique de certains Bourdons et celle de quelques fleurs visitées par eux. Il montre, par exemple, que le genre *Aconit* est subordonné au genre *Bombus*, et qu'il y a coïncidence entre



Les zones de distribution des espèces d'*Aeonit* et celles des *Bourdons*.

Les autres Hyménoptères jouent un rôle subordonné comme agents de la pollinisation. Les Crabronidés auxquels manque tout appareil collecteur du pollen se nourrissent pourtant exclusivement des fleurs dont ils lèchent le nectar ou dont ils mangent le pollen. En raison de la brièveté de leur trompe, ils ne visitent que les fleurs à nectaires superficiels telles que celles des *Ombellifères*.

D'après leur mode de nutrition, les Guêpes se divisent en deux groupes : celles qui comme les *Polistes* ne butinent qu'exceptionnellement les fleurs et celles qui en tirent toute leur nourriture comme *Eumenes*, *Odynerus*, *Pterochilus*. Chez ces dernières, on observe un amincissement et un allongement de la languette. Les fleurs visitées par les Guêpes sont naturellement peu profondes. Le *Blustophaga grossorum* joue dans la pollinisation du Figuier un rôle tout particulier sur lequel nous reviendrons.

Lépidoptères. — Les Lépidoptères occupent après les Hyménoptères la place la plus importante dans la pollinisation des fleurs. Leur trompe allongée, enroulable en spirale, mue par des muscles importants, constitue un organe de succion capable de pénétrer dans les fleurs les plus profondes. Les papillons peuvent aussi avec la pointedure de leur trompe déchirer les tissus riches en sucs, de sorte qu'ils ne sont pas assujettis à être des visiteurs assidus des fleurs. Leur trompe varie en longueur dans les différents genres et familles depuis un rudiment à peine perceptible



jusqu'à un organe fortement allongé. En général dans nos Lépidoptères indigènes, les trompes les plus courtes appartiennent aux Bombycidés, Pyralidés, Zygaenidés, Lygœnidés et espèces de *Melitæa* (1 à 12 millimètres); la trompe s'allonge jusqu'à 14 millimètres chez les Satyridés, jusqu'à 16 et 17 chez les Piéridés et les Vanesses, jusqu'à 20 chez les Papilionidés. Quelques Sphingidés possèdent des trompes encore plus longues: 37 à 42 millimètres chez le *Sphinx ligustri*, 70 à 80 millimètres chez le *Sphinx convolvuli*. Parmi les espèces exotiques, Fr. Müller a observé au Brésil un *Macrosilia* dont la trompe atteignait 250 millimètres.

On distingue d'après leur façon de butiner deux sortes de Lépidoptères, ceux qui se posent pour explorer la fleur et ceux qui continuent à planer; dans le premier cas, les fleurs offrent à l'insecte des supports qui n'existent point dans le second. Le premier groupe comprend la grande majorité de nos papillons; le second ne renferme guère que quelques Sphingidés (espèces de *Macroglossa* et de *Sphinx*).

Au point de vue de la continuité dans la recherche d'une même fleur, les Papillons viennent après les Hyménoptères et même après certains Diptères tels que les *Bombylius*; ils changent assez souvent et brusquement de sortes de fleurs. Les Sphingidés font seuls exception et H. Müller put observer un *Macroglossa stellatarum* qui visita 108 fleurs de *Viola calcarata* en 4 minutes, tandis qu'un autre avait fait en 6 minutes $3/4$ à 194 fleurs des visites suivies d'une pollinisation efficace; une telle rapidité peut à peine être atteinte par les Apidés à longue trompe. Ce n'est en effet qu'une absolue régularité dans les mouvements



de succion qui peut assurer le transport de fleur en fleur du pollen fixé à la trompe ou aux autres parties de l'insecte. Certains papillons posés sur la fleur peuvent en effet introduire leur trompe sans frôler le pollen ; les fleurs à papillons forment ainsi une exception à la règle générale. Sur les Alpes les papillons abondent et leur rôle l'emporte sur celui des Hyménoptères dans la pollinisation.

Diptères. — De nombreuses familles de Diptères fournissent des insectes butineurs, mais un petit nombre de groupes seulement ont une vie et une organisation étroitement liées à la visite des fleurs. Leur trompe peut généralement accomplir des actes variés : lécher, sucer, piquer, etc., et l'on peut trouver tous les intermédiaires depuis les formes qui vivent de matières en putréfaction jusqu'à celles qui sont plus ou moins adaptées aux fleurs. Les Syrphidés, les Stratiomydés, et beaucoup de Muscidés non seulement sucent le nectar, mais encore peuvent manger le pollen. Les Conopidés avec leur trompe allongée, dirigée vers le bas et quelques Bombylidés, avec leur trompe dirigée en avant, paraissent les plus parfaits parmi les Diptères visiteurs de fleurs. Les Bombylidés ont comme les Sphingidés le pouvoir de se nourrir en planant et de visiter un grand nombre de fleurs. Chez les Tabanidés, les femelles se nourrissent de sang, tandis que les mâles visitent les fleurs. Les Syrphidés avec les adaptations les plus variées à la vie anthophile jouent dans la pollinisation un rôle plus important que tous les autres Diptères réunis. La longueur de la trompe s'élève chez des espèces d'Eristales de 4 à 7 millimètres, 8 chez les



Volucelles, et II chez *Rhingia rostrata* qui pollinise la fleur d'*Iris Pseudo-Acorus*.

Parmi les formes florales qui reçoivent la visite des Diptères, H. Müller distingue les fleurs nauséabondes (*Asarum europæum*, des Aristoloches exotiques, les Raflesiacées et des espèces de *Stapelia*), les fleurs trompeuses c'est-à-dire caractérisées par de faux nectaires, (*Ophrys muscifera*, *Parnassia palustris*) les fleurs à prison (*Arum maculatum*, *Aristolochia Clematitis*, *Pinguicula alpina*), les fleurs à piège (*Asclepias syriaca*, *Apocynum androsacmifolium*) et enfin les vraies fleurs à Diptères (*Veronica Chamædrys*, *Tozzia alpina*, *Viola biflora*, *Circea*).

Coléoptères. — Les Coléoptères ne recherchent pas d'ordinaire les fleurs et quand ils deviennent anthrophiles, leur séjour prolongé dans les fleurs contraste avec la rapidité des visites des autres butineurs. Ils s'installent en effet des heures dans la même fleur. Grâce à leur appareil buccal broyeur, ce sont des ravageurs sans profit pour la plante. Certains mènent une vie exclusivement florale : espèces de Mélyridés, Cistélidés, Mordellidés, Buprestidés, Phalacridés et Nitidulidés ; quelques-uns grâce à la petitesse de leur corps peuvent pénétrer dans les corolles tubuleuses et s'y nourrir du nectar et du pollen sans opérer la fécondation. D'après Müller, ils pourraient quelquefois jouer un rôle dans la pollinisation, tels les *Grammoptera* qui accidentellement se chargent de pollinies dans la fleur de *Listera ovata*.

Enfin on a signalé, comme visitant les fleurs, des Hémiptères (*Anthocoris*), des Névroptères (*Panorpa*), des Orthoptères (Forficule) et des Pseudo-Névroptères (*Thrips*).



CHAPITRE XII

LES CARACTÈRES DES FLEURS ENTOMOPHILES

SOMMAIRE. — Les caractères entomophiliques des fleurs. — *Les moyens d'attraction des fleurs entomophiles* : forme, taille et couleur. — Origine des couleurs des fleurs. — Appareil d'affichage de la fleur. — Parfums des fleurs entomophiles. — La pollinisation croisée assurée par les insectes : pollen entomophile. — Perforation des corolles. — *Les avantages offerts par les fleurs aux insectes* : Fleurs à pollen. — Euanthistylie. — *Les Nectaires* : Nectaires extra-floraux. — Nectaires floraux : structure et sécrétion. — Nectaires postfloraux. — Topographie des nectaires floraux. — Protection du nectar. — Rôle des nectaires floraux. — *Fleurs transformées en crèches pour les larves d'insectes*. — Le Figuier et la caprification. — Le Caprifigier. — La Mouche du Figuier. — Yucca et Pronuba.

Les caractères entomophiliques des fleurs. — Les fleurs visitées par les insectes possèdent d'ordinaire un certain nombre d'attributs qui font défaut aux fleurs anémophiles et autogames; ce sont d'un côté des moyens d'attraction qui guident dans leurs recherches les insectes qui se nourrissent des fleurs et de l'autre les avantages mêmes que l'insecte retire de sa visite. En outre, la disposition des parties des fleurs entomophiles est telle que le plus souvent l'insecte visiteur assure la pollinisation croisée. C'est cet ensemble de particularités que l'on désigne quelquefois sous le nom de caractères entomophiliques des fleurs.



LES MOYENS D'ATTRACTION DES FLEURS ENTOMOPHILES

Forme, taille et couleur. — Un très grand nombre de fleurs visitées par les insectes, remarquables d'ailleurs par leur taille ou par leur forme singulière, possèdent surtout des couleurs voyantes qui semblent bien faites pour frapper les regards des insectes et permettre aux fleurs de s'assurer une clientèle fidèle ; les organes colorés de la fleur constituent ainsi pour la plante un appareil d'affichage, un appareil vexillaire.

Cette relation étroite entre le développement des couleurs des fleurs et l'attraction des insectes a été un des thèmes favoris de la plupart des savants qui se sont occupés de biologie florale et celui sur lequel les spéculations n'ont pas toujours été heureuses.

Origine des couleurs des fleurs. — Pour GRANT ALLEN, la première visite d'une fleur par les insectes eut pour conséquence la transformation de certaines étamines en pétales et les premières fleurs colorées furent jaunes comme les étamines. A partir de cette coloration jaune initiale, les autres teintes florales se sont développées dans un ordre déterminé : blanc, rouge, pourpre violet et bleu, ordre de succession en étroite correspondance avec le développement progressif du sens des couleurs chez les insectes. Dans cette hypothèse, les fleurs jaunes et blanches sont les moins perfectionnées ; aussi sont-elles visitées par la populace des insectes. Au sommet de l'échelle se trouvent les fleurs purpurines et



bleues qui ont à leur service l'élite des insectes, c'est-à-dire les Abeilles et les papillons, tandis que les fleurs rouges et leurs butineurs occupent un rang intermédiaire. Quand cette loi est en défaut, comme dans les fleurs jaunes hautement spécialisées de la Balsamine, de *Mimulus luteus*, de *Galeobdolon*, etc., c'est que, pense Grant Allen, la coloration de la fleur a subi une dégénérescence et cette affirmation dispense de toute autre explication.

H. MÜLLER (3), lui aussi, considère les teintes florales comme un résultat de l'élevage des fleurs par les insectes qui, suivant leurs préférences, leurs besoins et leurs habitudes, ont dû influencer le pigment comme la sélection artificielle influence la grosseur et le coloris des fleurs cultivées. Quelque grand que soit le nombre des observations qu'il a accumulées, ses conclusions ne sont pas acceptables.

Le changement de couleur, que l'on observe durant l'évolution de certaines fleurs, a été aussi considéré comme une disposition utile à la plante dans l'attraction des insectes. Ainsi les fleurs de la Pulmonaire d'abord colorées en rouge prennent une teinte bleu vif après la pollinisation. Des phénomènes analogues s'observent dans le Groseillier sanguin, dans certaines Fumeterres, dans le *Weigela rosea* et certaines espèces de *Polygala*. Cette accentuation de la coloration après l'arrêt de la sécrétion des nectaires a, d'après LUDWIG (2), un triple avantage : augmentation de la visibilité de l'inflorescence, éloignement des visiteurs inutiles des fleurs non fécondées, recherche facilitée aux insectes plus intelligents qui sauront reconnaître les fleurs vierges.

Il n'est pas jusqu'au contraste entre les diverses par-



ties d'une fleur, entre les fleurs et le sol, ou entre fleurs voisines, auquel on n'ait attribué la valeur d'un avantage créé par la sélection.

Sans arriver jusqu'à ces exagérations, il est peut-être possible de trouver une explication plus simple et plus raisonnable de l'apparition des couleurs de la fleur que celle qui consiste à ne voir dans la fleur qu'un organe asservi aux besoins de l'insecte.

On sait que la plupart des auteurs s'accordent à ranger les matières colorantes des fleurs en deux groupes:

1° Les matières colorantes de la série xanthique auxquelles se rapportent les pigments jaune, jaune orangé, rouge orangé et rouge brique de beaucoup de fleurs. Tous ces pigments possèdent en commun la propriété de bleuir fortement par l'action de l'acide sulfurique. Ils se trouvent toujours engagés dans des leucites ou émanent d'eux.

2° Les matières colorantes de la série cyanique avec les pigments bleu, violet, rose et rouge carmin, presque toujours en solution dans le suc cellulaire et qui ont pour caractère commun de rougir sous l'influence des acides et de bleuir par l'action des alcalis. Ces matières colorantes dérivent d'un pigment bleu soluble, l'anthocyanine, qui apparaît surtout dans les tissus où le sucre s'accumule et dont on peut aviver la teinte par une nutrition sucrée. La fonction de l'anthocyanine est encore obscure; pour les uns elle joue le rôle d'un écran protecteur pour la chlorophylle et pour les autres elle est apte à absorber de la chaleur. On trouve aussi des pigments jaunes dissous dans le suc cellulaire (Gueule de Loup, Molène noire). L'anthocyanine est sans doute un glucoside pour la formation



duquel le tanin intervient ; car il faut noter une singulière coïncidence entre la présence de ce pigment et celle du tanin dans les tissus.

Partant de ces données, BUSCALIONI et POLLACCI croient pouvoir expliquer de la manière suivante l'apparition des couleurs des fleurs. La fleur, formée de feuille modifiées, fut primitivement verte, comme la feuille elle-même. Avec les progrès de l'évolution florale, la coloration verte des chloroplastes fut remplacée par les teintes jaune, orangée ou rouge c'est-à-dire par les teintes de la série xanthique qui impliquent la transformation du chloroleucite en chromoleucite. Par un processus de dégradation plus avancé et résultant soit de conditions extérieures, soit du non usage des leucites colorés, le plastide qui a donné naissance aux couleurs de la série xanthique finit par disparaître et la fleur devient blanche. A son tour, la fleur blanche peut subir une nouvelle évolution, mais de nature différente ; des sucs riches en tanin apparaissent et se colorent par formation d'anthocyanine, puis prennent une série de teintes dont les termes essentiels sont le violet, le rouge, le jaune et le bleu.

Appareil d'affichage de la fleur. — Les parties colorées de la fleur sont très variables ; en général, c'est la corolle qui joue le rôle d'étendard, le rôle d'organe vexillaire, suivant l'expression de Delpino. La plupart des belles fleurs sont belles par leur corolle. Beaucoup de Monocotylédones ont les deux verticilles des enveloppes florales également colorés. Les corolles sont fréquemment marquées de stries ou d'anneaux qui se détachent par leur nuance sur la teinte générale. On a



même remarqué que, s'il y a un anneau, il encadre le point par où l'insecte doit insinuer sa trompe pour arriver au nectar ; lorsqu'il y a des stries, elles convergent vers ce point. Parmi nos végétaux les plus communs, les *Myosotis*, les *Primevères* rentrent plutôt dans le premier cas, la *Pensée*, la *Mauve* se rangent dans le second ; les *Véroniques* et d'autres fleurs possèdent à la fois un anneau central et des nervures convergentes. Sprengel qui, le premier, fit attention à ces marques, croyait qu'elles indiquent à l'insecte le chemin du nectar. Mais cette opinion est difficilement acceptable.

Toutefois d'autres parties de la fleur peuvent concourir à la rendre plus voyante. Les pédoncules floraux prennent une part considérable à la visibilité de la fleur dans *Andromeda polifolia*, *Muscari*, *Erica pedunculata*, etc... Ailleurs, ce sont les bractées qui rendent l'inflorescence éclatante, bractées purpurines du *Melampyrum arvense*, bractées violacées du *Melampyrum nemorosum*, bractées rouges des *Bougainvillea*, spathe d'*Anthurium Andræanum*, etc... Le calice est souvent la seule partie colorée de la fleur (*Caltha palustris*) ; ailleurs, il se colore comme la corolle ou bien il prend une teinte différente, comme dans *Abutilon vexillarium* où le calice est rouge, la corolle jaune et les étamines brun-violacé. Enfin, les seuls organes voyants peuvent être les étamines comme dans *Thalictrum aquilegifolium* ou les stigmates comme dans *Ageratum mexicanum*. Quand les fleurs sont petites, leur groupement en épis, en ombelles ou en capitules compense leur faible visibilité. Comme dispositions accessoires rehaussant l'éclat des fleurs, il importe de



signaler le fait que, chez beaucoup de plantes, les fleurs s'épanouissent avant les feuilles et ne peuvent être masquées par elles.

Dans les fleurs entomophiles, de nombreux organes servent aux insectes à aborder plus facilement sur la fleur, à s'appuyer pendant qu'ils sucent le nectar ou rassemblent le pollen. La forme labiée et la forme papilionacée constituent des appareils bien connus dont la partie inférieure (lèvre inférieure, ailes et carène) sert de surface d'appui aux insectes fécondateurs.

Parfums des fleurs entomophiles. — Beaucoup de fleurs entomophiles sont pourvues d'odeurs qui paraissent capables d'attirer les insectes. Plus que les autres fleurs, celles qui reçoivent les visites des insectes nocturnes ou crépusculaires répandent des senteurs vives et pénétrantes : *Hesperis tristis*, *Nicotiana noctiflora*, *Monarda ciliata*, *Lonicera Caprifolium*, *Silene nutans*, Tubéreuse, etc... On remarque que, généralement, ces plantes n'exhalent leur parfum que le soir ou la nuit.

D'après les recherches de MESNARD, les huiles essentielles auxquelles les plantes doivent leurs parfums se trouvent surtout localisées dans les cellules épidermiques de la face supérieure des pétales ou des sépales. La face inférieure renferme généralement du tanin ou des pigments qui en dérivent. La chlorophylle semble dans tous les cas donner naissance à l'huile essentielle; elle se trouve alors détournée de son but et elle se transforme soit en composés tannoïdes persistants, soit en huiles essentielles.



Le dégagement du parfum de la fleur ne se fait sentir que lorsque l'huile essentielle s'est suffisamment dégagée des produits intermédiaires qui lui ont donné naissance et il se trouve en quelque sorte dans un rapport inverse avec la production du tanin et des pigments dans la fleur. Cela explique pourquoi les fleurs à pétales verts n'ont pas d'odeur, pourquoi les fleurs blanches ou roses sont le plus souvent odorantes, pourquoi les Composées, qui sont riches en tanin, ont une odeur désagréable, pourquoi le Lilas blanc artificiel et les Roses forcées prennent un parfum plus fin.

La pollinisation croisée assurée par les insectes. Pollen entomophile. — L'intervention des insectes assure le plus souvent la pollinisation croisée. En premier lieu, l'insecte, en butinant sur une fleur, se couvre d'ordinaire de pollen; le pollen des fleurs entomophiles, au lieu d'être pulvérulent, comme celui des fleurs anémophiles, est souvent visqueux et adhère facilement aux diverses parties du corps de l'insecte; en outre, au lieu d'être lisse, il est pourvu de crêtes, d'épines, d'éminences qui rendent son adhérence encore plus facile. En second lieu, la disposition des diverses parties de la fleur, dans les plantes entomophiles, est telle que les insectes avant d'atteindre les anthères, doivent le plus souvent toucher d'abord le stigmate, s'il est nubile, et y déposer le pollen dont ils se sont couverts dans les visites précédentes. La fleur de la Sauge est particulièrement remarquable à cet égard (fig. 68). La lèvre supérieure de la corolle comprimée latéralement ressemble à une faucille recouvrant les étamines et le style, tandis que la lèvre inférieure



forme un plan incliné que les insectes descendent naturellement pour aller puiser le nectar contenu dans le tube de la corolle. Les étamines, au nombre de deux

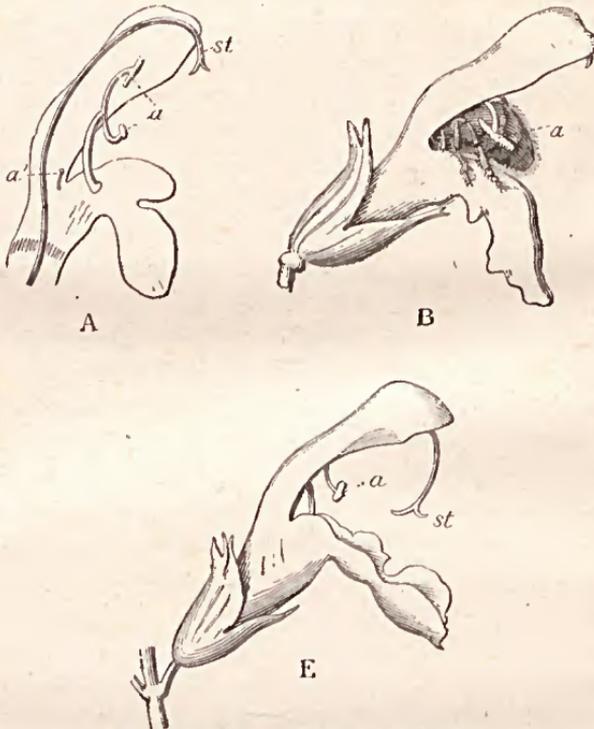


Fig. 68. — Fleur de Sauge officinale.

A, coupe longitudinale d'une fleur jeune; B, Abeille visitant cette même fleur, dont les étamines la couvrent de pollen; E, fleur plus âgée; *st*, stigmale; *a*, étamine; *a'* étamine avortée. D'après Lubbock.

seulement, présentent une conformation singulière. Le filet très court de chaque étamine est divisé en deux bras inégaux qui représentent un connectif fourchu. Le long bras du connectif, fortement courbé en arc,

porte une moitié d'anthère bien développée, c'est-à-dire une loge remplie de pollen et cachée par la lèvre supérieure; le bras plus court porte l'autre moitié d'anthère dépourvue de pollen; avec son correspondant de l'autre étamine, il forme un double point d'appui qu'il suffit de presser avec la pointe d'un crayon pour faire basculer les anthères et les amener au contact du bois du crayon qui se recouvre de pollen. Lorsqu'un insecte descend le long de la lèvre inférieure pour introduire sa trompe dans le tube de la corolle, sa tête vient presser contre les bras stériles du connectif et les deux anthères, se courbent sur le corps de l'insecte où elles déposent leur pollen. Dans les fleurs jeunes, les styles sont cachés sous la lèvre supérieure, mais, à mesure qu'elles vieillissent, on voit les styles avec leurs stigmates bleus et bifurqués faire saillie hors de la lèvre supérieure, de sorte que les insectes ne peuvent accomplir leur manœuvre sans frôler les stigmates. Ainsi, les insectes transportent le pollen des fleurs jeunes sur le stigmate des fleurs âgées.

Perforation des corolles. — Toutefois les visites des insectes n'ont pas toujours pour conséquence la pollinisation des fleurs qu'ils butinent; certains papillons visitent les fleurs sans opérer la fécondation et d'autres insectes pratiquent des trous dans les fleurs pour atteindre le nectar. L'extension que les Bourdons donnent à cette pratique de la perforation de la corolle a été déjà signalée; les Abeilles chargées de faire le miel profitent ensuite de ces ouvertures. Les Anthophores et les Xylocoptes agissent de façon aussi brutale



que les Bourdons. Le fait a été confirmé récemment par BOUVIER (1) pour les *Xylocopes* qui perforent l'épéron des Capucines un peu au-dessus du nectaire ; les Abeilles, qui, d'ordinaire, introduisent leur trompe dans la corolle, savent profiter de cette perforation et se rendent à l'orifice préexistant à travers lequel elles allongent leur trompe.

LES AVANTAGES OFFERTS PAR LES FLEURS AUX INSECTES

Les insectes anthophiles sont attirés vers les fleurs par une nécessité pressante, la recherche de leur nourriture. Le pollen produit par les anthères, le nectar sécrété par les diverses parties de la fleur forment la principale nourriture d'un grand nombre d'insectes et constituent pour beaucoup d'autres des mets accessibles qu'ils semblent priser fort. En outre, certaines fleurs offrent aux insectes un abri excellent contre les intempéries ou une crèche toute faite pour le développement de leurs larves.

Fleurs à pollen. — Les fleurs à pollen sont remarquables par le grand nombre de leurs étamines ; beaucoup sont dépourvues de nectaires et n'offrent à leurs visiteurs que les substances albuminoïdes de leur poussière pollinique. L'androécée de ces plantes peut être coloré en blanc ou jaune blanchâtre (*Anemone nemorosa* et *sylvestris*, *Spiraea Ulmaria*, *Sp. Filipendula*, etc.) en jaune dans de nombreuses plantes (*Anemone ranunculoides* et *alpina*, *Chelidonium majus*, *Hypericum perforatum* (fig. 69), *Papaver alpinum*, *Helian-*



themum vulgare, *Verbascum Thapsus*, etc.), en rouge (*Papaver Rhœas*, *Rosa*, etc.), en bleu (*Hepatica triloba*).

Les fleurs à pollen les plus perfectionnées sont celles où les anthères s'unissent autour du pistil en un cercle dont la couleur contraste avec celle de la corolle comme chez la Douce-amère où les étamines forment un cylindre jaune qui tranche sur la couleur violette de la corolle.

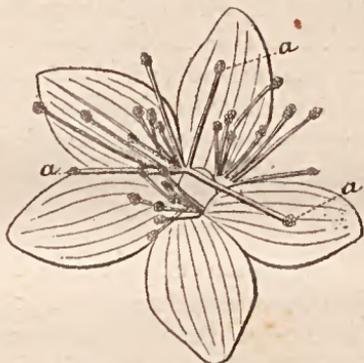


Fig. 69. — *Hypericum*.

Une fleur à pollen; a, stigmat. D'après Knuth.

Enantiostylie. — Il faut encore noter une division du travail bien remarquable dans les étamines de certaines fleurs à pollen et qui consiste, d'après Ludwig (2), dans la présence de deux sortes d'étamines de formes différentes, mais de même coloration; les unes plus courtes offrent aux insectes qu'elles attirent des substances nutritives et les autres plus longues, capables aussi d'attirer les visiteurs, fournissent le pollen propre à la fécondation. De nombreux auteurs ont montré que cette division du travail est liée à une énantio-stylie, c'est-à-dire à un dimorphisme caractérisé par la présence de deux sortes de fleurs, les unes avec le style tourné à droite, les autres avec le style tourné à gauche. Il en est ainsi dans *Solanum rostratum*.

L'anthere inférieure est ici fortement allongée et terminée en pointe amincie, courbée vers le haut; le style est de même plié vers le haut, mais l'étamine considérée et le style sont écartés en sens inverse de l'axe de symétrie de la fleur. Dans une même grappe on voit se succéder régulièrement une fleur avec style à droite ou fleur droite et une fleur avec style à gauche ou fleur gauche et les fleurs d'un même rameau, ouvertes en même temps, sont toutes droites ou toutes gauches.

Les Bourdons en venant se nourrir des quatre étamines courtes se chargent de pollen sur la partie droite de leur corps dans les fleurs gauches et sur la partie gauche dans les fleurs droites; ils ne pourront se débarrasser de ce pollen que sur des fleurs de signe opposé à celui des fleurs qu'ils viennent de visiter et la pollinisation croisée est ici assurée comme dans les deux formes des fleurs hétérostylées.

La différenciation pourrait être poussée plus loin et les anthères chargées de fonctions différentes acquérir aussi une coloration différente. Dans le genre *Heeria* qui appartient aux Mélastomacées, les anthères nutritives sont d'un jaune vif, tandis que les anthères fécondantes et le style ont une teinte rouge-violet.

LES NECTAIRES

L'attrait le plus puissant qui attire les insectes vers les fleurs est, sans contredit, le nectar que beaucoup d'entre elles secrètent. C'est un liquide sucré produit



par des glandes ou nectaires qui peuvent se montrer sur les parties les plus diverses de la fleur et même en dehors de la fleur. Le nectaire, comme le dit Sachs, n'exprime aucun concept morphologique et le sens qu'il faut y attacher est purement physiologique.

La même année, en 1879, BEHRENS et BONNIER (1) ont publié séparément des travaux importants sur les nectaires. Le premier introduisait des points de vue nouveaux sur les caractères biologiques et anatomiques du tissu nectarifère et montrait que là où les procédés d'observation habituels à la biologie florale sont en défaut, les recherches histologiques et microchimiques permettent de préciser d'une façon positive le lieu de la sécrétion. Ainsi, dans *Lloydia*, une Liliacée chez laquelle H. Müller avait trouvé le nectar produit par une bandelette charnue à la base des feuilles du périgone. Behrens a montré que le véritable siège de la sécrétion se trouvait dans des glandes situées dans les cloisons de l'ovaire ou glandes septales de Brongniart. Il a également éclairé d'une manière définitive la formation des nectaires dans *Parnassia* et montré que les staminodes sur leur face interne éliminent le nectar par de nombreuses soupapes, tandis que les poils capités qui occupent les bords de ces organes ne sont que de faux nectaires dépourvus de liquide sucré. Les recherches de Bonnier, beaucoup plus étendues, représentent surtout une critique très vive de la théorie florale de H. Müller. Elles apportent d'ailleurs des contributions importantes à nos connaissances sur la situation morphologique des nectaires, sur la répartition des tissus qui produisent du sucre dans les parties basales des fleurs dépourvues de nectaires, sur les conditions phy-



siologiques de la sécrétion nectarifère et sur son augmentation dans les plantes des montagnes et des régions septentrionales. Il convient encore de citer TRELEASE (2) qui a étudié les nectaires de *Gossypium* WITTMACK, avec ses travaux sur les Maregraviacées, WILSON qui a fait connaître le rôle de l'osmore dans l'élimination du nectar et OTTAVI qui a étudié les nectaires de la Vigne.

Considérés au point de vue de leur situation, les nectaires peuvent être divisés en deux groupes : les nectaires extra-floraux situés en dehors de la fleur sur les organes les plus divers et les nectaires floraux portés par la fleur elle-même.

Nectaires extra-floraux. — Les nectaires extra-floraux sont considérés par la plupart des auteurs comme des adaptations myrmécotrophes, c'est-à-dire comme des organes chargés d'attirer et de retenir les fourmis protectrices de la plante ; d'autres observateurs, au contraire, les placent sur le même pied que les nectaires floraux et les considèrent comme de simples organes de réserve, la fonction myrmécotrophe étant secondaire. Les nectaires extra-floraux intéressent indirectement la biologie florale ; ils peuvent au moment de la pollinisation protéger la fleur contre les hôtes intrus et nuisibles. On rencontre les nectaires extra-floraux sur les organes les plus divers : feuilles, pétioles, bractées et stipules. Leur structure histologique est assez variable. Tantôt leur structure rappelle complètement celle des nectaires floraux ; tantôt ils sont formés principalement ou exclusivement de cellules épidermiques à paroi mince dis-



posées en un tissu sécréteur palissadique et tantôt de poils en forme de massue et groupés ensemble. C'est cette seconde forme que l'on trouve chez *Vicia sepium* et chez d'autres espèces où le nectaire placé sur la face inférieure de chaque stipule consiste en poils pressés les uns contre les autres (fig. 70).

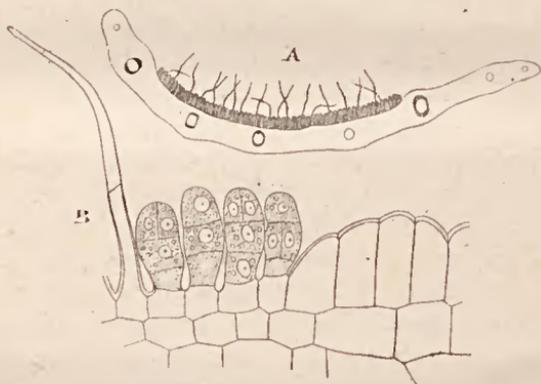


Fig. 70. — *Vicia sepium*.

A, coupe transversale d'une stipule avec son nectaire (faiblement grossie); B, bord du nectaire (fortement grossi). D'après G. Haberlandt.

Chaque poil présente une cellule jouant le rôle de pied, une courte cellule jouant le rôle de tige et trois à quatre cellules sécrétrices contenant un corps protoplasmique abondant et du tanin. L'essai à la liqueur de Fehling révèle la présence du sucre. Entre les poils en massue se trouvent, d'autres poils trois à six fois plus longs, terminés en pointe effilée et destinés peut-être à retenir par capillarité le nectar sécrété.

Nectaires floraux. Structure et sécrétion. —

Les nectaires floraux, portés par les pièces florales, sont formés par un tissu sécréteur le plus souvent superficiel et composé de cellules épidermiques transformées, papilleuses ou palissadiques et disposées en une surface plane, déprimée ou en relief. Fréquemment le parenchyme sous-épidermique à parois minces participe en même temps à la sécrétion du nectar. L'assise la plus externe du nectaire possède souvent des stomates qui, d'après Belrens, fonctionnent comme soupapes pour l'élimination du liquide.

Deux processus distincts se succèdent dans la formation et la sortie du nectar : d'abord, la sécrétion superficielle d'une substance fortement osmotique qui exerce une sorte de succion sur les liquides internes et, en second lieu, l'élimination de l'eau ainsi attirée et qui, par dissolution de la substance osmotique, conduit à la formation du nectar. La substance osmotique, le sucre, provient soit de la métamorphose chimique de certaines couches de l'assise externe des cellules, suivie de l'éclatement de la cuticule, soit des cellules mêmes du nectaire qui rejettent ces substances capables d'exercer une attraction sur le contenu liquide de la cellule. L'élimination cesse dès que les substances osmotiques ont diminué par dilution dans l'eau et recommence dès que l'on place sur la surface du nectaire un fragment de sucre humide. Dans la *Fritillaire impériale*, les nectaires relativement grands se rencontrent facilement sous forme de godets à la base des pièces du périgone. Ils contiennent un jus sucré, renfermant du glucose, comme on peut aisément s'en assurer en lavant la base de quelques feuilles



du périgone avec un peu d'eau et en portant le liquide obtenu dans la liqueur de Fehling bouillante. On lave ensuite très soigneusement et à plusieurs reprises avec de l'eau pure les nectaires de plusieurs pièces du périgone de Fritillaire, puis on les sèche avec un linge mou et on dépose ces pièces florales sous une cloche de verre. Dans les nectaires de quelques-unes d'entre elles on porte un petit grain de sucre mouillé ; les autres n'en reçoivent point. Au bout de quelques heures, les premiers contiendront de nouveau un liquide sucré, tandis que les derniers resteront secs. Le sucre attire donc par osmose l'eau des cellules des nectaires. Le nectar, riche en sucre, contient aussi en faible quantité de la gomme, de la dextrine, de la mannite et quelques substances azotées et phosphorées. La proportion d'eau, d'après Bonnier, est de 60 à 85 %.

Nectaires postfloraux. — L'activité des nectaires floraux cesse d'ordinaire après l'anthèse ; SERNANDER vient de décrire sous le nom de postfloraux des nectaires dont la sécrétion persiste après la floraison et est recherchée par les fourmis. Déjà signalés par Kerner dans *Phygellus capensis* et par Delpino dans *Cardamine chelidonia*, ces nectaires postfloraux ont été reconnus par Sernander dans les familles des Ombellifères, des Euphorbiacées, des Aimpélidées et des Labiées. Ils se présentent partout avec les mêmes caractères ; après la chute de la corolle et des étamines le nectar continue à s'écouler : dans *Lamium album*, le nectar s'élève par capillarité jusqu'au bord supérieur du fruit et on l'y trouve encore recherché par les four-



mis et surtout par *Lasius niger*, lorsque le fruit a atteint sa grosseur définitive.

Ces nectaires postfloraux font penser aux nectaires extrafloraux et il n'est pas improbable que les fourmis ainsi attirées protègent la plante. En tout temps, la plante peut avoir à se défendre contre les insectes phytophages aussi bien avant qu'après la floraison. Toutefois, tant que les expériences font défaut, Sernander n'ose se prononcer sur la signification de ces nectaires postfloraux.

Topographie des nectaires floraux. — Les nectaires floraux occupent les situations les plus variées et ils se forment tantôt aux dépens des pièces florales elles-mêmes et tantôt aux dépens du réceptacle. C'est la face externe des sépales dans *Hibiscus*, *Tecoma*; la face interne dans certaines Papilionacées et le Tilleul, un éperon du calice dans la Capucine qui produisent les nectaires. Les Renonculacées offrent les plus beaux exemples de nectaires développés sur les pétales. Les étamines interviennent fréquemment dans la production du liquide sucré qui se forme soit à la base du filet (*Xanthoceras*), soit à son sommet, à l'insertion du connectif (*Viola*), soit dans un éperon du filet (*Corydalis*), dans le filet lui-même épaissi à sa base (*Mirabilis*). Dans les Renonculacées également, des étamines jeunes et non encore différenciées se transforment en staminodes et nectaires. Les carpelles eux-mêmes portent souvent des glandes à nectar; elles sont situées chez la Pulmonaire et d'autres Boraginées dans un appendice renflé qui provient d'une ramification du carpelle à sa base ou dans une sorte d'éperon



basilaire du carpelle (*Rhinanthus*) ; on les trouve chez les Solanées à la base même de l'ovaire ; chez un grand nombre de plantes à ovaire infère (Rubiacées, Umbellifères, Campanulacées, etc...), elles forment au sommet des ovaires un bourrelet plus ou moins proéminent autour de la base du style. Les glandes septales de beaucoup de Monocotylédones ne sont que des nectaires développés dans les cloisons concrescentes des ovaires et pouvant déverser au dehors par des orifices spéciaux leur sécrétion. Enfin, le stigmaté peut devenir lui-même un vrai nectaire (*Populus*, *Arum*).

Le réceptacle se substitue souvent aux feuilles florales dans la production du nectar ; les glandes qu'il forme, d'aspect varié, constituent, par leur ensemble, le disque plus ou moins élevé en forme de socle ou développé en un anneau intrastaminal ou extrastaminal. Le plus souvent le disque est situé entre l'androcée et le pistil. Tantôt il est composé d'un certain nombre de tubercules indépendants, de nombre variable, superposés aux pétales (*Sedum*) ou aux sépales (*Vitis*) ou alternes avec les carpelles (*Vinca*) ou bien soudés entre eux en bourrelet (*Ruta*) ou en coupe (*Tamarix*). Tantôt le disque est situé entre la corolle et l'androcée (*Hippocratea*). La position et le nombre des pièces du disque peuvent changer d'un genre à l'autre dans une même famille (Crucifères). Quelquefois le réceptacle, sans produire de glandes, accumule des sucres dans toute l'étendue de sa couche superficielle. Enfin, dans les fleurs dites sans nectaire et sans nectar, on n'en constate pas moins une accumulation de sucres à la base des feuilles florales.

Dans une même famille, telle que celle des Renon-



culacées, le polymorphisme des nectaires peut atteindre un haut degré. Et même dans une plante donnée la forme des nectaires n'est pas toujours la même. H. Müller en donne deux exemples bien remarquables : *Ranunculus pyrenæus* et *Ranunculus auricomus* (fig. 71).

Sprengel a désigné sous le nom de « signaux du nectar » des taches ou des stries de la corolle qui, par leur situation ou leur direction, indiquent la place occupée par le liquide sucré. Ils peuvent, dans une même espèce, comme *Erodium cicutarium*, présenter de nombreuses variations (fig. 72).

Protection du nectar. — Le nectar est protégé contre la pluie par les moyens les plus divers : appendices en saillie, éperons, poils, etc... Il est aussi protégé contre de nombreux insectes qui se nourrissent des diverses parties de la fleur sans la féconder, véritables intrus qui non seulement sont sans utilité pour la fleur mais lui causent des dommages. Contre les insectes aptères le nectar est défendu par les fourmis établies dans les nectaires extra-floraux, par l'isolement de la plante au milieu de l'eau, par la production sur la fleur de substances visqueuses qui engluent les visiteurs ou de substances cirqueuses, lisses, sur lesquelles ils ne peuvent progresser jusqu'à la fleur, enfin par des épines ou des aiguillons répandus sur les tiges, les feuilles et les inflorescences. Contre les insectes capables de voler et qui sont pour la fleur des visiteurs inutiles le nectar est protégé par la formation de poils et de piquants à l'intérieur de la fleur, par des structures florales qui ne permettent que la pénétration des



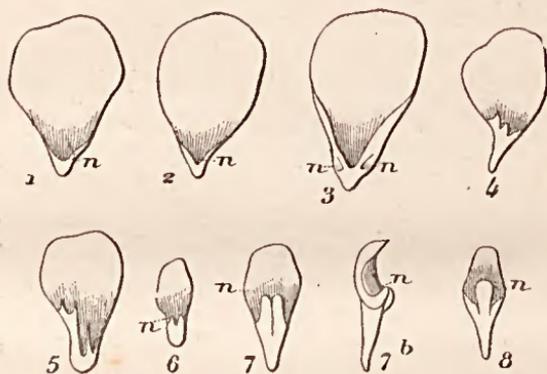


Fig. 71. — *Ranunculus auricomus*.

1 à 8, plusieurs formes de pétales avec nectaires (n), diversement conformés. D'après H. Muller.

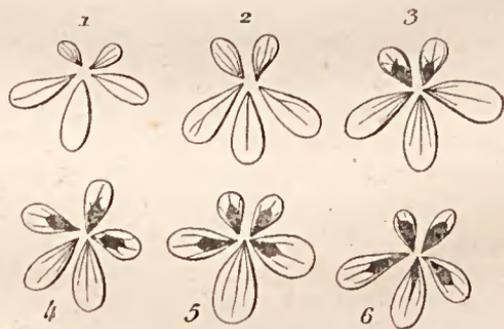


Fig. 72 — *Erodium cicutarium*.

1 à 6, Diverses formes des signes indicateurs du nectar, représentés par des nervures sombres ou des taches noires. D'après Knuth.



insectes utiles (Papilionacées, Labiées, etc...), par l'intermittence de l'attraction, telles ces fleurs qui ne sont odorantes que pendant la nuit, enfin par les fourmis. Les fourmis qui recherchent les nectaires des bractées des capitules de certaines Composées (*Centaurea alpina* et *ruthenica*, *Jurinea mollis* et *Serratula lycopifolia*) forment comme une garde du corps contre les Scarabées, les Cétoines et d'autres insectes phytophages. Un de ces Coléoptères vient-il à s'approcher, dit Kerner von Marilaun, les fourmis prennent aussitôt une position de bataille; se retenant aux bractées de l'involucre avec leurs pattes de derrière, elles opposent à l'ennemi leur abdomen, leurs pattes antérieures, leurs mâchoires. Elles restent dans cette position jusqu'à ce que l'envahisseur s'en retourne, après leur avoir, s'il est nécessaire, lancé un jet d'acide formique. WENT s'est élevé récemment contre ce rôle attribué aux nectaires extra-floraux.

Rôle des nectaires floraux. — Quant au rôle des nectaires floraux, toute l'école des biologistes qui, à la suite de K. Sprengel et de H. Müller, voit dans la fleur un organe asservi aux besoins de l'insecte, n'hésite pas à considérer ces productions comme l'argument le plus décisif en faveur de leur hypothèse. Le plus souvent, les fleurs visitées par les insectes sont seules nectarifères et dans chaque fleur, la situation du nectar est adaptée aux moyens des butineurs, superficielle dans les fleurs visitées par les insectes à courte trompe, à demi cachée chez les fleurs explorées par les insectes à trompe moyenne, tout à fait cachée dans les fleurs butinées par les insectes à longue trompe.



H. Müller remarque même que la couleur des fleurs s'est adaptée à la position du nectaire et à la qualité des visiteurs; blanche et jaune chez les premières, visitées par les insectes inférieurs, encore blanche et jaune avec quelques stries et quelques taches rouges ou pourpres chez les secondes, la couleur devient rouge, bleue et violette quand le nectar profondément caché est recherché par l'élite des insectes.

G. BONNIER (1), a opposé avec raison à la doctrine précédente les objections déjà signalées (p. 16) et l'on sait qu'il ne peut admettre que toutes les dispositions florales soient calculées pour attirer les insectes en leur fournissant le nectar et pour leur faire opérer la fécondation croisée. Il n'y a pas d'adaptations réciproques entre les fleurs et les insectes. Le nectaire n'est, pour la plante, qu'une réserve sucrée qu'elle utilise pour la nutrition de ses tissus. Les insectes vont chercher le sucre là où ils le trouvent, souvent sans opérer la fécondation, ou même en dehors des fleurs.

En réalité, on ne peut guère se soustraire à l'idée que le nectaire est né sous l'influence des conditions externes et qu'il n'est qu'une manifestation de la vie nutritive de la plante. Mais, le nectaire une fois développé sous des influences encore insuffisamment connues, il est exagéré de prétendre que les rapports de l'insecte et de la fleur ne représentent qu'un consortium accidentel où l'hôte et le convive sont sans influence l'un sur l'autre. Les belles recherches de MENDEL, de DE VRIES, de CORRENS (2) et de TSCHERMAK (1) ont montré l'importance de l'hybridation dans la création d'espèces nouvelles ou plus exactement de nouvelles combinaisons des caractères spécifiques et



l'on doit reconnaître que les insectes comptent au nombre des agents les plus actifs de l'hybridation.

FLEURS TRANSFORMÉES EN CRÈCHES POUR LES LARVES D'INSECTES

Certaines fleurs offrent enfin à des insectes déterminés qui assurent la pollinisation croisée des crèches toutes faites où ils déposent leurs œufs et où évoluent les larves. Les exemples les plus remarquables de ce mutualisme nous sont offerts par le Figuier qui abrite les larves d'une guêpe, le *Blastophaga grossorum* et par le *Yucca* qui héberge les larves d'un papillon, le *Pronuba*.

Le Figuier et la Caprification. — Dans le sud de l'Europe, le Figuier est représenté par deux formes, une forme sauvage, le Caprifiguiier à fruits avortés et sans valeur et une forme cultivée à fruits comestibles, le Figuier ordinaire. La singulière fécondation du Figuier à fruits comestibles a eu pour conséquence une pratique, appelée caprification, en usage dès la plus haute antiquité et que l'on trouve décrite déjà par Hérodote, Aristote, Théophraste et Pline; mais beaucoup d'incertitude règne encore sur la valeur de cette pratique, et, tandis que les uns la croient indispensable à la production de bons fruits, les autres la considèrent comme inutile, comme « un tribut que l'homme paye à l'ignorance et aux préjugés ».

C'est dans les travaux du comte DE SOLMS-LAUBACH publiés en 1882 que se trouvent condensés et analysés



tous les faits relatifs à la caprification. L'auteur a non seulement étudié notre Figuier, mais il a poursuivi cette question de la fécondation des *Ficus* sur les espèces de Java ; il a pu ainsi établir que, chez les autres Figuiers, la fécondation est normalement assurée par des insectes (*Blastophaga*) qui se développent dans des ovaires spécialement adaptés à les recevoir. Mais, sans déterminer exactement les races de Figuiers qui exigent la caprification, de Solms-Laubach croit que les progrès de l'horticulture ont, depuis les temps modernes, mis en usage des Figuiers qui, sans fécondation aucune, donnent de très bonnes figues ; de sorte que la caprification, autrefois nécessaire, lui apparaît aujourd'hui comme une opération conservée par la tradition, mais sans effet utile.

Toutefois, cette conclusion paraît trop absolue à TRABUT qui rapporte des faits très démonstratifs en faveur de l'utilité de la caprification. En 1880 et 1882, un horticulteur américain importait en Californie le figuier de Smyrne qui y fut multiplié. Dix ans après, on n'avait pas récolté une seule figue ; en 1890, on obtint la première figue de Smyrne en Californie par la fécondation artificielle, c'est-à-dire en transportant le pollen d'une caprifigie dans la cavité d'une jeune figue. On se décida alors à importer le *Blastophaga*. Des figues mâles, envoyées d'Alger et suspendues sous les Caprifiguiers peuplèrent rapidement les caprifigues ; depuis 1900, la caprification a pu être couramment appliquée et les récoltes sont devenues régulières. Il semble donc indiscutable que le Figuier de Smyrne, tout au moins, ne donne aucune figue si les ovaires ne sont pas fécondés et que l'agent naturel



de cette fécondation est le *Blastophaga*. Il existe des races ou des espèces de Figueiers qui donnent des fruits sans caprification; c'est ce que les recherches de Treub ont établi pour le *Ficus hirta*, dont le fruit paraît se développer par parthénogénèse.

Le Caprifiguier. — En Algérie où il a été étudié par Trabut et en Italie où il est actuellement l'objet des recherches de Longo (4 et 5), le Caprifiguier porte trois sortes d'inflorescences, trois sortes de figues, toutes trois galligènes, des figues d'été, des figues d'automne et des figues d'hiver (fig. 73). Les figues d'été ou Dokkar



Fig. 73. — Rameau de Caprifiguier.

a, Figue Ouaha ayant passé l'hiver et contenant des *Blastophaga* en état de passer dans les jeunes figues b qui deviendront les dokkar. D'après Trabut.

(Algérie) ou Fioroni (Italie) représentent avant tout des figues mâles; elles possèdent, en effet, de nombreuses fleurs mâles situées à la partie supérieure du

fruit, autour de l'œil et au-dessous de ces fleurs staminées se trouvent des fleurs qui paraissent femelles, mais qui en réalité sont destinées à recevoir l'œuf du *Blastophaga*, et méritent le nom de fleurs galles (fig. 74). Elles sont reconnaissables à la brièveté du style et à la réduction du stigmate. Les figes



Fig. 74. — *Dokkar* ou fige mâle.
m, fleurs mâles; g, galles fleurs contenant le *Blastophaga*. D'après Trabut.

d'automne ou Djcha (Algérie) ou Forniti (Italie) ne contiennent que peu de fleurs mâles ou pas du tout et de véritables fleurs femelles à long

style à côté de fleurs galles (fig. 75). Enfin les figes d'hiver ou Ouaha (Algérie) ou Cratiri (Italie) ne contiennent que des fleurs galles où les *Blastophaga* déposent leurs œufs qui y passeront l'hiver. Ainsi les figes d'été sont mâles; elles fécondent les figes d'automne qui seules contiennent de véritables fleurs



Fig. 75. — *Le Caprifigier*.
A, Fleur femelle; B, fleur galle. D'après de Solms-Laubach.

femelles ; les figes d'hiver qui persistent sur les rameaux abritent la mouche durant cette saison. Les figes d'automne, qui ont le plus souvent des graines, sont seules un peu charnues et sucrées.

Dans les pays où croît le Caprifigier, le Figuier cultivé présente deux sortes de figes qui ne sont galligènes ni l'une ni l'autre : 1° Les figes-fleurs dérivées sans doute des figes d'été, où les fleurs galls sont devenues franchement stériles pendant que les étamines disparaissaient, et 2° les figes femelles (fig. 76) qui doivent être fécondées, et

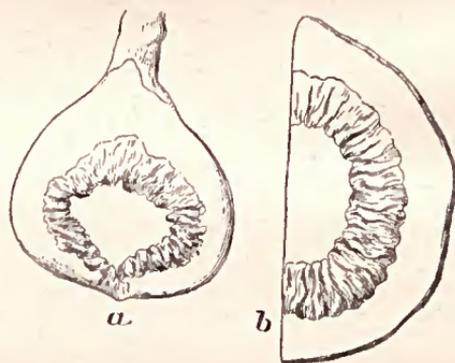


Fig. 76 — *Figue femelle en état d'être pollinisée.*
a, Grandeur naturelle; b, grossie. D'après Trabut.

qui tombent si elles ne sont pollinisées, de sorte que l'arbre ne produit que des figes fleurs. On avait pensé que ces figes femelles pouvaient se développer par parthénogénèse ; mais les études microscopiques de Longo ont montré que la fécondation y est bien réelle ; il a pu suivre le tube pollinique et observer les

premiers segmentations de l'œuf et de la cellule mère d'albumen. Le parcours du tube pollinique y est acrogame apogame.

Les Figuiers communs cultivés dans les régions dépourvues de Caprifiguiers y donnent des fruits sans fécondation. Trabut affirme qu'on décrit à tort les inflorescences de nos Figuiers comme pourvues de fleurs mâles autour de l'œil; elles ne contiennent que des fleurs femelles et ces fleurs femelles sont stériles. Il n'existe qu'une exception à cette règle, un Figuiier observé au Croisic par de Solms-Laubach et qui présentait, autour de l'œil, des fleurs mâles parfaitement inutiles du reste, le pollen n'arrivant à maturité qu'au moment où on cueille les fruits; ces fleurs mâles se sont maintenues et rappellent le type primitif. Les figues de nos régions contiennent des akènes stériles.

La mouche du Figuiier. — En ouvrant dans le courant de juin une figue d'été du Caprifiguiier, une figue mâle ou dokkar, on aperçoit des femelles ailées, poudrées de pollen et prêtes à partir à la recherche d'une figue à féconder; mais la plupart des *Blastophaga* sont encore prisonniers dans les fleurs galles (fig. 77). On rencontre aussi des mouches mâles, qui sont aptères et sorties elles aussi des galles dont elle ont rongé la paroi cornée avec leurs mandibules puissantes



Fig. 77. — *Blastophaga grossorum*.
Femelle. D'après Trabut.

(fig. 78). Voyageant par-dessus les galles, les mâles savent reconnaître les ovaires qui recèlent les femelles, en rongent les téguments, introduisent leur abdomen par le trou qu'ils ont creusé et effectuent ainsi la

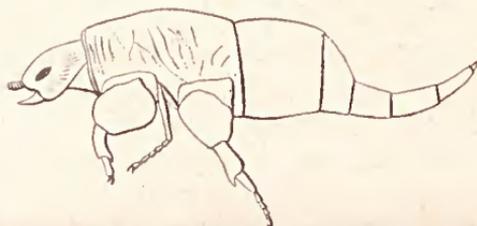


Fig. 78. — *Blastophaga grossorum*.
Mâle. D'après Trabut.

fécondation (fig. 79). Ces mâles meurent bientôt après.

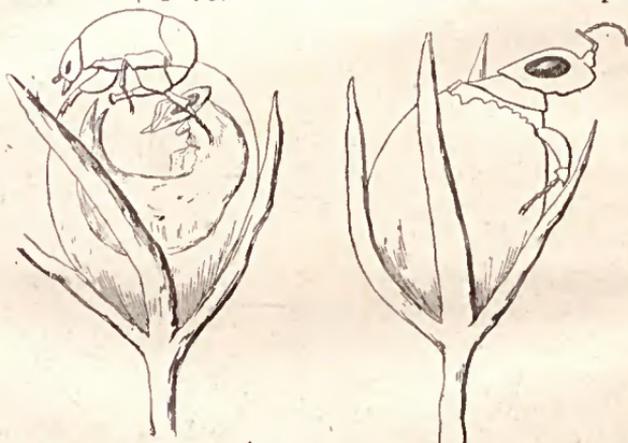


Fig. 79. — *Blastophaga* fécondant une femelle dans l'intérieur de la galle. D'après Trabut.
Fig. 80. — *Blastophaga* femelle sortant de la galle après la fécondation. D'après Trabut.

Les femelles aussitôt fécondées agrandissent l'orifice fait à leur prison et sortent ; en passant ensuite à

travers les fleurs mâles qui garnissent l'ouverture de la figue où elles sont nées, elles se chargent de pollen (fig. 80). Elles se mettent dès lors en quête de figues pour y déposer leurs œufs.

Les mouches pénètrent assez difficilement dans l'œil de la figue qui est fermée par une série d'écaillés entrecroisées; le *Blastophaga* s'insinue entre ces écaillés qu'il écarte, mais il perd ses ailes; si la mouche a pénétré dans une figue d'automne du Caprifiguiier ou Djeha, elle féconde les fleurs femelles qui y sont contenues et dépose ses œufs dans les fleurs stériles à style court (fig. 81).

L'évolution recommencera comme dans le dokkar; les dernières femelles vont pondre dans les figues d'hiver où les œufs attendent le retour de la belle saison. La Djeha devient un peu charnue et contient quelques graines.

Mais les mouches se fourvoient quelquefois et entrent dans les figues femelles du Figuiier cultivé qui ne contiennent que des fleurs à style long; elles parcourent en vain les parois internes de la figue cherchant des fleurs galles pour y pondre, car le long style des fleurs femelles ne leur

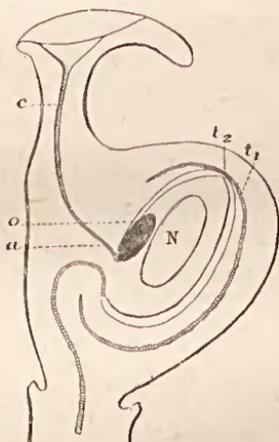


Fig. 81. — Le Caprifiguiier.
Pistil de fleur galle; c et a, canal sty-
laire; o, œuf de *Blastophaga*; N,
nucelle; t₁, t₂, téguments. D'après
de Solms-Laubach.



permet pas d'atteindre le nucelle avec leur tarière; en revanche elles fécondent les ovaires au milieu desquels elles meurent sans avoir pu y déposer leur progéniture.

L'œuf du *Blastophaga* est pondu dès le commencement d'avril dans les jeunes dokkar par une mouche sortie des figes ayant hiverné sur l'arbre. Longo fait remarquer que si l'hiver a été trop rigoureux et si les figes d'hiver sont tombées, on est obligé d'appliquer la caprification aux dokkar eux-mêmes.

Dans les régions où le figuier est cultivé sur de

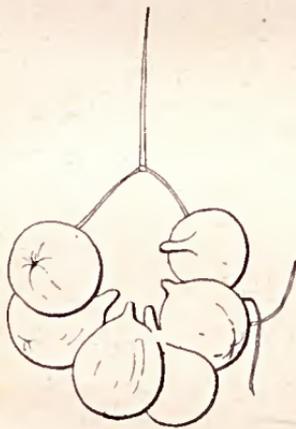


Fig. 82. — Dokkar préparés pour la fécondation. D'après Trabut.

grandes étendues, comme en Kabylie, la caprification naturelle par les mouches issues des Caprifigiers ne suffit pas pour assurer la récolte; il faut avoir recours à la caprification artificielle qui consiste à suspendre dans les Figuiers les dokkar attachés deux à deux ou en chapelets de 5 à 6 (fig. 82).

Trabut conclut que la caprification telle qu'elle est pratiquée en Kabylie

n'est pas, comme on l'a avancé, une pratique inutile. Longo croit lui aussi que si certaines races des Figuiers n'ont pas besoin de la caprification pour développer leurs fruits, il en est d'autres chez lesquelles elle est indispensable. C'est peut être là la cause des

divergences entre les opinions des auteurs qui se sont occupés de cette question.

Les fleurs de Yucca. — Un autre cas bien remarquable de mutualisme entre fleur et insecte est celui des fleurs de *Yucca* fécondées par un petit papillon, le *Pronuba*. La femelle de *Pronuba* qui seule visite les fleurs dépose au moyen d'une tarière ses œufs dans l'ovaire. Ceci fait, elle enlève aux anthères appliquées contre l'ovaire une partie du pollen humide, en fait une boule qu'elle tient au moyen de ses mandibules, puis va l'introduire de parti pris, dans le stigmate creusé en entonnoir. L'insecte, tout en provoquant la fécondation, assure le développement des graines nécessaires à la nutrition de sa progéniture.



CHAPITRE XIII

COMMENT LES INSECTES SONT ATTIRÉS PAR LES FLEURS. IMPORTANCE RELATIVE DE LA COULEUR ET DU PARFUM

SOMMAIRE. — La couleur considérée comme prédominante dans l'attraction des insectes. — Couleurs préférées des insectes. — Couleurs désagréables aux insectes. — Les erreurs commises par les insectes. — Pouvoir attractif du parfum. — Les recherches de Plateau : les insectes sont attirés par l'odorat : fleurs masquées, fleurs artificielles, fleurs décorollées. — Objections soulevées par les recherches de Plateau. — Les travaux d'A. Forel : fleurs masquées, fleurs artificielles, mutilation des insectes. — Expériences de Giltay. — Travaux d'Andraec. — Conclusion.

L'importance relative de la couleur et du parfum dans l'attraction des insectes par les fleurs a soulevé de vives controverses et c'est à peine si, aujourd'hui, l'accord commence à se faire. Les biologistes, en effet, ont apporté parfois beaucoup d'âpreté à la solution de ce problème qui consiste à rechercher si la coloration exerce une influence plus marquée que l'odeur sur les visites des insectes ou si la proposition inverse est plus conforme à la réalité.

La couleur considérée comme prédominante. — SPRENGEL est encore ici le premier auteur qui ait abordé le problème et nous savons que non seulement il



n'hésitait pas à attribuer à la corolle le rôle attractif prédominant mais encore qu'il voyait dans les stries ou les lignes colorées que présentait cette corolle des signaux chargés de guider l'insecte vers le nectar. DARWIN (2) accepta, dans ses traits généraux la doctrine de Sprengel non sans quelques réserves : « Je ne regarde pas, dit-il, comme un simple effet d'imagination l'opinion de K. Sprengel, que la couleur vive et brillante de la fleur sert à attirer de loin les insectes ; les fleurs de certaines Orchidées sont pourtant singulièrement verdâtres et peu apparentes, sans doute, afin d'échapper à quelque danger ; mais beaucoup de ces fleurs exhalent une odeur pénétrante, qui pourrait remplir le même office ». Dans son ouvrage sur la fécondation croisée, DARWIN (3) est plus affirmatif et il pense que les avantages que procure un croisement jettent beaucoup de lumière sur les principaux caractères des fleurs. Par là s'expliquent leurs grandes dimensions, leurs couleurs brillantes et, dans quelques cas, les teintes accentuées des parties accessoires, pédoncules, bractées.

Frédéric Delpino se prononce d'une manière très ferme en faveur de la prédominance de la couleur sur l'odeur dans l'attraction des insectes.

Couleurs préférées des insectes. — Le grand mérite de LUBBOCK est d'avoir introduit l'expérimentation dans un sujet aussi délicat. Persuadé que les Abeilles ont le sens des couleurs, il les habitua à venir chercher du miel sur des papiers de diverses teintes ; mais il fallait un long entraînement. Pour déterminer la couleur qui exerçait le plus d'at-



traction sur les Abeilles, Lubbock collait sur six lames de verre des papiers bleu, vert, jaune, orangé, rouge et blanc ; il les disposait en série et déposait sur chacun d'eux une goutte de miel. Lorsque l'Abeille avait sucé le miel sur l'une des plaques pendant un quart de minute, la plaque était enlevée et l'Abeille était obligée de voler vers une nouvelle plaque qui était enlevée à son tour et ainsi de suite. La recherche se faisait dans l'ordre suivant : le bleu en premier lieu, puis le blanc, le rouge, le vert et l'orangé.

Des expériences analogues furent réalisées par H. MÜLLER qui plaçait sous les lames de verre non plus des papiers colorés, mais des pétales de fleurs ; sur chaque lame il plaçait une goutte de miel que de nombreuses abeilles marquées allaient sucer en toute liberté. Il constata ainsi que les Abeilles manifestent des préférences pour le bleu et le violet. On sait d'ailleurs que les Insectes distinguent mieux les couleurs situées du côté de l'ultra-violet.

Couleurs désagréables aux insectes. — Si le bleu et le violet sont les couleurs recherchées par les insectes, y a-t-il des couleurs qu'elles redoutent ? Delpino affirme que l'Abeille ne visite jamais les fleurs d'une certaine Sauge, effrayée qu'elle est par sa couleur rouge. Comme le remarque PÉREZ(1), le fait peut être exact en lui-même, mais l'interprétation en est fautive. Examinant lui-même une corbeille de *Salvia splendens*, il constata que pendant un temps fort long ces plantes ne reçurent pas la visite d'une seule Abeille, ce qui semblait confirmer l'opinion de Delpino. Mais à un moment le soleil étant tombé sur la corbeille, des Abeilles



survinrent et même assez nombreuses. D'un autre côté, des fleurs d'un rouge intense, comme celles du Pavot et du Grenadier, loin d'exercer un effet terrifiant sur les Abeilles, sont visitées avec activité par les butineuses.

KERNER VON MARILAUN(3) admet que la couleur préférée de l'Abeille est le bleu violacé ; elle aime aussi le bleu pur et le violet ; le jaune lui plaît moins ; le vert lui est indifférent. Sans aller aussi loin que Delpino, il croit que les fleurs rouges, si elles n'effraient pas les Abeilles leur sont pourtant désagréables et qu'elles les évitent. Le rouge écarlate, le rouge cinabre et leurs transitions à l'orangé déplaisent aux Abeilles, tandis que le rouge pourpre, le rouge carmin ainsi que les nuances de passage au violet leur conviennent. Kerner en donne pour preuve les observations suivantes. Deux plates-bandes, l'une de *Pelargonium zonale* de la variété à fleurs écarlates, l'autre d'*Epilobium angustifolium*, dont les fleurs sont violettes, fleurissaient en même temps dans un jardin séparées seulement par une allée. Tandis que les papillons se posaient sur les deux plantes indifféremment, l'Abeille ne s'arrêtait pas au *Pelargonium* et allait droit à l'*Epilobium*. Au jardin botanique de Vienne, trois plantes, l'*Hyssopus officinalis* (fleur bleue), le *Monarda fistulosa* (fleur violet pâle) et le *Monarda didyma* (fleur écarlate) fleurissaient simultanément en juillet, pressées les unes contre les autres. Les Abeilles circulaient nombreuses, mais elles visitaient exclusivement l'Hyssope et la Monarde violette et délaissaient la Monarde écarlate. Et Kerner se demande si la couleur écarlate effraie les Abeilles ou si elles sont incapables de la distinguer.



PÉREZ (2) remarque que toutes ces observations de Kerner et de Delpino ont été faites avec une légèreté regrettable et un manque absolu de critique et il ne s'explique pas que ni l'un ni l'autre de ces botanistes n'ait songé à faire la contre-épreuve de ces expériences et à voir comment les butineuses se comporteraient en présence de ces fleurs dédaignées, si on les garnissait artificiellement de miel. Cette contre-épreuve a été faite par Pérez et elle lui a donné des résultats qui contredisent formellement les affirmations des deux savants. Sur des fleurs écarlates de *Pelargonium*, il a déposé du miel dans la gorge de la corolle. Des Abeilles qui butinaient sur des Héliotropes voisins n'ont pas tardé à être frappées par l'odeur du miel dont elles eurent bien vite découvert la situation. Sans la moindre hésitation, elles se sont jetées sur les fleurs écarlates, en ont avidement sucé le miel et n'ont cessé jusqu'au soir de les visiter assidûment. Elles y retournaient le lendemain, bien qu'elles les eussent-déjà épuisées la veille. Elles se portaient directement et même d'assez loin sur ces fleurs, sans prêter la moindre attention aux variétés blanches ou roses de la même espèce faisant partie de la même corbeille. La couleur écarlate s'était si bien associée dans leur souvenir à l'idée du miel qu'elles se posaient à la fin sur des fleurs de cette couleur n'en ayant pas reçu et ne les quittaient qu'après s'être assurées qu'elles n'avaient rien à y recueillir.

Il est donc fort probable que les Abeilles n'ont ni de préférences, ni d'appréhensions pour des couleurs déterminées et que la nuance de la fleur qui les attire leur importe peu, si elles y trouvent l'aliment qu'elles recherchent.



Les erreurs commises par les insectes. — Le pouvoir attractif de la forme et de la couleur vive des fleurs, indépendamment de l'effet propre du parfum, repose sur des observations si nombreuses et si variées qu'il serait inutile d'y insister, si précisément ce pouvoir attractif n'avait été nié par quelques rares biologistes. Il n'est guère contestable, par exemple, que, dans bien des circonstances les insectes sont dupes d'une erreur de la vue et vont butiner des fleurs peintes ou des fleurs artificielles, sans y être attirés par l'odorat. ROMANES communique que des personnes dignes de foi ont vu des Abeilles et des Guêpes faire visite à des images de fleurs sur le papier de tenture d'appartement. L'observation rapportée par Pérez et due à son frère confirme un fait de même nature rapporté par R. Valette et vivement contesté à la société entomologique de Belgique. Un Sphinx du jour (*Macroglossa stellatarum*) était entré dans une chambre, dont la tapisserie fond clair était parsemée de bouquets de fleurs blanches et roses avec tiges et feuilles vertes. Pendant deux minutes, l'insecte a voltigé de bouquet en bouquet, s'arrêtant devant cinq d'entre eux, la trompe déroulée, comme s'il s'était agi de fleurs réelles. A Gênes, Strasburger a vu de même un Macroglosse se porter sur des fleurs rouges d'Oléandre du papier peint d'une chambre; le papillon cherchait à visiter une à une les fleurs, tout comme il l'eût fait de fleurs naturelles. En juillet 1898, lors d'un enterrement à la campagne, Errera fut frappé de voir de nombreux Hyménoptères voler pendant une demi-heure autour du chapeau d'une paysanne! Ce chapeau était orné de fleurs artificielles, Roses jaunes bien épanouies et



LE POLLEN

Angiospermes. — Le pollen est une poussière généralement colorée en jaune formée d'éléments microscopiques appelés grains de pollen. Un grain de pollen est toujours un complexe cellulaire en état de vie ralentie.

Chez les Angiospermes, le grain de pollen est formé de deux cellules, la cellule végétative et la cellule génératrice enfermées dans une même membrane, de sorte que le grain de pollen se présente comme une cellule unique pourvue de deux noyaux, parce qu'il ne se développe point de cloison de cellulose entre les deux cellules. Le noyau de la cellule végétative est beaucoup plus gros que le noyau de la cellule génératrice et, par conséquent, facilement reconnaissable. Le cytoplasme de la cellule génératrice, central ou pariétal par rapport au cytoplasme de la cellule végétative, peut être distingué, ainsi que l'a montré Guignard, par des réactions colorantes spéciales, et il est quelquefois entouré d'une membrane plasmatique propre. Ajoutons que la cellule génératrice est rarement sphérique; elle affecte la forme d'un fuseau d'un C ou d'une lentille.

La membrane du grain de pollen se divise le plus souvent en une couche extérieure fortement cutinisée, colorée, inextensible et imperméable, destinée à protéger le grain de pollen contre la dessiccation et une couche interne, incolore, de nature cellulosique, perméable et extensible. Dans quelques cas, la membrane du grain de pollen demeure mince et ne se diffé-



Pensées ; or les insectes volaient aux Roses et négligeaient les Pensées.

La manière dont les insectes se comportent, dans certaines circonstances, pour opérer leur récolte est aussi une preuve directe qu'ils sont attirés par les couleurs. Dans les pelouses des montagnes où les fleurs sont rares et où leur parfum ne saurait les révéler à distance, les bourdons alpestres n'ont, d'après Pérez, d'autre ressource que de scruter le gazon de la vue. BOUVIER (2) a fait des remarques analogues et pense aussi que la visite des Abeilles peut être provoquée par le seul coloris floral. Dans une prairie où fleurissaient la Brunelle commune, le Lotier corniculé, le Plantain et diverses espèces de Trèfles, les butineuses, malgré la pauvreté de la floraison, savaient reconnaître la Brunelle à ses grappes dressées, rougeâtres à la base et violettes au sommet et négligeaient les autres espèces. L'insecte examinait toutes les grappes et s'éloignait, si, trompé par la coloration des calices rouges de la base, il était tombé sur une inflorescence insuffisamment épanouie. La Sauge éclatante, avec ses deux enveloppes florales de même nuance donne lieu aux mêmes méprises. « Dans l'un et l'autre cas, conclut Bouvier, on doit croire que l'Abeille associait la notion de couleur à l'idée de récolte, et que la teinte des inflorescences lui servait exclusivement de guide dans son voyage ».

Pouvoir attractif du parfum. — D'autres observateurs, tout en considérant la coloration des fleurs comme un facteur important, insistaient d'avantage sur la valeur attractive du parfum. Darwin avait



déjà essayé de montrer que les odeurs émises par les fleurs attirent les insectes en recouvrant les plantes avec des tissus. NÆGELI (1) attachait à des rameaux d'abord des fleurs artificielles rendues odoriférantes par l'addition d'essences, puis des fleurs naturelles dépourvues de senteur et les insectes étaient attirés vers les premières d'une manière indubitable. Les insectes sont même sensibles à des odeurs produites à des distances parfois considérables. ERRERA et GEWAERT ont fait des observations analogues sur les *Pentstemon*. Les Hyménoptères semblent, en effet, reconnaître les fleurs de *Pentstemon* qui viennent d'être visitées et vidées ; pour cela il leur suffit de s'arrêter un instant à l'ouverture de la corolle, sans y entrer. Le nectar de ces plantes semble donc émettre un parfum perceptible pour certains insectes, quoiqu'il soit presque inappréciable pour nous. Plus que les autres fleurs, celles qui reçoivent les visites d'insectes nocturnes ou crépusculaires répandent des senteurs vives et pénétrantes. Errera et Gevaert pensent donc que le parfum agit plus puissamment sur la plupart des insectes que l'éclat des fleurs ; ils ont plusieurs fois observé un parterre de Pélargoniums, tout couvert de fleurs très voyantes roses et rouges, et entouré d'une bordure d'Héliotropes dont la teinte n'est pas fort apparente. Les deux espèces ne contiennent que peu de nectar. Et cependant les Héliotropes sont extrêmement visités par une foule de papillons et d'Hyménoptères, tandis que les Pélargoniums n'ont pour hôtes qu'un petit nombre de papillons. Il est vrai que dans cette expérience on pourrait penser que le mauve a plus d'attrait que le rouge et que les couleurs que nous jugeons éclatantes peuvent ne pas



faire la même impression sur les Abeilles ; le rouge le plus éclatant paraît terne aux daltoniens.

PÉREZ (2) qui, nous l'avons vu, attribue à la couleur un pouvoir attractif considérable, est loin de refuser à l'odorat un rôle actif dans la recherche du nectar. Il pense même que, chez les insectes supérieurs, les deux sens entrent successivement en jeu dans la découverte du butin, la vue d'abord, l'odorat ensuite. Il cite à cet égard l'observation qu'il a faite d'une Anthophore butinant sur un Jasmin à fleurs jaunes. L'insecte se portait droit sur chaque fleur, dès qu'il l'avait aperçue, manifestement attiré par sa couleur. Si la fleur était épanouie du matin même, c'est-à-dire garnie de nectar, l'insecte se posait et introduisait sa trompe dans le tube. Était-ce une fleur de la veille, un peu flétrie, c'est à peine si quelquefois il la touchait, jamais il ne s'y arrêta, suffisamment averti dès avant le contact qu'elle ne renfermait pas de nectar. Pérez ne pense pas qu'elle en fût informée par le léger flétrissement des pétales ; c'était bien plutôt le parfum absent, altéré peut-être, qui l'en éloignait. Un premier renseignement est donc fourni, dans ces exemples, par la vue ; un second, définitif relève, selon toute apparence, de l'odorat. BOUVIER (1) est aussi de l'avis que les Insectes et notamment les Abeilles ont l'odorat très sensible, et qu'ils sont attirés vers les fleurs par les parfums. Les Abeilles, quoi qu'en dise Lubbock, savent découvrir le miel dans les endroits les plus cachés et l'on sait que les Andrènes se jettent sur les jeunes feuilles de Cognassiers qui répandent une odeur d'amandes amères.

G. BONNIER (1 et 2) préoccupé surtout de combattre la théorie de H. Müller et de montrer qu'il n'y a point



d'adaptation réciproque entre la fleur et l'insecte refuse naturellement toute signification définie au parfum comme au coloris. Il rappelle qu'un grand nombre de fleurs parfumées de nos jardins, les Roses, les Oëillets doubles etc. n'attirent pas les insectes et que d'un autre côté, beaucoup de fleurs peu visibles ou obscures sont abondamment visitées par les insectes. Il a cherché aussi à démontrer expérimentalement que la nature de la couleur est sans influence sur la détermination des insectes dans leur récolte ; il plaçait à 20 mètres d'une ligne de ruches et sur une prairie d'un fond vert uniforme des rectangles de papier de même taille, rouges, verts, blancs ou jaunes à égale distance les uns des autres et enduits d'une même quantité de miel et il constatait que tous les rectangles étaient également visités, avec un léger avantage en faveur des verts. Comme le remarque Bouvier, ces expériences ne tranchent pas la question ; elles prouvent simplement que les Abeilles sont attirées par le miel. Et de ce que quelques plantes parfumées ne sont pas visitées par les insectes, il est exagéré d'en conclure que le parfum n'exerce point d'attraction sur les insectes.

En nous bornant au point qui nous occupe, la comparaison du pouvoir attractif du coloris et du parfum des fleurs, on voit que jusqu'ici la majorité des observateurs admettait que les insectes sont guidés dans leurs recherches à la fois par la vue et par l'odorat, la vue leur signalant à distance la présence de la fleur et l'odorat leur permettant de reconnaître de près les fleurs encore pourvues de nectar.



Les recherches de Plateau. Les insectes sont attirés par l'odorat. — Dans tous les cas, on concédait que, toutes choses égales d'ailleurs, les fleurs colorées attireraient plus vivement les insectes que les fleurs obscures. PLATEAU, professeur à Gand, s'est élevé contre cette hypothèse. Il a consacré tous ses efforts et de très nombreuses publications à démontrer que le parfum des fleurs possède seul une valeur attractive sur les insectes. Ses expériences fondamentales furent réalisées avec les Dahlias qui présentent au centre un cœur jaune formé de petits fleurons tubuleux et au pourtour un cercle de fleurons ligulés prolongés par une languette colorée soit en rouge, soit en rose, soit en saumon. Plateau se servit d'abord de papiers colorés dans lesquels il pratiquait des trous circulaires du diamètre d'un cœur jaune. Les couleurs des papiers étaient le rouge vif, le violet, le blanc, le noir. Au moyen d'épingles ces papiers étaient fixés sur quelques capitules de Dahlias de manière à ne laisser découvert que le cœur jaune et à masquer les fleurons périphériques colorés. On aurait pu supposer que les insectes se seraient portés exclusivement sur les autres capitules intacts et auraient négligé les inflorescences masquées ; il n'en fut rien et les animaux volaient vers les fleurons centraux jaunes sans que la couleur des papiers semblât exercer une influence quelconque sur leurs visites. Bien mieux, avec du papier vert, les capitules étaient encore visités. Pour éviter l'objection qu'un papier vert ou une étoffe verte, bien que provoquant, pour l'œil humain, la sensation du feuillage, pouvaient produire sur l'œil des insectes une impression totalement différente, Plateau recommença



cette expérience en se servant, en place de papiers, des folioles de la Vigne vierge dont la teinte est celle des feuilles de *Dahlia*. Les inflorescences ainsi masquées n'ont plus rien d'une tête fleurie et cependant sont visitées. En masquant enfin le cœur jaune lui-même par une foliole, on constate encore que les insectes volent vers eux.

De ces expériences Plateau croit pouvoir conclure que les insectes recherchant du pollen ou du nectar ne sont guidés vers les fleurs qui renferment ces substances que d'une façon très accessoire par la vue, tandis qu'ils sont guidés d'une façon sûre par un sens autre que la vision et qui ne peut être que l'odorat. Ni la forme, ni les couleurs vives des capitules ne semblent avoir d'action attractive. Les fleurons périphériques colorés des Dahlias simples et par conséquent des capitules des autres Composées radiées n'ont pas le rôle vexillaire ou de signal qui leur a été attribué.

Les conclusions de Plateau ont soulevé des protestations presque unanimes. C'est d'abord KIENITZ-GERLOFF qui considère comme inadmissibles les conclusions de Plateau. Les capitules de Dahlias recouverts pouvaient bien encore attirer les insectes par une odeur imperceptible pour l'homme, mais il n'est pas légitime d'en conclure que la couleur des fleurs visibles ne joue aucun rôle, d'autant plus que Plateau ne cite pas une seule fois les nombres des recherches effectuées par les insectes sur les fleurs visibles et se contente de donner l'indication très vague que les insectes avaient volé sans hésitation et avec la même ardeur sur les fleurs masquées et sur les fleurs apparentes. Il en est de même des expériences réalisées par Plateau avec une



Ombellifère, *Heracleum Fischerii*, qu'il recouvrait avec des feuilles de Rhubarbe et dans lesquelles il releva les nombres de recherches et les insectes qui les visitaient malgré leur invisibilité. Mais comme il ne cite pas, par comparaison les visites qu'auraient reçues, dans le même temps, des fleurs non dissimulées, il n'est pas possible d'en tirer davantage un fait positif.

Un des arguments de PLATEAU réside dans ce fait que de nombreux insectes se comportent de la même manière vis-à-vis des diverses couleurs des variétés d'une même espèce ou des espèces d'un même genre, visitent, par exemple, sans choisir, les variétés bleues, blanches, purpurines ou rosées du Bleuets, les capitules rouges, pourpres, rosés, orangés ou blancs du *Dahlia variabilis*, les fleurs rouges du *Linum grandiflorum* et les fleurs bleues du *Linum usitatissimum*. Darwin a fait la même observation pour deux variétés de *Dictamnus Fraxinella* l'une à fleurs rouges, l'autre à fleurs blanches et G. Bonnier pour des variétés diversement colorées d'*Athaea rosea*, de *Digitalis purpurea*, de *Brassica oleracea*. Ces observations prouvent-elles, comme le pense Plateau, que la couleur ne joue aucun rôle? Il est peut-être plus probable que les insectes savent reconnaître les formes des fleurs et que, pour des fleurs de même forme, la couleur leur est indifférente. En employant le raisonnement même de Plateau, on pourrait aussi bien prétendre que le parfum n'exerce aucun effet attractif, puisque des fleurs semblablement conformées telles que celles de *Sinapis arvensis* et de *Raphanus Raphanistrum* sont successivement visitées par les mêmes insectes, alors que cependant elles ont des odeurs différentes.



Emploi de fleurs artificielles. — Une autre méthode usitée par PLATEAU consiste dans l'emploi de fleurs artificielles ; mais les résultats qu'il a obtenus devaient être fortement contestés. En plaçant des fleurs artificielles au milieu des fleurs naturelles de Groseillier de Pêcher, de Cerisier, de Poirier, de Saxifrage etc... il constatait que les insectes ne visitaient pas les fleurs artificielles, même si elles étaient pourvues de miel. Quelquefois, cependant, il vit des insectes accomplir un vol d'inspection devant des fleurs imitées ou s'arrêter un instant devant des grappes miellées, sans y entrer. Les insectes tournoyaient un moment autour de ces fleurs artificielles, mais du reste ne tentaient jamais d'y entrer. Plateau n'obtint pas de meilleurs résultats avec des essences parfumées, de sorte qu'ici ses propres expériences sont contraires à sa théorie.

Fleurs décorollées. — PLATEAU eut enfin recours à l'enlèvement de la corolle et des parties colorées de la fleur pour montrer que cette mutilation ne diminuait en rien les visites des insectes butineurs. G. Bonnier avait déjà fait des expériences analogues sur les Digitales et montré que les Abeilles continuent à visiter en même nombre les Digitales sur les pieds où toutes les corolles avaient été enlevées. Plateau confirma les résultats de Bonnier et constata que les Hyménoptères visitent encore et d'une façon effective les fleurs de Digitales, n'ayant plus ni leurs couleurs attractives, ni les dimensions les rendant très visibles, ni la forme que ces animaux ont coutume d'utiliser pour parvenir aisément au nectar. Mais il faut remarquer que les fleurs



de Digitales, mutilées par Plateau, représentaient une coupe au fond de laquelle les nectaires persistants formaient incessamment une sécrétion qui, exposée directement à l'air, se vaporisait plus vite et pouvait exercer une attraction plus efficace que sur des fleurs intactes. Des expériences analogues recommencées avec *Lobelia Erinus*, *Oenothera biennis*, *Ipomaea pupurea*, *Delphinium Ajacis* et *Antirrhinum majus* donnèrent les mêmes résultats sauf *Antirrhinum majus* pour lequel il fallait bien admettre que le parfum était sans effet, tandis que la forme et la couleur de la corolle jouaient un rôle prépondérant.

Objections soulevées par les travaux de Plateau.

— Les premiers travaux de Plateau ont reçu de nombreuses critiques. KNUTH, dans son bel ouvrage de biologie florale, discute les observations de Plateau et s'appuie surtout sur les recherches de DAHL pour infirmer les appréciations du professeur de Gand relatives à l'insuffisance de la vision chez les Insectes. Dahl pense, en effet, que les insectes sont guidés par le sens de la vue en se basant sur les considérations suivantes. Les jeunes Abeilles qui vont pour la première fois à la recherche du miel s'arrêtent sur des fleurs dont le nectar leur est inaccessible à cause de sa profondeur et y pratiquent des succions inutiles. Les Abeilles plus âgées, qui ont déjà butiné, ne font que s'approcher de ces fleurs et s'en retournent sans s'y poser. Cette conduite est attribuable à ce que les Abeilles âgées savent par expérience que le nectar de ces fleurs est inabordable pour elles ; elles les examinent de près et savent reconnaître qu'elles n'ont rien à leur offrir. Si le par-



fum devait préserver ces fleurs, il ne serait pas nécessaire qu'elles s'approchassent de si près ; elles devraient les reconnaître de loin et s'en retourner.

SCHRÖDER qui, lui aussi, et à la suite d'expériences nombreuses, attribue une importance considérable au parfum, est moins absolu que Plateau dans ses conclusions. Il constate que des Abeilles butinant sur des *Scorzonera hispanica* sont parfaitement capables de distinguer les boutons et les capitules fanés des capitules frais et qu'elles ne commettent pas les erreurs signalées par Plateau dans son travail sur la vision chez l'*Anthidium manicatum*. Schröder rapporte aussi dans le même travail une autre expérience : des *Syrilla pipiens* négligent d'abord des *Chrysanthemum* dont les grandes fleurs radiées ont été coupées, tandis qu'ils visitent activement les *Chrysanthemum* normaux voisins. Plus tard, cependant, les visites reprennent sur les capitules mutilés, grâce à de premiers essais fructueux qui se sont renouvelés et ont servi d'exemple. La question du mode d'attraction des insectes par les fleurs, conclut Schröder, ne paraît donc pas résolue dans le sens de Plateau.

WEISMANN est également persuadé que les insectes voient les couleurs et sont attirés par les grandes fleurs colorées ; il fonde spécialement son opinion sur les expériences de H. Müller (*Malva sylvestris* 31 visites, *Malva rotundifolia*, 4 visites). Citant les expériences de Plateau, il expose un essai qu'il fit lui-même avec un *Chrysanthemum* artificiel qu'il plaça au milieu de fleurs naturelles de la même espèce activement visitées par les papillons diurnes. Il constata que la plupart de ceux-ci passaient très près au-dessus de la



fleur artificielle sans s'y arrêter; mais il en vit cependant deux se poser sur la fleur imitée et y fouiller un instant activement avec la trompe pour s'envoler ensuite. Ils essayaient évidemment, dit l'auteur, d'y puiser le nectar qu'ils avaient trouvé dans les fleurs naturelles et ils ne s'envolèrent qu'après avoir constaté l'insuccès de leurs tentatives.

Les travaux de Forel. Fleurs masquées. — Mais le plus ardent adversaire de Plateau est sans contredit AUGUSTE FOREL qui lui reproche d'avoir tiré de ses expériences des conclusions erronées et de n'avoir pas assez tenu compte de la psychologie et de la mémoire des Insectes. Forel a repris les principales expériences de Plateau en les modifiant de façon à éviter les causes d'erreur de celui-ci et est arrivé ainsi à des résultats tout différents, prouvant notamment que les Abeilles sont attirées par la forme et la couleur des objets. Dans une corbeille de Dahlias un certain nombre de capitules étaient complètement cachés par des feuilles de Vigne, les autres ne laissaient voir que le cœur ou les fleurs de la périphérie, un certain nombre étaient complètement découverts. Tout d'abord les Dahlias entièrement masqués cessent d'être visités par les Abeilles. Celles-ci se jettent toutes sur les capitules demeurés découverts. Les Abeilles volent souvent vers les Dahlias à cœur visible, mais en général les abandonnent aussitôt. Les Dahlias à fleurons périphériques visibles sont visités comme les Dahlias découverts. Ces résultats sont donc en contradiction avec ceux de Plateau. Enfin, une Abeille, en furetant, rencontre l'entrée d'une des fleurs masquées, et, sentant évidem-



ment une fois de tout près l'odeur de Dahlia, s'y glisse et découvre le capitule. D'autres Abeilles avaient fini, en cherchant, par découvrir les Dahlias masqués. Dès lors les autres les imitèrent et en peu de temps les fleurs masquées étaient de nouveau visitées en grande partie.

Fleurs artificielles. — Dans une autre expérience, répétition d'un essai analogue de Plateau, FOREL (2) introduisit dans une corbeille de Dahlias des fleurs artificielles grossières pourvues chacune d'une goutte de miel. Au début les Abeilles se contentent de fréquenter les fleurs naturelles ; mais bientôt, à la suite de tentatives fructueuses de quelques ouvrières, toutes les fleurs artificielles sont visitées, sauf celles dont la coloration est verte, au point que les insectes délaissent les Dahlias et se rendent sur les fleurs imitées même quand elles sont dépourvues de miel. En présence de résultats si opposés, Forel affirme donc que les Abeilles sont surtout guidées par la couleur et que l'odorat n'intervient qu'à une faible distance, à deux ou trois centimètres, pour leur permettre de reconnaître le bon endroit.

Mutilation des insectes. — D'ailleurs des expériences d'un autre ordre confirment ces conclusions. En 1900 GORKA avait eu l'idée de recouvrir, chez les Sphinx, les antennes de collodion, et il constatait que ces insectes volaient directement, comme des individus normaux, aux Phlox, qu'ils recherchent spécialement. D'autre part, il recouvrait les yeux d'autres individus d'un vernis noir, les antennes restant intactes ;



les insectes se portèrent d'abord sur d'autres fleurs avant de trouver les Phlox. Les deux expériences furent répétées onze fois et donnèrent chaque fois les mêmes résultats. Forel a réalisé des expériences de même ordre avec des Bourdons; il amputait les antennes, les palpes, la bouche et le pharynx et il constatait que les insectes ainsi mutilés revenaient droit à leurs fleurs sans aucune hésitation.

Aussi, dans son étude sur la faculté d'orientation, Forel pouvait-il conclure : « l'orientation est le résultat de l'expérience des sens connus, combinés ou non, surtout de la vue et de l'odorat, selon les cas et les espèces. Dans l'orientation aérienne c'est la vue qui prédomine de beaucoup. Dans l'orientation terrestre, l'odorat joue souvent un rôle prépondérant, mais cède le pas à la vue chez beaucoup d'animaux parmi lesquels les Insectes. Dans l'orientation souterraine et cavernicole, l'odorat et le toucher règnent en maîtres. »

A la suite des travaux de Forel, Plateau admit lui-même qu'il avait été trop absolu. Dès 1899, on sent une restriction. « J'admets parfaitement, dit-il, que l'insecte puisse s'apercevoir à distance de l'existence des fleurs, soit parce qu'il voit les couleurs de la même manière que nous, soit parce qu'il perçoit un contraste quelconque entre ces fleurs et leur entourage; j'admets que concurremment avec l'odorat, quoique à un bien moindre degré, cette perception visuelle vague puisse diriger l'animal vers l'ensemble de la masse florale... »

Il devait revenir à ses premières affirmations.



Expériences de Giltay. — Cependant le professeur hollandais GILTAY avait entrepris sur *Papaver Rhoeas* une série d'expériences pour déterminer quelles sont des fleurs pourvues de corolle et des fleurs décorollées celles qui produisent le plus de graines. Il constata que les fleurs normales produisaient plus de graines que les fleurs décorollées et il attribua ce résultat à ce que les premières avaient reçu les visites de 24 Abeilles et de 6 Bourdons, tandis que les secondes n'avaient été visitées que par 6 Abeilles, 4 Bourdons et un papillon.

PLATEAU vit dans ces résultats une contradiction avec les conclusions qu'il avait posées sur le rôle extrêmement faible de la corolle comme organe d'attraction. Il entreprit, en 1902, de longues expériences pour infirmer les données de Giltay, expériences qu'il exposa dans son travail sur « les Pavots décorollés et les Insectes visiteurs ».

Il reconnaît que les fleurs normales produisent plus de graines que les fleurs privées de leurs corolles, mais il en donne une toute autre explication que Giltay. Chez le *Papaver orientale*, ce résultat tient, d'après Plateau, à la façon différente de se comporter des insectes visiteurs vis-à-vis des deux catégories de fleurs. Recherchant exclusivement le pollen, ils se suspendent aux étamines des fleurs décorollées qu'ils entraînent par leur poids plus bas que l'ovaire et ne déterminent ainsi aucune projection ni du pollen de la fleur, ni du pollen étranger sur les stigmates. Dans une fleur intacte, au contraire, ils s'insinuent entre le fond de la corolle qui leur sert ici de support et la couronne d'étamines qu'ils secouent vivement. Ils pié-



tiennent aussi de temps en temps sur le disque stigmatique. Dans ces conditions la fleur décorollée en est réduite à l'autofécondation peu efficace et due à la chute de son propre pollen lors de l'épanouissement, tandis que la fleur normale bénéficie très probablement de la fécondation croisée.

Travaux d'Andreæ. — Plus récemment, en 1903, ANDREÆ a publié sur le même sujet des recherches qui sont encore une critique des travaux de Plateau. Il reproche surtout au professeur de Gand d'avoir mal présenté la question. Au lieu de s'obstiner à vouloir démontrer que l'odorat joue un rôle plus important que la vue, Plateau aurait dû d'abord rechercher tous les facteurs qui sont capables de guider les insectes, c'est-à-dire la forme, l'éclat, la couleur, le parfum du nectar, le parfum de la fleur et ensuite expérimenter en faisant agir simultanément le plus possible de facteurs. On avait ainsi des termes de comparaison qui permettaient d'obtenir des conclusions positives. C'est ce qu'Andreæ a tenté avec les insectes diurnes et les insectes nocturnes. Les insectes diurnes, biologiquement supérieurs, c'est-à-dire caractérisés par un vol puissant et une existence assez longue à l'état parfait ont le sens de la vue plus développé et se laissent attirer de loin par la couleur plus que par le parfum. Les insectes biologiquement inférieurs à vol court et à existence de peu de durée à l'état adulte ont le sens de l'odorat plus développé et sont surtout attirés de loin par l'odeur. Aux premiers seraient adaptées les fleurs vivement et diversement colorées ; les fleurs plus ternes, mais plus parfumées, seraient vi-



sitées par les insectes à physiologie moins avancée. L'expérimentation a montré à Andreae que les insectes nocturnes sont attirés de loin par l'odeur et qu'à proximité c'est la couleur qui les guide.

Dans une note plus récente, « L'ablation des antennes chez les Bourdons et les appréciations d'Auguste Forel », Plateau tient compte des expériences de Forel qu'il a vérifiées lui-même et de celles de Gorka et fait des concessions définitives à ses contradicteurs. « Tout se résume donc en ceci, dit-il : jusqu'à la date de l'apparition de la présente notice, j'ai, dans l'attraction des insectes par les fleurs, attribué une action secondaire à la vision et une action prépondérante à l'odorat... Si j'ai eu le tort d'attribuer, dans les rapports entre les insectes et les organes floraux, une prépondérance exagérée à l'odorat, mes nombreuses observations et expériences prouvent, ainsi que le déclara le regretté P. Knuth, dans son magnifique ouvrage sur la biologie des fleurs, que le sens olfactif joue, dans la recherche des fleurs par les insectes, un rôle beaucoup plus important que ce qui était admis jusqu'alors. »

Conclusion. — La question paraît donc résolue dans le sens indiqué par A. Forel et Andreae à savoir que la couleur attire surtout les insectes supérieurs et l'odeur, les insectes inférieurs et que chez les premiers la couleur est plus attractive que le parfum. C'est en effet à une conclusion analogue que sont arrivés récemment, dans des expériences conduites méthodiquement, GILYAY et M^{lle} JOSÉPHINE WERY. Leurs nombreuses observations sont concordantes. Ils reconnaissent la fonction vexillaire des organes floraux



colorés et sont d'avis que cette coloration est en général plus efficace que les effluves odorants dans l'attraction de la plupart des insectes butineurs.



VOCABULAIRE DES TERMES TECHNIQUES

Acrogamie PIROTTA et LONGO, non VAN TIEGHEM (du grec *ἄκρος*, sommet, *γάμος*, union). — Mode de pollinisation caractérisé par la pénétration du tube pollinique au sommet de l'ovule. L'acrogamie est porogame quand le micropyle est perméable et aporogame quand il est oblitéré, VAN TIEGHEM appelle acrogamie l'apparition de l'oosphère à l'extrémité supérieure du sac embryonnaire.

Actinomorphie (du grec *ἄκτιν*, rayon, *μορφή*, forme). — Etat d'une fleur dont les pièces sont disposées suivant une symétrie rayonnée.

Adynamandrie DELPINO (du grec *α*, priv., *δύναμις*, force, *ἄνθρωπος*, homme). — Stérilité d'une fleur hermaphrodite due à l'inefficacité de son propre pollen.

Agamandroecie UENKÜLL-GYLLENBAND (du grec *α*, priv., *γάμος*, union, *ἄνθρωπος*, homme, *οἰκία*, maison). — Etat sexuel des individus mâles de certaines espèces, chez lesquels l'androecie (voy. ce mot) est compliquée de la présence de fleurs neutres à côté des fleurs mâles sur le même pied.

Agamohermaphroditisme UENKÜLL-GYLLENBAND (du grec *α*, priv., *γάμος*, union, *Ερμῆς*, Mercure, *Ἀφροδίτη*, Vénus). Etat sexuel caractérisé par la présence sur le même pied de fleurs hermaphroditiques et de fleurs neutres.

Agamogynoecie UENKÜLL-GYLLENBAND (du grec *α*, priv., *γάμος*, union, *γυνή*, femme, *οἰκία*, maison). — Etat sexuel des individus femelles de certaines espèces, chez lesquels la gynoecie (voy. ce mot) est compliquée de la présence de fleurs neutres à côté des fleurs femelles sur le même pied.



Agamogynomonoeecie UEXKÜLL - GYLLENBAND (du grec, priv., γάμος, union, γυνή, femme, μόνος, un seul, οἶκος, maison). — Etat sexuel d'une plante où la gynomonoeecie est compliquée de la présence de fleurs neutres, c'est à-dire qui porte sur le même pied des fleurs hermaphrodites, des fleurs femelles et des fleurs neutres.

Allogamie ERRERA et GEVAERT (du grec ἄλλος, autre, γάμος, union). — Pollinisation d'une fleur par du pollen d'une autre fleur, soit du même pied, soit d'un pied différent.

Androdimorphie UEXKÜLL - GYLLENBAND (du grec ἀνδρ, homme, δῖς, deux, μορφή, forme). — Etat sexuel des plantes soit andromonoïques, soit androdioïques (voyez ces mots).

Androeecie UEXKÜLL - GYLLENBAND (du grec ἀνδρ, homme, οἶκος, maison). — Etat sexuel des individus exclusivement mâles de certaines espèces, individus qui ne sont point accompagnés, comme dans la dioecie, d'individus exclusivement femelles.

Androdioecie DARWIN (du grec ἀνδρ, homme, δῖς, deux, οἶκος, maison). — Etat sexuel d'une espèce qui présente deux sortes d'individus, les uns exclusivement hermaphrodites et les autres exclusivement mâles.

Andromonoeecie DARWIN (du grec ἀνδρ, homme, μόνος, un seul, οἶκος, maison). — Etat sexuel caractérisé par la présence sur le même pied de fleurs hermaphrodites et de fleurs mâles.

Anémophilie DELPINO (du grec ἄνεμος, vent, φίλος, ami. — Adaptation des plantes à la pollinisation par le vent.

Anthérozoïdes (du grec ἀνθροος, fleuri, ζῶον, animal, εἶδος, apparence). — Nom donné chez les plantes aux gamètes mâles mobiles grâce à des cils vibratiles.

Archégone (du grec ἀρχή, commencement, γόνος, naissance). — Nom donné chez les Muscinées, les Cryptogames vasculaires et les Gymnospermes, à l'organe femelle, aux premiers temps de son développement; l'archégone ressemble à une bouteille dont le ventre renferme l'oosphère et dont le col perméable sert à la pénétration des anthérozoïdes ou des gamètes immobiles.



Autogamie ERRERA et GEVAERT (du grec *αὐτός*, soi-même, *γάμος*, union). Pollinisation d'une fleur hermaphrodite par son propre pollen.

Autostérilité DARWIN. Stérilité d'une fleur hermaphrodite due à l'inefficacité de son propre pollen.

Basigamie PIROTTA et LONGO, non VAN TIEGHEM (du grec *βάσις*, base, *γάμος*, union). — Synonyme de Chalazogamie (v. ce mot). Pour VAN TIEGHEM, apparition de l'oosphère à l'extrémité inférieure du sac embryonnaire.

Blépharoplaste WEBER (du grec *βλέφαρον*, paupière, *πλασσειν*, former). — Organe destiné à former la bande ciliée des anthérozoïdes.

Brachybiostémones (plantes) DELPINO (du grec *βραχύς*, court, *βίος*, vie, *στήμων*, étamine). — Plantes dichogames protandres dont les anthères sont déjà fécondées lorsque les stigmates de la même fleur deviennent nubiles.

Brachybiostigmatiques (plantes) DELPINO (du grec *βραχύς*, court, *βίος*, vie, *στήγμα*, stigmaté). — Plantes dichogames protogynes, dont les stigmates sont fécondés quand commence la déhiscence des anthères.

Chalazogamie TREUB (du grec *χάλαζα*, chalaze, *γάμος*, union). — Mode de pollinisation caractérisé par la pénétration du tube pollinique à la base de l'ovule, c'est-à-dire à la chalaze.

Chasmogamie AXELL (du grec *χάσμα*, ouverture, *γάμος*, union). Propriété que possèdent la plupart des fleurs de s'épanouir. La chasmogamie est opposée à la cléistogamie caractérisée par la fermeture persistante des fleurs.

Chéirophtérophiles (plantes) BURCK. — Plantes pollinisées par les chauves-souris.

Cléistogamie KUNZ (du grec *κλειστός*, fermé, *γάμος*, union). — Propriété de certaines fleurs qui restent hermétiquement closes et sont cependant fécondées par autogamie.

Cléistopétalie ULE (du grec *κλειστός*, fermé, *πέταλον*, pétale). — Etat de certaines fleurs qui parcourent toutes les phases normales de leur développement, sans présenter de régression, mais qui n'ouvrent pas leur corolle.

Coenomonoécie KIRCHNER (du grec *κοινός*, commun, *μόνος*, un seul, *οἶκος*, maison). Etat sexuel caractérisé par

la présence sur un même pied de trois sortes de fleurs : fleurs hermaphrodites, fleurs mâles et fleurs femelles.

Corpuscule (du latin *corpuseulum*, diminutif de *corpus*, corps). — Nom donné quelquefois à l'archéogone des Gymnospermes.

Dichogamie SPRENGEL et la majorité des auteurs, non DELPINO (du grec *δίχζα*, séparément, *γάμος*, union). — Non-simultanéité dans la maturation des organes mâles et femelles d'une même fleur hermaphrodite. DELPINO appliquait le terme de dichogamie à la pollinisation entre fleurs de pieds différents.

Diclinie DE JUSSIEU (du grec *δίς*, deux, *κλίση*, lit). — Etat sexuel d'une plante dont les fleurs sont unisexuées, que cette plante soit monoïque ou dioïque.

Dioecie LINNÉ (du grec *δίς*, deux, *οικία*, maison). — Etat sexuel d'une espèce caractérisée par l'existence de deux sortes d'individus, les uns exclusivement mâles et les autres exclusivement femelles.

Enantiostylie LUDWIG (du grec *εναντιώσις*, état contraire, *σῦλος*, style). — Dimorphisme floral caractérisé par la présence sur un même pied de deux sortes de fleurs, les unes avec le style tourné vers la droite et les autres avec le style tourné vers la gauche.

Entomophilie. DELPINO (du grec *ἔντομον*, insecte, *φίλος*, ami). — Adaptation des plantes à la pollinisation par les insectes.

Gamète STRASBURGER (du grec *γάμος*, union). — Terme appliqué aux cellules sexuelles qui s'accouplent.

Gamotropiques (mouvements) LUDWIG (du grec *γάμος*, union, *τρέπω*, je tourne). — Mouvements des pièces florales capables de provoquer l'autogamie ou l'allogamie.

Gitonogamie ERRERA et GEVAERT (du grec *γείτων*, voisin, *γάμος*, union). — Pollinisation d'une fleur par du pollen d'une autre fleur du même pied.

Gynodimorphie UENKÜLL-GYLLENBAND (du grec *γυνή*, femme, *δίς*, deux, *μορφή*, forme). — Etat sexuel des plantes soit gynomonoiques, soit gynodioïques.

Gynodioecie DARWIN (du grec *γυνή*, femme, *δίς*, deux, *οικία*, maison). — Etat sexuel d'une espèce qui présente



deux sortes d'individus, les uns exclusivement hermaphrodites et les autres exclusivement femelles.

Gynoeecie URXKÜLL GYLLENBAND (du grec γυνή, femme, οἶκος, maison). — Etat sexuel des individus exclusivement femelles de certaines espèces, individus qui ne sont point accompagnés, comme dans la dioecie, d'individus exclusivement mâles.

Gynomonoecie DARWIN (du grec γυνή, femme, μόνος, un seul, οἶκος, maison). — Etat sexuel caractérisé par la présence sur le même pied de fleurs hermaphrodites et de fleurs femelles.

Hercogamie AXELL (du grec ἔρκος, obstacle, γάμος, union). — Etat d'une fleur hermaphrodite, dont les deux sexes sont adultes en même temps, mais chez lesquelles des dispositions mécaniques empêchent l'autogamie.

Hermaphroditisme (du grec Ἑρμῆς, Mercure, Ἀφροδίτη, Vénus). — Etat sexuel d'une fleur qui présente à l'intérieur d'une même enveloppe des organes mâles ou étamines et des organes femelles ou carpelles.

Hétérostylie HILDEBRAND (du grec ἕτερος, différent, στυλος, style). — Dimorphisme floral caractérisé par l'existence dans une même espèce de deux ou de plusieurs sortes d'individus différents par la longueur des styles de leurs fleurs.

Hydrophiles (plantes) DELPINO (du grec ὕδωρ, eau, φίλος, ami). — Se dit, en biologie florale, des plantes pollinisées par l'intermédiaire de l'eau.

Macrobiostigmatiques (plantes) DELPINO (du grec μακρός, grand, βίος, vie, στίγμα, stigmaté). — Plantes dichogames protogynes dont les stigmatés ne sont pas flétris quand commence la déhiscence des anthères.

Macrobiostémones (plantes) DELPINO (du grec μακρός, grand, βίος, vie, στήμων, étamine). — Plantes dichogames protandres dont les anthères existent encore lorsque les stigmatés deviennent nubiles.

Malacophiles (plantes) DELPINO (du grec μαλακός, mollusque, φίλος, ami). — Plantes adaptées à la pollinisation par les Mollusques.

Mésogamie PIROTTA et LONGO (du grec μέσος, moyen, γάμος, union). — Mode de pollinisation caractérisé par la pénétration du tube pollinique dans l'ovule par une région intermédiaire entre le micropyle et la chalaze.

Monoclirie (du grec μονός, un seul, κλίση, lit). — Synonyme d'hermaphroditisme (voy. ce mot).

Monoécie LINNÉ (du grec μονός, un seul, οίκια, maison) — Etat sexuel d'une plante caractérisé par la présence sur un même pied de fleurs mâles et de fleurs femelles.

Ornithophiles (plantes) DELPINO (du grec ὄρνις, oiseau, φίλος, ami). — Plantes adaptées à la pollinisation par les oiseaux.

Pléogamie LOEW (du grec πλείων, plus nombreux, γάμος, union). — Etat sexuel de certaines espèces qui sont en même temps gynomonœïques et gynodioïques ou bien andromonœïques et androdioïques ou enfin gynomonœïques, gynodioïques, andromonœïques et androdioïques à la fois.

Polygamie LINNÉ (du grec πολύς, multiple, γάμος, union). — Etat sexuel d'une plante qui porte à la fois des fleurs hermaphrodites et des fleurs mâles ou femelles, soit sur le même pied, soit sur des pieds différents.

Polygamie monoïque DARWIN (du grec πολύς, multiple, γάμος, union, μονός, un seul, οίκια, maison). — Etat sexuel caractérisé par la présence sur un même pied de trois sortes de fleurs : fleurs hermaphrodites, fleurs mâles et fleurs femelles.

Polygamie trioïque. DARWIN (du grec πολύς, multiple, γάμος, union, τρεις, trois, οίκια, maison). — Etat sexuel caractérisé par l'existence de trois sortes de fleurs, hermaphrodites, mâles et femelles et réparties chacune sur des individus différents.

Protandrie ou **Protérandrie** DELPINO (du grec πρώτος, premier, άνηρ, homme). — Forme de la dichogamie, dans laquelle les anthères d'une fleur hermaphrodite s'ouvrent avant que le stigmate soit nubile.

Protogynie ou **Protérogynie.** DELPINO (du grec πρώτος, premier, γυνή, femme). — Forme de la dichogamie, dans laquelle les stigmates sont nubiles avant l'ouverture des anthères.



Pseudo-cléistogamie HANSGIRG (du grec ψευδής, faux, κλειστός, fermé, γάμος, union). — Propriété que possèdent certaines fleurs de rester fermées sous l'influence de conditions extérieures particulières et de se féconder elles-mêmes, alors que, dans les conditions ordinaires, elles s'ouvrent normalement.

Subdioecie (du latin *sub*, presque et du grec δῖς, deux, οἰκία, maison). — Etat imparfait de la dioecie caractérisé dans la subdioecie mâle par la présence sur les individus mâles de quelques fleurs femelles au milieu d'une majorité de fleurs mâles et dans la subdioecie femelle par la présence sur les individus femelles de quelques fleurs mâles au milieu d'une majorité de fleurs femelles.

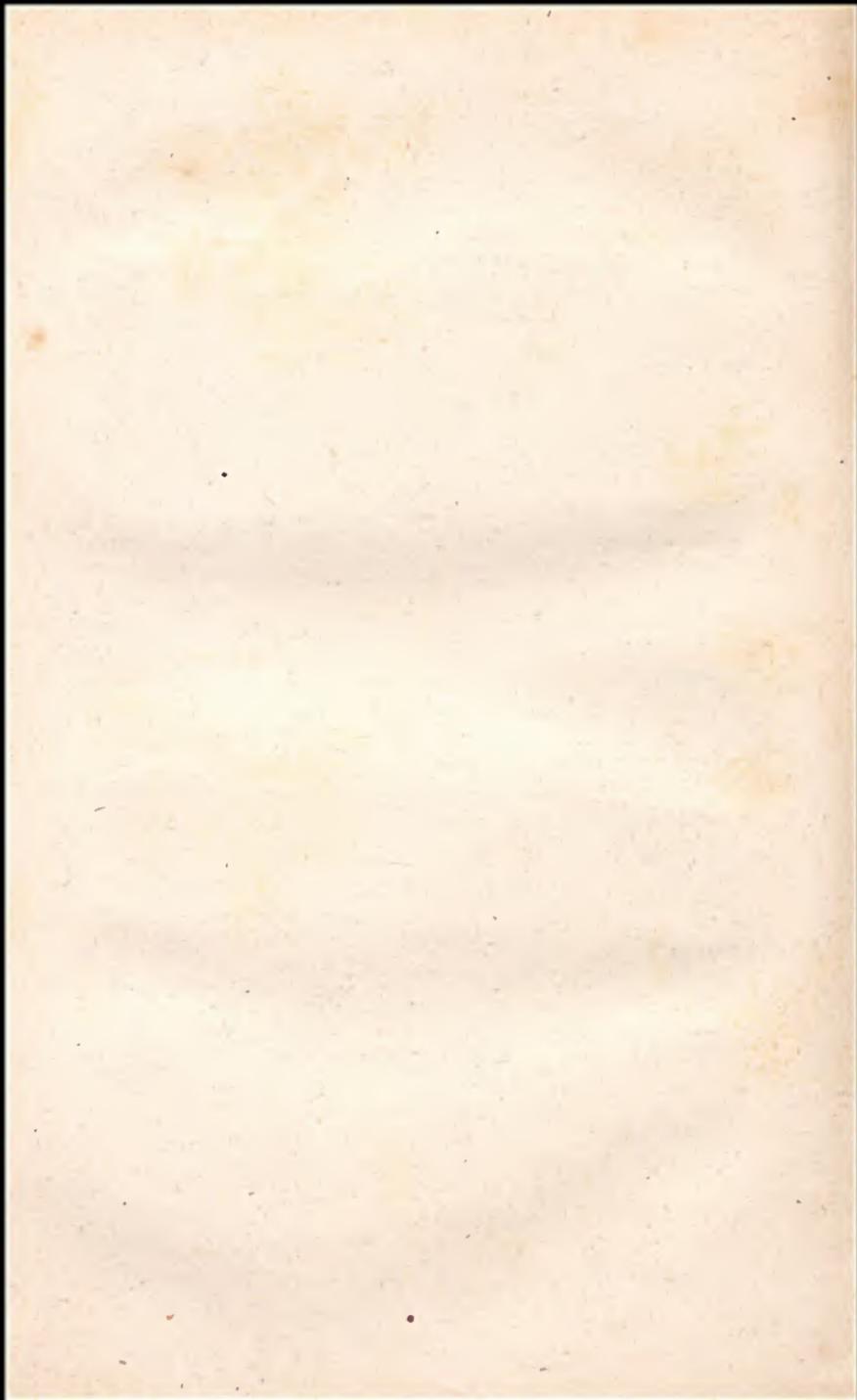
Trioeecie ERRERA et GEVAERT (du grec τρεῖς, trois, οἰκία, maison). — Synonyme de Polygamie trioïque (voy. ce mot).

Trimonoecie ERRERA et GEVAERT (du grec τρεῖς, trois, μονός, un seul, γάμος, union). — Synonyme de Polygamie monoïque (voy. ce mot).

Xénogamie ERRERA et GEVAERT (du grec ξένος, étranger, γάμος, union). — Pollinisation entre fleurs appartenant à des individus différents. La xénogamie est isomorphe (TSCHERMAK) quand les individus croisés appartiennent à la même variété et hétéromorphe (TSCHERMAK) quand ils appartiennent à des variétés, des races ou des espèces différentes.

Zoïdiophilie DELPINO (du grec ζῶον, animal, φίλος, ami). — Adaptation des plantes à la pollinisation par les animaux.

Zygomorphie (du grec ζυγός, joug, μορφή, forme). — Etat d'une fleur dont les pièces sont disposées suivant une symétrie bilatérale.



INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

N. B. — *Cet index correspond aux noms d'auteurs écrits dans le texte en petites capitales.*

- ALLEN GRANT. The Origin of flowers, *Cornhill Mag*, t. XXXVII, p. 534. 1877.
- AMICI (G.-B). 1. Osservazione microscopische sopra varie piante. *Atti d. soc. Italiana d. sc. Modene*, XIX. 1823.
- 2. Note sur le mode d'action du pollen sur le stigmate. Extrait d'une lettre d'Amici à Mirbel. *Ann. d. sc. nat. Bot*, XXI. 1830.
- ANDREAE (E.). Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duf der Blumen angezogen? *Beihefte z. Bot. Centralbl.*, XV, 1903.
- ANTENRIETH. De discrimine sexuali jam in seminibus plantarum dioicarum apparente. *Diss. inaug.*, Tubingen, 1821.
- ARBER (A.-N.) AND PARKIN (J.). On the origin of Angiosperms. *Linn. Soc. Journ.*, vol. XXXVIII. 1907.
- ASCHERSON (P.). Noch einige Bemerkungen über die Bestäubung bei *Juncus bufonius*. *Bot. Zeit.* 1871.
- ASCHKENASI (E.-K.). Note 3, p. 355, dans le travail de Nawaschin. *Bot. Centralbl.*, LXIII, 1895.
- AXELL Severin. Om anordningarna för fanerogama växternas befrukting. Stockholm 1869.
- BATALIN (A.). Die selbstbestäubung bei *Juncus bufonius*. *Bot. Zeit.* 1871.
- BEHRENS (W.-J.). Die Nektarien der Blüten. *Flora*, XXXVII. 1879.
- BELT Thomas. The naturalist in Nicaragua. London 1874.
- BENNETT (A.-W.). On the floral structure of *Impatiens fulva*. *The Journal of the Lin. Soc. Bot.* 1873.
- BENSON (M.). Contributions to the embryology of the Amentiferæ. *The Trans. of the Linnaean Soc. of London. Bot. Sér. II*, vol. III. 1893.
- BEYERINCK (M.-W.). Gynodiœcie bei *Daucus Carota*. *Nederl. Kruidk. Archief. Sér. 2*, p. 245-254. 1885.

- BILLINGS (F. H.). Chalazogamy in *Carya oliviformis*. *Bot. Gaz.*, XXXV, 1903.
- BLAIRINGHEM (L.). Mutation et traumatismes. *Bull. scient. de la France et de la Belgique*. 1907.
- BONNIER (G.). 1. Les Nectaires; étude critique anatomique et physiologique. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, VI^e série, VIII, p. 1-213. 1879.
- 2. Les fleurs et les insectes. *Rev. scient. de la France et de l'Etranger*. 2 avril, 1881.
- BOUVIER (F.-L.). 1. Quelques observations sur les insectes mellifères et leurs rapports avec les fleurs. *Bull. du Muséum*, IX, p. 92. 1903.
- 2. Les abeilles et les fleurs. *Revue générale des sciences*, XV. 1904.
- BREITENBACH (W.). Ueber *Asparagus officinalis*. Eine triöcische Pflanze. *Bot. Zeit.*, XXXVIII, p. 687-692. 1878.
- BRIOSI (G.) et TOGNINI (F.). Intorno alla anatomia della Canapa (*Cannabis sativa*). I. Organi sessuali. 119 p., 19 pl., Milan, 1894.
- BRONGNIART (A.). Mémoire sur la génération et le développement de l'embryon dans les végétaux phanérogames. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, XII, 1827.
- BURCK (W.). 1. Sur l'organisation florale chez quelques Rubiacées. *Ann. Jard. bot. de Buitenzorg*, III, p. 105-120, 1 pl. et vol. IV, p. 12-87, 3 pl. 1883-1884.
- 2. Über Kleistogamie im weiterem sinne und das Knight-Darwin'sche Gesetz. *Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg*, VIII, p. 122-164, 4 pl. col. 1890.
- 3. Die Mutation als Ursache der Kleistogamie. *Recueil des travaux botaniques néerlandais*, II. 1905.
- 4. Sur des plantes qui, à l'état sauvage, présentent le caractère de races intermédiaires dans le sens de la théorie de la mutation. *Archives néerlandaises des sciences exactes et naturelles*, sér. II, t. XI. 1906.
- BUSCALIONI (L.) et POLLACCI. Le Antocianine e il loro significato biologico nelle Plante. *Atti del Istituto botanico di Pavia*, VIII, 1904.
- CHATIN (A.). De l'hermaphrodisme dans ses rapports avec la



- mesure de la gradation des végétaux. *Bull. Soc. bot. France*, LXI, p. 386-390. 1894.
- CHODAT (R.). Sur la fréquence des formes hétérostylées dans le *Primula officinalis*. *Arch. des Sc. phys. et nat.* Genève, XIX, 1905.
- CORNU (M.). Note sur le *Melandrium dioicum* attaqué par l'*Ustilago antherarum*. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XVI: 1869.
- CURTIS (W.). *Flora Londinensis*, 1^o édit. 1777-1787.
- CORRENS (C.-E.). 1. Kulturversuche mit dem Pollen von *Primula acaulis*. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, VII. 1889.
- 2. G. Mendel's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XVII. 1900.
- 3. Experimentelle Untersuchungen über die Gynodioecie. *Ber. d. deutsch. Bot. Ges.* XXII. 1904.
- 4. Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihren Beeinflussbarkeit. *Jahr. f. Wiss. Botanik*, vol. XLIV. 1907.
- DAHL (Fr.). Die Insekten können Formen unterscheiden. *Zool. Anzeiger*, XII. 1899.
- DAMMER (N.). Beitrag zur Kenntnis der vegetalen Organe von *Limnobium stoloniferum* nebst einigen Betrachtungen über die phylogenetische Dignität von Dielinie and Hermaphroditism. Inaug. Diss. Berlin 1888.
- DARWIN (Ch.). 1. On the agency of Bees in their fertilisation of Papilionaceous flowers. *Gard. Chron.* 1857 1858.
- 2. De la fécondation des Orchidées par les insectes et des bons résultats du croisement. Traduction française de Rérolle. Paris, Reinwald, 1891.
- 3. Des effets de la fécondation croisée et de la fécondation directe dans le règne végétal. Traduction française de Heckel. Paris, Reinwald, 1877.
- 4. Des différentes sortes de fleurs dans les plantes



- de la même espèce. Traduction française de Heckel, Paris, Reinwald, 1878.
- DARWIN (Ch.). 5. De la variation des animaux et des plantes à l'état domestique, 2 vol. Traduction française de Barbier, Paris, Reinwald, 1879.
- DELPINO (F.). 1. Sull'opera « La distribuzione dei sessi nelle piante » del Prof. F. Hildebrand. Milan 1867.
- 2. Breve cenno sulle relazioni biologiche et genealogiche delle Marantaceae. *Nuovo Giorn. Bot. ital.* I, 4, Firenze. 1869.
- 3. Ulteriori osservazione sulla dicogamia-nel regno vegetale. *Atti della soc. ital. dell. sei. nat. in Milano*, XI et XII. 1868 et 1869, 1870 et 1875.
- 4. Über die Dichogamie in Pflanzenreiche. Glogau 1871.
- 5. Fécondation dans les Conifères. *Arch. Sci. Phys. Nat.*, XLIII. 1872.
- DÜSING (C.) Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. *Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss.* 1864.
- ENGLER (A.). Monog. Phanerog., V.
- ERRERA (Leo) et GEVAERT (G.). Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs. *Bull. Soc. bot. Belgique.* 1878.
- ERRERA (L.). Sur les caractères hétérostyliques secondaires des Primevères. *Recueil de l'Institut botanique de Bruxelles*, VI. 1905.
- FISCH (G.) Über die Zahlenverhältnisse der Geschlechter beim Hanf. *Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch.*, V. 1887.
- FOREL (Aug.). 1. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. Munich, 1901.
- 2. Sensations des Insectes. Critique des expériences faites dès 1887 avec quelques nouvelles expériences. *Rivista di Biologia generale.* 1901.
- FRANCHET (A.). Observations sur le groupe des *Leontopodium*. *Bull. Soc. bot. France*, XXXIX, 1892.
- FUJII (K.). On the morphology of the spermatozoid of *Ginkgo biloba*. *Bot. Magazine.* Tokyo, 1900.
- GÄRTNER (C.-F.). 1. Beiträge zur Kenntnis der Befruchtung. Stuttgart, 1844.



- GÄRTNER (C.-F.). 2. Versuche über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart, 1849.
- GIARD (A.). 1. Sur l'hermaphroditisme du *Lychnis dioica* atteint d'*Ustilago*. *C. R. Acad. d. sc. Paris*, t. 107. 1888.
- 2. Sur la castration parasitaire du *Lychnis dioica* par l'*Ustilago antherarum*, en collaboration avec Magnin, in Notes sur la castration parasitaire du *Melandryum vespertinum*. *Bull. scient. de la France et de la Belgique*. 1889.
- 3. Sur la transformation du *Pulicaria dysenterica* Gärtn. en une plante dioïque. *Ibid*, 1889.
- 4. Sur le passage de l'hermaphroditisme à la séparation des sexes par castration parasitaire unilatérale. *C. R. Acad. de sc. Paris*, t. CXXXIV. 1902.
- 5. Les variations de la sexualité dans les végétaux. *Comptes-Rendus des séances de la Société de biologie*, LVI. 1904.
- GILTAY (E.). Über die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. *Jahrb. f. wiss. bot.*, XL et XLIII. 1904 et 1906.
- GOEBEL (K.). Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. *Biolog. Centralbl.*, p. 673. 1904.
- GORKA (A.). Die Insekten und die Blumen. *Rovartani Lapok*, V., Analyse détaillée dans *Illustrierte Zeitschrift f. Entomol.*, I. 1900.
- GRAEBNER. Biologische Notizen. *Verh. der bot. Vereins der Provinz Brandenburg*, XXXV. 1893.
- GUIGNARD (L.). 1. Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées. *Ann. sc. Nat. Bot.* 7^e série. IV. 1886.
- 2. Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. *C. R. Acad. d. de Paris*, CXXVIII. 1899.
- GÜNTHART (A.). Beiträge zur Blütenbiologie der Cruciferen. Crassulaceen und der Gattung *Saxifraga*. *Biblioth. Bot.* LVIII. 1903.
- HAEBELLANDT (F.). Welche Einflüsse bedingen das Geschlecht der Hanfplanzen? *Fühlings landw. zeit.*, XXVI, 1877.
- HANSGING (A.). Nachträge zu meiner Arbeit, « Über die Verbreitung der reizbaren Staubfäden und Narben, sowie der sich

- periodisch oder blos einmal öffnenden und schliessenden. Blüten ». *Bot. Centralbl.*, Bd XLV. 1891.
- HART (J.-H.). *Natural History Notes. Bulletin of miscellaneous Information des Königl. Bot. Gartens zu Trinidad.* 1897.
- HECKEL. Cité d'après Darwin (3).
- HERBERT (W.). *Amaryllidaceae with a treatise on crossbred Vegetables*, 1837.
- HEYER (F.). *Untersuchungen über das Verhältnis des Geschlechtes bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen unter Berücksichtigung des Geschlechtsverhältnisses bei den Tieren und dem Menschen.* Diss. 55 p., Halle. 1883.
- HENSCHEL (A.). *Von der Sexualität.* Breslau, 1820.
- HILDEBRAND (Friedrich). 1. On the impregnation in Orchids as a proof of the two different effects of the pollen. *Ann. and Mag of Nat. Hist.* Sér. III., vol. XII. 1863.
- 2. Ueber die Befruchtung von *Asclepias Cornuti* *Bot. Zeit.* XXIV. 1866.
- 3. Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen, Leipzig, 1867.
4. Ueber die Geschlechtsverhältnisse bei den Compositen. *Verh. der Leop. Carol. Acad.*, XXXV. 1869.
- 5. Ueber die Bestäubungsvorrichtungen bei den Fumariaceen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, VII. 1870.
- 6. Ueber die Empfindlichkeit gegen Richtungsveränderungen bei Blüten von *Cyclamen*-arten. *Bot. Zeit.* 1895.
- HIRASE (G.). 1. Etudes sur la fécondation et l'embryogénie du *Ginkgo biloba*. *Journ. Coll. Sc. Imp. Univ., Tokyo*, 1895.
- 2. Untersuchungen über des Verhalten des Pollens von *Ginkgo biloba*. *Bot. Centralbl.* LIX. 1897.
- 3. Etudes sur la fécondation et l'embryogénie du *Ginkgo biloba* (second mémoire). *Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo*, 1898.
- HOFFMANN (H.). 1. Zur Geschlechtsbestimmung. *Bot. Zeit.* 1871.
2. Über Sexualität. *Bot. Zeit.* 1885.



- HOFMEISTER (W.). Allgemeine Morphologie der Gewächse. 1868.
- IKENO (S.). 1. The spermatozooids of *Cycas revoluta* (en japonais). *Bot. Magazine*. Tokyo, 1896.
- 2. Vorläufige Mittheilung über die Spermatozoiden bei *Cycas revoluta*. *Bot. Cent.* LIX, 1897.
- 3. Zur Kenntnis des sogenannten « centrosomähnlichen Körpers » im Pollenschlauch der Cycadeen. *Flora*, 1898.
- IKENO (S.) AND HIRASÉ (S.). Spermatozoiden in Gyniospermen. *Ann. Bot.*, II, 1897.
- JOST (L.). Zur Physiologie des Pollens. *Ber. der deutsch. Bot. Ges.* XXIII, 1905.
- JURIE (A.). Sur un cas de déterminisme sexuel produit par la greffe mixte. *C. R. Acad. d. Sc.*, t. CXXXIII, 1901.
- KERNER V. MARILAUN. 1. Die Schutzmittel des Pollens gegen die Nachteile vorzeitiger Dislocation und gegen die Nachteile vorzeitiger Befruchtung. 71 p. Innsbruck, 1873.
- 2. Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Vienne, 1876.
- 3. Pflanzenbeben, 2 vol. Leipzig et Vienne, 1891.
- KIENITZ-GERLOFF. Analyse du travail de PLATEAU (2). *Bot. Zeit.*, LIV, page 123, 1896.
- KIRCHNER (O.). 1. Flora von Stuttgart. 1888.
- 2. Beiträge zur Biologie der Blüten. *Prog. d. 72. Jahresfeier d. kgl. Württemberg landwirtsch. Akademie Hohenheim*. Stuttgart, 1890.
- KLEBS (G.). Ueber Variationen der Blüten. *Jahr. f. wiss. Bot.*, XLII, 1905.
- KNOP (W.). Untersuchungen über die Ernährung der Pflanze. *Ber. vom. Neuen landwirt. Inst. der Univ. Leipzig*, 1881.
- KNUTH (P.). Handbuch der Blütenbiologie unter zugrundelegung von Hermann Möllers Werk : Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. 1^{er} vol., 81 fig. et 2^e vol., 420 fig. Leipzig, 1898.
- KNIGHT (A.). An account of some Experiments on the Fecundation of Vegetables. *Philosophical Transactions*, II, 1799.

- KOERLEUTER (J.-G.). Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig, 1761, nebst Fortsetzungen, 1, 2 et 3. Leipzig, 1763, 1764, 1766.
- KRONFELD (M.). Zur Blumenstetigkeit der Bienen und Hummeln, *Verhandl. K. K. Zool. bot. Gesellsch. Vienne*, 38, 1888.
- KUHN (M.). Einige Bemerkungen über *Vandellia* und den Blütenpolymorphismus. *Bot. Zeit.*, 1867.
- KUNTZE (O.). Schutzmittel der Pflanzen. *Bot. Zeit.*, 1877.
- LAURENT (E.). De l'influence de l'alimentation minérale sur la production des sexes chez les plantes dioïques. *C. R. Ac. d. sc. Paris*, t. CXXXVII, 1903.
- LAURENT (J.). Une nouvelle hypothèse sur le déterminisme du sexe. *Ass. Franç. p. Avanc. des Sciences. Congrès de Lyon*, 1906.
- LECLERC DU SABLON. Recherches sur les fleurs cléistogames. *Revue de botanique*, XII, 1900.
- LECOQ (H.). De la fécondation indirecte dans les végétaux. *C. R. Acad. d. sc. de Paris*, t. LIV, 1862.
- LEYDNECKER. In *Landw. Wochenbl. d. K. K. Ackerbauministerium*, p. 209. Vienne, 1870.
- LIGNIER (O.). Le fruit des Bennettitées et l'ascendance des Angiospermes. *Bull. soc. bot. de France*, t. LV, Mémoire 13, 1908.
- LOEW (E.). 1. Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterial, 8^e, VIII, 424, p. Stuttgart, 1894.
- 2. Einführung in die Blütenbiologie auf historischen Grundlage. Berlin, 1895.
- 3. Bemerkungen zu W. Burek's Abhandlung über die Mutation als Ursache der Kleistogamie. *Biol. Centralbl.*, XXVI, 1906.
- LONGO (B.). 1. La mesogamia nella commune *Zucca (Cucurbita pepo)*. *Rend. de R. Acad. dei Lincei*, X, 1901.
- 2. Sul significato del percorso endotropico del tubetto pollinico, *ibid.*, X, 1901.
- 3. Ricerche sulle Cucurbitaceae e il significato del

- percorso intercellulare (endotropico) del tubetto pollinico. *R. Acc. dei Lincei. Memoria.* 1903.
- LONGO (B.). 4. Aerogamia aporogama nel Fico domestico. (*Ficus Carica* L.). Nota preliminare. *Ann. di Botanica*, VII. 1905.
- 5. Ricerche sul Fico e sul Caprifico. *R. d. R. Acc. dei Lincei*, sér. V, 15. 1906.
- LUBBOCK (J.). 1. *Ants, Bees and Wasps*, 3^e éd. 1882.
- 2. On the senses, instincts and intelligence of animals with special references to Insects. *Intern. scientific*, sér. LXV. London, 1888.
- LUDWIG (F.). 1. Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. *Biol. Centralb.*, IV. 1884-1885.
- 2. Biologie der Pflanzen. Stuttgart. 1895.
- MAGNIN (Ant.). 1. Sur la castration parasitaire du *Lychnis dioica* par l'*Ustilago antherarum*. *C. R. Ac. des Sc. Paris*, t. CVII. 1888.
- 2. Sur l'hermaphroditisme du *Lychnis dioica* atteint d'*Ustilago* in Note sur la castration parasitaire de *Melandryum vespertinum*, en collaboration avec Giard. *Bull. Scient. de la France et de la Belgique*. 1889.
- 3. Recherches sur le polymorphisme floral, la sexualité et l'hermaphroditisme parasitaire du *Lychnis vespertina*. *Ann. de la soc. bot. de Lyon*. 1889.
- 4. Nouvelles observations sur la sexualité et la castration parasitaire. *C. R. Acad. d. sc. de Paris*, t. CXV. 1892.
- MANGIN (L.). Recherches sur le pollen. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXIII. 1886.
- MASSART (J.). Sur la pollination sans fécondation. *Bull. du Jard. bot. de l'Etat. Bruxelles*, 1902.
- MATTEI (G.E.). L'entomofilia nelle Cupulifere. *Contr. alla Biol. veget. di Borzi*, vol. IV. 1905.
- MAUZ (F.). Versuche und Vorschläge über die Verbesserung des Hanfbaues. *Kand. d. med.* 1822.
- MEEHAN (Th.). Dimorphism in *Mitchella repens*. *Proc. Acad. Nat. sc. Philadelphie*. 1878.

- MENDEL (G.). 1. Versuche über Pflanzen hybriden. *Verhandl. des natur. Vereins in Brünn*. 1866.
- 2. Über Hieracium Bastarde. *Ibid.* 1870.
- MESNARD (E.). Recherches sur le mode de production des parfums dans les fleurs. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXV. 1892.
- MIYOSHI (M.). Über Reizbewegungen der Pollenschläuche. *Flora*, LXXVIII. 1894.
- MOHL (H. von). Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten. *Bot. Zeit.* 1863.
- MOLISCH (H.). Zur Physiologie des Pollens mit besonderer Rücksicht auf die chemotropischen Bewegungen der Pollenschläuche. *Akad. d. Wiss. Vienne*. 1893.
- MOLLIARD (M.). 1. Recherches sur les cécidies florales, 1895.
- 2. De l'hermaphroditisme chez la Mercuriale et le Chanvre. *Revue générale de botanique*, X. 1898.
- 3. De l'influence de la température sur la détermination du sexe. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXXXVII. 1898.
- MÜLLER (Fritz). 1. Über einige Befruchtungserscheinungen. *Bot. Zeit.*, XXVII. 1869.
- 2. Die untergattung. *Nidulariopsis* Mez. *Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, XIII. 1895.
- MÜLLER (Hermann). 1. Beobachtungen an westfälischen Orchideen. *Verh. des Naturh. Vereins der pr. Rheinlande und Westphalens*. 1868.
- 2. Über die Anwendung der Darwinschen Theorie auf Blumen und blumenbesuchende Insekten. *Ibid.* 1869.
- 3. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntnis des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur, 152 fig., VIII et 478 p. in-8. Leipzig, 1873.
- 4. Die Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben 173 fig., 611 p. in-8. Leipzig, 1881.
- 5. Die Vielgestaltigkeit der Blumenköpfe von *Centaurea Jacca*. *Kosmos*, XI. 1882.



- MÖLLER (H.). Versuche über die Farbenliebhaberei der Honigbiene. *Kosmos*, VI. 1882.
- MÜLLER-THURGAU (H.). 1. Welche Umstände beeinflussen die Entstehung und das Wachsthum der Trauben beeren. 1888.
- 2. Abhängigkeit der Ausbildung der Traubenbeeren und einiger anderer Früchte von der Entwicklung der Samen. *Landw. Jabr. der Schweiz*, 135 p., 4 pl., XII.
- MURBECK (Sv.). Über das Verhalten des Pollenschlauches bei *Alchemilla arvensis* L. Scop. und das Wesen der Chalazogamie. *Lunds Univ. Arsskr.*, XXXVI. 1901.
- NAEGELI (C. V.). 1. Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art. p. 22. Munich, 1865.
- 2. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 36 fig., 834 p. Munich, 1883.
- NAWASCHIN (S.). 1. Zur Embryobildung der Birke. *Bull. Acad. Imp. Sc. de St-Petersbourg*, t. XXXV, 1892.
- 2. Ueber die gemeine Birke (*Betula alba* L.) und die morphologische Deutung der Chalazogamie. *Ibid.*, t. XLII. 1894.
- 3. Neue Ergebnisse über die Embryologie der Hasel (*Corylus Avellana*). *Bot. Centralbl.*, t. LXIII. 1895.
- 4. Ein neues Beispiel der Chalazogamie. *Bot. Centralbl.*, vol. LXIII. 1895.
- 5. Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamie. *Corylus Avellana* L. *Bull. Acad. Imp. de sc. de St-Petersbourg*, vol. X. 1898.
- 6. Ueber das Verhalten des Pollenschlauches bei der Ulm. *Ibid.*, vol. VIII. 1898.
- 7. Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella*. *Ibid.*, IX. 1898.
- OTTAVI. Impollinazione nei fiori delle vite. Casale 1880.
- PÉREZ (J.). 1. Notes zoologiques. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, XLVII. 1894.
- 2. De l'attraction exercée par les couleurs et les odeurs

- sur les Insectes. *Mém. de la soc. des Sc. phys. et nat. de Bordeaux*, III. 1903.
- PERSOON. In *Usteri's Annalen*, II. Stuck. 1794.
- PIROTTA (E.) et LONGO (B.). 1. Osservazioni e ricerche sulle Cy-nomoriaceae Eichl. con considera-zioni sul percorso del tubo polli-nico nelle Angiospermi inferiori. *Ann. de R. Inst. Bot. di Roma*, IX. 1900.
- 2. Basigamia, Mesogamia, Acroga-mia. *Rend. d. R. Accd. dei Lincei* IX. 1900.
- PLATEAU (F.). 1. Le sens des Insectes peut-il être mis en défaut par les fleurs artificielles ? *Assoc. française pour l'avanc. des Sc. Congrès de Clermont-Ferrand*. 1876.
- 2. Comment les fleurs attirent les Insectes. Re-cherches expérimentales. *Bull. de l'Acad. roy. des sc. de Belgique*, XXX, XXXII, XXXIV. 1895, 1896, 1897.
- 3. Nouvelles recherches sur les rapports entre les insectes et les fleurs. *Mem. de la Soc. zool. de France*. 1898, 1899, 1901.
- 4. La vision chez l'*Anthidium manicatum*. *Ann. de la soc. entom. de Belgique*, XLIII. 1899.
- 5. Expériences sur l'attraction des insectes par les étoffes colorées et les objets brillants. *Ibid*, XLIV. 1900.
- 6. Observations sur le phénomène de la constance chez quelques Hyménoptères. *Ibid*, XLV. 1901.
- 7. Observations sur les erreurs commises par les Hyménoptères visitant les fleurs. *Ibid*, XLVI. 1902.
- 8. Les Pavots décorollés et les insectes visiteurs. *Bull. de l'Acad. roy. des sciences de Belgique*. 1902.
- 9. Note sur l'emploi des récipients en verre dans l'étude des rapports entre les insectes et les fleurs. *Ibid*, 1905.



- PLATEAU (F.). 10. Les fleurs artificielles et les insectes. *Ibid.* 1905.
- 11. Note sur l'emploi d'une glace étamée dans l'étude des rapports entre les insectes et les fleurs. 1905.
- 12. Le Macroglosse. Observations et expériences. 1905.
- RICHER (P.). Recherches expérimentales sur la pollinisation. Paris, 1905.
- ROMANES (G.-J.). L'évolution mentale chez les animaux, trad. franç. de Varigny. Paris, 1884.
- ROYER (Ch.). Flore de la Côte-d'Or. 1881.
- ROZE (E.). *L'Ustilago Caricis*, Fuckel (*U. urceolorum*, Tul.) aux environs de Paris. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXV. 1888.
- SACHS (J.). Über Wachstumsperiode und Bildungsreize. *Flora*, 1893.
- SCHLVER (F.-J.). Kritik der Lehre von den Geschlechte der Pflanze. Heidelberg, 1812.
- SCHVELY (A.-F.). Contribution to the life-history of *Amphicarpea monoica*. *Publications University Pennsylvania New*, sér. I. 1897.
- SCHÜRÖDER (Chr.). Experimentelle studien über den Blütenbesuch, besonders der *Syritta pipiens*. *Allg. Zeitschrift. f. Entomol.*, VI. 1901.
- SCHULZ (A.). Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen CASSEL, I, 1888; II, 1890.
- SERNANDER (R.). Über postflorale Necktarien. *Botaniska Studien, hommage à Kjellman*. Upsal, 1906.
- SOLMS-LAUBACH. Graf zu (H.). Die Herkunft, Domestikation und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaums. *Ficus Carica* L. *Abh. Kön. Gesel. d. Wiss. Göttingen*. 1892.
- SPRENGEL (K.-Christian). Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen, in-4°. Berlin, 1793.
- SPRUCE (R.). The sexuality of Plants. *Gard. Chron.* 1870.
- STRASBURGER (Ed.). 1. Die Bestäubung der Gymnospermen. *Jenaische Zeitschr.*, VI. 1871.
- 2. Über fremdartige Bestäubung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, XVII. 1886.
- 3. Versuche mit diöcischen Pflanzen in



- Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. *Biol. Centralbl.*, vol. XX, 1900.
- THURY. Mémoire sur la loi de production des sexes chez les plantes, les animaux et l'homme. *Arch. Biol.* Genève, 1863 et 1864.
- TRADUT. La caprification en Algérie. *Revue de Viticulture*, XVI, 1901.
- TRELEASE (W.). 1. On the fertilisation of *Symplocarpus foetidus*. *Amer. Nat.*, XIII, 1879.
- 2. Nectar what it is and some of its uses. Washington, 1879.
- TREUB (M.). 1. Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg.*, III, 1883.
- 2. Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, X, 1891.
- TSCHERMAK (E.). 1. Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. *Zeitschr. f. das landw. Versuche in Oesterreich*, 1900.
- 2. Über dem Einfluss der Bestäubung auf die Ausbildung der Fruchthüllen. *Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, XX, 1902.
- TULASNE (C. et L.-R.). Mémoire sur les Ustilaginées comparées aux Urédinées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, p. 12-127, 1847.
- UEXKÜLL-GYLLENBAND VON (M^{mc}). Phylogenie der Blütenformen und des Geschlechtsverteilung bei den Compositen. *Bibliot. botan.*, LII, 1901.
- ULE (E.). Über die Blüteneinrichtung von *Purpurella cleistoflora* (*cleistopetala*), einer neuen Melanostomace. *Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, XIII, 1895.
- VAUCHER (S.-P.-E.). Histoire physiologique des plantes d'Europe. 4 vol. in-8, 1841.
- VÖCHTING (H.). 1. Ueber Zygomorphie und deren Ursachen. *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, XVII, 1886.
- 2. Ueber transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen, 1892.
- 3. Ueber den Einfluss der Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüte. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, XXV, 1893.
- VRIES (Hugo de). 1. Sur la loi de disjonction des hybrides. *C. R. Acad. de Sc. Paris*, 1900.

- VRIES (Hugo de). 2. Die Mutations Theorie, 2 vol., Leipzig, 8°, 1901-1903.
- VULLEMIN (P.). Sur les effets du parasitisme de l'*Ustilago antherarum*. *C. R. Acad. d. Sc. Paris*, t. CXIII, 1891.
- WEBER (H.-J.). 1. Peculiar structures occurring in the pollen tub of *Zamia*. *Bot. Gaz.*, XXIII, 1897.
- 2. The development of the antherozoids of *Zamia*. *Bot. Gaz.*, XXIV, 1897.
- 3. Notes on the fecundation of *Zamia* and the pollen tube apparatus of *Gingko*, XXIV, 1897.
- 4. Spermatogenesis and fecundation in *Zamia*. *Bureau of Plant Industry U. S. Dept. Agr.*, II, 1901.
- WEISMANN (A.). 1. Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle. Trad. franç. de VARIGNY, Paris, Reinwald, 1892.
- 2. Vorträge über Descendenztheorie, I, 1902.
- WENT (F.). Über Zwecklosigkeit in der lebenden Natur. *Biol. Centralb.*, XXVII, 1907.
- WERY (Joséphine). Quelques expériences sur l'attraction des abeilles par les fleurs. *Recueil de l'Institut botanique Leo Errera*, VI, 1906.
- WILLIS. On Gynodiöcism (third paper) with a preliminary note upon the origin of this and similar phenomena. *Proc. of the Cambridge Phil. Soc.*, VIII, 1893.
- WILSON (Ast.). On the Nectar of Flowers. *Brit. ass. Rep.*, 1878.
- WIRTGEN. *Verhandlung d. naturh. V. für Rheine und Westphalen*, V, 1848.
- WITTMACK (L.). The nectarcups of the Marcgraviaceae. *Gard. Chron.*, XIV, 1879.
- ZINGER (N.). Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Blüten und Inflorescensen bei *Cannabis sativa*. *Flora*, LXXXV, 1898.
-



TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS
ET DES MATIÈRES

	Pages		Pages
Abeilles (fig. 67).	268	AMICI	135
<i>Abutilon Darwinii</i>	256	<i>Ammannia latifolia</i>	188
<i>Abutilon vexillarium</i> m.	281	<i>Amphicarpea</i>	219 220
<i>Aecia</i>	122	<i>Amphicarpea monoica</i>	
<i>Acalypha</i>	68		212 219
Acrogamic.	138	<i>Amsinckia</i>	241
<i>Aceras Anthropophora</i>	229	<i>Anaphalis yedoensis</i>	85
<i>Actaea</i>	118	<i>Anchusa</i>	40 163
<i>Adoxa</i>	28	ANDREAE	330
Adynamandrie	255	Andrène	267
<i>Aethusa Cynapium</i>	37	Androdimorphie	93
Agamandroecie	85	Androccie	85
Agamohermaphroditisme	85	Androdioecie	32 38
Agamogynoccie	85	Andromonoccie 32, 35	85
Agamogyuomonoccie	85	<i>Andromeda polifolia</i>	281
<i>Ageratum mexicanum</i>	281	<i>Androsace</i>	122
<i>Agraphis nutans</i>	126	<i>Anemone alpina</i>	286
<i>Alchemilla arvensis</i>	138	<i>Anemone nemorosa</i>	286
<i>Alisma natans</i>	187	<i>Anemone ranunculoides</i>	286
ALLEN GRANT	277	<i>Anemone sylvestris</i>	286
Allogamie	158	Anémophiles (pl.) 260-	263
Allogamiques (structures).	165	Anémophilie	67
<i>Alocasia odorata</i>	266	<i>Anona</i>	213
<i>Althaea rosea</i>	322	<i>Antennaria alpina</i>	71
<i>Amaryllis formosissima</i> (fig. 38).	182	<i>Antennaria carpathica</i>	85
		<i>Antennaria dioica</i> (fig. 14, 82, 86).	79



358 TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES

	Pages		Pages
ANTENRIETH	54	Autogamiques (structu-	
<i>Anthemis Cotula</i> (fig. 12).	76	res)	161
<i>Anthemis nobilis</i> . . . 76	77	Autostérilité	255
Anthérozoïdes.	128	AXELL 10	225
<i>Anthidium manicatum</i> . .	325	<i>Azulea</i>	151
<i>Anthocoris</i>	275	<i>Ballota nigra</i>	162
Anthophores	268	<i>Bartsia</i>	262
<i>Anthriscus vulgaris</i> . . .	37	Basigamie	138
<i>Anthurium Andraeanum</i> .	281	BATALIN.	187
<i>Anthurium coriaceum</i> . . .	266	<i>Bauhinia mcgalandra</i> . .	264
<i>Anthurium Martianum</i> . .	266	<i>Begonia</i>	29
<i>Antirrhinum majus</i>	324	BEHRENS	289
<i>Aphalanthera</i>	230	BENNETT 191	196
<i>Apocynum androsaemifo-</i>		BENSON 136	145
<i>lium</i>	275	<i>Berberis</i> (fig. 33). . . .	163
ARBER et PARKIN. 90	91	<i>Berula angustifolia</i> . . .	37
<i>Aristolochia Clematitis</i>		<i>Betula alba</i>	139
252	275	BEYERINCK	100
<i>Aronicum Clusii</i>	76	<i>Biota</i>	120
<i>Arrhenatherum elatius</i> ,		BLARINGHEM	54
(fig. 63).	261	<i>Blastophaga</i> (fig. 77, 78,	
<i>Artabotrys</i>	213	79). 301, 302, 303,	
<i>Artabotrys Blumei</i>	188	305, 306, 307	308
<i>Artabotrys suaveolens</i> . .	188	<i>Blastophaga grossorum</i> .	272
<i>Arum</i>	295	Blépharoplastes, 130, 131	132
<i>Arum maculatum</i>	275	<i>Bombus</i>	271
<i>Asarum europacum</i>	275	BONNIER. 16, 289, 299	318
ASCHERSON	187	Bourdons (fig. 67)	370
ASCHKENASI.	138	<i>Bougainvillea</i>	281
<i>Asclepias syriaca</i>	275	BOUVIER 286	318
<i>Asparagus officinalis</i> . .	41	Brachybiostémones (plan-	
<i>Asperula taurina</i>	40	tes)	250
<i>Aspidistra</i>	121	Brachybiostigmatiques	
<i>Atriplex</i>	33	(plantes).	250
<i>Atrapa Belladonâ</i>	126	<i>Brachylacna dentata</i> . . .	85
<i>Aucuba japonica</i>	54	<i>Brachylacna neriiifolia</i> (fig.	
Autogamie.	158	9).	74
Autogamie succédanée .	165	<i>Brassica oleracea</i>	322

TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES 359

	Pages		Pages
BRIOSI et TOGNINI	43	<i>Catasetum</i>	231
BRONGNIART	134	<i>Catasetum saccatum</i>	231
<i>Brunella vulgaris</i>	34	<i>Cattleya</i>	188 213
<i>Bryonia dioica</i>	50 53	<i>Centaurea alpina</i>	298
<i>Bulbophyllum</i>	230	<i>Centaurea Jacea</i> (fig. 3, 6)	54, 86 169
<i>Bupleurum falcatum</i>	37	<i>Centaurea rathenica</i>	298
<i>Bupleurum longifolium</i>	37	<i>Centunculus minimus</i>	162
<i>Bupleurum tenuissimum</i>	37	<i>Cerastium Bibersteinianum</i>	57
BÜRCK. 36, 37, 104, 188	241	<i>Cerastium vulgatum</i>	126
BUSCALIONI et POLLACCI	280	<i>Ceratophyllum</i>	259
<i>Calanintha Clinopodium</i>	34	<i>Chacrophyllum aromati-</i>	
<i>Caleana</i>	230	<i>can</i> (fig. 35)	167
<i>Catendula</i>	70 87	Chalazogamie	136
<i>Calendula fraticosa</i>	70	<i>Chamaecyparis</i>	120
<i>Callistemon</i>	122	Chanvro	43 43
<i>Calluna vulgaris</i>	262	Chasmodgamie	24
<i>Calothamnus</i>	122	CHATIN	29
<i>Caltha palustris</i>	39 281	<i>Cheiranthus</i>	151
<i>Campanula</i>	122	Cheiroptérophiies (plan-	
<i>rotundifolia</i>		<i>tes</i>)	264
(fig. 61)	251	<i>Chelidonium majus</i>	286
<i>Cannabis sativa</i>	44 53	<i>Chenopodium glaucum</i>	40
Caprification	300 308	<i>Chenopodium Vulvaria</i>	40
Caprifiguiier (fig. 73, 74,		<i>Chrysanthemum</i>	325
75, 81, 82)	300 308	<i>Chrysanthemum Leacan-</i>	
<i>Capsella Barsa-pastoris</i>		<i>themum</i> . 77, 78, 84	266
(fig. 18, 207)	112	<i>Chrysosplenium alternifo-</i>	
<i>Cardamine chelidonia</i>	293	<i>lium</i>	266
<i>Cardamine chenopodifolia</i>		<i>Cichorium Intybas</i>	117
(fig. 46)	202 212	Ciguë (petite)	37
<i>Carex praecox</i>	65	<i>Cintractia caricis</i>	65
<i>Castanea</i>	69	<i>Circaea</i>	275
<i>Castanopsis</i>	69	Cléistogamie . 24, 184	223
Castration	51	Cléistopétales (plantes)	221
Castration parasitaire	63	<i>Clematis Hilarii</i>	54
» amphigène	63	<i>Clinopodium vulgare</i>	26
» androgène.63	64	Coenomonoecie	32
» thélygène. 63	65		

360 TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES

	Pages		Pages
Coléoptères	275	DARWIN. 6, 31, 41, 50,	
<i>Collomia grandiflora</i>	207	98, 247, 225, 244	311
<i>Commelina benegalensis</i>	212	<i>Duacas Carota</i>	100
<i>Conium maculatum</i>	37	<i>Decodon verticillatum</i>	241
<i>Coniza saxatilis</i> (fig. 10).	74	<i>Delphinium Ajacis</i>	324
<i>Coniza stricta</i>	78	DELPINO. 10, 66, 247,	
<i>Convolvulus</i>	40	262	263
<i>Cordia</i>	241	<i>Dendrobium</i>	230
CORNU	56	<i>Dendrobium nobile</i>	143
CORRENS. 95, 99, 102,		<i>Dianthus glaucialis</i>	162
107, 222, 248	299	<i>Dianthus neglectus</i>	162
<i>Coryanthes macrantha</i>	232	Dichogamie . 22, 249	254
<i>Corydalis</i>	294	Diclinie.	28
<i>Corydalis cava</i>	255	<i>Dictamnus Fraxinella</i>	322
<i>Corydalis lutea</i>	117	<i>Digitalis</i>	163
Couleurs des fleurs	277	<i>Digitalis purpurea</i>	322
Cratiri	303	<i>Dionysia</i>	240
<i>Crithmum maritimum</i>	37	<i>Dioscorea bonariensis</i>	54
<i>Cryphiacanthus barbadensis</i>	212	<i>Dipsacus</i>	125
<i>Cucumis</i>	29	Diptères	274
<i>Cucurbita</i>	29	Djeha	303
<i>Cucurbita Pepo</i> (fig. 20),		Dokkar (fig. 82)	302
138	116	<i>Doronicum caucasicum</i> . 77	84
<i>Cucurbita verrucosa</i> (fig.		<i>Dracocephalum moldavicum</i>	34
20)	116	<i>Drosera rotundifolia</i>	214
<i>Cupressus</i>	120	<i>Dryandra</i>	266
CURTIS	235	<i>Dryas octopetala</i>	39
<i>Cyathocalyx</i>	213	Duplicature	25
<i>Cyathocalyx zeylanica</i>	188	<i>Echium</i>	48
<i>Cycas</i>	129	<i>Echium vulgare</i>	34
<i>Cyclamen</i>	262	Enantiostylie	287
<i>Cynomorium coccineum</i>	137	ENGLER	266
<i>Cypripedium</i>	118	Englosse	268
<i>Cypripedium Calceolus</i>	143	Entomophiles (plantes)	
DAHL	324	266	276
<i>Dahlia variabilis</i>	322	Entomophilie	67
DAMMER	66	<i>Eperua falcata</i>	264

TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES 361

	Pages		Pages
<i>Epidendrum</i>	188	Figuier (fig. 76), 300, 304	
<i>Epilobium</i>	313	307	308
<i>Epilobium angustifolium</i> (fig. 37)	40	Fioroni	302
<i>Epipactis</i>	230	Fisch	43
<i>Epiphyllum truncatum</i>	181	Fleurs à pollen	286
Erable argenté	55	FOREL	326
<i>Eria stellata</i>	143	Forficule	275
<i>Erica caraca</i>	262	Forniti	303
<i>Erica pedunculata</i>	281	<i>Fraxinus excelsior</i>	32
<i>Erigeron</i>	75	<i>Freyciaetia</i>	264
<i>Erigeron alpinus</i> (fig. 3)	33	<i>Fritularia persica</i>	148
<i>Erodium cicutarium</i> (fig. 72)	26	FGH	120
<i>Erodium cicutarium pum- pinellifolium</i>	26	<i>Funkia</i>	151
ERRERA	238	<i>Galanthus</i>	162
ERRERA et GEVAERT. 14, 67, 99, 165	317	<i>Galeobdolon</i>	278
<i>Eryngium maritimum</i>	37	GARTNER	5
<i>Erythrozyton</i>	240	<i>Galeopsis</i>	162
<i>Eschscholtzia</i>	256	Gamotropiques (mouve- ments)	163
<i>Eschscholtzia californica</i>	256	<i>Gentiana</i>	122
<i>Euanthiostrobile</i>	90	<i>Gentiana Andrewsii</i>	221
<i>Eumenes</i>	272	<i>Gentiana Pneumonanthe</i>	214
<i>Eupatorium cannabinum</i> (fig. 34)	168	<i>Geranium</i>	40
<i>Euphorbia Paralias</i>	68	<i>Geranium macrorrhizum</i>	33
<i>Euphrasia</i>	122	<i>Geranium pratense</i> (fig. 17)	95
<i>Euphrasia officinalis</i> . 26, 104	219	<i>Geranium pusillum</i>	162
<i>Euphrasia officinalis ne- morosa</i>	26	<i>Geum</i>	39
<i>Evonymus europaeus</i>	41	<i>Geum montanum</i>	40
<i>Feijoa</i>	265	<i>Geum reptans</i>	40
<i>Ficus</i>	221	<i>Geum rivale</i>	40
<i>Ficus elastica</i>	117	<i>Geum urbanum</i>	40
<i>Ficus-lirita</i>	302	GEVAERT (voy. Errera)	87
		GIARD	56, 63
		GILFAY	329
		<i>Gingko</i>	120
		<i>Ginkgo biloba</i>	53
		Gitonogamic	158
Biologie florale.			21



362 TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES

	Pages		Pages
<i>Gladiolus segetum</i> . . .	34	<i>Hibiscus</i>	294
<i>Glossoneyteris Geoffroyi</i> .	264	<i>Hieracium</i>	72
GOEBEL 20	204	<i>Hieracium barbatum</i> (fig.	
<i>Goniothalamus</i>	213	8).	72
<i>Goniothalamus giganteus</i> .	188	HILDEBRAND. 9, 70, 97,	
GORKA	327	142, 255	262
<i>Gossypium</i>	290	<i>Hippocratea</i>	295
<i>Grammoptera</i>	275	HIRASE	129
<i>Gregoria Vitaliana</i> . . .	240	HOFFMANN 49	51
<i>Gros Colman rupestris</i> . .	53	<i>Hordeum distichum</i> . . .	214
GUIGNARD 140	144	<i>Hordeum vulgure</i>	214
<i>Gynadenia</i>	230	<i>Hottonia palustris</i> (fig. 53)	
<i>Gynadimorphie</i>	93	235, 240	246
<i>Gynodiocée</i> 32, 33	34	Houblon	55
<i>Gynocée</i>	85	<i>Hugonia</i>	240
<i>Gynomonocée</i> 32	33	<i>Hydrangea</i>	27
<i>Haastia</i> (fig. 11)	75	<i>Hydrophiles</i> (plantés) . .	259
HABERLANDT 43	44	<i>Hyménoptères</i>	266
<i>Halicté</i>	267	<i>Hypericum</i> (fig. 69) . . .	286
HANSGIRG 124	187	<i>Hypericum perforatum</i> . .	286
HART	264	<i>Hyssopus officinalis</i> . 34	313
<i>Heeria</i>	288	IKENO	129
<i>Helianthemum</i>	207	<i>Mlecebrum verticillatum</i>	
<i>Helianthemum vulgare</i> . .	287	187	214
<i>Heliopsis scabra</i>	77	<i>Impatiens</i> . 190, 194, 196,	
<i>Helix aspersa</i>	266	208, 217, 219, 220	250
<i>Helosciadium nodiflorum</i> .	37	<i>Impatiens fulva</i>	196
<i>Hepatica</i>	40	<i>Impatiens glanduligera</i>	
<i>Hepatica triloba</i>	287	149	150
<i>Heracleum Fischerii</i> . . .	322	<i>Impatiens Noli-tangere</i>	
HERBERT 5	95	(fig. 40). 185, 189, 192	
<i>Hercogamic</i> 10	225	193, 203	206
<i>Hermaphroditisme</i>	22	<i>Impatiens Sultani</i> . 149	150
<i>Hesperis tristis</i>	282	<i>Ipomoea purpurea</i>	324
<i>Heteranthera reniformis</i> .	214	<i>Iris</i>	121
<i>Heteranthera spicata</i> . . .	214	<i>Iris Pseudo-Acorus</i> . . .	275
<i>Hétérostylie</i> 24, 235	248	<i>Juncus bufonius</i> . 187,	
MEYER 43, 44, 45	54	212	214



TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES 363

	Pages		Pages
<i>Jurinea mollis</i>	298	LIGNIER	90
JOST	127	<i>Lilium candidum</i>	118
<i>Juglans</i>	139	<i>Lilium chalcedonicum</i>	118
<i>Juniperus</i>	120	<i>Lilium croceum</i>	118
JURIE	53	<i>Lilium fulgens</i>	118
KANGUROUS	266	<i>Lilium Martagon</i>	162
KERNER VON MARILAUN	313	<i>Linaria vulgaris</i>	7
18, 120, 162, 165, 261		<i>Linum</i>	240
KIENITZ-GERLOFF	321	<i>Linum grandiflorum</i>	247
KIRCHNER	39	<i>Linum usitatissimum</i>	322
KLEBS	49	<i>Liparis latifolia</i> (fig. 31	
KNIGHT	5	et 32)	145, 146
KNOP	47	<i>Listera</i>	147
KNUTH	19	<i>Listera ovata</i> (fig. 51,	
KOELREUTER	3	275)	226
KUHN	185	<i>Lithospermum canescens</i>	230
KUNTZE	258	<i>Lloydia</i>	241
Labiées gynodioïques	34	<i>Lobelia Ecinus</i>	289
<i>Lagerstroemia</i>	241	LOEW	324
<i>Lamium album</i>	293	18, 36, 39	220
<i>Lamium amplexicaule</i> (fig.		LONGO	220
41)	195	138, 302	304
<i>Lamium purpureum</i>	208	<i>Lonicera Caprifolium</i>	282
<i>Laserpitium pruthenicum</i>	36	LUNBOCK	311
<i>Lasius niger</i>	294	LUDWIG . 39, 100, 207,	
<i>Lathraea</i>	262	266	278
<i>Lathyrus odoratus</i>	159	<i>Lupinus polyphyllus</i>	10
<i>Lathyrus nissolia</i>	214	<i>Lychnis dioica</i>	51
LAURENT E.	48	<i>Lyfimachia vulgaris</i>	26
LAURENT J.	48	<i>Lythrum flexuosum</i>	241
<i>Laurus nobilis</i>	29	<i>Lythrum Graefferi</i>	241
LÉCLEUC DU SABLON	199	<i>Lythrum maculatum</i>	241
LECOQ	66	<i>Lythrum Salicaria</i> (fig. 59)	
<i>Leontopodium alpinum</i>		25, 236, 241	246
81, 82, 83		<i>Lythrum virgatum</i>	241
Lépidoptères	272	Macrobiostigmatiques	
<i>Lepidium ruderale</i>	162	(plantes)	250
LEYDHECKER	49	Macrobiostémones (plan-	
		tes)	250
		<i>Macroglossa</i>	273



364 TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES

	Pages		Pages
<i>Macroglossa stellatarum</i>	273	<i>Mimosa agrestis</i>	118
	315	<i>Mimosa pudica</i>	118
<i>Macrosilia</i>	273	<i>Mimulus luteus</i>	278
Macrostylée (fleur)	25	<i>Mirabilis</i>	294
<i>Macrotomia perennis</i>	241	MIYOSHI	139
MAGNIN 56, 62	64	MOHL (HUGO VON). 185,	
<i>Mahonia</i>	163	MOHL (HUGO VON). 186	197
<i>Malachium aquaticum</i>	57	MOLISCH	139
Malacophiles (plantes)	265	MOLLIARD 43, 45	89
<i>Malva rotundifolia</i>	325	<i>Monarda ciliata</i>	282
<i>Malva sylvestris</i>	325	<i>Monarda didyma</i>	313
MANGIN	126	<i>Monarda fistulosa</i>	313
<i>Marcgravia nepenthoïdes</i>		<i>Monochoria</i>	190
(fig. 64). 264	265	Monoclinie 22	66
MASSART	151	Mouche du Figuier	305
MATTEI	69	MÜLLER (H.). 12, 67, 97,	
MAUZ 42	54	172, 266, 278	312
<i>Melampyrum arvense</i>	281	MÜLLER-THURGAU	150
<i>Melampyrum nemorosum</i>	281	Murbeck 138	139
<i>Melandryum album</i> (fig. 6		Muscari 27	281
et 7). 44, 46, 50,	64	<i>Muscari comosum</i>	65
52, 55, 56, 58, 60	64	<i>Myosotis alpestris</i>	117
<i>Melandryum rubrum</i> 44,	46	<i>Myristica mosehata</i>	55
	55	<i>Myrmecodia</i> 220	221
<i>Melissa officinalis</i>	34	<i>Myrmecodia echinata</i>	188
<i>Melitaea</i>	273	<i>Myrmecodia tuberosa</i> 213	217
MENDEL	299	NAEGELI. 15, 174, 248	317
<i>Mentha aquatica</i>	34	<i>Najas</i>	259
<i>Mentha hirsuta</i>	34	<i>Najas major</i> (fig. 30).	140
<i>Menyanthes trifoliata</i>	241	<i>Narcissus Pseudo-Narcis-</i>	
<i>Mercurialis annuelle</i> 44	45	<i>sus</i>	126
<i>Mercurialis</i>	68	NAWASCHIN. 136, 137,	
<i>Mercurialis annua</i> 53	54	138, 139	140
MESNARD	282	Nectaires	288
Mésogamic.	138	Nectaires extra-floraux	290
Mésostylée (fleur).	25	Nectaires floraux	292
<i>Metrosideros</i>	122	Nectaires postfloraux	293
Microstylée (fleur)	25	<i>Negundo fraxinifolium</i>	262



TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES 365

	Pages		Pages
<i>Neottia</i>	118, 226	<i>Oxalis gracilis</i>	25
<i>Neottia Nidus-avis</i>	143	<i>Oxalis Regnelli</i>	245 246
<i>Nepeta Glechoma</i>	34	<i>Oxalis sensitiva</i>	212
<i>Nesaca</i>	241	<i>Oxalis speciosa</i>	245 246
Neutre (fleur)	27	<i>Oxalis stricta</i>	124
<i>Nicotiana noctiflora</i>	282	<i>Oxalis valdiviana</i>	245 246
<i>Nicotiana Tabacum</i>	150	<i>Pachysandra</i>	122
<i>Nidularium</i>	221	Palmier	54
<i>Nigella damascena</i>	26	<i>Panorpa</i>	275
<i>Nigella damascena apetalu</i>	26	Papayer	54
<i>Odyneras</i>	272	<i>Papaver alpinum</i>	286
<i>Oenothera biennis</i>	324	<i>Papaver orientale</i>	329
Ombellifères andromo-		<i>Papaver Rhoeas</i> . 126, 287	329
noïques	35	Parfums des fleurs	282
<i>Oncidium</i> (fig. 47)	256	<i>Parietaria</i>	33
<i>Ononis</i>	190	<i>Parnassia</i>	289
<i>Ononis minutissima</i>	159	<i>Parnassia palustris</i>	275
<i>Ophrys</i>	229	<i>Pasania</i>	69
<i>Ophrys apifera</i> (fig. 50).	229	Pastèque	55
<i>Ophrys muscifera</i>	275	<i>Pedicularis</i>	122
<i>Orchis latifolia</i>	229	<i>Pelargonium</i>	314
<i>Orchis maculata</i>	229	<i>Pelargonium zonale</i>	313
<i>Orchis mascula</i> (fig. 48),		<i>Pentstemon</i>	317
143, 144, 148	228	PÉREZ.	312, 314 318
<i>Orchis militaris</i>	144	Perforation des corolles	
<i>Orchis Morio</i> . 143, 148,			271 285
149	329	PERSOON	235
<i>Orchis pyramidalis</i>	229	<i>Petasites</i>	86
<i>Origanum vulgare</i> . 34, 35,		<i>Petunia</i>	271
102, 105	106	<i>Peucedanum venetum</i>	36
<i>Ornithogalum umbellatum</i>	165	<i>Phaseolus</i>	151
Ornithophiles (plantes)	264	<i>Philodendron</i>	221
OTTAVI	290	<i>Philodendron pinnatif-</i>	
Ouaba	303	<i>dum</i>	266
Ovule	111	<i>Phygelis capensis</i>	293
<i>Oxalis</i> . 215, 220, 240	241	<i>Phyteuma</i>	121 122
<i>Oxalis Acetosella</i> . 124,		<i>Picea vulgaris</i> (fig. 19,	
126, 185, 202	219	22).	114, 119 127



366 TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES.

	Pages		Pages
<i>Pimpinella magna</i>	37	<i>Primula</i> . 122, 235, 236	240
<i>Pinguicula</i>	162	<i>Primula acaulis</i>	248
<i>Pinguicula alpina</i>	275	<i>Primula elatior</i> (fig. 54,	
<i>Pinus sylvestris</i>	127	55, 56, 57).	240
PIROTTA et LONGO. 137	138	<i>Primula farinosa</i>	240
<i>Pirus domestica</i>	254	<i>Primula grandiflora</i>	247
<i>Pisum</i>	151	<i>Primula officinalis</i> . 25,	
<i>Pisum sativum</i>	159	240	247
<i>Plantago</i> 34, 40	138	<i>Primula sinensis</i>	159
<i>Plantago lanceolata</i>	99	Pro-anthostrobile.	90
<i>Plantago major</i>	126	<i>Pronuba</i>	309
<i>Platanthera</i>	230	<i>Propetasis</i>	88
PLATEAU. 320, 322	323	<i>Propulcaria</i>	89
Pléogamie	39	<i>Prosopis</i> (fig. 65).	267
» complexe	40	<i>Prosyranthera</i>	88
» femelle.	39	Protandrie.	250
» mâle	39	Protogynie.	252
<i>Pleurospermum austriacum</i>	37	Pseudo-cléistogames	
Pollen	115	(plantes).	187
Pollen (protection du)	120	Ptéridostrobile	91
<i>Polygala</i>	278	<i>Pterochilus</i>	272
Polygamie 22, 31	32	<i>Pteropus edulis</i>	264
Polygamie monoïque	32	<i>Pulicaria dysenterica</i> . 88	89
Polygamie trioïque	32	<i>Pulmonaria angustifolia</i>	
<i>Polygonum Convolvulus</i>	135	24	247
<i>Polygonum amphibium</i> . 40	241	<i>Pulmonaria officinalis</i>	241
<i>Polygonum Fagopyrum</i>		<i>Pulsatilla</i>	122
(fig. 1, 25)	241	<i>Pulsatilla alpina</i>	40
<i>Polygonum viviparum</i>	34	<i>Purpurella cleistopetala</i>	220
<i>Polygonum vulgare</i>	126	<i>Ranunculus</i> 40	122
<i>Pontederia</i> (fig. 58)	241	<i>Ranunculus aquatilis</i>	187
<i>Populus</i>	295	<i>Ranunculus auricomus</i> (fig.	
<i>Portulaca</i>	134	71)	296
<i>Potamogeton</i>	263	<i>Ranunculus pyrenaeus</i>	296
<i>Potentilla</i>	40	<i>Raphanus Raphanistrum</i>	322
<i>Poterium</i>	68	<i>Reinwardtia</i>	240
<i>Poterium Sanguisorba</i>	39	<i>Rhamnus cathartica</i>	31
		<i>Rheum Rhabarbarum</i>	68



TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES 367

	Pages		Pages
<i>Rhinanthus</i>	295	<i>Scabiosa arvensis</i>	34
<i>Rhingia rostrata</i>	275	SCHAEVYER	95
<i>Rhodea japonica</i>	266	SCHIVELY (miss Adeline).	219
<i>Rhododendron hirsutum</i>	163	<i>Schomburgkia</i>	188 213
<i>Rhus Toxicodendron</i>	29	SCHRÖDER	325
<i>Ribes Grossularia</i>	40	SCHULZ	39 99
RICHER	234	<i>Scorzonera hispanica</i>	324
ROMANES	315	<i>Sedum</i>	295
<i>Rosa</i>	287	<i>Sempervivum</i>	49
<i>Rubus</i>	40	<i>Senecio carniolicus</i>	76
<i>Ruc</i>	28	<i>Senecio cordifolius</i>	76 78
<i>Ruta</i>	295	SERNANDER	293
<i>Ruellia</i>	217	<i>Serratula lycopifolia</i>	298
<i>Ruellia clandestina</i> . 186	212	<i>Sherardia arvensis</i>	40
<i>Ruellia tuberosa</i>	219	<i>Seseli annuum</i>	37
<i>Rumex</i>	262	<i>Seseli Hippomarathrum</i>	37
<i>Rumex Acetosella</i> . 49	127	<i>Silans pratensis</i>	37
<i>Ruppia</i>	259	<i>Silene inflata</i>	102 103
<i>Sagina Linnaei</i>	26	<i>Silene nutans</i>	282
<i>Sagina Linnaei micrantha</i>	26	<i>Silphium</i>	125
<i>Salix</i>	29	<i>Sinapis arvensis</i>	322
<i>Salvia</i>	265	<i>Siun latifolium</i>	37
<i>Salvia Horminum</i>	28	<i>Solanum rostratum</i>	287
<i>Salvia eleistogana</i> (fig. 41)		<i>Soldanella</i>	122 162
187, 196	317	SOLMS-LAUBACH (de)	300
<i>Salvia pratensis</i>	26	<i>Sorbus aucuparia</i>	254
<i>Salvia splendens</i>	312	<i>Sparganium</i>	263
<i>Salvia sylvestris</i>	26	<i>Specularia</i>	190
<i>Sanguisorba</i>	68	<i>Specularia perfoliata</i> . 185	197
<i>Saponaria ocyroides</i>	32	<i>Spergularia salina</i>	214
<i>Sassafras</i>	29	<i>Sphaerolobca Castagnei</i>	206
<i>Satureia hortensis</i> . 34,		<i>Sphcodes</i> (fig. 66)	267
100, 102, 105, 106,		<i>Sphinx convolvuli</i>	273
107, 108	109	<i>Sphinx ligustri</i>	273
<i>Sauge officinale</i> (fig. 68).		<i>Spinacia</i>	51
<i>Saule</i>	55	<i>Spinacia oleracea</i> . 49	54
<i>Saxifraga</i>	165	<i>Spiraea Filipendula</i>	286
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	40	<i>Spiraea Ulmaria</i>	286

368 TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES

	Pages		Pages
SPRENGEL	4, 171	Trimonoëcie	32 85
Stachys	162	Trinia	39
Stanhopea (fig. 47).		Triœcio	32
Stapelia	275	TSCHERMAK	150, 222 299
Stellaria graminea	34	TULASNE	55 56
Stellaria media	208 222	Typha	263
Stellaria pallida	222	UEXKÜLL-GYLLENBAND	
Sternbergia	123	(M ^{me} von)	71
STRASBURGER. 44, 52, 54,		ULE	220
56, 57, 63	148	Ulmus effusa	136
Subdiœcie	85	Ulmus montana	136
Subularia aquatica	187	Ulmus pedunculata (fig.	
Symphlytum	189	29)	136
Syrilla pipiens	325	Unona	213
Tamarix	295	Unona coclophlaca	188
Taxus	119 120	Urtica	263
Tecoma	294	Ustilago Vaillantii	64
Thalictrum aquilegifolium	281	Ustilago violacea. 55, 56	59
Thelymitra	187	Utricularia	162
Thladiantha dubia	54	Valeriana	39
Thrips	275	Vallisneria	259
Thaia	120	Vandellia	215 219
THURY	51	Veratrum album	40
Thymus Serpyllum (fig 4,		Verbascum	40
99, 102)	34	Verbascum Thapsus. 162	287
Thymus vulgaris	34	Veronica	122
TOGNINI (voir BRIOSI).		Veronica Chamaedrys	275
Tozzia alpina	275	Viburnum Opulus (fig. 2).	27
TRABUT. 301, 302, 303	304	Vicia	151
Traumatismes (Influence		Vicia sepium (fig. 70)	291
des)	53	Villarsia Humboldtiana	241
TRELEASE	266 290	Vinca	295
TREUB	136 145	Vinca minor	126
Trianosperma fœcifolia	54	Vincetozicum officinale	
Trifolium incarnatum qua-		(fig. 52).	232
drifolium	105	Viola (fig. 42, 208, 217,	
Trifolium pratense quin-	106	219, 220, 294). 122	190
quefolium. 105, 106	107	Viola alba	195



TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES 369

	Pages		Pages
<i>Viola biflora</i> (fig. 43, 44, 46).	197, 199, 219	<i>Weigelia rosea</i>	278
<i>Viola calcarata</i>	172	WEISMANN	17, 175
<i>Viola mirabilis</i> . 186, 189	197	WENT	298
<i>Viola odorata</i> (fig. 39, 42)	195, 197, 198, 209, 210	WERY (Joséphine)	331
<i>Viola tricolor</i> . 26, 104, 217	219	WILLIS	101, 102
<i>Viola tricolor arvensis</i>	26	WILSON.	299
<i>Viola tricolor vulgaris</i>	26	WITTMACK	299
<i>Viola sylvatica</i> (fig. 42),	197, 199, 210	<i>Xanthoreras</i>	294
<i>Vitis</i>	295	Xénogamie	158
<i>Vitis vinifera</i>	150	Xylocope	268
VÖCHTING	20, 53	<i>Yucca</i>	309
VRIES (HUGO DE)	299	<i>Yucca gloriosa</i>	127
VUILLEMIN	56, 58	<i>Zamia</i> (fig. 23, 24, 25; 26, 27)	132
WEBER	129	Zygomorphie	179
		ZINGER	137
		Zoïdiophiles (plantes)	263
		<i>Zostera</i>	117



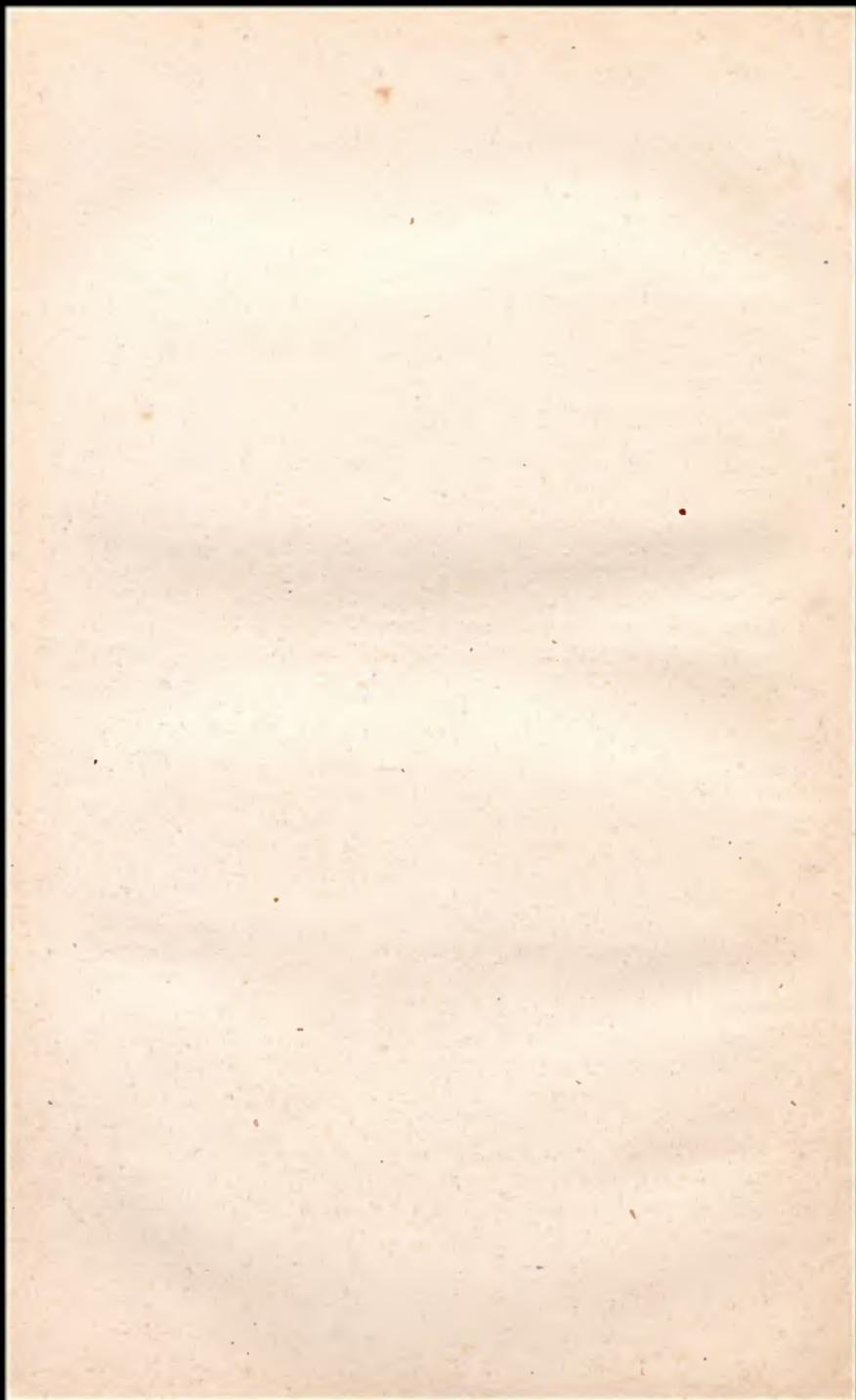


TABLE SYSTÉMATIQUE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

Le domaine de la biologie florale et l'histoire de ses progrès	I
--	---

PREMIÈRE PARTIE

Le sexe et les éléments sexuels

CHAPITRE PREMIER

La répartition des sexes chez les plantes à fleurs	21
--	----

CHAPITRE II

Influence des agents extérieurs sur la détermination du sexe chez les plantes dioïques.	42
---	----

CHAPITRE III

Phylogénie de la répartition des sexes.	66
---	----

CHAPITRE IV

Transformation des plantes hermaphrodites en plantes dioïques. Variation lente ou mutation.	92
---	----

CHAPITRE V

Les éléments sexuels des Phanérogames. Protection du pollen. Formation des gamètes. Le trajet du tube pollinique et la fécondation	110
--	-----

CHAPITRE VI

Dissociation de l'action végétative et de l'action sexuelle du pollen.	142
--	-----



DEUXIÈME PARTIE

La Pollinisation et les structures florales

CHAPITRE VII

Les structures florales considérées dans leurs rapports avec les divers modes de pollinisation. Origine des formes des fleurs.	157
--	-----

CHAPITRE VIII

La Cléistogamie	184
---------------------------	-----

CHAPITRE IX

Origine de la Cléistogamie	204
--------------------------------------	-----

CHAPITRE X

Hérogamie. Héterostylie. Dichogamie. Inefficacité du pollen propre	224
--	-----

CHAPITRE XI

Les agents de la pollinisation croisée	258
--	-----

CHAPITRE XII

Les caractères des fleurs entomophiles.	276
---	-----

CHAPITRE XIII

Comment les insectes sont attirés par les fleurs. Importance relative de la couleur et du parfum.	310
---	-----

VOCABULAIRE DES TERMES TECHNIQUES	333
---	-----

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	341
---------------------------------	-----

TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS ET DES MATIÈRES	357
--	-----



OCTAVE DOIN ET FILS, ÉDITEURS, 8, PLACE DE L'ODÉON, PARIS

ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE

Publiée sous la direction du D^r TOULOUSE,

Nous avons entrepris la publication, sous la direction générale de son fondateur, le D^r Toulouse, Directeur à l'École des Hautes-Études, d'une ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE de langue française dont on mesurera l'importance à ce fait qu'elle est divisée en 40 sections ou Bibliothèques et qu'elle comprendra environ 1 000 volumes. Elle se propose de rivaliser avec les plus grandes encyclopédies étrangères et même de les dépasser, tout à la fois par le caractère nettement scientifique et la clarté de ses exposés, par l'ordre logique de ses divisions et par son unité, enfin par ses vastes dimensions et sa forme pratique.

I

PLAN GÉNÉRAL DE L'ENCYCLOPÉDIE

Mode de publication. — *L'Encyclopédie* se composera de monographies scientifiques, classées méthodiquement et formant dans leur enchaînement un exposé de toute la science. Organisée sur un plan systématique, cette Encyclopédie, tout en évitant les inconvénients des Traités, — massifs, d'un prix global élevé, difficiles à consulter, — et les inconvénients des Dictionnaires, — où les articles scindés irrationnellement, simples chapitres alphabétiques, sont toujours nécessairement incomplets, — réunira les avantages des uns et des autres.

Du Traités, *l'Encyclopédie* gardera la supériorité que possède un



ensemble complet, bien divisé et fournissant sur chaque science tous les enseignements et tous les renseignements qu'on en réclame. Du Dictionnaire, l'*Encyclopédie* gardera les facilités de recherches par le moyen d'une table générale, l'*Index* de l'*Encyclopédie*, qui paraîtra dès la publication d'un certain nombre de volumes et sera réimprimé périodiquement. L'*Index* renverra le lecteur aux différents volumes et aux pages où se trouvent traités les divers points d'une question.

Les éditions successives de chaque volume permettront de suivre toujours de près les progrès de la science. Et c'est par là que s'affirme la supériorité de ce mode de publication sur tout autre. Alors que, sous sa masse compacte, un traité, un dictionnaire ne peut être réédité et renouvelé que dans sa totalité et qu'à d'assez longs intervalles, inconvénients graves qu'atténuent mal des suppléments et des appendices, l'*Encyclopédie scientifique*, au contraire, pourra toujours rajeunir les parties qui ne seraient plus au courant des derniers travaux importants. Il est évident, par exemple, que si des livres d'algèbre ou d'acoustique physique peuvent garder leur valeur pendant de nombreuses années, les ouvrages exposant les sciences en formation, comme la chimie physique, la psychologie ou les technologies industrielles, doivent nécessairement être remaniés à des intervalles plus courts.

Le lecteur appréciera la souplesse de publication de cette *Encyclopédie*, toujours vivante, qui s'élargira au fur et à mesure des besoins dans le large cadre tracé dès le début, mais qui constituera toujours, dans son ensemble, un traité complet de la Science, dans chacune de ses sections un traité complet d'une science, et dans chacun de ses livres une monographie complète. Il pourra ainsi n'acheter que telle ou telle section de l'*Encyclopédie*, sûr de n'avoir pas des parties dépareillées d'un tout.

L'*Encyclopédie* demandera plusieurs années pour être achevée ; car pour avoir des expositions bien faites, elle a pris ses collaborateurs plutôt parmi les savants que parmi les professionnels de la rédaction scientifique que l'on retrouve généralement dans les œuvres similaires. Or les savants écrivent peu et lentement : et il est préférable de laisser temporairement sans attribution certains ouvrages plutôt que de les confier à des auteurs insuffisants. Mais cette lenteur et ces vides ne présenteront pas d'inconvénients, puisque chaque



livre est une œuvre indépendante et que tous les volumes publiés sont à tout moment réunis par l'*Index* de l'*Encyclopédie*. On peut donc encore considérer l'*Encyclopédie* comme une librairie, où les livres soigneusement choisis, au lieu de représenter le hasard d'une production individuelle, obéiraient à un plan arrêté d'avance, de manière qu'il n'y ait ni lacune dans les parties ingrates, ni double emploi dans les parties très cultivées.

Caractère scientifique des ouvrages. — Actuellement, les livres de science se divisent en deux classes bien distinctes : les livres destinés aux savants spécialisés, le plus souvent incompréhensibles pour tous les autres, faute de rappeler au début des chapitres les connaissances nécessaires, et surtout faute de définir les nombreux termes techniques incessamment forgés, ces derniers rendant un mémoire d'une science particulière inintelligible à un savant qui en a abandonné l'étude durant quelques années ; et ensuite les livres écrits pour le grand public, qui sont sans profit pour des savants et même pour des personnes d'une certaine culture intellectuelle.

L'*Encyclopédie scientifique* a l'ambition de s'adresser au public le plus large. Le savant spécialisé est assuré de rencontrer dans les volumes de sa partie une mise au point très exacte de l'état actuel des questions ; car chaque Bibliothèque, par ses techniques et ses monographies, est d'abord faite avec le plus grand soin pour servir d'instrument d'études et de recherches à ceux qui cultivent la science particulière qu'elle présente, et sa devise pourrait être : *Par les savants, pour les savants*. Quelques-uns de ces livres seront même, par leur caractère didactique, destinés à servir aux études de l'enseignement secondaire ou supérieur. Mais, d'autre part, le lecteur non spécialisé est certain de trouver, toutes les fois que cela sera nécessaire, au seuil de la section, — dans un ou plusieurs volumes de généralités, — et au seuil du volume, — dans un chapitre particulier, — des données qui formeront une véritable introduction le mettant à même de poursuivre avec profit sa lecture. Un vocabulaire technique, placé, quand il y aura lieu, à la fin du volume, lui permettra de connaître toujours le sens des mots spéciaux.



II

ORGANISATION SCIENTIFIQUE

Par son organisation scientifique, l'*Encyclopédie* paraît devoir offrir aux lecteurs les meilleures garanties de compétence. Elle est divisée en Sections ou Bibliothèques, à la tête desquelles sont placés des savants professionnels spécialisés dans chaque ordre de sciences et en pleine force de production, qui, d'accord avec le Directeur général, établissent les divisions des matières, choisissent les collaborateurs et acceptent les manuscrits. Le même esprit se manifestera partout : élection et respect de toutes les opinions logiques, subordination des théories aux données de l'expérience, soumission à une discipline rationnelle stricte ainsi qu'aux règles d'une exposition méthodique et claire. De la sorte, le lecteur, qui aura été intéressé par les ouvrages d'une section dont il sera l'abonné régulier, sera amené à consulter avec confiance les livres des autres sections dont il aura besoin, puisqu'il sera assuré de trouver partout la même pensée et les mêmes garanties. Actuellement, en effet, il est, hors de sa spécialité, sans moyen pratique de juger de la compétence réelle des auteurs.

Pour mieux apprécier les tendances variées du travail scientifique adapté à des fins spéciales, l'*Encyclopédie* a sollicité, pour la direction de chaque Bibliothèque, le concours d'un savant placé dans le centre même des études du ressort. Elle a pu ainsi réunir des représentants des principaux Corps savants, Établissements d'enseignement et de recherches de langue française :

Institut.

Académie de Médecine.

Collège de France.

Muséum d'Histoire naturelle.

École des Hautes-Études.

Sorbonne et École normale.

Facultés des Sciences.

Facultés des Lettres.

Facultés de médecine.

Instituts Pasteur.

École des Ponts et Chaussées.

École des Mines.

École Polytechnique.

Conservatoire des Arts et Métiers.

École d'Anthropologie.

Institut National agronomique.

École vétérinaire d'Alfort.

École supérieure d'Électricité.

École de Chimie industrielle de Lyon.

École des Beaux-Arts.

École des Sciences politiques.

Observatoire de Paris.

Hôpitaux de Paris.

III

BUT DE L'ENCYCLOPÉDIE

Au XVIII^e siècle, « l'Encyclopédie » a marqué un magnifique mouvement de la pensée vers la critique rationnelle. A cette époque, une telle manifestation devait avoir un caractère philosophique. Aujourd'hui, l'heure est venue de renouveler ce grand effort de critique, mais dans une direction strictement scientifique; c'est là le but de la nouvelle *Encyclopédie*.

Ainsi la science pourra lutter avec la littérature pour la direction des esprits cultivés, qui, au sortir des écoles, ne demandent guère de conseils qu'aux œuvres d'imagination et à des encyclopédies où la science a une place restreinte, tout à fait hors de proportion avec son importance. Le moment est favorable à cette tentative; car les nouvelles générations sont plus instruites dans l'ordre scientifique que les précédentes. D'autre part la science est devenue, par sa complexité et par les corrélations de ses parties, une matière qu'il n'est plus possible d'exposer sans la collaboration de tous les spécialistes, unis là comme le sont les producteurs dans tous les départements de l'activité économique contemporaine.

A un autre point de vue, l'*Encyclopédie*, embrassant toutes les manifestations scientifiques, servira comme tout inventaire à mettre au jour les lacunes, les champs encore en friche ou abandonnés, — ce qui expliquera la lenteur avec laquelle certaines sections se développeront, — et suscitera peut-être les travaux nécessaires. Si ce résultat est atteint, elle sera fière d'y avoir contribué.

Elle apporte en outre une classification des sciences et, par ses divisions, une tentative de mesure, une limitation de chaque domaine. Dans son ensemble, elle cherchera à refléter exactement le prodigieux effort scientifique du commencement de ce siècle et un moment de sa pensée, en sorte que dans l'avenir elle reste le document principal où l'on puisse retrouver et consulter le témoignage de cette époque intellectuelle.

On peut voir aisément que l'*Encyclopédie* ainsi conçue, ainsi réalisée, aura sa place dans toutes les bibliothèques publiques, universitaires et scolaires, dans les laboratoires, entre les mains des savants, des industriels et de tous les hommes instruits qui veulent se tenir

**



au courant des progrès, dans la partie qu'ils cultivent eux-mêmes ou dans tout le domaine scientifique. Elle fera jurisprudence, ce qui lui dicte le devoir d'impartialité qu'elle aura à remplir.

Il n'est plus possible de vivre dans la société moderne en ignorant les diverses formes de cette activité intellectuelle qui révolutionne les conditions de la vie ; et l'interdépendance de la science ne permet plus aux savants de rester cantonnés, spécialisés dans un étroit domaine. Il leur faut, — et cela leur est souvent difficile, — se mettre au courant des recherches voisines. A tous, l'*Encyclopédie* offre un instrument unique dont la portée scientifique et sociale ne peut échapper à personne.

IV

CLASSIFICATION DES MATIÈRES SCIENTIFIQUES

La division de l'*Encyclopédie* en Bibliothèques a rendu nécessaire l'adoption d'une classification des sciences, où se manifeste nécessairement un certain arbitraire, étant donné que les sciences se distinguent beaucoup moins par les différences de leurs objets que par les divergences des aperçus et des habitudes de notre esprit. Il se produit en pratique des interpénétrations réciproques entre leurs domaines, en sorte que, si l'on donnait à chacun l'étendue à laquelle il peut se croire en droit de prétendre, il envahirait tous les territoires voisins ; une limitation assez stricte est nécessitée par le fait même de la juxtaposition de plusieurs sciences.

Le plan choisi, sans viser à constituer une synthèse philosophique des sciences, qui ne pourrait être quo subjective, a tendu pourtant à échapper dans la mesure du possible aux habitudes traditionnelles d'esprit, particulièrement à la routine didactique, et à s'inspirer de principes rationnels.

Il y a deux grandes divisions dans le plan général de l'*Encyclopédie* ; d'un côté les sciences pures, et, de l'autre, toutes les technologies qui correspondent à ces sciences dans la sphère des applications. A part et au début, une Bibliothèque d'introduction générale est



consacrée à la philosophie des sciences (histoire des idées directrices, logique et méthodologie).

Les sciences pures et appliquées présentent en outre une division générale en sciences du monde inorganique et en sciences biologiques. Dans ces deux grandes catégories, l'ordre est celui de particularité croissante, qui marche parallèlement à une rigueur décroissante. Dans les sciences biologiques pures enfin, un groupe de sciences s'est trouvé mis à part, en tant qu'elles s'occupent moins de dégager des lois générales et abstraites que de fournir des monographies d'êtres concrets, depuis la paléontologie jusqu'à l'anthropologie et l'ethnographie.

Étant donnés les principes rationnels qui ont dirigé cette classification, il n'y a pas lieu de s'étonner de voir apparaître des groupements relativement nouveaux, une biologie générale, — une physiologie et une pathologie végétales, distinctes aussi bien de la botanique que de l'agriculture, — une chimie physique, etc.

En revanche, des groupements hétérogènes se disloquent pour que leurs parties puissent prendre place dans les disciplines auxquelles elles doivent revenir. La géographie, par exemple, retourne à la géologie, et il y a des géographies botanique, zoologique, anthropologique, économique, qui sont étudiées dans la botanique, la zoologie, l'anthropologie, les sciences économiques.

Les sciences médicales, immense juxtaposition de tendances très diverses, unies par une tradition utilitaire, se désagrègent en des sciences ou des techniques précises; la pathologie, science de lois, se distingue de la thérapeutique ou de l'hygiène qui ne sont que les applications des données générales fournies par les sciences pures, et à ce titre mises à leur place rationnelle.

Enfin, il a paru bon de renoncer à l'anthropocentrisme qui exigeait une physiologie humaine, une anatomie humaine, une embryologie humaine, une psychologie humaine. L'homme est intégré dans la série animale dont il est un aboutissant. Et ainsi, son organisation, ses fonctions, son développement s'éclairent de toute l'évolution antérieure et préparent l'étude des formes plus complexes des groupements organiques qui sont offertes par l'étude des sociétés.

On peut voir que, malgré la prédominance de la préoccupation pratique dans ce classement des Bibliothèques de l'*Encyclopédie scientifique*, le souci de situer rationnellement les sciences dans leurs

rappports réciproques n'a pas été négligé. Enfin il est à peine besoin d'ajouter que cet ordre n'implique nullement une hiérarchie, ni dans l'importance ni dans les difficultés des diverses sciences. Certaines, qui sont placées dans la technologie, sont d'une complexité extrême, et leurs recherches peuvent figurer parmi les plus ardues.

Prix de la publication. — Les volumes, illustrés pour la plupart, seront publiés dans le format in-18 jésus et cartonnés. De dimensions commodes, ils auront 400 pages environ, ce qui représente une matière suffisante pour une monographie ayant un objet défini et important, établie du reste selon l'économie du projet qui saura éviter l'émiettement des sujets d'exposition. Le prix étant fixé uniformément à 5 francs, c'est un réel progrès dans les conditions de publication des ouvrages scientifiques, qui, dans certaines spécialités, coûtent encore si cher.



TABLE DES BIBLIOTHÈQUES

DIRECTEUR : D^r TOULOUSE, Directeur de Laboratoire à l'École
des Hautes-Études.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL : H. PIÉRON, agrégé de l'université.

DIRECTEURS DES BIBLIOTHÈQUES :

1. *Philosophie des Sciences*. P. PAINLEVÉ, de l'Institut, professeur à la Sorbonne.

I. SCIENCES PURES

A. Sciences mathématiques :

2. *Mathématiques* J. DRACH, professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Toulouse.
3. *Mécanique* J. DRACH, professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Toulouse.

B. Sciences inorganiques :

4. *Physique*. A. LEDUC, professeur adjoint de physique à la Sorbonne.
5. *Chimie physique* . . . J. PERRIN, chargé de cours à la Sorbonne.
6. *Chimie* A. PICTET, professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Genève.
7. *Astronomie et Physique céleste* J. MASCART, astronome adjoint à l'Observatoire de Paris.
8. *Météorologie*. B. BRUNES, professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Clermont-Ferrand, directeur de l'Observatoire du Puy-de-Dôme.
9. *Minéralogie et Pétrographie*. A. LACROIX, de l'Institut, professeur au Muséum d'Histoire naturelle.
10. *Géologie*. M. BOULE, professeur au Muséum d'Histoire naturelle.
11. *Océanographie physique*. J. RICHARD, directeur du Musée Océanographique de Monaco.



C. Sciences biologiques normatives :

- | | | | |
|-----|--|---------------------------------------|--|
| | 12. <i>Biologie</i> | A. <i>Biologie générale</i> | M. CAULLERY, professeur de zoologie à la Sorbonne. |
| | | | B. <i>Océanographie biologique</i> |
| 13. | <i>Physique biologique</i> | | A. IMBERT, professeur à la Faculté de Médecine de l'Université de Montpellier. |
| 14. | <i>Chimie biologique</i> | | G. BERTRAND, professeur de chimie biologique à la Sorbonne, chef de service à l'Institut Pasteur. |
| 15. | <i>Physiologie et Pathologie végétales</i> | | L. MANGIN, de l'Institut, professeur au Muséum d'Histoire naturelle. |
| 16. | <i>Physiologie</i> | | J.-P. LANGLOIS, professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Paris. |
| 17. | <i>Psychologie</i> | | E. TOULOUSE, directeur de Laboratoire à l'École des Hautes-Études, médecin en chef de l'asile de Villejuif. |
| 18. | <i>Sociologie</i> | | G. RICHARD, professeur à la Faculté des Lettres de l'Université de Bordeaux. |
| 19. | <i>Microbiologie et Parasitologie</i> | | A. CALMETTE, professeur à la Faculté de Médecine de l'Université, directeur de l'Institut Pasteur de Lille, et F. BEZANÇON, professeur agrégé à la Faculté de Médecine de l'Université de Paris, médecin des Hôpitaux. |
| | 20. <i>Pathologie</i> , | A. <i>Pathologie médicale</i> | M. KIPPEL, médecin des Hôpitaux de Paris. |
| | | B. <i>Neurologie</i> | E. TOULOUSE, directeur de Laboratoire à l'École des Hautes-Études, médecin en chef de l'asile de Villejuif. |
| | | C. <i>Path. chirurgicale</i> | L. PICQUÉ, chirurgien des Hôpitaux de Paris. |

D. Sciences biologiques descriptives :

- | | | | |
|-----|----------------------|---------------------------------------|--|
| 21. | <i>Paléontologie</i> | | M. BOULV, professeur au Muséum d'Histoire naturelle. |
| 22. | <i>Botanique</i> , | A. <i>Généralités et phanérogames</i> | H. LECOMTE, professeur au Muséum d'Histoire naturelle. |
| | | B. <i>Cryptogames</i> | L. MANGIN, de l'Institut, professeur au Muséum d'Histoire naturelle. |

23. *Zoologie* G. LOISEL, directeur de Laboratoire à l'École des Hautes-Études.
24. *Anatomie et Embryologie* G. LOISEL, directeur de Laboratoire à l'École des Hautes-Études.
25. *Anthropologie et Ethnographie* G. PAILLAULT, directeur-adjoint du Laboratoire d'Anthropologie à l'École des Hautes Études, professeur à l'École d'Anthropologie.
26. *Economie politique* D. BELLET, secrétaire perpétuel de la Société d'Economie politique, professeur à l'École des Sciences politiques.

 II. SCIENCES APPLIQUÉES

A. Sciences mathématiques :

7. *Mathématiques appliquées* M. D'OCAGNE, professeur à l'École des Ponts et Chaussées, répétiteur à l'École polytechnique.
28. *Mécanique appliquée et génie* M. D'OCAGNE, professeur à l'École des Ponts et Chaussées, répétiteur à l'École polytechnique.

B. Sciences inorganiques :

29. *Industries physiques* H. CHAUMAT, sous-directeur de l'École supérieure d'Électricité de Paris.
30. *Photographie* A. SEYEWERTZ, sous-directeur de l'École de Chimie industrielle de Lyon.
31. *Industries chimiques* J. DERÔME, professeur agrégé de Physique au collège Chaptal, inspecteur des Établissements classés.
32. *Géologie et minéralogie appliquées* L. GAYEUX, professeur à l'Institut national agronomique, professeur de géologie à l'École des Mines.
33. *Construction* J. PILLET, professeur au Conservatoire des Arts et Métiers et à l'École des Beaux-Arts.

C. Sciences biologiques :

34. *Industries biologiques* G. BERTRAND, professeur de chimie biologique à la Sorbonne, chef de service de l'Institut Pasteur.
35. *Botanique appliquée et agriculture* H. LECOMTE, professeur au Muséum d'Histoire naturelle.
36. *Zoologie appliquée* J. PELLEGRIN, assistant au Muséum d'Histoire naturelle.

37. *Thérapeutique générale et pharmacologie* G. POUCHET, membre de l'Académie de médecine, professeur à la Faculté de Médecine de l'Université de Paris.
38. *Hygiène et médecine publiques* A. CALMETTE, professeur à la Faculté de Médecine de l'Université, directeur de l'Institut Pasteur de Lille.
39. *Psychologie appliquée*. E. TOULOUSE, directeur de Laboratoire à l'École des Hautes-Études, médecin en chef de l'asile de Villejuif.
40. *Sociologie appliquée* . TH. RUYSEN, professeur à la Faculté des Lettres de l'Université de Bordeaux.

M. ALBERT MAIRE, bibliothécaire à la Sorbonne, est chargé de l'*Index* de l'Encyclopédie scientifique.



