XXIV

OBSERVATIONS
SUR LA VALEUR SYSTÉMATIQUE DE L'OVULE

PAR

EUG. WARMING

Dans mon étude, publiée en 1872, sur La Ramification des Phanérogames[1]), j'ai décrit le premier les phases primordiales du développement des étamines et des ovules, en parcourant pas à pas, avec figures à l'appui (voir les pl. IX, X et XI), le développement des étamines et des ovules de l'*Euphorbia* et en y rattachant les phases de développement de quelques autres ovules (*Chrysosplenium*, *Myogalum*, *Scrophularia*, *Ranunculus* et *Zanichellia*). Je notai qu'il existait un parallélisme complet dans le premier développement des deux organes, mais sans approfondir alors ce sujet; je vis qu'il y avait là une question importante qui demandait à être étudiée avec un soin particulier. En 1873 parut mon mémoire Ueber Pollen bildende Phyllome und Kaulome, et au cours des années suivantes j'examinai le développement de l'ovule d'environ 125 espèces d'Angiospermes: les résultats de mes observations furent consignés dans le mémoire intitulé De l'ovule (1878). Je démontrais ici, — comme dans une petite étude publiée en 1874, — que le nucelle est homologue d'un sac pollinique, et je m'exprimais ainsi (p. 211): »L'anthère des Angiospermes est au nucelle comme le microsporange est au macrosporange. Dans les deux cas, il se forme de la même manière un certain nombre de cellules-filles sous-épidermiques du premier ordre, qu'on peut considérer comme homologues et qui deviennent toutes *»potentialiter«* les cellules-mères primordiales de cellules sexuées. Dans l'anthère comme dans le microsporange, toutes se développent; dans le nucelle comme dans le macrosporange, une seule se différencie des autres«. En déclarant que »le nucelle est un organe homologue du sporange des Cryptogames vasculaires« (p. 215), je pouvais parler avec d'autant plus de certitude qu'on était déjà parvenu à des conclusions sûres relativement à l'homologie entre le sac embryonnaire et la mégaspore.

J'étais aussi tout naturellement conduit à chercher dans le nucelle les tétrades que l'on connaissait dans les sacs polliniques (cf. p. 220); mais précisément pour avoir pris les anthères comme point de départ je fus induit en erreur; dans les divisions en plusieurs cellules de la cellule-mère primitive du sac pollinique, que j'avais souvent observées et figurées et dont j'avais vu une cellule supplanter les autres pour devenir le sac

[1]) Voir la bibliographie placée à la fin du présent mémoire.

pollinique (cf. p. 221—222), je crus reconnaître les cellules-mères des tétrades, alors que, d'après les travaux ultérieurs de M. Strasburger et d'autres, ces cellules mêmes étaient justement les tétrades cherchées. Sous l'influence de mes théories, M. Vesque (1878, 1879) se trouva lui aussi engagé dans une voie fausse.

Me fondant sur mes recherches personnelles et sur celles de mes prédécesseurs, je disais dans le mémoire précité qu'on peut poser trois types principaux d'ovules chez les Phanérogames, savoir:

1. Le type gymnosperme, avec un épais tégument et un gros nucelle, qui est uni au tégument à sa partie inférieure;

et deux types parmi les Angiospermes:

2. Le type dichlamydé, avec deux téguments qui n'ont en général que 2—5 couches de cellules chacun, et un gros nucelle formé de nombreuses séries de cellules et dont le sac embryonnaire, par suite des nombreuses divisions cellulaires de la paroi extérieure (formation de »calotte«), s'abaisse le plus souvent plus ou moins profondément dans le nucelle.

3. Le type monochlamydé, avec un seul tégument, lequel est très épais par rapport au nucelle très insignifiant, et dont la couche cellulaire limitrophe de ce dernier devient souvent une espèce de »couche de revêtement«. Cette couche a reçu divers noms, tels que: »Tapete«, »endoderme«, »endothèle«. Je préfère le terme d'»épithèle« proposé par M. Goebel (Goebel, 1898—1901 p. 806). Souvent le nucelle ne se compose ici que d'une série centrale de cellules entourée d'un épiderme et dans les monochlamydés très réduits, la cellule sous-épidermique peut devenir directement la cellule-mère primordiale du sac embryonnaire, ou peut-être le sac embryonnaire lui-même. Le nucelle est de très bonne heure repoussé par le sac embryonnaire, de sorte que ce dernier vient à être contigu au tégument.

J'arrivai en outre à conclure que ces types d'ovules ont une certaine valeur systématique, c'est-à-dire que non seulement le type gymnosperme est caractéristique d'une série, mais que le type dichlamydé est prédominant dans la classe des Monocotylédones et chez les Choripétales, sous-classe des Dicotylédones, tandis que le type monochlamydé est spécialement représenté dans la deuxième sous-classe des Dicotylédones, celle des Sympétales (cf. p. 244—245; voir aussi 1874 p. 469). Je me proposais d'examiner de plus près »la distribution des deux types ovulaires parmi les Angiospermes«, et j'ajoutais: »J'espère pouvoir publier un jour un aperçu plus exact, plus sûr et plus détaillé«. Mais les années ont passé, d'autres travaux ont accaparé mon attention et mes forces, et, — comme il était naturel, — d'autres chercheurs ont repris le problème. Je citerai en particulier M. van Tieghem, qui dans une longue série d'études systématiques a attribué une importance spéciale à la forme de l'ovule et fondé en grande partie sur cette considération son système botanique.

Cependant il reste encore beaucoup à faire. La systématique des Phanérogames est encore très incomplète, et l'on remarque de grandes divergences si l'on compare entre eux les grands manuels récents les plus employés, tels que ceux d'Engler (1912), de van Tieghem (1898; cf. aussi 1901), de Wettstein (1911), ou encore mon »Handbuch« de 1911 ou la nouvelle édition danoise de ce livre entièrement remaniée par Warming (1912) et Rosenvinge (1913). On constatera des divergences encore plus grandes en comparant entre eux les systèmes de Lotsy et de Hallier. Avec la connaissance remarquable que possède M. Hallier des types tropicaux, on doit espérer que ce savant arrivera un jour à couronner son système par une conclusion durable et excellente.

Les auteurs de systèmes ont jusqu'à présent pris de préférence pour base la morphologie externe comparée de la fleur, du fruit et de la graine. Eichler fit faire à la science un grand progrès par son excellent ouvrage intitulé »*Blüthendiagramme*«. Solereder rassembla et passa au crible de la critique la littérature anatomique, qu'il enrichit de contributions nouvelles destinées à éclaircir la valeur systématique de l'anatomie. Mais l'importance de l'ovule ne paraît pas appréciée à sa valeur et est encore trop peu étudiée. Agardh a le grand mérite d'avoir fait observer (1858) chez les ovules une circonstance jusqu'alors négligée. Nous avons déjà signalé les services rendus par M. van Tieghem (1898, 1901, et une longue série de mémoires); mais au reste je ne saurais approuver ni le grand nombre de termes nouveaux qu'il substitue aux anciens termes bien connus (par ex. »diodange, isodiodées, hétérodiodées, dermodiodées, homoudiodées«, etc.) et qui embarrassent le lecteur, ni le système fort original mais aussi fort artificiel qu'il fait reposer sur la structure de l'ovule, sans considérer l'évolution phylogénique qui seule donne à une classification son attrait particulier, — attrait dangereux il est vrai. Au lieu de mes termes de »monochlamydé« et de »dichlamydé«, M. van Tieghem emploie ceux d'»unitegminé« et de »bitegminé«, en y joignant les termes de »tenuinucellé« et de »crassinucellé« suivant que le nucelle est insignifiant ou épais; au reste il a modifié plus tard ces dénominations[1]).

[1]) Dans son étude publiée en 1901, il écrit, p. 289:

»L'ovule où la paroi du macrodiodange persiste peut être dit *perpariété*, celui où elle est transitoire, *transpariété*, ...[1]) (Note) Dans plusieurs Notes préliminaires, notamment dans celle intitulée: *Structure de quelques ovules et parti qu'on en peut tirer pour améliorer la Classification* (Journal de Botanique, XII, p. 197, 1898), où j'ai signalé pour la première fois cette différence fondamentale, en l'appliquant à la Classification, je l'ai exprimée en disant que l'ovule est *crassinucellé* dans le premier cas, *tenuinucellé* dans le second, visant ainsi seulement l'épaisseur ou la minceur du nucelle. Depuis, j'ai pensé qu'il était préférable de mettre en évidence dans les termes le phénomène le plus important, c'est-à-dire la permanence ou la fugacité du nucelle, et, dans des Notes ultérieures, j'ai qualifié l'ovule de *pernucellé* dans le premier cas, *transnucellé* dans le second. Aujourd'hui, remarquant que ce n'est pas tout le nucelle qui est transitoire, mais seulement sa couche externe, c'est-à-dire la paroi du macrodiodange, je crois plus exact de dire l'ovule *perpariété* dans le premier cas, *transpariété* dans le second.«

Au reste, que le nucelle puisse être plus ou moins écarté et supplanté par le sac embryonnaire, c'est un fait qui n'était pas inconnu de moi (voir mon mémoire de 1878).

Dans ces dernières années on a vu paraître çà et là des recherches cytologiques parfois approfondies sur l'ovule, entreprises par de nombreux savants qui se proposaient également de découvrir le véritable rôle phylogénique de cet organe; citons en particulier les travaux de Coulter, de Chamberlain et de plusieurs autres botanistes de l'Amérique du Nord, et en Europe ceux de Lang, de Juel, de Lagerberg, de Magnus, d'Ernst, de Samuelsson, de Went etc. ....

Mais pour apprécier comme il faut la valeur systématique de l'ovule, on a encore besoin d'une longue suite d'études comparatives dans toute la série des Angiospermes. L'ovule est encore trop peu connu et utilisé; et dans l'ouvrage d'Engler et Prantl, »Natürliche Pflanzenfamilien«, on cherche souvent en vain des éclaircissements sur cet organe en dehors des faits les plus banals depuis longtemps connus et employés pour la classification. Et pourtant je suis d'avis que la valeur systématique de l'ovule est très grande, car on ne saurait prétendre que sa structure ait une grande importance écologique ou biologique; on doit certainement considérer en général sa forme comme un ensemble de caractères d'organisation, et on ne constate qu'exceptionnellement une adaptation aux conditions de vie extérieures (par exemple chez les *Podostémacées* d'après W. Magnus, 1913). Les recherches de M. W. Magnus, jointes à mes recherches antérieures et à celles de M. Went (1909, 1910) prouvent combien la structure de l'ovule peut se maintenir constante jusque dans les petits détails chez les représentants d'une famille dispersés sur toute l'étendue du monde tropical.

M. van Tieghem citait en 1898 cette phrase que j'avais écrite en 1878: »Dans les ouvrages systématiques les ovules sont, ou bien très superficiellement décrits, ou même inexactement figurés«; et il ajoutait: »et aujourd'hui, après vingt ans écoulés, les choses en sont encore à peu près au même état«. A présent, quinze ans après, ce jugement conserve presque toute sa valeur. M. van Tieghem continuait ainsi: »Répétons en terminant qu'il reste encore beaucoup de progrès à faire dans cette voie. Le présent travail y a seulement planté quelques jalons, assez peut-être pour en avoir montré la fécondité au double point de vue de la connaissance de l'ovule lui-même et du parti qu'on en peut tirer pour améliorer la classification«.

Invité à fournir une contribution au »*Mindeskrift for Japetus Steenstrup*«, j'ai décidé de présenter les observations dispersées qui vont suivre sur la valeur de l'ovule au point de vue systématique chez les Angiospermes.

Sans parler d'autres divergences, les ovules diffèrent en ce qui concerne: 1) la formation et le développement ultérieur du sac embryonnaire; 2) les formes principales des ovules; 3) la position des ovules dans l'ovaire; 4) le nombre, l'épaisseur et les faisceaux vasculaires des téguments, ainsi que la grandeur relative et la structure du nucelle.

1. **Formation du sac embryonnaire.** L'archéspore, comme je l'ai montré en 1878, se forme toujours hypodermalement; mais au reste il y a des variations notables. Dans beaucoup de cas (chez la plupart des ovules dichlamydés) il se forme de nombreuses cellules (une »calotte«) à l'extérieur de la cellule-mère du sac embryonnaire; dans d'autres cas (particulièrement chez les ovules monochlamydés) une seule cellule sous-épidermique peut même devenir directement le sac embryonnaire. Dans la plupart des cas la cellule-mère, comme l'a montré le premier M. Strasburger, et comme l'ont confirmé ensuite M. Guignard et plusieurs autres, se segmente par des cloisons transversales en 4 cellules, — une tétrade, dont la cellule inférieure devient sac embryonnaire; en d'autres cas il se forme seulement 3 ou 2 cellules, ou encore la cellule-mère demeure indivise. On connaît aussi un certain nombre de variations du développement typique du sac embryonnaire. Des renseignements sur ces variations, petites et grandes, ont été réunis par MM. Guérin (1904, p. 25—34), Coulter et Chamberlain (1903, p. 71—120). L'espoir qui a guidé de nombreuses recherches sur ce sujet, et qui était de découvrir des indications systématiques phylogénétiques, n'a été réalisé que dans une très faible mesure. On ne peut guère apprécier encore la valeur des cas atypiques.

Formation de plusieurs sacs embryonnaires. Lorsque, dans mes études citées (1872, 1873, 1874, 1878) j'arrivai à cette conclusion que les divisions des cellules dans l'hypoderme de l'anthère et du nucelle étaient homologues et que je découvris dans beaucoup de cas à côté l'une de l'autre plusieurs cellules-mères potentielles de sacs embryonnaires (voir par ex. mes pl. VII, fig. 11, 13; pl. X, fig. 14—15, 26), je dus naturellement admettre la possibilité de la formation de plusieurs sacs embryonnaires, et en fait leur existence avait été déjà démontrée antérieurement (1878, p. 211, 222).

Il y a un certain intérêt systématique à noter les familles où une majorité de cellules sporogènes se forment dans le nucelle, même s'il ne se développe que rarement plus d'un sac embryonnaire, car ces familles doivent probablement se trouver à un stade plus primitif dans les diverses lignes systématiques. C'est ainsi que M. Engler plaçait les *Casuarinacées* comme la famille la plus primitive des Angiospermes; mais il existe, d'après la littérature, beaucoup d'autres familles situées au même stade, par exemple les *Bétulacées*, les *Cistacées*, les *Corylacées*, les *Crucifères*, les *Fagacées*, les *Juglandacées*, les *Lauracées*, les *Renonculacées*, les *Ribésiacées*, les *Rosales*, les *Saxifragacées*, les *Salicacées*, les *Tiliacées*, les *Violacées*. Cf. Coulter et Chamberlain, p. 59 et suiv.; Guérin, p. 32; Vermoesen, p. 133: ce dernier admet même qu'un plus grand nombre de cellules que celles qui proviennent de la couche hypodermale peuvent être comptées comme faisant partie du tissu sporogène et comme ayant une »fertilité virtuelle«[1]). Les familles que nous venons

[1]) »On peut admettre résolument dès à présent, semble-t-il, que l'ovule des Angiospermes est l'homologue d'un sporange, *avec cette signification* que le *tissu interne* (sous-épidermique) de cet ovule correspond pour une très large part, — part qu'il est jusqu'ici impossible de définir exactement, — à un tissu sporogène«. (Vermoesen, loc. cit. p. 133).

de citer sont toutes apétales ou dialypétales et l'on admet aussi généralement qu'elles appartiennent à des types anciens, ce qui fortifie l'opinion rapportée ci-dessus. Mais il ne faudrait pas lui attribuer une trop grande valeur, car on nous apprend que plusieurs cellules sporogènes se présentent également chez les *Asclépiadacées*, chez les *Composées* et chez les *Rubiacées* (Guérin, Coulter and Chamberlain, p. 61) — familles certainement très jeunes.

Évincement du nucelle par le sac embryonnaire. Le sac embryonnaire s'accroît probablement toujours aux dépens du nucelle, dont le tissu est résorbé dans des proportions plus ou moins grandes. Nous avons mentionné p. 5 l'importance que M. van Tieghem accorde à ces faits et les dénominations qu'il leur donne. Le phénomène en question paraît avoir lieu tout particulièrement dans les familles sympétales[1]).

2. **Types principaux d'ovules.** On distingue depuis longtemps trois types morphologiques principaux d'ovules: atrope (orthotrope), anatrope et campylotrope, avec les intermédiaires: hémianatrope et hémicampylotrope. Ces types ont une valeur systématique considérable, car la plupart des familles, comme on le sait, présentent une forme d'ovule déterminée. L'ovule anatrope est le plus fréquent: on le trouve chez les Monototylédones comme chez les Dicotylédones, chez les Choripétales comme chez les Sympétales, et, chose remarquable, c'est le seul type qui existe chez les Sympétales, quand on ne tient pas compte de faibles incurvations des ovules (cf. par ex. les Primulales; voir nos fig. 5, 6, 10 et 11). L'ovule orthotrope est rare.

Agardh fait observer qu'il existe deux catégories différentes de caractères: ceux qui dépendent de la différence de plan (grâce à la métamorphose collatérale), et ceux qui proviennent de l'achèvement de l'évolution (grâce à une métamorphose parfaitement accomplie)[2]). D'après le même savant, l'ovule atrope se trouve à un échelon plus bas; car tout ovule se forme comme »gemmula atropa« et peut rester à ce stade ou se développer en d'autres types plus élevés et coordonnés. Le fait que l'ovule atrope est le type le plus primitif est confirmé par un coup d'æil jeté sur les Gymnospermes; mais quand des ovules atropes se présentent çà et là parmi des Monocotylédones et parmi des Dicotylédones dialypétales, ce fait ne me paraît pas indiquer absolument que les familles

[1]) A l'ordre des transpariétées unitegminées ou Solaninées de M. van Tieghem appartiennent par ex. les alliances suivantes: *Rubiales*, *Solanales*, *Ombellales*, et plusieurs autres, chacune en particulier comprenant un grand nombre de familles de préférence sympétales. Aux transpariétées bitegminées appartiennent entre autres les *Primulales* avec un certain nombre de familles sympétales, et les *Oxalidales* avec une foule de familles dialypétales. Parmi des Monocotylédones les alliances se répartissent de la même manière suivant que les ovules sont transpariétés ou perpariétés (van Tieghem 1901).

[2]) »Jam supra demonstravimus, duo esse characterum genera, quorum unum ex instituti norma (propter collateralem metamorphosin), alterum ex evolutionis perfectione penderet (propter majorem successivæ metamorphosis absolutionem)«. (1858, p. LXXIII).

ou genres en question sont plus primitifs que des types qui leur sont apparentés de très près; par exemple il est difficile d'admettre que les *Cistacées* soient plus primitives que leurs plus proches voisines parmi les *Pariétales*.

3. **La position de l'ovule dans l'ovaire** est un élément très important pour la classification. C'est à ma connaissance Robert Brown qui le premier a mis en lumière l'importance des divergences à ce point de vue, mais Payer l'a également démontrée avec force (1857). Cependant Agardh a le mérite d'avoir créé des termes pour ces formes. Il distingue (1858) 3 types d'ovules: apotrope, épitrope et hétérotrope.

L'ovule apotrope, au cours de son développement, se recourbe en s'écartant du plafond de la loge ovarienne (orifice du canal du style), de telle sorte que dans l'ovule dressé verticalement le micropyle est tourné vers le bas et s'écarte du placenta (figg. 1 C, 5, 6), et que dans l'ovule pendant il est dirigé vers le haut et caché dans le repli compris entre le placenta et le funicule (fig. 1 A, B, D, E; fig. 23).

L'ovule épitrope se recourbe au contraire vers le plafond de la loge ovarienne, de telle sorte que le micropyle dans l'ovule vertical se tourne vers le bas et vers le placenta (Fig. 3A), tandis que dans l'ovule pendant il est tourné vers le haut et s'écarte du placenta (fig. 15).

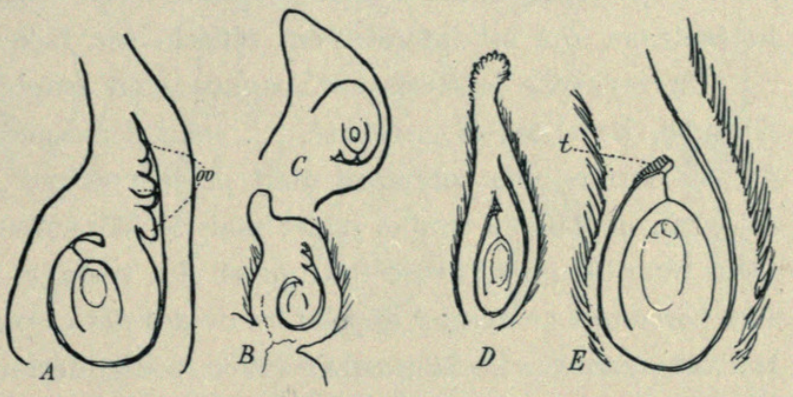

Fig. 1. *Ranunculaceæ*. Sections verticales d'ovaires. *A*, *Anemone nemorosa; ov*, ovules stériles. *B*, *Anemone apennina*. *C*, *Ranunculus acer*. *D*, *E*, *Anemone Hepatica; t*, tissu conducteur.

Il appela hétérotropes les ovules d'un ovaire quand ils sont nombreux et que quelques-uns (les ovules supérieurs) sont épitropes, d'autres (les ovules inférieurs) apotropes, et que les ovules placés sur les côtés du placenta se recourbent latéralement en s'écartant les uns des autres (fig. 4).

Agardh écrit par exemple (p. LXXIV): »On sait que dans la même famille (*Renonculacées*, etc.) et même dans le même genre (*Evonymus*) on trouve parfois des ovules pendants et parfois des ovules ascendants; mais cependant le développement s'accomplit de la même manière: les espèces d'*Evonymus* ont un ovule apotrope, que cet ovule soit ascendant ou descendant«. Et le même savant dit encore, p. LXXVI: »Si dans des familles vraiment naturelles (*Umbelliferæ*, *Polygaleæ*, *Oxalideæ*, *Geraniaceæ*, *Borragineæ*, — *Corneæ*, *Fumariaceæ*, *Balsamineæ*, *Malvaceæ*, *Labiatæ*) nous trouvons les ovules développés d'après un type ou d'après l'autre, nous avons lieu de penser que des plantes proches parentes s'accordent quant à ce caractère. Mais si nous trouvons dans une famille des types qui, différents à d'autres points de vue, diffèrent aussi quant au mode d'évolution

de l'œuf, ne devons-nous pas craindre que les ressemblances qui ont fait réunir dans une même famille ces types divergents indiquent de simples analogies et non pas une parenté« (»affinitates«)? Cf. Warming 1878, p. 198, note.

A la terminologie d'Agardh, M. K. Müller (1884: 93 et 1890: 29) a ajouté le terme de pleurotrope pour désigner l'ovule qui, comme chez le *Sambucus* et autres genres, commence par être apotrope et pendant, mais se tourne ensuite de telle sorte que le raphé, par la torsion du funicule, en vient à se diriger d'un côté et le micropyle de l'autre. Ce fait ne paraît s'observer que dans des ovaires contenant dans chaque loge un ovule suspendu dans un espace plus ou moins vide, le plus souvent grand, et il me semble que le fait en question a une importance systématique (voir par ex. les *Caprifoliaceæ*, les *Valerianaceæ*, les *Adoxaceæ*, les *Cornaceæ*; fig. 18).

M. van Tieghem introduit aussi ici des termes nouveaux: celui d'épinaste pour l'ovule apotrope, celui d'hyponaste pour l'ovule épitrope, et celui d'exonaste pour l'ovule hétérotrope, qui est latéralement réfléchi (»la face interne s'accroît davantage«).

En revanche les termes d'Agardh sont employés avec justesse par MM. Eichler, Engler, Baillon, Harms, etc. ... mais il me paraît qu'il règne en Allemagne au sujet de ces termes une confusion dont je ne vois pas bien l'origine. M. Karl Müller, il est vrai, en fait un emploi juste; mais M. Wangerin par exemple se sert du terme apotrope pour désigner l'ovule épitrope et vice versa, et il critique même (1906, p. 4) M. Eichler parce que ce dernier appelle les ovules des *Cornacées* »épitropes«, ce qu'ils sont pourtant en réalité[1]). M. Schindler (1905, p. 10) déclare qu'il y a chez les *Halorrhagidaceæ* »ein epitropes Ovulum mit innerer Mikropyle«, bien que les ovules soient apotropes. M. Prantl (1888, p. 237) fait également erreur, et écrit que »nach der herkommlichen Terminologie die hängende Samenanlage von *Anemone* epitrop, die aufrechte von *Ranunculus* apotrop ist«, — bien que les deux genres aient des ovules apotropes (voir ma fig. 1), — et il trouve bon de désigner »diese im Wesen und dem Verhältniss zur Ursprungsstelle gleiche Art der Krümmung mit einem gemeinsamen Namen«, savoir »involut«.

La confusion s'est encore accrue dans la dernière édition (1912) du »Syllabus« d'Engler, publiée par M. Gilg: à la p. 241 sont reproduits deux ovules apotropes de Sapindacées, mais dans l'ovule pendant le micropyle est appelé »épitrope« et dans l'ovule dressé »apotrope«. Les ovules épitropes des Géraniales sont représentés pour contraste à la p. 223, sans qu'ici l'auteur se serve des termes cités.

Beaucoup de botanistes depuis Agardh voient l'importance biologique des diverses positions de l'ovule dans ce fait que le micropyle doit être amené à une position favorable par rapport au tube pollinique. Et en effet il est évident dans beaucoup de cas que le tissu cellulaire conducteur est justement disposé tout contre le micropyle, de telle sorte que le tube pollinique doit être dirigé vers ce micropyle: tel est le cas par exemple

[1]) M. Hallier, du reste, a déjà relevé cette inexactitude (1908, p. 42).

chez les *Renonculacées* (fig. 1 E; fig. 7 A; voir aussi fig. 12; fig. 15 F; fig. 20 G); mais la plupart des auteurs en sont visiblement restés à cette hypothèse sans en donner une démonstration.

Agardh attribuait donc une grande importance systématique à la position de l'ovule. C'est ce que font aussi Eichler, Baillon, van Tieghem (ce dernier, par exemple, dit expressément en 1898 qu'il n'est pas essentiel qu'un ovule soit pendant ou dressé, mais que ce qui importe, c'est la position du micropyle et du raphé par rapport au placenta), Engler, Hallier, Wettstein, et d'autres; mais pour beaucoup d'auteurs des »Natürliche Pflanzenfamilien« la chose paraît assez indifférente.

Agardh avait raison de dire qu'il existe de grandes familles, tout à fait naturelles, où la position de l'ovule est constante d'un bout à l'autre. Mais d'autre part il existe

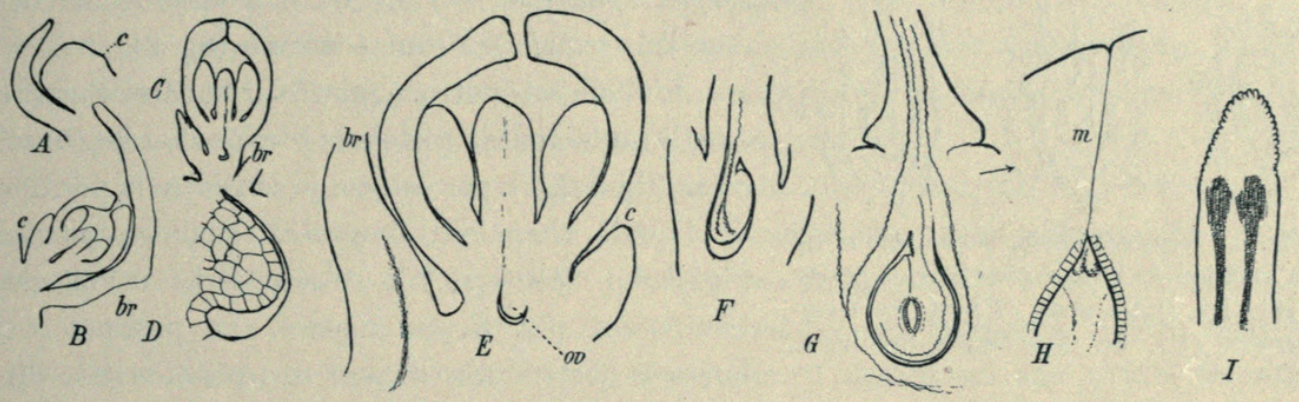

Fig. 2. *Calyceraceæ. Acicarpha tribuloides. A*, jeune fleur avec sa bractée; on voit qu'il est inexact de dire que le calice se forme aprés la corolle; la feuille postérieure du calice (*c*) se voit déjà très clairement, tandis qu'il n'y a aucune trace de corolle. *B*, fleur plus âgée, coupe longitudinale; *br*, bractée; *c*, calice. *C*, fleur encore plus âgée; l'ovule est apparu sur la paroi d'arrière. *D*, ovule fortement agrandi. *E*, fleur jeune, coupe longitudinale; *ov*, ovule. *F*, un ovule dans lequel on aperçoit le faisceau vasculaire ramifié. *G*, ovule d'une fleur épanouie; la flèche indique le côté antérieur de la fleur. *H*, sac embryonnaire avec l'épithélium; *m*, micropyle. *I*, extrémité du style.

aussi des familles naturelles chez lesquelles certains genres présentent une position et d'autres une autre. Les genres uniovulés par exemple des *Rosacées* ainsi que des *Amygdalacées* ont des ovules épitropes (exception faite pour *Geum*); mais par contre les *Pomacées* ont des ovules apotropes. Les *Renonculacées* uniovulées ont des ovules apotropes (fig. 1); mais d'après Baillon ceux du *Callianthemum* sont épitropes, — ce qui n'est cependant qu'une »anomalie apparente« (Adansonia II: 24). Buchenau mettait à part l'*Alisma natans*, dont il faisait un genre *Elisma*, parce que cette plante a des ovules épitropes, tandis que ceux de l'*Alisma* sont apotropes. On peut citer en outre, en consultant la littérature (Engler, Radlkofer), les *Rutaceæ*, les *Sapindaceæ*, les *Melianthaceæ*, les *Meliaceæ*, les *Staphyleaceæ*, etc. .... (voir Hallier, 1908). Il y a même des cas où des ovules apotropes et des ovules épitropes se rencontrent dans le même ovaire, — en dehors des ovaires munis de nombreux ovules hétérotropes, p. ex. chez *Halesia* (van

Tieghem 1908 p. 201), chez les *Rutaceæ* (cf. Engler, E. P., III, 4:234), et chez les *Sapindaceæ* (Radlkofer).

Il en est de ce caractère comme de tous les autres caractères systématiques: on doit les peser et les examiner dans leurs rapports avec d'autres; un même caractère qui est général dans une famille joue peut être un rôle secondaire dans une autre.

Une famille dont la position de l'ovule doit lui assigner une place autre que celle qu'on lui attribue d'ordinaire, est celle des **Calyceraceæ.** Quelques auteurs (par ex. Engler, et Wettstein) la placent près des *Compositæ*, et d'autres, par exemple van Tieghem, près des *Dipsacaceæ*. Je considère cette dernière classification comme la plus juste, car l'ovule n'est pas seulement pendant comme chez les *Dipsacaceæ*, mais il est aussi apotrope comme chez celles-ci, — fait que j'ai déjà mentionné (1878, p. 188) pour l'*Acicarpha spathulata* et que de nouvelles recherches (sur l'*A. tribuloides*) ont confirmé (fig. 2).

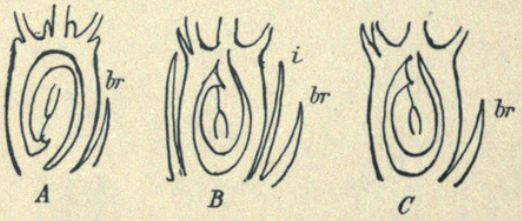

Fig. 3. Représentation schématique de la position de l'ovule chez les *Compositæ (A)*, les *Dipsacaceæ (B)* et les *Calyceraceæ (C); br*, bractée; *i*, involucre.

L'ovule est apotrope, placé sur la paroi d'arrière avec le raphé tourné en dehors comme chez les *Dipsacaceæ* (fig. 3 *B, C*); par contre, je considère la position de l'ovule chez les Composées comme épitrope (fig. 3 *A*). Même si l'on se représente l'ovule des Composées (fig. 3 *A*) déplacé, et pendant sur la paroi postérieure, il aura une position très différente de celle des deux autres familles (cf. De l'ovule, p. 186, pl. XII). Bien que chez les *Calyceraceæ* le style soit indivis comme chez les *Dipsacaceæ*, ses deux faisceaux vasculaires (fig. 2 *I*) témoignent cependant qu'il est formé de deux carpelles, dont celui d'arrière a avorté dans sa partie ovarienne. Les différences indiquées, outre une série d'autres faits (voir par ex. Buchenau, Bot. Zeitung 1872, p. 329), m'amènent à éloigner les *Calyceraceæ* des *Compositæ* (ordre des *Synandræ*) et à les rapprocher des *Dipsacales*. Si M. Baillon avait raison d'affirmer (Histoire, VII, 525) que leur inflorescence est formée de »cymes contractées«, ce fait viendrait appuyer fortement mon interprétation; mais je n'ai pas encore pu me convaincre de sa réalité.

On peut encore signaler que l'ovule est, d'une façon typique, leptosporangiate monochlamydé (fig. 2 *G, H*). Un faisceau vasculaire, qui parfois se divise (fig. 2 *F*), passe à travers le côté dorsal pour pénétrer quelque peu dans la face ventrale de l'épais tégument (fig. 2 *G*). Il se forme un épithélium (fig. 2 *G, H*).

4. **Recouvrement de l'ovule** (téguments, nucelle). J'ai signalé plus haut les 3 types d'ovules que j'ai distingués en 1878. M. van Tieghem, dont je ne puis, faute de place, exposer en détail le système, attribue, comme nous le savons, une grande importance systématique au nombre et à la structure des téguments et à l'épaisseur du

nucelle, etc. Il divise avec raison les types d'ovules en plus de groupes que je ne le faisais: outre mon type dichlamydé avec nucelle épais (correspondant à peu près à ses ovules perpariétés bitegminés) et mon type monochlamydé avec nucelle insignifiant (correspondant à peu près à ses ovules transpariétés unitegminés), il distingue encore un type avec tégument unique et nucelle épais, qui comprend notamment les *Choripétales* situées au bas de l'échelle (son ordre des *Corylinées*, des Perpariétées unitegminées) et un type à deux téguments et à nucelle insignifiant (ordre des *Primulinées;* voir mes fig. 5, 6, 10, 11).

A la question de la valeur systématique de l'ovule sont étroitement liées la question de l'homologie des téguments et du nucelle et celle de savoir quels types de ces organes sont les plus anciens. Les téguments correspondent probablement aux indusies des Fougères, mais au reste leur phylogénèse est dans le détail fort incertaine.

Par contre l'homologie du nucelle est très claire: c'est un mégasporange. Ses peux types principaux pourraient donc peut-être se désigner, par analogie avec les sporanges des Ptéridophytes, par les termes d'eusporangiates et de leptosporangiates. Nous pouvons dès lors distinguer les cinq types suivantes:

1. L'ovule gymnosperme est eusporangiate monochlamydé, c'est-à-dire qu'il a un tégument épais avec de nombreux faisceaux vasculaires et un gros nucelle. Il est tout à fait isolé, comme un type très différent des Angiospermes et très primitif.

2. L'ovule eusporangiate monochlamydé a un tégument le plus souvent épais avec faisceaux vasculaires et un gros nucelle (il correspond aux ovules crassinucellés unitegminés de M. van Tieghem). Ces ovules se rencontrent dans un certain nombre de familles qui presque toutes sont généralement considérées comme des types assez vieux et qui appartiennent essentiellement à l'ancien groupe des Apétales. Citons par exemple les *Juglandaceæ* et les *Myricaceæ*, avec des ovules atropes, les *Betulaceæ*, les *Corylaceæ*, les *Ceratophyllaceæ*, les *Lauraceæ*, quelques *Ranunculaceæ* (voir fig. 1, fig. 7), quelques *Rosaceæ*, les *Salix* avec des ovules anatropes. La chalazogamie est assez commune ici (cfr. Wettstein, 1911).

3. L'ovule eusporangiate dichlamydé présente deux téguments le plus souvent minces (formés souvent de 2—3 couches de cellules, notamment le tégument interne). Dans quelques-uns le tégument interne ne comprend au début que très peu de couches de cellules, deux par exemple, mais devient plus tard plus épais par suite des divisions cellulaires. Le nucelle est épais et formé d'un grand nombre de cellules, avec nombreuses cellules pariétales formant une »calotte«, et le sac embryonnaire se trouve par suite profondément enfoncé dans le nucelle (fig. 1, 8, 12, 16, 24). Il se forme souvent un grand nombre des cellules sporogènes. Le micropyle n'est ni long ni très étroit. Des faisceaux vasculaires dans les téguments sont rares (ils se présentent par ex. chez les *Fagaceæ*, les *Euphorbiaceæ*, les *Cucurbitaceæ*, les *Magnoliaceæ*). Un épithélium comme dans le type suivant peut se rencontrer (par ex. chez les *Geraniaceæ*, les *Linaceæ*).

Cet ovule se rencontre dans un nombre particulièrement grand de Monocotylédones et de Dicotylédones choripétales. Des ovules atropes de ce type se trouvent par exemple chez les *Polygonaceæ*, les *Cistaceæ*, les *Piperaceæ*, les *Urticaceæ*, autrement dit en général chez des types »apétales« fort simples et sans doute anciens. La grande majorité des familles, — Monocotylédones comme Dicotylédones, — ont des ovules anatropes ou campylotropes de ce type. (Cf. Warming 1878, p. 201—207). Je considère également ce type comme assez primitif.

4. Ovules leptosporangiates monochlamydés (correspondent à peu près aux ovules unitegminés tenuinucellés de M. van Tieghem): un seul tégument, qui est épais, surtout par rapport au nucelle très mince, et souvent formé de nombreuses couches de cellules (fig. 13, 15, 17, 18, 19, 20, 21). On peut y trouver plusieurs faisceaux vasculaires (par ex. chez les *Sapotaceæ*, fig. 13 B). Cependant rarement le tégument peut être très mince, comme chez les *Rafflésiacées* (Ernst et Schmid, 1913).

Le micropyle est un canal long et extrêmement étroit, souvent fermé et difficile à découvrir, ce qui fait qu'un certain nombre d'ovules sont décrits comme étant dépourvus de tégument. Le nucelle est insignifiant, et souvent formé simplement d'une seule cellule centrale ou d'une seule série centrale de cellules entourée d'épiderme. La formation d'une calotte au-dessus des cellules sporogènes est extrêmement rare. Le sac embryonnaire confine à l'épiderme et souvent ne tarde pas à repoussser plus ou moins ce dernier (fig. 2, 5, 15, 17, 18, 21). Parfois, — ou peut-être le plus souvent, — une cellule sous-épidermique se transforme directement en sac embryonnaire.

La couche cellulaire la plus interne du tégument finit très souvent par former un épithélium de cellules disposées radiairement autour du sac embryonnaire (fig. 2, 5, 11, 17, 18); voir aussi p. ex. Billings. M. Magnus a démontré l'existence d'une »Cuticula« qu'il appelle »Embryoderme«.

Ce type d'ovule règne dans la sous-classe des Sympétales d'après les systèmes modernes et se trouve çà et là chez un certain nombre de plantes dialypétales (Warming 1878, p. 208—210, 235). Les formations d'haustoire partant du sac embryonnaire paraissent se rattacher tout particulièrement à ce type (Voir: Wettstein 1911; cf. aussi Balicka-Iwanowska 1899; Goebel, *loc. cit.*, p. 807).

5. Ovule leptosporangiate dichlamydé. Il y a ici 2 téguments, qui tous deux (ou tout au moins l'un d'eux) sont minces; le nucelle est à peu près semblable à celui du 4e type. Le micropyle est variable. Ces ovules doivent sans doute être regardés comme des exceptions se rattachant aux types 3 et 4. Nous parlerons plus loin des Primulacées et des Ebénacées (fig. 5, 6, 10, 11, 14). D'autres familles à citer sont les *Orchidaceæ*, les *Droseraceæ* (fig. 4), le *Begonia* (Warming 1878, pl. 9), les *Parnassiaceæ* (Lula Pace). Chez ces dernières la structure des téguments et du nucelle est vraisemblablement en relation biologique avec les dimensions particulièrement insignifiantes de la graine

et avec le mode de dispersion de celle-ci. De même les *Rafflésiacées* ont des ovules leptosporangiates, avec réduction plus ou moins forte du tégument (voir Ernst et Schmid 1913); ici la structure doit être en relation à la fois avec le mode de dispersion des graines et avec la réduction extrême de cette famille d'holoparasites. Mais d'autres familles dialypétales qui d'après van Tieghem (1898) sont bitegminées ténuinucellées ont des graines plus solides. On trouve un épithélium par exemple chez le *Begonia* (Hofmeister).

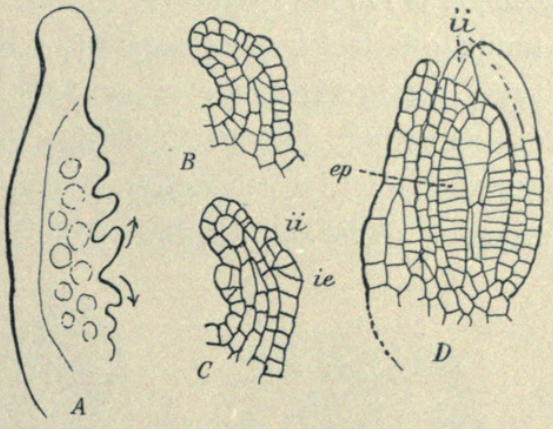

Fig. 4. *Drosera*. *A*, portion d'un placenta jeune, où l'on voit déjà que les ovules supérieurs sont épitropes et les ovules inférieurs apotropes. *B* et *C*, deux ovules jeunes; le nucelle appartient au type leptosporangiate. *D*, portion d'un ovule complètement développé; *ep* est l'épiderme du nucelle, qui paraît ici se transformer en épithélium; *ie*, tégument extérieur; *ii*, tégument intérieur. (Dessins de 1875).

De ces types d'ovules quels sont les plus anciens? La chose est claire en ce qui concerne les Gymnospermes. Les Angiospermes ne peuvent guère être en relation génétique avec les types actuellement vivants de Gymnospermes, qui finissent obscurément, et en ce qui les concerne il n'y a rien d'assuré. Vraisemblablement il existe des Angiospermes qui n'ont jamais eu plus d'un tégument (voir au type n° 2), et il y en a d'autres qui dès le début en ont eu deux (voir au type n° 3). Le type leptosporangiate qui est presque toujours combiné avec un tégument épais (type n° 4) a été regardé par moi en 1878 comme dérivé du type eusporangiate[1]). J'admets en outre qu'il est une forme fortement réduite et modifiée de ce dernier type, de même que les Filicinées leptosporangiates sont plus récentes que les Filicinées eusporangiates et en sont issues. Cela vient à l'appui de la théorie qui conçoit la fleur sympétale comme un type biologiquement très avancé.

M. van Tieghem semble comprendre à peu près comme moi la marche de l'évolution, quand il classe ainsi les Dicotylédones »dans la marche ascendante du perfectionnement organique«: Crassinucellées unitegminées; Cr. bitegminées; Ténuinucellées unitegminées; T. bitegminées (1898, p. 219). Mais quelle relation y a-t-il entre la sympétalie et l'ovule leptosporangiate? c'est ce qui n'est pas encore éclairci (cf. aussi Wettstein 1911, p. 695). La question se pose ici de savoir comment s'est effectuée l'évolution et quelle en est la cause. Or on ne peut guère y répondre encore.

En ce qui concerne la marche de l'évolution, je vois les possibilités suivantes pour le développement de l'ovule leptosporangiate monochlamydé en partant de l'eusporan-

[1]) »Les Gamopétales représentent un troisième type .... De même que ce groupe, que je crois dérivé en dernier lieu des Dialypétales, est très naturel et bien délimité, sous d'autres rapports, le nucelle trahit dans son développement une dégénération de la structure de la majorité des autres Angiospermes«. (*De l'ovule*, p. 207—208).

giate dichlamydé: un avortement du tégument interne ou externe, ou bien une fusion des téguments.

L'avortement d'un tégument a certainement eu lieu chez la *Peperomia*, qui, comme je l'ai montré (1878, p. 243), n'a qu'un seul tégument mince (l. c. pl. 8, fig. 1—9), tandis que le *Piper* en a deux; or le *Piper* est certainement le plus ancien de ces deux types, car la *Peperomia* est un type biologiquement plus récent, avant tout épiphytique et xérophile. Les particularités de son sac embryonnaire, que MM. Campbell et Johnson ont fait connaître, doivent peut-être s'interpréter aussi comme l'indice d'un progrès. (Voir D. S. Johnson 1900, 1902 dans la *Botan. Gazette*, p. 30, 34; van Tieghem 1898, p. 214). En ce qui concerne les *Salicacées*, M. van Tieghem (1900 b, p. 197) est arrivé à conclure que, des deux téguments du *Populus*, le tégument interne a disparu par avortement chez le *Salix*.

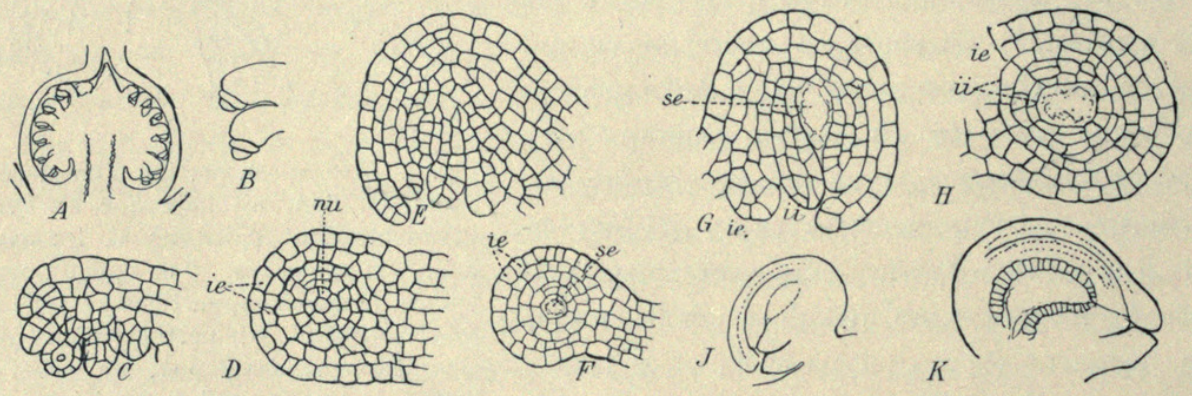

Fig. 5. *Primula obconica (A—J)*. *A*, coupe longitudinale de l'ovaire. *B*, deux des ovules de cet ovaire; les deux téguments sont formés. *C*, coupe longitudinale d'un ovule jeune. *D*, coupe transversale d'un ovule semblable; le tégument interne a 2 à 3 couches et le tégument externe *ie* 2; *nu*, nucelle, dans lequel on voit encore l'épiderme entourant la série centrale de cellules. *E*, ovule semblable en coupe longitudinale. *F*, coupe transversale d'un ovule un peu plus âgé; le sac embryonnaire *se* a repoussé l'épiderme. *ie*, tégument externe; *nu*, nucelle. *G*, même stade en coupe longitudinale; *se*, sac embryonnaire. *H*, coupe transversale correspondante; le tégument interne devient plus épais par divisions cellulaires. *J*, ovule d'une fleur épanouie. — *K*, ovule de *Primula officinalis*.

M. Wettstein semble admettre chez les Sympétales un avortement du tégument interne, quand il s'exprime ainsi (1911, p. 695): »In der Regel scheint das einfache Integument der Sympetalen auf das äussere der Dialypetaleen zurückführbar zu sein«. Il est possible que les choses se soient passées ainsi; cependant les Primulales paraissent plutôt nous amener sur une autre voie.

Les **Primulacées** ont, comme on le sait[1]), un placenta central libre, en forme de tête ou de coupole, complètement libre à la partie supérieure, le plus souvent avec une pointe nue qui émerge vers la base du style et doit servir de guide au tube pollinique, bien que

[1]) Cf. Duchartre 1844, Ann. Sc. Nat. 3e série, t. II, pl. 7, 8; Warming 1878; Vesque; Pax (1889) dans E. P. IV, 1; Billings (1901, p. 276), etc.

je n'aie trouvé sur elle aucun tissu conducteur. La base de ce placenta est souvent rétrécie en forme de pédoncule (Fig. 5 *A*, 6 *A*, *F*). Sur le placenta apparaissent les ovules en ordre descendant (voir Payer, Pax, etc. ...). Ces ovules sont tous anatropes ou hémicampylotropes (Fig. 5 *J*, *K*) ou hémianatropes, et toujours apotropes (Fig. 5 *A*). Je ne sais si l'apotropie s'observe toujours chez les plantes à placenta central libre; mais en tous cas on l'observe aussi chez l'*Utricularia*. Chez quelques Primulacées les ovules sont posés superficiellement sur le placenta (par exemple chez *Primula*, fig. 5 *A*; *Androsace*; *Lysimachia vulgaris* (Billings)). Chez d'autres ils sont enfoncés dans le placenta au moyen d'un tissu cellulaire spongieux qui se développe sur le dit placenta

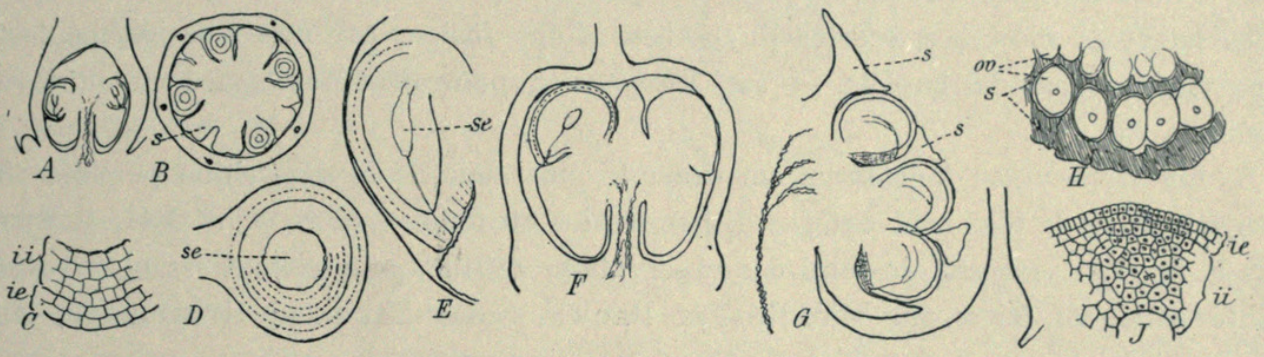

Fig. 6. *Primulaceæ*. — *A*—*E*, *Glaux maritima*. *A*, coupe longitudinale de l'ovaire; *B*, coupe transversale du même, montrant que les ovules sont enfoncés dans un tissu spongieux (*s*). *C*, coupe des téguments; *ii*, tégument interne; *ie*, tégument externe. *D*, coupe transversale d'un ovule, montrant également 2 couches dans le tégument externe et 4 dans le tégument interne. *E*, coupe longitudinale d'un ovule. — *F*, *Coris monspeliensis*. Coupe longitudinale de l'ovaire. Les deux couches du tégument externe sont indiquées par une ligne ponctuée. — *G*—*J*, *Cyclamen vernale*. *G*, portion d'une coupe longitudinale de l'ovaire; *s*, tissu spongieux dans lequel sont enfoncés les ovules. *H*, portion d'une coupe tangentielle du placenta, montrant la coupe transversale des ovules et du tissu spongieux. *J*, coupe des téguments: *ie*, tég. externe; *ii*, tég. interne.

(*Glaux*, fig. 6 *A*, *B*; *Cyclamen*, fig. 6 *G*, *H*; *Coris*, fig. 6 *F*. Voir aussi: Agardh, tabl. XXIV, 5—6).

L'ovule a 2 téguments, ce qui a été déjà signalé par Mirbel (1828, *Anagallis*), et plus tard par Duchartre (1844), Warming (1878), Baillon, Pax, van Tieghem (1900), Billings etc. ... Le tégument externe est très mince et formé seulement de 2 couches de cellules (Fig. 5 *D*—*K*; Fig. 6 *C*—*F*, *J*), excepté parfois autour du micropyle; le tégument interne est également mince au commencement (2—3 couches de cellules; fig. 5 *C*—*K*), mais devient ensuite, du moins chez plusieurs genres, très épais par suite de partitions des cellules dans la couche interne (par ex. *Cyclamen*, fig. 6 *H*, *J*).

Le nucelle appartient au type leptosporangiate, avec une seule série centrale sous l'épiderme (fig. 5 *C*, *D*, *E*), et de bonne heure il est entièrement résorbé par le sac embryonnaire (fig. 5 *G*, *H*). Un épithélium se développe chez les *Primula* (fig. 5 *K*), *Glaux*, *Lysimachia*, *Hottonia*, et plusieurs autres.

Nous retrouvons le même état de choses chez les *Theophrastaceæ* et les *Myrsinaceæ*. J'ai pu étudier quelques stades de développement de certaines espèces de ces familles, et je vais mentionner plus loin avec quelque détail mes observations[1]).

Les Primulales sont bien des Sympétales en ce qui concerne la fleur; mais elles se trouvent à un stade plus primitif que la plupart des autres (pentacycliques avec diplostémonie, même si un des verticilles est avorté ou ne se trouve chez quelques genres que sous forme de staminodes). L'ovule est donc leptosporangiate, mais au reste il n'est pas non plus parvenu à la structure typique des Sympétales, il est en réalité dichlamydé. Je pense que l'épais tégument des Sympétales est homologue du tégument interne des Primulales (*De l'ovule*, p. 243) et que le tégument externe, mince, a disparu. Cependant je n'ose pas écarter l'hypothèse d'une fusion, car mes renseignements, — malheureusement incomplets, — sur *Theophrasta* pourraient témoigner en sa faveur (voir p. 25).

Les *Rafflesiaceæ* fournissent un exemple plus clair de la disparition possible d'un tégument; ici le tégument externe disparaît plus ou moins; sur ce point MM. A. Ernst et E. Schmid viennent de faire des observations (1913) qui précisent les observations antérieurement faites par MM. Robert Brown, Solms-Laubach, Heinricher, Bernard et Endriss. — Au sujet de *Gunnera*, voir Schnegg.

Fusion des téguments. La seconde hypothèse possible est que le tégument unique et épais soit formé de la fusion des deux téguments des Dichlamydés, ou en d'autres termes provienne de ce que les deux téguments se constituent presque immédiatement comme un tout, de la même manière que par exemple les pétales d'une corolle sympétale (Cf. Warming 1878, p. 242; Goebel 1898—1901, p. 787; Coulter et Chamberlain, p. 55). Il y a des cas qui paraissent exiger une explication de ce genre. Dans certaines familles eusporangiates choripétales on trouve à la fois des ovules à deux téguments, des ovules à un tégument, et des ovules à deux téguments réunis à leurs bases sur une étendue plus ou moins grande. Tel est le cas pour les **Renonculacées**. (Prantl 1888: 238). Deux téguments relativement minces et entièrement libres se trouvent chez *Aconitum*, *Adonis*, *Caltha*, *Isopyrum*, *Aquilegia*, *Actæa*, *Delphinium Ajacis*, *D. Consolida*, *D. elatum*, *Garidella*, *Nigella*, *Pæonia arborescens* et *officinalis*, *Trollius*, *Thalictrum flavum* (Baillon 1861, 1863; Mottier; Lonay; recherches personnelles).

On trouve un tégument unique chez *Anemone*, *Clematis*, *Hepatica* (fig. 1 *D*, *E*), *Myosurus*, *Ficaria*, *Ranunculus* (fig. 1 *C* et *De l'Ovule*, pl. 10), en outre, d'après Baillon (1861, p. 336), Lonay et Prantl (1888, p. 238) chez *Helleborus*, *Thalictrum*, *Leptopyrum*, *Oxygraphis* et *Trautvetteria*; d'après Schleiden chez *Delphinium tricorne* et *chilense*. J'ai constaté le même cas chez *Delphinium elatum* ainsi que chez *Helleborus viridis* et

[1]) Je dois à MM. Hjalmar Jensen et Theod. Holm des matériaux relatifs à plusieurs espèces mentionnées dans la présente étude.

corsicus (fig. 7 *C*). Les deux cas peuvent donc se rencontrer dans le même genre (*Delphinium*).

Le 3e cas, deux téguments en partie fondus ensemble, se trouve p. ex. chez *Eranthis hiemalis* (fig. 7 *A*), *Helleborus foetidus* (Lonay) et *Delphinium elatum* (Strasburger).

Il résulte de ce qui précède que ce sont principalement les genres à ovaire pluriovulé qui ont deux téguments libres ou partiellement réunis, et que ce sont les ovaires uniovulés qui ont un tégument unique. Les premiers types sont incontestablement plus anciens que les seconds, chez lesquels çà et là des ovules avortés indiquent des ancêtres à plusieurs ovules (*Anemone*, *Clematis*, *Adonis*). A ce point de vue l'*Anemonene morosa* et l'*Anemone apennina* sont plus primitives que l'*Anemone Hepatica*, qui n'a pas d'ovules avortés (fig. 1 *A*, *D*, *E*).

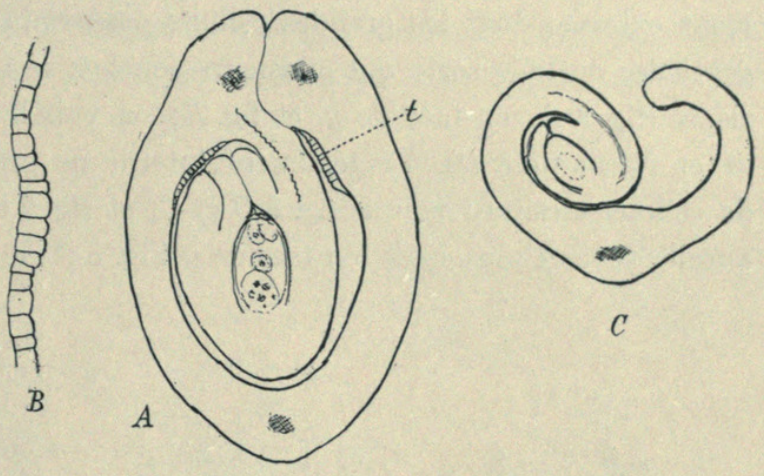

Fig. 7. *Ranunculaceæ*. *A*, coupe transversale à travers l'ovaire de l'*Eranthis hiemalis*; *t*, tissu conducteur, plus fortement agrandi en *B*. *C*, coupe transversale d'un ovaire jeune d'*Helleborus corsicus*, provenant d'une fleur non épanouie.

Je considère les Renonculacées comme une famille jeune, essentiellement herbacée, liée particulièrement à des régions tempérées et froides, et descendant de plantes ligneuses tropicales telles que les Magnoliacées et les Anonacées; or celles-ci ont, d'après les renseignements que nous possédons, 2 téguments minces (Cf. Baillon, *Histoire*, t. I; Prantl, 1888: 239; Hallier 1908: 20, 1912, p. 151, 154; Strasburger dans »Flora«, 95).

L'ordre des **Rosales** se trouve dans le même cas. D'après van Tieghem (1898, p. 213) on observe deux téguments entièrement distincts chez des espèces de *Spiræa*, tandis que dans d'autres espèces les téguments sont en partie conjoints et que d'autres ont un tégument unique. Deux téguments plus ou moins réunis se trouvent également dans le genre *Prunus* (van Tieghem); par contre on constate deux téguments entièrement libres dans les genres *Pirus*, *Raphiolepis*, *Gillenia*, *Quillaja*, *Cotoneaster*.

On trouve un tégument unique dans *Alchemilla*, où, d'après Murbeck, le tégument s'unit complètement au nucelle; citons encore: *Agrimonia*, *Brayera*, *Fragaria*, *Kerria*, *Rosa*, *Sanguisorba*, *Geum* (Warming 1878, p. 245), *Potentilla*. (En 1878, p. 245, je signalais aussi *Lupinus* (Schleiden), *Tropæolum* (Hofmeister; Warming 1878, p. 243, pl. 10, fig. 8—9) comme présentant une fusion incomplète, et van Tieghem (1898, p. 214) cite *Myriophyllum*, ce que confirme notre fig. 23. Cependant il me semble que dans ce dernier la fusion ne paraît pas avoir lieu toujours).

Les **Cucurbitacées** nous offrent un cas fort intéressant. D'après les figures publiées dans les livres et d'après mes propres recherches, les Cucurbitacées ont en règle générale un gros nucelle et deux téguments minces entièrement libres (voir fig. 16). Le micropyle est insignifiant ou fait défaut. Le genre *Sicyos* n'a qu'un seul ovule pendant, et l'on voit autour de la partie supérieure du nucelle en forme de col, deux téguments: un tégument externe, dont les grandes cellules épidermiques se divisent ici par des parois tangentielles de telle sorte que plusieurs couches se forment, notamment à la partie supérieure (fig. 8 *A*, en face de *y*, et fig. *E*; on voit le tégument externe fig. 8 *B*, *C* et fig. 9 *M* et *N*, marqué *ie*). Le tégument interne ne présente qu'une épaisseur de 3 couches de cellules environ: voir *ii* fig. 8 *B* et *C*, et fig. 9 *O*. Mais à peu près à l'endroit où le nucelle devient plus épais (en face de *y* Fig. 8 *A*) le tégument interne disparaît: il devient

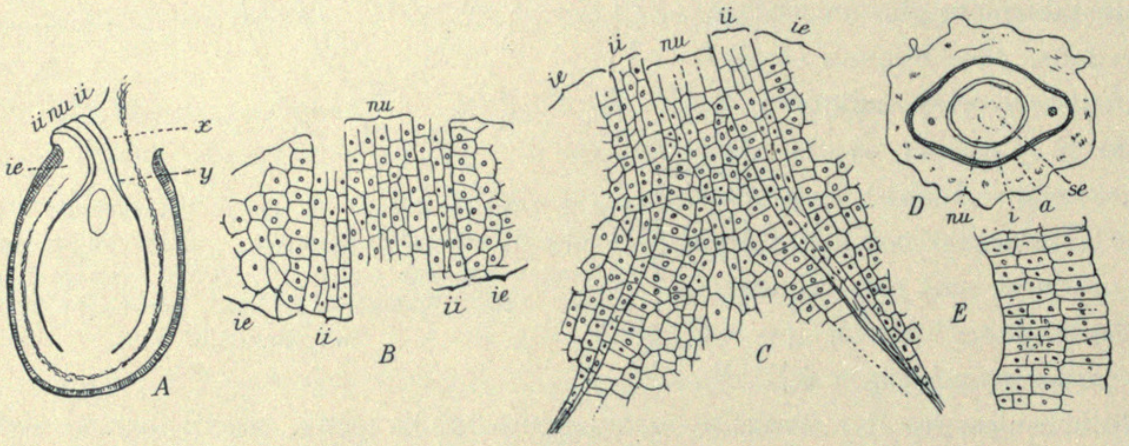

Fig. 8. *Sicyos angulata*. *A*, coupe longitudinale d'un ovule. *B*, coupe longitudinale de sa partie supérieure, à peu près en *x* (dans *A*). *C*, coupe longitudinale de l'ovule, à peu près en *y*. *D*, coupe transversale de la partie inférieure d'un ovule; *a*, épiderme du tégument; *se*, sac embryonal. Il n'y a ici qu'un tégument. Il s'est formé un espace libre entre le tégument *i* et le nucelle. *E*, coupe longitudinale, fortement agrandie, de l'épiderme du tégument externe à sa partie supérieure, en face de *y* (fig. *A*). — *nu*, nucelle; *ie*, tégument externe; *ii*, tégument interne.

de plus en plus mince vers le bas et finit par se fondre dans le tégument externe. Dans la plupart des cas j'ai vu sur une coupe longitudinale l'état de choses représenté à la fig. 8 *C*: le fait demanderait à être étudié de plus près au point de vue de l'organogénie. Mais dans les coupes transversales successives qui ont été faites à travers un seul et même ovule, la transition s'est constatée comme en *O* et *P* de la fig. 9; on voit encore en *O* le tégument interne avec ses 3 couches de cellules; un peu plus bas il a disparu comme couche indépendante, et le tégument est alors unique (fig. 9 *P*).

D'après ce qui précède, il paraît incontestable qu'une fusion des deux téguments peut se produire.

Il faut également reconnaître que l'ovule doit avoir une évolution phylogénique; il suffit de considérer les ovules nus, autrement dit dépourvus de tégument (chez les »Integminées« de M. van Tieghem), et en particulier des types parasitiques et sapro-

phytiques, qui sont aussi réduits à d'autre points de vue. J'ai déjà démontré en 1878 (p. 236, pl. 11) qu'il reste encore des traces de tégument chez les Santalacées (*Thesium*). Sur *Voyria* et les Santalacées, voir Goebel 1898—1901, p. 788.

Je ne puis pour le moment éclaircir davantage cette question de la phylogénie de l'ovule. L'épais tégument unique des ovules leptosporangiates est incontestablement jeune au point de vue phylogénique; mais quel avantage spécial peut-il fournir aux ovules plus que les téguments doubles probablement plus âgés? Sert-il de tissu nourricier local au

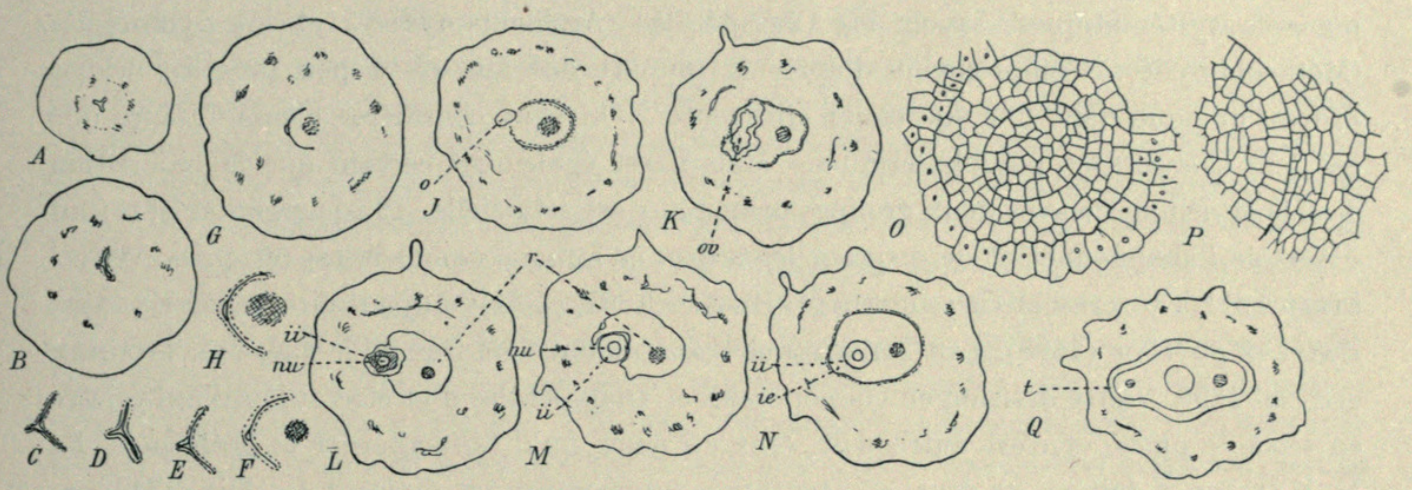

Fig. 9. *Sicyos angulata.* Série successive de coupes transversales à travers un ovaire. *A*, partie supérieure; on voit au milieu une chambre régulièrement étoilée à 3 rayons, ce qui indique que l'ovaire est formé de 3 carpelles. *B*, la chambre s'étire dans une seule direction, autrement dit: un carpelle l'emporte sur les deux autres. *C* est le canal du style de *B*, un peu agrandi. *D*, *E*, *F*: Continuation; la coupe transversale du canal du style prend de plus en plus la forme d'un demi-cercle; le canal est entouré d'une série de cellules qui se colorent plus fortement que les autres. *G*, *H* forment groupe; le faisceau vasculaire qui descend jusqu'au raphé est visible, entouré de l'arc semi-circulaire. *J*, on voit la cavité de l'ovaire apparaître en *o*; le funiculus est tout près d'être complètement libre: l'arc qui indique le canal du style formera bientôt un cercle complet. *K*, l'ovule apparaît dans la cavité de l'ovaire; *ov*, partie supérieure du tégument interne. *L*, on voit maintenant le nucelle (*nu*) entouré du tégument interne (*ii*). *M*, on voit maintenant le tégument *ii* tout autour. Le tégument externe commence à paraître (*ie*), partant du funicule; *r*, faisceau vasculaire du raphé. *N*, le tégument externe entoure complètement le tégument interne (*ii*) et le nucelle. *O*, section transversale du nucelle, du tégument interne (*ii*) et des parties les plus intérieures du tégument externe. Dans les cellules de ce-lui-ci les noyaux des cellules sont indiqués. *P*, section plus basse du même ovule; à droite du nucelle on voit une partie du tégument, qui maintenant est simple à cause de la fusion des deux téguments. *Q*, section transversale d'un ovaire et de l'ovule à peu près à la hauteur de la section fig. *P*; *t*, l'épiderme qui est ici partagé en 2 à 3 couches par des parois tangentielles (voir Fig. 8 *E*).

sac embryonnaire (Cf. Billings 1901, p. 314)? ou a-t-il quelque autre destination? C'est ce que je ne puis décider actuellement. La structure de l'ovule paraît être fort peu en relation avec les types biologiques des plantes ou avec les conditions vitales extérieures; on trouve le même type d'ovule chez les types biologiques les plus divers, chez des fleurs hypogynes aussi bien que chez des fleurs épigynes. Aucune adaptation ne paraît avoir lieu, sauf qu'une forte réduction des parties de l'ovule au point de vue quantitatif semble se produire là où les graines sont particulièrement petites, fines comme de la poussière,

et adaptées à la dispersion par le vent, ainsi que nous l'avons indiqué plus haut. On peut conclure de là que dans d'autres cas aussi il existe une relation entre la structure de l'ovule, — notamment celle des téguments, — et le mode de dispersion des graines. Dans la production de l'ovule leptosporangiate monochlamydé chez les Dicotylédones, je verrais donc de préférence une conséquence d'une évolution interne progressive (orthogénique).

Les deux sous-classes de Dicotylédones actuellement distinguées dans la plupart des manuels systématiques, savoir les Choripétales (Archichlamydées) et les Sympétales (Métachlamydées) comprennent d'après la plupart des auteurs à peu près les mêmes ordres, quoique dans une succession différente. On peut considérer comme assuré que ces sous-classes sont polyphylétiques. Mais il est également certain que la répartition des Dicotylédones en ces deux groupes principaux est artificielle. Plusieurs botanistes sont d'avis de l'abandonner et de disposer les ordres en »alliances« ou »séries« (cf. p. ex. Wettstein 1911, Coulter et Chamberlain, Bessey 1897, p. 31); on peut citer aussi Engler, Baillon et Höck (1898); van Tieghem et Hallier ont déjà franchi le pas; van Tieghem écrit en 1898: »Cette division en Gamopétales et Dialypétales doit être aujourd'hui rejetée en seconde place, et c'est autrement, croyons nous, qu'il faut aborder le problème«. Et M. Hallier a fait en ce sens une tentative intéressante en divisant les Dicotylédones (1908) en 27 alliances ou séries, classification qui fut suivie en 1912 d'un aperçu d'ensemble de tous les Angiospermes. Le but à atteindre doit être précisément d'ordonner les familles en lignes ou alliances phylogéniques; mais l'heure ne paraît pas encore venue; et nous avons besoin d'un grand travail préalable avant d'arriver à une classification quelque peu sûre; entre autre choses, l'ovule doit être étudié comparativement dans toutes les familles d'Angiospermes et utilisé systématiquement beaucoup plus qu'il ne l'a été jusqu'ici; mais il faut naturellement l'utiliser comme toutes les autres organes, autrement dit peser sa valeur dans les cas déterminés en tenant compte de ses relations avec tous les autres caractères, suivant les principes depuis longtemps posés par A. L. de Jussieu; ici comme partout en matière de classification, la ressemblance de structure n'est pas toujours une preuve de parenté.

Dans la revue »The new Phytologist« (1912, t. XI, p. 210), M. C. E. Moss, rendant compte de mon manuel (1912) sur les Spermatophytes (»Fröplanterne«), exprime son opinion sur la place que j'ai donnée aux Caryophyllacées dans l'ordre des Centrospermes. Je les ai placées comme la première famille de l'ordre[1]), et j'ai dit à ce sujet, d'après la traduction de M. Moss: »Here for the sake of convenience (»af praktiske Grunde«) the Caryophyllaceæ are placed first. After them are taken the simpler etc....«. Et M. Moss ajoute: »Danish botanists who have become accustomed to the arrangement of the Centrospermæ in Warmings former work will doubtless appreciate these »praktiske Grunde«; and

[1]) Cf. aussi: Handbuch d. system. Botanik von Eug. Warming. Zweite Auflage von M. Möbius, 1902, p. 270 et: Dritte Auflage von M. Möbius 1911, p. 297.

doubtless the more conservative among them will even enter a more or less mild protest against the change of name from the (to them) familiar Curvembryæ to the (to them) unfamiliar Centrospermæ; but those of us who are constitutionally inclined to regard systematic botany as belonging to the realm of philosophical science, and not as a complex of pigeon-holes for the docketing of plants, will be disposed to resent the too frequent intrusion of mere »praktiske Grunde« into a department of science«.

Je ne puis que déplorer une critique aussi peu compréhensive. En premier lieu, la disposition des familles dans l'ordre des Centrospermes (1912) ne diffère pas d'une façon essentielle de ce qu'elle était dans l'édition danoise de 1891 et dans l'édition anglaise de 1895, en ce sens que j'ai suivi le même principe de classement, commençant par les Caryophyllacées, énumérant ensuite les divers types qui ont un seul périgone (Chenopodiacées, que je considère comme des Caryophyllacées réduites, Amarantacées et autres) et finissant enfin avec les types vraisemblablement les plus évolués qui présentent de l'épigynie et de nombreuses étamines produites par scission (Aizoacées). Dans la longue »Introduction phylogénique« de mon livre (p. 1—67), j'ai exprimé le désir que le système naturel vers lequel nous tâchons de parvenir tienne compte des parentés vraies fondées sur la descendance; je suis ainsi, tout à fait comme M. Moss, »constitutionally inclined to regard systematic botany as belonging to the realm of philosophical science«. Quant aux »praktiske Grunde« (»raisons pratiques«) qui m'ont fait commencer par les Caryophyllacées l'ordre des Centrospermes, ce sont des raisons pédagogiques, et M. Moss s'en apercevra s'il veut bien lire mon livre avec un peu plus d'attention et se reporter par exemple à la p. 63. Ce manuel est avant tout destiné aux étudiants de notre Université. Ne faut-il pas tenir compte de nécessités pédagogiques dans tout manuel destiné à l'enseignement supérieur ou élémentaire? Et ne serait-il pas absurde que nous n'en tenions pas compte, nous qui sommes »constitutionally inclined« à être de bons maîtres? Pour des »raisons pratiques« je m'attache particulièrement aux familles ou groupes que les étudiants de l'Europe du Nord peuvent s'attendre à rencontrer, et mon texte imprimé les met en vedette ou je les cite en premier lieu, même dans des cas où je n'agirais pas de la sorte si je publiais un ouvrage purement scientifique. Pour des »raisons pratiques« je commence par les Caryophyllacées, que tout étudiant de nos pays trouve facilement, plutôt que par une des familles tropicales, bien que celles-ci soient vraisemblablement au point de départ de l'ordre. C'est encore pour des »raisons pratiques« que je procède de même à d'autres endroits; c'est toujours pour des »raisons pratiques« (voir p. 216) que je ne commence pas l'ordre des Polycarpicées par les Anonacées, mais par les Renonculacées, bien que celles-ci soient très probablement plus récentes. Et ainsi de suite: les mêmes »raisons pratiques« me feraient toujours agir de la même façon si j'étais encore dans l'enseignement. M. Engler par exemple se laisse guider par des considérations pratiques du même genre (voir son »Syllabus«). — M. Moss témoigne d'une sollicitude inquiète pour les étudiants danois; qu'il laisse donc ce souci à leurs professeurs; au reste ces étudiants ne sont pas assez dépourvus d'intelligence pour ne pas comprendre que quand j'imprime en caractères gras, au-dessus de l'ordre: »Centrospermæ (ou Curvembryæ)«, c'est que ces deux termes sont synonymes. — Qant à ce que M. Moss dit au sujet des »colombiers« il me parait, que l'histoire de la classification et les efforts des classificateurs pour disposer à leurs justes places les genres, les familles, etc...., montre qu'on a souvent fait usage de »pigeon-holes», en botanique comme en zoologie.

Dans ce qui suit j'ajouterai quelques observations sur la structure de l'ovule et quelques remarques sur certaines familles actuellement rangées parmi les Sympétales, puis sur certaines familles classées parmi les Choripétales.

On compte ordinairement les **Primulales** parmi les premières Sympétales, je veux dire les plus primitives, et on est également d'accord sur l'étroite liaison des trois familles *Theophrastaceæ*, *Myrsinaceæ* et *Primulaceæ*. On doit les ranger suivant cet ordre dans un ouvrage purement scientifique, et c'est ce que font aussi MM. Engler et Hallier (1912, p. 76); en effet les Primulacées (que pour des »raisons pratiques« je cite en premier lieu dans mon manuel) sont considérées par moi comme la famille la plus récente des trois, — famille de types herbacés, particulièrement liée à des régions extratropicales, et dérivée fortement réduite de types ligneux tropicaux.

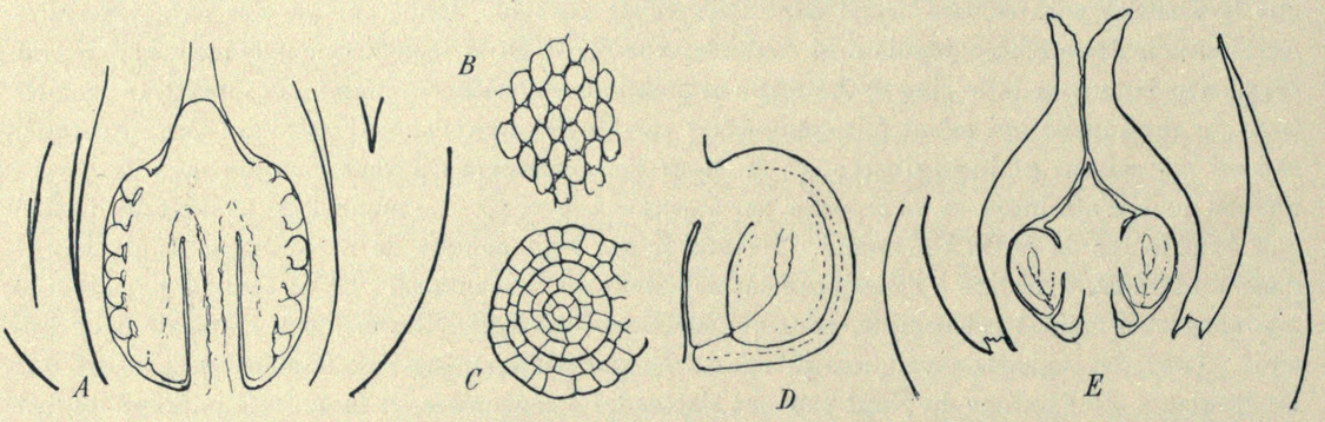

Fig. 10. *Theophrastaceæ*. — *A—D*, *Jacquinia*. *A*, coupe longitudinale de l'ovaire. *B*, surface du placenta, montrant la position des ovules en parastiques. *C*, coupe transversale de l'ovule. Le nucelle a encore son épiderme; chaque tégument a 2 couches. *D*, ovule complètement développé d'une fleur épanouie. — *E*, *Theophrasta longifolia*. Coupe longitudinale à travers l'ovaire, etc.... La corolle avec les étamines est tombée. L'épaisseur des téguments n'est pas apparue nettement.

Nous parlons à la p. 16—18 de la structure de l'ovule des Primulacées. Il existe au point de vue des placentas et des ovules la plus grande concordance entre les Primulacées et les deux autres familles, ce que montreront les fig. 5, 6, 10 et 11. Chez ces dernières aussi certains genres ont des ovules libres à la surface du placenta et d'autres des ovules enfoncés.

Le placenta a le même pédoncule, souvent encore plus fortement séparé de la partie supérieure (Fig. 10 *A*, *E*; Fig. 11 *A*, *B*, *D*).

Quelques Primulales ont de nombreux ovules, d'autres n'en ont qu'un petit nombre. Les ovules sont partout apotropes, dichlamydés, leptosporangiates.

Parmi les Theophrastacées j'ai examiné le genre *Jacquinia*. On trouve ici de nombreux ovules, qui sont disposés en parastiques assez nets sur le placenta (fig. 10 *A*, *B*). Ils ne sont pas enfoncés. Apotropie et anatropie ou hémianatropie ou hemicampylotropie (Fig. 10 *D*) comme chez les Primulacées. Comme chez celles-ci aussi, le tégu-

ment externe n'a qu'une épaisseur de deux couches de cellules (fig. 10 *C*, *D*), excepté autour du micropyle. Le tégument interne est d'abord mince (fig. 10 *C*) mais devient ensuite plus épais (*D*); et comme le nucelle est d'une façon caractéristique leptosporangiate, l'ovule ne diffère essentiellement dans l'ensemble de celui des vraies Sympétales qu'en ce qu'il a un tégument externe formé de deux couches.

Les matériaux dont j'ai disposé pour l'étude de *Theophrasta longifolia* n'ont pas été satisfaisants: et le fait est particulièrement regrettable, car l'ovule de cette plante semble se distinguer en ce que le tégument externe a une épaisseur de plus de deux couches (3—4) et que les deux téguments paraissent se fondre ensemble à la partie inférieure. Pour le reste, le placenta et la position de l'ovule ne sont pas essentiellement différents de ce qu'ils sont chez les Primulacées. Le placenta ne porte qu'un petit nombre d'ovules (fig. 10 *E*).

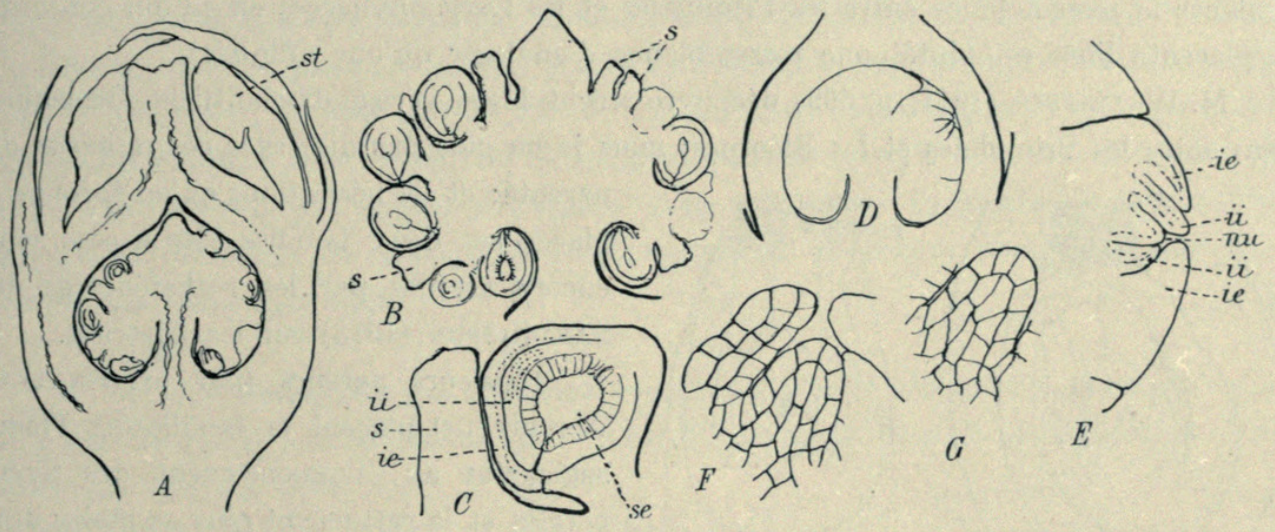

Fig. 11. *Myrsinaceæ*. — *A*—*C*, *Maesa rubiginosa*. *A*, coupe verticale à travers un bouton de fleur; *st*, étamine. *B*, placenta; *s*, masse spongieuse qui environne les ovules. *C*, un ovule; *ie*, tégument externe; *ii*, tégument interne; *se*, sac embryonnaire; *s*, tissu spongieux entourant les ovules. — *D*—*G*, *Ardisia crispa*. *D*, coupe verticale de l'ovaire. *E*, l'ovule qu'on voit en *D*; *ie*, tégument externe; *ii*, tégument interne; *nu*, nucelle. *F*, *G*, nucelles jeunes.

Parmi les Myrsinacées, j'ai examiné le type épigyne *Maesa* (fig. 11). Ici le placenta ressemble à celui des types précédents; mais les ovules sont enfoncés (fig. 11 *A*, *B*). D'après M. Mez (Nat. Pflanzenfam. 1902, p. 9) ils sont fixés superficiellement chez les Mæsoideæ: les deux cas semblent donc se trouver ici. La forme, la structure et la position des ovules concordent tout à fait avec celles des plantes citées précédemment; cependant le tégument interne n'est pas très épais. Il se forme un épithélium (fig. 11 *C*).

Un enfoncement encore plus fort et plus complètement des ovules paraît avoir lieu chez d'autres Myrsinacées, où les ovules semblent aussi diverger quelque peu à d'autres points de vue, par exemple dans l'*Ardisia crispa* (fig. 11 *E*). Cf. la figure d'*Ardisia excelsa* dans le »Lehrbuch« de Schacht. Duchartre 1844, pl. VIII, fig. 56. Agardh 1858, tabl. X. Jaensch 1905.

Ainsi donc les Primulales paraissent constituer un ordre très naturel quant à la structure et à la position de l'ovule comme à d'autres points de vue; et on comprend que M. Baillon les considère comme formant une seule famille. Une autre question est de savoir si l'ovule nous éclaire sur la place systématique de cet ordre et indique une liaison généalogique descendante avec quelque ordre choripétale. Je n'ose pas le prétendre. Il existe cependant des familles à pétales libres qui présentent dans la structure de l'ovule quelques points remarquables de ressemblance avec les Primulales, par exemple les Linacées (voir Hofmeister 1849, p. 56, tabl. 14; Billings 1901). Ici aussi le tégument externe a deux couches, le tégument interne finit par devenir très épais et le sac embryonnaire touche le tégument interne, dont la couche cellulaire la plus intérieure devient épithélium. Mais ce fait peut signifier seulement une évolution analogue. En tout cas la ressemblance entre les Primulales et les Caryophyllacées en ce qui concerne le placenta libre est plutôt une ressemblance d'analogie qu'une affinité.

M. Wettstein (1911, p. 699) découvre »recht klare verwandtschaftliche Beziehungen« entre les Primulales et les Bicornes; mais je ne puis pas discerner ces rapports de parenté; et les hésitations qu'on éprouve à placer ces deux familles côte à côte sont encore accrues par les recherches de M. Samuelsson (1913) sur les Bicornes.

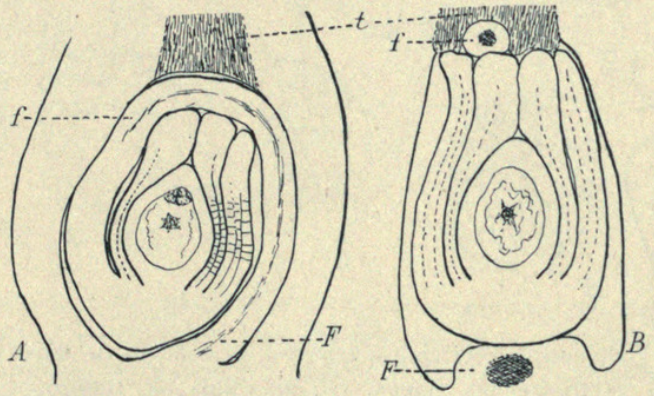

Fig. 12. *Plumbago capensis*. *A*, coupe longitudinale d'un ovaire. A la partie inférieure du style est indiquée la position d'un tissu cellulaire conducteur à petites cellules, *t*, qui absorbe avec intensité des substances colorantes et qui descend jusqu'au micropyle (voir *B*). L'ovule est coupé de telle façon que le funicule *F*—*f* est également coupé sur toute sa longueur; sa base *F* est plus large que le reste. Les couches des téguments sont indiquées. *B*, un ovule semblable coupé à peu près à angle droit par rapport au précédent, de telle sorte que la coupe a rencontré la base *F* et la partie supérieure *f* du funicule, dont le reste se trouve en arrière de la coupe.

Plusieurs auteurs (par ex. Engler, Wettstein) placent la famille des **Plombaginacées** au commencement des Sympétales et la rattachent plus ou moins aux Primulales, comme je l'ai fait moi-même (1912). Mais Engler, Wettstein et Hallier doutent beaucoup qu'il y ait parenté étroite; c'est van Tieghem qui a marqué le premier (1900 a) et le plus nettement les différences entre les deux familles; Hallier ensuite (1907; 1908; 1912, p. 171) a rattaché avec force les Plombaginacées aux Centrospermées ou Caryophyllinées; il fait valoir avec raison qu'on s'est égaré par une considération trop exclusive du diagramme. Il est incontestablement juste que les Plombaginacées n'ont rien à faire avec les Primulales. La structure de l'ovule est toute différente, ce que van Tieghem a fortement indiqué (1900 a). Nous avons un assez grand nombre de dessins reproduisant l'ovule, par ex. dans Mirbel 1828, Schleiden 1837;

Baillon (Hist. XI, p. 356); Reuther 1876; Wettstein 1911; Pax dans E. P. IV, I, p. 120; Billings 1901, p. 279, et dans plusieurs autres ouvrages: nous pouvons y renvoyer le lecteur.

J'ai moi-même éprouvé le besoin de confirmer par l'autopsie les divergences constatées en étudiant le *Plumbago capensis*. Il n'y a ici qu'un seul ovule qui est fixé sur un funicule posé au fond, très long, mince et recourbé (fig. 12). L'ovule est, d'une façon typique, dichlamydé eusporangiate; le sac embryonnaire est entouré d'une paroi assez épaisse du nucelle. Un vrai épithélium fait défaut. Le nucelle n'est même pas faiblement courbé comme chez les Primulales. Les téguments sont tous deux très minces (2—3 couches de cellules; voir les figures). D'après quelques figures (voir par ex. Reuther) le tégument externe est libre de tous les côtés dans sa portion supérieure, de sorte que l'ovule devient à demi anatrope. L'ovule touche le plafond de la chambre ovarienne, de laquelle, d'après quelques figures, pointe vers le bas un »obturateur« (Baillon) dirigé vers le micropyle; en tout cas j'ai vu un tissu cellulaire caractéristique, fort épais, mais nettement délimité (*t* sur la figure) descendre à travers le style jusqu'au micropyle (fig. 12 *B*). Je ne vois pas encore clairement avec quel ordre de plantes à pétales libres il convient de mettre en relation les Plombaginacées. Beaucoup de raisons militent en faveur des Centrospermées.

L'ordre des **Diospyrales** (ou Ebénales) comprend dans la plupart des systèmes actuels au moins les quatre familles suivantes: *Sapotaceæ*, *Ebenaceæ*, *Symplocaceæ*, *Styraceæ*. Je ne crois pas que cet ordre soit naturel, et je l'ai déjà dit en 1912. D'abord il faut certainement éloigner des autres les *Sapotaceæ* et les joindre peut-être aux *Convolvulaceæ* dans un même ordre; en second lieu, il est douteux que les *Symplocaceæ* soient apparentées aux *Ebenaceæ* et aux *Styraceæ*. Nous manquons de bonnes figures reproduisant la structure de leurs ovules, et on rencontre encore dans les livres des indications erronées sur le nombre de leurs téguments. J'ai pu examiner quelques espèces, en petit nombre, et voici ce que j'ai constaté:

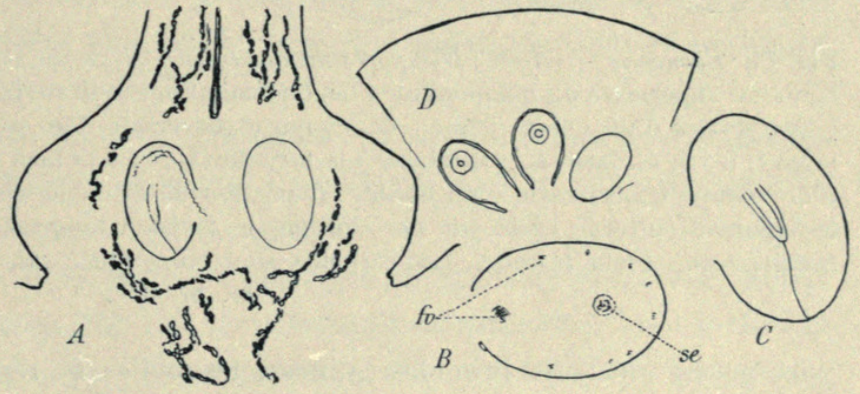

Fig. 13. *Sapotaceæ*. — *A*, *B*, *C*: *Palaquium Beauvisagei*. *A*, coupe longitudinale de l'ovaire. Quelques-uns des vaisseaux lactifères sont indiqués. *B*, coupe transversale d'un ovule; *fv*, faisceaux vasculaires; *sc*, sac embryonnaire. *C*, un ovule; il existe encore un épiderme sur le nucelle. — *D*, *Sideroxylon argenteum*; partie de la coupe transversale d'un ovaire. On ne voit que 3 des 8 chambres.

Les *Sapotaceæ* sont une famille très naturelle et incontestablement très ancienne.

Leur concordance avec les Primulales est essentiellement de nature diagrammatique, ce qui peut dépendre d'une convergence. L'ovaire et l'ovule sont très différents de ceux des Primulales, et il faut y joindre une divergence importante concernant le suc laiteux qui se trouve dans des vaisseaux irrégulièrement anastomosés (fig. 13 *A*). L'ovaire a 4, 5, 6 chambres et davantage, avec un ovule dans chaque chambre, fixé dans l'angle intérieur, à la base ou un peu plus haut (fig. 13 *A*, *D*). L'ovule est anatrope ou hémianatrope, le plus souvent un peu courbé (fig. *A*, *C*), et apotrope. Il s'applique exactement contre la chambre ovarienne (fig. *D*). On indique encore dans certains ouvrages qu'il existe deux téguments, mais Baillon a déjà dit qu'il n'y en a qu'un seul, épais. Les ovules sont typiquement monochlamydés leptosporangiates, avec un micropyle long et très étroit (fig. 13 *A*, *C*). Dans le raphé se trouve un faisceau vasculaire mince, qui se

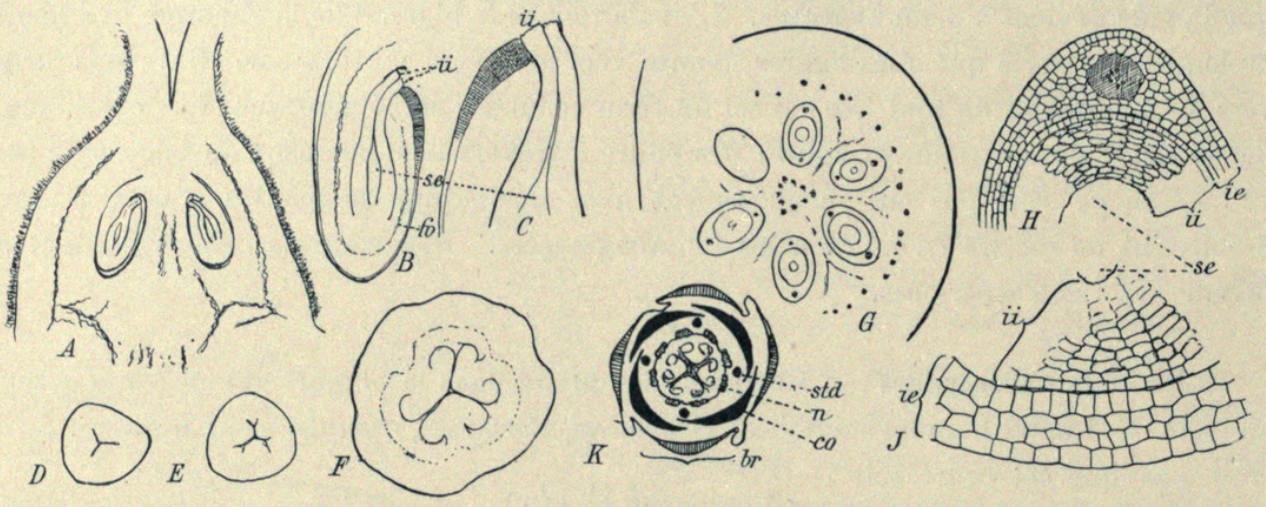

Fig. 14. *Ebenaceæ.* — *A*—*C*, *Diospyros melanoxylon.* *A*, coupe verticale de l'ovaire. *B*, un des ovules. *C*, partie supérieure du même ovule plus fortement agrandi. — *D*—*I*, *Maba Teysmanni.* *D*—*F*, coupes transversales d'un ovaire jeune. *G*, coupe transversale d'un ovaire âgé; tous les ovules sont développés; il y a un faisceau vasculaire à la face dorsale et à la face ventrale de chaque ovule. *H*, portion d'une coupe transversale d'un ovule. *I*, portion de la même coupe fortement agrandie; on voit que le tégument interne croît par des cloisons de division tangentielles. — *K*, diagramme de *Diospyros melanoxylon*. Fleur femelle. Les carpelles sont épipétales. *std*, staminodes; *n*, glandes nectarifères; *br*, bractée.

partage en plusieurs branches minces, lesquelles se répartissent dans l'épais tégument (fig. 13 *B*).

La structure et la position de l'ovule ainsi que le suc laiteux me paraissent écarter les Sapotaceæ des autres familles de l'ordre. A ces points de vue c'est avec les Convolvulacées qu'elles présentent le plus de ressemblance, et le plus naturel serait de les joindre à elles dans un même ordre. Au reste M. Hallier a signalé (1901) les nombreuses concordances qui existent entre les Sapotacées et les plus anciens genres des Convolvulacées, bien qu'il les ait rangées plus tard (1908, 1912) dans deux ordres différents. Je n'ai aucune opinion sur les rapports des Sapotacées avec les plantes à pétales libres.

J'ai examiné des espèces de *Palaquium*, de *Mimusops* et de *Sideroxylon*.

Ebenaceæ. J'ai pu étudier des matériaux du *Maba* (*Rhipidostigma*) *Teysmanni*, du *Diospyros Melanoxylon* et du *D. lanceifolia*. Nous pouvons en outre renvoyer à une belle étude sur le *Diospyros virginiana* par Mlle Stella Hague (1911).

Les Ebénacées diffèrent d'une façon essentielle des autres familles de l'ordre. Il peut y avoir dans l'ovaire de nombreuses loges contenant chacune un ovule; mais en réalité 2 ovules appartiennent à chaque carpelle: car les bords des carpelles se recourbent en arrière (Fig. 14 *D*, *E*, *F*, *K*) à peu près comme chez les Cucurbitacées, de sorte que les deux ovules se trouvent disposés chacun dans sa chambre au milieu de l'ovaire charnu (fig. 14 *G*). Les ovules sont apotropes comme chez les Sapotacées, mais ils sont pendants et munis de deux téguments dont l'externe est mince et dont l'interne reçoit avec le temps de nombreuses couches de cellules (fig. 14 *A*, *B*, *H*, *J*). On a désigné autrefois ces ovules comme monochlamydés (cf. par ex. Baillon), mais cette désignation a été rectifiée à une époque plus récente (van Tieghem 1898; Hague 1911). Le nucelle est typiquement leptosporangiate, et il est délogé de bonne heure par le sac embryonnaire (Fig. *B*, *C*). L'archéspore est une cellule sous-épidermique unique, qui produit une tétrade dont la cellule la plus inférieure devient le sac embryonnaire (S. Hague). On ne constate de formation ni de calotte, ni de divisions tangentielles de l'épiderme. Un épithélium a été reproduit dans l'ouvrage de Mlle Stella Hague.

Les Ébenacées me paraissent s'écarter d'une façon sérieuse des *Symplocos* (et des *Styraceæ?*) qui ont un seul tégument épais. Lorsque M. Baillon les trouve »extrêmement voisines des Ilicacées dont on arrivera peut-être à ne pas les séparer«, il faut faire observer que les ovules des Ilicacées sont, il est vrai, également pendants et apotropes, mais qu'ils n'ont qu'un seul tégument épais.

Il y a une analogie habituelle remarquable entre l'ovule et l'ovaire des Ébénacées et ceux des Cucurbitacées, notamment du genre *Sicyos* (voir fig. 8 *A* et 14 *B*); mais les ovules de ces dernières sont nettement eusporangiates.

Dans les autres familles, je n'ai pu examiner que *Symplocos odoratissima* Choisy. Les fleurs sont entièrement épigynes (fig. 15); le calice est peu nettement imbriqué. Les parties libres des pétales sont imbriquées (quinconciales) et elles portent à leur base gamophylle de nombreuses étamines (fig. 15 *G*, *K*). Ces dernières ne semblent pas disposées suivant un ordre déterminé; il est clair seulement qu'il s'en trouve beaucoup plus réunies en cinq groupes en face des sépales que dans les intervalles (fig. 15 *K*). Le fait que les étamines apparaissent ici par groupes en si grand nombre en face des sépales doit être évidemment rapproché de cette circonstance qu'il existe à la base du style un disque fortement irradié dont les cinq rayons s'avancent entre les sépales dans la direction des pétales (fig. *K*). Je n'ai pas trouvé de preuve que ces nombreuses étamines se soient produites par division d'étamines moins nombreuses, peut-être dix (Cf. Eichler 1875, p. 334).

Sur la coupe transversale de l'ovaire on voit un cercle formé d'un nombre déjà très grand de faisceaux vasculaires qui se ramifient et pourvoient la corolle et l'androcée de faisceaux vasculaires (fig. 15 *B*, *G*, *L*). Il y a dans l'ovaire trois (ou quatre) carpelles. A la partie supérieure de l'ovaire, les trois placentas sont pariétaux d'après les coupes transversales, mais se touchent presque au milieu (fig. *D*). Un peu plus bas, ces placentas portent chacun un petit nombre d'ovules dont les plus haut placés sont horizontaux (amphitropes; fig. 15 *A*, *D*); mais les ovules inférieurs sont pendants et épitropes. Quelques ovules sont évidemment avortés (fig. *A*). Les ovules sont typiquement monochlamydés leptospo-

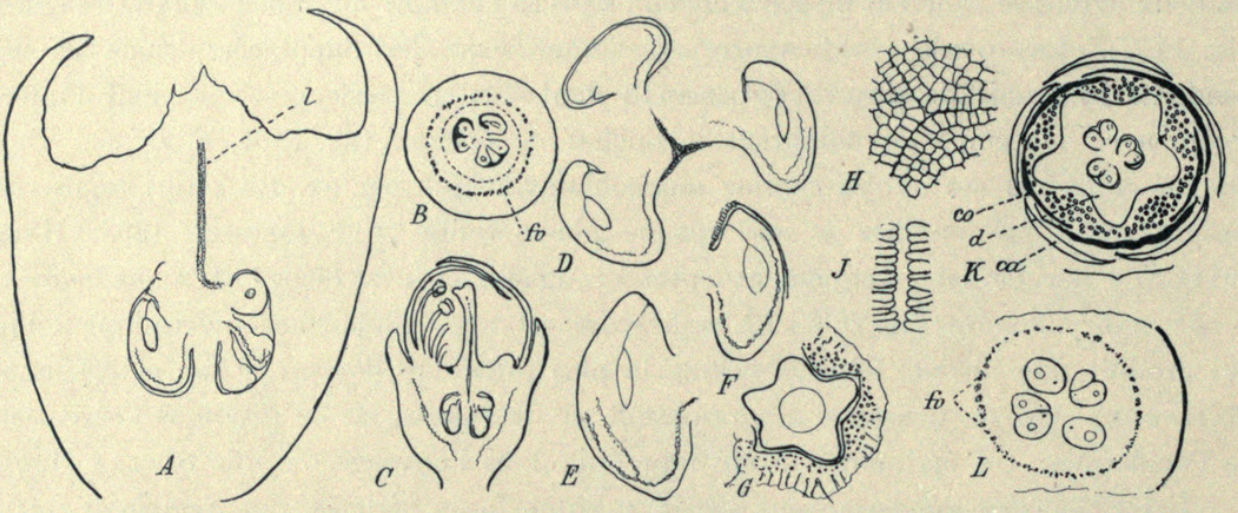

Fig. 15. *Symplocos odoratissima* Choisy. *A*, coupe longitudinale de l'ovaire; l'ovule supérieur à droite est horizontal, et se voit par conséquent en coupe transversale; les deux ovules inférieurs à droite sont sans doute avortés; *l*, tissu cellulaire conducteur. *B*, coupe transversale d'un ovaire; *fv*, anneau de faisceaux vasculaires qui fournit de vaisseaux les étamines, etc.... *C*, coupe longitudinale d'un bouton de fleur. *D*, coupe transversale de la partie supérieure d'un ovaire; on voit au milieu le tissu cellulaire conducteur. *E*, un ovule dont le faisceau vasculaire se partage. Il faut se représenter le sac embryonnaire et le micropyle comme vus à travers le tégument. *F*, coupe longitudinale d'un ovule; au-dessus du micropyle on voit le tissu cellulaire conducteur. *G*, coupe transversale à travers le disque à 5 rayons et la base de la corolle avec les nombreux faisceaux vasculaires qui pénètrent jusqu'aux étamines et au tube de la corolle. *H*, coupe transversale de l'ovaire au-dessus des ovules; on voit le tissu cellulaire conducteur, lequel est représenté en coupe longitudinale à la fig. *A*, *l*. *J*, portion du tissu cellulaire conducteur dans le style en section verticale. *K*, diagramme de la fleur; *ca*, calice; *co*, couronne; *d*, disque nectarifère. *L*, partie d'une section transversale de l'ovaire, lequel est quadriloculaire. Dans les ovules on voit le sac embryonnaire et le faisceau vasculaire du raphé tourné en dedans. A droite, le contour de l'ovaire; *fv*, anneau de faisceaux vasculaires qui fournit de faisceaux la corolle et l'androcée.

rangiates, avec micropyle long et très mince (fig. *D*, *E*, *F*). L'épithélium n'existe pas, ou en tous cas n'était pas encore développé dans mes matériaux. Le faisceau vasculaire du raphé se partage souvent en deux (fig. *E*).

Des familles que j'ai examinées ici, les Symplocacées doivent être considérées comme les plus évoluées, parce qu'elles ont l'épigynie de la fleur et un grand nombre d'étamines. Quant à savoir si on doit vraiment regarder cette famille comme des Ébénacées plus évo-

luées, c'est une question que je ne me risque pas à trancher en l'absence de connaissances détaillées sur les plantes tropicales en question; mais la structure et la position de l'ovule me paraissent témoigner contre cette hypothèse. Les Styracées ont d'après van Tieghem (1898) »un nucelle très mince, résorbé par l'endosperme à l'épanouissement, entouré d'un seul tégument très épais«; mais d'après Agardh (1858) elles présentent un ovule apotrope. Hallier nie toute parenté entre les Symplocacées et les Ébénales et rattache les premières aux Linacées sous son ordre XVIII: Guttales (1912, p. 167, 215).

Tandis que l'ordre des Primulales nous a montré une grande uniformité dans la structure de l'ovaire, dans la structure et la position des ovules, l'ordre des Diospyrales présente une si grande diversité, du moins dans le peu d'échantillons étudiés par nous, qu'on est amené à douter que les familles rassemblées sous ce nom soient vraiment proches parentes. Les Sapotaceæ en particulier paraissent devoir être écartées (cf. aussi Hallier 1912, p. 222, où elles forment à elles seules un ordre spécial voisin de celui des Tubifloræ, et 1912b, p. 7 et tabl. V).

En dehors des Primulales et des Diospyrales, il semble qu'il n'y ait plus dans la »sous-classe« des »Sympétales« qu'une seule famille dont les ovules s'écartent des types monochlamydés leptosporangiates: c'est celle des **Cucurbitacées.**

Cette famille très naturelle est rattachée par quelques auteurs aux ordres ou familles à pétales libres, — malgré la corolle sympétale, — et particulièrement aux *Passifloracées* et familles apparentées; mais d'autres, comme M. Wettstein, rattachent les Cucurbitacées aux Campanulées, bien qu'ils fassent ressortir leur grande parenté avec les Passifloracées et pensent qu'elles doivent dériver de ces dernières ou, comme M. Wettstein, estiment que c'est »zum Teil Geschmacksache« de les classer parmi les Dialypétales ou parmi les Sympétales. M. Hallier (1908, p. 187) en forme une alliance spéciale, celle des Péponifères, qu'il joint aux Passifloracées, etc....; mais en 1912 (p. 217) il ne les rattache qu'aux Bégoniacées et aux Datiscacées. Quant à M. van Tieghem, voici ce qu'il dit: »Dans la récente édition de mes Éléments, me fondant sur le double tégument de l'ovule, j'ai retiré ces plantes du voisinage des Campanulacées ... pour en constituer un sous-ordre à part«. M. Engler (1912) leur attribue également un ordre indépendant, celui des Cucurbitales, qu'il range cependant sous les »Sympetalæ«, et immédiatement avant les Campanulatæ. Quant à moi, précisément à cause de la structure de l'ovule et pour beaucoup d'autres caractères indiqués dans mon Manuel systématique, j'ai toujours écarté les Cucurbitacées des Campanulacées et des autres plantes apparentées à celles-ci; en effet je considère ces deux familles comme des types convergents au point de vue de la structure de la fleur. L'ovule des Cucurbitacées appartient à un type qui est très différent de celui que nous offrent toutes les autres »Sympétales«. Dans les genres multiovulés les ovules sont hétérotropes (fig. 16 *A*), mais la *Sicyos* et autres

ont des ovules uniques et pendants (fig. 8); je ne puis dire si Agardh avait raison d'appeler ces ovules apotropes.

Dans l'ovaire multiovulé les placentas se courbent de côté, de sorte que les ovules sont disposés par groupes et enfoncés dans le tissu charnu de l'ovaire (fig. 16). Je constate que la surface du placenta est recouverte de tissu conducteur jusqu'aux ovules (fig. *B*, *C*; cf. Longo). Ceux-ci ont été reproduits à plusieurs reprises (Brongniart, Mirbel, Schacht, Hofmeister, Payer, Lotar, Longo, Möbius, Reuther). Ils ont un nucelle volumineux, souvent recourbé d'une façon particulière à son extrémité (fig. 8, 16 *B*) et deux téguments dont le plus interne est aussi le plus mince (2—3 couches), tandis que le tégument externe est plus épais. Le micropyle est très ouvert, et même dans certains cas il fait défaut à proprement parler (fig. 8 *A*, 16 *B*). Sur les ovules, voir au reste p. 20. L'ovule de *Passiflora* a une structure très semblable (Warming 1878, pl. 7, fig. 21). Si

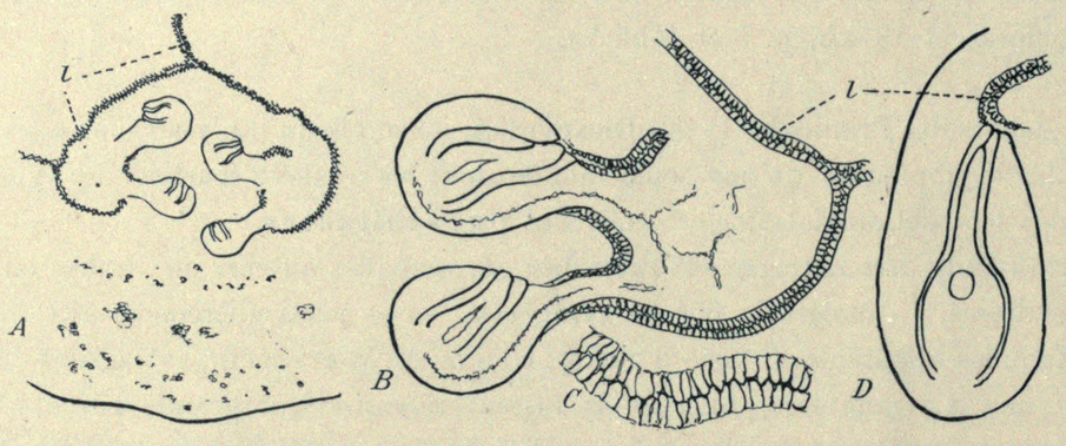

Fig. 16. *Cucurbitaceæ*. *A*—*C*, *Cucumis flexuosus*. *A*, portion de la coupe transversale d'un ovaire; on voit 4 ovules logés dans le tissu charnu. Les placentas sont munis à leur surface de tissu cellulaire conducteur (*l*). Ce tissu fait défaut devant le micropyle lui-même. *B*, portion de la même coupe, plus fortement agrandie. *C*, portion du tissu conducteur; il est formé de cellules à parois minces qui empiètent l'une sur l'autre. — *D*, ovule de *Bryonopsis erythrocarpa*.

nous ajoutons à cela beaucoup d'autres points par où les Cucurbitacées diffèrent des Campanulacées, etc...., comme: l'unisexualité constante, les anthères tournées en dehors et, — comme conséquence de cette position, — des différences dans la mode de pollination, la structure de la graine, l'absence d'inuline, des conditions anatomiques spéciales, le fait que la corolle a parfois des pétales libres et que la fleur est hypogyne, nous considérerons qu'il n'est pas naturel de traiter les deux familles en question comme autre chose que des types analogues, notamment pour la forme de la corolle. Les Passifloracées paraissent être les parentes les plus proches des Cucurbitacées.

Il convient d'examiner de près si les *Loasaceæ* doivent être classées dans le même ordre que les Cucurbitacées; leur ovule est, comme je le disais en 1878, monochlamydé leptosporangiate.

Si nous passons maintenant aux familles qu'on range généralement de nos jours dans une sous-classe d'Archichlamydées ou de Choripétales, nous rencontrons chez elles, en ce qui concerne la structure de l'ovule, une diversité beaucoup plus grande que chez les Sympétales. J'ai signalé (1878, p. 244) que le plus souvent, il est vrai, les ovules sont dichlamydés et eusporangiates; mais j'ai noté aussi toute une série de types nettement monochlamydés leptosporangiates et on pourrait en citer beaucoup d'autres. Ce sera pour les botanistes de l'avenir une question extrêmement vaste et complexe de savoir comment les nombreuses familles de Dicotylédones doivent se grouper phylogéniquement en alliances dans lesquelles on peut se représenter réunies tant la dialypétalie que la sympétalie et les structures divergentes de l'ovule, comme le fait déjà M. Hallier et comme on le fait déjà généralement en ce qui concerne l'hypogynie et l'épigynie, et çà et là en ce qui concerne la dialypétalie et la sympétalie.

Dans l'ordre ou la série (»die Reihe«) des **Rosales** se trouvent incontestablement mélangées des familles très hétérogènes; on n'a pas accordé une attention suffisante à la structure de l'ovule. J'ai suivi la coutume lorsque dans mes »Spermatophytes« (1912) j'ai placé les *Hydrangeaceæ* et les *Escalloniaceæ* dans le même ordre que les *Saxifragaceæ* et les *Ribesiaceæ* (bien que je les aie considérées comme des familles à part et non comme des sous-familles des Saxifragaceæ). Je doute très certainement que ce mode de classification soit parfaitement naturel. Au sujet de l'*Escallonia*, par exemple, voici ce que disait Agardh: »Escallonieæ sunt ... Rhododendreis affinitate proximæ, iisdem formam polypetalam constituentes« (voir pour plus de détails: 1858, p. 108, 110). Agardh a peut-être raison; en tous cas les ovules des *Escalloniées* sont bien nettement monochlamydés leptosporangiates comme ceux des *Rhododendrons* (cf. Samuelsson 1913) et très différents par exemple de ceux des *Saxifraga*, des *Ribes* (Warming 1878, pl. 7, p. 6—14) et des *Rosaceæ*. Les *Escalloniées* ont un nucelle fort insignifiant, qui au début se compose seulement d'une série centrale de cellules sous-épidermiques (fig. 17 *B*, *D*). Le tégument devient très épais et sa couche interne se forme en épithélium (fig. *E*, *G*). Le micropyle est long et très étroit (fig. *A*, *C*, *E*, *F*). Cf. aussi van Tieghem 1898, p. 216, 217.

Une structure analogue paraît se rencontrer chez d'autres »*Saxifragales*« ou »*Rosales*«, p. ex. chez *Philadelphus* et *Hydrangea* (van Tieghem 1898 : 206). Certainement on peut expliquer les choses en disant que cet ordre est de ceux où il existe à la fois des ovules dichlamydés et des ovules monochlamydés, ce qui indique à l'intérieur de l'ordre une progression d'un stade inférieur à un stade supérieur. M. Hallier est visiblement de cet avis (1908, 1912). En tous cas il faut procéder à un nouvel arrangement à l'intérieur des Saxifragales. Je considère par exemple qu'il n'est pas juste de placer à premier rang parmi les Rosales une famille aussi extrême et aussi réduite quant à la structure de la fleur que la famille des *Podostemaceæ*. Si elles descendent vraiment des Saxifragales, ce que j'admets, il convient de les citer après les types qui servent de point de départ, et non avant

eux. En tenant compte de la structure de l'ovule, je modifierais le classement des Saxifragacées donné par M. Hallier (1912, p. 214), de telle sorte que la famille commencerait par les Saxifrageæ dichlamydées eusporangiates pour se terminer par les Saxifrageæ monochlamydées leptosporangiates, si toutefois ces dernières appartiennent vraiment à la dite famille.

D'après la plupart des auteurs, l'ordre des **Umbellales** se compose de 3 familles: *Araliaceæ*, *Umbelliferæ* et *Cornaceæ*, qu'on nomme dans un ordre variable (Bentham et Hooker, Eichler, Engler, Wettstein); ou bien les auteurs placent du moins ces familles très près l'une de l'autre (par ex. van Tieghem; cf. aussi Hallier 1908, p. 195; 1912, p. 209, et Höck 1898, p. 174). Je me suis séparé sur ce point (1912) de la majorité et j'ai établi un ordre spécial, celui des *Cornales*, dont je voudrais dire ici quelques mots.

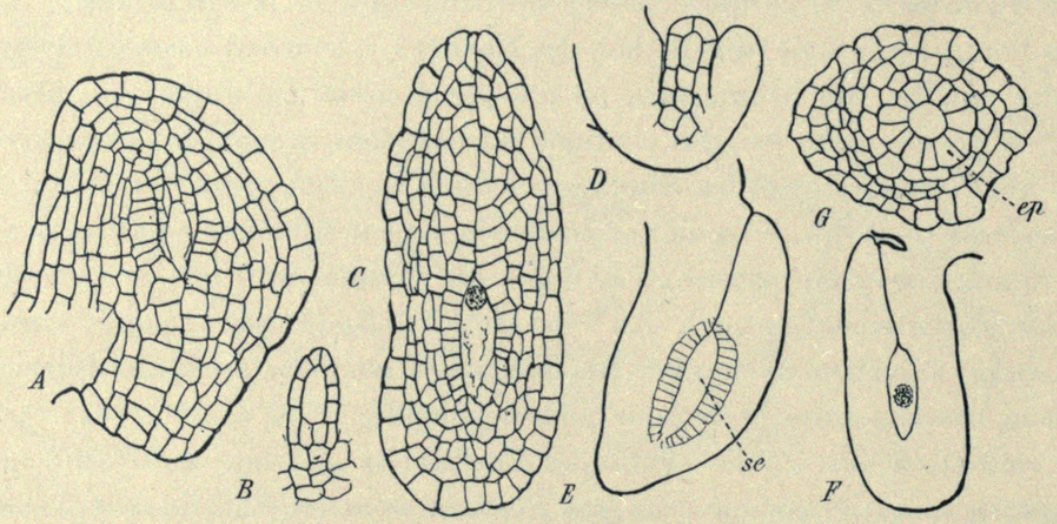

Fig. 17. *Escallonia macrantha*. *A*, ovule provenant d'une fleur non épanouie. Le sac embryonnaire n'a pas encore supplanté tout l'épiderme du nucelle (dessin de 1875). *B*, nucelle d'un ovule jeune. *C*, ovule en coupe longitudinale. L'épithélium s'est développé autour de tout le sac embryonnaire, qui a supplanté l'épiderme du nucelle. *D*, ovule jeune; le nucelle est au même stade qu'en *B*. *E*, *F* montrent que les ovules sont typiquement monochlamydés leptosporangiates avec micropyle long et extrêmement étroit. *G*, coupe transversale d'un ovule où l'épithélium (*ep*) s'est développé autour du sac embryonnaire.

Les *Araliaceæ* et les *Umbelliferæ* sont si proches parentes qu'elles peuvent fort bien être jointes comme sous-familles d'une seule famille (Baillon); je considère les *Araliacées* comme la sous-famille la plus ancienne et les Ombellifères comme un type plus récent, herbacé, plus uniforme, descendant du précédent et qui est lié particulièrement aux régions tempérées de l'Europe et de l'Asie. Beaucoup de botanistes, par ex. Eichler (1878, p. 407) ont déjà remarqué que les *Cornaceæ* s'éloignent des précédentes. Agardh fait au sujet des *Cornaceæ* la remarque suivante (1858, p. 303): »Speciosa et apparens magis quam vera hæc cum Araliaceis et Hamamelideis affinitas mihi videtur. Ut enim de reliquis differentiis taceam, gemmulæ, diverso modo evolutæ, diversum mihi indigi-

tant typum. Sunt nempe in Araliaceis et Umbelliferis ... epitropæ, in Cornaceis vero (observavi gemmulas *Corni*, *Benthamiæ*, *Corokiæ* et his proximæ *Aucubæ*) ut in Caprifoliaceis et Viburneis apotropæ. Mihi itaque Araliaceæ et Cornaceæ in diversis seriebus analogæ et sibi invicem respondentes, nec vero affines videntur«. (Cf. tab. XXII, fig. 13). J'estime qu'Agardh a raison. Dans toutes ces familles les ovules sont monochlamydés leptosporangiates, mais les *Cornaceæ* diffèrent sur tant de points des deux autres familles que, si l'on y ajoute la position de l'ovule, on doit penser que la séparation signalée est fondée. Mais au reste la famille des Cornaceæ ne paraît pas encore parfaitement naturelle quant à son contenu: c'est ce qui a été déjà dit par exemple par Eichler (1878, p. 416) et par Harms (1897, p. 254). Wangerin (1906) en a séparé les genres *Garrya*, *Alangium*, *Nyssa* et *Davidia*. Je ne connais pas suffisamment tous les genres qu'on a rassemblés dans la famille des Cornaceæ; mais je considère en tout cas que la solution la plus juste serait

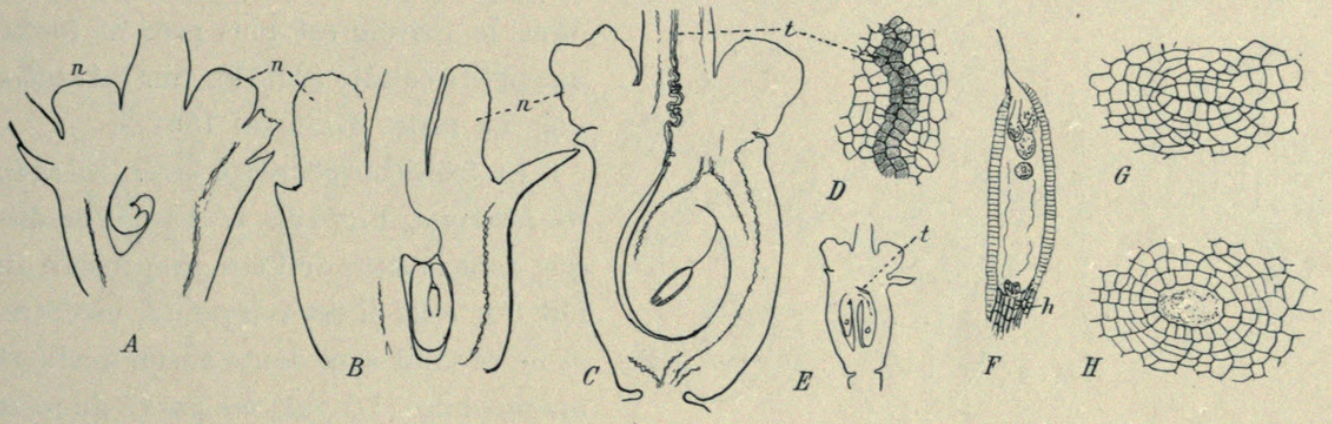

Fig. 18. *Cornus mas*. *A*, coupe verticale à travers un ovaire jeune; *n*, nectaire. *B*, coupe analogue à travers un ovaire plus âgé. L'ovule est tourné de telle sorte que le raphé se trouve en arrière de lui. *C*, coupe verticale à travers l'ovaire d'une fleur épanouie; *t*, tissu cellulaire conducteur qui est reproduit à une échelle plus grande à la fig. *D*; l'ovule est pleurotrope. *E*, coupe longitudinale d'un ovaire, montrant les deux ovules pleurotropes; on voit une coupe transversale (de biais) de leurs sacs embryonnaires; *t*, tissu cellulaire conducteur. *F*, sac embryonnaire avec épithélium de l'ovule de la fig. *C*; *h*, hypoblaste. *G*, *H*, coupe transversale d'un ovule, à des hauteurs différentes; en *H* on voit le sac embryonnaire; la coupe *G* est pratiquée au-dessus de ce sac. Ces coupes montrent que les cellules de l'épithélium se joignent aux séries de cellules situées au dehors, provenante de ce que des divisions de cellules ont été pratiquées dans le sens tangentiel.

de les grouper en deux familles (ou peut-être davantage) d'après la position de l'ovule, de sorte que les genres à ovule épitrope (d'après Harms et Baillon: *Garrya*, *Davidia*, *Mastixia*, *Curtisia*) soient placés dans une famille à part, et que les genres à ovule apotrope (*Aucuba*, *Benthamia*, *Cornus*, *Corokia*, *Griselinia*, *Helwingia*, *Kaliphora*, *Melanophylla*, *Torricellia*) soient compris dans la famille des *Cornaceæ*, dont les ovules sont par conséquent pendants, apotropes et monochlamydés-leptosporangiates (Wangerin 1910). Du reste, comme le remarque aussi M. Harms, il est souvent très difficile de décider avec certitude si l'ovule d'un ovaire uniloculaire est apotrope ou épitrope. C'est pourquoi les données de cette

catégorie relatives aux genres supposés parents des Cornaceæ ne sont pas toujours concordantes. J'ai examiné les 3 genres suivants: *Cornus*, *Aucuba*, *Griselinia*.

Cornus. Je considère cette plante comme le type de la famille, dont le diagramme a été dessiné avec justesse par M. Eichler (voir ici fig. 22 *A*). Son ovaire est biloculaire avec un ovule apotrope pendant dans chaque loge (voir les figures dans Moebius, p. 164); mais la pleurotropie finit par se produire; ainsi l'ovule de mes figures doit s'interpréter comme pleurotrope (fig. 18). Le tégument est très épais; sa couche interne se forme en épithélium (fig. 18 *F*, *H*). Le micropyle est un long canal étroit (fig. *C*). Le nucelle est très mince et il est supplanté par le sac embryonnaire, en tout cas dans sa plus grande portion (fig. 18 *F*). Le tissu cellulaire conducteur se développe très nettement à travers le style (fig. 18 *C*, *D*).

Les deux autres genres sont dioïques. J'ai examiné l'*Aucuba*, qui n'a qu'un carpelle (fig. 22 *B*). Je ne constate pas de divergences essentielles par rapport au type *Cornus*; cependant le nucelle est plus gros et forme une petite calotte (fig. 19). Sur l'*Aucuba*, voir au reste: Baillon 1864.

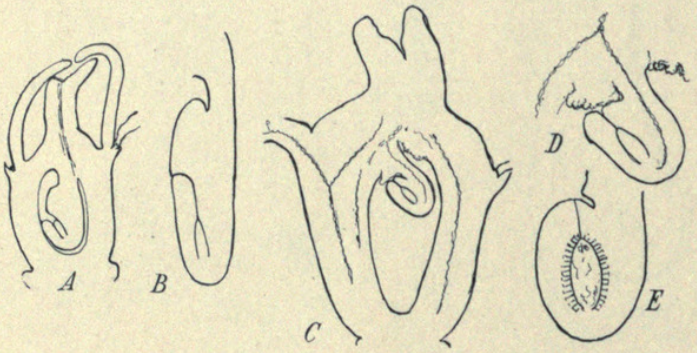

Fig. 19. *Cornaceæ*. — *A*, *B*. *Aucuba japonica*. Coupes longitudinales d'une jeune fleur et d'un ovule. Celui-ci pend tout en haut de la partie antérieure du carpelle d'arrière, comme chez l'*Hippuris*. *C*—*E*. *Griselinia littoralis*. Coupe longitudinale à travers un ovaire et des ovules; on voit en *D* le tissu cellulaire conducteur au-dessus du micropyle. En *E* l'épithélium est développé.

Le troisième genre est le *Griselinia* (*G. littoralis*, Fig. 19). L'absence de disque dans la fleur doit être rapprochée du fait que celle-ci est très petite, verdâtre, et ne produit sans doute aucun miel (est anémophile). L'ovule me paraît du reste concorder tout à fait avec celui du genre *Cornus* (fig. 19 *C*—*E*). Le tissu cellulaire conducteur se trouve également développé juste au-dessus du micropyle (fig. *D*). Un épithélium se forme dans les ovules plus âgés (fig. *E*).

Le genre *Nyssa* se trouve classé tantôt comme un genre des *Cornaceæ*, par ex. par Bentham et Hooker, par Harms (loc. cit.), tantôt comme formant une famille à part, celle des *Nyssaceæ*, dont la position est du reste incertaine. Elle est placée dans l'ordre des *Myrtales* par Engler et par Wettstein; Baillon la considère (avec un point d'interrogation) comme une série des *Combretaceæ* (Histoire, VI, p. 266). Elle diffère des *Cornaceæ*, entre autres par la diplostémonie et, — en tout cas d'après Baillon, — par un ovule épitrope. En revanche, lorsque Baillon (Histoire, VI, p. 267), Wangerin (1910 b) (et Engler) déclarent que les ovules ont un double tégument, cette indication ne convient pas tout au moins à *Nyssa aquatica*, dont j'ai pu étudier quelques fleurs femelles.

Celles-ci sont disposées en cymes au nombre de trois, ont des bractéoles et sont soutenues par des bractées (fig. 20 *A*, *B*). Nos figures montrent un ovule pendant typiquement monochlamydé leptosporangiate (Fig. 20 *G*), avec le micropyle tourné en haut, tout à fait concordant avec celui du genre *Cornus*. Il me paraît que M. Baillon doit avoir raison en disant que l'ovule est épitrope. Il faut noter cependant que j'ai constaté une fois que, des deux fleurs latérales d'une cyme, l'une avait son ovule pendant sur la paroi antérieure et l'autre sur la paroi postérieure. La chose doit peut-être s'interpréter en ce sens qu'il existe deux carpelles qui tous deux peuvent porter un ovule; et ce fait concorde bien avec les indications de Baillon et de Harms, d'après lesquels il peut y avoir parfois deux ovules dans un seul ovaire.

D'après ce qui a été dit, *Nyssa* me paraît être séparée avec raison des *Cornaceæ*, et M. Baillon a peut-être vu juste en la considérant comme apparentée aux *Combreta-*

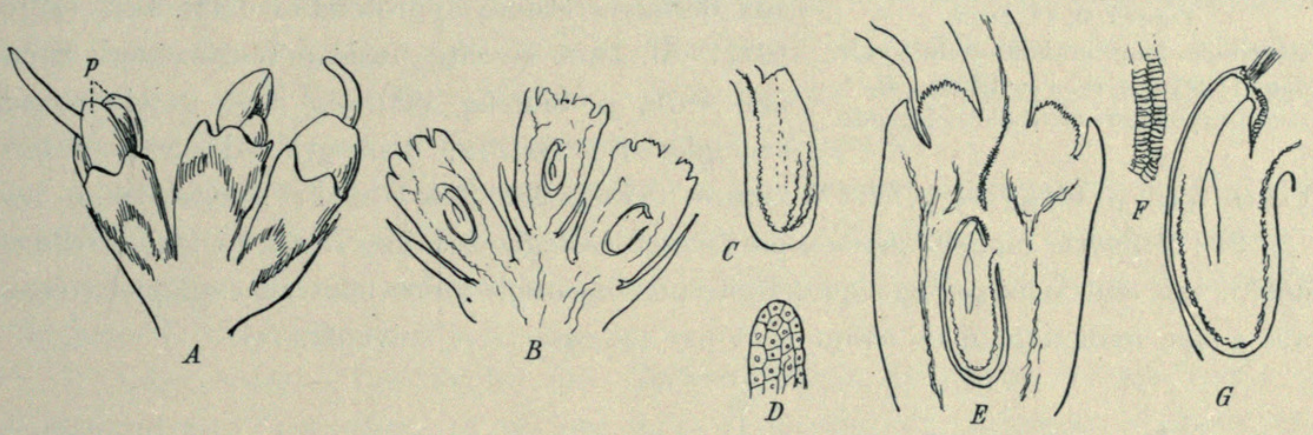

Fig. 20. *Nyssa aquatica*. *A*, une inflorescence; au-dessous des fleurs, les bractées et les bractéoles velues; *p*, pétales. *B*, coupe longitudinale d'une inflorescence, montrant la position des ovules. *C*, un ovule représenté transparent, de façon à montrer la ramification des faisceaux vasculaires. Le sac embryonnaire et le micropyle s'aperçoivent à l'intérieur. *D*, nucelle jeune. *E*, coupe longitudinale d'une fleur. *F*, tissu cellulaire conducteur dans le style. *G*, un ovule; en haut, en face du micropyle, on voit le tissu cellulaire conducteur.

ceæ. Le faisceau vasculaire du raphé peut se trouver ramifié (fig. *C*). Les tissus cellulaires conducteurs peuvent se suivre vers le bas jusqu'au micropyle (fig. *E*, *F* et *G*).

J'en viens maintenant à l'*Hippuris vulgaris*. Sa situation systématique n'est pas claire. On la place en général, avec *Gunnera*, dans le voisinage des *Halorrhagidaceæ*; quelques-uns les rangent toutes deux dans cette famille, et d'autres les considèrent comme des types de familles distinctes, mais les placent en tout cas dans l'ordre des *Myrtales*. La plupart des botanistes récents qui se sont occupés de l'Hippuris le séparent de la famille des Halorrhagidaceæ, mais ne se prononcent pas avec certitude sur la place exacte qu'il faut lui attribuer (Schindler 1905, p. 15; Juel 1911, p. 24), On lui a également donné comme voisin le genre *Callitriche*.

Les ovules de l'Hippuris ont été regardés par plusieurs auteurs comme nus (dépourvus de téguments). Encore en 1912 on lit dans le »Syllabus« d'Engler: »Ein Karpell mit einer Samenanlage ohne Integument«. Ainsi s'expriment également Schindler (1905) et Wettstein (1911). L'erreur provient de ce que l'ovule est nettement monochlamydé leptosporangiate, le tégument très épais et le micropyle très long et étroit; le nucelle est très petit et est vite supplanté par le sac embryonnaire (Fig. 21); la couche interne du tégument forme un épithélium. Mais au reste il y a bon nombre d'indications et de figures qui représentent l'état de choses réel; nous pouvons renvoyer particulièrement aux dernières études approfondies de M. Juel (1910, 1911). M. Juel en cite plusieurs (par exemple Eichler 1878, p. 466, fig. 193); on peut y joindre par exemple: Schnizlein, Iconogr. tabl. 266; Sachs, Lehrb. 3 éd. p. 461; 4 éd. p. 522; Warming 1878, p. 236, 244; Goebel, Systematik, p. 395.

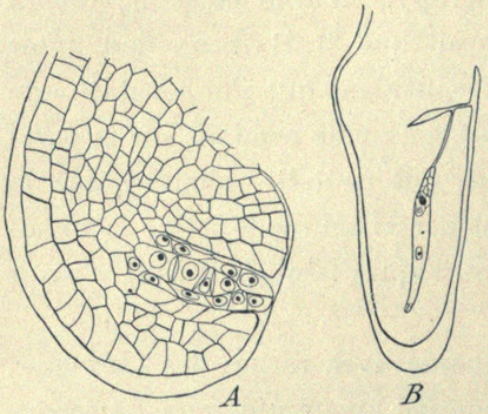

Fig. 21. *Hippuris vulgaris.* Copies d'après M. O. Juel.
A, coupe longitudinale d'un ovule, dont la tétrade est constituée. *B*, le sac embryonnaire vient d'être fécondé.

Si l'*Hippuris* rappelle par son port et son écologie certaines *Halorrhagidaceæ*, elle en diffère non seulement par quelques traits non essentiels qu'on pourrait expliquer comme dus à une réduction, mais avant tout par les caractères suivants:

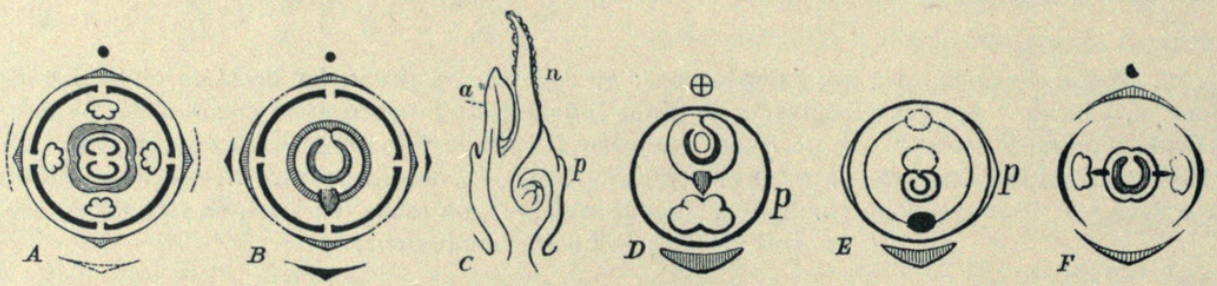

Fig. 22. Copies des diagrammes de fleurs donnés par M. Eichler (p. 415, 465 et 466).
A, *Cornus sanguinea*. *B*, *Aucuba japonica*, ♀.
C, *Hippuris vulgaris*. Coupe longitudinale médiane d'une fleur; *a*, anthère; *n*, stigmate; *p*, périgone. *D*, diagramme empirique de l'*Hippuris*; *p*, périgone. *E*, diagramme théorique (avec addition d'une étamine et d'un carpelle).
F, *Gunnera petaloidea*.

1. Le diagramme. Les carpelles des *Halorrhagidaceæ* sont d'après Eichler (1878, p. 463, fig. 191) épipétales et disposés diagonalement dans les fleurs tétramères: en quoi elle ressemblent aux *Oenotheraceæ* (Eichler, fig. 188). L'*Hippuris* n'a qu'un carpelle, mais celui-ci est placé comme l'étamine dans la ligne médiane et doit être, d'après les diagrammes à moi connus, considéré comme épisépale (fig. 22 *D*); en tout cas le diagramme binaire de la *Circæa* (Eichler, fig. 189) est différent, et le raisonnement de

M. Eichler (p. 466) n'est pas soutenable, car il prend son point de départ dans des conditions de position qui en fait ne sont connues ni chez les Halorrhagidacées ni chez les Onagracées[1]). Le diagramme de la *Meionectes*, auquel renvoie M. Eichler, n'est évidemment pas connu de lui. Les diagrammes, complètement ou partiellement binaires, de *Circæa* (Eichler, fig. 189), de *Trapa* (Eichler, fig. 190) et de *Gunnera* (Eichler, fig. 192 reproduit ici Fig. 22 *F*), auxquels on pourrait aussi joindre celui de *Lopezia* (fig. 188 *E*) diffèrent tellement, d'une façon ou d'une autre, du diagramme de l'*Hippuris* que celui-ci ne saurait dériver de ceux-là[2]). M. Schindler est arrivé aussi (1904, 1906) à cette conclusion que l'*Hippuris* n'est pas proche parent des Halorrhagidacées.

Par contre, si nous comparons le diagramme de l'*Hippuris* avec celui de *Cornus* et d'*Aucuba* (Fig. 22), il devient extrêmement facile et naturel de dériver le premier des seconds par réduction. Le calice gamopétale de *Cornus* se réduit chez l'*Hippuris* à un bord bas, en forme d'anneau: c'est aussi ce qu'on voit dans l'ouvrage de M. Eichler (»der Kelchsaum *p*«; cf. notre fig. 22 *A* et *D*, copie de celle d'Eichler); la corolle disparaît; les étamines disparaissent, sauf l'étamine antérieure, et le carpelle d'arrière disparaît également (Fig. 22 *E*—*D*). On a dès lors le diagramme de l'*Hippuris*.

Cette théorie se trouve encore confirmée si l'on compare le diagramme d'*Hippuris* avec celui de l'*Aucuba* (fig. 22 *B*, copie de la fig. 167 d'Eichler); celui-ci nous présente aussi un ovaire uniloculaire formé d'un carpelle dirigé en avant. La même observation s'applique à *Griselinia*.

2. Les ovules. Les ovules des *Halorrhagidacées*, *Hippuris* et de *Cornus* se ressemblent par la position, en ce sens qu'ils sont pendants, anatropes et apotropes; mais les Halorrhagidacées ont deux téguments minces (Fig. 23; voir par ex. Hegelmaier, Botan. Zeitung 1870, p. 489; van Tieghem; Schindler 1904, 1905, p. 76), tandis que les *Cornacées* et l'*Hippuris* n'en ont qu'un seul et épais (fig. 18, 19 et 21). M. van Tieghem dit des Myriophylles (1898, p. 214—215 et ailleurs) qu'elles présentent deux téguments réunis par le bas. Je puis confirmer cette indication (fig. 23). Il considère les ovules de l'*Halorrhagis* et de l'*Hippuris* comme ayant deux téguments complètement soudés.

[1]) »Als empirisches Diagramm von *Hippuris* resultirt aus dem Vorstehenden die Fig. 193 *D* [cf. notre fig. 22 *D*]. Da hierin Staub- und Fruchtblatt superponirt sind, so gehören sie zwei verschiedenen Quirlen an. Dieselben als ursprünglich dimer betrachtet, so erhält man das Schema Fig. 193 *E*. Dies ist nun das einer 2-zähligen *Haloragee* (etw. von *Meionectes*) in welcher man sich die Kelchstamina und Kronblätter unterdrückt, den Kelch auf den Saum *p* reduciert und die Vorblätter typisch fehlend denkt; dessen alsdann fallen die beiden Kelchblätter transversal, die Kronblätter, Kronstamina und (epipetale) Carpiden in die Mediane. Man hat sich dann blos noch weiter vorzustellen, dass das hintere Kronstamen und hintere Fruchtblatt ausfalle (Fig. 193 *E*) um den faktischen Bau von Hippuris zu erhalten«.

[2]) M. Eichler commet, p. 461, une curieuse faute lorsqu'à propos de l'*Eucharidium* il parle de »die beiden medianen Fruchtblätter (fig. 188 *D*)«. Mais la figure montre qu'il n'existe aucun carpelle médian: tous sont diagonaux.

En outre, le nucelle des *Onagraceæ* et des *Halorrhagidaceæ* (fig. 23) est eusporangiate, mais celui des *Cornaceæ* et de l'*Hippuris* est typiquement leptosporangiate (cf. van Tieghem, loc. cit.: il indique que la cellule-mère du sac embryonnaire chez le *Myriophyllum* est séparé de l'épiderme par une épaisse calotte, au-dessus de laquelle l'épiderme lui-même forme ensuite 4—6 couches par division. Voir aussi Hegelmeier et notre fig. 23).

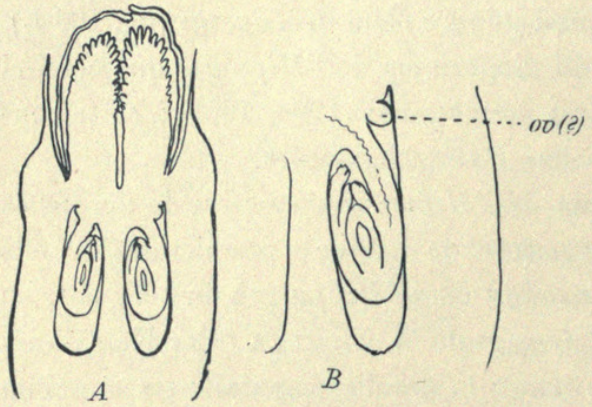

Fig. 23. *Myriophyllum verticillatum*. *A*, coupe longitudinale d'un grand bouton floral. *B*, l'un des ovules du même; *ov* est probablement un ovule rudimentaire.

J'en viens donc à conclure que l'*Hippuris* se rattache si étroitement aux *Cornaceæ* qu'il peut presque être réuni à cette famille, mais que peut-être il vaut mieux en faire une famille à part dans l'ordre des *Cornales*. Les ressemblances se constatent dans la position des feuilles, dans l'absence de stipules, dans l'épigynie de la fleur, dans la sympétalie du calice; ils ont le même diagramme, mais fortement réduit chez l'*Hippuris*, la même position de l'ovule, la même structure de l'ovule, la même forme de fruit (une drupe). Les différences sont surtout de caractère écologique: différences dans le mode d'existence, dans la pollinisation, d'où suit une différence dans la structure de la fleur, et différence aussi dans la graine. L'*Hippuris* possède à peine une enveloppe de graine (Juel) et moins d'endosperme.

La place des *Halorrhagidacées* typiques doit être désormais, — comme l'indique aussi M. Schindler, — très proche de celles des *Oenothéracées*. La *Gunnera*, qui a été aussi considérée comme proche parente de l'*Hippuris*, et que certains botanistes ont rangée sous les *Halorrhagidacées*, quoique dans une sous-famille particulière, doit en tout cas former une famille à part, comme l'adment M. Wettstein (1911, p. 683). Elle n'a rien à faire avec l'*Hippuris*. Voici ce que j'ai constaté dans la fleur femelle de *Gunnera magellanica* (fig. 24). A la place du périgone se trouvent quelques petites écailles libres, différentes en nombre et en position (fig. 24 *A*, *B*). Les styles sont latéraux (fig. *B*). Du plafond de l'ovaire pend un ovule; celui-ci est anatrope, a un gros nucelle et deux téguments minces; il est donc nettement dichlamydé eusporangiate, comme celui des *Halorrhagidacées*, et très différent de celui de l'*Hippuris*. Il remplit presque entièrement la loge de l'ovaire. Dans les parois de l'ovaire on voit 4 faisceaux vasculaires dont les deux médians sont plus forts que les deux latéraux (fig. *B*, *E*): l'un de ces derniers munit le raphé de faisceaux vasculaire. L'ovule s'infléchit d'une manière épitrope, soit plaçant le nucelle horizontal (fig. *D*, *E*), ce que dessine aussi M. Moebius (p. 161), soit pendant avec le micropyle tourné vers le haut (fig. *C*). Quand l'ovule se tient horizontale-

ment, il se présente en coupe longitudinale de l'ovaire comme à la fig. *D*; en coupe transversale de l'ovaire, comme la fig. *E*. Le tégument externe se forme après le tégument interne (fig. *F*, *G*; chez *Gunnera scabra*. On peut en outre comparer: Schnegg 1902). La structure de l'ovule rappelle celle des *Cucurbitacées*. M. Schnegg a constaté une fusion des téguments produite par une pression, et qui rappelle celle que j'ai observée chez le genre *Sicyos*; l'ontogénèse de ce dernier genre demanderait, comme nous l'avons dit, une étude approfondie.

Maintenant que les Cornacées ont été séparées de l'ordre des Umbellales, que l'Hippuris a été separée des Halorrhagidacées et de l'ordre des Myrtales, et que l'Hippuris et les Cornacées ont été réunies en un seul ordre, celui des *Cornales*, il reste à examiner encore une question, celle de la place qu'il convient d'assigner à cet ordre. Provisoirement, tant que les ordres des deux classes d'Angiospermes (Monocotylédones et Dico-

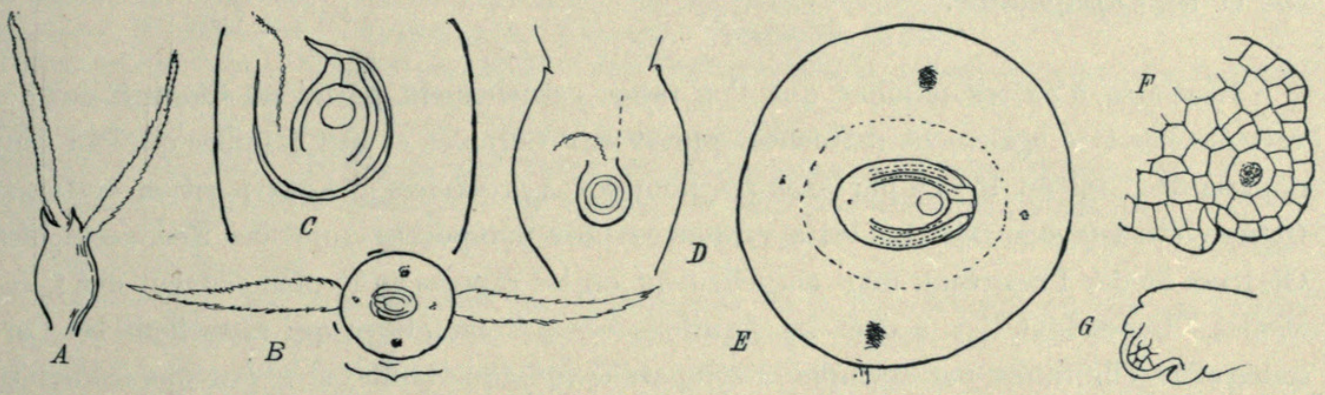

Fig. 24. *Gunnera magellanica*. *A*, fleur femelle. *B*, figure schématique d'une coupe menée à travers la fleur. On voit 3 écailles à la place du périgone. *C*, coupe longitudinale d'un ovaire. *D*, coupe longitudinale qui a rencontré l'ovule horizontal en coupe transversale. *E*, coupe transversale d'un ovaire. La face antérieure est tournée en avant. Les couches des téguments sont représentées par des lignes ponctuées.
F, *G*, ovules jeunes, d'âge un peu différent (de *Gunnera scabra*; dessins de 1876); le tégument interne apparaît nettement le premier.

tylédones) n'auront pas été groupés en alliances phylogéniques, vraiment naturelles. on pourrait penser qu'il vaut mieux laisser l'ordre en question à la fin des Choripétales: mais en tous cas, lorsqu'on aura accompli la tâche vaste et difficile de reconnaître les alliances vraiment naturelles ou les filiations phylogéniques parmi les Angiospermes. — ce que M. Hallier n'a pas encore entièrement réussi à faire ou du moins ce qui n'est pas reconnu comme fait par lui, — il est évident pour moi qu'il faudra placer les *Cornales* très près des *Caprifoliaceæ*. La grande ressemblance qui existe entre elles a été souvent mise en lumière depuis une époque ancienne (Linné, A. L. de Jussieu, Payer, Bentham et Hooker 1865, p. 947; Baillon, Hist. VII, p. 370) jusqu'à une époque toute contemporaine (Harms, Hallier, Wangerin 1906, etc. ...). M. Harms dit, par exemple, avec beaucoup de justesse (1897, p. 254): »Cornus zeigt die allernächsten Bezie-

hungen zu den Caprifoliaceæ, von denen die Gattung eigentlich nur durch die freien Blumenblätter abweicht«. Voir aussi Wangerin 1910, p. 17. On n'a nullement le droit d'attribuer à la différence: dialypétalie — sympétalie une valeur si décisive qu'on doive placer les deux familles loin l'une de l'autre dans deux sous-classes distinctes; dans beaucoup d'autres cas on réunit sans hésitation des genres ou des familles à corolle dialypétale et à corolle sympétale, soit dans la même famille soit dans le même ordre.

En ce qui concerne les ovules, que j'ai spécialement en vue ici, la concordance entre les genres des Caprifoliacées uniovulées (particulièrement *Viburnum* et les genres voisins) et les Cornales est complète à la fois quant à la position et quant à la structure.

Je ne vois du reste aucun obstacle sérieux qui empêcherait de placer immédiatement les Cornales en relation étroite avec les Caprifoliacées; mais il vaudrait mieux partager en même temps l'ordre actuel des *Rubiales* en deux ordres au moins, à savoir les *Rubiaceæ* et les *Caprifoliaceæ*.

Peut-être d'autres familles que l'on range actuellement parmi les Choripétales devraient-elles être également rattachées plutôt aux Cornales et aux familles qui leur sont apparentées: tel est le cas par exemple pour les *Aquifoliaceæ*. Leur position systématique a été très discutée; on les a rapportées aux Sympétales (près des Ébénacées, des Oleacées et des Éricacées); mais actuellement on les rapproche le plus souvent des Célastrales. Cependant il y a chez les Aquifoliacées des caractères qui rappellent les Cornales et le Viburnum, par exemple la sympétalie (quoique faible) et le fait que les ovules sont pendants, apotropes (ou pleurotropes) et monochlamydés leptosporangiates (cf. Loesener 1891). Les Celastraceæ ont par contre un ovule dichlamydé. M. Hallier avait, lui aussi, placé précédemment (1903) les Aquifoliacées entre les Cornacées et les Sambucinées; mais il les range maintenaut parmi ses Guttales.

Copenhague, mai 1913.

LITTÉRATURE

Agardh, J. G., 1858. Theoria systematis plantarum. Cum. tab. XXVIII. Lundæ.

Askenasy, E., 1872. Über die systematische Stellung von Callitriche und Myriophyllum.

Baillon, H., 1861. Observations sur les ovules des Anémones. Adansonia 1:334.

Baillon, H., 163(—64). Mémoire sur la famille des Renonculacées. Adansonia 4:1.

Baillon, H., 1864—65. Recherches sur l'Aucuba. Adansonia 5:179.

Balicka-Iwanowska, Gabrielle, 1899. Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certain Gamopétales. Flora, 86.

Benthaur, G., et Hooker, J. D. Genera Plantarum. Londini.

Bessey, E. A., 1897. Phylogeny and Taxonomy of Angiosperms. Botan. Gazette. 24.

Billings, Fr. H., 1901. Beiträge zur Kenntniss der Samenentwickelung. Flora, 88.

Campbell, D. H., 1899. Die Entwickelung des Embryosackes von Peperomia pellucida Kunth. Ber. d. D. Bot. Ges. 17.

Duchartre, P., 1844. Observations sur l'organogénie de la fleur, et en particulier de l'ovaire chez les plantes à placenta central libre. Ann. d. sc. nat., 3 Sér. II.

Coulter, J. M., and Ch. J. Chamberlain, 1903. Morphology of Angiosperms. New York.

Eichler, A. W., 1875—1878. Blüthendiagramme I. II. Leipzig.

Eichler, A. W., 1886. Syllabus der Vorlesungen. Berlin.

Engler, A., 1897. Übersicht über die Unterabteilungen, Klassen, Reihen, Unterreihen und Familien der Embryophyta siphonogama. Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, Nachträge zu II—IV:341.

Engler, A., 1912. Syllabus der Pflanzenfamilien. Siebente Auflage, mit Unterstützung von Dr. E. Gilg. Berlin.

Ernst, A, u. E. Schmid, 1909. Embryosackentwicklung und Befruchtung bei Rafflesia Patma Bl. Ber. D. Bot. Ges. 27.

Ernst, A., und Ed. Schmid, 1913. Über Blüte und Frucht von Rafflesia. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg; 27.

Fischer, A., 1880. Zur Kenntniss der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Dissert. Jena. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. XIV.

Goebel, K., 1898—1901. Organographie der Pflanzen. Jena.

Guignard, L., 1882. Recherehes sur le sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. Ann. d. Sc. nat., 6e Ser., 13.

Guignard, L., 1893. Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. Journ. de Botanique, 7.

Guérin, P., 1904. Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les Phanérogames. Paris.

Hague, Stella M., 1911. A morphological study of Diospyros virginiana. Bot. Gazette, 52. 3 Plates.

Hallier, H., 1908. Über Juliania. Neue Beiträge zur Stammesgeschichte nebst einer Übersicht über das natürliche System der Dicotyledonen. Dresden.

Hallier, H., 1912 a. L'origine et le systéme phylétique des Angiosperms, exposés à l'aide de leur arbre généalogique. Archives néerlandaises, Sér. III B, t. 1.

Hallier H., 1912 b. Verzeichniss der von Elbert bei und auf dem Lawu gesammelten Pflanzen. Mededelingen van's Rijks Herbarium, Leiden. No. 12.
Hallier, H., 1913. Über die Anwendung der vergleichenden Phytochemie in der systematischen Botanik. XIde International Congres voor Pharmacie. S' Gravenhage-Scheveningen 1913.
Harms, H., 1897. Cornaceæ. Engler & Prantl Nat. Pflanzenfam. III, 8:250.
Harms, H., 1897. Die Gattungen der Cornaceen. Berichte D. Bot. Ges. 15:21.
Höck F., 1898. Kurze Bemerkungen zur Systematik der Kormophyten. Botan. Centralbl., 76.
Hofmeister, W., 1849. Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig.
Jaensch, O., 1905. Beitrag zur Embryologie von Ardisia crispa ADC. Dissertation. Breslau.
Johnson, D. S., 1900. On the Endosperm and Embryo of Peperomia pellucida. Botan. Gazette. 30.
Juel, O., 1910. Cynomorium und Hippuris. Sv. Bot. Tidsskr. 4.
Juel, O., 1911. Studien über die Entwicklungsgeschichte von Hippuris vulgaris. Nova Acta Regiæ Societatis Scientiarum Upsaliensis. Ser. IV. Vol. 2.
Lagerberg, Th., 1909. Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von Adoxa moschatellina L. K. Svenska Vet. Akad. Handl. 44.
Lang, Fr. X., 1901. Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwickelung von Polypompholyx und Byblis gigantea. Flora 88.
Loesener, Th., 1890. Vorstudien zu einer Monographie der Aquifoliaceen. Dissertation. Berlin.
Loesener, Th., 1891. Vorstudien zu einer Monographie der Aquifoliaceen. Verhandl. d. Bot. Vereins Brandenburg, 33.
Longo, B., 1903. Ricerche sulle Cucurbitaceæ. Reale Accademia dei Lincei. Roma. 1903.
Lonay, H., 1901. Contributions à l'anatomie des Rènonculacées: Structure des péricarpes et des spermodermes. Archives de l'Institut botanique de l'Université de Liége. III.
Lotsy, J. P., 1911. Vorträge über Botanische Stammesgeschichte. III, 1. Jena.
Magnus, Werner, 1913. Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen, Flora. Bd. 105.
Moebius, M., 1912. Mikroskopisches Praktikum für systematische Botanik (I. Angiospermae).
Müller, Karl, 1884. Übersicht der morphologischen Verhältnisse im Aufbau des . . . Sambucus australis Cham. et Schlecht. Sitzungsberichte d. Ges. Naturforsch. Freunde zu Berlin.
Müller, Karl, 1890. Medicinalflora. Berlin.
Pace, Lula, 1907. Fertilization in Cypripedium. Botan. Gazette, 44.
Payer, J. B., 1857. Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris.
Pax, F., 1882. Beitrag zur Kenntniss des Ovulums von Primula elatior Jacq. und officinalis Jacq. Dissertation. Breslau.
Prantl, K., 1888. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. — Englers Jahrbücher, 9.
Reuther, E., 1876. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Blüthe. Botan. Zeitung.
Samuelsson, Gunnar, 1913. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicornes Typen. Sv. botan. Tidskr. 7.
Schindler, A. K., 1904. Die Abtrennung der Hippuridaceen von den Halorrhagaceen. Englers Jahrb. 34, Beibl. 77.
Schindler, A. K,, 1905. Halorrhagaceæ. Das Pflanzenreich, herausgegeben von A. Engler. 4: 225.
Schnegg, H., 1902. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Gunnera. Flora 90.
Sturm, Karl, 1910, Monographische Studien über Adoxa Moschatellina L. Vierteljahrschrift d. Naturforsch. Gesellsch. in Zürich. LIV.
Van Tieghem, 1891. Traité de Botanique. Paris.
Van Tieghem, Ph., 1898 a. Structure de quelques ovules et parti qu'on en peut tirer pour améliorer la classification. Journ. de Botanique, 12.
Van Tieghem, 1898 b. Éléments de Botanique. II. Paris.
Van Tieghen, 1900 a. Sur les prétendues affinités des Plombagacées et des Primulacées. Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle. 6:131.
Van Tieghem, 1900 b. Sur la structure de l'ovule et de la graine et sur les affinités des Salicacées. Ibid.: 197.

Van Tieghem, 1901. L'Oeuf des Plantes considéré comme base de leur classification. Ann. des Sciences nat., Botan., 8. Sér., 14.
Van Tieghem, 1903. Structure de l'ovule des Caricacées. Ann. des Sc. nat. 8 Sér., 17.
Vermoesen, C., 1911. Contribution à l'Étude de l'Ovule, du Sac embryonnaire et de la Fécondation dans les Angiospermes. — La Cellule, t. XXVII. Louvain.
Vesque, Jul., 1878. Développement du sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. Ann. des Scienc. nat., 6e Série, Bot., Tome 6.
Vesque, Jul., 1879. Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. Ann. d. Sc. nat., 6 Sér., Bot. Tome 8.
Vidal, L., 1900. Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales. Dissertation. Grenoble.
Wangerin, W., 1906. Die Umgrenzung u. Gliederung der Familie der Cornaceæ. Englers Bot. Jahrb. 38, Beibl. 86.
Wangerin, W., 1910. Cornaceæ. Das Pflanzenreich, herausgegeb. von A. Engler 4 : 229.
Wangerin, W., 1910 b. Nyssaceæ. Das Pflanzenreich 4 : 220 a.
Warming, Eug., 1872. Recherches sur La ramification des Phanérogames. Det K. Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter, Sér. 5, Vol. 10. 11 Tavler.
Warming, Eug., 1873. Untersuchungen über Pollen bildende Phyllome und Kaulome. Hansteins Botanische Abhandlungen, Bonn. 6. Taf.
Warming, Eug., 1874. Bemerkungen über das Eichen. Botan. Zeitung.
Warming, Eug., 1878. De l'ovule. Ann. des Sciences nat., 6e Sér. Bot., Tome. 5., Pl. 7—13.
Warming, Eug., 1911. Handbuch der systematischen Botanik. Dritte Auflage von M. Möbius.
Warming, Eug., 1912. Frøplanterne. (Spermatophyta). København og Kristiania. (Sporophyta ved L. Kolderup Rosenvinge; København 1913).
Went, F. A. F. C., 1909. The development of the ovule, embryosac and egg in the Podostemaceæ. Rec. trav. bot. Neerland, V.
Went, F. A. F. C., 1910. Untersuchungen über Podostemaceæ. Verhandl. d. Kgl. Akad. d. Wet. Amsterdam 1912. 2 Sect. Deel. XVI, 1.
Wernham, H. F., 1911, 1912. Floral Evolution: with particular reference to the Sympetalous Dicotyledons. New Phytologist, X, XI.
Wettstein, R. v., 1911. Handbuch der Systematischen Botanik. Leipzig u. Wien.

P.S. Après l'impression de plusieurs feuilles j'ai pris connaissance du Mémoire de M. Wernham (1913); je me fais un plaiser d'y renvoyer. M. le professeur V. A. Poulsen a bien voulu attirer mon attention sur les travaux de M. M. Longo, Lonay et Vidal; mais je ne les ai connus, eux non plus, qu'après l'impression du présent article.

Warming, Eugenius. 1914. "Observations sur la valeur systématique de l'ovule." *Mindeskrift i anledning af hundredaaret for Japetus Steenstrups fodsel udg. af en kreds af naturforskere ved Hector F.E. Jungersen og Eug. Warming. Udgivelsen bekostet af Carlsbergfondet* 2, 1–45.

View This Item Online: https://www.biodiversitylibrary.org/item/68809
Permalink: https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/163923

Holding Institution
University of Toronto - Gerstein Science Information Centre

Sponsored by
University of Toronto

Copyright & Reuse
Copyright Status: NOT_IN_COPYRIGHT

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at https://www.biodiversitylibrary.org.

This file was generated 18 September 2023 at 02:57 UTC