et symétrique, quelquefois avec cinq étamines toutes égales entre elles. La même chose a été observée pour certaines Labiées, redevenues ainsi régulières et symétriques. J'ai eu également occasion d'observer et de décrire une monstruosité (si on peut appeler ainsi un retour au type normal) de l'*Orchis latifolia*, présentant des fleurs parfaitement régulières et symétriques. On sait que dans la famille des Orchidacées il doit y avoir trois étamines ; mais dans tous les genres de cette famille, à l'exception d'un seul, deux de ces étamines sont réduites à l'état de glandes, qu'on appelle des *staminodes*. Dans le cas observé par moi, les trois étamines s'étaient également développées, et la fleur avait repris sa forme et sa régularité normales. Ainsi, très-souvent l'irrégularité de la fleur dépend de la transformation, ou de l'avortement d'un certain nombre d'étamines. Mais ce n'est pas la seule cause de cette irrégularité. Il y en a encore plusieurs autres : ainsi, la pression exercée par les axes (dans les inflorescences multiflores) sur les parties de la fleur qui en sont les plus rapprochées ; l'obliquité ou l'excentricité de l'axe floral ou réceptacle sur lequel toutes les parties de la fleur sont insérées; l'expansion que dans les inflorescences un peu serrées les parties extérieures peuvent prendre, etc., sont autant de causes contribuant à l'irrégularité, qui, quand elle est constante et générale, devient alors la forme habituelle dans certaines familles de plantes monocotylédonées et dicotylédonées, comme les Orchidacées, les Amomées, les Labiées, les Antirrhinées, les Balsaminées, etc.

CHAPITRE XV

STRUCTURE DE L'OVULE

AVANT L'IMPRÉGNATION, ET DES MODIFICATIONS QU'IL ÉPROUVE EN SE CHANGEANT EN GRAINE

L'ovule est le corps qui, contenu dans la cavité de l'ovaire et attaché au trophosperme, se transforme en graine par suite des phénomènes de la fécondation. Il éprouve dans cette transformation des changements extrêmement remarquables dans sa forme, sa position et sa structure. Ce sont ces différents points que nous allons successivement exposer, en nous appuyant particulièrement sur les travaux de Treviranus, R. Brown, M. Ad. Brongniart et Mirbel, auxquels on doit les connaissances exactes que nous possédons aujourd'hui sur ce sujet intéressant.

Au moment où l'ovule commence à apparaître sur la surface du trophosperme, il se montre d'abord sous l'apparence d'une petite excrois-

sance ou d'un petit tubercule, uniquement formé de tissu utriculaire sans distinction d'aucune partie. Petit à petit, on voit se former à sa base (*fig.* 190) une espèce de bourrelet circulaire, qui, sous la forme d'une cupule, embrasse la base seulement de l'ovule, mais qui, se développant dans son bord libre, finit par recouvrir une grande partie du mamelon primitif; en même temps que cette enveloppe s'accroît, il s'en forme une seconde à la base de la première, se montrant également sous l'apparence d'un bourrelet circulaire et s'accroissant de la même manière. Il résulte de ces deux formations successives que le

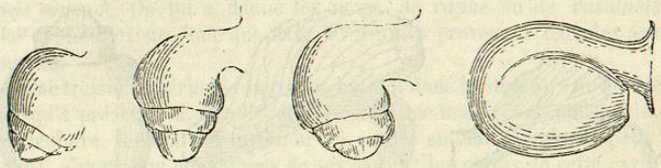


Fig. 190.

tubercule primitif se trouve, au bout de peu de temps, recouvert par deux membranes épaisses *a*, l'une intérieure, l'autre extérieure, percées chacune à leur sommet d'une large ouverture par laquelle le sommet du tubercule primitif forme souvent une légère saillie ou se laisse apercevoir quand il en a été complétement recouvert. Le corps central et primitif porte le nom de *nucelle* (*nucella*, petite noix); la membrane la plus extérieure s'appelle la *primine*, et l'intérieure, appliquée immédiatement sur la nucelle, la *secondine*. L'ouverture qui occupe le sommet de la primine est l'*exostome*, celle de la secondine est l'*endostome*. Nous présentons ici la nomenclature appliquée par Mirbel aux diverses parties de l'ovule, comme étant la plus généralement adoptée.

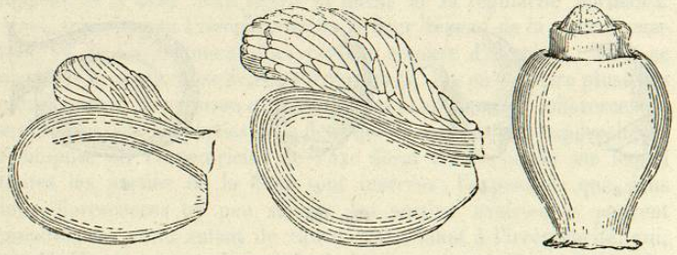
[A certains égards, l'ovule est un bourgeon séminal (*Samenknospe* en allemand), la nucelle représente l'axe : autour de cet axe se forme un disque qui s'élève sous la forme de tégument et représente les organes membraneux des bourgeons et de la fleur; en dedans de ce tégument il s'en forme souvent, un second correspondant à un second verticille foliaire ou floral; mais ce ne sont pas là des organes essentiels, ils peuvent manquer, ils manquent souvent, et alors la nucelle est nue comme dans beaucoup de plantes citées, page 256.]

C'est par sa base seulement que la nucelle est unie aux deux mem-

Fig. 190. Développement de l'ovule de la chélidoine (*Chelidonium majus*). L'ovule est *anatrope; a, b, c,* premiers âges de l'ovule, composé de la primine et de la secondine largement ouvertes, et montrant le sommet de la nucelle; *e*, ovule ayant exécuté son demi-mouvement de rotation.

branes qui la recouvrent. On donne les noms de *chalaze* ou d'*ombilic interne* à ce point d'attache de la nucelle dans l'intérieur de la membrane interne, et ceux de *hile* ou d'*ombilic externe*, au point par lequel la primine est insérée sur le trophosperme.

Pendant le temps que ces changements se sont manifestés dans la composition de l'ovule, il s'en est souvent fait d'autres dans la position respective des diverses parties qui se sont ainsi formées successivement. Ainsi, quelquefois les trois parties constituantes de l'ovule : la nucelle, la primine et la secondine, en se développant uniformément, conservent la relation première qu'elles avaient entre elles. Dès lors



e Fig. 191. *f* Fig. 192.

la base de la nucelle ou la chalaze est directement superposée au hile (base de l'ovule); l'exostome et l'endostome sont placés au sommet de l'ovule, de telle sorte qu'une ligne passant par le centre de celui-ci est à la fois perpendiculaire sur la chalaze et sur le hile. Mirbel a appelé *ovules orthotropes* ceux qui offrent cette position; exemple : le sarrasin, le noyer, etc. (*fig.* 192).

D'autres fois le développement successif de l'ovule n'a pas lieu également dans toutes ses parties; la chalaze et le hile ne changent pas leur position primitive, ils restent superposés; mais par suite d'un accroissement plus rapide et presque exclusif d'un des côtés de l'ovule, le sommet de celui-ci, indiqué par l'ouverture des deux membranes, est renversé et rapproché contre la base de l'ovule. On nomme *ovule campylotrope* celui qui présente cette disposition, laquelle est commune aux plantes de la famille des Crucifères, des Caryophyllées, des Papilionacées, etc.

Enfin, il arrive quelquefois que, par un mouvement de rotation de la nucelle, la chalaze, s'éloignant du hile, va occuper le point qui lui est diamétralement opposé, tandis que le sommet perforé de l'ovule se renverse et se place tout près du hile. C'est à ces sortes d'ovules

Fig. 191. Ovule de la chélidoine passant à l'état de graine.
Fig. 192. Ovule *orthotrope* du sarrasin (*Polygonum Fagopyrum*). Il se compose de deux membranes et de la nucelle.

que Mirbel a donné le nom d'*ovules anatropes*. Les Liliacées, les Renonculacées, les Cucurbitacées, la chélidoine, en offrent des exemples (*fig.* 191).

Lorsque l'ovule est anatrope, le faisceau fibro-vasculaire qui, de l'ovaire pénètre jusque dans l'ovule en traversant le trophosperme, éprouve une modification importante. Au lieu de traverser directement la base de deux membranes pour pénétrer dans l'ovule à travers la chalaze, il se continue entre les deux membranes pour aller atteindre la chalaze ou base de la nucelle entraînée vers la partie supérieure de l'ovaire. Ce faisceau vasculaire forme donc ainsi une ligne saillante, qui de la base de l'ovule s'élève sur l'un de ses côtés jusqu'à son sommet. On lui a donné les noms de *raphé* ou de *vasiducte*. Le raphé n'existe donc que dans les graines provenant d'ovules anatropes.

Une troisième période commence bientôt dans la structure de l'ovule. Jusqu'à présent, la nucelle était restée une masse continue de tissu utriculaire. Bientôt son intérieur se creuse en une cavité qui, petit à petit, s'augmente aux dépens de ses parois; les parois de cette cavité, formées par la nucelle elle-même, constituent une troisième membrane, placée en dedans de la secondine, et que Mirbel désigne sous le nom de *tercine* : c'est le *chorion* de Malpighi. La cavité de la tercine est le *sac embryonnaire*, ou *sac amniotique* de Malpighi. Il ne se présente pas toujours sous l'apparence d'une cavité plus ou moins renflée; c'est quelquefois un boyau grêle qui d'une part tient au sommet de la tercine ou de la nucelle, et par sa partie inférieure est en communication avec la chalaze. Mais cette adhérence avec le point d'attache de la nucelle est très-passagère; elle se détruit bientôt, et l'on n'observe plus alors que celle que le sac embryonnaire conserve avec le sommet de la nucelle.

C'est dans l'intérieur du sac embryonnaire que se montre la *vésicule embryonnaire*, ou l'*utricule primordiale*. Elle naît de la partie supérieure de cette cavité. C'est d'abord une utricule simple, qui insensiblement s'allonge, et, par la formation de cloisons transversales, se constitue en une sorte de tube confervoïde. L'utricule terminant ce tube constitue la *vésicule embryonnaire*, laquelle prend bientôt un développement plus rapide. Le tube confervoïde, au contraire, qui soutient la vésicule embryonnaire, en restant à peu près stationnaire, forme ce qu'on a appelé le *filet suspenseur*. Ainsi que nous le montrerons un peu plus tard, lorsque nous traiterons des phénomènes de la fécondation, c'est dans l'intérieur même de la vésicule embryonnaire qu'après l'imprégnation va se développer l'*embryon*.

La structure de l'ovule, telle que nous venons de l'exposer, est celle que l'on rencontre le plus communément dans les végétaux : une nucelle et deux membranes qui la recouvrent extérieurement; dans la nucelle, une cavité nommée sac embryonnaire, dans laquelle se dé-

veloppe la vésicule embryonnaire portée par le filet suspenseur. Cette structure se simplifie dans quelques ovules. Ainsi, quelquefois, dans le noyer par exemple, la nucelle n'est environnée que d'un seul tégument, qui se montre d'abord sous la forme d'un bourrelet épais et circulaire, et finit par recouvrir la nucelle dans toute son étendue (*fig.* 193). M. Planchon a fait voir que telle était aussi la simplicité

Fig. 193.

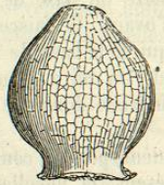


Fig. 194.

d'organisation de l'ovule dans quelques véroniques, et en particulier dans les *Veronica hederæfolia* et *V. Cymbalaria*. Cette observation a été confirmée par M. Tulasne.

Cette structure se simplifie encore dans certains ovules. A toutes les époques de leur formation ils ne se composent que d'une nucelle nue, c'est-à-dire sans primine ni secondine (*fig.* 194). C'est ce que montrent les observations si curieuses de M. Griffith sur l'ovule du *Santalum*, des *Viscum* et des *Loranthus*, confirmées par celles qui ont été faites sur les mêmes végétaux et sur le *Thesium* par M. Decaisne. (*Ann. sc. nat.*, 2e série, t. XI, p. 95.)

[Aux plantes mentionnées ici comme présentant un ovule couvert d'un seul tégument, il faut ajouter, avec Schacht, les Bétulinées, toutes les Juglandées, les Asclépiadées, les Rubiacées, les Labiées, les Borraginées, les Amaryllidées et les Conifères, excepté le genre *Podocarpus*, où il y a deux enveloppes.

Toutes les Monocotylédones (les Amaryllidées exceptées) ont deux enveloppes, ainsi que les Onagraires, les Cucurbitacées, les Protéacées, les Polygonées, les Euphorbiacées et les vraies Cupulifères.

Enfin, aux Santalacées et aux Loranthacées on doit joindre les Hippuridées, les Haloragées et les Balanophorées, dont la nucelle est également dépourvue d'enveloppe : il en est de même de la graine du café, qui, sous ce point de vue, fait exception aux autres Rubiacées.]

Résumons, en terminant, les notions les plus positives acquises aujourd'hui à la science sur la structure de l'ovule.

Fig. 193. Ovule *orthotrope* du noyer, composé seulement d'une nucelle et d'une seule membrane.

Fig. 194. Ovule de *Thesium*, composé uniquement de la nucelle sans membranes.

I. L'ovule commence à se montrer sous la forme d'une excroissance cellulaire de la surface du trophosperme.

II. Un peu plus tard, de sa base naissent successivement deux replis circulaires emboîtés l'un dans l'autre, d'abord sous la forme d'une sorte de godet ou de cupule.

III. Ces bourrelets s'accroissent en hauteur quelquefois d'une manière inégale, et forment autour du mamelon ovulaire deux téguments ouverts à leur sommet, et qui finissent par le couvrir complétement.

IV. Le mamelon intérieur est la *nucelle* (*nucleus*, R. Brown; *amande*, Brongn.; *tercine*, Mirbel). C'est une masse de tissu utriculaire ordinairement conique, attachée primitivement par sa base au fond des membranes qui l'environnent. Le point par lequel la nucelle est attachée aux membranes se nomme *chalaze*.

V. La membrane extérieure est la *primine* de Mirbel (*testa*, R. Brown, A. Brong.). Elle présente à son sommet une ouverture d'autant plus large que l'ovule est plus jeune : c'est l'*exostome*.

VI. La membrane interne ou la *secondine* de Mirbel (*membrane interne*, R. Brown; *tegmen*, Brong.) est également percée à son sommet d'une ouverture nommée *endostome*.

VII. L'endostome et l'exostome se correspondent toujours, et, en se contractant par les progrès du développement, elles constituent le *micropyle*, petit point ou cicatricule du tégument de la graine.

VIII. Dans l'intérieur de la nucelle apparaît une utricule plus grande, qui s'allonge en un tube partant du sommet de la nucelle et arrivant quelquefois jusqu'à la chalaze. Cet organe est le sac embryonnaire (*quintine* Mirbel; *sac amniotique*, Malpighi).

IX. C'est ordinairement au sommet et dans l'intérieur du sac embryonnaire que se montre une utricule qui s'allonge, se cloisonne comme un tube confervoïde. L'utricule qui la termine du côté libre se remplit d'un liquide organique; on la nomme la *vésicule embryonnaire*.

X. La vésicule embryonnaire, d'abord simple, se convertit par des segmentations successives en une masse celluleuse, qui devient l'embryon.

XI. Lorsque, dans son évolution successive, le sommet de l'ovule, représenté par l'ouverture de ses membranes, reste diamétralement opposé à la chalaze, l'ovule est *orthotrope*.

XII. Si la chalaze reste superposée au hile, tandis que, par un accroissement unilatéral, une sorte de demi-rotation, les ouvertures des membranes se rapprochent du hile, l'ovule est *campylotrope*.

XIII. Il est *anatrope*, quand la chalaze s'est éloignée du hile, tandis que le sommet de l'ovule s'en est rapproché.

XIV. Les utricules qui unissent la vésicule embryonnaire au sommet du sac embryonnaire constituent le *filet suspenseur*.

XV. Il y a certains ovules qui ne se composent que de la nucelle et d'un seul tégument (ex. : le noyer); d'autres sont uniquement formés par la nucelle nue (ex. : les Santalacées et les Loranthacées).

XVI. Le tissu contenu dans le sac embryonnaire et celui qui forme les parois de la nucelle sont quelquefois résorbés complétement; et la graine, parvenue à sa maturité, se compose seulement des deux téguments de l'ovule (la primine et la secondine), quelquefois unis en un seul, et de l'embryon.

XVII. D'autres fois le tissu utriculaire du sac ou de la nucelle persiste, s'accroît et forme un corps qui accompagne l'embryon, et qu'on nomme l'*endosperme*.

XVIII. L'endosperme peut être formé par le tissu cellulaire du sac embryonnaire, par celui des parois de la nucelle, ou enfin par les deux réunis.

XIX. Plus rarement il provient de la quartine ou d'une production cellulaire qui tire son origine de la chalaze.

CHAPITRE XVI

FÉCONDATION

La fécondation est la fonction par laquelle le pollen, en se mettant en contact avec l'organe sexuel femelle, détermine dans l'ovule la formation de l'embryon. Par suite de la fécondation, les ovules se changent en *graines*, et les carpelles deviennent des *fruits*.

Nous diviserons en trois périodes les phénomènes de la fécondation. La première comprend les changements qui se font dans l'intérieur de la fleur au moment où la fécondation va s'opérer, et les phénomènes qui précèdent cette fonction : ce sont les phénomènes *préparatoires* ou *précurseurs* de la fécondation. Dans la seconde se trouvent réunis les *phénomènes essentiels*, c'est-à-dire l'action du pollen sur l'organe sexuel femelle, et en particulier sur les ovules. Enfin, la troisième embrasse les changements qui se manifestent dans la fleur, et en particulier dans les organes sexuels, après la fécondation : ce sont les *phénomènes consécutifs*.

I. Phénomènes préparatoires ou précurseurs de la fécondation. — La fécondation s'opère en général dans les végétaux au moment de l'anthèse, c'est-à-dire quand les parties qui composent la fleur s'épanouissent et découvrent les organes sexuels. On voit les anthères, jusqu'alors parfaitement intactes, entr'ouvrir leurs loges, et le pollen s'en détacher pour se répandre sur le stigmate, et souvent sur les autres parties de la fleur : c'est alors que la fécondation commence à s'opérer. Cependant il est un certain nombre de végétaux chez lesquels la fécondation a lieu avant l'épanouissement complet de

la fleur, quand le périanthe recouvre encore les organes sexuels; de ce nombre sont plusieurs plantes de la famille des Synanthérées et de la famille des Campanulacées. Quand la fleur s'épanouit, déjà les anthères sont ouvertes et en parties vides; la fécondation est achevée.

Au moment où la fécondation doit s'opérer, il se fait souvent dans les organes sexuels des changements assez appréciables qui précèdent cette fonction, ou bien ces organes exécutent des mouvements plus ou moins marqués. Nous les signalerons dans quelques-uns des végétaux où ils sont le plus évidents.

Au moment de l'épanouissement de la fleur, les étamines prennent un développement rapide. Jusqu'alors elles avaient été gênées dans leur accroissement par l'obstacle que leur opposaient les enveloppes florales. Dès que celles-ci se sont écartées, les étamines se redressent, leurs filets s'allongent, et elles prennent la position définitive qu'elles doivent conserver dans la fleur épanouie. C'est alors que les anthères s'ouvrent, et que le pollen en sort pour se répandre sur le stigmate. Très-souvent même les étamines, par un mouvement organique et en quelque sorte spontané, se redressent contre les carpelles et viennent appliquer leurs anthères contre le stigmate ou au-dessus de lui. C'est ce qu'on remarque dans les fleurs de la rue, des *Kalmia*, de l'épine-vinette et de plusieurs autres végétaux.

Très-souvent les styles et les stigmates qui terminent les carpelles, et qui étaient d'abord dressés en faisceau au centre de la fleur, s'infléchissent et se penchent en dehors pour se rapprocher des étamines et être dans une position plus favorable pour se mettre en contact avec le pollen. Les stigmates de la nigelle, des cactus, de l'onagre, exécutent de semblables mouvements. Très-souvent aussi on voit, au moment où la fécondation va s'opérer, les stigmates se tuméfier et excréter en plus grande quantité le liquide visqueux qui lubrifie leur surface et contribue à y retenir les grains de pollen.

[On était autrefois persuadé qu'un pistil est toujours fécondé par les étamines qui l'entourent. Des faits d'hybridité spontanée bien constatés n'avaient pas ébranlé cette conviction, et l'on persistait à voir une cause finale dans le rapprochement des étamines et du pistil et à considérer l'hermaphroditisme comme l'état normal dans les végétaux tandis qu'il était l'exception chez les animaux. Les observations et les expériences de Charles Darwin tendent à détruire ces croyances. Il a d'abord montré que dans les Orchidées un pistil n'est jamais fécondé par l'étamine en contact avec lui. La masse pollinique est enlevée par les insectes qui visitent ces fleurs et transportée sur des fleurs appartenant à d'autres pieds. Darwin cite des insectes agents de ces fécondations à distance; il les nomme et les a vus à l'œuvre. Il a constaté que dans une prairie la plupart des *Orchis* ont perdu leurs masses polliniques, leur nombre est double de celui des *Orchis* qui les ont conservées. L'*Orchis fusca* qui est fort rare en