

ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE DE BUITENZORG.

---

VOLUME VIII.





ANNALES  
DU  
JARDIN BOTANIQUE  
DE  
BUITENZORG,

PUBLIÉES PAR

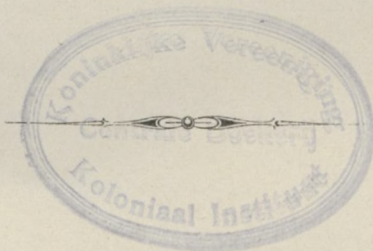
M. LE DR. MELCHIOR TREUB,

Membre de l'Académie royale néerlandaise des sciences

Directeur du Jardin.

---

VOLUME VIII.



E. J. BRILL. — LEIDE.  
1890.





## TABLE DES MATIÈRES.

---

	Pag.
<b>TREUB (M.), Études sur les Lycopodiacées . . . . .</b>	1.
VI. L'embryon et la plantule du <i>Lycopodium cernuum</i> . L. . . .	1.
VII. Les tubercules radicaux du <i>Lycopodium cernuum</i> . L. . . .	15.
VIII. Considérations théoriques . . . . .	23.
Explication des planches . . . . .	35.
<b>TREUB (M.), Les bourgeons floraux du <i>spathodea campanulata</i></b>	
beau . . . . .	38.
Explication des planches . . . . .	46.
<b>BOERLAGE (J. G.), Matériaux pour la flore de Buitenzorg . . . .</b>	47.
I. Graminées . . . . .	48.
<b>WEBER—Van Bosse (Mad. A.), Études sur des Algues de l'Archipel</b>	
<b>Malaisien . . . . .</b>	79.
I. <i>Trentepohlia Spongophila</i> n. sp. et <i>Struvea delicatula</i> Kütz.	
( <i>Cladophora? anastomosans</i> Harv.) . . . . .	79.
Explication des figures . . . . .	94.
<b>ROBINSON (B. L.), On the stem-structure of <i>iodes tomentella</i> miq.</b>	
<b>and certain other phytocreneae . . . . .</b>	95.
Explanation of plates. . . . .	120.
<b>BURCK (Dr. W.), Ueber Kleistogamie im Weiteren Sinne und das</b>	
<b>Knight-Darwin'sche Gesetz. (Aus dem holländischen Manuscripte über-</b>	
<b>gesetzt von Dr. Paul Herzsohn.) . . . . .</b>	122.
Erklärung der Tafeln . . . . .	164.
<b>WEBER—Van Bosse (Mad. A.), Études sur les Algues de l'Archipel</b>	
<b>Malaisien . . . . .</b>	165.
Explication des figures . . . . .	187.

---





# ÉTUDES SUR LES LYCOPODIACÉES.

PAR

M. TREUB.

VI.

*L'embryon et la plantule du Lycopodium cernuum L.*

§ 1.

Dans une courte communication, faite l'année passée, à Manchester, à la „British Association for the Advancement of science”, j'ai dit, à-propos des Lycopodiacées, „one of the first things wanted is the complete embryology of *Lycopodium cernuum* or of an allied form”<sup>1)</sup>.

Aujourd'hui je suis à même de combler cette lacune, du moins quant à l'essentiel.

Les pluies excessivement fortes tombées dans l'ouest de Java, en Janvier et Février derniers, paraissent avoir facilité la germination de spores de Lycopodes et la venue à bien des jeunes prothalles. C'est à cette circonstance favorable que je suis enclin à attribuer le fait, qu'en revenant à Buitenzorg en Avril j'ai pu trouver beaucoup plus de prothalles du *L. cernuum* qu'en d'autres années.

Dans le *L. Phlegmaria* le développement de l'embryon a

1) Some words on the life-history of Lycopods, Annals of Botany Vol. I, p. 122.  
ANN. JARD. BUT. VOL. VIII.

pu être suivi pas à pas, ce qui est presque impossible pour le *L. cernuum*, pour les deux raisons suivantes. D'abord, parce que l'occasion de trouver de jeunes embryons est, de beaucoup, la moins fréquente dans la dernière de ces deux espèces, vu qu'elle n'a pas, comme la première, un prothalle vivace en état de produire plusieurs branches sexuées à archégones. Ensuite, parce que souvent il est très difficile de constater la présence d'un jeune embryon dans un prothalle du *L. cernuum*, tant à cause de la forme qu'à cause de l'épaisseur de ce prothalle.

Néanmoins, ayant pu récolter plusieurs centaines de prothalles, il y en avait d'assez jeunes parmi les embryons examinés pour me faire connaître les phases successives que traverse l'embryon du *L. cernuum*, et notamment pour élucider un point important resté incertain jusqu'ici. La connaissance de tous les détails de l'embryogénie chez le *L. Phlegmaria*, a fourni à tout moment les termes de comparaison nécessaires.

Qu'il me soit permis de rappeler brièvement le point important dont il est question.

Dans la première partie de ces „Études”, il a été décrit comment la jeune plantule de notre espèce, encore dépourvue de racine, est implantée dans la terre à l'aide d'un organe entièrement parenchymateux muni vers le bas de nombreux poils absorbants. Cet organe a été nommé „tubercule embryonnaire”<sup>1)</sup>. Lors de la première description donnée de l'organe, toute discussion sur sa nature morphologique a été laissée de côté.

A l'occasion de l'exposé des recherches embryogéniques sur le *L. Phlegmaria*, j'ai émis la pensée que le tubercule embryonnaire du *L. cernuum* ne serait autre chose que „le pied de l'embryon, quittant le prothalle et menant en quelque sorte une vie indépendante”<sup>2)</sup>. Cette hypothèse m'avait été suggérée par un passage de Hofmeister sur l'embryon du *Botrychium Lunaria*.

---

1) Annales Vol. IV, p. 131.

2) Études sur les Lycopodiacées, Annales Vol. V, p. 128.



Lors d'une observation sur laquelle je reviendrai, M. Goebel a exprimé des doutes sur cette manière de voir <sup>1)</sup>.

Il importait cependant, d'être fixé sur la nature morphologique de ce singulier organe. Dans les autres Cryptogames vasculaires on n'a trouvé jusqu'ici rien de pareil, ce qui seul suffirait déjà à faire désirer de plus amples informations sur le „tubercule embryonnaire” du *L. cernuum*.

Mais il y a plus. Deux auteurs ont établi, presque en même temps et indépendamment l'un de l'autre, un remarquable parallèle entre la jeune plantule du *L. cernuum*, et l'état adulte du *Phylloglossum Drummondii*.

M. Bower s'exprime ainsi à ce sujet. „Taken as a whole.... it may be said that the whole development of *Phylloglossum* from the tuber is strikingly similar to the embryonic stages of *Lycopodium* as described by Treub. A comparison of the two leads clearly to the conclusion that, provided the sporophore generation of *Phylloglossum* corresponds in its more important points to that of *Lycopodium*, we may regard *Phylloglossum* as a form which retains, and repeats in its sporophore generation, the more prominent characteristics of the embryo as seen in *Lycopodium cernuum*; it is a permanently embryonic form of Lycopod” <sup>2)</sup>.

M. Bertrand dit de ses recherches sur le *Phylloglossum*, elles „montrent en outre certaines ressemblances qui m'ont beaucoup frappé, entre les premiers états du jeune *Lycopodium cernuum* et l'état adulte du *Phylloglossum*,..... on est forcé de reconnaître dans l'état adulte d'une plante la reproduction d'un des stades que traverse l'embryon d'une autre plante proche parente lors de son développement”. M. Bertrand répète, l'état adulte du *Phylloglossum* n'est „qu'une reproduction d'un stade embryonnaire” de Lycopode <sup>3)</sup>.

1) Goebel, Ueber Prothallien und Keimpflanzen von *Lycopodium inundatum*; Bot. Zeit. 1887, p. 9 du tiré-à-part.

2) F. O. Bower, On the development and morphology of *Phylloglossum Drummondii*; Philos. Transact. Royal Society, 1885, p. 676.

3) C. E. Bertrand, *Phylloglossum*; Archives botan. du Nord de la France N° 30,



Il n'est nullement étonnant que deux botanistes, s'occupant de recherches spéciales sur le *Phylloglossum*, soient arrivés à énoncer, en des termes presque identiques, cette même comparaison. En effet, la ressemblance entre un *Phylloglossum* adulte et un jeune *Lycopodium cernuum* saute aux yeux. C'est une raison de plus pour qu'il soit désirable de ne plus laisser subsister de doutes sur l'origine de l'organe que j'ai nommé „tubercule embryonnaire” et auquel je conserverai provisoirement ce nom.

## § 2.

Les deux sections de jeunes embryons de notre Lycopode représentées ici-même (Annales IV, Planche XV, figures 1 et 2) ne sont pas menées dans le plan médian, de sorte qu'elles ne peuvent pas servir à donner une idée juste du développement de l'embryon. Je n'ai, d'ailleurs, pas manqué, il y a quatre ans, d'émettre des doutes dans ce sens<sup>2)</sup>.

La figure 1<sup>a</sup> Planche I représente, en section longitudinale, un jeune embryon dans son prothalle, qu'il commence seulement à percer. Avec beaucoup de difficulté il a été possible de mettre en liberté ce jeune embryon qui s'est présenté alors, comme dans la figure 1<sup>b</sup>. En le roulant il se trouvait avoir une forme à-peu-près cylindrique, sans excroissance latérale.

Les figures 2 et 3 de la même planche représentent des sections médianes d'embryons un peu plus âgés. Le cas de la figure 3 est particulièrement intéressant, parce qu'il montre comment l'embryon sort du prothalle.

Il ressort deux choses de l'inspection de ces trois figures.

---

1885, p. 73. Voy. aussi les pages 94—96 du même fascicule et les pages 97, 98, 202, 203, 207 des numéros 31 et 34.

1) Ne revenant plus au prothalle du *Lycopodium cernuum* je tiens à dire que souvent j'ai très bien pu distinguer aux prothalles adultes le tubercule initial. Mainte fois aussi la démarcation entre celui-ci et le corps du prothalle s'était effacée. Je suis porté à croire que l'étude d'un grand nombre de prothalles du *L. inundatum* fera constater de même des cas où le tubercule primaire est reconnaissable encore au prothalle adulte; comp. *Goebel*, loc. cit. p. 6.

2) Annales IV, p. 130.



En premier lieu, que l'embryon du *Lycopodium cernuum* est muni d'un suspenseur (*s.*), tout comme les autres espèces décrites ici-même. Dans plusieurs jeunes plantules on le reconnaît encore avec facilité, comme dans les cas représentés sur la planche II. Cependant, il est souvent très-court, ce qui fait que je ne l'ai pas reconnu autrefois, lorsque je n'avais pas encore constaté sa présence dans de jeunes embryons. Toutefois, dans la figure 4, Planche XVI, Volume IV, la grande cellule qui termine le pied, est sans aucun doute le suspenseur.

En second lieu, si l'on compare l'embryogénie du *L. Phlegmaria*, il est clair que l'embryon du *L. cernuum* se compose, outre le pied, de deux étages; la limite probable entre ces deux étages est indiquée par *l.* dans les figures. Le premier étage — „étage inférieur” chez le *L. Phlegmaria* <sup>1)</sup> — touchant au suspenseur, constitue le pied. *Ce pied ne sort pas du prothalle*, pour aller donner naissance au tubercule embryonnaire; l'origine de cet organe est tout autre.

Les figures 4 et 5 <sup>2)</sup> de la planche I représentent des sections rigoureusement médianes de deux embryons un peu plus âgés; les suspenseurs, ayant pris évidemment une position un peu oblique, ne sont pas visibles. Maintenant, si l'on compare ensemble et avec la planche II toutes les figures de la planche I, il ne peut plus rester de doutes sur l'origine du tubercule embryonnaire (*tub.* dans les figures). Cet organe prend naissance dans le second étage de l'embryon, celui qui est le plus éloigné du suspenseur — „étage supérieur” chez le *L. Phlegmaria*. — Il s'y forme près du sommet sur le côté tourné vers la terre. Son développement commence de très-bonne heure, de sorte que dans d'aussi jeunes embryons que ceux des figures 3 et 4 (Pl. I) il fait déjà distinctement saillie vers le bas.

Ainsi, d'accord avec la supposition de M. Goebel <sup>3)</sup> le tubercule embryonnaire provient de cette partie de l'embryon la-

1) Annales V, p. 117.

2) Cette figure est une copie de la figure 3<sup>b</sup>, Pl. XV, Annales IV.

3) Loc. cit. p. 9 du tiré-à-part.



quelle, chez le *L. Phlegmaria* produit plus tard la première racine.

La nature de la proéminence marquée *cot.* dans les figures de la planche I, n'est pas non plus douteuse, comparaison faite avec les figures de la planche II; c'est le *cotylédon*. Par son développement aussi énergique que précoce le tubercule embryonnaire pousse le jeune cotylédon vers le suspenseur. C'est ainsi que s'explique la position quelque peu différente du cotylédon chez le *L. Phlegmaria* et chez le *L. cernuum*. Il y a encore une différence à signaler entre les embryons de ces deux espèces, savoir que dans celui du *L. Phlegmaria* le cotylédon est le premier organe qui s'autonomise distinctement, tandis que dans celui du *L. cernuum* le cotylédon ne vient qu'en second lieu, étant devancé de beaucoup par le tubercule embryonnaire.

En résumé nous sommes arrivés à pouvoir poser les quatre points suivants:

1. *L'embryon du Lycopodium cernuum se compose, comme celui du Lycopodium Phlegmaria, d'un suspenseur et de deux étages.*
2. *Le suspenseur est unicellulaire; il reste généralement court.*
3. *Comme dans le Lycopodium Phlegmaria, tout l'étage voisin du suspenseur va constituer le pied; celui-ci ne sort jamais du prothalle.*
4. *Le second étage de l'embryon, celui qui est le plus éloigné du suspenseur, donne naissance, d'abord au tubercule embryonnaire, ensuite au cotylédon.*

Ainsi il se trouve que l'hypothèse émise un instant naguère <sup>1)</sup>, sur l'origine du tubercule embryonnaire n'est pas juste. L'origine de cet organe connue, il s'agit de savoir quelle est sa nature morphologique. Cette question me paraît assez intéressante, pour consacrer, plus loin, un chapitre spécial à sa discussion.

Les figures de la planche II affirment ce qui a été dit de la structure de la jeune plantule, dans ma première communication sur le *L. cernuum*. Il a été dit „qu'au centre les cel-

1) Annales V, p. 128.



lules du tubercule, formant ensemble une sorte de noyau, sont plus étroites que vers la périphérie" <sup>1)</sup>. Plus tard (fig. 5 Pl. II) les cellules centrales s'arrondissent et laissent entre elles de grands méats intercellulaires; les cellules périphériques s'aplatissent et prennent de plus en plus le caractère d'une couche continue enveloppant le tissu central.

Il n'a pas été question lors de la description de l'embryon, d'un point de végétation, parce qu'il est impossible de le reconnaître. Même sur de jeunes plantules on ne réussit pas à indiquer l'endroit où se trouve le point de végétation du tubercule. Nous allons être fixés à cet égard, par l'examen du développement ultérieur du tubercule. Avant de donner naissance à la tige dressée, le tubercule embryonnaire s'accroît et produit des feuilles (Pl. III, IV, V). Au moment où la tige commence à se montrer le tubercule porte rarement moins de trois ou plus de sept feuilles, le cotylédon non compris (voy. les figures de la planche III, fig. 1<sup>a</sup>, 2<sup>a</sup>, 3<sup>a</sup> et 4 Pl. IV, fig. 1<sup>a</sup>, 2<sup>a</sup>, 3<sup>a</sup>, 4<sup>a</sup> Pl. V).

La succession des feuilles produites par le tubercule manque de régularité, tout comme chez le *Phylloglossum Drummondii* <sup>2)</sup>. Le plus souvent elles alternent tant soit peu (fig. 1, 3, 4, 8, 9 Pl. III, fig. 4 Pl. IV, fig. 1<sup>a</sup>, 2<sup>a</sup> Pl. V); le tubercule finit alors par porter ses feuilles à-peu-près en deux rangées, irrégulières <sup>3)</sup> (fig. 8, 9 Pl. III, fig. 4 Pl. IV) D'autres fois les feuilles naissent par paires (fig. 5, 7 Pl. III) ou bien — cas cependant très rare — trois à la fois (fig. 6 Pl. III) <sup>4)</sup>. Il arrive que les premières feuilles ont la forme d'écailles peu développées, munies de quelques rares stomates; il en était ainsi du cas de la figure 9, Planche III, et de quelques autres parmi le grand nombre de plantules examinées.

1) Annales IV, p. 132.

2) Bower, loc. cit. p. 669.

3) Voy. aussi ce que dit M. Goebel au sujet du *Lycopodium inundatum* (loc. cit. p. 8).

4) Les plantules des figures 5 et 6, Planche III, provenaient de gros prothalles, ce qui se voit déjà à l'épaisseur de leurs pieds.



Quelquefois le cotylédon ou une des autres feuilles présente une bifurcation dans sa moitié supérieure (fig. 2<sup>a</sup> Pl. V f<sup>2</sup>); fait signalé aussi pour *Phylloglossum* <sup>1)</sup> et pour le *L. inundatum* <sup>2)</sup>. Une forme aussi singulière que celle des deux petites feuilles situées au dessus de la racine, dans le cas des figures 3<sup>a</sup> et 3<sup>b</sup> de la planche IV, constitue une anomalie bien rare.

Quelle que soit la manière dont les feuilles se succèdent sur le tubercule, celui-ci a toujours une croissance asymétrique, unilatérale (voy. les figures des planches III et IV). Aussi, lorsque un tubercule croit longtemps avant de produire une tige, il prend plus ou moins la forme d'un cylindre couché (fig. 8, 9 Pl. III, fig. 4 Pl. IV, fig. 5<sup>a</sup> Pl. VI). Bien que le point de végétation du tubercule ne fasse pas saillie et qu'on ne réussisse pas à distinguer nettement les cellules initiales qui président à sa croissance, la succession des feuilles en dit assez. Dès l'apparition de la première feuille le point de végétation occupe une position latérale sur le tubercule à moitié en dedans de l'insertion de la plus jeune feuille.

Normalement le point de végétation du tubercule finit par s'élever et par se transformer en cône végétatif de la tige (voy. fig. 1<sup>b</sup> et 2<sup>a</sup> Pl. IV, vers *v. t.*, et fig. 2<sup>b</sup>). Il y a cependant des exceptions à cette règle, bien qu'elles soient très rares.

Il peut se faire que le tubercule cesse de produire de jeunes feuilles, son point de végétation perdant, du moins en apparence, son activité. Il en était ainsi pour la plantule représentée dans la figure 8 de la planche III, et probablement aussi pour la petite plantule de la figure 2<sup>3)</sup>. Si, en effet, dans ces cas le point de végétation du tubercule ne reprend pas son activité, la génération asexuée ressemble d'une façon remarquable au prothalle duquel elle tire son origine.

Une racine (r. fig. 2<sup>a</sup>, 3<sup>a</sup>, 4 Pl. IV) se forme sur le tubercule

1) *Bower*, loc. cit. p. 670, fig. 20. Pl. 71.

2) *Goebel*, loc. cit. p. 8.

3) Cette plantule était entièrement dépourvue de faisceaux libéro-ligneux; il m'a été impossible de décider laquelle des deux productions foliaires était le cotylédon.



embryonnaire très-peu après que le cône végétatif de la tige s'est différencié dans le voisinage de ce cône (fig. 2<sup>a</sup> Pl. IV; comp. aussi les autres figures des planches IV et V).

A-propos d'une préparation que je croyais concluante, j'ai assigné à la racine une origine endogène<sup>1)</sup>. M. Bower, ayant trouvé que la racine du *Phylloglossum* est exogène, dit „... I cannot think, however, that the one example shown by Treub (Pl. XVII, fig. 1, Annales IV) excludes the possibility of the first root being of exogenous origin”<sup>2)</sup>.

Voulant décider ce point en litige qui ne manque pas d'importance, j'ai mis tous mes soins à réunir assez de stades différents pour pouvoir suivre pas-à-pas le développement de la racine sur le tubercule embryonnaire du *L. cernuum*.

Il s'est trouvé que M. Bower a raison.

Les esquisses de plantules représentées dans les figures 1<sup>a</sup>, 2<sup>a</sup>, 3<sup>a</sup> et 4<sup>a</sup> de la planche V montrent les très jeunes racines (*r.*) en forme de proéminences, s'accroissant de plus en plus sur le flanc du tubercule. Les figures 1<sup>b</sup>, 2<sup>b</sup>, 3<sup>b</sup> et 4<sup>b</sup> de la même planche représentent des sections médianes de ces proéminences *r.* L'inspection de ces figures amènera le lecteur à admettre pour la racine une origine *exogène*. La figure publiée par moi autrefois et citée par M. Bower, est prise d'après une section non médiane.

Dès le début du développement de la racine il se forme un faisceau fibro-vasculaire qui la relie au jeune cône végétatif de la tige (fig. 3<sup>b</sup> Pl. V, fig. 1<sup>a</sup> Pl. VI). Les figures 1<sup>b</sup>, 2 et 3 la planche VI représentent des sections axiales de jeunes racines un peu plus avancées. En comparant ces figures à celles de la planche précédente, *tous les doutes sur la nature exogène de la racine sont levés.*

Pour la racine des Lycopodes on sait depuis longtemps que la coiffe, l'épiderme, l'écorce et le cylindre central ont des initiales séparées (fig. 4 Pl. VI). Dans le cas de la figure 1<sup>b</sup> Pl. VI la coiffe et l'épiderme commencent à s'autonomiser. Dans la figure 3 on

1) Annales IV, p. 133.

2) Bower, loc. cit. p. 676.



voit un sommet de jeune racine sur le point de revêtir sa structure définitive.

Ainsi, avec les premières racines des *Isoetes* <sup>1)</sup> et du *Phylloglossum*, celle du *Lycopodium cernuum* constitue un des rares exemples d'origine exogène. Les quelques cas qu'on connaisse chez les Phanérogames se rapportent — à l'exception des racines sur des pousses adventives d'une ou deux Crucifères, d'après M. Hansen — à des plantes saprophytes (*Neottia*; d'après M. Prillieux, M. Warming e. a.) ou à des plantes aquatiques (*Ruppia*; d'après M. Wille), deux groupes physiologiques dans lesquels il faut s'attendre à rencontrer des dégradations organiques et des réductions.

Dans mon premier travail sur le *L. cernuum*, j'ai déjà dit que le tubercule embryonnaire est toujours absolument dépourvu de faisceau fibro-vasculaire, qu'il en est assez souvent de même du cotylédon et parfois aussi de la première feuille. Les figures 1<sup>a</sup>, 2<sup>a</sup>, 3<sup>a</sup> et 4 de la planche IV, 1<sup>a</sup>, 2<sup>a</sup>, 3<sup>a</sup> et 4<sup>a</sup> de la planche V et 5<sup>a</sup> de la planche VI, peuvent servir à donner une idée de la distribution des faisceaux (teintés en rouge dans les figures) dans les plantules. On verra que très souvent les faisceaux foliaires se terminent brusquement au moment d'arriver au tubercule, sans se relier entre eux et sans se souder plus tard au groupe de faisceaux qui va du cône végétatif de la tige à la racine.

Il ressort des indications fournies par M. Goebel que la plantule du *L. inundatum* ne ressemble pas moins à celle du *L. cernuum* que ne se ressemblent les prothalles dans ces deux espèces.

Résumons brièvement les données principales acquises sur la plantule du *Lycopodium cernuum*.

*Il y a dans le développement de la plantule deux phases essentiellement différentes et nettement délimitées.*

*Dans la première phase la plantule se compose d'un tubercule parenchymateux surmonté du cotylédon et d'un certain nombre de feuilles.*

1) Suivant M. Bruchmann; voy. Sadebeck, die Gefässkryptogamen, Schenk, Handbuch I, p. 229.



*Au début de la seconde phase le tubercule a cessé de s'accroître et son point de végétation a donné naissance au cône végétatif d'une tige feuillée de Lycopode, à structure interne différenciée. Non loin de ce cône il se forme bientôt une racine sur le tubercule. Cette racine est d'origine exogène.*

Avant de passer outre il me reste à signaler un fait exceptionnel et bien curieux, observé une fois seulement bien que j'aie passé en revue une foule de plantules.

Normalement il n'y a qu'un archégone de fécondé dans un prothalle. Très rarement on trouve deux embryons dans le même prothalle, sans qu'il y ait lieu de penser à une concrescence de prothalles<sup>1)</sup>.

Dans le cas représenté par la figure 5<sup>a</sup> de la planche IV, je croyais d'abord avoir affaire à une de ces exceptions, puisqu'il y avait deux plantules A et A'. Examinée de près, la chose s'est trouvée autre et plus intéressante. Les plantules étaient jumelles, dans le sens le plus strict du mot, vu qu'elles provenaient de la fécondation du même archégone et d'un seul oeuf. Elles avaient en commun le suspenseur et une petite partie du pied; celle qui est représentée dans la figure 5<sup>c</sup>. Le pied s'étant bifurqué, un tronçon de pied revenait ensuite à la plantule A, un autre tronçon à la plantule A'. L'endroit de jonction des deux plantules jumelles est représenté par l'esquisse de la figure 5<sup>d</sup>; les lignes pointillées indiquent des cellules superficielles de la plantule A. Cet endroit de jonction se reliait immédiatement à la partie commune telle qu'on la voit dans la figure 5<sup>c</sup>. Il est probable que seule la plantule A aurait continué sa croissance, puisqu'elle était déjà munie d'une jeune feuille tandis que la plantule A' n'avait encore que son cotylédon (voy. aussi la figure 5<sup>b</sup>). Cette probabilité ne diminue pas l'intérêt de la chose.

Ainsi le *Lycopodium cernuum* peut présenter, à titre tout-à-fait exceptionnel, des cas de polyembryonie tel qu'on les trouve chez les Gymnospermes<sup>2)</sup>.

1) Voy. Annales IV, p. 129; comp. Annales V, p. 126 et Goebel, loc. cit. p. 5.

2) Comp. Goebel, Vergl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, dans Schenk,



## § 3.

Rédigeant en Juillet 1885 mon travail sur le *Lycopodium Phlegmaria*, la première communication de M. Frank sur les „Mycorhiza” m'était encore inconnue. Néanmoins j'ai consacré un paragraphe spécial au champignon endophyte qui habite toujours les prothalles du *L. Phlegmaria* et au rôle probable qu'il faut lui assigner. Je suis arrivé à la conclusion que „on ne saurait le nommer parasite”, et j'ai dit plus loin: „Le champignon abrité par le prothalle, pourrait payer le service rendu, en contribuant à la nourriture de son hôte. Il y aurait mutualisme”<sup>1)</sup>. Ensuite la probabilité de ce mutualisme a été brièvement discutée.

Toute question de ce genre a pris un grand intérêt depuis les publications de M. Frank<sup>2)</sup>.

Les prothalles des *L. annotinum*, *cernuum* et *inundatum* renferment aussi des champignons<sup>3)</sup> qui cependant, du moins dans les deux dernières espèces, se comportent autrement que l'endophyte du prothalle du *L. Phlegmaria*.

Au lieu d'admettre une relation de mutualisme entre le champignon et les prothalles du *L. cernuum* et *inundatum*, on n'a été amené qu'à lui reconnaître la qualité négative „de faire peu de mal” ou „de ne pas tuer” les prothalles<sup>4)</sup>.

La plantule du *L. cernuum* est habitée de même par un champignon, sans doute le même qui se trouve dans le prothalle.

Il a été dit plus haut que le tissu du tubercule embryon-

---

Handbuch III, p. 162, et Bower, The germination and embryogeny of Gnetum Gnetum, Quart. Journ. Microsc. Science, XXII, p. 283.

1) Annales V, p. 113, comp. aussi Annales VII, p. 147, 148.

2) Dans sa dernière publication M. Frank s'exprime entre autres ainsi: »... da der Pilz selbstactiv sich bei der Herstellung der Mycorhiza verhält, so liegt eben kein gewöhnlicher Parasitismus, sondern ein mutualistisches Verhältniss, eine wirkliche Symbiose vor”; Berichte Deutschen Botan. Gesellsch. Bd. VI, 1888, p. 267.

3) Voy. Bruchmann, Das Prothallium von *Lycopodium*, Bot. Centralbl. XXI, 1885, p. 10—13; Annales IV, p. 124; Goebel, Ueb. Prothallien und Keimpflanzen von *L. inundatum*, loc. cit. p. 3 du tiré-à-part.

4) Voy. Goebel et Treub aux endroits cités.



naire se différencie en une masse centrale à grands méats intercellulaires et en une couche enveloppante (voy. aussi la fig. 3 Pl. XII).

La forme des cellules de la masse centrale, isolées par macération (fig. 4 Pl. XII) démontre que l'espace occupé par les méats intercellulaires doit être considérable, ce qui se voit, d'ailleurs, aussi dans des sections comme celle de la figure 6, planche XII. C'est dans ces méats intercellulaires du jeune tubercule que les filaments du champignon s'insinuent de bonne heure, tel qu'on le voit dans la figure 1 de la planche XII, où les filaments sont teintés en rouge. Cette figure a été dessinée d'après une préparation rendue transparente et traitée suivant une méthode indiquée ici-même <sup>1)</sup>, reposant sur les beaux travaux de M. Errera sur le glycogène des champignons.

Dans des tubercules embryonnaires plus âgés, le champignon qui paraît occuper tout l'espace libre entre les cellules, contribue beaucoup à accentuer la différence entre la couche enveloppante et la masse centrale du tubercule (fig. 6 et 3 Pl. XII). Les éléments de la couche enveloppante renferment souvent beaucoup d'amidon, généralement absent dans les cellules de l'amas central, tandis que celles-ci conservent plus longtemps un corps protoplasmique et un noyau bien distincts (fig. 6 Pl. XII).

Dans des parties de prothalle entièrement dépourvues de substances nutritives, j'ai rencontré deux fois des „spores" qui semblaient appartenir au champignon en question. Seulement ces „spores" étaient produites dans les cellules (fig. 7 Pl. XII). Il ne faut pas, pour cela, trop douter de l'origine de ces organes de propagation, parceque dans les prothalles du *L. cerneum* et *inundatum* nous avons vu, M. Goebel et moi, les filaments de l'endophyte habiter dans les cellules lorsqu'il s'agit de l'assise externe du prothalle, et entre les cellules lorsqu'il s'agit du tissu interne. Par conséquent il entre dans la nature de ces champignons de vivre tantôt dans les méats intercellu-

1) Annales V, p. 111.



lares, tantôt à l'intérieur des cellules. La dernière alternative est même règle sans exception pour le champignon dans le prothalle du *L. Phlegmaria*.

Les „spores” sont produites à des filaments d'une extrême ténuité (voy. la fig. 7, et notamment la fig. 9 de la planche XII). Bientôt elles épaississent considérablement leur membrane qui se différencie en deux parties. Elles affectent une forme aplatie et la partie externe de la membrane, présentant une structure striée, se montre comme un anneau à circonférence régulière, ou, très souvent, irrégulière (fig. 8 Pl. XII). Bref, ce sont des „mégalogonidies”<sup>1)</sup> à ce qu'il paraît.

Pour ce qui est du groupe des Champignons auquel l'endophyte appartient, je ne hasarderai plus aucune hypothèse, depuis que j'ai distinctivement vu des cloisons dans des filaments plus épais, et surtout depuis que M. Wahrlich a démontré que les endophytes dans les racines des Orchidées sont des *Nectria*<sup>2)</sup>.

Quant aux relations physiologiques entre le champignon et les tubercules embryonnaires qu'il habite, je ne puis pas être plus explicite. Il est hors de doute que l'endophyte ne fait pas de mal aux plantules. Au contraire, on reçoit l'impression qu'il y a un certain mutualisme entre le tubercule et le champignon. En quoi ce mutualisme consisterait-il? Voilà une question à laquelle il est impossible de répondre aujourd'hui. La chose est même assez énigmatique et pour l'élucider il faudra de longues et patientes recherches.

D'ailleurs, toute la question des relations entre des champignons pas ou peu parasitaires, et les parties d'autres plantes qu'ils habitent, quelque digne d'intérêt qu'elle soit, n'est, à mon avis, pas sortie jusqu'ici du domaine des hypothèses.

Notamment dans ses deux dernières publications<sup>3)</sup>, M. Frank est d'avis que les champignons endophytes en litige, amènent

1) *De Bary*, Vergl. Morph. und Physiol. der Pilze, 1884, p. 270.

2) *Wahrlich*, Beitr. zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze, Bot. Zeit. 1886, p. 503.

3) *Frank*, Ueber neue Mycorhiza-Formen; Ber. Deutschen Bot. Gesellsch. Bd. V, 1887, p. 407, 408, et surtout, *Frank*, Ueber die physiol. Bedeutung der Mycorhiza; Ber. D. Bot. Gesellsch. Bd. VI, 1888, Heft 7.



aux tissus de leurs hôtes des substances nutritives contenues dans l'humus. Pour les champignons des prothalles saprophytes des *Lycopodium Phlegmaria*, *carinatum* et *Hippuris* <sup>1)</sup>, cette manière de voir est très admissible. Elle est moins probable lorsqu'il s'agit des plantules et des prothalles du *L. cernuum*. Sans vouloir dire de ce Lycopode qu'il fuit les terrains riches en humus, il est certain qu'il croit de préférence sur un sol dépourvu de détritrus végétal. J'ai récolté les prothalles et les plantules qui m'ont servi dans mes recherches, sur des terrains où, le plus souvent, il paraissait ne pas y avoir de couche de humus du tout. Une espèce de terre glaise rougeâtre, fréquente dans les environs de Buitenzorg, est ici la station préférée par le *L. cernuum*.

D'après une courte indication de M. Goebel <sup>2)</sup>, il paraît que le tubercule embryonnaire du *L. inundatum* renferme aussi constamment un champignon.

M. de Solms-Laubach a figuré ici-même (Annales IV, Pl. XVIII, Fig. 10) un propagule de *Psilotum triquetrum* envahi par un filament de champignon, „dont les branches commencent à former les pelotons de hyphes qui se trouvent toujours dans le tissu de la plante” <sup>3)</sup>.

---

## VII.

### *Les tubercules radicaux du Lycopodium cernuum. L.*

#### § 1.

Les racines de jeunes pieds du *Lycopodium cernuum* produisent des tubercules, dont la structure et le rôle sont les mêmes que ceux des tubercules embryonnaires. Je leur donnerai pro-

1) Annales VII, p. 146—148.

2) Loc. cit. p. 9.

3) Annales IV, p. 191.

visoirement le nom de *tubercules radicaux*. Leur origine et leur structure seront traitées dans ce paragraphe-ci, leur développement ultérieur dans le paragraphe suivant.

Souvent la première racine de la plantule, née sur le tubercule embryonnaire de la manière décrite dans le chapitre précédent, donne naissance de très bonne heure à un tubercule radical (fig. 1<sup>a</sup>, 2<sup>a</sup> Pl. VII, fig. 5<sup>a</sup> Pl. VI). Par suite de la production de ce tubercule, l'allongement de la racine s'arrête, soit temporairement soit pour tout de bon.

Aussi à première vue, il semble que le sommet de la racine donne naissance au tubercule. C'est ce qui m'a fait dire naguère: „In this species the root-tops change into propagating organs of a remarkable form”<sup>1)</sup>. Je me suis laissé tromper par les apparences, car, en réalité les tubercules radicaux du *L. cernuum* ne proviennent jamais du sommet de la racine; toujours ils prennent naissance dans l'écorce de la racine, bien que, dans la grande majorité des cas, tout près du sommet.

Dans le cas de la plantule figure 5<sup>a</sup>, Planche VI, l'arrêt de croissance de la racine est définitif, ce que démontre clairement la section longitudinale figure 5<sup>b</sup>. Il en était de même pour la plantule de la figure 1<sup>a</sup>, Planche VII; sur une section axile de la racine (fig. 1<sup>b</sup>) on reconnaissait encore un rudiment de coiffe (fig. 1<sup>c</sup>). Au contraire, dans la section axile de la figure 1, Planche VIII, on voit une racine qui continue son allongement après avoir produit un tubercule.

Lorsque la première racine, issue du tubercule embryonnaire, cesse définitivement de s'accroître à la suite de la formation d'un tubercule radical, elle est bientôt remplacée dans ses fonctions par une racine adventive provenant de la tige. La première racine peut, soit ne pas produire de tubercule avant sa première bifurcation, soit en produire un mais s'allonger quand même. Chaque branche de dichotomie peut en faire autant. Il en est de même pour les racines adventives de la jeune plante, et pour leurs branches de dichotomie.

1) Some words on the life-history of Lycopods, loc. cit. p. 122.



Ainsi, en définitive, tant la racine née sur le tubercule embryonnaire et les premières racines adventives de la jeune plante, que les branches de dichomotie dans ces deux sortes de racines, peuvent donner naissance à des tubercules radicaux, soit avec, soit sans arrêt d'accroissement terminal. A mesure que la jeune plante s'accroît et que son système radical s'étend, la formation de tubercules radicaux diminue, pour cesser ensuite tout-à-fait, autant que je puis en juger. Les tubercules prenant naissance tout près de la surface du sol verdissent, ce qui n'est pas étonnant puisque dans ces conditions les racines en font souvent autant. La plupart des tubercules radicaux, formés dans le sol, sont des renflements incolores de racines.

Dans les esquisses des figures 4 et 5 de la planche VIII, on voit, en sections axiles, deux racines, ayant produit, l'une deux et l'autre trois jeunes tubercules radicaux, tout en continuant leur accroissement. Dans la figure 2 de la planche VIII et dans la figure 2 de la planche XII, on voit au contraire, des branches de dichotomie de racine absolument arrêtées dans leur allongement par la formation de tubercules radicaux. Enfin, la figure 3 de la planche VIII, fournit un exemple des deux cas à la fois, sur la même racine bifurquée; les deux branches de dichotomie ont produit chacune un tubercule radical, mais la branche gauche a arrêté son allongement, tandis que la branche droite l'a continué.

Je viens de dire que les tubercules radicaux prennent naissance dans l'écorce des racines, seulement je ne puis pas indiquer exactement l'endroit où ils se forment, ou la couche de laquelle elles tirent leur origine, si tel est qu'il existe une règle fixe là dedans. Les cas des figures 1 et 6 de la planche VIII, comptent parmi les plus jeunes états de tubercules radicaux que j'ai bien pu reconnaître comme tels. Lorsqu'ils sont plus petits ils manquent de caractères spéciaux, et l'on craint toujours de prendre un léger renflement accidentel de la racine pour le commencement d'un tubercule radical. On ne reconnaît un de ces jeunes tubercules comme tel, que lorsque les cellules



du renflement de l'écorce commencent à s'écarter les unes des autres, pour laisser entre elles des méats (fig. 1, 6 Pl. VIII, fig. 1<sup>b</sup> Pl. VII). Les cellules s'arrondissent et les méats deviennent plus grands. De la sorte il se forme de bonne heure une espèce de noyau (fig. 2<sup>b</sup> Pl. VII) comme celui qui occupe le centre du tubercule embryonnaire. Cette ressemblance est encore augmentée par le fait que, dès leurs premiers stades, les tubercules radicaux sont habités par un champignon; sans doute le même qui se trouve dans le tubercule embryonnaire et dans le prothalle. Dès que les méats intercellulaires se montrent les filaments du champignon s'y insinuent (fig. 7<sup>b</sup> Pl. VIII).

Il est hors de doute que le cylindre central ne participe *jamais* à la formation d'un tubercule radical, et, probablement, l'assise la plus interne d'écorce pas non plus. Les figures 7<sup>a</sup> et 7<sup>b</sup> de la planche VIII représentent des sections transversales de la même racine; la section de la figure 7<sup>b</sup> est menée dans l'endroit où un tubercule radical est en train de se former, celle de la figure 7<sup>a</sup> est menée au-dessus de cet endroit.

Parfois, le tubercule en voie de naissance n'occupe qu'une place, assez bien circonscrite, sur un des flancs de la racine. Le plus souvent la partie de l'écorce qui engendre un tubercule occupe la moitié, ou plus de la moitié de la circonférence du cylindre central (fig. 7<sup>b</sup>). Il y a alors inclusion partielle du cylindre central dans le tissu du tubercule et l'on peut, sur une section longitudinale de la racine, reconnaître ce tissu des deux côtés du cylindre (voy. dans la fig. 2 Pl. VIII, les parties teintées en rouge). Les cellules des tubercules radicaux en voie de naissance sont riches en protoplasma. Au début elles renferment souvent beaucoup d'amidon, mais bientôt celui-ci ne se trouve plus que dans une gaine amylofère enveloppant le noyau du tubercule (cette gaine est teintée en bleu dans la fig. 2 Pl. VIII). A cet égard aussi le jeune tubercule radical imite le tubercule embryonnaire.



## § 2.

Chaque tubercule radical, continuant son développement, peut produire des feuilles et se transformer en plantule. Toutefois, pour que son développement continue, il faut d'abord que le tubercule soit devenu libre. Je n'ai pas vu de tubercules radicaux encore insérés sur la plante-mère, produire de feuilles. Il est possible que cela arrive parfois, mais, en tout cas, seulement à titre d'exception.

Donc, les tubercules radicaux sont des propagules.

Comment la mise en liberté de ces propagules se fait-elle; voilà une question peu facile à résoudre avec toute l'exactitude voulue.

Je crois que très souvent les cellules situées entre le jeune tubercule et le cylindre central sont détruites ou se détachent, et que c'est simplement de cette manière que le tubercule radical devient libre (voy. le tubercule à droite dans la figure 3 de la planche VIII). Malheureusement, une fois les petits tubercules radicaux devenus libres de cette manière, il est très difficile de les trouver et de les reconnaître, du moins aussi longtemps qu'ils n'ont pas produit de feuilles. D'autre part, dès que le tubercule radical commence à „germer” et à produire des feuilles, son origine est douteuse; ce que j'expliquerai tout-à-l'heure.

Lorsque une branche de dichotomie de racine a arrêté sa croissance à la suite de la formation d'un tubercule (comme dans les cas des figures 2 Planche VIII, 2 Planche XII et 3 Planche X), toute la branche renflée peut se détacher, par rupture de l'étroit col qui l'unit à la racine.

Ainsi le tubercule représenté, en section longitudinale, par l'esquisse de la figure 5 Planche XII, a été trouvé entièrement libre. Dans le cas représenté par cette figure on voit que toute une bifurcation de racine a été intéressée dans la formation du tubercule. Enfin, lorsque par un accident quelconque, un tronçon de racine portant un tubercule, s'est détaché, le tubercule qu'il porte peut „germer” (fig. 2<sup>a</sup> Pl. X).



Dans le second de ces trois cas, il est clair que le tubercule devenu libre, renferme toujours des éléments de cylindre central. Mais, je le répète, le fragment de cylindre central n'est qu'inclus dans le tubercule dans lequel ses éléments vont se perdre (fig. 2 Pl. XII, fig. 1<sup>c</sup>, 2<sup>a</sup> Pl. XI), il ne fait pas partie du tissu tuberculeux proprement dit et ne prend aucune part au développement ultérieur du tubercule.

Le fait que parfois des tubercules radicaux sont encore munis, après avoir germé, d'un fragment de cylindre central, provenant de la plante-mère, a été pour moi de la plus grande utilité dans mes recherches. C'est seulement grâce à ce fait, que je puis dire positivement que les tubercules radicaux germent et comment ils germent. En effet, les plantules venues d'embryons et celles tirant leur origine de tubercules radicaux se ressemblent tellement, qu'il faut dans chaque cas un critérium indubitable, pour décider de l'origine d'une plantule. Pour les plantules venues d'embryons on trouve ce critérium dans la présence d'un suspenseur. L'absence de suspenseur sur une plantule, devrait, par conséquent suffire à démontrer qu'elle tire son origine d'un tubercule radical. En réalité ce critérium ne suffit pas. Une plantule se détachant de son prothalle peut perdre à cette occasion le pied, qui reste dans le prothalle; la cicatrice de cette rupture peut ensuite ne pas être bien visible sur le tubercule embryonnaire, parce que le pied est souvent petit et très étroit dans le *L. cernuum*. Ainsi lorsqu'on trouve des plantules dépourvues de pieds — ce qui arrive bien souvent — il est *très probable* qu'elles proviennent de tubercules radicaux, mais on n'en est jamais sûr. Une sécurité indubitable à cet égard, ne se trouve que dans les rares cas, où la plantule est encore munie, en guise de marque d'origine, d'un fragment de cylindre central venant de la plante-mère.

J'ai représenté dans les planches IX, X et XI trois de ces cas. Au premier se rapportent les figures 1<sup>a</sup>, 1<sup>b</sup> et 1<sup>c</sup> Planche IX et la figure 1 Planche X.

Les figures 1<sup>a</sup> Pl. IX et 1 Pl. X, en disent assez sur l'exté-



rieur et sur la structure interne de la plantule. Elle a déjà formé une tige dressée à plusieurs feuilles, et une assez longue racine; celle-ci est en train de produire un tubercule radical à son tour. Le cylindre central du fragment de racine (*fr. r.*) s'arrête à l'entrée du tubercule. Celui-ci est entièrement parenchymateux et il porte ses feuilles, tout comme un tubercule embryonnaire. Les faisceaux libéro-ligneux restent pour la plupart isolés et la première feuille n'a pas de faisceau du tout; elle imite un cotylédon. La figure 1<sup>b</sup> Pl. IX représente une section longitudinale du fragment de racine, et la figure 1<sup>c</sup> l'extrémité libre de ce fragment.

Quant au point qui nous occupe la plantule de la figure 1<sup>a</sup> Planche XI ressemble beaucoup à celle de la figure 1<sup>a</sup>, Planche IX. Elle est du *Lycopodium Salakense*, qui produit des tubercules radicaux tout comme le *L. cernuum*.

Le fragment de racine (*fr. r.*), est représenté à un plus fort grossissement et dans une autre position, dans la figure 2<sup>b</sup>. Le cylindre central de ce fragment ne s'arrête pas tout de suite à la limite du tubercule; il y entre, y traverse un court espace et se perd dans le parenchyme tuberculeux (fig. 1<sup>c</sup>).

Dans le cas de la figure 2<sup>a</sup>, Planche X, le gros fragment de racine auquel adhère le tubercule en voie de germination, est, sans aucun doute, devenu libre par accident. La première feuille de la plantule dirige même son faisceau vers le cylindre central du fragment de racine, ce qui paraît impliquer qu'au début de la germination celui-ci fonctionnait encore quelque peu. Sans cela la plantule ressemble tout-à-fait à celles venues d'embryons. La jeune racine (*r.*) vient seulement de prendre naissance. La figure 2<sup>b</sup> de la même planche fait voir, en section longitudinale, comment le tubercule est inséré sur le fragment de racine.

Le tronçon de racine de la figure 2<sup>a</sup> portait encore, outre la plantule, une branche de dichotomie „transformée” en entier en tubercule, de la manière et dans l'acception du mot qu'on connaît (fig. 3 Pl. X). La figure 2<sup>a</sup> de la planche XI montre la partie inférieure d'une section longitudinale de ce tubercule,



dans laquelle on voit comment le cylindre central se perd dans le parenchyme tuberculeux. Ce tubercule me semblait être au début de sa germination; vers le sommet le tissu interne avait percé la couche périphérique (fig. 2<sup>b</sup>, 2<sup>c</sup> Pl. XI). Je ne puis pas dire si ce percement de la couche périphérique a régulièrement lieu, lors de la germination d'un tubercule radical. Je crois bien pouvoir affirmer qu'au moment où un tubercule radical commence à germer, il prend — peut-être brusquement — un nouvel essor. Aussi, comme règle générale, les feuilles ne prennent naissance que sur la partie nouvellement développée du tubercule (voy. p. ex. les fig. 1<sup>a</sup> des planches IX et XI); à cet égard, le cas de la figure 2<sup>a</sup> planche X, constitue une exception. On remarquera aussi, en examinant les planches, que la partie d'un tubercule formée sur la racine-mère, ne porte pas ou presque pas de poils absorbants <sup>1)</sup>; ceux-ci ne paraissent que sur la partie du tubercule nouvellement formée lors de la germination (voy. notamment la figure 1<sup>a</sup> Planche XI).

La figure 2 de la planche IX représente une plantule, comme j'en ai trouvé plusieurs, se terminant du côté le plus âgé en entonnoir. Il est presque certain que toutes les plantules qui présentent cette particularité là, proviennent de tubercules radicaux. La partie concave a dû reposer d'une manière quelconque sur une racine, ou peut-être sur la partie primaire du tubercule radical. Il me paraît impossible d'expliquer la forme de plantules comme celle de la figure 2 Planche IX, en admettant qu'elles proviennent d'embryons.

En dernier lieu je ferai remarquer que les tubercules feuillés, issus de tubercules radicaux, paraissent être en général un peu plus allongés que ceux issus d'embryons, sans que cette différence suffise, toutefois, à distinguer les deux sortes de plantules.

Quelque grande que soit, dans chaque cas spécial, la difficulté de décider avec certitude de la provenance d'une plantule supposée issue de tubercule radical, il faut admettre cependant que les tubercules radicaux jouent un rôle considérable dans

1) Dans les figures de la planche X les poils absorbants ne sont pas représentés.



la dissémination du *Lycopodium cernuum*. Plusieurs observations que j'ai pu faire les dernières années me conduisent à cette conclusion. Ainsi, il y a trois ans, je ne pouvais, à un moment donné, presque pas trouver de prothalles et pas davantage de plantules unies à des prothalles. Malgré cela, rien n'était plus aisé que de récolter une quantité de jeunes plantules du *L. cernuum*; évidemment celles-ci tiraient en majeure partie leur origine de tubercules radicaux.

## VIII.

### *Considérations théoriques.*

Qu'est ce que l'organe, décrit ici-même pour la première fois, il y a quatre ans, auquel j'ai donné le nom de *tubercule embryonnaire*; organe trouvé aussi, depuis, par M. Goebel, chez le *Lycopodium inundatum*.

Il est clair que, du moins en majeure partie, son rôle consiste à retirer du sol de l'eau et des matières nutritives. Mais, au point de vue physiologique, on ne voit aucune raison pour laquelle ce rôle ne soit pas confié dès le début à une racine primaire, comme chez les autres Cryptogames vasculaires — à l'exception du *Salvinia* —, ni pourquoi la tige dressée et la première racine ne naissent que très tard sur la plantule feuillée, à forme insolite.

S'il est aisé de saisir, sinon la nécessité physiologique, du moins en partie les fonctions du tubercule embryonnaire, il n'est pas aussi facile de s'entendre tout de suite sur sa nature morphologique et sur son origine phylogénique.

Voyons d'abord s'il y a moyen de trouver des termes de comparaison dans le domaine des plantes vasculaires. Hors des Lycopodiacées, les Cryptogames vasculaires ne nous fournissent rien. Il est vrai que l'embryon et la plantule du *Salvinia* sont dépourvues de racine primaire, mais là s'arrête toute ressem-



blance avec nos Lycopodes. Il n'en serait pas ainsi, peut-être, des Ophioglossées; malheureusement nos connaissances sur l'embryon et la plantule dans cette famille sont beaucoup trop imparfaites.

Dans les Phanérogames il y a, bien que très rarement, des cas de ressemblance indiscutable avec le tubercule embryonnaire des Lycopodes. Je me permettrai d'en citer les deux meilleurs exemples. Le premier nous est fourni par le *Castelnavia princeps*. Dans la seconde partie de ses belles „Études sur la famille des Podostémacées”, M. Warming figure plusieurs plantules du *Castelnavia*, dont l'extrémité inférieure ressemble beaucoup au tubercule embryonnaire d'une toute jeune plantule de Lycopode <sup>1)</sup>. Dans les parties supérieures des plantules, et dans le mode de croissance il n'y a, au contraire, pas la moindre ressemblance. D'ailleurs, non seulement la plantule du *Castelnavia* n'a pas de racine, mais très probablement il ne se développe jamais de racines dans cette intéressante Podostémacée <sup>2)</sup>.

L'analogie avec les plantules des Lycopodes est plus grande encore dans le second exemple que nous trouvons dans la famille des Orchidées. La jeune plantule paraît généralement se composer dans cette famille de quelques feuilles, insérées sur un organe plus ou moins en forme de tubercule et non différencié en racine primaire et en axe hypocotylé. Cet organe nommé axe embryonnaire par Irmisch, est désigné par M. A. Meyer par „l'expression morphologiquement indifférente de tubercule embryonnaire” <sup>3)</sup>.

Ce „tubercule embryonnaire” des Orchidées peut présenter un faible faisceau libéro-ligneux central, comme chez l'*Orchis militaris* <sup>4)</sup>, ou bien se composer uniquement de tissu parenchymateux, comme dans le *Sobralia macrantha* <sup>5)</sup>.

1) *Warming*, Familien Podostemaceae, II Afhandling, Kjöbenhavn 1882, Mém. de l'Acad. Royale de Copenhague 6me série; voy. Planche XV, notamment les figures 24 et 27.

2) *Warming*, Loc. cit. p. 117 (41).

3) *A. Meyer*, Ueber die Knollen der einheimischen Orchideen; tiré-à-part de »Archiv der Pharmacie”, Bd. 24, 1886, p. 9.

4) *Irmisch*, Beitr. sur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853, p. 7.

5) *Irmisch*, Loc. cit. p. 82.



Il me paraît superflu de nous arrêter encore à ces cas où une certaine ressemblance avec la plantule des Lycopodes existe, mais à un degré beaucoup moindre, comme dans les *Utricularia*, *Ruppia*, *Avicennia* et autres. De même nous pouvons laisser de côté dans cette discussion, tout ce qui se rapporte à des plantes vasculaires franchement parasites, parce que les dégradations organiques dont elles sont le théâtre ne nous permettent jamais de prendre chez elles des termes de comparaison dans des questions de morphologie comparée.

Les espèces dont nous venons de comparer les plantules à celles des Lycopodes du type *cernuum*, appartiennent à deux groupes physiologiques, celui des plantes aquatiques et celui de plantes reconnues ou soupçonnées être plus ou moins saprophytes (les Orchidées)<sup>1)</sup>.

Or, sans subir des dégradations organiques aussi profondes que les parasites, les plantes appartenant à ces deux groupes physiologiques présentent souvent des réductions et des transformations qui peuvent porter sur tous les organes, mais notamment sur les racines. Il est clair que dans ces conditions là il serait hasardé de considérer une déviation du type général se présentant dans la partie radicaire de l'embryon, comme de date ancienne et de nature „rudimentaire”; ce mot pris dans le sens que lui donne M. Sachs<sup>2)</sup>.

Ainsi, dans le cas qui ressemble le plus à ce qu'on voit chez les Lycopodes, le tubercule embryonnaire des Orchidées, il est peu douteux qu'on n'ait affaire qu'à un *organe réduit* et non à un *organe rudimentaire*.

En est-il de même pour le tubercule embryonnaire du *Lycopodium cernuum* (et du *L. inundatum*), voilà la question qu'il s'agit de résoudre.

1) Il est très probable que les plantules de l'*Orchis militaris* sont saprophytes; voy. *A. Meyer*, loc. cit. p. 12.

2) *Sachs*, Vorlesungen ueb. Pflanzenphysiologie, 1882, p. 9; je prends aussi le mot *réduit*, strictement dans le sens de M. Sachs: »im strengsten Gegensatz zu diesen rudimentären Anfangsformen haben wir ferner die zurückgebildeten oder *reducirten* Formen zu unterscheiden”.



A mon avis, non. D'abord, le *L. cernuum* n'est pas plus saprophyte<sup>1)</sup> que plante aquatique. J'ai dit ci-dessus que le *L. cernuum* fuit plutôt les terrains riches en humus que de les préférer; il croit souvent sur un sol très stérile. Aussi, tant la plantule que le prothalle contiennent-ils beaucoup de chlorophylle. Bref, rien ne nous engage, dans les conditions de milieu de la plante, à admettre une réduction et une transformation de son embryon.

En second lieu, un raisonnement d'ordre entièrement différent, vient à l'appui de ma manière de voir.

Les cryptogames vasculaires d'aujourd'hui sont les descendants de plantes ressemblant, quant à l'essentiel, aux Muscinées actuelles (plus particulièrement aux Hépatiques). Ceci admis — et l'on ne saurait faire autrement, depuis les mémorables „Vergleichende Untersuchungen” de Hofmeister — on se demande comment il faut se représenter les transitions entre les générations correspondantes de ces deux grands embranchements. Ici nous n'avons affaire qu'aux générations asexuées. En outre, je simplifierai encore la question en en retranchant la partie la plus difficile à résoudre. Je laisserai entièrement de côté les manières dont les spores, engendrées à l'origine dans un sporogone, ont pu finir par être distribuées, renfermées dans des sporanges, sur un axe feuillé. Les vues émises là-dessus par M. Kienietz-Gerloff, M. Prantl, M. Nägeli et d'autres, sont certes bien attrayantes, mais par trop hypothétiques ce me semble. Je partage à cet égard l'opinion exprimée, tout récemment, ici-même par M. Goebel<sup>2)</sup>. L'autre partie de la question est non seulement plus simple, mais seule elle entre directement dans le cadre de notre discussion. Je veux parler de l'autonomie physiologique que la génération asexuée des Cryptogames vasculaires a su acquérir tandis que chez leurs ancêtres cette

1) Il va sans dire que le mot »saprophyte” est pris ici dans l'acception actuelle. Si les vues de M. Frank sont justes, un grand nombre de plantes se trouveront être saprophytes par délégation.

2) Annales VII, p. 116.



génération n'était que morphologiquement autonome, vivant du reste comme parasite sur la génération sexuée.

Comment peut-on se représenter le début de cette indépendance physiologique de la génération asexuée?

La plupart des auteurs ont passé ce point sous silence. M. Nägeli ne l'éclaire pas non plus de sa haute compétence<sup>1)</sup>.

Il est inadmissible que la génération asexuée ait attendu jusqu'à la différenciation d'une racine<sup>2)</sup> avant de devenir physiologiquement indépendante. Longtemps avant, les dimensions qu'elle a dû prendre pendant le cours de sa différenciation ont dû être telles que la nourriture fournie par la génération sexuée ne suffisait plus, et qu'elle est allée quérir elle-même dans le sol l'eau et les substances nutritives nécessaires à son développement.

D'ailleurs, comme M. Beyerinck l'a si bien dit dans un beau mémoire publié il y a deux ans<sup>3)</sup>, plus on y pense plus il devient exempt de doute que les racines proviennent de métamorphoses de pousses feuillées.

Ainsi, avant qu'il y ait eu des racines chez les ancêtres de nos Cryptogames vasculaires actuels, il faut que la génération asexuée ait donné naissance à une protubérance latérale quelconque à laquelle revenait entre autres le rôle de s'insinuer dans le sol et d'y puiser de l'eau et des éléments nutritifs à l'aide de poils absorbants.

M. Vouk et M. Sadebeck pensent que cette protubérance à poils absorbants a dû provenir de la partie inférieure („hypobasale") de l'embryon, parce que dans l'embryon des Filicinées et des Equisétacées le pied et la racine proviennent de cette partie „hypobasale". Alors la racine tirerait son origine d'une

1) C. von Nägeli, *Mechan. physiol. Theorie der Abstammungslehre*, 1884; voy. les pages 475—479.

2) J'entends par *racine*, exclusivement, l'organe muni d'un cylindre central auquel on donne depuis longtemps ce nom chez les plantes vasculaires. La tentative faite récemment par M. Sachs d'étendre le sens du mot *racine*, suivant une acception physiologique, ne saurait amener, je crois, que de regrettables confusions.

3) Beyerinck, *Beob. und Betracht. ueb. Wurzelknospen und Nebenwurzeln*; *Verh. K. Akad. v. Wetensch.*, Amsterdam, 1886, p. 130. Voy. aussi, Nägeli, loc. cit. p. 412.



transformation de pousse feuillée, survenue beaucoup plus tard. M. Vouk dit à cet égard, „die hypobasale Hälfte der Eizelle, zur Nährstoffaufnahme für das Individuum . . . bestimmt, bekommt den Impuls sich in zwei Hälften zu sondern, von denen die eine die ursprüngliche Function beibehält, die andere hingegen eine in das Substrat eindringende *Wurzel* bildet" <sup>1)</sup>). M. Sadebeck s'exprime ainsi, „die von der Mutterpflanze erhaltene Nahrung konnte für eine weitere Entwicklung nicht mehr ausreichen, von dem Fusse sonderte sich daher ein Saugorgan ab, welches im Stande war, von aussen her Nahrung auf zu nehmen; es erfolgte die Differenzirung der Wurzel" <sup>2)</sup>).

Nous venons de dire que pareille origine de la racine n'est pas admissible. Il faut la considérer comme provenue d'une transformation de pousse feuillée. Cela étant, il est beaucoup plus probable que la protubérance à poils absorbants ait tiré son origine de la partie supérieure („épibasale") de l'embryon. Quoiqu'il en soit, d'ailleurs, de son origine par rapport à une partie spéciale de l'embryon, l'organe par lequel l'indépendance physiologique de la génération asexuée a débuté a été *le prédécesseur de la pousse feuillée telle qu'elle se présente maintenant chez les plantes vasculaires*, et non le prédécesseur de la racine. Voilà la conclusion à laquelle il nous faut bien arriver.

Ceci posé, on se demande s'il serait possible de retrouver encore actuellement dans l'autogénie chez les Cryptogames vasculaires des traces de cet organe qui a eu une si grande importance dans leur phylogénie. A moins de nier toute ressemblance entre l'ontogénie et le phylogénie <sup>3)</sup>, on ne saurait nier

1) Vouk, Die Entwickl. d. Embryo von Asplenium Shepherdii Spr.; Sitzb. Wien. Akad. Math. Naturw. Classe, Bd. 76, 1877. p. 301. Je ne puis me défendre de citer aussi les paroles suivantes de M. Vouk. »Ein Lebermoosembryo hätte die Fähigkeit gehabt, mit einigen Zellen seines voluminös sich entwickelnden Fusses die ihm umgebende Archegoniumhülle zu durchbrechen und mit diesen papillösen Zellen mit dem Substrat in Berührung zu kommen" (p. 302).

2) Sadebeck, Die Gefässkryptogamen; Schenk's Handbuch der Botanik I, p. 230; voy. aussi, Prantl, Unters. zur Morphol. der Gefässkryptogamen, Heft I, die Hymenophyllaceen, 1875, p. 67.

3) Tout botaniste qui voudrait nier cette ressemblance, n'a qu'à penser au prothalle et aux archégonies des Gymnospermes pour revenir de son erreur.



cette possibilité; surtout, parce que plus un organe a été important dans le développement phylogénique, plus il y a de chances qu'il occupe encore une place passagère dans le développement ontogénique. La chose est d'autant plus possible qu'encore aujourd'hui un pareil organe peut ne pas manquer d'utilité dans les premiers stades du développement de la génération asexuée. Il y a d'ailleurs, si l'on accepte, comme je le fais, les vues de M. Goebel, un exemple d'un cas parfaitement analogue, dans le protonéma des Muscinées. M. Goebel a dit, tout récemment ici-même; „Das Auftreten eines Protonema's bei der Keimung der Moossporen kann nicht als eine „Anpassungserscheinung“ betrachtet werden, sondern als eine von den Vorfahren ererbte Eigenthümlichkeit”<sup>1)</sup>.

Dans les Equisétacées et les Filicinées — même dans la famille des Hymenophyllacées<sup>2)</sup>, certes la plus ancienne — l'organe en question paraît ne plus exister. Ainsi s'il existe encore il faudra le chercher dans la classe des Lycopodiniées, et plus spécialement dans leur famille la plus ancienne, celle des Lycopodiacées. L'extrême ancienneté de cette famille n'est plus contestée par personne<sup>3)</sup>. La grande diversité dans la génération sexuée, la différenciation très avancée que celle-ci peut présenter (no-

1) Annales VII, p. 112.

2) Voy. ce que dit M. Goebel, dans Annales VII, p. 106.

3) M. Bertrand s'exprime de la sorte: »Tous ces végétaux (*Lycopodium*, *Phylloglossum*, *Tmesipteris*, *Psilotum*) sont extrêmement anciens, tous sont manifestement en voie d'extinction. Ce sont les derniers survivants de familles végétales qui avaient atteint l'apogée de leur développement bien avant la fin de la période houillère. Ces familles végétales dont les genres furent puissants et nombreux aux temps jadis, se sont éteintes peu-à-peu. Aujourd'hui elles sont mono- ou bi-génériques. Bientôt elles auront disparu à tout jamais de la surface de notre planète. En attendant leur extinction complète, leurs derniers représentants se sont presque tous réfugiés vers les régions chaudes du globe terrestre” (Recherches sur les Tmesiptéridées, Archives botaniques du Nord de la France, 2<sup>e</sup> année 1882, p. 254).

Le fait que l'hétérosporie a été constatée chez plusieurs *Lepidostrobus* ne nous autorise pas à admettre qu'il n'y a pas eu de *Lepidodendrées* isosporées, comme M. de Solms-Laubach le fait observer à juste titre: »Vor jeder Verallgemeinerung dieser Thatsache muss man sich jedoch hüten, da ja ebenso isospore und heterospore Familien von gleichem Habitus unter den Lepidodendreen versteckt sein könnten, wie diess in der recenten Vegetation bei den Lycopodien und Selaginellen der Fall” (Einleitung in die Palaeophytologie, 1887, p. 242, 243).



tamment dans le „type” *Phlegmaria* 1)), la simplicité dans la forme extérieure de la génération asexuée, le peu de différence dans la structure interne des racines et des tiges, l'origine souvent (toujours?) exogène de la racine, voilà encore autant d'arguments en faveur de cette ancienneté.

Nous sommes arrivés, d'abord, à ne trouver aucune raison pour laquelle le tubercule embryonnaire des *Lycopodium cernuum* devrait être considéré comme *organe réduit*.

Le raisonnement, dans lequel nous nous sommes engagés en second lieu, nous a amenés à admettre: *premièrement*, que chez les ancêtres des cryptogames vasculaires actuels un organe a pris naissance qui a dû avoir beaucoup de ressemblance avec le tubercule embryonnaire des Lycopodes; *deuxièmement* qu'on ne saurait nier la possibilité d'une existence passagère de cet organe encore chez les Lycopodiacées actuelles.

Cela étant, les conclusions suivantes me paraissent être à la fois les meilleures et les plus simples:

*Le tubercule embryonnaire chez les Lycopodes est un organe rudimentaire.*

*L'organe admis théoriquement chez les ancêtres des Cryptogames vasculaires actuels, et désigné ci-dessus comme „prédécesseur de la pousse feuillée telle qu'elle se présente maintenant chez les plantes vasculaires”, existe encore aujourd'hui à l'état passager, dans le genre Lycopodium. Cet organe n'est autre que le tubercule embryonnaire.*

Aussi, je propose de donner au tubercule embryonnaire des Lycopodes le nom de *protocorme*.

Dans la phylogénie et dans l'ontogénie le *protocorme* est pour la génération asexuée d'un Lycopode ce qu'est le *protonéma* pour la génération sexuée des Mousses. L'analogie 2) entre ces deux organes est même très prononcée. En effet, les propagules décrits sous le nom de „tubercules radicaux” ne ressemblent en rien à des bourgeons adventifs de racines, ni dans leur

1) Annales VII, p. 142.

2) Puisqu'il s'agit de générations différentes, il ne peut être question que d'analogie et non de homologie.



mode de formation ni dans leur développement ultérieur <sup>1)</sup>. Ces tubercules radicaux sont encore des protocormes. De même il n'y a pas de doute que des protocormes peuvent se former chez le *Lycopodium inundatum*. Cela résulte d'observations très intéressantes faites par M. Goebel <sup>2)</sup>.

Comme règle générale, qui souffre cependant des exceptions dans les deux cas <sup>3)</sup>, chaque nouvel individu dans la génération sexuée des Mousses commence par un protonéma, et chaque nouvel individu dans la génération asexuée des *Lycopodium cernuum*, *inundatum* et *Salakense* commence par un protocorme.

Comme il faut distinguer chez la génération feuillée des Mousses entre un protonéma issu de la spore et un protonéma de multiplication, il faut chez la génération feuillée de ces Lycopodes distinguer entre un protocorme issu du prothalle et un protocorme de multiplication.

Le fait que chez la génération asexuée de ces Lycopodes, des individus d'origine entièrement différente commencent néanmoins leur développement par un protocorme, est considéré par moi comme nouvel argument sérieux en faveur de ma manière de voir. Si l'on voulait considérer malgré tout, le „tubercule embryonnaire” du *Lycopodium cernuum* comme dû à une réduction, il serait bien difficile de comprendre comment celle-ci a pu se conserver jusqu'à nos jours, en l'absence de conditions de milieu qui expliquent sa conservation. Mais il serait beaucoup plus difficile encore de comprendre pour quoi dans ces circonstances des individus naissant d'organes de multiplica-

1) Voy. le mémoire cité de M. Beyerinck, et aussi: Wiltrock, Ueb. Wurzel sprossen bei krautartigen Gewächsen, Bot. Centralbl. Bd. XVII, N° 7 u. 8. Dans les Comptes Rendus de l'Acad. d. Sc. du 28 Mai 1888, M. de Janczewski a décrit de singuliers bourgeons à tubercules qui prennent naissance sur la racine de l'*Aenemone apennina* L.; bien qu'ils en diffèrent essentiellement ces bourgeons ont quelque ressemblance extérieure avec les »tubercules radicaux” des Lycopodes.

2) Loc. cit. p. 9 du tiré-à-part.

3) Le *Lycopodium cernuum*, par exemple, peut se multiplier aussi de la sorte: une partie d'une branche venant en contact avec le sol peut produire des racines et, par destruction du fragment de branche qui l'unit à la plante-mère, cette partie peut former une plante à part.



tion, imiteraient cette prétendue réduction de l'embryon. Si l'on admet au contraire, que le *protocorme* mérite son nom sous tous les rapports, l'explication des faits observés devient très simple: chaque nouvel individu, n'importe son origine, retrace de la même manière la phylogénie dans son développement ontogénique.

Des recherches ultérieures nous feront connaître quelles sont les variations de forme du protocorme dans le genre *Lycopodium*. Déjà maintenant nous savons que dans quatre espèces du type *Phlegmaria* (*L. Phlegmaria*, *carinatum*, *Hippuris*, *nummularifolium*) le protocorme a presque disparu. Je dis *presque*, parceque je considère maintenant la protubérance indiquée par *r.* dans les figures de la troisième partie de ces „Etudes” <sup>1)</sup> non comme commencement de la racine mais comme protocorme très réduit dans ou plutôt sur <sup>2)</sup> lequel la racine commence de bonne heure son développement. Lorsque le racine tarde à se former, le protocorme peut produire des poils absorbants comme il le fait normalement dans les *L. cernuum*, *L. inundatum* et *L. Salakense*; il en était ainsi, dans le cas de la figure 4, Planche XXVI, Annales V. Il arrive que le protocorme du *L. Phlegmaria* joue encore un rôle assez important. J'ai dit ici-même, à-propos de cette espèce: „Il paraît que la tige hypocotylée se brise et se détériore facilement. Or, lorsque cela arrive, il pousse sur le pied un bourgeon, à côté de la tige hypocotylée en voie de destruction. Ce bourgeon se développe entièrement comme une plantule..... Lorsque la première plantule adventive ne vient pas à bien, il s'en forme une seconde sur le même pied. La même chose peut se répéter deux et même trois fois. Il m'est arrivé de trouver sur le même pied, outre la plantule adventive bien développée, trois et quatre tronçons de „tiges hypocotylées” <sup>3)</sup>. Lorsque j'écrivis ces lignes

1) Annales Vol. V.

2) Je considère maintenant la première racine du *L. Phlegmaria* comme d'origine *exogène*. Cette interprétation des faits observés par moi, me semble tout aussi justifiée que celle d'il y a trois ans. L'assise de cellules qui s'exfolie est la première couche, encore irrégulière (comme dans le *L. cernuum*) de la coiffe.

3) Annales V, p. 127.



il y a trois ans, je me rappelle fort bien avoir été frappé par le fait d'un „pied" produisant des plantules adventives. La chose s'explique beaucoup mieux maintenant; les „plantules adventives" sortent du protocorme et non du pied.

Il ne me semble pas difficile de comprendre la réduction du protocorme dans les *L. Phlegmaria*, *carinatum*, *Hippuris* et *nummularifolium*, et cela pour deux raisons. D'abord, ces quatre espèces sont épiphytes, à prothalles saprophytes; par conséquent elles représentent un groupe du genre *Lycopodium* plus jeune que le groupe représenté par le *L. cernuum* dans lequel les deux générations ont conservé le mode de vie primitif. Or, plus le groupe est (relativement) jeune, plus le protocorme tendra à disparaître entièrement de l'ontogénie. En second lieu, cette tendance s'explique parce que l'organe n'a même plus une utilité passagère, dans les quatre espèces en question. Leurs grêles plantules <sup>1)</sup> retirent du prothalle vivace une nourriture tout-à-fait suffisante <sup>2)</sup>.

Les bourgeons adventifs décrits pour quelques espèces de Lycopodes par M. Strasburger <sup>3)</sup> n'ont rien à faire avec des protocormes. Ce sont probablement, comme le pense M. Beyerinck, des branches de dichotomie non développées <sup>4)</sup>.

Il sera superflu de dire que, pour moi, les tubercules du *Phylloglossum Drummondii*, ne sont autre chose que des protocormes, jouant encore actuellement un rôle considérable. Le protocorme de multiplication du *Phylloglossum* y est devenu un

1) Les plantules des *L. Phlegmaria*, *carinatum* et *nummularifolium* présentent un second exemple de la récapitulation de la phylogénie par l'ontogénie dans les Lycopodes. Ces plantules déjà assez grandes et munies de plusieurs feuilles, se ressemblent absolument dans ces trois espèces, bien qu'à l'état adulte leur port soit entièrement différent!

2) A la fin de cette comparaison entre les Lycopodes du type *cernuum* d'une part et ceux du type *Phlegmaria* d'autre part, je répète: d'abord que le genre *Lycopodium* n'est qu'en apparence homogène, ensuite que les différences entre les jeunes générations asexuées des *L. cernuum* et *L. Phlegmaria* sont presque aussi considérables que les différences entre les générations sexuées. Je crois que mon savant ami M. Bower n'a pas tenu suffisamment compte de ce dernier point dans une discussion récente dans les „Annals of Botany" (Vol I, p. 294, 295).

3) Bot. Zeit. 1873, p. 104.

4) Beyerinck, loc. cit. p. 121.



organe beaucoup plus spécialisé que dans les Lycopodes. Je considère le *Phylloglossum* comme fournissant un exemple de ce que M. Nägeli a dit dans le passage suivant: „Unter Umständen können ausnahmsweise aber auch einzelne frühere Stadien der Ontogenie auf höheren Stufen der phylogenetischen Reihe von längerer Dauer sein, eine Ampliation erfahren und neue Differenzirungen oder andere phylogenetische Fortbildungen eingehen.”<sup>1)</sup>

L'hypothèse du protocorme explique d'une façon simple la ressemblance entre le *Phylloglossum* et le *Lycopodium cernuum* signalée par M. Bertrand et par M. Bower. Seulement, au lieu de dire que le *Phylloglossum* n'est que la reproduction d'un stade embryonnaire de Lycopode, je préfère intervertir la thèse. Pour moi, les jeunes *Lycopodium cernuum*, *inundatum* et *Salakense* reproduisent plutôt le *Phylloglossum*. Celui-ci représenterait un groupe plus ancien que celui représenté par les Lycopodes actuels.

L'absence complète de données sur l'embryogénie du *Phylloglossum* constitue une lacune bien regrettable dans nos connaissances sur les Lycopodiacées. Espérons qu'elle sera bientôt comblée.

Je n'ose avancer une opinion, ni sur l'origine phylogénique des propagules du *Psilotum triquetrum*, décrits ici-même par M. de Solms-Laubach<sup>2)</sup>, ni sur la présence possible de protocormes dans les Ophioglossées<sup>3)</sup>.

1) Nägeli, Theorie der Abstammungslehre, p. 471.

2) Annales IV; voy. notamment la page 155.

3) D'après un passage du travail de M. Holle (Bot. Zeit. 1875, p. 313) on dirait que les racines d'*Ophioglossum* produisent peut-être des protocormes de multiplication, mais l'exposé donné par M. van Tieghem de ses recherches sur l'Ophioglosse (Ann. Sc. Nat. Bot. 5<sup>ième</sup> Série T. XIII, p. 114) met ce point de nouveau en doute.

Buitenzorg,  
le 12 Novembre 1888.



## EXPLICATION DES PLANCHES.

Toutes les planches à l'exception d'une se rapportent au *Lycopodium cernuum* L.

Les nombres ajoutés entre parenthèses, indiquent les grossissements en diamètres.

*ar.*, archégone; *s.*, suspenseur; *p.*, pied; *cot.*, cotylédon; *tub.*, tubercule embryonnaire; *f*<sup>1</sup>, *f*<sup>2</sup>, *f*<sup>3</sup>..... feuilles successives; *v. l.*, »point végétatif» de la tige; *r.*, racine; *tub. r.*, tubercule radical.

### Pl. I.

Fig. 1a. Section optique, d'un jeune embryon dans le prothalle; vers *L.*, limite probable du pied. (300).

- » 1b. Embryon de la figure précédente, libre. (300).
- » 2. Jeune embryon en section médiane; le suspenseur se trouvait au-dessous du plan de la section; dans la partie cotylédonaire les cellules n'étaient pas assez distinctes pour pouvoir les dessiner. (300).
- » 3. Jeune embryon sortant de son prothalle en section médiane. (300).
- » 4 et 5. Embryons un peu plus âgés; sections médianes. (300 et 230).

### Pl. II.

Fig. 1a, 1b. Jeune plantule et partie de prothalle en section longitudinale. (100 et 205).

- » 2. Sommet d'une jeune plantule avec partie de prothalle en section longitudinale. (205).
- » 3. Jeune plantule et partie de prothalle en section longitudinale. (205).

Fig. 4. Sommet d'une jeune plantule en section médiane. (205).

- » 5. Partie inférieure d'une plantule plus avancée, en section médiane. (205).

### Pl. III.

Toutes les figures représentent des plantules grossies 35 fois; pour les détails voir le texte.

### Pl. IV.

Fig. 1a. Esquisse d'une plantule. (35).

- » 1b. Partie de la plantule fig. 1a, montrant le »point végétatif» de la tige en section médiane. (125).
- » 2a. Esquisse d'une plantule. (35).
- » 2b. Le sommet de la tige de la plantule fig. 2a. (125).
- » 3a. Esquisse d'une plantule présentant deux petites feuilles recourbées au-dessus de la racine. (35).
- » 3b. Les deux petites feuilles grossies 100 fois.
- » 4. Esquisse d'une plantule. (35).
- » 5a. Prothalle portant deux plantules jumelles. (35).
- » 5b. Plantules jumelles de la fig. 5a vues du côté opposé. (35).
- » 5c. Pied commun des deux plantules jumelles. (240).
- » 5d. Endroit de jonction des deux plantules jumelles. (240).

### Pl. V.

Fig. 1a, 2a, 3a, 4a. Esquisses de jeunes plantules commençant à produire la première racine. (35).



Fig. 1b, 2b, 3b, 4b. Mêmes plantules ; sections longitudinales des protubérances qui vont se transformer en racines. (300).

### Pl. VI.

Fig. 1a. Section médiane menée par la première racine. (75).  
 » 1b. Sommet de la même racine. (300).  
 » 2, 3. Sommets de premières racines venant de se former, en sections médianes. (300).  
 » 4. Section longitudinale de sommet d'une mince racine âgée. (300).  
 » 5a. Esquisse d'une jeune plantule, montrant un tubercule radical se formant à la jeune racine. (35).  
 » 5b. Section médiane de la racine fig. 5a ; le tubercule radical se compose d'un groupe de cellules, au centre de la protubérance. (125).

### Pl. VII.

Fig. 1a. Plantule munie d'un tubercule radical à sa première racine. ( $\pm 12$ ).  
 » 1b. Sommet de la racine produisant le tubercule ; c, reste de la coiffe. (205).  
 » 2a. Plantule munis d'un tubercule radical à sa jeune racine. ( $\pm 12$ ).  
 » 2b. Partie du tubercule radical en section longitudinale. (125).

### Pl. VIII.

Fig. 1. Sommet d'une première racine munie d'un jeune tubercule radical, en section longitudinale. (205).  
 » 2. Section longitudinale d'une racine à allongement arrêté, produisant un tubercule radical sur la majeure partie de son pourtour ; le tissu du tubercule est teint en rouge. (44).  
 » 3, 4, 5. Esquisses montrant des racines munies de jeunes tubercules. (35).  
 » 6. Tubercule radical commençant à se former. (164).  
 » 7a. Section transversale d'une racine

au-dessus de l'endroit où il se forme un tubercule. (125).

Fig. 7b. Section transversale de la même racine, à l'endroit où se trouve le tubercule. (125).

### IX.

Fig. 1a. Plantule provenant d'un tubercule à sa première racine. *Un fragment de la racine qui a donné naissance au tubercule est encore visible, à droite, fr. r.* (35).  
 » 1b. Section longitudinale de ce fragment de vieille racine. (240).  
 » 1c. Extrémité du fragment de vieille racine. (100).  
 » 2. Plantule se terminant en entonnoir, du côté des plus jeunes feuilles, et, à cause de cela à considérer comme provenant d'un tubercule radical. (35).

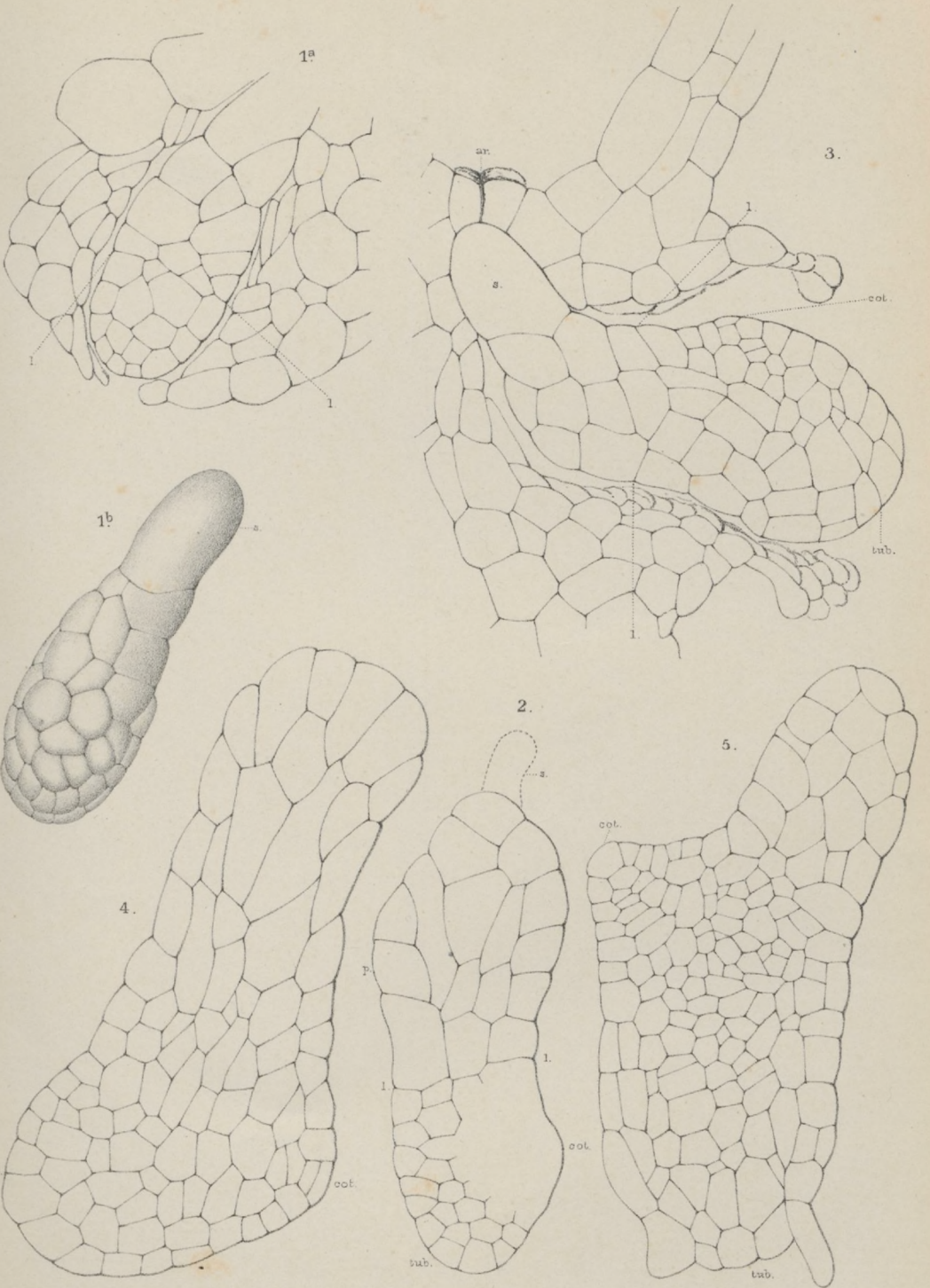
### X.

Fig. 1. Esquisse de la même plantule de la fig. 1a Pl. IX, montrant la disposition des faisceaux fibrovasculaires. (35).  
 » 2a. Fragment de racine adhérent à une plantule provenue d'un tubercule radical. (35).  
 » 2b. Section longitudinale de la place de jonction entre la plantule et le fragment de racine. (164).  
 » 3. Racine transformée en tubercule radical, unie au fragment de racine de la figure 2a. (35).

### XI.

Fig. 1a. Plantule du *Lycopodium Salakense*, provenant d'un tubercule radical, témoin le fragment de racine fr. r. ( $\pm 18$ ).  
 » 1b. Fragment de racine de la figure précédente. (60).  
 » 1c. Partie d'une section du tubercule, montrant comment le faisceau fibrovasculaire du fragment de racine

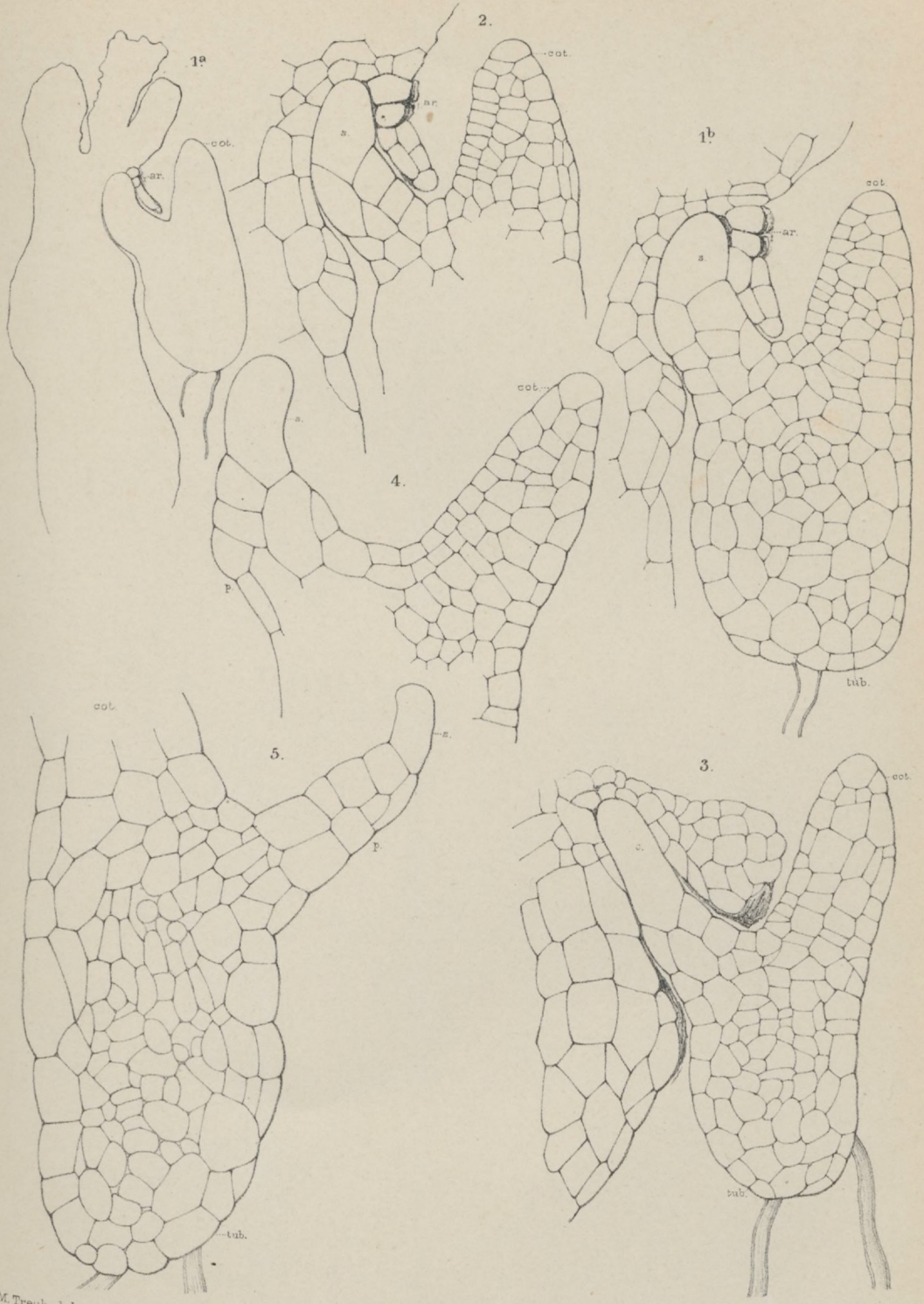












M. Treub del.

P.W.M. Trap impr.

A.J.J. Wendel lith.

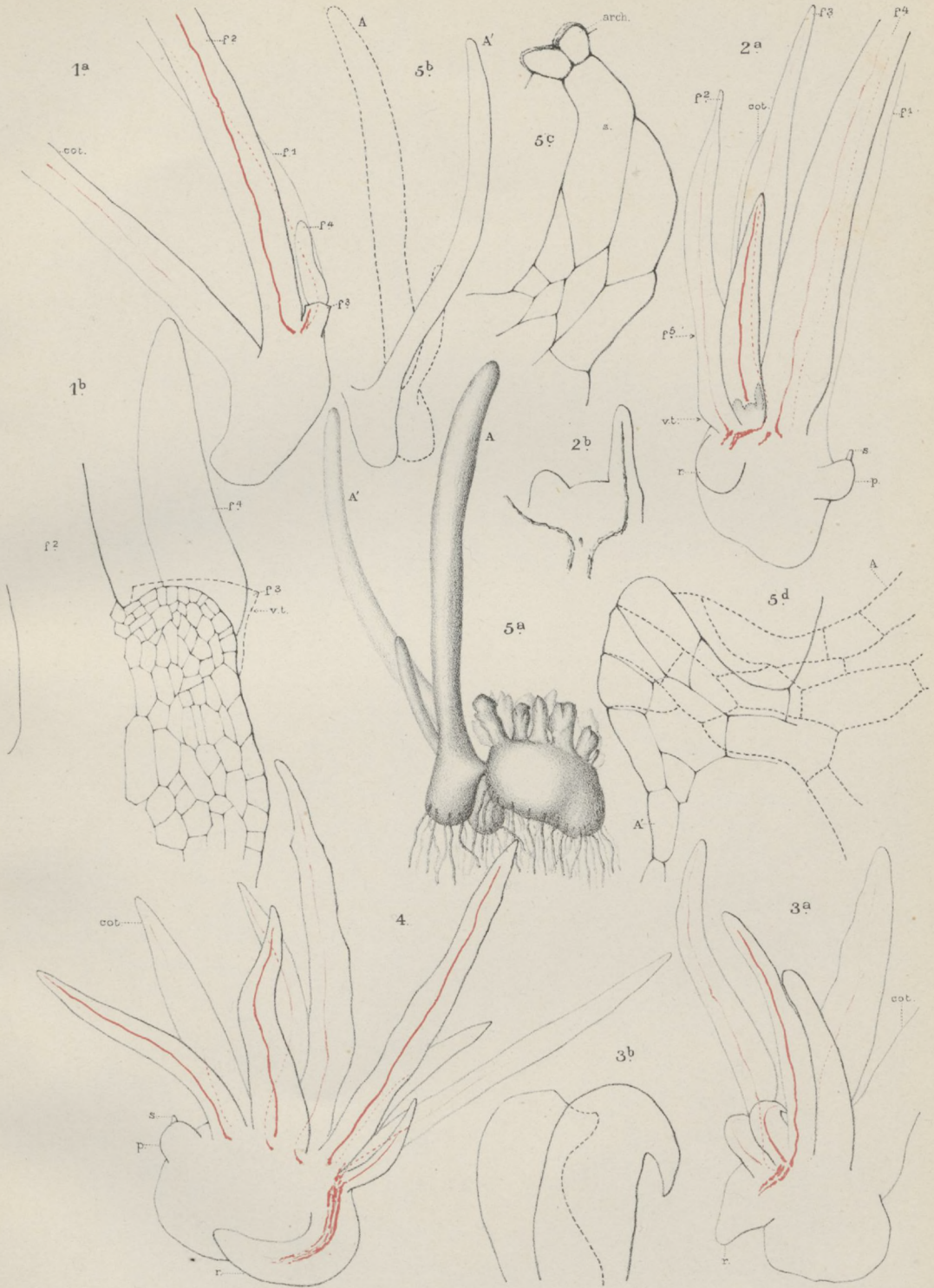












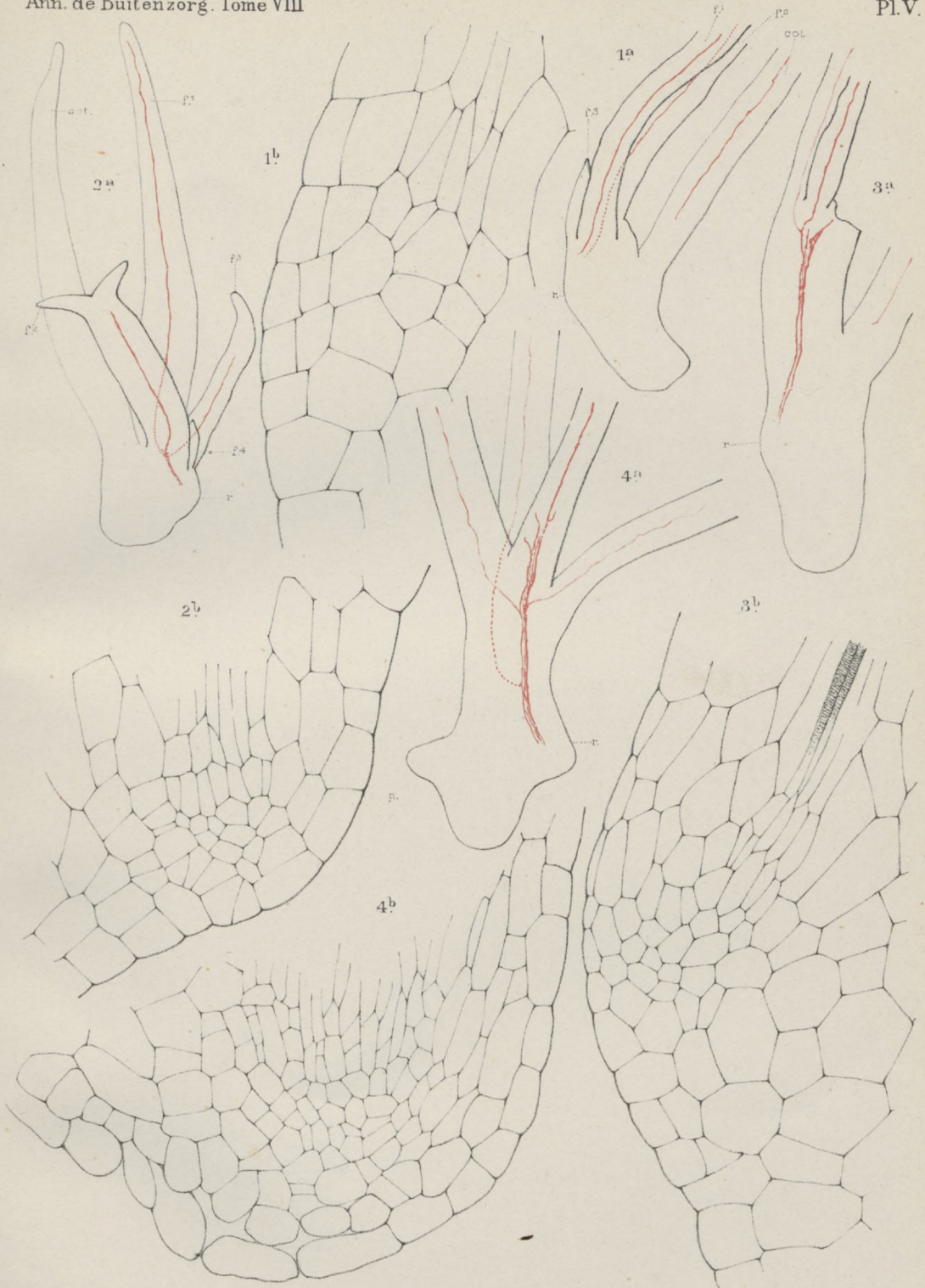
M. Tröub del.

P. W. M. Trap impr.

A. J. J. Wendel lith.







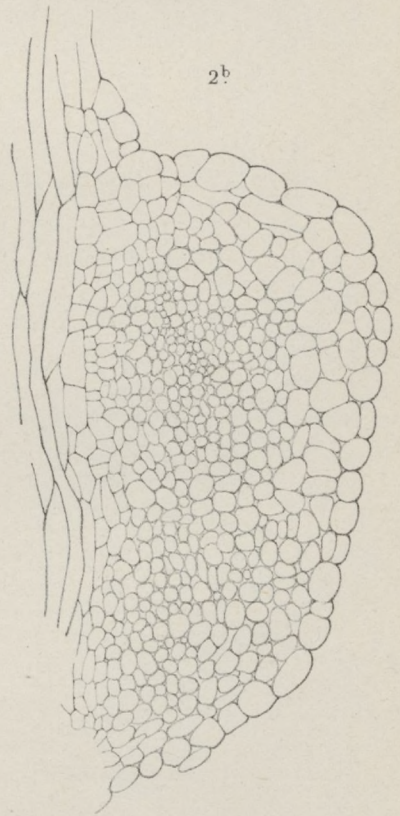
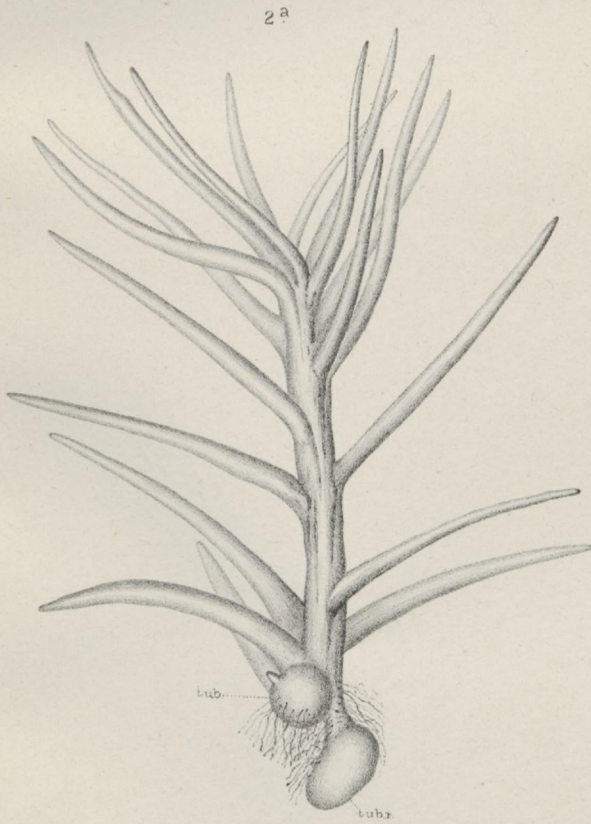
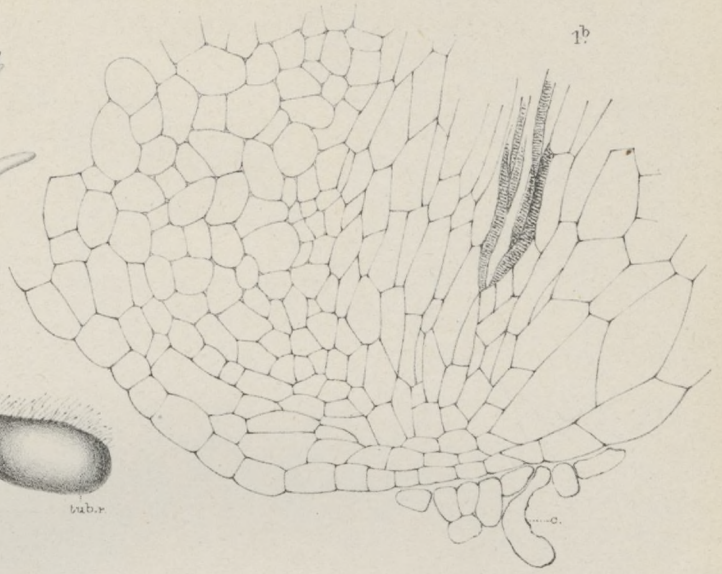
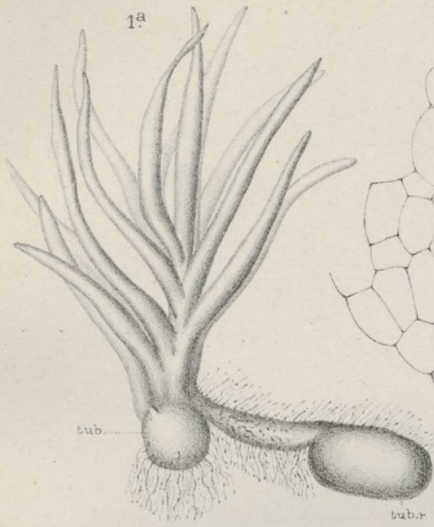






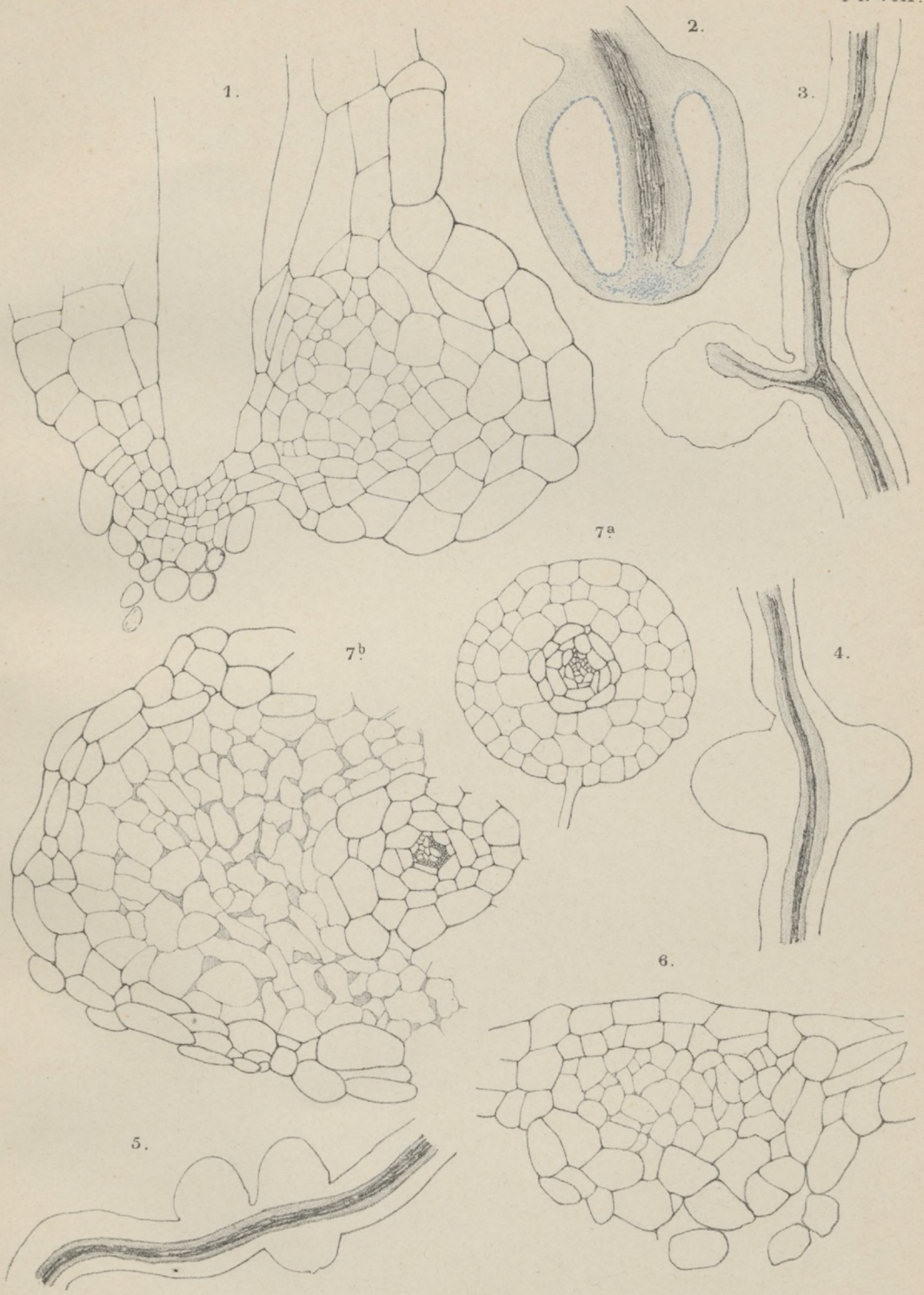












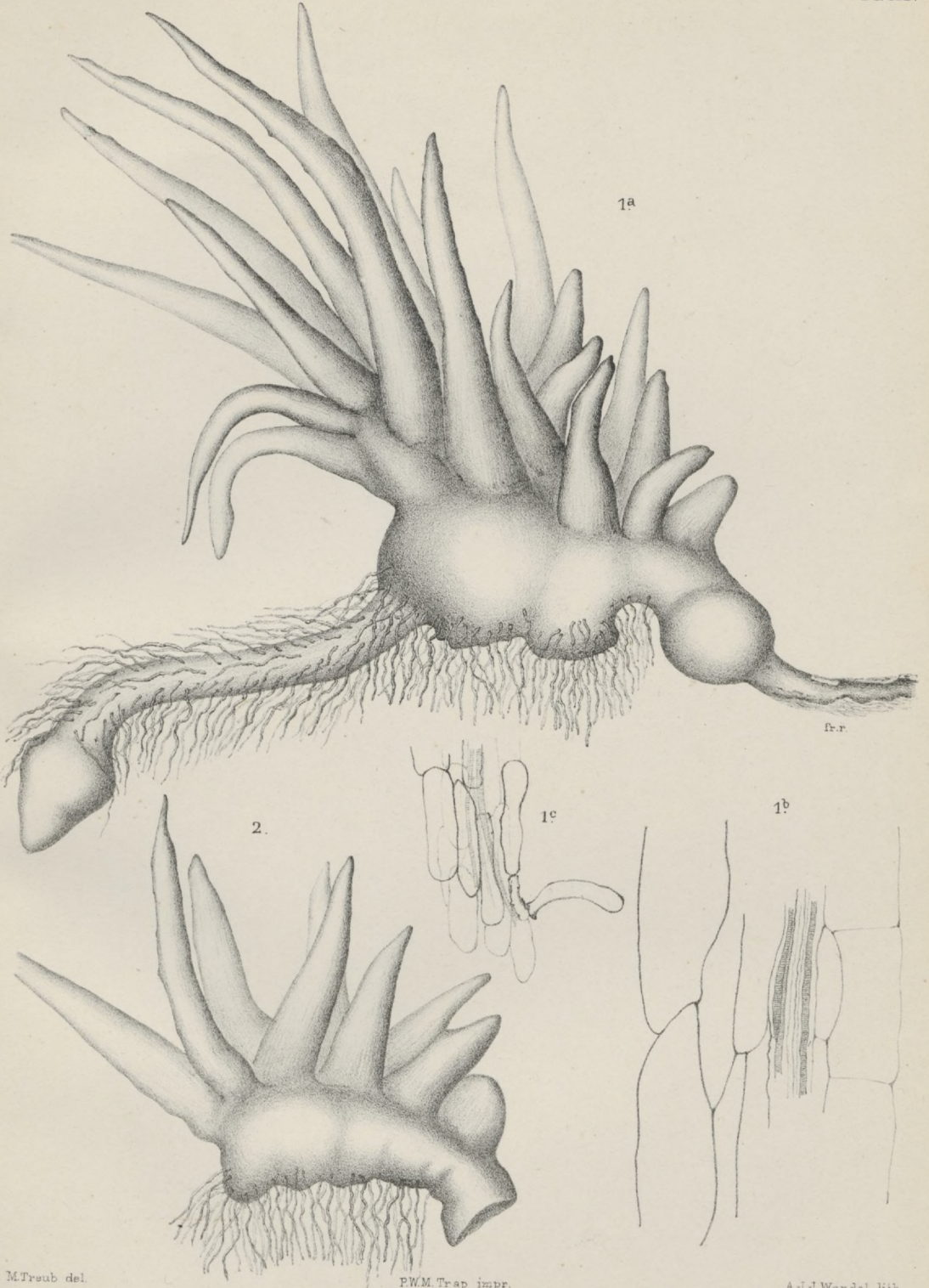
M. Treub del.

P.W.M. Trap impr.

Ad. J. Wendel litn.







1<sup>a</sup>

fr. r.

2.

1<sup>c</sup>

1<sup>b</sup>

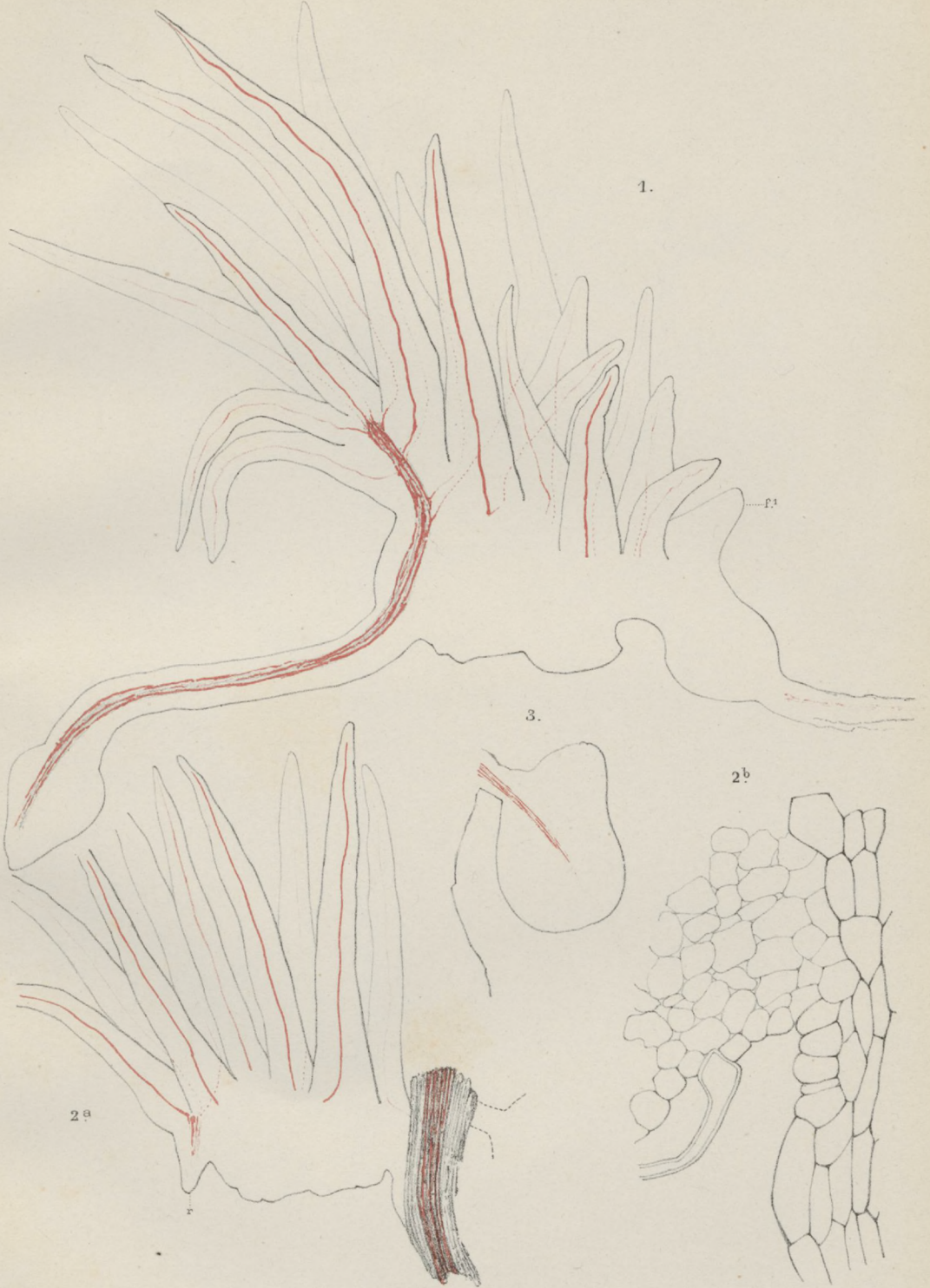
M. Treub del.

P. W. M. Trap impr.

A. J. J. Wendel lith.







MTreub del.

P.W.M. Trap impr.

A. J. J. Wendel lith.

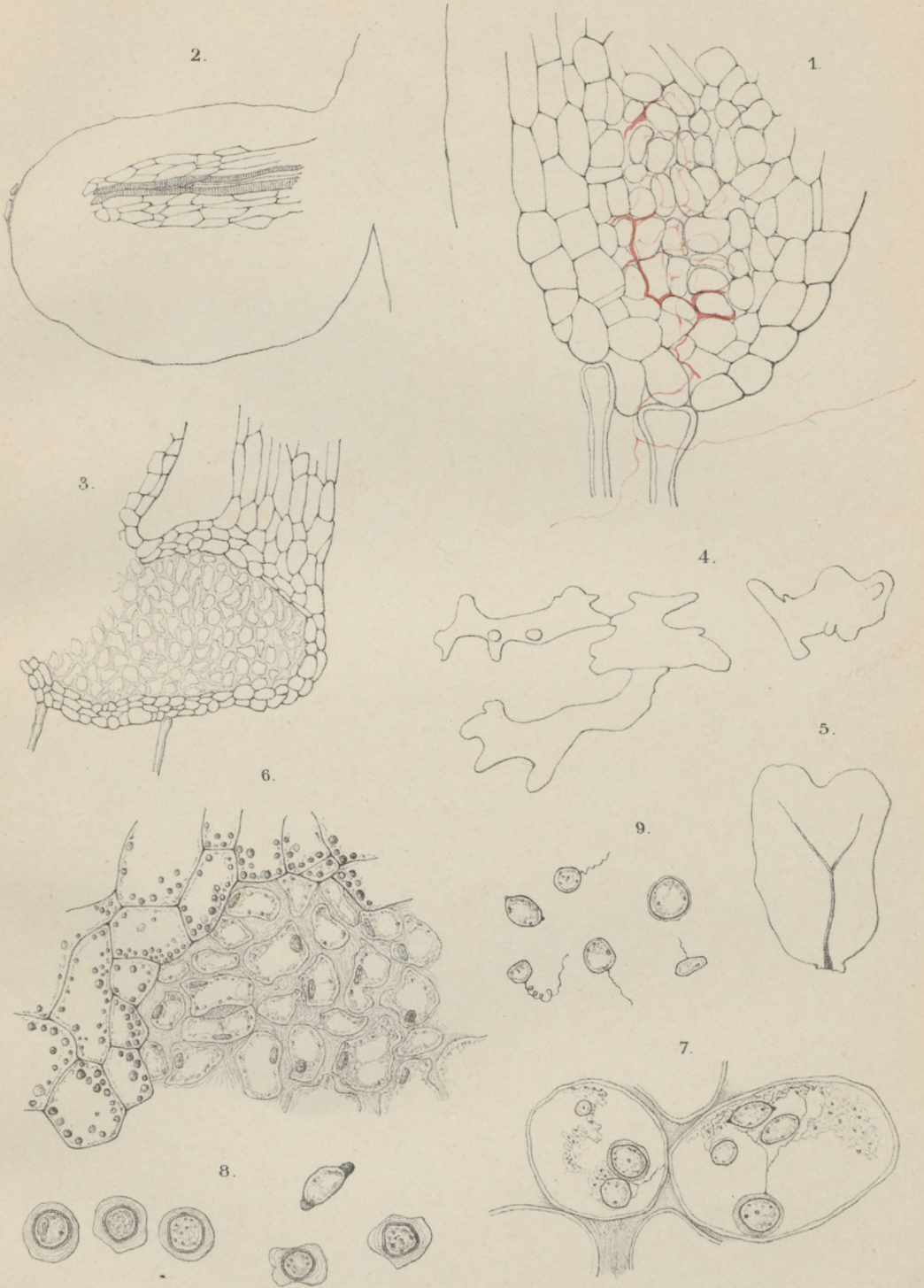
















se termine dans le tissu du tubercule. (75).

Fig. 2a. Partie inférieure d'une section longitudinale du tubercule de la figure 3, Planche X. (100).

- » 2b. Partie du sommet du même tubercule vue du dehors; le tissu interne perce la couche externe. (164).
- » 2c. Partie du sommet du même tubercule, en section longitudinale. (164).

## XII.

Fig. 1. Partie inférieure d'un tubercule embryonnaire en section longitudinale, montrant le début de l'invasion de l'endophyte, teinté en rouge. (240).

- » 2. Esquisse d'une racine se transformant presque entièrement en tu-

bercule, section longitudinale. (75).

Fig. 3. Partie de tubercule embryonnaire en section longitudinale, montrant la différence entre le tissu interne et les couches enveloppantes. (44).

- » 4. Quelques cellules de l'intérieur d'un tubercule, isolées par macération. (300).
- » 5. Racine bifurquée, transformée en tubercule, trouvée ainsi libre, détachée de sa plante-mère. (18).
- » 6. Partie d'une section comme celle de la figure 3, à plus fort grossissement. (205).
- » 7. Cellules de tubercule radical, à l'intérieur desquelles se forment des »mégalogonidies". (490).
- » 8. Mégalogonidies entièrement développées. (490).
- » 9. Mégalogonidies en voie de développement. (490).

# LES BOURGEONS FLORAUX DU SPATHODEA CAMPANULATA BEAUV.

PAR

M. TREUB.

---

Lors d'une communication, faite au premier congrès Néerlandais des sciences naturelles et médicales, sur le mode de protection des bourgeons dans les pays tropicaux, il a été dit quelques mots sur un fait curieux présenté par la Bignoniacée qui fait le sujet de cette notice <sup>1)</sup>.

Dans le *Spathodea campanulata* Beauv. la corolle et les organes sexuels se développent sous la protection d'eau — ou plutôt d'un liquide aqueux — sécrété à l'intérieur du calice transformé en outre. La présente notice contient quelques détails sur ces singuliers bourgeons. Plus tard j'espère pouvoir traiter d'une manière plus générale, du rôle qui peut revenir à l'eau, sécrétée à l'intérieur de la plante, comme agent protecteur de jeunes organes en voie de développement. A cette occasion j'aurai l'avantage de pouvoir profiter de précieuses indications que je dois à la bienveillance de M. Schimper, et qui concernent des faits observés en Amérique.

Le *Spathodea campanulata* est un arbre le plus souvent de taille moyenne mais atteignant parfois une hauteur considérable. Les inflorescences — grappes plus ou moins corymbiformes — sont produites sur le haut de l'arbre, dans les en-

---

1) Voy. Handelingen van het eerste Nederlandsch Natuur- en Geneeskundig Congres gehouden te Amsterdam. Haarlem, Bohn, 1888. p. 130, et aussi, Maandblad voor Natuurwetenschappen 1888.



droits de sa couronne les plus en vue et les plus exposés au soleil.

Chaque pédicelle secondaire naissant à l'aisselle d'une bractée-mère, est munie de deux petites bractées latérales. Bractées-mères et bractées latérales n'offrent que très-peu de protection aux jeunes boutons. Les premières deviennent bientôt caduques et les secondes sont dépassées de bonne heure par le jeune bouton en voie de croissance. Aussi, les bourgeons floraux du *Spathodea* se développent-ils, dès un âge très-peu avancé, sans protection apparente contre les effets nuisibles des rayons solaires. On ne tardera pas à voir comment la plante garantit quand même ses boutons contre le risque d'insolations.

Les boutons du *Spathodea* ont le singulier aspect de sacs bruns terminés en pointes plus ou moins recourbées (fig. 1, 2, 3, Pl. XIII). Ces sacs bombés résistent à une notable pression; au moment où leur résistance vient à être vaincue, il en sort un liquide aqueux, projeté avec une force considérable. Les sacs ne sont autre chose que les calices transformés en outres. Pendant tout le cours de leur développement, la corolle et les organes sexuels sont baignés dans le liquide sécrété à l'intérieur du calice.

Les figures 4, 5 et 6 représentent des boutons ouverts par des coupes tangentielles. Tout l'espace non occupé par les organes floraux est rempli de liquide. A l'épanouissement de la fleur il se produit dans le calice une fente latérale de laquelle la corolle sort encore toute mouillée. La figure 7 représente — à  $\frac{3}{4}$  de la grandeur naturelle — une fleur épanouie; reproduction due, comme d'ailleurs toutes les figures de la planche XIII, au pinceau habile de M. Schönstedt.

Voyons maintenant comment la fleur se développe et notamment comment le calice se prépare à ses insolites fonctions. Toutes les figures de la Planche XIV et les figures 1 à 8 de la Planche XV, auxquelles j'aurai à renvoyer, sont prises d'après des sections longitudinales.

Le petit mamelon, premier vestige de la fleur, (fig. 1 Pl. XIV) ne tarde pas à produire vers son sommet, cinq protubérances



latérales, les jeunes lobes du calice (fig. 2, 3, 4). Dans les figures 5 et 6 le lobe du calice situé derrière le plan de la section est indiqué par une ligne pointillée. Les lobes du calice s'épaississent et manifestent de suite une tendance à se rencontrer (fig. 6, 7). Bientôt la rencontre se fait et le point de végétation de la fleur se trouve entièrement enfermé dans une cavité constituée par le calice (fig. 8). Généralement la fermeture du calice se fait avant qu'il y ait encore le moindre vestige des autres organes floraux.

Dans un état un peu plus avancé la corolle commence à prendre naissance (fig. 9, 10), les lobes du calice se sont quelque peu prolongés en pointes, et son tube commence sa croissance intercalaire par suite de laquelle la cavité interne ira rapidement s'agrandir. En effet, tandis que les autres organes floraux ne se développent que très lentement, l'outre formée par le calice ne tarde pas à prendre des dimensions considérables (fig. 9, 11, 12 Pl. XIV, fig. 1, 4 Pl. XV). La forte croissance intercalaire qui amène ce résultat, réside surtout dans la région inférieure du tube du calice. Ce n'est que plus tard que la corolle et les organes sexués s'insinuent dans la cavité pleine de liquide (fig. 4, 5 Pl. XIII) pour finir par la remplir en majeure partie (fig. 6 Pl. XIII).

Au moment où les jeunes lobes du calice se rencontrent, l'épiderme des faces de contact se trouve être trop âgé pour qu'une condescence soit encore possible. Aussi il n'y a jamais plus tard continuité organique entre les lobes qui surmontent la cavité du calice; il reste toujours un mince canal conduisant vers le dehors, comme on le voit sur les planches XIV et XV. La forte pression sous laquelle se trouve le liquide sécrété à l'intérieur du calice, forcerait sans doute l'eau à suinter par ce canal, si la plante ne s'était prémunie contre de pareils accidents d'une façon très-efficace. Et voici comment.

Lorsque les lobes du calice viennent à se toucher ne laissant entre eux qu'un mince canal (fig. 8 et 9 Pl. XIV), ils produisent en bas des excroissances poussant dans la cavité (voy. notamment les figures 10 et 13, Pl. XIV et 3 Pl. XV, vers s;



comp. aussi les autres figures de ces deux planches). Ces excroissances s'allongent et se divisent plus ou moins profondément en languettes (fig. 2, 6, 7, 8 Pl. XV). Or, l'ensemble de ces languettes constitue un système de soupapes fonctionnant à merveille. Il est clair, en effet, que plus la pression du liquide dans l'outre augmente plus les languettes seront poussées les unes contre les autres — vu la position qu'elles occupent — et moins une sortie d'eau par l'étroit canal apical devient possible.

La composition du liquide qu'on trouve dans les calices du *Spathodea*, donne lieu aux observations suivantes, pour lesquelles M. le Dr. M. Greshoff a eu l'obligeance de me fournir les données chimiques.

Le liquide n'est jamais limpide. Même dans de jeunes boutons il est quelque peu opaque et jaunâtre. L'opacité ne disparaît pas entièrement par filtration. Il est alcalin et se distingue par une odeur particulière, plus ou moins putride; d'accord avec cela, il se trouve renfermer de l'ammoniaque. Chauffé dans une éprouvette, la vapeur qui se dégage bleuit le papier-tourne-sol rouge, rougit le papier imbibé de phenolphthaléine et produit un précipité de cristaux octaédriques dans une goutte de chlorure de platine. Il ne renferme ni sucre ni tannin. En ajoutant une faible dose d'acide chlorhydrique, il se dégage de l'acide carbonique; il est facile de constater, en outre, la présence d'acide nitrique. Il contient 0,65 pour 100 de matières solides. Après chauffage il reste 0,48 pour 100 de cendres, entièrement solubles dans l'acide chlorhydrique dilué et composées de chlorures de carbonates de nitrates et de sulphates, de potassium, de sodium et de calcium.

La proportion assez considérable de matières solides et, notamment, la nature ammoniacale et putride du contenu liquide des outres, seront expliquées, du moins en partie, plus bas. Il s'agit d'abord de rechercher, autant que faire se peut, la partie du bouton, dans laquelle la sécrétion a lieu et les organes auxquels ce rôle est confié. La réponse à la première de ces questions ne saurait être douteuse. Dans de jeunes boutons renfermant déjà de notables quantités de liquide, la corolle et



les organes sexués ne font que commencer leur développement. Cela étant il n'est guère admissible pour plusieurs raisons que ces parties florales aient pû être le théâtre de la forte sécrétion. Il se peut que plus tard la corolle prenne une faible part à la sécrétion, mais quant à l'essentiel il faut que ce soit le calice lui-même qui sécrète le liquide.

Maintenant, quant aux organes sécréteurs, il ne me reste personnellement pas de doutes, mais il faut convenir que la preuve définitive pour la justesse de ma manière de voir fait défaut. Il est d'ailleurs impossible ou peu s'en faut, de fournir cette preuve, par une circonstance tout-à-fait particulière.

D'abord je me suis demandé si les languettes constituant ensemble le système de soupapes dans le bout de l'outre, pourraient avoir en même temps des fonctions sécrétrices. Seulement, admettre ceci, ce serait hasarder une hypothèse absolument gratuite. En effet, rien dans la structure et dans les propriétés physiques et chimiques de leur épiderme, ne nous autoriserait à assigner aux languettes cette cumulation de fonctions. C'est évidemment sur la paroi de l'outre qu'il faut chercher les organes sécréteurs.

L'épiderme de la face interne du calice ne présente ni stomates ni autres solutions de continuité, ce qui n'est pas étonnant parce que, avec la forte pression sous laquelle se trouve le liquide dans l'outre, une émission à travers un orifice quelconque serait peu compréhensible. Par contre la paroi de l'outre est munie d'une grande quantité de glandes auxquelles je n'hésite pas à assigner le rôle de sécréteurs du liquide.

Les figures 9 à 14 de la Planche XV suffiront à donner une idée du mode de développement et de la structure de ces glandes. Normalement elles se composent de trois parties, savoir : une cellule basilaire, souvent dédoublée (fig. 12, 14, 20), insérée dans l'épiderme, une cellule intermédiaire en forme de disque et enfin un coussinet, la glande proprement dite. Les figures 16 à 19 représentent des sections transversales de ces coussinets. La grande majorité des glandes a des coussinets comme ceux des figures 16 et 17; assez souvent on en trouve comme



celui de la figure 18 (comp. aussi fig. 15) et rarement d'aussi grands que celui de la figure 19.

Les cellules de la glande, et notamment celles du coussinet, riches en protoplasma, renferment beaucoup d'huile. La paroi externe de la glande est entièrement cuticularisée, ou peu s'en faut; elle est assez épaisse sur la cellule intermédiaire en forme de disque, mais *mince* sur le coussinet. Il y a une différence considérable entre la paroi de la glande et celle des cellules épidermiques; cette différence devient surtout manifeste après l'emploi de certains réactifs, parmi lesquels il faut citer en premier lieu l'acide „picro-sulfurique" (fig. 20 Pl. XV).

Pour donner la preuve directe de la fonction sécrétrice des glandes il faudrait pouvoir faire des expériences avec des inflorescences détachées et placées avec leurs pédicelles dans l'eau. Il s'agirait de constater et d'étudier dans ces conditions-là la réapparition de liquide dans les outres ouvertes et vidées au début de l'expérience. Bref, il faudrait faire ce qui a été fait, dans un but pareil par M. Wunschmann avec des urnes de *Nepenthes*.<sup>1)</sup>

Avec cela il importerait encore d'étudier sous le microscope les propriétés osmotiques du contenu des glandes et les différences physiques et chimiques entre leurs parois et celles des cellules épidermiques.

Au début j'ai suivi ces deux voies pour tâcher de prouver directement le bien-fondé de ma manière de voir, mais, finalement, je me suis vu obligé de reconnaître que pour le cas qui nous occupe, ces deux méthodes sont entièrement dépourvues de valeur, et cela pour la raison péremptoire qu'il est impossible de faire les expériences et les recherches indiquées *sur des glandes intactes*. De quelle manière qu'on ouvre les outres, on trouve toujours les glandes éclatées; une partie du contenu des cellules s'est échappée du coussinet, sans qu'il y ait lieu de penser à un phénomène normal dans le genre de ce qu'on connaît pour beaucoup de poils sécréteurs externes.<sup>2)</sup> La secousse

1) *E. Wunschmann*, Ueb. die Gattung *Nepenthes*, Berlin 1872 p. 31.

2) Voy. entre autres de *Bary*, *Vergl. Anatomie*, p. 99—101.



qui se produit au moment où le liquide est projeté avec force hors de l'outre par l'ouverture qu'on vient d'y faire, suffit à faire éclater pour ainsi dire toutes les glandes. Ce fait s'explique en partie par le rétrécissement des tissus du calice, qui doit être la suite de la brusque cessation de la forte tension, sous laquelle ces tissus se trouvaient auparavant. Quoiqu'il en soit de l'explication de la chose, il est clair que toute expérience et toute recherche ne porte dans le cas présent que sur des organes sécréteurs détraqués, et que partant elles ne sauroient fournir aucune indication directe sur le jeu normal de ces organes.

La facilité avec laquelle les glandes font échapper leur contenu s'accorde avec le rôle d'organes sécréteurs que je leur assigne, parce qu'elle indique, d'abord une forte tension à l'intérieur des cellules de la glande et ensuite une faible résistance — et partout, probablement, une grande perméabilité — des parois du coussinet.

Dans des boutons assez âgés on trouve sur la face interne de la corolle des bandes de glandes, ressemblant beaucoup à celles du calice, mais plus longuement pédicellées. Il est possible, et même probable, que ces glandes participent aussi quelque peu à la sécrétion du liquide; cependant, vu leur tardive apparition, il faut que la part qui leur revient dans tout le phénomène soit insignifiante.

L'eau rejetée par des feuilles, à travers des stomates aquifères ou d'autre manière, contient gr. 0,007 à gr. 0,120 de substance dissoute pour 100 grammes de liquide. Dans les cornets des *Sarracenia* et dans les urnes des *Nepenthes* et des *Cephalotus* le liquide sécrété contient environ 1 p. 100 de substance solide <sup>1)</sup>. D'après les indications dues à M. Greshoff et citées plus haut, la proportion de substance dissoute dans le liquide du *Spathodea* se rapproche beaucoup plus de celle constatée pour les plantes à urnes que de celle de l'eau émise par des feuilles. Il y avait lieu de s'attendre au contraire.

1) *Van Tieghem*, Traité de botanique, p. 203.



La proportion relativement forte de matières solides dans le liquide des outres du *Spathodea* peut s'expliquer facilement; elle résulte, à ce que je crois, moins d'une sécrétion normale que de la rupture d'un certain nombre de glandes par des causes fortuites. D'après ce qui a été dit plus haut, il n'est pas douteux que toute pression exercée sur le calice pourra faire éclater à l'intérieur quelques glandes qui déversent le contenu de leurs cellules dans le liquide. Des oiseaux, de forts coups de vent, des rameaux qui tombent etc. pourraient être ainsi causes d'une augmentation de substances organiques dans le liquide des calices.

La quantité relativement grande de produits organiques explique le fait bien curieux, que *normalement il se développe dans le liquide des outres du Spathodea des colonies de différents micro-organismes*, sans que la présence de ces microbes paraisse faire aucun mal aux organes floraux en voie de développement. L'introduction des microbes germes de ces colonies, peut se faire de deux manières. D'abord, ils peuvent dater de l'époque où le très jeune calice est encore ouvert; ensuite, ils peuvent s'insinuer plus tard dans l'étroit canal au sommet de l'outre et finir par arriver ainsi dans le liquide. J'incline à considérer ce second mode d'introduction comme le plus fréquent.

On ne s'étonnera plus maintenant, de ce que le liquide contenu dans les outres du *Spathodea campanulata* soit plus ou moins putride et ammoniacal.

---

## EXPLICATION DES PLANCHES.

### Pl. XIII.

- Fig. 1, 2 et 3. Bourgeons floraux, d'âge différent. Grandeur naturelle.  
Fig. 4, 5 et 6. Bourgeons en sections longitudinales. Grandeur naturelle.  
Fig. 7. Fleur épanouie. Trois quarts de la grandeur naturelle.

### Pl. XIV.

La teinte bleue indique l'eau sécrétée dans le sac formé par le calice. Toutes les figures représentent des sections longitudinales.

- Fig. 1. Mamelon floral, avant le développement du calice. Gross. 75 diam.  
Fig. 2, 3 et 4. Premiers stades du développement du calice. Gross. 75 diam.  
Fig. 5 et 6. Bourgeons un peu plus avancés; la ligne pointillée indique le lobe du calice situé derrière le plan du dessin. Gross. 75 diam.  
Fig. 7. Calice sur le point de se fermer. Gross. 75 diam.  
Fig. 8. Calice venant de se fermer. Gross. 75 diam.  
Fig. 9. Bourgeon un peu plus âgé; la corolle commence à se montrer. Gross. 75 diam.  
Fig. 10. Partie d'un bourgeon, du même âge que celui de la figure précédente, montrant la soupape *S.* descendant du sommet du calice. Gross. 75 diam.

Fig. 11 et 12. Bourgeons plus âgés; les sections ne sont pas axiales dans toute la longueur des bourgeons. Gross. 35 diam.

Fig. 13. Partie de calice montrant la soupape *S.* et les glandes sur la face interne du tube. Gross. 35 diam.

### Pl. XV.

La teinte bleue indique l'eau, sécrétée dans le sac formé par le calice.

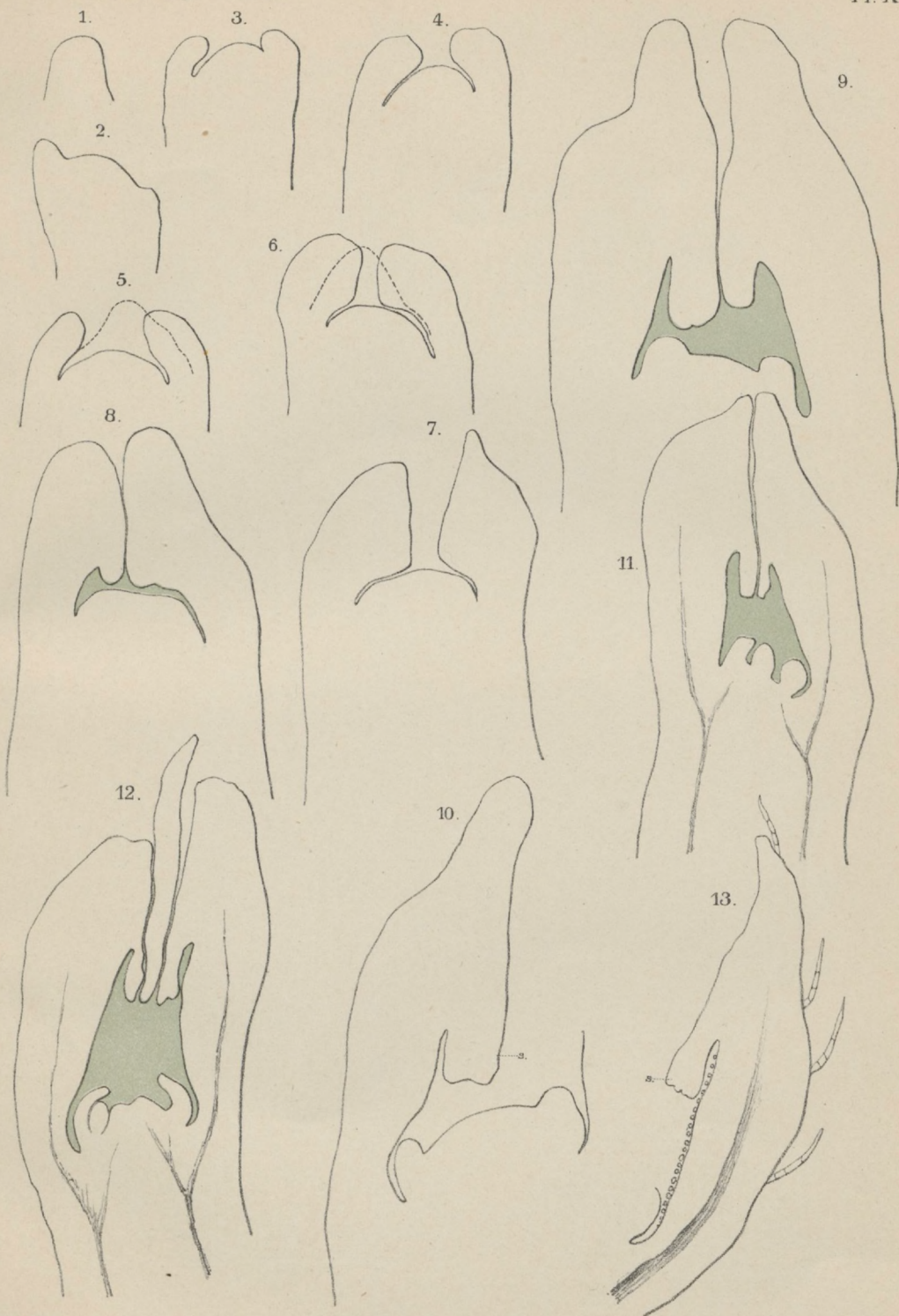
- Fig. 1, 2, 3, 4 et 5. Bourgeons et parties de bourgeons floraux plus âgés que ceux de la planche précédente, en sections longitudinales. Gross.  $\pm$  12 diam.  
Fig. 6. Sommet du calice en section longitudinale. Gross. 35 diam.  
Fig. 7. Soupape digitée au sommet du calice. Gross. 60 diam.  
Fig. 8. Système de soupapes au sommet du calice. Gross. 35 diam.  
Fig. 9—12. Jeunes glandes de calice en sections longitudinales. Gross. 290 diam.  
Fig. 13, 14, 15. Glandes adultes en sections longitudinales. Gross. 290 diam.  
Fig. 16—19. Glandes adultes en sections transversales. Gross. 290 diam.  
Fig. 20. Partie d'une coupe du calice, traitée par l'acide dit «micro-sulfurique». Gross. 290 diam.





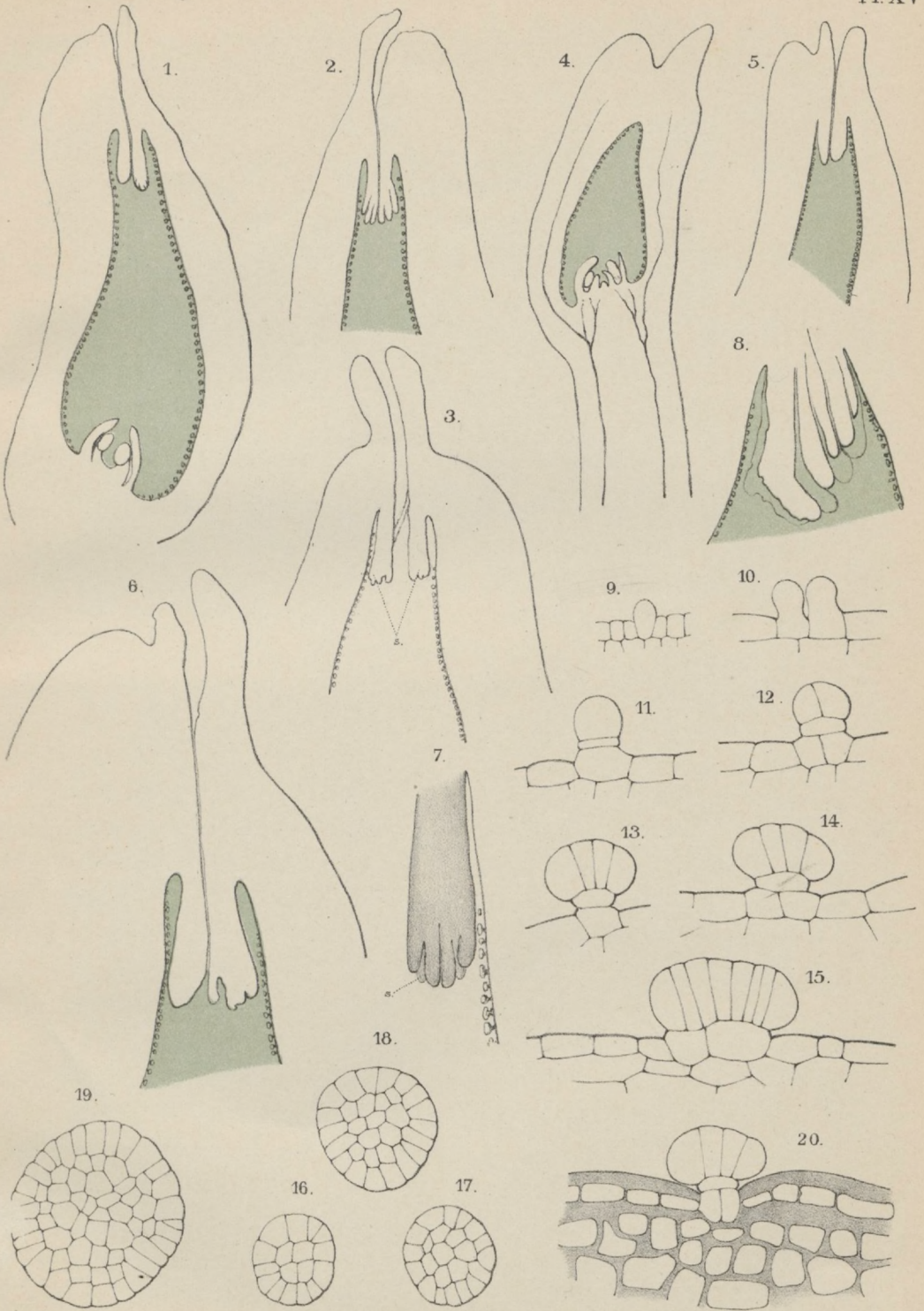
















# MATÉRIAUX POUR LA FLORE DE BUITENZORG

PAR

J. G. BOERLAGE

---

Pendant mon séjour à Buitenzorg depuis le 14 avril jusqu'au 4 août de l'année passée, j'ai fait plusieurs excursions botaniques dans les environs. Les produits de ces herborisations ont été encore augmentés d'une grande collection de plantes que M. Treub a eu la bienveillance de faire récolter pour moi après mon départ dans les mois d'octobre et de novembre et ensuite dans les premiers mois de cette année par un ouvrier du Jardin Botanique.

Dans l'idée qu'il serait peut-être de quelque intérêt pour les visiteurs du Jardin de connaître les plantes qui se trouvent dans le voisinage immédiat de ce centre scientifique pour l'étude de la végétation tropicale, je me suis mis à faire une liste des spécimens récoltés.

Pourtant j'ai bientôt vu que ce n'était pas affaire aussi facile que je croyais. D'abord la nomenclature a beaucoup changé depuis la publication de la *Flore* de Miquel, dont il faut se servir pour déterminer les espèces.

Ensuite la détermination est souvent impraticable, parce que les descriptions ne sont ni assez complètes, ni suffisamment exactes.

Il m'est arrivé de trouver la même plante rapportée sous deux noms à des genres différents. Il est impossible de débrouiller de pareilles confusions sans comparer les échantillons authen-

tiques, car très souvent deux descriptions de la même plante diffèrent tant, qu'on croirait avoir affaire à deux espèces différentes.

Je crois donc qu'une simple énumération de mes échantillons d'après la nomenclature de Bentham et Hooker et comparés avec les spécimens authentiques de l'Herbier de Leide pourra profiter aussi à ceux qui s'occupent de la Flore des Indes néerlandaises ailleurs qu'à Buitenzorg.

J'ajoute à cette énumération les plantes trouvées dans mes autres herborisations au Java et au Sumatra, naturellement avec indication des localités.

---

## I. GRAMINÉES.

---

Les Graminées de l'Archipel malais ont été décrites pour la plus grande partie par Buse d'après les plantes de Junghuhn et ensuite par Steudel d'après des échantillons rapportés par Zollinger; d'autres espèces ont été nommées par Moritzi et Zollinger, par Hasskarl et par quelques autres auteurs. Miquel en y ajoutant quelques-unes qui lui venaient de Teysmann et de plusieurs autres personnes, les a réunies toutes dans sa *Flore*. Plus tard les descriptions de quelques espèces ont été amplifiées par Bisschop Grevelink dans son ouvrage sur les plantes économiques <sup>1)</sup>. Dans le dernier temps M. Mars dans sa publication sur les herbes de pâture dans les Indes néerlandaises <sup>2)</sup> en a reproduit les descriptions de Miquel et des autres auteurs en y ajoutant quelques annotations pratiques et quelques dessins de l'aspect général des espèces. Dans tous ces ouvrages plusieurs espèces ont été nommées à tort et

---

1) A. H. Bisschop Grevelink. *Planten van Nederlandsch Indië, bruikbaar voor handel, nijverheid en geneeskunde*. Amst. 1883.

2) H. Mars. *Beschrijving van eenige grassen van Nederlandsch Indië. Met Platen*. Batavia 1889. (Réimprimé du *Veeartsenijkundige Bladen voor Nederlandsch Indië*, Vol. III).



d'autres deux fois, parce que ni Miquel ni les autres auteurs n'avaient à leur disposition des matériaux complets et qu'ils n'ont pu comparer leurs échantillons à de grands herbiers.

Aussi il ne me semble pas improbable qu'on pourra réduire considérablement le nombre des espèces.

En revanche il faut ajouter quelques espèces introduites dans les derniers temps.

### 1. *Paspalum L.*

*Paspalum conjugatum Berg* (citatum secus *Steud. Gramin.* p. 21).

Cette herbe de l'Amérique méridionale a été peut-être introduite après les herborisations de Junghuhn, car l'espèce n'est pas représentée par des échantillons de Java dans l'Herbier de Leide, ni mentionnée par Miquel et pourtant elle est très commune à Buitenzorg où elle se trouve entre autres dans les grandes pelouses du Jardin Botanique.

Buitenzorg (aux mois de mars et de mai), Padang (au mois d'avril).

*Paspalum longifolium Roxb. Fl. Ind. III, p. 280.* — *Buse in Pl. Jungh. p. 383.* — var. *hirsuta.*

Exactement les échantillons de Junghuhn, déterminés par Buse, mais les gaines et les parties inférieures des feuilles sont couvertes de longs poils dirigés d'abord en haut et étalés ensuite. Les deux glumes ou, pour dire correctement, la glume supérieure et la glumelle de la fleur neutre sont 3-nerviées, mais les nervures latérales étant placées aux bords, on croirait n'en voir qu'une. Les épillets sont en deux séries à la base et au sommet et en 3 à 4 séries au milieu des épis.

Buitenzorg (au mois de décembre).

*Paspalum scrobiculatum L. Mant. I, p. 29.* — *Buse Pl. Jungh. p. 382.* — *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 431.*

J'ai comparé mon échantillon à ceux de Junghuhn déterminés par Buse et à ceux des Indes anglaises et j'ai constaté que la description de l'espèce dans le *Syn. Pl. Gram.* de Steudel reproduite dans la *Flore* de Miquel n'est pas exacte, puisque le nombre des nervures des glumes varie entre 3 et 5, que le rachis de l'épi a une pubescence apprimée aux deux côtés et que les bords sont scabres.

Buitenzorg (au mois de mars).

*Paspalum compressum* Presl. *Rel. Haenk. I*, p. 212. — *Steud. Glumac. I*, p. 32. var. *glauca*.

Cette espèce a une forte ressemblance avec les espèces de *Panicum* de la section *Digitaria*, dont il y en a quelques-unes où la glume inférieure fait défaut. Pourtant on la distingue aisément parce que, tandis que dans celles-ci les épillets sont ordinairement plus ou moins distinctement pédicellés, les épillets sont placés dans notre espèce sur un petit tubercule dans une excavation du rachis. Nos échantillons diffèrent du type par les feuilles glauques plus larges et plus courtes et plus ou moins auriculées à la base.

Buitenzorg (au mois de mars).

## 2. *Isachne R. Br.*

*Isachne albens* Trin. *Icon. Gram. p. 8. t. 85.* — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 459.

Tjikoppo près de Buitenzorg (au mois de juill.).

*Isachne firmula* Buse  $\beta$  *marginata* Buse *Pl. Jungh. p. 379.* — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 461.

Papandajan (au mois de juill.).

*Isachne miliacea* Roth *Nov. Spec. p. 58.* — *Buse Pl. Jungh. p. 378.* — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 459.

Buitenzorg (aux mois de déc., de févr. et de mai).



3. *Panicum L.*

Ce genre difficile renferme suivant l'interprétation de Bentham et Hooker plusieurs genres des autres auteurs. Sans discuter les arguments qui ont conduit à cette réunion, je signalerai les caractères principaux du genre tel qu'il a été constitué par les auteurs du „*Genera*”.

Glumes ordinairement inégales, quelquefois l'inférieure nulle ou très petite. Glumelles de la fleur inférieure mâle ou rudimentaire 2, ou 1 par l'avortement de la supérieure. Glumelles de la fleur supérieure hermaphrodite 2, ordinairement très coriaces, souvent luisantes.

Pour donner un aperçu des espèces, je les classifie suivant les sections de Bentham et Hooker avec les caractères principaux de ces sections.

Sectio I. DIGITARIA. Epillets petits, inégalement pédonculés, géminés ou fasciculés, en grand nombre sur l'une des faces des axes secondaires spiciformes d'une panicule digitée de 3—9 rameaux. Glume inférieure souvent très petite ou nulle.

*a.* Glumelle inférieure de la fleur stérile couverte d'une pubescence dense. Epillets ovales.

*Panicum pertenuis*. — *Digitaria pertenuis* Buse *Pl. Jungh.* p. 381. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 438. var. *glabra*.

Je ne doute pas que cette plante ne soit une variété du *P. pertenuis*, quoiqu'on n'y trouve pas la glume inférieure mentionnée par Buse, car je ne l'ai trouvée non plus dans les échantillons authentiques de l'espèce. Elle diffère pourtant de ceux-ci, parce que les feuilles sont glabres sauf la base des gaines. Aussi les épillets sont un peu plus grands. L'espèce diffère du

*P. argyrostachyum* Steud. (*Digitaria ropalotricha* Buse), parce que les rameaux de la panicule sont au nombre de 3 et environ de la longueur de 4 cM., tandis que dans cette espèce il y a 4 à 10 rameaux, longs de 10 à 15 cM. Encore dans celle-ci les épillets sont plus grands et ont des poils claviformes, tandis que ces poils sont filiformes et plus au moins enroulés dans le *P. pertenua*.

Buitenzorg (au mois de févr.).

6. Glumelle inférieure de la fleur stérile glabre, pubescente ou ciliée aux bords, mais glabre au milieu. Epillets le plus souvent elliptiques.

*Panicum Pseudo-ischaemum*. — *Digitaria Pseudo-ischaemum* Buse *Pl. Jungh. p.* 382. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p.* 438. — var. *elongata*.

Mon échantillon ne diffère de celui de Buse, trouvé dans le Sumatra par Junghuhn que par le plus grand développement de toutes les parties de la plante, ce qu'on pourrait expliquer par la différence des stations, celui de Junghuhn provenant d'un terrain littoral sableux et le nôtre du Jardin Botanique de Buitenzorg. Les internodes, les feuilles et les rameaux de la panicule sont tous plus longs que dans les échantillons de Junghuhn et dans la panicule de notre plante, il y a 3 au lieu de 2 rameaux.

Buitenzorg (au mois de mars).

*Panicum ciliare* Retz *Observ. IV, p.* 16. — *Digitaria ciliaris* Willd. *En. H. Berol. p.* 33. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p.* 436.

Buitenzorg (aux mois de déc. et de mars).

*Panicum ciliare* Retz. *l. c.* var. *setigera*.

Cette forme est caractérisée par les soies longues qu'on trouve aux rachis des rameaux de la panicule. Elle ressemble par cela au *P. setigerum* (*Digitaria setigera* Roth), dont elle diffère cepen-



dant par les feuilles glabres et par les cils aux bords de la glumelle de la fleur inférieure.

Dramaga près de Buitenzorg (au mois d'octobre).

*Panicum pruriens* Trin. Diss. II, p. 77. — *Digitaria pruriens* Buse Pl. Jungh. p. 379. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 436.

Les *P. pruriens*, *P. pseudo-ischaemum* et *P. ciliaris* se ressemblent beaucoup. Tous les trois ont les épis assez longs, les épillets fasciculés plus ou moins aigus et plus ou moins glabres; dans tous les trois la ligule est bien développée et grande. Les épillets des deux premières espèces n'ont pas de glume inférieure, dans la troisième elle fait défaut ou est tout-à-fait rudimentaire dans quelques variétés. On peut les distinguer pourtant par les caractères suivants. Dans le *P. pseudo-ischaemum* la glumelle de la fleur inférieure a 7 nervures, dans le *P. pruriens* il y en a 5, tandis que dans le *P. ciliaris* il y en a 3 à 5, mais dans le dernier cas la distance de la nervure médiane et des nervures intermédiaires est ordinairement plus grande que la distance entre celles-ci et les nervures latérales. Encore les feuilles sont poilues dans le *P. pruriens* et glabres dans les deux autres et la glumelle de la fleur inférieure est glabre aux bords dans le *P. pruriens*, un peu pubescente dans le *P. pseudo-ischaemum* et distinctement ciliée dans le *P. ciliaris*.

Buse distingue des variétés dans le *P. pruriens* pour les cas que la glume supérieure atteint la hauteur de la troisième partie ou de la moitié de l'épillet. Dans mes échantillons elle est presque aussi grande que celui-ci.

Buitenzorg (au mois de mars).

Sectio II. BRACHIARIA. Epillets sans arêtes (sauf les exceptions), sessiles ou brièvement pédonculés, solitaires ou géminés sur la face inférieure des axes d'épis ou de grappes spiciformes solitaires ou paniculées.

*Panicum infidum* Steud. Gramin. p. 63. — *Urochloa glabra* Brongn. Voy. Duperr. Bot. p. 124. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 440.



Cette espèce est affine au *P. Helopus Trin.*, dont elle diffère cependant par les feuilles, et par la grandeur, la forme et l'absence d'un duvet dans les épillets. Ainsi on doit la placer dans la section *Brachiaria*, quoique la glumelle inférieure de la fleur hermaphrodite porte une arête incluse.

Buitenzorg (au mois de mai).

*Panicum amphibium Steud. in Zoll. Cat. p. 54 et Gramin. p. 61.* — *P. Numidianum Lamarck (secus Buse Pl. Jungh. p. 372 et Mig. Fl. Ind. Bat. III, p. 446).* — *P. limnaeum Steud. Gramin. p. 72.* — *Mars Grass. v. Ned. Ind. p. 86. t. XIV.*

La plante a été décrite par Buse sous le nom de *P. Numidianum Lam.* Je n'ai pas vu l'échantillon authentique de Numidie, mais les termes de la description de Lamarck (*Encycl. IV. p. 749*)<sup>1)</sup> ne conviennent ni aux spécimens de Java, ni à ceux de l'Afrique méridionale et pas plus à ceux du Brésil qu'on a appelés tous conspécifiques. Dans les échantillons de l'Afrique méridionale on peut distinguer encore deux formes; elles ne ressemblent pourtant ni l'une ni l'autre à la plante de Java, qui est caractérisée par les épillets deux fois plus courts et plus étroits que dans les autres échantillons et par les glumelles ovales, transversalement ridées de la fleur hermaphrodite. Toute la plante et surtout les axes de l'inflorescence sont beaucoup plus velus que les plantes de l'Afrique, quoique les épillets soient tout-à-fait glabres. Les rameaux de la panicule sont plus courts et les feuilles plus étroites.

L'espèce diffère du *Panicum infidum Steud.* par le nombre des rameaux (3—9; dans le *P. infidum* il n'en a que 2), par les poils longs des axes de l'inflorescence, (les axes du *P. infidum* ne sont que brièvement dentés), par les épillets aigus et non acuminés et par la glumelle inférieure de la fleur hermaphro-

1) Fleurs ovales-pointues; rachis de chaque grappe glabre, troisième valve calicinale bien apparente, quoique une fois plus courte que les autres.

Dans le texte est citée la planche I, 902, mais notre exemplaire du livre ne va qu'à 900, le nombre indiqué par Pritzel. Ces dernières planches n'auraient-elles pas été publiées?



dite qui est tout au plus mucronulée, mais ne porte pas d'arête.

Dans l'Herbier de Leide se trouve l'échantillon de Zollinger N°. 416 qui a servi à la description du *P. amphibium*.

En comparant cet échantillon à la description du *P. limnaeum Steud.*, on ne trouve aucune différence, aussi ces deux espèces me semblent identiques.

Cette identité est confirmée par les noms indigènes, le *P. limnaeum Steud.* étant appelé par les indigènes de Weltevreden: *Roempoet* (Herbe) *Malela* et le *P. amphibium* étant indiqué par les habitants du Wijnkoopsbaai par le nom de *Djoekeet Malela betoel* c'est-à-dire „la vraie herbe *Malela*.”

Le dessin du *P. limnaeum*, publié par M. Mars, ressemble exactement à mes échantillons du *P. amphibium*, pour autant qu'on en peut juger dans l'absence d'une analyse des épillets.

Il me semble très probable qu'on peut considérer également comme synonyme du *P. amphibium* le *P. Javanicum Poir.*, cité dans la Flore de Miquel sous le nom de *Urochloa panicoides Beauv.* Dans ce cas le nom de *P. Javanicum* ayant la priorité serait de rigueur. Mais le spécimen d'après lequel le *P. Javanicum* a été décrit par Poiret dans l'*Encyclopédie Suppl. IV*, p. 274 n'a pas été comparé avec la plante de Zollinger et, puisqu'il s'agit de changer le nom de cette plante, on fera mieux de ne pas réunir ces deux espèces, tant que personne n'a vu ensemble les échantillons authentiques, surtout parce que d'après la description, les épis du *P. Javanicum* sont moins nombreux et les axes de l'inflorescence moins poileux que dans l'autre espèce. Nos échantillons comparés à l'exemplaire authentique du *P. amphibium* récolté par Zollinger n'en diffèrent pas.

Pelaboean Ratoe près du Wijnkoopsbaai. Nom-indigène: *Djoekeet Malela Betoel*. Bantar Peteh et Kotta Batoe près de Buitenzorg (au mois d'octobre).

*Panicum subquadriparum Trin. Icon. t. 186. — Buse Pl. Jungh. p. 372. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 446.*

Buitenzorg (aux mois de février et de mars).

Sectio III. ECHINOCHLOA. Epillets sessiles le long des rameaux

d'une panicule simple. Glume supérieure et glumelle inférieure de la fleur mâle aristées.

*Panicum Crus Galli* L. *Sp. p.* 84. — *Echinochloa Crus Galli Beauv. Essai p.* 33. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p.* 464.

Cette espèce est très variable. Mes échantillons de Tjilebord ont des arêtes, qui sont deux fois plus longues que les épillets. Ceux de Batoe Toelies ont des épillets presque mutiques.

Tjilebord, Bantar Peteh et Tjomas à Buitenzorg (aux mois d'octobre et de nov.). Batoe Toelies (au mois d'octobre).

*Panicum colonum* L. *Sp. p.* 84. — *Echinochloa colonum Buse Pl. Jungh. p.* 371. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p.* 463.

Buitenzorg (aux mois de décembre, de février et de mars).

Sectio IV. PTYCHOPHYLLUM. Herbes à tige élevée, feuilles souvent raides et aux nervures fortes, plus ou moins pliées. Panicule rameuse souvent étalée, dont les dernières ramifications s'allongent au delà des épillets en soies longues.

1. Feuilles très larges, raides, distinctement pliées à nervures fortes.

*Panicum Nepalense* Spr. *Syst. I, p.* 321. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p.* 448.

Panicule allongée aux rameaux étalés, longs (10—15 cM.). Gâines des feuilles tuberculées. Glumelle inférieure de la fleur hermaphrodite transversalement ridée et striée.

Buitenzorg (au mois de mai). Tankuban Prao (au mois de juillet).

*Panicum palmifolium* Koenig. — *Poir. Encycl. Suppl. IV, p.* 382. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p.* 449. — *Mars, Grass. v. Ned. Ind. p.* 49, *t.* III.

Panicule plus courte que celle de l'espèce précédente, aux



rameaux apprimés, courts (6—8 cM.). Gâines des feuilles non tuberculées. Glumelle inférieure de la fleur lisse.

On ne peut pas nier les différences entre ces deux plantes, mais il me semble douteux qu'elles suffisent pour en faire des espèces.

Tjikoppo près de Buitenzorg (au mois de juillet). Buitenzorg (au mois de février).

## 2. Feuilles flasques à nervures faibles.

*Panicum respiciens* Hochst. *Herb. Un.* N° 1654. — *Steud. Gram.* p. 52. — *Setaria respiciens* Hochst. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 468. var. *spicato-paniculata*.

Ce n'est pas sans hésitation que j'ai réuni cette plante à l'espèce de Hochstetter, car je ne connais ni l'échantillon de Schimper récolté dans l'Abyssinie, qui a servi pour type de l'espèce, ni l'échantillon de Zollinger à cause duquel l'espèce est nommée dans la *Flore* de Miquel. Pourtant je suis sûr que, si notre plante n'est pas une variété du *Setaria respiciens*, sa place sera du moins tout près de cette espèce.

Suivant la description, il y a des différences dans l'inflorescence et dans la nervation des glumes.

Les épillets sont réunis dans une panicule aux rameaux raides, courts et spiciformes; ces rameaux sont des panicules contractées dont les axes inférieurs sont composés également. Les axes tertiaires ou quaternaires, qui portent les épillets, sont surtout à la base des rameaux souvent prolongés en soies longues. Quelquefois ces soies sont tout-à-fait nues, d'autres fois elles portent un épillet seul ou un épillet accompagné d'une fleur rudimentaire.

Tous les axes de l'inflorescence, comme les soies, sont couverts de poils longs. La glume inférieure, qui atteint le tiers de la longueur de l'épillet, a trois nervures; la glume supérieure, qui est deux fois plus grande que celle-ci, en a 7, comme la glumelle inférieure de la fleur mâle, qu'on trouve à la base de l'épillet. La glumelle supérieure de celle-ci a deux nervures aux bords.

La glumelle inférieure de la fleur hermaphrodite est ridée transversalement et luisante comme la glumelle supérieure qu'elle embrasse par ses bords enroulés.

Tjipinang Gading et Moeara Tjomas et autres localités à Buitenzorg (aux mois de sept., d'oct., de dec. et de mars).

Sectio V. HYMENACHNE. Petits épillets, non soyeux, accumulés en grappes courtes le long d'un axe raide et long, formant une panicule spiciforme et dense.

*Panicum interruptum Willd. Sp. I, p. 341.*

Cette espèce n'est pas le *Hymenachne interrupta* Buse Pl. Jungh. p. 377. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 458*, ni le *Hymenachne interrupta* Steud. Gram. p. 101, qui sont identiques et décrites d'après des échantillons de Junghuhn et de Zollinger. Ces plantes appartiennent au *P. Myurus* Mey. = *P. amplexicaule* Rudge = *P. vilfoides* Trin. = *Hymenachne fluviatilis* Nees, que je crois tous identiques.

Nos échantillons diffèrent de ceux qui ont été décrits par Buse, Miquel et Steudel par les pédoncules lisses, des épillets dilatés en cupule au sommet et par les épillets non acuminés d'une arête.

La plante dessinée par M. Mars (*Grass. v. Nederl. Ind. p. 74 t. X*) est également le *P. Myurus* Mey.

Il y a donc au Java 3 espèces de cette section 1. *P. Myurus* Mey., 2. *P. interruptum* Willd. et 3. *P. Indicum* L.

Tjomas à Buitenzorg (au mois d'octobre).

*P. Indicum* L. Mant. 184. — *Hymenachne Indica* Buse Pl. Jungh. p. 377. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 458.*

Cette espèce diffère des précédentes par les feuilles plus étroites et par la panicule beaucoup plus courte. La dernière est dans le *P. Indicum* d'une longueur de 10 cM. et dans le *P. interruptum* de presque 40 cM. Les épillets ressemblent à ceux du *P. interruptum*.

Tankuban Prao (au mois de juill.). Buitenzorg (au mois de mars).



Sectio VI. EU-PANICUM. Epillets jamais soyeux, petits ou grands, brièvement ou grèlement pédonculés, en fascicules ou solitaires le long des rameaux, ramifiés ou non, d'une panicule.

L'affinité des espèces de ce groupe n'est pas très claire; on y trouve des formes qui se ressemblent très peu.

Bentham et Hooker les ont classifiées en séries:

a. *altissimae*. Rameaux de la panicule restant dressés pendant longtemps, à épillets nombreux, distants, solitaires ou fasciculés sur des pédoncules grêles.

*P. Campylogrammum* Buse Pl. Jungh. p. 375. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 452.

Herbe élevée aux feuilles larges et aux épillets petits, brièvement pédonculés sur des grappes minces, éparses le long des rameaux grêles et longs de la panicule.

Tjipakoe à Buitenzorg (au mois d'octobre).

*Panicum cordatum* Buse Pl. Jungh. p. 376. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 453. var. *pubescens*.

Cette forme diffère des autres échantillons de l'espèce non seulement par les glumes pubescentes (surtout aux bords), mais aussi par les feuilles plus longues. La base de la panicule n'est pas toujours, comme Buse affirme, cachée dans la gaine de la feuille supérieure, mais en est séparée par un pédoncule assez long, quand l'inflorescence est bien développée. La glume inférieure, presque aussi grande que l'épillet ne donne pas un caractère suffisant pour séparer cette espèce de la précédente, car ce caractère n'est pas très prononcé dans la variété *pubescens*, où cette glume est toujours plus petite, tandis que dans le *P. campylogrammum*, il y a des épillets où les glumes inférieures atteignent les deux tiers de la hauteur. Mais on trouve des différences dans la ligule bien développée dans le *P. campylo-*

*grammum* et absente dans l'autre espèce, dans l'axe de l'inflorescence poilu dans la première et glabre dans la seconde et dans les épillets deux fois plus grands dans le *P. cordatum* que dans le *P. campylogrammum*.

Buitenzorg (au mois de décembre).

b. *effusae*. Rameaux de la panicule bientôt étalés portant des grappes minces sur des pédoncules longs et grêles.

Ces espèces ressemblent aux *Isachne*, mais en diffèrent par le rachis articulé sous les glumes.

### 1. Epillets droits ou un peu obliques.

*Panicum myrianthum* Buse *Pl. Jungh.* p. 374. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 451.

Elle diffère des espèces précédentes non seulement par l'inflorescence, mais aussi par d'autres caractères. On la distingue du *P. campylogrammum* par les feuilles plus étroites et parce que les épillets sont un peu plus gros et du *P. cordatum* par tous les caractères qui séparent celui-ci du *P. campylogrammum*. Elle ressemble au *P. maximum* Jacq. dont elle diffère par les axes de l'inflorescence moins grêles et par les épillets beaucoup plus petits. Les derniers sont un peu obliques.

Pelaboean Ratoe près du Wijnkoopsbaai. Nom indigène: »Djoekoet Matela Lulukina (au mois de juillet). Buitenzorg (au mois d'octobre).

*Panicum capillare* L. *Syst. Veg.* p. 106. — var. Busei. — *Panicum capillare* L. — Buse *Pl. Jungh.* p. 374. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 451.

En comparant les échantillons de l'Amérique septentrionale qui ont servi pour type de l'espèce avec celui de Junghuhn et ceux que je viens de recevoir de Buitenzorg, on voit que ces plantes ont subi un grand changement par leur introduction dans la région tropicale. Les spécimens de l'Amérique ne sont presque pas ramifiés à la base, les internodes sont longs,



comme les feuilles et les rameaux de la panicule dressés et très grêles. Ceux de Buitenzorg sont très ramifiés à la base, toutes les parties de la plante sont plus courtes et les rameaux de la panicule sont bien dressés, mais beaucoup plus épais.

Buitenzorg, (au mois de déc.).

*Panicum capillare* L. *Syst. Veg.* p. 106. var. *rigida*.

Tous les caractères qui ont servi à séparer la forme précédente du type de l'espèce sont encore plus prononcés dans les échantillons que je veux désigner par ce nom, mais il faut ajouter que les rameaux de la panicule encore plus épais et tout-à-fait raides, s'étalent en dehors en angles droits. Sans la forme intermédiaire que je viens d'appeler *var. Busei*, il serait impossible de reconnaître l'espèce de l'Amérique septentrionale dans les échantillons de notre variété. Le *P. capillare* diffère du *P. myrianthum* par les feuilles qui sont plus ou moins flasques et sans nervure proéminente dans la première et raides et à nervure très proéminente dans la seconde espèce.

Buitenzorg (au mois de décembre).

## 2. Epillets distinctement obliques.

*P. radicans* Retz. *Observ. IV*, p. 18. — *Buse Pl. Jungh.* p. 375. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 453.

Il est excessivement difficile de séparer cette espèce du *P. obliquum* Roth, quoique les types soient bien différents. La plante de Retz est une petite herbe presque tout-à-fait prosternée, à la panicule petite et contractée longtemps, mais étalée enfin. Dans la plante de Roth la tige plus épaisse est pour la plus grande partie dressée et seulement prosternée à la base; la panicule beaucoup plus grande que celle de l'autre est étalée depuis le commencement; les feuilles ont environ le double de la longueur de celles de l'autre espèce. Je ne vois aucune différence dans la forme des épillets et les caractères cités sont si

variables que l'on ne peut pas dire de plusieurs échantillons d'herbier à laquelle des deux espèces ils appartiennent. Aussi on ferait mieux de changer le nom du *P. obliquum* Roth en *P. radicans* Retz. var. *Rothii*. Miquel a cité encore pour le Java une troisième espèce caractérisée par les épillets obliques, le *P. pilipes* Buse. Celle-ci a une grande ressemblance avec le *P. radicans* Retz et n'en diffère que par les épillets un peu plus grands et par les pédoncules plus épais et plus raides.

Buitenzorg (aux mois de mars et de mai).

*c. laxiflorae*. Panicule dressée, mais souvent étroite, irrégulière et à épillets peu nombreux.

*Panicum repens* L. *Sp. p.* 87. var. *ischaemoides*. *Panicum ischaemoides*. Retz *Observ. IV*, p. 47. — Buse *Pl. Jungh.* p. 374. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 450.

Je ne trouve pas d'autre différence entre les échantillons du *P. ischaemoides* Retz suivant la détermination de Buse et ceux du *P. repens* L. suivant Todaro que dans les épillets un peu plus grands dans les premiers. Certainement on ne peut en faire deux espèces.

Buitenzorg (au mois de mars).

*Panicum Javanum* Nees *mss. in Herb. Jungh.* — Buse *Pl. Jungh.* p. 376. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 453.

Buitenzorg (aux mois de février et de mars).

*Panicum urochloides*. — *Digitaria urochloïdes* Buse *Pl. Jungh.* p. 382. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 438.

La place de cette plante dans le genre *Digitaria* (la section *Digitaria* suivant Bentham et Hooker) me semble bien mal choisie par Buse. Elle ne se distingue ni par l'absence ou l'abortion de la glume inférieure, ni par les rameaux de la panicule rapprochés en forme d'ombelle, ni par les épillets entassés sur les axes des rameaux. La panicule est lâche aux rameaux



distants et les épillets sont dispersés sur les axes, en faisceaux ou en petites grappes à la base des rameaux et géminés ou solitaires au sommet. C'est une plante très remarquable qui se distingue par le grand nombre de ses feuilles lancéolées, qui la font ressembler à un petit bambou.

Buitenzorg (au mois de mars).

#### 4. *Oplismenus Beauv.*

*Oplismenus Burmanni Beauv. Agrost. p. 54. — Kunth. En. I, 1 p. 39. — Orthopogon Burmanni R. Br. Prodr. Nov. Holl. I, p. 330. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 442.*

Buitenzorg (avec l'espèce suivante dans les mois d'avril et de mai l'herbe la plus commune du Jardin Botanique).

*Oplismenus compositus Roem. et Schult. Syst. II, p. 484. — Orthopogon compositus R. Br. Prodr. Nov. Holl. I, p. 330. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 443.*

Buitenzorg.

*Oplismenus Junghuhnii. — Orthopogon Junghuhnii Nees mss. secus Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 444.*

Tjibodas (au mois de juin).

Les différences entre ces trois formes, qui passent pour espèces ne sont pas très évidentes. Je les ai distinguées, parce que dans la première le rachis commun de la panicule et ceux des rameaux sont pourvus de poils longs qu'on trouve dans la seconde espèce seulement sur les rameaux et qui sont tout-à-fait absents dans la troisième. Dans la même mesure la pubescence générale est plus ou moins prononcée, tandis que dans le *O. Burmanni* les feuilles sont un peu plus courtes que dans les autres espèces. Peut-être ferait-on mieux de les réunir.

#### 5. *Setaria Beauv.*

*Setaria glauca Beauv. Agrost. p. 57 var. subtesselata Buse Pl. Jungh. p. 369. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 466.*

Le dessin de M. Mars (*Grass. v. Nederl. Ind. t. XV*) ne ressemble ni à notre échantillon ni aux autres spécimens de l'espèce qui se trouvent dans l'Herbier de Leide et qui proviennent des Indes Néerlandaises, dont les épis sont tous plus courts et plus épais (ayant une longueur de 2—7 cM. et un diamètre de presque 1 cM.).

Tous mes échantillons appartiennent à la sous-espèce *subtesselata*, qui est distinguée par la glumelle inférieure de la fleur hermaphrodite non seulement transversalement rugueuse, mais aussi longitudinalement striée. Il me semble que la distinction des variétés *normalis* et *ictura* n'est pas très pratique, car le caractère distinctif, les poils de l'involucre dressés ou étalés, offre beaucoup de transitions. Les deux formes se trouvent dans ma collection.

Buitenzorg (Dans les mois de novembre, de février, de mars, et de mai).

*Setaria Teysmanni* *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 468.*

Je n'ai pas vu les spécimens authentiques, mais la description de Miquel est assez claire pour ne laisser aucun doute sur l'identité de notre plante avec celle de Teysmann. L'espèce a une certaine ressemblance avec le *S. ambigua* *Guss.*, mais la panicule spiciforme est plus longue et plus dense et les petites grappes contiennent plus d'épillets. Les involucre inférieurs sont souvent vides.

Pelaboean Ratoe (dans les bois qui environnent le Wijnkoopsbaai. Nom indigène: «*Koentji*» (au mois de juillet).

## 6. Pennisetum Pers.

*Pennisetum glaucifolium* *Hochst. Herb. Un. It. Abyss. N° 390.* — *Gymnothrix cladodes* *Hochst. l. c. N° 1084.* — *Steud. Agrost. I, p. 104.* — *Gymnothrix glabra* *Hochst. in Schimp. Iter Abyss. N° 11?* — *Gymnothrix hordeiformis* a *in Drège Herb. Plant. Afr. Austr.?*

Les échantillons cités par Steudel ne se trouvent pas dans



l'Herbier de Leide, mais la description ne laisse aucun doute sur la détermination. Le spécimen distribué par Hochstetter sous le nom de *G. glabra* est beaucoup plus faible que le nôtre et l'épi est plus petit et beaucoup plus grêle, pourtant les épillets ressemblent à ceux de notre plante. Le *G. hordeiformis* a de la collection de Drège a presque le même épi, mais les feuilles sont moins longues. Dans notre échantillon elles atteignent la hauteur de 1 M.—1,25 M.

Buitenzorg (au mois de mars).

### 7. Spinifex *L.*

*Spinifex squarrosus* *L. Mant. I. p. 300. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 474.*

Les capitules mûrs de cette herbe rampante, gros comme une tête d'enfant, se détachent facilement et sont chassés par le vent sur le sable, secouant partout leurs graines <sup>1)</sup>. C'est probablement à cause de cela qu'on leur donne le nom de «*djoekoet lari lari*» (herbe qui se sauve).

Pelaboean Ratoe, au bord de la mer (au mois de juillet); ile de Leiden, dans le port de Tandjong Priok (au mois de juillet).

### 8. Coix *L.*

*Coix Lacryma* *L. Sp. p. 1378. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 476.*

Tjibodas, Pelaboean Ratoe et Tjipinang Gading à Buitenzorg (aux mois de juin, de juillet et d'octobre).

### 9. Zea *L.*

*Zea Mais* *L. Sp. p. 1378. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 477.*  
Bantar Peteh à Buitenzorg (au mois d'octobre).

1) Cette circonstance, mentionnée déjà par Rumphius (*Herb. Amb. VI, p. 6*), a été relevée récemment par M. Goebel dans son *Pflanzenbiologische Schilderungen I, p. 135*, qui vient de paraître et où l'on trouve une description détaillée de cette inflorescence remarquable.

10. *Oryza*.

*Oryza sativa* L. *Sp.* p. 465. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 368.

Il y a deux variétés dont l'une à épillets mutiques et récoltée en février ressemble par tous ses caractères, sauf que les impressions à la base du fruit ne sont pas blanches, à la var. *subsubulata*. L'autre à épillets aristés, récoltée en septembre, est probablement la var. *rhodosperma*.

Tjiburrum Tjomas à Buitenzorg (au mois de septembre); autre localité à Buitenzorg (au mois de février).

11. *Arundinella Raddi*.

*Arundinella fuscata* Nees *ms.* — *Buse Pl. Jungh.* p. 359. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 519.

Buitenzorg (au mois de mai).

12. *Thysanolaena Nees*.

*Thysanolaena acarifera* Nees *in N. Act. N. C. XVII. Suppl. I*, p. 180. — *Steud. Glum. I*, p. 119. — *Myriachaeta arundinacea* Zoll. *et Mor. Verz.* p. 99. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 517.

J'ai cité le synonyme suivant Benthams et Hooker, car je n'ai pas vu l'échantillon de Zollinger; pourtant je ne doute pas que ce ne soit la même espèce.

Buitenzorg (au mois de décembre).

13. *Imperata Cyrill*.

*Imperata arundinacea* Cyrill. *Pl. Rar. Ic. II*, p. 26, t. 11. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 514.

Baros près de Soekaboemi (au mois de juillet); île de Leiden (au mois de juillet); Buitenzorg (au mois de mars).



14. *Miscanthus Anders.*

*Miscanthus Japonicus Anders. in Ofvers K. vet. Akad. Stockh. 1855, p. 165 (citatum secus Benth. et Hook. Gen. Pl. III, p. 1125). — Eulalia Japonica Trin. Mém. St. Petersb. Ser. 6, II, p. 333. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 518.*

Tjibodas (au mois de juin).

15. *Pogonatherum Beauv.*

*Pogonatherum crinitum Trin. Fund. Agrost. p. 166. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 516.*

Tjibodas (au mois de juin); Telaga Bodas (au mois de juillet); Papan-dajan (au mois de juillet); Baros près de Soekaboemi (au mois de juillet); Tjomas près de Buitenzorg (au mois de novembre). — Autre localité à Buitenzorg (au mois de mars).

16. *Rottboellia L. f.*

*Rottboellia muricata Retz. Observ. III, p. 12. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 407.*

Suivant Bentham et Hooker la même espèce que *R. glandulosa Trin.*, de sorte qu'il n'y aurait que deux espèces au Java. On la distingue facilement de la suivante par la glume inférieure de l'épillet sessile, raide, pourvue d'une aile membraneuse des deux côtés du sommet et de denticules aux marges. Dans l'épillet pédicellé ces caractères sont moins évidents.

Moeara Tjomas et autres localités à Buitenzorg (aux mois de septembre et de mai).

*Rottboellia exaltata L. f. Suppl. p. 114. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 497.*

Baros près de Soekaboemi (au mois de juillet); Buitenzorg (au mois de novembre).

17. *Ischaemum L.*

*Ischaemum ciliare Retz. Observ. VI, p. 36. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 497.*

Tjikoppo, Buitenzorg (aux mois de mai et de juillet).

*Ischaemum muticum L. Sp. 1487. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 496.*

Herbe commune de la plage.

Pelaboean Ratoe et île de Leiden (au mois de juillet).

*Ischaemum muticum L. var.  $\beta$  erectum Buse Pl. Jungh. p. 358. — Miq. l. c.*

Cette forme diffère des échantillons typiques par la tige un peu plus dressée et par l'épi un peu plus long.

Ile de Poeloe Pisang près de Padang (au mois d'août).

*Ischaemum Zollingeri Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 499.*

Je n'ai pas à ma disposition les spécimens authentiques de Zollinger, mais il me semble que la description détaillée de Miquel ne laisse aucun doute.

Tjipakoe et autres localités à Buitenzorg (aux mois de mai et d'oct.).

18. *Chrysopogon Trin.*

*Chrysopogon aciculatus Trin. Fund. Agrost. p. 188. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 490.*

Cette herbe se trouve partout et se fait remarquer par la manière tenace dont elle s'attache aux vêtements des passants. C'est l'organisation de l'inflorescence qui en est la cause. Les épillets sont distribués sur la panicule en petites cymes à épillet central sessile et hermaphrodite et épillets latéraux pédicellés et mâles. Le pédoncule de la cyme porte sur l'un des côtés



une petite barbe dont les poils sont dirigés en haut. Quand le caryopse est mûr, les épillets mâles se détachent à la base, quittant leurs pédicelles apprimés contre l'épillet hermaphrodite. Alors la petite barbe du pédoncule commence à se détacher de bas en haut étalant en dehors sa pointe poilue. Dans cette position, elle s'attache facilement aux vêtements des passants ou à la peau des animaux et elle est arrachée emportant avec elle l'épillet hermaphrodite. Avec sa pointe aigüe elle entre dans la couche supérieure et y pénètre plus profondément par les poils dirigés en sens contraire. Puis le fruit tombe, mais la barbe avec les autres parties de l'épillet restent et ne peuvent être éloignées qu'en les arrachant avec force.

Padang, Buitenzorg et presque toutes les autres localités (aux mois de février, de mars, d'avril et de mai).

### 19. Sorghum Pers.

*Sorghum vulgare Pers. β sacharatum.* — *Sorghum sacharatum Pers. Ench. II, p. 101.* — *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 503.*

Je ne connais de différence entre le *S. vulgare Pers.* et le *S. sacharatum Pers.* que dans la panicule qui est plus dense dans la première et plus lâche dans la seconde espèce. Bentham et Hooker n'admettent que deux espèces: *S. vulgare Pers.* et *S. Halepense Pers.* Ainsi ils font du *S. Sacharatum* une variété du *S. vulgare*. De la même manière le *S. fulvum Beauv.* = *S. tropicum Buse* devient une variété du *S. Halepense*. Probablement c'est aussi avec la dernière espèce qu'est identique le *S. fuscum Presl.* Le *S. vulgare* est une plante forte à panicule longue et aux épillets très grands qu'on ne peut confondre avec le *S. Halepense*, petite plante à panicule médiocre et aux épillets petits.

Parang Banteng, Kedoeng Halang et autres localités à Buitenzorg (au mois d'oct.).

### 20. Anthistiria. L.

*Anthistiria gigantea Cav. Icon. V, p. 36, t. 458.* —

*Androscepiã gigantea* Bronqn. in Duperr. Voy. Bot. p. 78. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 506. — Mars. Grass. v. Ned. Ind. t. XI.

Herbe forte à tige haute et à panicule lâche et rameuse.

Dramaga et autres localités à Buitenzorg (au mois d'octobre).

*Anthistiria ciliata* L. Amoen. Acad. V. Diss. Nov. Gram. Gen. p. 35 var. *Junghuhniana* Buse ms. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 501. — Mars. Grass. v. Nederl. Ind. t. XIII. (sub nomine *Echinochloae stagninae*).

Je n'ai rapporté cette plante que de Baros, mais elle se trouve aussi près de Buitenzorg. Mon échantillon comme ceux de Junghuhn se distingue des spécimens de l'espèce qui proviennent des Indes Anglaises par les capitules beaucoup plus grands formés d'épillets entassés. Je crois donc que Buse et Miquel ont eu raison d'en faire une variété. Elle diffère beaucoup de l'espèce précédente par les épillets en capitules et ne ressemble point du tout au *Echinochloa stagnina* Beauv. avec lequel elle a été confondue par M. Mars.

Baros près de Soekaboemi (au mois de juillet).

## 21. *Apluda* L.

*Apluda mutica* L. Sp. 1486. — *Apluda geniculata* Roxb. Fl. Ind. I. p. 327. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 501.

Il est impossible de séparer d'après les descriptions le *A. geniculata* Roxb. du *A. mutica* L. Aussi Nees (Nov. Act. N. C. XIX Suppl. I, p. 192) les avait-il réunis et Bentham et Hooker l'ont suivi en n'admettant dans le genre que les espèces *A. mutica* L. et *A. aristata* L.

Tjipinang Gading et Tjidjerook à Buitenzorg (au mois de septembre).

## 22. *Sporobolus* R. Br.

*Sporobolus diander* Beauv. Agrost. p. 26. — Buse Pl. Jungh. p. 343. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 375.



La diagnose de l'épillet dans la *Flore* de Miquel n'est pas exacte, si du moins les échantillons de Junghuhn appartiennent à l'espèce. Miquel dit que les glumelles sont à peine deux fois plus longues que les glumes. Dans nos échantillons comme dans ceux de Junghuhn la glume inférieure est trois à quatre fois plus petite que la glumelle inférieure et la glume supérieure est plus de deux fois plus grande que l'autre. Par les autres caractères, l'inflorescence, les fleurs diandres etc., nos échantillons s'accordent exactement avec la description.

Padang, Buitenzorg (aux mois d'avril et mars).

*Sporobolus diander* Beauv. *Agrost.* p. 26 var.  $\beta$  major  
*Buse Pl. Jungh.* p. 343. — *Miq. Fl. Ind. Bat.* III, p. 375.

Herbe élevée, à panicule longue, spiciforme, aux rameaux distants.

Dans l'ancien Jardin de Tjiburrum près de Tjibodas (au mois de juin).

### 23. *Deyeuxia Clarion.*

*Deyeuxia Javanica.* — *Calamagrostis Javanica* Steud. in  
*Zoll. Cat.* p. 55. — *Miq. Fl. Ind. Bat.* III, p. 379.

L'espèce n'est pas indiquée par Bentham et Hooker. Pourtant elle appartient certainement à ce genre et non pas au genre *Calamagrostis*, vu la rachille allongée dans l'épillet au delà de la fleur hermaphrodite.

Papandajan (au mois de juillet).

### 24. *Eleusine Gaertn.*

*Eleusine Aegyptiaca* Pers. *Enchir.* I, p. 82. — *Dactyloctenium Aegyptiacum* Willd. *En. Hort. Berol.* p. 1029. — *Miq. Fl. Ind. Bat.* III, p. 384.

Cette espèce a été séparée antérieurement du genre, parce que les glumes supérieures sont allongées en arêtes, tandis que dans les *Eleusine* vrais elles sont mutiques ou mucronulées.

Pelaboean Ratoe (au mois de juillet).

*Eleusine Indica* Gaertn. de *Fruct. et Sem.* I, p. 8, t. 1. —  
*Miq. Fl. Ind. Bat.* III, p. 385.

Padang (au mois d'avril); Buitenzorg (au mois de décembre).

## 25. *Leptochloa Beauv.*

*Leptochloa Chinensis* Nees in *Agrost. Bras.* p. 432. —  
*Miq. Fl. Ind. Bat.* III, p. 389.

Tjipinang Gading à Buitenzorg (au mois de novembre).

## 26. *Arundo L.*

*Arundo Madagascariensis* Kunth. *En.* I, p. 247. var.  
*Zollingeri*. — *Arundo Zollingeri* Buse *Pl. Jungh.* p. 343. —  
*Miq. Fl. Ind. Bat.* III, p. 411.

La plante diffère seulement des échantillons des Indes anglaises par les panicules plus grandes et plus lâches et par les marges poilues des gaines foliaires. La troisième glume de l'épillet ou la glumelle inférieure de la fleur première est vide ou contient une fleur rudimentaire ce qui a été remarqué également dans les échantillons du *A. Reynaudiana* Kunth, appartenant, suivant Munro, à la même espèce. Bentham et Hooker cherchent le caractère distinctif entre les genres *Arundo* et *Phragmites* dans la première fleur de l'épillet, hermaphrodite dans *Arundo*, mâle ou rudimentaire dans *Phragmites*. Ce caractère supprimé, on ne comprend pas bien pourquoi ils séparent ces genres. Si l'on tient à les retenir tous les deux, on pourra trouver une différence dans les glumelles inférieures des fleurs fertiles. Celles-ci sont dans le genre *Arundo* bidentées à dents linéaires ayant au milieu entre les dents une petite pointe ou



une arête courte, tandis que les marges portent de longs cils étalés. Dans le genre *Phragmites* au contraire ces glumelles se terminent en une pointe longue et grêle ayant ordinairement la forme d'une arête, tandis que les marges sont dépourvues de cils.

Moeara Tjomas à Buitenzorg (au mois de septembre).

## 27. *Phragmites Trin.*

*Phragmites communis Trin. Fund. Agrost. p. 134* var. *filiformis*. — *Phragmites filiformis Steud. Zoll Cat. p. 55.* — *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 413.* — *Arundo filiformis Hassk. Cat. Bog. p. 17.*

Je n'ai pas vu l'échantillon de Zollinger d'après lequel Steudel a fait la description de son *Phr. filiformis*, ni l'échantillon de Hasskarl, mais il me semble très probable que nous avons affaire à la même forme, surtout parce que le nom que j'ai entendu des indigènes: «*Kossonket*» ressemble beaucoup au nom mentionné par Hasskarl: «*Kasongket*». Pourtant la différence avec les échantillons typiques du *P. communis L.* n'est pas fort grande. Je trouve seulement que les épillets sont moins étroits et moins foncés, caractère qu'on peut remarquer également dans les échantillons des Indes anglaises, déterminés *P. communis L.*

Pelaboean Ratoe, aux bords de la petite rivière Tji Mandiri (au mois de juillet).

## 28. *Eragrostis Beauv.*

*Eragrostis rubens Hochst in Herb. Metz. N. 133.* — *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 391.* forma *effusa* *Miq. l. c.* — *Eragrostis amabilis Steud. Nom. Bot. I, p. 562.* — *Buse Pl. Jungh. p. 348.*

Buse a décrit cette espèce comme *E. amabilis Steud.* supposant que c'était le *Poa amabilis L.* Pourtant il n'est pas clair quelle était l'espèce nommée ainsi par Linné. On fait donc mieux de se servir du nom spécifique *rubens* dérivé de *Poa rubens Lamarck.*

L'espèce ne me semble pas différer beaucoup du *E. megastachya* Link. Suivant Miquel elle est très sujette à la variation, mais la description des formes dans cet auteur n'est pas tout-à-fait exacte, car dans les échantillons authentiques des trois variétés les pédoncules des épillets sont serrulés, caractère qui, suivant Miquel, n'est propre qu'à la variété *scabriuscula*. Les différences se rapportent donc principalement à la panicule plus au moins étalée.

Buitenzorg, à plusieurs localités e. a. à Tjidjerook (aux mois d'octobre, de février, de mars et de mai).

*Eragrostes rubens* Hochst. in *Herb. Metz.* N<sup>o</sup> 133. *Miq. Fl. Ind. Bat.* III, p. 391. forma *contracta* *Miq. l. c.*

Je trouve le caractère principal de cette forme dans les épillets brièvement pédicellés ou presque sessiles. Nos échantillons de février ont environ la hauteur d'un mètre. Les épillets sont un peu plus aigus que dans les échantillons de Junghuhn. Le nombre des fleurs varie dans la même plante entre 4 et 30.

Buitenzorg (aux mois de décembre et de février).

*Eragrostis rubens* Hochstett. in *Herb. Metz.* — *Miq. Fl. Ind. Bat.* III, p. 391. forma *linearis*.

Je n'ai pas trouvé parmi les spécimens nombreux dans l'Herbier de Leide un échantillon aux épillets tellement développés que dans notre plante. Tandis que le nombre des fleurs varie ordinairement entre 10 et 30, ici les épillets en portent 50 à 100. Ainsi ceux-ci au lieu d'être plus ou moins ovales, ont une forme linéaire. Au reste échantillon ne diffère pas de ceux du *E. rubens* var. *effusa*. On trouve des échantillons aux épillets linéaires également dans la variété *contracta*, mais dans ce cas ceux-ci sont brièvement pédicellés et quelquefois sessiles.

Buitenzorg (au mois de décembre).

*Eragrostes pilosa* Pal Beauv. *Agrost.* p. 71. — *Poa pilosa* L. *Sp. p.* 100. — *Poa tephrosanthes* Schult. *Mant.* II, p. 316.



J'ai comparé mes échantillons à des spécimens nombreux de l'Herbier de Leide et je me suis persuadé que c'est bien la même espèce qu'on trouve dans l'Europe méridionale, dans les Indes occidentales et dans les Indes néerlandaises. Les glumelles ne sont que très peu aigües, ce qui explique pourquoi, par Schultes, ces organes ont été appelées *obtusæ* dans le *Poa tephrosantes*. Le nombre des rameaux dans la verticille inférieure de la panicule est très variable; tantôt on en trouve 1—2, tantôt 3—4. C'est à cause de cela que l'espèce a été souvent confondue avec le *E. poaeoides* Pal. Beauv., qui en diffère principalement par les rameaux solitaires de la panicule. On peut ajouter encore que dans la dernière espèce les glumes sont presque égales et ne diffèrent que très peu des glumelles obtuses, aux nervures latérales bien visibles, tandis que dans les échantillons du *E. pilosa* la glume inférieure est beaucoup plus petite et plus étroite que la glume supérieure et que celle-ci est plus petite que les glumelles aigües, aux nervures latérales peu développées.

Buitenzorg (aux mois d'octobre, de décembre et de mars).

*Eragrostis pilosa* Pal. Beauv. var. *verticillata*. — *Eragrostis pilosa* Pal. Beauv. *Agrost.* p. 71. — *Boiss. Fl. Or. V.* p. 581. — *Poa pilosa* L. *Sp.* p. 100. — *Eragrostis verticillata* Roem. et Schult. *Syst. II*, p. 575. — *Buse, Pl. Jungh.* p. 348. — *Miq. Fl. Ind. Bat. III*, p. 394.

Je crois que Boissier a bien fait en réunissant le *E. verticillata* au *E. pilosa*, car suivant Kunth (*Agrost. Syn. I*, p. 328) il n'en diffère que par la panicule plus développée et par l'absence des poils dans les aisselles des rameaux de l'inflorescence et ce sont des caractères très variables. En tout cas ces poils sont bien développés dans les échantillons de Junghuhn déterminés *E. verticillata* par Buse, de manière qu'on peut considérer sans doute comme appartenant au *E. pilosa* ces derniers échantillons et également le notre qui y ressemble parfaitement. Comme les spécimens cités, c'est une plante forte, haute d'en-

viron un mètre. Dans tous les verticilles contiennent 4—5 rameaux dressés avant et étalés après l'anthèse. Puisque les échantillons de Junghuhn ont été trouvés en janvier et les miens en février et que je n'ai pu constater entre les spécimens typiques de *E. pilosa* et ceux de la variété aucune différence que dans la stature de la plante et le développement de la panicule, il ne me semble pas impossible que la variété *verticillata* soit surtout un produit des terrains humides et que les grains desséchés pendant le temps sec développent dans la terre à peine trempée au commencement de la saison pluvieuse le type de l'espèce. Pourtant j'ai aussi un échantillon de cette forme récolté dans le mois de mars, peut-être d'une station moins favorisée.

Buitenzorg (au mois de février).

*Eragrostis unioloides* Nees *ms. in Steud. Glum. I, p. 264.* — *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 391.*

Séparée comme espèce par Nees de la précédente dont elle se distingue à peine par les nervures latérales des glumelles inférieures un peu plus prononcées que dans le *E. rubens*.

Buitenzorg (au mois de mai).

*Eragrostis plumosa* Link. — *Trin. Mem. St.-Petersb. VI, p. 390.* — *Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 394.*

On reconnaît facilement cette belle espèce aux glumelles supérieures qui portent de longs cils étalés. Le nombre des fleurs dans chaque épillet varie beaucoup; dans mes échantillons de Buitenzorg, il y en a ordinairement 4—5, dans ceux de Padang 7—8.

Buitenzorg, Padang (aux mois d'avril et de mai).

## 29. *Centotheca* Desv.

*Centotheca lappacea* Desv. *Journ. Bot. I, 1813, p. 70.* — *Kunth, Agrost. Syn. II, p. 303.* — *Steud. Gramin, p. 116.* —



*Hochst. Flora* 1857, p. 331. — *Miq. Fl. Ind. Bat.* III, p. 398. — *Mars, Grass. v. Nederl. Indië*, t. 16.

Dans cette espèce les épillets contiennent ordinairement deux fleurs complètes accompagnées d'une fleur rudimentaire, tandis qu'une quatrième est indiquée soit par le sommet renflé de la rachille de l'épillet, soit par une petite écaille placée là-dessus. Quelquefois trois fleurs sont bien développées et d'autres fois on ne trouve qu'une fleur complète accompagnée d'une ou de deux fleurs rudimentaires. Toutes les fleurs hermaphrodites ou rudimentaires sont séparées par les divisions assez longues de la rachille et sont plus développées à mesure qu'elles sont placées plus près de la base de l'épillet. Les organes des deux sexes ont le même développement dans la même fleur : on ne trouve pas de fleurs unisexuelles. La glume inférieure a 3 nervures, la glume supérieure en a 5. Dans les glumelles inférieures j'en ai trouvé toujours 7. La fleur inférieure est toujours hermaphrodite et à glumelle inférieure glabre ; la glumelle supérieure a 2 nervures ciliées. La seconde fleur est hermaphrodite ou rudimentaire et ne fait défaut que rarement ; la glumelle inférieure porte aux bords de longs poils à base tuberculée qui, au commencement soyeux, dirigés en haut et cachés en dedans de la glumelle inférieure de la fleur première, se montrent, quand l'épillet s'étale, se raidissent et se dirigent en dehors et en bas. Ces poils s'attachent alors facilement aux vêtements des passants ou à la peau des animaux et les épillets sont arrachés ensuite, secouant leurs graines après quelque temps. La glumelle supérieure a 2 nervures ciliées comme dans la première fleur. D'accord avec Kunth et Steudel j'ai trouvé toutes les fleurs hermaphrodites diandres, tandis que Bentham et Hooker avec plusieurs autres auteurs les déclarent triandres. La troisième fleur plus au moins rudimentaire est à peu près organisée comme la seconde fleur, sauf que toutes les parties florales y sont ordinairement moins développées. J'ai donné ces détails sur l'organisation de l'épillet de cette espèce très commune, parce que les descriptions suivant les autres auteurs

ne s'accordent point du tout et sont toutes plus ou moins inexactes.

Buitenzorg et presque toutes les autres localités (aux mois d'octobre et de mai).

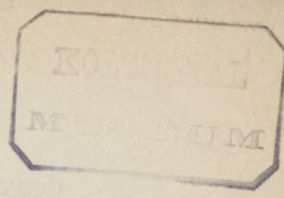
### 30. *Bambusa Schreb.*

*Bambusa verticillata* Bl. in Roem. et Schult. Syst. VII, p. 1326. — Miq. Fl. Ind. Bat. III, p. 416.

Je n'ai vu que rarement les bambous en fleur. Mon échantillon de Batoe Toelies était difficile à reconnaître étant récolté d'une tige cassée dont l'inflorescence était à moitié desséchée. Après j'ai reçu un meilleur exemplaire de Buitenzorg.

Batoe Toelies (au mois d'avril); Buitenzorg (au mois de février).





# ÉTUDES SUR DES ALGUES DE L'ARCHIPEL MALAISIEEN.

PAR

MADME. A. WEBER — VAN BOSSE.

---

## I.

TRENTEPOHLIA SPONGOPHILA n. sp. et STRUVEA DELICATULA Kütz.  
(Cladophora? anastomosans Harv.)

Avec deux planches.

Dans les „Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost-Indien”<sup>1)</sup> a paru, signé du nom de mon mari et de moi, un article sur la symbiose entre algues et éponges où entre autres quelques faits nouveaux pour les phycologues ont été mentionnés. Comme cet ouvrage à cause de son caractère essentiellement zoologique n’attirera probablement guère l’attention des botanistes, j’ai cru pouvoir publier encore une fois la partie plus essentiellement botanique de cet article dans ce journal ci, surtout puisque j’aurai l’occasion dans les pages suivantes de m’arrêter plus longuement sur quelques points de moindre intérêt pour les zoologues auxquels cet ouvrage des „Zoologische Ergebnisse etc” est plus particulièrement destiné.

Aux cas connus de symbiose entre algues et éponges nous avons pu en ajouter trois trouvés par nous dans nos voyages aux îles Malaisiennes.

L’un de ces trois cas fut trouvé dans de l’eau douce, les

---

1) Zoolog. Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost-Indien, herausgeg. von Max Weber. Leiden. E. J. Brill 1890.



deux autres dans la mer. Tous trois sont des cas de symbiose, mais l'algue qui mène une vie en commun avec l'éponge d'eau douce profite de son hôte et cette symbiose prend déjà la forme de parasitisme, mais d'un parasitisme peu exigeant, car l'éponge ne souffre pas visiblement des dommages que lui cause l'algue <sup>1)</sup>.

L'algue marine mène une véritable vie en commun avec l'éponge mais les deux associées s'influencent mutuellement d'une manière extraordinaire qui va si loin que toutes deux perdent à un moment donné leur habitus ordinaire. Tantôt c'est l'éponge qui prédomine, tantôt c'est l'algue; c'est un cas très curieux de symbiose entre algues et éponges et qui nous a permis d'en tirer des conclusions pour d'autres algues symbiontes savoir pour les représentants du genre *Spongocladia* Aresch.

*Trentepohlia spongophila* n. sp.

Dans le lac majestueux du vieux volcan de Manindjau pousse à divers endroits sur les pierres des bas fonds une éponge qui n'est autre chose que l'*Ephydatia fluviatilis* Gray si répandu en Europe. L'éponge est exposée à la lumière du jour, voire même aux rayons du soleil, mais au lieu d'avoir une couleur verte propre à l'*Ephydatia* en Europe, elle a en majeure partie une couleur gris jaune. La couleur verte ne fait pourtant pas absolument défaut, car parmi les morceaux incolores furent trouvés des morceaux d'une couleur verte intense, laquelle induisit le chasseur indigène que nous avons avec nous, à parler constamment d'éponge verte, quand il fut envoyé au lac pour en retirer des morceaux d'éponges garnis d'algues.

La couleur verte provenait de taches vertes bien définies qu'on remarquait sur l'éponge, mais ces taches pouvaient être si nombreuses que tout le morceau d'éponge en était coloré. On trouvait ces taches surtout dans le voisinage des oscules,

---

1) Pour un exposé détaillé sur la symbiose nous renvoyons à l'article qui a paru dans les »Zoologische Ergebnisse etc».



mais en brisant un morceau d'éponge on remarquait qu'elles ne faisaient pas défaut à l'intérieur de l'Ephydatia. D'après nos connaissances des algues qui vivent en symbiose avec des éponges d'eau douce, nous nous attendîmes à trouver des algues unicellulaires (Zoochlorelles), comme cause de la couleur verte de l'éponge, mais notre surprise fut grande quand une algue filamenteuse se fit connaître comme l'hôtesse de l'Ephydatia. Les algues unicellulaires faisaient même absolument défaut à l'exception des Diatomées, cosmopolites rencontrées toujours partout. D'autres algues se trouvaient dans l'éponge comme le Merismopodia, le Scenedesmus, des Oscillaires, le Pithophora etc., mais leur présence était accidentelle; l'algue toujours trouvée quand l'éponge avait une tache verte, c'était notre algue filamenteuse déterminée pour un représentant de la famille des Trentepohliacées Hansg.<sup>1)</sup> et du genre Trentepohlia Mart. (Chroolepus Ag.)

Notre Trentepohlia se distingue avant tout des autres espèces de ce groupe par le choix du lieu où il s'implante, il est sauf erreur, le premier exemple parvenu à notre connaissance d'une algue d'eau douce d'un ordre si élevé, vivant en symbiose avec un représentant du règne animal. On a trouvé, il est vrai des Trentepohlia sur des coquilles de limaçon mais on ne saurait définir cette association là du nom de symbiose; l'algue se sert seulement des coquilles comme point d'appui.

Comme nous l'avons déjà fait remarquer, l'algue forme des taches vertes, qui étudiées au microscope paraissent être constituées de filaments verts, qui se ramifient et s'entrelacent à la manière des Trentepohlia.

On éprouve d'abord quelque difficulté à s'orienter dans cet amas de cellules, qui forment souvent une couche parenchymateuse assez épaisse autour des aiguilles de l'éponge. Les points où les jeunes algues commencent à se développer sont aussi les seuls propres à l'étude de la ramification. On trouve facilement ces endroits à l'aide d'un léger grossissement.

---

1) *Hansgirg*: Prodrömus einer Algenflora von Böhmen Erster Theil p. 85.



L'étude multipliée d'individus démontre que la formation du thalle commence souvent par un filament dont les cellules sont longues et comparativement très minces et qui rampent le long d'une aiguille de l'éponge en écartant les cellules du tissu de cette dernière. Nous avons même remarqué une cellule qui avait une longueur de  $85 \mu$  sur une largeur de  $6,4 \mu$  mais nous nous hâtons d'ajouter que c'est la seule cellule remarquée par nous qui eût une telle longueur. Ces longues cellules peuvent se ramifier; on voit alors apparaître d'abord une petite protubérance qui s'allonge et se sépare ensuite de la cellule-mère par une cloison. Toutes ces cellules se cloisonnent plus tard en s'élargissant un peu, mais ces divisions secondaires se font sans aucune règle apparente. On remarque un filament avec quatre ou six cellules de grandeur à peu près isodiamétrique et à côté de ces dernières une cellule beaucoup plus longue. La longueur de ces petites cellules est en moyenne de  $9 \mu$  sur une largeur de  $7.2 \mu$ .

Les cellules isodiamétriques donnent naissance à leur tour à des ramules qui s'allongent en se divisant. Toutes ces cellules égales entre elles peuvent se ramifier dans toutes les directions et de la manière décrite et dessinée par Wille <sup>1)</sup> pour le *Trentepohlia umbrina*, mais de prédilection elles enveloppent quelques aiguilles de l'éponge et forment un tissu parenchymateux.

On peut remarquer sur la fig. 1 de la planche XVI que les aiguilles sont très grandes en comparaison de l'algue. La figure représente un jeune thalle.

Quand les longues cellules se divisent, leur parois jusqu'alors très minces s'épaississent et l'on peut distinguer dans la membrane des couches différentes, qui ont une tendance à se gélinifier, procédé par lequel quelques cellules se détachent quelquefois de la plante-mère.

Les cellules contiennent un beau chromatophore situé contre la paroi. Dans les longues cellules on remarque très aisément à l'aide de la coloration avec de l'hématoxyline un petit noyau rond suspendu au milieu de la cellule et quelques

1) Wille: Om Svaermecellerne hos Slaegten Trentepohlia. Botaniska Notiser. 1878 N°. 6.



petits grains qui se colorent en bleu par l'iode et la chlorure de zinc iodé. Après la division en petites cellules, ces grains augmentent rapidement jusqu'à colorer sous l'influence de l'iode tout le contenu de la cellule d'un bleu grisâtre et diffus, car ces granules sont extrêmement petits; isolés, on aurait de la peine à distinguer leur coloration. Dans les exemplaires vivants, étudiés par intervalle durant trois semaines passées aux bords du majestueux lac de Manindjau, nous n'avons jamais rien remarqué d'une couleur rougeâtre des cellules due à des gouttelettes d'hématochrome. Parmi les échantillons séchés recueillis au mois de Juin nous avons trouvé, au mois de Juillet de l'année suivante, dans quelques cellules deux ou trois gouttes d'une couleur pourpre et même deux ou trois cellules qui avaient une teinte uniforme et roussâtre.

Une après-midi à trois heures nous avons observé la sortie des zoospores des cellules qui s'étaient transformées en sporanges. Les zoospores sortaient en masse; nous en avons vu des centaines; tous les sporanges d'une même plantule semblaient atteindre la maturité en même temps. Pour autant qu'on pouvait le compter, le nombre des zoospores ne semblait pas excéder douze pour chaque sporange.

Elles étaient oviformes, avaient un rostre hyalin avec deux cils, un chromatophore, un noyau et quelques granules dans la partie postérieure. Elles se mouvaient avec grande rapidité; nous n'avons pas pu constater leur copulation, mais ceci n'implique nullement que les zoospores ne copulent pas dans des conditions plus normales que celles où elles se trouvaient dans notre primitive chambre d'étude à Manindjau.

Des échantillons conservés dans de l'alcool ont démontré que la formation des zoospores ou gamètes (?) commence par la division du contenu des cellules isodiamétriques. Nous n'avons pu remarquer un ordre sévère dans ces divisions, mais toujours on pouvait démontrer au moyen de l'hématoxyline un noyau dans chaque partie divisée. Il est très probable qu'à un moment donné toutes les petites cellules peuvent se transformer en sporanges; nous avons trouvé des filaments entiers à courtes cel-



lules qui étaient vides et qui avaient une petite ouverture par laquelle les zoospores s'étaient échappées.

Ainsi que plusieurs autres représentants du genre *Trentepohlia*, notre algue peut aussi se multiplier par des cellules qui se détachent de la plante par la gélification de la surface extérieure de la membrane. Probablement c'est le courant d'eau circulant dans les éponges qui entraîne ces cellules; on remarque souvent de jeunes thalles dispersés dans le tissu de l'éponge. Ces thalles proviennent ou des zoospores, ou, ce qui nous paraît plus probable en comparant la grandeur des cellules, de ces cellules détachées décrites plus haut. fig. 2.

Nous n'avons pu constater la présence d'Akinètes; nous n'avons osé décider si les cellules roussâtres remarquées sur les exemplaires séchés devaient être rangées dans cette catégorie.

L'épaisseur de leur paroi n'excédait pas celles des autres cellules qui se détachaient par voie de gélification.

*Trentepohlia spongophila.*

Alga Ephydatiam fluviatilem, spongiam aquae dulcis incolens, cellulis vegetativis longis, postea sese dividendis et cellulis generativis prope isodiametricis fila formans; repens, circa acos spongiae thallum cohaerentem constituens, sive in spongiam ramificans.

Ramificatione irregulari.

Contento viride, chromatophoro magno, membranae imposito et nucleo uno.

Zoosporis biciliatis sive gametis? sive cellulis liquidificatione membranae externae liberatis propagans. Copulatione adhuc nondum observato.

Longitudo cellulae vegetativae usque ad 85  $\mu$ .

Latitudo cellulae vegetativae pluraliter 5,5  $\mu$ .

Longitudo cellulae generativae pluraliter 9  $\mu$ .

Latitudo cellulae generativae pluraliter 7.2  $\mu$ .

Habitat lacum Manindjau in insula Sumatra.

Notre algue est une espèce nouvelle de *Trentepohlia*, voisine



des *Tr.* de *Baryana* (Rbh.) Wille et *Tr. viridis* (Kütz.) Wille. Elle se distingue de ces deux algues par la petitesse de ses cellules et du *Tr. Willeana* Hansg. par sa ramification sans ordre aucun. Elle se distingue de tous les *Trentepohlia* aquatiques, réunis par Hansgirg dans le sous-genre des *Leptosira* par ce fait curieux et intéressant, qu'elle vit en symbiose avec une éponge, à cause de cela nous proposons le nom spécifique de *Trentepohlia spongophila*.

2. *Struvea delicatula*. Kütz. (*Cladophora?* anastomosans Harv.)

Dans les pages précédentes nous avons décrit le premier cas connu d'une symbiose entre une éponge d'eau douce et une algue d'un ordre élevé; des associations semblables entre algues supérieures et éponges marines sont connues depuis longtemps.

Dans notre article sur de nouveaux cas de symbiose nous avons donné un résumé de ces cas divers; aussi nous n'y reviendrons plus ici, nous contentant de rappeler au souvenir des botanistes qui se sont moins spécialement occupés de cette question, que ce fut Areschoug qui découvrit la vie en commun d'algues et d'éponges. Cet auteur fit connaître en 1853 un nouveau genre d'algues nommé *Spongocladia*, qu'il tenait de l'île Maurice et au sujet duquel il entretenait d'abord des doutes, se demandant si c'était une éponge ou bien une algue. Il se décida pourtant en faveur de la nature d'algue de son échantillon auquel il donna le nom de *Spongocladia vaucheriaeformis* Aresch.

Après Areschoug, Lieberkühn, Carter, F. E. Schulze, von Lendenfeld, Semper et de Marchesetti ont fait connaître plusieurs autres cas de symbiose entre algues marines supérieures et éponges, parmi lesquels le cas de Semper et de Marchesetti a pour nous un intérêt particulier, puisque c'est, comme le nouveau cas que nous avons à décrire, un cas précieux de symbiose pour démontrer l'influence que l'algue subit de l'éponge dans laquelle elle vit. L'algue de cette association a été décrite par Hauck <sup>1)</sup> qui lui a donné le nom de *Marchesettia*.

1) Hauck: Cenni sopra alcune Alghe dell' Oceano Indico. Atti del Mus. Civ. di stor. nat. Trieste vol. XII. 1884.



Nous avons trouvé une éponge du genre *Halichondria* menant une vie en commun avec le *Struvea delicatula* Kütz. (*Cladophora*? *anastomosans* Harv.) et dans cette association les deux organismes s'influencent mutuellement.

Sur les bancs de corail qui entourent à plusieurs endroits l'île de Florès nous avons remarqué des couches denses et épaisses, qui, considérées à l'oeil nu, consistaient de filaments intriqués, verts et rigides au toucher. Ces couches avaient de curieuses petites élévations, qui rappelaient les protubérances mamelonnées d'une espèce d'*Halichondria*. C'étaient comme des monticules et de minuscules vallées.

Dans les élévations on remarquait par ci par là de petits trous qui ressemblaient parfaitement aux oscules des éponges. Depuis que les naturalistes éminents dont il a été question plus haut nous ont fait connaître plusieurs éponges marines qui vivent ensemble avec des algues, il est naturel qu'en voyant ces couches nous pensions à un cas analogue de symbiose entre une éponge et une algue.

En les étudiant superficiellement au microscope, des aiguilles d'éponge furent découvertes entre les filaments qui constituaient la plante. C'était pour nous la preuve que nous avions un nouvel exemple d'un fait connu sous les yeux, il nous tardait seulement de connaître l'éponge et la plante dont l'association produisait les couches curieuses.

Dans le voisinage de ces couches sur les mêmes bancs de corail poussait le *Struvea delicatula* Kütz. 1). L'idée nous vint que cette algue était peut-être la même que celle qui vivait en symbiose avec l'éponge.

Dans l'espoir de pouvoir résoudre cette question plus tard, plusieurs morceaux de l'algue et de l'éponge furent conservés dans de l'alcool et, après notre retour en Hollande, soumis à des recherches minutieuses.

Le thalle bien connu du *Struvea delicatula* consiste d'un long pédicelle unicellulaire, qui se cloisonne à sa base en émettant

1) Voir Murray and Boodle: A structural and systematic account of the genus *Struvea*. *Annals of Bot.* vol. II. 1888—1889.



plusieurs filaments, dont quelques-uns s'allongent, se dressent verticalement et deviennent des plantules égales à la plante-mère. D'autres filaments issus du même pédicelle rampent horizontalement en diverses directions parmi les filaments verticaux et représentent un rhizome, qui peut émettre d'autres filaments verticaux.

Le pédicelle du *Struvea* peut atteindre une longueur considérable avant de se ramifier à son sommet, où après s'être séparé par une cloison, il émet des branches opposées, qui portent à leur tour des ramules de deuxième et de troisième ordre, toutes strictement opposées et souvent soudées ensemble à l'aide de tenacula. Et non seulement les ramules d'une seule plante dessoudent, mais celles-ci peuvent aussi se souder avec des ramules de plantes voisines, d'où il suit que la partie supérieure de tous les *Struvea* d'un même endroit est entrelacée et forme une masse touffue et douce au toucher. Les branches anastomosées ressemblent à des filets fragiles à mailles irrégulières.

Après cette courte digression revenons à notre algue qui formait avec l'éponge des couches accidentées. En les étudiant au microscope l'éponge fut reconnue pour un représentant du genre *Halichondria*; l'algue avait de longs filaments tubuleux divisés çà et là par une cloison et portant parfois une ramule isolée. Les filaments et les ramules présentaient souvent des tenacula, organes décrits par M. M. Murray et Boodle pour le genre *Struvea* et pour le genre *Spongocladia*. Les filaments étaient entrelacés entre eux, mais aussi entourés par le tissu spongieux de l'*Halichondria*, qu'ils perçaient à leur tour en élargissant les canaux de l'éponge. Quelque étendue que fût la couche d'éponge et d'algue réunies, partout l'algue présentait le même habitus.

La membrane des filaments tubuleux s'était à plusieurs endroits épaissie et même à tel point que le lumen de la cellule en était presque bouché. Notre algue entière ressemblait parfaitement au *Spongocladia vaucheriaeformis* Aresch.

Notre supposition que le *Struvea delicatula* serait l'algue de l'association que nous avons sous les yeux ne fut donc pas ju-



stifiée au premier abord, car la belle ramification caractéristique de cette algue faisait partout défaut. Nous avons cependant remarqué dans nos échantillons à l'alcool deux fragments qui différaient extérieurement un peu des autres. L'algue et l'éponge avaient formé une petite colonne couronnée d'une touffe de filaments courts, ramifiés, anastomosés et doux au toucher. Dans cette touffe nous reconnûmes immédiatement le *Struvea delicatula* et, en les étudiant avec soin, nous pûmes suivre les filaments qui se branchaient à la manière du *Struvea* dans l'éponge et constater qu'ils étaient égaux *sous tous les rapports* aux autres filaments entourés du tissu spongieux. Les filaments qui n'étaient pas parvenus à se libérer du tissu spongieux gardaient dans tout leur parcours une forme tubuleuse et portaient des ramules isolées; ce n'est qu'en sortant de l'éponge que le branchement caractéristique du *Struvea* reparut.

Sur la planche XVI fig. 3 est représentée la petite colonne formée par l'algue et l'éponge. Cette petite colonne est remarquable pour l'*Halichondria*, car les représentants de ce genre forment en général de petites protubérances plus ou moins pointues; c'était bien l'algue qui avait forcé l'éponge à prendre cette forme peu commune pour les *Halichondria*.

La fig. 4 représente une partie d'une coupe transversale d'une pareille colonne et montre que le tissu de l'éponge est bien étroitement lié à l'algue et vit au dedans de la colonne entre les filaments de cette dernière.

Mais à la fin l'éponge ne suivait plus l'algue, dont les filaments débarrassés du tissu spongieux se ramifiaient immédiatement de la manière décrite pour le *Struvea delicatula*.

Récemment M. M. Murray et Boodle ont publié un article sur le genre *Spongocladia* <sup>1)</sup>. En comparant les descriptions des représentants différents de ce genre avec le *Struvea delicatula* on est frappé de la ressemblance extraordinaire entre le *Spongocladia* et les filaments tubuleux dépourvus de ramification du *Struvea*.

1) *Murray et Boodle*: On the structure of *Spongocladia*. *Ann. of Botany* vol. II 1888—1889.



Avant de me prononcer définitivement dans cette question intéressante j'ai étudié à Londres les échantillons authentiques qui ont servi de base aux recherches des deux auteurs cités. Qu'on me permette de remercier ici M. M. Murray et Boodle de leur gracieux accueil et de l'empressement avec lequel ils ont mis leurs échantillons à ma disposition. Je suis surtout très obligée à M. Murray, qui d'abord s'est refusé de croire à la transformation du *Struvea* mais a fini par se laisser convaincre par l'évidence.

Le premier résultat de cette investigation fut que sans aucun doute la forme que revêt le *Struvea* dans l'éponge ressemble parfaitement aux filaments du *Spongocladia vaucheriaeformis* Aresch. C'étaient les mêmes tubes avec leurs branches irrégulières, leur cloisonnement vague, suivi d'un long pédicelle unicellulaire. Dans les échantillons séchés on remarquait que la membrane du *Struvea*, plutôt mince à l'état libre s'épaississait dans l'éponge jusqu'à boucher le lumen de la cellule; en outre la structure de la membrane est en parfait accord avec la description donnée par Areschoug <sup>1)</sup> et par Murray et Boodle <sup>2)</sup> pour le *Spongocladia*. On retrouve dans la membrane des échantillons séchés du *Struvea* les mêmes stries et fibres longitudinales que dans les échantillons séchés du *Spongocladia* conservés au British Museum. Dans les échantillons du *Struvea* conservés à l'alcool, la structure de la membrane est moins distincte; c'est pourquoi on ne la remarque pas dans la fig. 4 faite d'après des échantillons conservés dans de l'alcool; pour ne pas embrouiller cette figure, les tubes de l'algue sont simplement désignés en négligeant la structure de la membrane.

La parfaite identité du *Struvea delicatula* vivant en association avec un *Halichondria* et du *Spongocladia vaucheriaeformis* quant à ce qui concerne la structure microscopique est bien prouvée par les fig. 1 et 3 Planche XVII, dessinées toutes deux à l'aide de la chambre claire. Le *Struvea* est dessiné d'après du matériel à l'alcool; le *Spongocladia* provenant de l'herbier du Bri-

1) *Areschoug*: Ofversigt af Kongl. Vet. Akad. Forh. Stockholm. 1853 N°. 9.

2) Murray et Boodle. Ann. of Bot. vol. II pag. 171.



tish Museum est dessiné d'après un échantillon séché. On remarque déjà avec ce faible grossissement que la membrane de ce dernier est plus grosse que celle du *Struvea*. La fig. 2 représente un morceau de *Struvea* dessiné de même au moyen de la chambre claire mais d'après un échantillon séché et avec un plus fort grossissement dans l'intention de faire voir les stries longitudinales et la membrane épaissie. Ces deux particularités constituent, comme M. Murray a eu la bonté de me faire remarquer, deux traits caractéristiques du genre *Spongocladia*.

Les deux autres figures représentent l'une le *Spongocladia neo-caledonica* Grun. dans Murray et Boodle, l'autre le *Spongocladia dichotoma* Murr. et Boodle (*Spongodendron dichotomum* Zan.). Quoiqu'il existe plusieurs points de rapport entre ces algues et notre *Struvea*, les différences sont grandes, puisqu'elles ont déterminé MM. Grunow et Murray et Boodle à créer pour ces algues deux espèces nouvelles. En étudiant les *Spongocladia neo-caledonica* et *dichotoma* et en les comparant avec notre *Struvea*, l'idée se présenta pourtant à notre esprit si une autre espèce d'éponge ne saurait induire le *Struvea* à se transformer encore — d'ailleurs il ne faut pas oublier que le *Struvea delicatula* est une plante extrêmement variable et qui revêt des formes diverses dans les divers habitats où elle s'est fait connaître, formes qui sont souvent très embarrassantes pour le naturaliste.

La forme extérieure de nos plantes diffère beaucoup. Les *Spongocladia* du British Museum sont tous trois des corps droits, solides et ramifiés en comparaison des couches mamelonnées de l'île de Florès, dont seuls les petits mamelons et les rares colonnes rappelaient tant soit peu la forme ramifiée des membres du genre *Spongocladia*. Mais aussi l'éponge avec laquelle le *Struvea* vit est différente des autres éponges. Dans les petites colonnes le *Struvea* est aisément parvenu à se libérer du *Hali-chondria*, lequel dans les couches, tout en n'attaquant aucune des facultés vitales de l'algue, la tient pourtant prisonnière et en empêche la ramification normale. Pour le *Spongocladia vaucheriaeformis* le cas est autre; l'éponge, le *Reniera fibulata*, en gardienne jalouse coiffe l'algue d'un petit toupet de tissu spon-



gieux et ne lui permet nulle part de s'affranchir. L'innocuité de cette relation pour l'algue est bien prouvée par ce fait curieux que Areschoug<sup>1)</sup> a découvert des corps reproducteurs dans les tubes du *Spongocladia vaucheriaeformis*, découverte confirmée et retrouvée par Murray et Boodle<sup>2)</sup>.

Nous sommes convaincus que le *Spongocladia vaucheriaeformis* est une forme anormale d'une algue connue. La ressemblance parfaite avec notre *Struvea* de l'île de Florès parlerait certainement en faveur de la supposition que l'algue dont le *Spongocladia vaucheriaeformis* est une forme particulière, serait le *Struvea delicatula*. Nous croyons que des investigations ultérieures prouveront que le genre *Spongocladia* devra être éliminé et qu'il ne pourra être maintenu qu'avec cette restriction qu'il ne représente qu'un état spécial d'une ou de plusieurs algues.

Souvent le doute s'est glissé dans notre esprit quant à savoir si la place consignée au *Struvea delicatula* dans le système naturel des algues était bien juste. Harvey<sup>3)</sup> en nommant cette algue *Cladophora? anastomosans* recommande déjà d'avance de la prudence au lecteur. Kützing<sup>4)</sup> semble n'avoir pas douté de sa détermination; son échantillon provient de la Nouvelle-Calédonie, ce qui n'est peut-être pas sans signification pour le *Spongocladia néo-caledonica*. Murray et Boodle<sup>5)</sup> ont maintenu le *Struvea delicatula* dans le genre *Struvea* mais avec hésitation. Dernièrement Askenasy<sup>6)</sup> a démontré la grande ressemblance du *Cladophora? anastomosans* avec le *Microdictyon*.

Je pense que dans l'état actuel de nos connaissances la prudence est la meilleure conseillère et en désignant notre algue par le nom de *Struvea delicatula* j'ai suivi la nomenclature du digne Nestor des Phycologues. Dans cet article j'ai voulu simplement appeler l'attention des explorateurs des mers intertro-

1) *Areschoug*: Ofversigt af Kongl. Vetensk. Akad. Forhandl. Stockholm 1853.

2) *Murray et Boodle*: Ann. of Bot. Vol. II p. 172.

3) *Harvey*: Phyc. Austr. Tab. CI.

4) *Kützing*: Tabulae Phyc. tome XVI. tab. 2.

5) *Murray et Boodle*: Ann. of Botany. vol. II. pag. 277 et 278.

6) *Askenasy*: Algen der Gazelle. pag. 5.



picales sur ce fait intéressant et constaté que le *Struvea delicatula* Kütz. peut se transformer par une vie en commun avec une éponge du genre *Halichondria* en une algue qui ressemble parfaitement au *Spongocladia vaucheriaeformis* Aresch.

Sur le troisième cas de symbiose trouvé par nous dans l'Archipel Malaisien je ne m'arrêterai pas longtemps ici, vu qu'il y a très peu à dire sur l'algue de cette association.

Comme nous l'avons fait voir dans notre article sur la symbiose on trouve bon nombre d'animaux marins qui vivent en association avec des algues unicellulaires jaunes „Zooxanthelles”, mais le nombre d'animaux marins qui mènent une vie en commun avec des algues unicellulaires vertes est relativement très petit. A ce nombre nous avons pu en ajouter un.

Dans la baie de Bima (île de Sumbawa) nous remarquâmes sur un îlot, situé au milieu de la baie et nommé Poulau Kambing, des mares d'eau que le flux y avait laissées. La surface de l'eau était couverte d'une mince couche verte qui fut recueillie dans la supposition qu'elle consistait en petites algues globuleuses. Observées sous le microscope, ces soi-disant algues se trouvèrent être des Noctiluques remplies de petits corps verts. Il était impossible d'étudier les corps verts sur place; cela n'eut lieu qu'après notre retour dans la patrie d'après des échantillons conservés dans de l'alcool.

Ainsi conservés ces petits corps, quoique incolores aujourd'hui, avaient gardé une forme sphérique dont le diamètre était en général de  $2,5 \mu$  matériaux d'alcool. Parmi ces petits corps ronds nous en trouvâmes par ci par là qui avaient un diamètre de  $3,6 \mu$ , et qui n'étaient plus ronds, mais un peu allongés, d'autres enfin qui avaient une forme ovale très prononcée. Finalement nous remarquâmes, isolés parmi les autres, de petits corps qui étaient toujours collés deux par deux, l'un contre l'autre. Nous croyons voir dans cette diversité de configuration des corps verts, les uns petits et ronds, les autres plus grands et allongés jusqu'à prendre une forme ovale, enfin d'autres encore accouplés deux par deux, une série qui finit par une divi-



sion. Traité au chlorure de zinc iodé tout le contenu de ces corps verts prit une couleur bleu très pale et par la coloration avec de l'hématoxyline un petit noyau se fit apercevoir au milieu; d'où nous concluons que ces corps verts sont des cellules et de vraies algues unicellulaires.

Je crois que ces algues appartiennent au genre des Zoochlorelles; je n'ai du moins remarqué aucun trait distinctif qui m'autoriserait à placer ces algues dans un autre genre; mais il faut convenir que nous ne savons que très peu encore quant à notre algue, et que des expériences faites avec des échantillons vivants peuvent seules décider la question de savoir à quel genre appartient l'algue unicellulaire des Noctiluques de Bima?

---

## EXPLICATION DES FIGURES.

### Planche XVI.

**Fig. 1.** Figure combinée d'un morceau de l'*Ephydatia fluviatilis* avec quelques filaments du *Trentepohlia spongophila*. Pour ne pas embrouiller la figure une partie du tissu spongieux n'a pas été dessinée. Les aiguilles de l'éponge sont enveloppées par le *Trentepohlia* dont les filaments ont déplacé en partie les cellules de l'éponge.

v. cellule végétative oblongue avec noyau visible.

p. sporanges; quelques uns sont encore remplis de zoospores, d'autres sont déjà vides.

g. cellules courtes abondamment remplies de granules.

s. tissu de l'éponge.

**Fig. 2.** Jeunes états de *Trentepohlia spongophila* comme on en trouve dans le tissu spongieux; sur les cellules qui se sont détachées de la plante-mère on remarque encore les traces de la couche extérieure de la membrane laquelle s'est gélifiée.

**Fig. 3.** Un morceau d'*Halichondria* avec *Struvea*. Grandeur naturelle. A droite l'éponge et l'algue réunies ont pris la forme d'une colonne dont le sommet consiste exclusivement de filaments d'algue.

**Fig. 4.** Partie d'une coupe transversale d'une colonne d'*Halichondria* et

de *Struvea*. Entre les filaments de l'algue on voit l'éponge avec ses spicules et son système de canaux. Les longs filaments d'algue consistent exclusivement des pédicelles du *Struvea*, dont on peut suivre la ramification quand le filament, voyez la fig. 5 s'exhausse en dehors de l'éponge.

**Fig. 5.** Filament de *Struvea* lequel s'est exhaussé en dehors de l'éponge.

### Planche XVII.

**Fig. 1.** Filament du *Struvea delicatula* Kütz. préparé hors de l'éponge, dessiné à la chambre claire, matériaux d'alcool. Gross. de 25 diam.

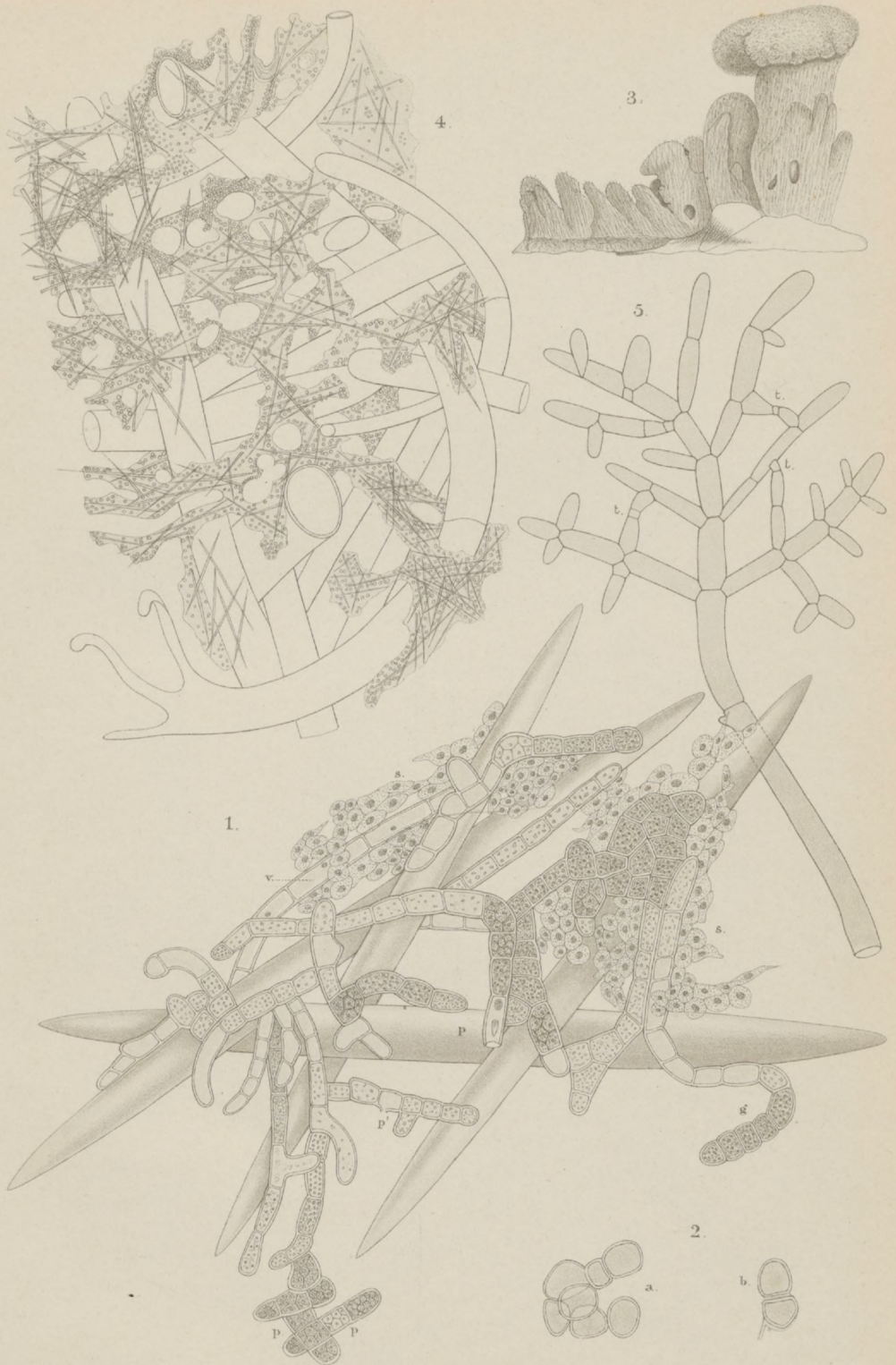
**Fig. 2.** Fragment d'un filament du *Struvea delicatula* Kütz. échantillon séché. Gross. de 37 diam.

**Fig. 3.** *Spongocladia vaucheriaeformis* Aresch. dessiné à la chambre claire; Gross. de 25 diam. Echantillon séché provenant de l'herbier du British Museum.

**Fig. 4.** *Spongocladia neo-caledonica* Grün. dans *Murray* et *Boodle* dessiné à la chambre claire; Gross. de 25 diam. Echantillon séché provenant de l'herbier du British Museum.

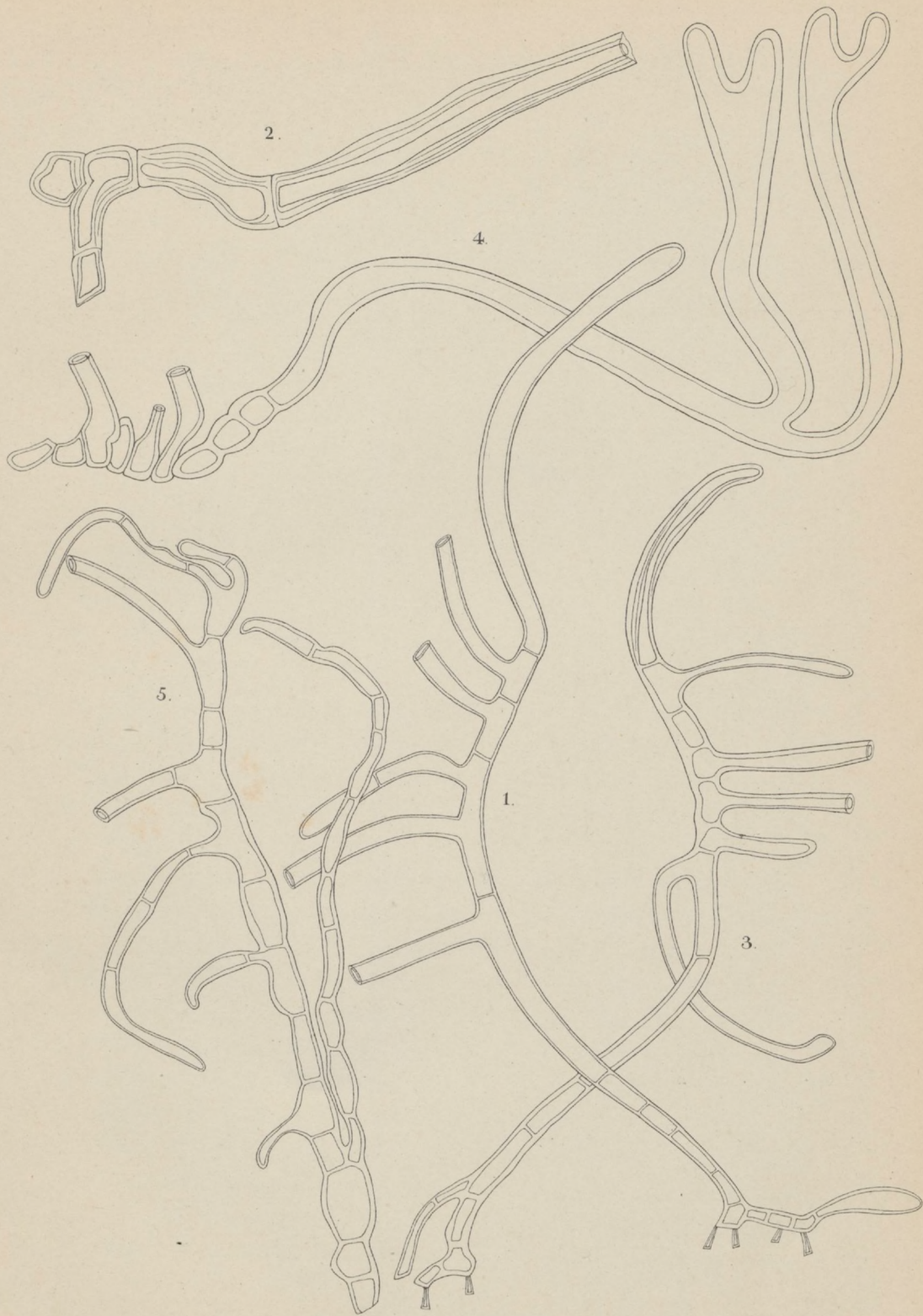
**Fig. 5.** *Spongocladia dichotoma* Murr. et *Boodle* dessiné à la chambre claire; Gross. de 25 diam. Echantillon séché provenant de l'herbier du British Museum.















# ON THE STEM-STRUCTURE OF IODES TOMENTELLA MIQ. AND CERTAIN OTHER PHYTOCRENEAE.

BY

B. L. ROBINSON.

---

While, owing to the anomalous structure of their wood, even the obscure genera of the *Bignoniaceae* have been the subject of detailed research, the almost equally remarkable group of the *Phytocreneae* is anatomically known only in the single genus *Phytocrene*. Here indeed the anomalies of the secondary thickening are so striking as to render a comparative study of other members of the family a subject of much interest, and the fact that no one has hitherto entered this tempting field of research can only be due to the rarity of the plants in question, and the difficulty in Europe of obtaining proper material of them. It is therefore with feelings of particular obligation, that I here express my warmest thanks to the Count of SOLMS-LAUBACH and Dr. TREUB for the material of *Iodes tomentella* Miq., *I. ovalis* Bl., and *Natiatum herpeticum* Ham. from which the following observations have been made. Of the *Iodes*-species just named, the material at my disposal consisted of specimens from the Garden of Buitenzorg, which were sent to me in alcohol. They embraced not only all stages in the secondary thickening up to a diameter of 1.2 cm. but also furnished a number of vegetative points, which were



of much interest as well in connection with the problematic morphology of the tendrils, as in showing the mode of origin of the anomalous structure of the wood. Of *Natiatum herpeticum* Ham. from Bengal my entire alcoholic material consisted of a small portion of a stem 1 cm. in diameter from Kew. Younger stems however in a dried state I have had from the Berlin Herbarium. Of *Pyrenacantha scandens* Harv. of South Africa I have seen only dried stems of small size also from the Berlin Herbarium. These however treated with proper reagents and sectioned showed very well the most important features in the structure of the wood.

As it will often be necessary, in treating these related plants, to refer to the anatomy of *Phytocrene*, and as much of the interest of the following pages depends upon the comparative view of the group, a brief résumé of the chief anomalous features of *Phytocrene* <sup>1)</sup>, and the special terminology applied to them may not be out of place.

With the first appearance of secondary thickening in a *Phytocrene*-stem, a regular, circular cambium-ring is formed, which gives off on its inner side an even, narrow ring of xylem-elements, differing histologically from all the xylem which is subsequently formed. The elements of this ring of wood („Ringholz”) <sup>2)</sup> are narrow, pitted vessels and blunt, septate fibre-cells. After the ring has attained a breadth of 6—10 cells, a small amount of phloem having at the same time been given off outwards, there occurs a sudden change in the cambial products, and the cambium quickly loses its circular contour becoming strongly lobed. This lobing is due to the fact that from certain definitely situated portions of the cambium

---

1) For more detailed accounts of the anatomy of this genus the reader may be referred to *Mettenius*, Beiträge zur Botanik pp. 50—61; *de Bary*, Verh. Anat. pp. 591—3; and the author's Beiträge z. Kennt de Stammanat. v. *Phytocrene macrophylla* Bl., Botan. Zeit. Oct. 1889.

2) With a hope of facilitating reference, the German terminology, adopted in the author's description of *Phytocrene macrophylla*, will be occasionally given in the course of this paper.



abundant xylem of a comparatively hard and firm nature is given off, while the intermediate portions of the cambium produce in general only parenchymatous elements of smaller size. The firm wood of the prominences („Zackenholz”) consists of remarkably wide, pitted ducts, tracheids, and wood-parenchyma. The soft wood of the intermediate areas („Holzausfüllung”) is made up of spindle-shaped groups of cells, each group being the product of a single cambial cell-division. These groups are of two distinct forms or rather sizes; the larger consist of 5—9 cells and are always considerably longer than the smaller, which contain but 1—3 slightly narrower cells. Outward from the wood-prominences the cambium gives off a phloem which is, in its greater part, destitute of hard elements and resembles more or less the soft xylem just described, but contains frequent, irregularly distributed groups of small sieve-tubes. Outward from the areas of soft xylem, however, the phloem is richly provided with hard elements, and of a very firm texture. These portions of the phloem, long known as „bast-plates”, are also rich in sieve-tubes of large size. While the wood-prominences, through the repeated radial division of the cells in the surrounding portions of the cambium, come soon to assume a somewhat triangular form, the areas of soft wood as well as the bast-plates do not increase in breadth during the progress of secondary thickening, but retain an approximately rectangular form. The number of the alternating wood-prominences and bast-plates stands in close relation to the leaf-arrangement (in *Phytocrene* spiral,  $\frac{2}{5}$ — $\frac{5}{13}$ ), and in such a way that the bast-plates correspond in the main to the orthostichies. The origin and development of the renewed cambium-rings in the cortex, as well as the peculiarities in the formation of the periderm may here be neglected, as none of the plants to be described show, so far as the author's observations reach, similar phenomena.

After this review of the more important anatomical characters of the *Phytocrene*-species, which have already been investigated, we may proceed at once to the consideration of



*Iodes tomentella* Miq.

a woody plant which presents striking differences from *Phytocrene*, both in general mode of growth, and in the structure of the wood. It is in the first place not a twiner but climbs, feebly as it appears from specimens, by means of tendrils, which occur singly at each node, the stiff, more or less erect, and closely clustered stems forming a rather dense bush. As to the size which the stems may ultimately reach I can give little information, but it is probable that they never attain any such considerable diameter as old stems of *Phytocrene*; the largest *Iodes*-stems which I have seen have been but 1.2 cm. in diameter. Another difference lies in the fact that while the leaves of *Phytocrene* were alternate, that is, spirally arranged, they are with *Iodes* opposite and decussate. As the author has shown in the case of *Phytocrene*, the arrangement of the leaves exercises a lasting influence upon the secondary thickening; it will be therefore not without interest to observe in *Iodes* whether the leaves, which are so differently arranged, play a like important part in determining the anatomical character of the stem, which we are now to consider.

On observing with a moderate magnifying power a cross-section of one of the strongly elliptical internodes of *Iodes tomentella*, made at a point where the maximum diameter of the stem is about 5 mm., the following anatomical features may be readily seen. Surrounding the pith, which contains peculiar structures, to which we shall later return, stand the primary vessels, which, together with the first wide, pitted ducts, form broad, distinct groups. These bundles, each of which contains 3—12 rows of vessels, are arranged in such a manner that they also form an ellipse, of which however the maximum diameter corresponds to the minimum diameter of the internode, as will be seen from Pl. XVIII, Fig. 1. Immediately surrounding these bundles is a well-developed, continuous zone of secondary wood (*r*) which, in general appearance, and in the arrangement of its elements, corresponds



closely to the similar structure („Ringholz“) of *Phytocrene*. The elements which compose this wood are of two kinds as may be seen even in cross-section, namely tracheal and cellular. Their diameter is however uniformly small and their walls about equally thickened, which together with the fact that the elements are closely applied to one another, leaving scarcely perceptible intercellular spaces, gives this ring of first formed secondary wood a considerable degree of firmness, readily noticeable in comparison with the rather loosely built xylem later formed. In fact the latter can without great difficulty be entirely stripped off a stem of the size in question without injuring the inner zone. If now the elements of this early formed secondary wood of *Iodes* be investigated further by means of macerations and longitudinal sections, it will be seen that they are not histologically identical with the similarly arranged elements in *Phytocrene*. The tracheal elements in *Phytocrene* although very long and narrow, still stand in communication with one another near their ends by elliptical apertures, and thus form vessels; in *Iodes* on the other hand only those tracheal elements which continue the rows of the primary bundles and perhaps not all of them, have the character of vessels, while the intermediate rows of tracheal elements are typical tracheids. The cellular elements of this ring of wood in *Phytocrene*, it will be remembered, have the peculiar form of blunt, septate fibre-cells. In *Iodes* however the wood-cells, which occur in rows between those of the tracheids and vessels, are not only very much shorter but lack the division by unthickened, cellulose cross-walls. These cells arise like those of many medullary rays, singly from short cambium-cells without subsequent transverse division, their walls suffering a considerable lignification. The xylem-ring just described is elliptical, its maximum diameter coinciding with the shortest diameter of the stem, it thus extends nearly from side to side of the stem-cross-section, as may be seen in Fig. 1.

After this ring of wood which attains an average breadth of 8—15 cells, being a little thicker at the ends of the ellipse



than at the sides, has been formed, the nature of the cambial growth undergoes a change similar to that described in the case of *Phytocrene*. The wood later developed is not only, as already implied, of a softer, looser nature being traversed by broad and very irregular medullary rays (*mr*) but its production is very unequal, both as regards quantity and quality, at different points in the cambium-ring. Thus on opposite sides of the inner ellipse there is a copious production of wood soon forming two broad lobes (*ll*) while in the intermediate regions at the ends of the ellipse very little tissue is given off inwards by the cambium, and that is mostly of a parenchymatous character. The thought immediately suggests itself that in this uneven production of wood there is a close resemblance to *Phytocrene*; that the broad lobes of xylem correspond to the prominences of the wood („Holzzacken”), the intermediate tissue (*sx*), to the areas of soft wood („Holzausfüllung”) in *Phytocrene*; in fact that we have here to do merely with a sort of *Phytocrene*-stem with but two wood-prominences instead of 5—13 as in *Phytocrene* itself. That this is not merely a superficial resemblance becomes evident on further investigation of the tissues in question. For the wood *ll* in Fig. 1 shows a close correspondence to the wood of the prominences in *Phytocrene*, consisting of rows of wide, pitted vessels and tracheids with which rows of more or less lignified parenchyma alternate. The latter, it is true, have here in a more pronounced degree the character of medullary rays than in *Phytocrenè*, where perhaps they may be better regarded as wood-parenchyma of the bundles. This however is a difference rather of degree than of kind.

The parenchymatous xylem (*sx*), although comparatively little in quantity, bears also the closest resemblance to the corresponding tissue of *Phytocrene*, both as regards shape and mode of origin of its elements. The cells are developed in the same way by transverse division of the cambial products into spindle-shaped groups of two distinct sizes, the larger groups exceeding the shorter and somewhat narrower groups two to three times in length. A further resemblance of this tissue to



that of *Phytocrene* lies in the occasional occurrence in it of isolated groups of hard-walled elements, vessels and tracheids, resembling in character the wood of the prominences.

Upon the cause of the sudden change in the character of the secondary wood after the formation of the ring *r*, neither the anatomy nor the morphology of *Iodes* casts any light. In *Phytocrene* the similar change in the products of cambial growth is intimately connected locally with development of the leaves. There however the petioles undergo a considerable thickening, and the strands of secondary xylem, developed in them, are directly continuous with the wood of the prominences in the stem, while in *Iodes* this is not the case. In the latter plant the leaves, which arise close under the vegetative point leaving no long, naked, tendril-like end of the stem as in *Phytocrene*, have slender petioles, in which but little thickening takes place, and the small amount of secondary wood which is formed in the petioles is furthermore in no way connected with the wood of the prominences, but its ducts are continuous with those of the ring *r*.

Passing the cambium and turning our attention to the phloem, we find little to remind us of *Phytocrene*. Neither is there an especially great production of bast in the regions *b*<sup>2</sup> Fig. 1 opposite the areas of soft wood, where in *Phytocrene* the remarkable bast-plates lie, nor is the little phloem here developed provided with hard-walled elements, nor finally does the phloem *b*<sup>1</sup> surrounding the lobes, supplied, as it is, with regularly arranged sieve-tubes of great size, bear any resemblance to the similarly situated tissue („Bastausfüllung") in *Phytocrene*. The normally oriented secondary bast presents in fact no anomalies whatever, being developed as groups of elements more or less separated by multiseriate medullary rays and corresponding in general arrangement to the original bundles. It may only be remarked that, contrary to expectation based on the analogy of *Phytocrene*, the production of phloem is more copious opposite the prominences of the wood (*b*<sup>1</sup>) than between them (*b*<sup>2</sup>).



The pericycle as in *Phytocrene* consists of a zone of parenchyma in which groups of fibres are imbedded *pc* Figs. 1 and 4 of which the much-thickened walls show no sign of lignification but give a clear violet color with chlor-iodide of zinc. The outer cortex consists only of collenchyma, parenchymatous hypoderm, and the epidermis; the stone-cell-layer and crystal-sacs of *Phytocrene* failing completely. The periderm furthermore originates entirely in the epidermal layer, develops centripetally, and shows none of the irregularities so noteworthy in *Phytocrene*.

Having thus surveyed the normally oriented tissues of the fibro-vascular system and the outer cortex, we may at this point conveniently return to the consideration of the pith and the peculiar structures it contains. And here, as will be found, lies the chief anomalous feature of the stem; for even in a young shoot, of the size indicated, scarcely any of the pith remains in place, the original tissue having been largely destroyed, and its cells collapsed by a vigorous secondary growth of phloem. The elements, which compose this secondary tissue, correspond closely in size, nature, and arrangement with those of the normally oriented bast. They are without exception soft walled, stand in radial rows, and consist, as will be seen from Pl. XVIII Fig. 2 of large sieve-tubes and cambiform cells of varying size and shape. The component elements of the sieve-tubes communicate with each other at their oblique ends by series of broadly elliptical sieve-plates arranged transversely on the partition walls. Similar sieve-pits also occur sparingly where two sieve-tubes touch each other laterally. The sieve-plates in the material examined were frequently covered with callus.

The origin of this secondary phloem in the pith is readily traceable to two separate strips of cambium, which lie along the sides of the elliptical ring formed by the primary vascular-bundles. These bands of meristem, which give off from their inner surfaces such abundant phloem toward the centre of the stem, produce from their outer surfaces little or no vascular tissue, the entire product consisting as will be seen from



Fig. 2 *t* of a few scattered tracheids. The production of cribose tissue furthermore does not occur along the entire extent of the inner surface; for the middle portion of each cambium gives off only parenchyma, which thus gives rise to a multi-seriate medullary ray (*m r*<sup>1</sup> Figs. 1 and 2). The result is that the sieve-tubes and accompanying cambiform-cells form four distinct, more or less semicircular bundles as in Fig. 1. In some instances one of the medullary rays just described may be very narrow or fail altogether, and, in that case, all the phloem developed from one of the strips of cambium is united into a single broad bundle. So far as the author's observation extends both rays are never absent at once.

The greater part of the crushed pith appears as a narrow band of collapsed cell-walls extending along the maximum axis of the ellipse nearly from end to end. *p*<sup>1</sup> Fig. 1. With this destroyed tissue the phloem does not come in direct contact, being separated from it by a few cells of the pith (*p*) which apparently retain their vitality. This median band of cell-walls however does not represent all of the original pith, but similar though much thinner bands may often be found between the cambium-strips with their small product of vascular tissue, and the vessels of the primary vascular bundles, and here the crushing of the cells has been so complete as to cause the cellulose of the collapsed walls to unite into a thick, apparently homogeneous membrane. It is further to be remarked that this membrane comes in contact neither with the vessels of the primary bundles nor the xylem of the anomalous formations, being separated from both by a few parenchymatous cells.

Having thus examined in some detail the cross-section of a rather young *Iodes*-stem, we may now turn our attention to other stages, both earlier and later, in the development of the plant, with a hope of deciding questions, which immediately arise in connection with the anomalies described. The further progress of the secondary thickening may in the first place be traced in sections of older stems. In these it will be found



that among the normally oriented secondary tissues, where, as will be remembered, the anomalous structure arose from a localized production of hard and soft xylem (corresponding to the „Zackenholz” and „Holzausfüllung” of *Phytocrene*), this anomaly does not become more pronounced with the age of the internode but, on the contrary, tends gradually to disappear. The portions of the cambium, which before produced only soft elements, begin to give off tracheids and vessels, which form a tissue much like the wood of the lobes, from which it differs only in the greater breadth and frequency of medullary rays. This altered growth proceeds so rapidly that the contour of the stem soon becomes rounder and the elliptical form is finally scarcely noticeable, the maximum diameter being not more than a tenth greater than the minimum. The production of the normal bast is abundant around the entire circumference of the stem but especially so from the parts of the cambium surrounding the prominences of the xylem. As new cribose tissue is developed the older, outer sieve-tubes collapse, leaving only the cambiform cells and medullary rays forming long cell-rows, which soon become much bowed and distorted by pressure from the younger still growing tissue. In spite of this continued production of bast and successive destruction of the older sieve-tubes, there is no formation of a scale-bark, the first-formed periderm continuing its centripetal growth without the development of inner periderms.

The formation of the bast in the pith likewise goes on without interruption, the older portions collapsing near the centre of the stem as fast as the new tissue is produced by the strips of cambium. That this process cannot continue indefinitely is self-evident, but as to its limit the author can give no information. In one of the oldest, 1.2 cm thick, stems, investigated by him, the walls of the crushed phloem already formed a mass of cellulose  $\frac{2}{3}$  mm. thick at the centre of the stem. The other portions of the anomalous bast were still young and healthy in appearance, and the thin walls of the cambium-cells would seem to indicate a continued activity on



their part. The question at once arises whether the pressure of this mass of growing tissue does not finally cause a rupture of the surrounding wood. And in fact in the stem just mentioned the ring of first formed secondary wood, in spite of its firm structure, is cracked in three places. No great weight however ought to be laid on this circumstance, as the similar ring of wood in old stems of *Phytocrene* shows occasionally cracks of like character although no anomalous tissue is present in the pith. During this continued production of phloem no further addition is made to the few scattered xylem-elements on the outer surfaces of the cambium-strips. It is evident, therefore, that the cell-division of the cambium proceeds in such a manner that the daughter-cell lying toward the outer surface is in every case the one which retains its meristematic qualities.

In connection with these anomalous bands of cambium the question naturally presents itself whether they can in anyway be regarded as belonging to the normally oriented fibro-vascular bundles in the sense that the latter are „bicollateral”. The term „bicollateral bundle” however has within some years been very justly limited in its use<sup>1)</sup>; and, as the following facts will show, is in its stricter and more accurate sense not applicable in the case of *Iodes tomentella*. As already described the anomalous formations group themselves into four, or more rarely three, rather broad bundles. The normally oriented fibro-vascular zone contains however no less than thirteen distinct bundles, the arrangement of which is as follows. At both ends of the ellipse stand broad bundles (lt.) which come from the leaves of the next node above. Each side of each of these leaf-trace-bundles stand small bundles (*br*, *br*, *ab*, *ab*) which originate in the axillary buds, and owing to the fact that only one of these buds is developed to a branch while the others are regularly aborted, those bundles at one end of the ellipse (*ab*, *ab*) are considerably smaller than those at the

1) cf. M. Hérail, Étude de la tige des dicotylédones. Ann. d. Sciences nat. (bot.) ser. VII, tom. II, p. 266.



other. Somewhat to the side of the developed bud a tendril is always produced and  $t$  represents the bundle from this tendril.  $lt'$   $lt'$  are leaf-trace-bundles from the second node above, and there thus remain only the four bundles ( $u$ ) over. These, investigated in their longitudinal course, prove to be formed by the union of bundles from the higher internodes homologous to those already described. The course of the bundles in the stem will be clear from Pl. XIX Fig. 3. It is chiefly remarkable from a monosymmetric character due to the peculiar morphology of the plant.

It may seem at first sight as though the four bundles ( $u$ ), formed by the union of bundles from lateral organs of higher nodes, correspond pretty closely in position to the four large bundles of anomalous phloem. This correspondence is however not always very accurate, especially in the nodal regions. There are also other circumstances which would indicate that no close connection exists between the anomalous formations and the bundles in question. In the first place there is no contact between the primary vascular tissue and the secondary formations in the pith, since the latter stand free in the medullary tissue; and furthermore, as the investigation of younger stages in the growth of the stem immediately shows, the anomalous structures in the pith have a later and quite independent origin and mode of development. Thus if an internode not more than 3 mm. thick is viewed in cross-section, the pith will be found to be entirely normal and with no trace of the remarkable formations found in older stems, although the primary fibro-vascular bundles are well developed and have already undergone considerable secondary thickening. The anomalous cambiums make their appearance about the time the stem reaches a maximum diameter of 4 mm. and are developed directly by tangential divisions in the medullary parenchyma without being preceded by any primary formation of fibro-vascular elements in the pith. This may be seen from Pl. XVIII Fig. 3 where a strip of the anomalous cambium at an early stage of its development is represented, and the fact is



of great interest, since in *Tecoma radicans* Juss, a plant in which very similar secondary fibro-vascular formations occur in the pith, the development of a row-formed cambium is nevertheless always preceded by the appearance of well-developed groups of sieve-tubes<sup>1)</sup>, which have the irregular arrangement characteristic of primary phloem.

The anomalous cambiums of *Iodes tomentella* appear, in the internodes, at first as four short separate strips, those on each side of the ellipse subsequently uniting to develop the intermediate medullary rays just as the cambiums, which have arisen in normal bundles, extend gradually to the parenchyma lying between the bundles. To discover the origin of these four short strips of cambium in *Iodes* it is necessary to investigate the nodal regions. This can be done most satisfactorily by means of continuous series of cross-sections, and following such a series from below upwards, that is to say, from the older internode through the node to the younger internode, the author has observed the following changes in the relations of the tissues. The oft-mentioned elliptical ring of first formed secondary wood becomes longer and its tissue takes on a somewhat looser character. The already much thickened leaf-trace-bundles gradually separate themselves from the ring, leaving wide gaps at the ends of the ellipse. The strips of anomalous cambium advance more or less toward these openings and the four ends of the normally oriented cambium left free by the exit of the leaf-trace-bundles extend themselves inwards through the openings in the ellipse, three of them finally effecting a union with the anomalous cambiums of the pith. The result of this somewhat complicated process is represented in Pl. XVIII Fig. 4 where the complete continuity of the meristematic tissue from  $c$  to  $c^1$  etc. around arcs of more than  $90^\circ$  is shown.

Such a relation between the normal and anomalous cam-

---

1) Weiss, »Das markständige Gefäßbündelsystem einiger Dikotyledonen in seiner Beziehung zu den Blattspuren“, pp. 14–19, Cassel, 1883.

Also Herail, l. c.



biums explains readily, as Dr. J. E. Weiss <sup>1)</sup> has pointed out in the similar case of *Tecoma radicans* why the products of the cambium in the pith have an inverted orientation, and the phloem is given off toward the centre of the stem, while such xylem elements as are produced at all arise from the outer surface of the cambium.

This connection between the outer and inner cambiums has but small vertical extent, and on continuing the series of cross-sections, it was found that the anomalous cambiums soon detach themselves — if the expression may be allowed — from the ends of the normal cambium, and the latter reunite bridging over the openings left by the outgoing leaf-trace-bundles. The series must however be followed considerably farther before the typical structure of the internode is again found, for the wood of each of the prominences becomes divided into two parts by a bay of parenchymatic tissue (Pl. XVIII Fig 4 *n, n*) which increases rapidly in breadth. The parts of the lobes, thus more and more widely separated from each other, unite in new pairs, *l*<sup>1</sup> with *l*<sup>3</sup>, *l*<sup>2</sup> with *l*<sup>4</sup>, Pl. XVIII Fig. 4, and form two new lobes, the result being, that after the natural irregularities produced by the insertion of the tendril and buds have been passed, the stem has again its elliptical form but the maximum diameter lies at right angles to that of the internode below. The parenchymatic bays (*n, n*) prove thus to be the areas of soft wood („Holzausfüllung”) of the new internode. The ring of first-formed secondary wood (*r, r*, Pl. XVIII Figs 1 and 4) also undergoes a gradual alteration of form until in like manner it regains its elliptical outline but with its maximum diameter at 90° from its greatest dimension in the internode below. During this process the anomalous cambiums suffer a corresponding change of position as represented in diagram Pl. XIX, Fig. 2, where, at the side of the chief figure representing the longitudinal course of the anomalous phloem-bundles, diagrammatic cross-sections of the pith *a, b, c* etc. are

---

1) l. c.



also given, showing the relative positions of the anomalous formations at different points in the stem. The cambial activity in regions  $m, m$  in cross-sec.  $a$  where the secondary medullary rays were produced gradually ceases and the two strips of cambium which lay along the sides of the old ellipse  $e$  are continued upwards in the node by four separate bands as in cross-sec.  $b$ , the one lying next the tendril being often somewhat smaller than the rest. These bands then unite by the extension of their cambial activity into two new strips as in  $c$ , lying along the sides of the new ellipse  $e'$ , and, between the bundles of anomalous phloem, two new secondary medullary rays  $m' m'$  are produced at right angles to those of the next older intermode  $m m$ .

It may strike the reader as strange that the course and relations of the *meristematic* tissue have thus been traced, and that mature elements whether primary or secondary connected with such meristem have been left quite out of consideration. In fact, however, as we have seen, no primary elements of the nature of fibro-vascular bundles are present in the case of the anomalous cambiums since these arise through successive parallel divisions in ordinary cells of the pith. Furthermore at the points of union between the normal cambium and those of the pith, the secondary tissue given off is mostly of a parenchymatous character, and for this reason to secure greater definiteness it has been necessary to trace the course of the meristematic rather than the mature tissue.

The connection just described between the inner and outer cambiums of the *Iodes*-stem suggests the possibility that the anomalous meristem may arise merely by the gradual extension of the normal; that the divisions of the latter may be communicated from cell to cell of the parenchyma which fills the openings in the fibro-vascular ring which occur at every node between the insertion of the petiole and the axillary bud; and that, having thus penetrated to the pith, the cambium spreads itself vertically into the internodes. Such a propagation of cambial cell-division through parenchymatous tissue,



far from presenting anything strange or anomalous, is regularly to be observed in the gradual communication of meristematic activity from the cambiums of two adjacent fibro-vascular bundles to the parenchyma of the primary medullary ray which separates them, or in the development of the periderm through long stretches of the parenchymatous tissue of the cortex. For the correctness of this supposition in regard to the origin of the anomalous meristem in question, the fact that it is not preceded or accompanied by primary fibro-vascular tissue of any kind, but arises directly from the cells of the pith, clearly argues. Decisive evidence however on this point may be obtained by tracing the development of the cambium at the nodes. For if a node be investigated from a part of the stem where the secondary thickening has already begun but the anomalous meristem has not yet appeared, it will be found that the ends of the normally oriented cambium in the regions *cc* Pl. XVIII Fig. 4 have already begun to extend themselves inwards through the openings *o* in the fibro-vascular ring toward the centre of the stem. If older nodes be examined the process will be found to progress further and further until the meristematic activity reaches the pith. It here develops *both upward and downward* into the adjacent internodes; so that it is thus possible to find internodes which, in cross-sections made near their upper or lower ends, exhibit clearly formed, anomalous cambiums, while these formations near the middle of the internode are either entirely wanting or have developed to a much less extent.

As the relations of the outer and inner cambiums are now clear, it may well be asked, what connection exists between the mature secondary tissues of the pith and those of the normal fibro-vascular ring. While in *Tecoma radicans*, as Weiss <sup>1)</sup> has shown, the meristem within the nodal openings of the fibro-vascular ring gives off both xylem and phloem in considerable quantities, which form oblique strands or bundles

---

1) l. c.



passing through the openings in question, and connecting the like tissues of the normal and anomalous formations, this is not in the same degree the case with *Iodes tomentella*; for, as we have seen, the openings *oo* Pl. XVIII, Fig. 4 are chiefly filled with secondary parenchyma. There are however in this parenchyma a few scattered sieve-tubes which run from the normal secondary bast obliquely inwards and downwards through the openings in the vascular ring, and, on reaching the pith, join themselves to the sieve-tubes of the anomalous phloem, thus effecting a more or less perfect communication between the two tissues.

Before leaving *Iodes tomentella*, a few words may be said of its not uninteresting morphology. It is characteristic of all the *Phytocreneae*, which I have seen, that they have in or rather over the axil of each leaf several buds, most of which are abortive. In other families where a number of buds occur in or over the axil, the development, with few exceptions, is acropetal, the lowest bud developing first and strongest, and so far as I am able to learn the only exceptions in literature <sup>1)</sup> to this rule are *Aristolochia Clematites*, *Gymnocladus canadensis* and the germinating *Juglans regia*. The *Phytocreneae*, as I find, furnish several further excellent examples of the unusual basipetal development in supernumerary buds, namely *Phytocrene macrophylla*, *Iodes tomentella*, *I. ovalis*, *Natiatum herpeticum* and *Pyrenacantha scandens*. In *Iodes tomentella* the number of these buds although always definite is not the same for different axils. The leaves, as already mentioned, are opposite, and the axil of one of the leaves at each node contains three buds of which the upper one develops regularly to a branch, while the others are aborted. In the axil of the opposite leaf however there are but two buds, neither of which develops. The bud which gives rise to the branch appears therefore to have

---

1) Cf. Irmisch, »Ueber einige Pflanzen bei denen in der Achsel bestimmter Blätter eine ungewöhnlich grosse Anzahl von Sprossanlagen sich bildet.« Abhandl. d. Natw. Ver. z. Bremen 1875.

Goebel, Entwicklungsgesch. d. Pflanzenorgane p. 197, Schenk's Handbuch.



no equivalent on the opposite side of the stem. To one side of the bud destined to develop into a branch, and removed from it by  $45^{\circ}$ -- $60^{\circ}$  of the stem-periphery, arises the tendril, the extra-axillary position of which at once attracts the attention, and invites investigation. On examining successive nodes, due care being taken to eliminate the effects of twisting in the long internodes, it will be seen that the branches do not occur in the axil of either leaf at random but are confined to two of the four orthostichies. Thus if the orthostichies be numbered around the stem 1, 2, 3 and 4, the developing branches will be found to occur first from the axil of leaf 1, then of leaf 2, then again of leaf 1, 2, 1 and so forth; while on orthostichies 3 and 4 all the buds are abortive. The occurrence of the tendrils may be best understood by a reference to Pl. XIX Fig. 3 where it will be seen that they arise first to the right of the developed bud  $br$  then to the left of  $br'$  then again to the right of  $br''$  and so on; in such a way that they stand in two lines, which are nearly, but not exactly, on opposite sides of the stem.

If this be a monopodium the questions at once arise, why are there constantly three buds in the axil of one leaf and but two in that of the other, why are the developing branches confined to two adjacent orthostichies, and what is the nature of the tendrils. The difficulty of these questions points to the fact that the stem of *Iodes* may have a sympodial structure, and leads to the consideration of the possible morphological relation of the organs if the latter supposition be correct. As the tendril does not stand in the axil of a leaf it may for the moment be assumed that it represents the morphological end of the stem. It is then necessary to account for the next younger internode, which, in case our supposition concerning the tendril is correct, must have arisen as an axillary bud. And in fact, as we have just seen, no bud is to be found in the axil of one leaf which corresponds to the developing branch in the other. We have thus reason to suppose that the apparent axis represents the bud which is missing. It may be objected, that the bud  $a'$  Pl. XIX Fig. 1 may be the morphological equivalent



of the developing branch and that where there are several small, abortive buds in one axil their occurrence is not usually so definite as to allow any conclusion to be based upon slight differences in their number. There are however other grounds for assuming that the bud  $a b^1$  and the branch are not morphological equivalents. These buds, as we have seen, show the important difference that one develops, the other does not. This difference might in many cases be laid to accidental physical or physiological influences. In *Iodes* however there is reason to believe that there is a real morphological difference between the buds, since those destined to develop occur exclusively on two neighboring orthostichies, an arrangement which has to great definiteness and at the same time lack of symmetry to be easily accounted for on physiological grounds if the buds were morphologically alike. The final possibility that the tendril may represent the missing axillary bud need not be taken into account, as even in the early stages of its development it is more than  $90^\circ$  removed from the axil in question.

Having thus found a possible and indeed very simple way of accounting, on the ground of a sympodial arrangement, for each of the vegetative organs of *Iodes*, we may now consider what facts may be found to confirm or disprove the truth of the suppositions made. In the first place the tendril may be examined with regard to the possible occurrence upon it of traces of an axial nature. It will be found that no nodes, rudimentary leaves, or buds are to be discovered upon the tendrils in the vegetative regions of the stem. In the inflorescences however the tendrils immediately betray their axial character by bearing flowers, and it is furthermore to be noted that they tend here to assume an upright position not infrequently crowding the next younger intermodes of the stem considerably to one side. Attention may also be directed to the fact that the position of the tendrils in the vegetative parts of the stem is exactly that which would be caused by the supposed sympodial development. For if the true morpho-



logical axis, i. e. tendril, is displaced by one of the axillary buds growing to an apparent axis, it would naturally in yielding to pressure tend to move away from the bud thus crowding it. Exactly opposite however lies the other axillary bud i. e. of the *developing* branch which would of course offer a considerable obstacle, the result being that the morphological axis following the direction of least resistance would be displaced obliquely and assume just the position of the tendril in *Iodes*. (See Pl. XIX Fig. 4). This would show clearly why the tendrils always occur on the side toward the developed, never that of the aborted, buds.

Investigation of the vegetative points shows that the aborted buds do not arise with the other members but appear much later, a circumstance which would certainly accord well with their supposed supernumerary character. In other respects however the evidence derived by the author from growing points taken from the vegetative parts of the plant was of a rather negative character. In no case was the tendril found to be terminal, the apparent axis occupying the apex from its earliest stages.

The facts being as presented and more decisive evidence for either view being absent, it will never-the-less be seen that the sympodial theory, while offering no theoretical difficulties, furnishes ready practical explanations of several morphological features of the stem, which on the ground of a monopodial structure remain entirely unaccountable.

#### *Iodes ovalis* Bl.

which is also a native of Java, stands systematically very near *I. tomentella*, *Miq.* In fact Baillon in his Monograph of the *Phytocreneae*<sup>1)</sup> even regards the two as varieties of one and the same species. Morphologically also the two plants show great similarity. In *I. ovalis*, it is true, there are often more

---

1) *De Candolle's Prodrromus* vol. XVII p. 22.



supernumerary buds in the axils than with *I. tomentella*, and furthermore no branches are developed. But never-the-less the buds which correspond in position to those which in *I. tomentella* develop into branches, grow to a considerably larger size than the rest of the abortive buds, so that this difference between the plants does not seem important and indeed the less so as the branches of *I. tomentella* have a very limited development, soon dying and falling off. The position of the tendrils and the occurrence of the larger buds exclusively upon two neighboring orthostichies is just as in *I. tomentella*. Considering this close systematic and morphological resemblance of the two plants, it is to be expected that the stems will in anatomy as well present the greatest similarity, and indeed, so far as the tissues of the normally oriented fibro-vascular zone are concerned, this is true. The peculiar ring of first-formed secondary wood, the lobes of hard wood standing opposite each other and the intermediate areas of soft xylem correspond accurately to those described above, the only differences to be noted being that the areas of soft xylem just mentioned, grow but little in thickness and show less tendency with the increasing size of the stem to assume a normal development than with *I. tomentella*; and that in consequence of this, stems of *I. ovalis* even when they attain a considerable age are still strongly elliptical, or even flat on opposite sides.

If however the attention be directed to the pith, it will be found that all analogy between the two plants suddenly fails. The medullary tissue of *I. ovalis* is entirely normal and shows no sign whatever of the remarkable anomalous structures so conspicuously developed in *I. tomentella*. This is a truly remarkable difference in the anatomy of the stems and cannot but seem in spite of morphological resemblances to raise much doubt about the correctness of classing the two plants as varieties of the same species. As we have seen, the cambiums in the pith of *I. tomentella* arise by a gradual extension of the normal cambium through the openings in the vascular



ring which occur at each node. It becomes therefore a matter of much interest to see whether any similar, even though less marked tendency to turn inwards at the nodes exists on the part of the cambium of *I. ovalis*; and here a slight but striking difference in structure is to be found. In *I. tomentella* the openings *oo* Pl. XVIII Fig. 4 are at first filled with primary parenchyma-cells which, retaining their soft-walled character, remain capable of division, and can thus take on a cambial activity. In *I. ovalis* on the other hand these openings are filled with thick-walled cells Pl. XIX Fig. 5 *lp lp* which having lost their parenchymatous nature and being no longer capable of division can not furnish a path for the extension of the cambium inwards toward the pith. The investigation of young nodes shows furthermore that this lignification of the tissue *lp* takes place at an early stage in the development of the stem, in fact shortly after secondary thickening has begun, while in *I. tomentella* the normal cambium does not extend itself inwards until the growth in thickness has already progressed much further. It is thus evident that at a time corresponding to that at which the anomalous cambiums arise in *I. tomentella*, there exist in *I. ovalis* no such parenchymatous communications between the pith and cortex as those, which in the related plant occur at every node and permit, as above described, the extension of the cambial activity to the medullary tissue. It naturally becomes a matter of interesting speculation, what developmental significance these anatomical differences may have for plants, which in other respects are so much alike. But, especially in the absence of comparative biological and physiological observations, it is quite impossible to draw any conclusions on this point.

#### Natiatum herpeticum Ham.

resembles in the principal features of its stem-structure *Iodes ovalis* very closely. It possesses a similar though very narrow ring of first formed secondary wood of characteristic



structure. Furthermore the wood subsequently formed is at first chiefly confined to two broad lobes on opposite sides of the stem; while in the intermediate regions the cambium produces but little tissue of any kind. Later however these portions of the cambium begin to give off a loose, soft wood with broad medullary rays. This, it will be recollected, was the case in *I. tomentella* but only to less extent with *I. ovalis*.

In *Phytocrene* and *Iodes*, as we have seen, the character of the secondary thickening shows a close connection with the leaf-arrangement, and it appears therefore remarkable that in *Natiatum* where the leaves are not opposite as in *Iodes* but spirally arranged as in *Phytocrene* the stem has never-the-less, in the early stages of its thickening, a decidedly two-sided structure. If the leaf-arrangement be more closely examined however it is to be seen that although the leaves are spirally arranged, the determining fraction of the spiral is  $\frac{1}{2}$ . There are thus but two orthostichies, which of course lie opposite each other on the axis. The bilateral symmetry of the stem is therefore, in spite of the spiral arrangement of the leaves, readily explained<sup>1</sup>). In relation to the irregularities of the secondary thickening the leaves stand as in *Phytocrene* and *Iodes* between the prominences of the wood and not in front of them as in the anomalous *Bignoniaceae*.

The secondary bast of *Natiatum* presents no features of particular interest. It is at first nearly confined in its production to the regions opposite the prominences of the wood. Later however it is altogether normal being given off from all parts of the cambium.

As the anatomy of *Natiatum* thus far shows much resemblance to the *Iodes*-species already described, it becomes a matter of interest to see whether fibro-vascular formations

---

1) In one instance, in a small stem from the Berlin Herbarium, three lobes symmetrically arranged around the stem were observed, which would point to the occasional occurrence of a  $\frac{1}{3}$  leaf-arrangement. And indeed this presents no improbability, considering the various leaf-arrangements and corresponding varieties of structure observed in *Phytocrene*. Cf. Author l. c.



occur in the pith as in *I. tomentella* or whether as in *I. ovalis* the medullary tissue is quite normal. The latter proves to be the case and furthermore if a node be examined in cross-section, it is to be seen that the opening left by the outgoing leaf-trace-bundle is closed by lignified primary tissue exactly as in *I. ovalis*.

### *Pyrenacantha scandens* Harv.

a native of South Africa, belongs to a small group of plants, of which the systematic affinities are not altogether certain. While Baillon classes the genus among the *Phytocreneae*. Bentham and Hooker merely append it to this order among the „genera affinia aut exclusa, vel dubia”. The investigation of the anatomy of the genus derives therefore additional interest from the light it may throw upon the systematic relations of the plants in question. Although in general the application of anatomical characters in systematic botany has not met with the hoped for success, still in groups of such strikingly characteristic structure as the *Bignoniaceae*, *Sapindaceae*, and *Phytocreneae* anatomical features have certainly considerable systematic significance. It argues therefore without doubt for the correctness of classifying the genus *Pyrenacantha* with the *Phytocreneae* that one of its species, *Pyr. scandens*, possesses an anatomical structure remarkably like that of *Phytocrene*. In Pl. XIX Fig. 6 the cross-section of a small *Pyrenacantha* stem has been represented from dried material. The wood, as may be seen, even at this early stage of its development clearly shows five prominences (*l*). Alternating with them stand five bast-plates (*b p*) closely resembling those of *Phytocrene* in being richly supplied with hard elements and comparatively large sieve-tubes. Not only does the histological character of these plates but also their number <sup>1)</sup>, arrangement, and relative size recall the si-

1) Although in general the number of bast-plates in stems and branches of *Phytocrene* species is from 8—13 never-the-less at the base of the *Ph. macrophylla*, and in a small piece of a stem of *Ph. bracteata* Griff. I have found but 5 plates present.



milar structures of *Phytocrene*. The leaf-arrangement is also spiral and, so far as could be judged from the specimens seen, the angle of divergence of the leaves closely approximates  $\frac{2}{5}$ ; but the actual relation between the bast-plates and leaves could not be definitely determined from the material at hand.

In the regions (*s x*) lying toward the centre of the stem from the bast-plates, the remains of a parenchymatous tissue were found, which thus agree perfectly in position with the areas of soft-wood („Holzausfüllung”) in *Phytocrene*. In a similar manner the traces of parenchymatous tissue (*s b*) were found rounding the prominences of the wood and undoubtedly corresponding with the soft-bast („Bastausfüllung”) of *Phytocrene*. In *Pyrenacantha* no distinct inner ring of secondary wood could be found. The tissue of the region *r*, *r* appears to consist merely of the primary vascular bundles and the peripheral cells of the pith, which have undergone a considerable lignification.

Strasburg, Nov. 1889.

## EXPLANATION OF PLATES.

### Pl. XVIII. *Iodes tomentella* Miq.

**Fig. 1.** Cross-section of an internode, X 14: *r* ring of first-formed secondary wood; *l, l* lobes of secondary wood which are later formed; *mr* multiseriate medullary ray; *sx* areas of parenchymatous xylem; *b<sup>1</sup> b<sup>2</sup>* normally oriented phloem; *pc* pericycle; *col.* collenchyma; *pd* periderm; *b<sup>3</sup>* bast in the medullary tissue; *mr'* medullary ray of the anomalous phloem-formation; *p* pith, *p'* crushed cells of the pith; *lt* vascular bundles of the leaf-traces from the first higher node; *l'* leaf-trace-bundles of the second node above; *br* bundles from the developing branch; *a b* bundles from the abortive buds opposite the branch; *t* bundle from the tendril; *u* four bundles formed by the union of the bundles of the internodes above.

**Fig. 2.** Cross-section of one of the fibro-vascular formations of the pith X 152: *c* anomalous cambium; *st* sieve-tube; *sp* sieve-plate; *gz* Geleitzelle; *t* tracheid; *mr'* medullary ray; *p* pith; *lm* lignified medullary tissue; *pv* primary vessel; *pd* pitted duct; *r* ring of normally oriented secondary wood.

**Fig. 3.** Cross-section of a strip of the anomalous cambium at an early stage of its development; *c* cambium; *p* pith; *p'* lignified cells at the periphery of the pith; *pv* primary vessel; *pd* pitted duct.

**Fig. 4.** Cross-section through a moderately thickened node, X 14: *r* ring of first-formed secondary wood; *l<sup>1/2</sup>* etc wood of the prominences; *n, n* parenchymatous bays dividing each lobe into two parts; *b* normally oriented phloem; *pc* pericycle; *cp* cortical parenchyma; *lt* outgoing leaf-traces; *t* base of the tendril; *b'* anomalous phloem; *c* normally oriented cambium; *c'* inverted cambiums of the pith; *o, o* parenchymatous openings through which the normal and anomalous cambiums are connected with each other; *sp* secondary parenchyma containing a few scattered sieve-tubes.

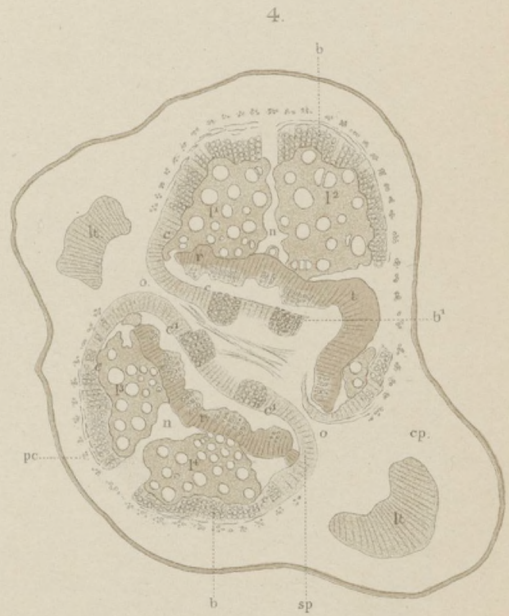
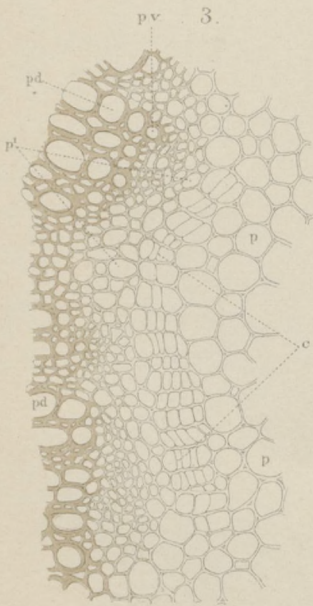
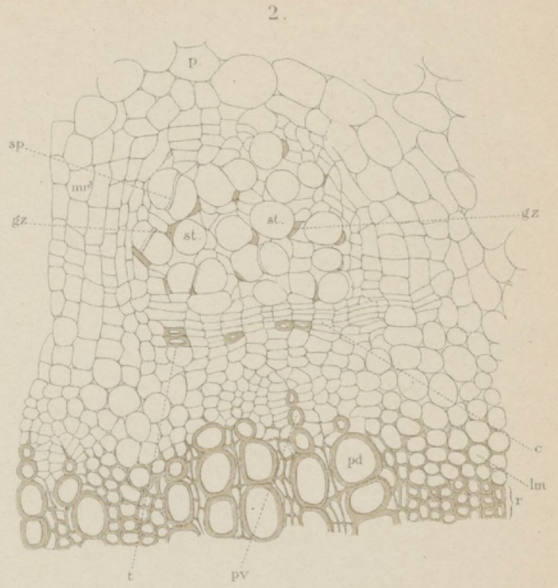
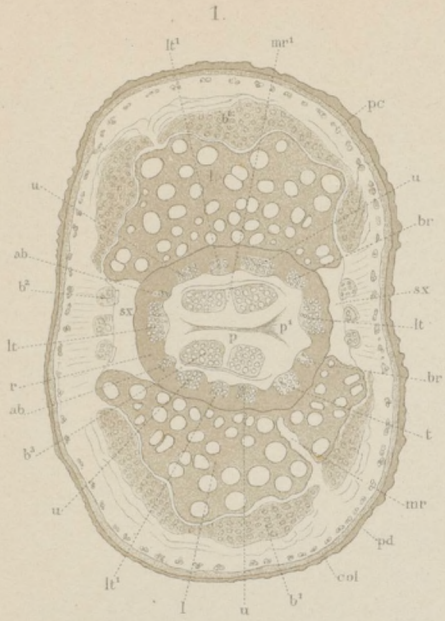
### Pl. XIX.

#### Figs 1—4. *Iodes tomentella* Miq.

**Fig. 1.** Median longitudinal section through a rather young node, X 6: *i'* older internode; *i<sup>2</sup>* younger internode (apparent morphological axis); *p, p* bases of petioles; *br* developed branch; *a b<sup>1</sup> a b<sup>2</sup>* etc abortive buds; *m* pith; *sw* secondary wood; *s b* secondary bast; *o, o* the same parenchymatous communications between pith and cortical parenchyma seen in Pl. XVIII, Fig. 4. The tendril not lying in the plane of the section does not appear in the figure.

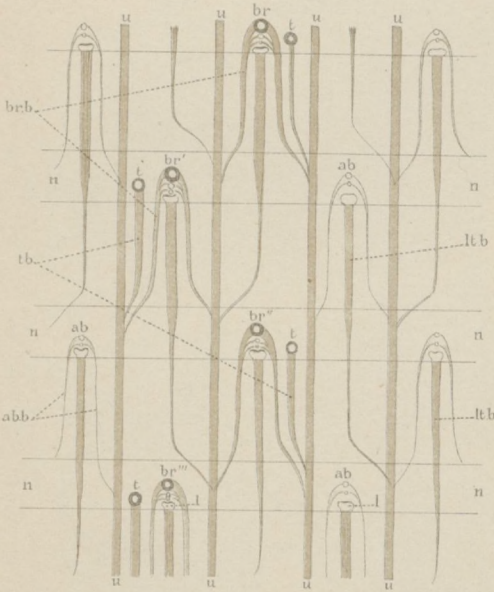
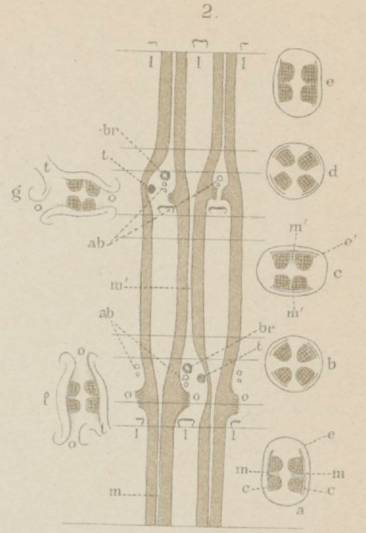
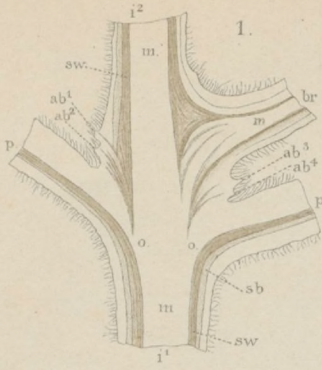
**Fig. 2.** Diagram of the course of the anomalous formations in the medullary tissue, the main figure showing their longitudinal course, and the



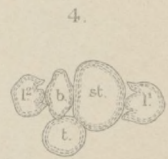




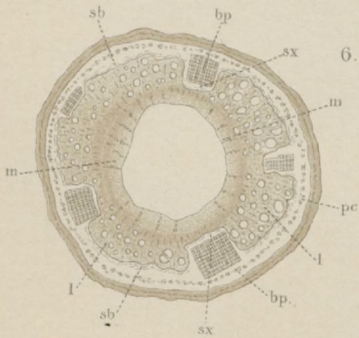
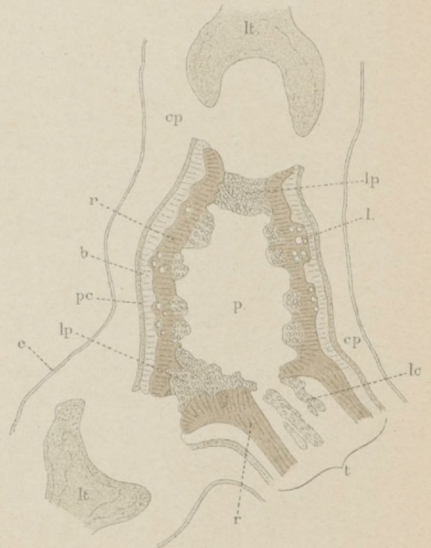




3.



5.







small side figures *a, b, c* etc representing cross-sections of the pith at different points in the stem and showing the alterations in the relative positions of the phloem bundles. *l, l* leaf insertions; *br* branches; *t* tendrils; *ab* abortive buds; *c, c* anomalous cambium; *m m* medullary rays of the anomalous formations; *m' m'* the same of the next higher internode; *f, g* cross-sections of pith at points in the nodes where the communication with the normal cambiums occur; *o, o* as in preceding figure.

**Fig. 3.** Diagram of the course of the normally oriented fibro-vascular bundles: *n, n, n* nodes; *lt b* leaf-trace-bundles; *br, b* bundles from branches *br' br''* etc; *ab b* bundles from abortive buds; *tb* bundle from tendril; *u* bundles formed by union of bundles of higher internodes.

**Fig. 4.** Cross-section of vegetative members just above a very young node, X 14: *st* internode, i. e. apparent axis, probably representing the axil-

lary bud of leaf *l<sup>1</sup>*; *b* axillary bud of leaf *l<sup>2</sup>* destined to grow to a branch; *t* tendril, i. e. real morphological axis.

**Fig. 5.** *Iodes ovalis* Bl.

Cross-section of a node, X 12: *lt, lt* outgoing leaf-traces; *t* tendril; *r, r* ring of first-formed secondary wood; *l* beginnings of the lobes; *b* bast; *pc* pericycle; *cp* cortical parenchyma; *e* epidermis; *p* pith; *lp* lignified parenchyma closing the gaps in the vascular ring; *lc* small groups of lignified cells.

**Fig. 6.** *Pyrenacantha scandens* Harv.

Cross-section of a small dried stem X 12: *l, l* lobes or prominences of the wood; *bp* bast-plates; *sx* parenchymatous xylem; *sb* soft-phloem; *m* medullary sheath; *pc* pericycle.

Figs 1, 4, 5, 6 ad nat del.

# UEBER KLEISTOGAMIE IM WEITEREN SINNE UND DAS KNIGHT-DARWIN'SCHE GESETZ

VON

DR. W. BURCK.

AUS DEM HOLLAENDISCHEN MANUSCRIPTE UEBERSETZT

VON

DR. PAUL HERZSOHN.

---

Schon früher hatte ich Gelegenheit, in diesen Annalen anlässlich einer Untersuchung über den Bau der Blüthen verschiedener Arten der Gattung *Cassia* <sup>1)</sup> zu zeigen, dass man allzu sehr geneigt ist, jede Abweichung vom normalen Typus, die sich bei einer Blüthe darbietet, als eine besondere Anpassung an den Körper und die Lebensweise irgend eines Insectes aufzufassen, und dass man zu wenig auf gewisse Einrichtungen achtgegeben hat, die einer Selbstbefruchtung in die Hand arbeiten.

Ich will nun ausführlicher auf diesen Gegenstand zurückkommen und darlegen, dass bei manchen Pflanzen eine Kreuzbefruchtung in der That nicht nur niemals stattfindet, sondern absolut unmöglich ist, des weiteren zugleich auch zeigen, dass sich gewisse Anpassungen bei den Pflanzen vorführen lassen, die den Zweck haben, die Selbstbefruchtung so vollkommen wie möglich zu gestalten, Anpassungen, die erst im Laufe der Zeit erworben sein können.

Wohl weiss ich, dass es keine leichte Aufgabe ist, der ich

---

1) Annales, vol. VI, p. 254.



mich unterziehe. Was ich zu beweisen suche, steht im Widerspruch mit der Auffassung der meisten Biologen unserer Zeit. Die von *Knight* und *Kölreuter* aufgestellte und später von *Darwin* vertheidigte Hypothese, es sei ein allgemeines Naturgesetz, dass kein organisches Wesen sich selbst durch eine lange Reihe von Generationen fortpflanzen könne, dass vielmehr eine Kreuzung mit anderen Individuen, wenn auch in langen Intervallen, für die Erhaltung der Art nöthig sei, hat so sehr Wurzel gefasst und klingt so annehmbar, dass man seiner Sache wohl gewiss sein muss, wenn man jenes Gesetz antasten will.

Nun muss aber gesagt werden, dass *Darwin* selbst zuweilen betreffs der allgemeinen Gültigkeit desselben Zweifel hegte. Die Fortpflanzung von *Leersia oryzoides*, die ausschliesslich durch kleistogame Samen <sup>1)</sup> stattfindet, der Blütenbau von *Ophrys apifera* <sup>2)</sup> und in geringerem Maasse auch die Selbstbefruchtung bei *Cephalanthera grandiflora* <sup>3)</sup> mussten den grossen Denker wohl zur Vorsicht mahnen.

Wo bei *Darwin* in seinen zahlreichen Schriften von diesem Gesetz die Rede ist, finden wir denn auch meist eine gewisse Reserve beobachtet.

In seinem *Origin of Species* <sup>4)</sup> sagt derselbe: „I am inclined „to believe that it is a general law of nature“ und an anderer Stelle wieder: „It seems to be a law of nature“ etc. Nur ein einziges Mal am Ende seiner *Fertilisation of Orchids* lässt sich *Darwin* in bestimmteren Worten aus, indem er sagt: „Nature „thus tells us in the most emphatic manner that she abhors „perpetual self-fertilisation“ <sup>5)</sup>.

Diese letztere Auffassung hat mehrfach Widerspruch gefunden. *Hugo von Mohl* <sup>6)</sup>, *Treviranus* <sup>7)</sup>, *Severin Axel* <sup>8)</sup> sowie auch

1) *Darwin*, *Different forms of flowers*, chap. VIII.

2) *Darwin*, *Fertilisation of Orchids*, chap. II.

3) *Darwin*, *ibid.*, chap. III.

4) *Darwin*, *Origin of Species*, chap. IV.

5) *Darwin*, *l. c.*, p. 359.

6) *H. von Mohl*, *Bot. Zeit.*, 1863, pag. 325.

7) *L. C. Treviranus*, *Bot. Zeit.*, 1863, pag. 1—7.

8) *Severin Axel*, 1869, vide *H. Müller*, *Befruchtung der Blumen*, 1873 (Anmerkungen zur geschichtl. Einleitung, p. 24).



*Hermann Müller* <sup>1)</sup> brachten sehr gewichtige Bedenken gegen solch eine verallgemeinernde Auffassung des Gesetzes vor und suchten darzuthun, dass, wenn hier ein Naturgesetz vorzuliegen scheine, es doch auf allgemeine Gültigkeit keinen Anspruch machen könne. Spätere Biologen haben auf diese Bedenken wenig Rücksicht genommen, und das vorsichtige: „I am inclined to „believe“ und „It seems to be“ ist alsbald in allgemeinerem Sinne in: „It is a law of nature“ umgewandelt worden.

Dies hat nun zu sehr einseitiger Anschauung geführt, und als Folge davon findet man in der Litteratur wiederholentlich Blütenbildungen mit Anpassungseinrichtungen beschrieben, die zur Sicherung von Kreuzbefruchtung dienen sollen, aber allzu oft nur eine andere Deutung zulassen und den klaren Beweis liefern, dass man bei der Untersuchung von einer vorgefassten Meinung ausgegangen ist.

Ich halte es für geboten, aus einer grossen Zahl von Beobachtungen diejenigen auszuwählen, die nur eine einzige Deutung gestatten, und beginne daher mit der Beschreibung einiger Blüten, die so eingerichtet sind, dass Insectenbesuch absolut ausgeschlossen ist. Gelingt es mir auf diese Weise, den Leser zu überzeugen, dass das oben angeführte *Knight-Darwin'sche* Gesetz in der That nicht auf festem Grunde ruht, dann werde ich leichter durch einige andere Beispiele den Beweis erbringen können für meine Behauptung, dass man den Blütenbau in Folge einseitiger Auffassung thatsächlich sehr oft falsch gedeutet hat.

Die Blüten, die ich zunächst beschreiben will, bleiben während der ganzen Blüthezeit geschlossen.

Es ist bekannt, dass geschlossene Blüten keine Seltenheit sind, insofern man bei verschiedenen Pflanzen neben gewöhnlichen, normalgebauten Blüten andere an demselben Exemplare findet, die unter vielen Abweichungen auch die Eigenthümlichkeit aufweisen, dass sie während ihres ganzen Lebens sich nicht öffnen. Diesen Blüten wurde von *Kuhn* die Benennung *kleisto-*

---

1) *H. Müller*, l. c., pag. 19—22.



gam gegeben. Sie sind bedeutend kleiner als die übrigen; ihre Kronblätter befinden sich, auch was Farbe und Geruch betrifft, in rudimentärem Zustand, die Staubgefässe sind auf eine sehr geringe Zahl reducirt und der wenige Blütenstaub hat die Eigenschaft, schon während er in den Staubbeuteln liegt, zu keimen und seine Keimschläuche nach der Narbe hinzurichten. Diese Blüten sind vollkommen fruchtbar. Nectar findet sich darin nicht vor, und alle Mittel, um Insecten anzulocken und die Blüthe inmitten des grünen Laubes sichtbar zu machen, sind gänzlich oder nahezu geschwunden. Bis auf eine einzige Ausnahme findet man diese kleistogamen Blüten, wie ich schon bemerkte, stets mit normalen, für Insectenbesuch eingerichteten, Blüten zusammen an derselben Pflanze. Eine befriedigende Erklärung für das Auftreten dieser kleistogamen Blüten ist bis jetzt noch nie gegeben.

Die Blüten, die ich nun beschreiben werde, stimmen nur in einer einzigen Hinsicht mit jenen kleistogamen Blüten überein, darin nämlich, dass auch sie die Krone geschlossen haben. Sie sind im vollen Besitze aller Eigenschaften, die bei anderen Blüten zur Anlockung von Insecten dienen.

### 1. Myrmecodia.

*Myrmecodia tuberosa* Becc. <sup>1)</sup>, Taf. XX, Fig. 1, 2 u. 3.

Die Blütenkrone dieser viel besprochenen *Rubiacea* ist hellporzellanweiss von Farbe und, verglichen mit den nah verwandten *Hydrophytum*-Arten, von normaler Grösse. Die vier Zipfel der Krone schliessen oben genau aneinander und sind mit den Rändern verwachsen, ohne eine einzige Öffnung oder Spalte freizulassen, die dem Saugrüssel eines Insectes Zugang gewähren könnte. (Taf. XX, Fig. 1). Und doch würde ein Insect hier einen schönen Vorrath Nectar einsammeln können; die Kronröhre ist meist bis zu  $\frac{1}{3}$  der Höhe damit angefüllt. Ferner findet man in der Blüthe vier Staubgefässe mit gutentwickelten Staubbeuteln. Die Staubfäden sind mit der Wand der Kronröhre

1) Ich folge hier der Nomenclatur von Dr. Treub; siehe Annales, vol. VII, 2<sup>e</sup> partie.



verwachsen. Unter den Staubbeuteln sieht man noch, wie bei sehr vielen Rubiaceen, einen dichten Ring von Haaren. Auch die Narben sind in der Zahl von vier vorhanden und haben die Eigenthümlichkeit, dass sie sowohl an der Aussen- wie an der Innenseite mit sehr zahlreichen Papillen besetzt sind.

Beim Öffnen einer jungen, noch nicht ausgewachsenen, Blüthe (Fig. 2 u. 3) sieht man die Narben auseinandergewichen und über die Spitzen der noch geschlossenen Staubbeutel ausgebreitet. Man kann dann wahrnehmen, dass diese Narben nicht, wie man erwarten sollte, mit den Staubgefässen abwechseln, sondern ihnen gegenüberstehen. Sie haben ein klebriges Aussehen, und da die Staubbeutel dann noch geschlossen sind, möchte man nicht einen Augenblick Bedenken tragen, die Blüthe protogyn zu nennen.

Nun ist es sehr bemerkenswerth, dass die Blütenkrone in diesem Stadium ihre volle Grösse noch nicht erreicht hat. Alsbald wächst sie in die Länge aus mit der Wirkung, dass sie die Staubgefässe bei diesem ihrem Wachsen mitnimmt.

Die vier aneinandergeschlossenen Staubbeutel gleiten dabei an dem Griffel und den Narben vorüber, was die nothwendige Folge hat, dass die vier Narben zusammenschlagen und zu gleicher Zeit die Antheren aufbürsten (Fig. 1). Wir sahen bereits, dass die Staubgefässe mit den Narben nicht alterniren, und auch, dass die letzteren an der Aussenseite ebenso papillös sind wie an der Innenseite. Die freigewordenen Pollen-Körnchen bleiben deshalb an der Narbensäule hängen und keimen dort sehr leicht und schnell, desgleichen auch die nach unten fallenden Körnchen, die im Nectar die nöthigen Vorbedingungen für die Entwicklung ihrer Keimschläuche finden, und selbst die wenigen in den Staubbeuteln zurückbleibenden Körnchen gehen zur Keimung über.

Die Pflanze ist sehr fruchtbar; fast jede Blüthe erzeugt ihre Frucht mit vier Samen, die leicht zum Keimen gebracht werden können.

Die Blüten von *Myrmecodia tuberosa* befruchten sich somit selbst und nicht nur in der Regel, sondern ausschliesslich. Die Krone bleibt geschlossen. Es ist nicht möglich, dass das Pollen einer anderen Blüthe auf der Narbe abgesetzt wird.



Man sieht deshalb, dass hier von Kleistogamie im gewöhnlichen Sinne des Wortes keine Rede sein kann; ausser dass die Blüthe geschlossen bleibt, hat sie buchstäblich Nichts damit gemein. Man könnte sie mit den Blüthen einiger Morastpflanzen vergleichen, die, wenn der Morast unter Wasser steht, sich nicht öffnen und doch ihre Früchte zur Reife bringen; aber diese Morastpflanzen tragen offene Blüthen, wenn sie unter normalen Verhältnissen sich befinden.

Wir haben hier also ein Beispiel von einer Pflanze, die sich ausschliesslich durch Selbstbefruchtung vermehrt und dies aller Wahrscheinlichkeit nach schon seit Äonen gethan hat.

Was aber noch merkwürdiger ist: wir erblicken hier eine besondere Anpassung, die darauf abzielt, die Selbstbefruchtung so vollkommen wie möglich zu gestalten.

Ausser, dass die Krone geschlossen bleibt, sehen wir noch die höchst auffällige Abweichung von der Alternirung der Narben mit den Staubgefässen, die offenbar keinen anderen Zweck hat, als dass der Blütenstaub umso sicherer aus den Antheren herausgebürstet werde. Eine dritte Abweichung nehmen wir in dem Bau der Narben wahr, die ich bei keiner einzigen der vielen auf die Blütenconstruction von mir untersuchten Rubiaceen <sup>1)</sup> angetroffen habe, die Abweichung nämlich, dass die Narben an der Aussenseite Papillen tragen, um den Blütenstaub zum Keimen zu bringen. Wir sehen viertens das sehr eigenthümliche Wachsthum der Blütenkrone, welche die Staubgefässe mit sich nimmt, um das Pollen in unmittelbare Berührung mit den Narben zu bringen. Diese vier Abweichungen können nicht anders aufgefasst werden als ebenso viele Anpassungen zur Sicherung der Bestäubung.

Das obige Beispiel gibt der Hypothese, dass keine Pflanze oder kein Thier die Fähigkeit besitze, sich durch eine lange Reihe von Generationen selbst zu befruchten, meines Erachtens einen gewaltigen Stoss. Genannte vier Anpassungen sind nicht auf

---

1) Ann. du Jardin Bot., vol. III, p. 105; vol. IV, p. 12—87. Sur l'organisation florale chez quelques Rubiacées.



einmal erworben. Eine unsagbare Anzahl von Generationen muss darüber hingegangen sein, und doch lässt *Myrmecodia* durchaus nicht erkennen, dass sie sich in auch nur einer einzigen Hinsicht durch geschwächten Nachwuchs zu Grunde richte, namentlich nicht, wenn wir sie mit den verschiedenen Arten der Gattung *Hydrophytum* vergleichen, die offene Blüten haben.

Wie aber lässt es sich erklären, dass in der Blüte von *Myrmecodia* Alles auf die Anlockung von Insectenbesuch eingerichtet ist?

Wozu die helle, porzellanweisse Farbe? die übermässige Ausscheidung von Nectar? die deutlich ausgesprochene Proterogynie? Alles weist darauf hin, dass die Blüte nicht allein für Befruchtung mittels Insecten eingerichtet ist, sondern selbst für eine Kreuzung mittels Pollens anderen Ursprungs.

Gewiss wird Niemand behaupten, dass sich die Krone, ihre Farbe, ihr Duft und Nectar unabhängig von einer vorhandenen Beziehung zur Thierwelt entwickelt haben. Die Blüte von *Myrmecodia* mit all ihren eigenthümlichen Abweichungen erinnert an die von *Ophrys apifera*, und auch Darwin fragt sich nach Aufzählung aller bei dieser Blüte vorhandenen und offenbar zur Sicherung einer Kreuzung mit anderen Individuen erworbenen Anpassungen: „Are we to believe that these contrivances in the Bee *Ophrys* are absolutely purposeless, as „would certainly be the case if the species is perpetually self-fertilised? If the discs had been small or only viscid in a „slight degree, if the other related contrivances had been imperfect in any degree, we might have concluded that they „had begun to abort; that Nature, if I may use the expression, seeing, that the Fly and Spider *Ophrys* were imperfectly „fertilised and produced few seedcapsules, had changed her „plan and effected complete and perpetual self-fertilisation, in „order that more seeds might be produced. The case is perplexing in an unparalleled degree, for in the same flower we „apparently have elaborate contrivances for directly opposed „objects”.



Ja, der hier angeführte Fall ist in der That „perplexing“, aber der Blütenbau von *Myrmecodia echinata* ist das in noch höherem Maasse. Die Blüthe von *Ophrys apifera* ist geöffnet und *Darwin* konnte sagen: „The safest conclusion, as it seems to me, is, that under certain unknown circumstances, and perhaps at very long intervals of time, one individual of the Bee *Ophrys* is crossed by an other. Thus the generative functions of this plant would be brought into harmony with those of other *Orchidaceae*, and, indeed, with those of all other plants, as far as I have been able to make out their structure“.

Man sieht, die *Knight'sche* Hypothese hat *Darwin* einen Streich gespielt, doch, wie dem auch sei, gewiss ist, dass wir bei *Myrmecodia* jenen Nothschluss nicht ziehen können. Eine Kreuzung ist hier ganz unmöglich, weil die geschlossene Blütenkrone keinen fremden Blütenstaub zulässt. Hier bleibt uns nichts Anderes übrig als die Erklärung, dass die Natur, als sie einsah, dass *Myrmecodia* unvollständig befruchtet wurde und nur wenig Samen brachte, noch bei Zeiten ihren Plan änderte und die Blüthe so umgestaltete, dass sie fortan unabhängig von Insectenbesuch wurde.

Die Hypothese klingt gewiss befremdend, doch hat sie, wie ich glaube, nichts Gezwungenes.

Man kann der Natur doch keinen Vorwurf daraus machen, dass sie eine im Lauf der Zeiten erfolgte Änderung der Verhältnisse nicht vorher in Betracht gezogen?

Staubgefässe und Pistille sind in einer sehr grossen Anzahl Blüten mit Rücksicht auf einander so in den übrigen Blüthen-theilen angeordnet, dass ein Insect, welches in die Krone dringt, um den Nectar wegzunehmen, unvermeidlich entweder die Narbe berührt oder sich mit Blütenstaub bedeckt oder Beides. Im Laufe der Zeit haben die Blüten gewisse eigenartige Einrichtungen erhalten, um hierdurch eine Kreuzung zwischen verschiedenen Individuen mehr und mehr zu sichern. Aber die nectarsuchenden Insecten sind in der Entwicklung nicht zurückgeblieben, und viele von ihnen haben gelernt, dass man



des Labesaftes durch Anbohren der Krone in der Niveau-Höhe des Nectars — ganz gegen die Absicht der Natur — auf viel einfachere Weise habhaft werden kann.

Lässt sich nun sagen, dass die Natur diesen Umstand hätte vorhersehen müssen? Gewiss nicht! Häufig sieht man denn auch, dass sie langsamer Hand Maassregeln trifft, um solcher Ungehörigkeit ein Ende zu machen. Durch ein einziges Beispiel kann ich zeigen, dass sie das in der That denn auch erreicht.

Bei der Blüthe von *Thunbergia grandiflora* Roxb., die auf Java allgemein als Zierpflanze gezogen wird, ist der Kelch, der bei anderen Arten dieser Gattung (*Th. fragrans*, *Th. javanica*, *Th. hastata* etc.) normal entwickelt ist (*calyx pluridentulus*), in eine Nectarscheibe umgewandelt, welche reichlich Honig absondert, sodass die Blüthe innerhalb und ausserhalb der Krone Nectar enthält. Die äussere Nectarscheibe ist durch zwei grosse Bracteen, die sie ganz umschliessen und auf solche Art eine dunkle Kammer bilden, vor dem Auge verborgen. Diese dunkle Kammer wird stets von einer grossen Menge Ameisen bewohnt, die gierig den Honig aufschlüpfen. Die Anwesenheit der Ameisen an eben jener Stelle nöthigt die Hummeln, beim Aufsuchen des Nectars auf regelrechte Weise zu Werk zu gehen und dabei zugleich zur Kreuzbefruchtung beizutragen, die schon ursprünglich in der Absicht der Natur lag.

Nach meiner Meinung ist die äussere Nectarscheibe als nichts Anderes aufzufassen, denn als eine in späteren Zeiten erworbene Anpassung, die den Zweck hat, die Blüthe gegen ein Durchbohren der Kronröhre zu sichern.

Nach dieser kurzen Abschweifung wird es nicht schwer fallen, auch eine Erklärung von der geschlossenen Blütenkrone von *Myrmecodia tuberosa* zu geben. Wir können uns nicht anders vorstellen, als dass diese Blüthe in der That für Insectenbesuch und Kreuzbefruchtung eingerichtet war. Die Farbe, der Nectar und die Proterogynie sind auf keine andere Art zu erklären. Im Lauf der Zeiten hat die Natur jedoch, durch die Umstände genöthigt, ihren ursprünglichen Plan aufgeben müssen, und es ist jetzt nur die Frage, welche Umstände es



waren, die dieselbe zu Beginn nicht in Betracht gezogen hat. Sind Erklärungen für die Thatsache zu finden, dass Insectenbesuch nachtheilig für die Pflanze wurde und jeder Wandel, der die Aussicht auf Selbstbestäubung vergrösserte, für ihr Fortbestehn erspriesslich war? *Myrmecodia* gehört bekanntlich — und wie schon der Name sagt — zu den sogenannten Ameisenpflanzen. Ihr knollenförmiger Stengel ist nach allen Richtungen von einer grossen Anzahl Gänge durchbohrt, und diese Gänge dienen einer ganzen Colonie Ameisen als Wohnsitz.

Aus den Untersuchungen von Dr. *Treub* <sup>1)</sup> ist bekannt, dass diese Eigenthümlichkeiten im Bau als specielle Vorkehrungen gegen Austrocknung angesehen werden müssen. Sie lassen sich erklären durch die Thatsache, dass die Pflanze epiphytisch auf den Stämmen und Zweigen der Waldbäume lebt, in einem Lande, wo langandauernde Trockniss mit einer sogenannten Regenzeit abwechselt. Der knollenförmige Stamm ist in erster Linie ein Wasser-Reservoir, dem die Pflanze das für sie erforderliche Quantum Feuchtigkeit entnimmt, wenn die Atmosphäre ihr dies nicht geben kann. Die mit zahlreichen Lenticellen versehenen Gänge bringen den knollenförmigen Theil des Stengels in directe Verbindung mit der äusseren Luft, ohne dass diese Verbindung von einem einigermaassen ansehnlichen Wasserverlust in Folge von Transpiration begleitet wäre.

Diese eigenthümlichen Anpassungen an die epiphytische Lebensweise der Pflanze in den Tropen sind für sie von grossem Belang. Das Verbreitungsgebiet der Art wird dadurch erheblich grösser. Sie ist in ihrem Vorkommen nun nicht mehr auf Strecken beschränkt, wo der Ost-Mousson sich wenig bemerkbar macht, und auch nicht mehr an den dichtesten, immer feuchten Urwald gebunden. Dass die Waldameisen sich jener Gänge bedienen, um darin ihre Eier und Larven zu bergen, hat mit dieser Anpassung nichts zu schaffen und ist ein hinzugetretener Umstand.

Nach meiner Meinung liegt nichts Gezwungenes in der An-

1) *Treub*, Nouvelles recherches sur le *Myrmecodia* de Java, in den Ann. du Jardin Bot., vol. VII, 2<sup>e</sup> partie.



nahme, dass die Anpassung, von der soeben die Rede war, von der Pflanze erworben ist, nachdem sie in Betreff ihrer Blüthen schon ganz für Kreuzbefruchtung mit anderen Individuen, die durch Insecten vermittelt wurde, eingerichtet war. Das unerwartete Auftreten von Ameisen als ständigen Bewohnern der Pflanze blieb nicht ohne ungewöhnlich grossen Einfluss auf die Hervorbringung des Samens. Die Ameisen bewegen sich den ganzen Tag in grosser Zahl über alle Theile der Pflanze, und diese nach Nectar begierigen Insecten schonten sicher nicht die Blüthen bei einem regen Besuche.

Nun ist es allbekannt, dass diese Thiere nicht stets mit der grössten Vorsicht zu Werke gehen und meistens mehr Böses stiften als Gutes. Das Gute, das sie etwa thun könnten, ist überdies problematisch. Behutsam vorgehend können sie Blüthenstaub von den Staubgefässen auf die Narbe bringen und solcherart Selbstbefruchtung herbeiführen. Auch können sie Blüthenstaub aus einer Blüthe mit sich führen, um ihn auf der Narbe einer anderen Blüthe desselben Individuums abzusetzen. Diese Fälle sind jedoch schon seltener, denn eine Ameise mit ihrem glatten, unbehaarten Körper ist ein schlechter Übermittler von Blüthenstaub. Von einer auf solche Weise bewerkstelligten Kreuzung ist der Vortheil überdies nicht viel grösser als von einer Bestäubung mit dem eigenen Pollen. Ist es bis jetzt hin doch aus keinem einzigen Versuch hervorgegangen, dass Kreuzung zwischen Blüthen desselben Individuums bessere Nachkömmlinge sicherte als Selbstbefruchtung im engeren Sinn des Wortes.

„The more act of crossing by itself does no good“, sagt *Darwin*. „The good depends on the individuals which are crossed differing slightly in constitution, owing to their progenitors having been subjected during several generations to slightly different conditions, or to what we call in our ignorance spontaneous variation“.

Die Möglichkeit, dass Blüthenstaub von einem Individuum zum anderen hingbracht werde, ist noch viel geringer.

Schmetterlinge und Bienen hüten sich gar wohl, diese Blü-



then zu besuchen, um nicht Gefahr zu laufen, in einem harten Kampfe mit den wüthenden Colonisten ihre Saugrüssel oder Beine zu verlieren. Jene überbringen daher keinen Blüthenstaub, und ob nun die Ameisen ihr Nest verlassen und sich, um Nectar zu suchen, in das einer anderen Colonie hineinwagen, darf nach dem, was über die bittere Feindschaft, die zwischen den Mitgliedern verschiedener Colonien zu bestehen pflegt, bekannt ist, mit Recht bezweifelt werden <sup>1)</sup>.

So muss denn schon eine mehr oder minder geregelte Selbstbestäubung stattgefunden haben, als die *Myrmecodia*-Blüthe noch geöffnet war, und da die Ameisen durch ihren wiederholten Besuch gewöhnlich mehr Schlimmes als Gutes anrichten, so können wir uns leicht vorstellen, dass es für einen geregelten Fruchtausatz ein grosser Vortheil war, den Zugang zu den Blüthen vor diesen ungeladenen Gästen zu verschliessen und die Proterogynie, die nun keinen Nutzen mehr stiften konnte, sondern ein Hinderniss für die Befruchtung war, auf die eine oder andere Weise unschädlich zu machen.

Jede Neigung zu einer Veränderung der Blüthe in diesem Sinne musste die Chance haben, auf die Nachkommenschaft übertragen zu werden.

Aber, so fragen wir uns, wie viele Jahre sind nicht darüber hingegangen, wie viele Generationen einander nicht gefolgt, bevor diese ziemlich verwickelten Anpassungen erworben waren?

Die Blüthe von *Myrmecodia tuberosa* Becc. war demnach früher für Kreuzbefruchtung eingerichtet. Die Natur hat im Lauf der Zeiten ihren Plan geändert, und nun befruchtet sich jene selbst. Hinzugetretene Umstände, welche die Natur anfänglich nicht in Rechnung ziehen konnte, haben sie genöthigt, von ihrem ursprünglichen Plane abzugehen.

---

1) In 's Lands Plantentuin zu Buitenzorg werden die ursprünglichen Bewohner schon bald nachdem die Pflanzen aus dem Walde dorthin gebracht sind, durch andere Ameisen, die ihre Wohnung einnehmen, verjagt. Hierdurch kann aber noch nicht ausgemacht werden, in wieweit die eigentlichen Bewohner jeden Eindringling aus einer anderen Colonie von dem Neste abzuwehren wissen.



Einige andere Beispiele entlehne ich der Familie der *Anonaceae*. In dieser Familie, die in 's Lands Plantentuin zu Buitenzorg durch zahlreiche Gattungen und Arten vertreten ist, findet man eine Anzahl glänzender Beispiele von mehr oder weniger vollkommenen Einrichtungen zur Sicherung der Selbstbestäubung und Abwehr von Insectenbesuch. Viele derselben sind unvollkommen, insofern sie den Insecten noch immer Gelegenheit lassen, die Staubgefässe und Pistille zu erreichen, um Pollen zu rauben, und dabei zugleich eine gewisse Möglichkeit zur Herbeiführung von Kreuzbefruchtung gewähren, obschon die Möglichkeit, dass eine Kreuzung zwischen verschiedenen Individuen dadurch zuwege gebracht wird, oft nur sehr gering ist.

Ich will alle Fälle, die nur einigermaassen einer anderen Deutung fähig sind, ausser Betracht lassen und mich auf die Beschreibung einiger Arten dieser umfangreichen Familie beschränken, bei denen die Blüthen gegen Insectenbesuch völlig abgeschlossen sind.

## 2. *Unona*.

*Unona coelophlaea* Scheff.; *U. dasymaschala* Bl.; *U. spec. nov.* und andere verwandte Arten.

Bei diesen Arten der Gattung *Unona* sind drei von den sechs Blütenblättern gänzlich verkümmert; die drei übrigen sind derart seitlich miteinander verbunden, dass sie nicht eine einzige Naht oder Spalte offenlassen [nunquam aperta sed coalita, decidua (flore tamen fructigero)], wie Dr. *Scheffer* sagt <sup>1)</sup>.

Die vollkommenste seitliche Verwachsung trifft man bei einer *Unona* an, die, von der Insel Riouw kommend, in 's Lands Plantentuin gezogen wird und alsbald beschrieben werden soll. Diese nehme ich denn auch als Grundlage für meine Betrachtung. Bei den beiden von *Scheffer* und *Blume* beschriebenen Arten sieht man die Blütenblätter unten zuweilen ein wenig auseinanderweichen, wenn die Zeit kommt, dass die Krone abfällt. Bei der Art von Riouw ist dies aber nicht der

1) Nat. Tijdschr. voor Nederl. Ind., XXXI, 1869, p. 6.



Fall. Sie ist abgebildet auf Taf. XX, Fig. 4. Die unten concaven Blütenblätter bilden eine dichtschliessende Kappe über den Geschlechtsorganen. Ihre Nägel biegen sich stark nach innen und sind unten an den kegelförmigen Torus auf solche Art befestigt, dass die Staubgefässe, wenn die Krone abfällt — und dies geschieht, sobald die Blüthe ausgewachsen ist und die Staubbeutel aufgesprungen sind — gleichzeitig mitgenommen werden.

Der lose, aus seitwärts befindlichen Staubfächern nach aussen gelangende, Blütenstaub kommt bei seinem Niederfallen nothwendig in Berührung mit den feuchten und sehr papillösen Narben, die obendrein noch alle nach aussen gebogen sind, um desto besser mit dem Pollen in Contact zu kommen.

Die Blütenblätter sind von angenehmem Geruch und, wie die Abbildung zeigt, von sehr schöner Farbe; der Nagel ist an der Innenseite lichtrosa. Nectar findet sich nicht vor; ebenso wenig eine Nectarscheibe.

Figur 5 ist eine Abbildung der Blüthe nach dem Abfallen der Krone; man erkennt daraus, dass dieselbe alles Ansehen dann verloren hat. Es würde daher auch durchaus keinen Sinn haben, hier den Einwurf zu machen, dass in diesem Zustand die Narben zur Aufnahme von fremdem Pollen freiliegen. Nichts spricht dafür, dass die Natur dies beabsichtige.

Es liegt auch ausser allem Zweifel, dass die Krone mit ihrem lieblichen Duft und ihren anmuthigen Farben das Stadium ihrer Vollendung schon erreicht haben musste lange bevor die Abschliessung zustande kam. Die seitliche Vereinigung der Blütenblätter und der zweckdienliche Anschluss an den Staminalcylinder können nicht anders denn als später erworbene Eigenthümlichkeiten aufgefasst werden, die den Zweck haben, eine geregelte Selbstbestäubung zu sichern.

Aber auch diese Modificationen sind derart, dass sie erst nach einer ausserordentlich grossen Anzahl von Generationen im Laufe der Zeit erworben sein können.

Die genannten *Unona's* müssen sich deshalb während gar vieler Generationen ausschliesslich durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt



haben. Sie bilden somit wieder ebenso viele Beweise gegen die *Knight'sche* Hypothese.

Es ist nicht unwichtig, vor Beschreibung der Blüthen einer ferneren Anonaceen-Gattung einen Augenblick bei dem Bau einer anderen *Unona*, nämlich *Unona discolor* Bl., zu verweilen.

Bei dieser Art sind keine Blüthenblätter verkümmert. Letztere, sechs an der Zahl, in einem Doppelkranze angeordnet, sind, wie die Diagnose uns lehrt, „*basi lata circa genitalia constricta*“.

So lange die Blüthe noch nicht ganz ausgewachsen ist, haben die Kronblätter eine grüne Farbe und stehen weit nach aussen, sodass Staubgefässe und Pistille ganz frei zu Tage liegen. In dem Maasse wie sich die Blüthe nun dem ausgewachsenen Zustand nähert und die Petala sich gelb färben, biegen sich die drei inneren mit der Basis mehr und mehr über die Geschlechtsorgane hin und bedecken diese schliesslich minder oder mehr, wenn auch niemals völlig. Die sechs Blüthenblätter fallen zugleich ab und nehmen dabei die Stamina mit, die ihrerseits, die Narben streifend, ihr Pollen darauf absetzen. Es ist klar, dass diese allmälige Überdeckung der Geschlechtsorgane nicht anders gedeutet werden kann denn als ein Streben, Insectenbesuch zu erschweren.

### 3. *Artabotrys*.

Als drittes Beispiel wähle ich die Blüthe von *Artabotrys spec. div.*, wie *A. suaveolens*, *A. Blumei* etc. (Taf. XX, Fig. 6—15). Wir finden hier einen Doppelkranz von je drei Blüthenblättern verschiedener Grösse und Form. Die inneren sind unten concav und schliessen oben, wie aus Fig. 7, 8, 9 u. 10 hervorgeht, genau aneinander. Sie bilden ihrer drei gleichsam eine Kammer, welche die Geschlechtswerkzeuge in sich aufnimmt und nur drei Öffnungen an der Seite freilässt. Es ist nicht daran zu denken, dass diese Öffnungen die Thore sein sollten, durch welche die Insecten eindringen könnten, denn durch die unten ebenfalls concaven äusseren Blüthenblätter (Fig. 11) werden die Zugänge genau abgeschlossen. Die sechs Blüthenblätter zusammen schliessen so genau aneinander, dass man schon eine



ganz beträchtliche Kraft aufwenden muss, um sie voneinander zu ziehen und die Geschlechtsorgane blosszulegen.

Die letzteren bestehen aus einer Säule von dicht aneinander schliessenden Eierstöcken (Fig. 12), deren jeder durch eine grosse, ovale Narbe gekrönt ist, und die von einem Cylinder von Staubgefässen in unbestimmter Zahl umgeben sind, welche sehr kurze Filamente und längliche Antheren haben.

Die Basis der sechs Blütenblätter schliesst ganz dicht an diese Staubgefässe an. Wenn nun die Blüthe ausgewachsen ist, fallen ihre sechs Blätter zu gleicher Zeit ab und nehmen bei ihrem Abfallen die Staubfäden mit den inzwischen aufgesprungenen Antheren mit, die auf diese Weise an den Narben vorbeistreifen und dieselben mit Blütenstaub bedecken oder auch, was oft geschieht, einige Zeit an dem Secret der Narben kleben bleiben. Fig. 13 stellt die Blüthe nach dem Abfallen von Krone und Staubgefässen dar. Bei Fig. 12 sind die Kronblätter der noch nicht völlig ausgewachsenen Blüthe vorsichtig entfernt, um die Stellung der Staubgefässe klarer vorzuführen.

Nicht minder als bei *Myrmecodia* und den obengenannten *Unona's* werden daher auch bei *Artabotrys* die Blüten durch eigenen Blütenstaub befruchtet, und hier finden sich wiederum merkwürdige Anpassungen, die im Lauf der Zeiten sich entwickelt haben müssen und den Zweck verfolgen, die Bestäubung so vollkommen wie möglich zu gestalten, wie z. B. die grossen, ovalen und sehr klebrigen Narben, der enge Anschluss der Blütenblätter unten an die Staubgefässe, der in einer Weise stattfindet, dass sich diese nothwendig zugleich mit der Krone ablösen müssen etc. Fig. 14 u. 15 sind *A. suaveolens* entlehnt.

Wir müssen auch hier wohl annehmen, dass das Schliessen der Blütenkrone und die genannten Modificationen erst später, nachdem die Blüthe zuvor für Insectenbesuch eingerichtet war, erfolgt sind. Hieraus allein lässt sich das Entstehen der Blütenkrone mit ihren schön entwickelten Farben erklären, eine Eigenschaft, die jetzt keinen Zweck mehr hat.

Honig findet sich in der Blüthe nicht vor; die Insecten, welche sie besuchten, lebten vom Raub des Pollens.



4. *Goniothalamus*.

*Goniothalamus spec. div.* — *Goniothalamus giganteus* Hook. et Th. (Taf. XXI).

Der Bau der *Goniothalamus*-Blüthe kann als Beispiel für den Bau vieler anderen Anonaceen dienen.

Ich wähle aber *Goniothalamus*, weil hierbei das Schliessen der Blüthe am vollkommensten eingetreten ist.

Wie bei *Artabotrys* sind es auch hier wieder die drei inneren Blütenblätter, welche die Geschlechtsorgane bedecken. Sie sind in ihrer Ausdehnung stark reducirt und zu einer Kappe von sehr fester, mehr oder weniger holziger, Structur miteinander verwachsen. Die Nägel dieser Kappe sind nach innen gebogen und schliessen genau an den Staminalcylinder an (Fig. 3). Wie die Figur zeigt, lässt die Kappe drei Thore offen, durch welche Insecten nach innen gelangen könnten, wenn sie nicht genau und sehr fest durch die drei äusseren Blütenblätter verschlossen würden. Letztere wachsen nach dem Aufblühen sehr stark in die Länge und Breite, während die Farbe allmählig schöner wird. Man sollte sagen, dass die Blüthe das Bestreben habe, mehr in die Augen zu fallen, in dem Maasse, wie die Staubgefässe und Pistille ihrer Reife entgegengehen. Die Blüthe öffnet sich nie, insofern nämlich die Kronblätter niemals auseinanderweichen. Die durch die inneren Blütenblätter gebildete Kappe fällt zugleich mit den äusseren ab. Wäre das nicht der Fall, so könnte man noch denken, dass schliesslich durch das Abfallen der äusseren Blütenblätter die Thore für die Besucher geöffnet würden.

Aber dem ist nicht so. Wiederholentlich habe ich bei ausgewachsenen Blüten durch ein saches Tupfen an den Blütenstiel die Kronblätter und Staubgefässe zugleich zum Abfallen gebracht, und stets konnte ich dabei wahrnehmen, wie vollkommen die vorliegende Art von Bestäubung war. Ausser dass der lose Blütenstaub massenhaft auf den Narben abgesetzt wurde, sah ich sehr häufig noch ganze Staubbeutel daran festkleben.



5. *Cyathocalyx*.

Ich brauche jetzt nicht lange mehr bei der Blüthe von *Cyathocalyx zeylanica* zu verweilen. Ein Blick auf die beigefügte Abbildung, Taf. XXII, Fig. 1—6, hellt, wie ich glaube, die Sache vollkommen auf.

Es würde mir nicht schwer fallen, noch eine Anzahl anderer Beispiele hier folgen zu lassen. Die Familie der *Anonaceae* ist in der That eine reiche Quelle für das Studium dieses Gegenstandes. Ich meine aber, dass die angeführten Beispiele ausreichen für die Beleuchtung der Hypothese, dass die Natur thatsächlich dann und wann durch die Umstände genöthigt worden ist, ihren ursprünglichen Plan zu ändern, und dass die *Knight-Darwin'sche* Hypothese nicht richtig sein kann, da in der That eine Anzahl Pflanzen vorhanden ist, die sich in einer undenkbar langen Reihe von Generationen factisch durch Selbstbestäubung fortgepflanzt haben, ohne dass eine Kreuzung mit anderen Individuen möglich gewesen wäre.

Schwierig ist es, für jede Pflanze besonders anzugeben, welcher Art die Umstände waren, welche die Natur von der Verfolgung eines ursprünglichen Planes absehen liessen. Für *Myrmecodia* war dies deutlich und lag die Erklärung auf der Hand; für die genannten *Anonaceen* aber wage ich nicht, mich nach einer Erklärung umzuschauen. Die Nothwendigkeit der Verhütung von Pollenraub kann hier unmöglich ein von der Natur nicht vorhergesehener Umstand gewesen sein.

Wenn wir aber nicht im Stande sind, eine Erklärung aufzufinden, dann müssen wir uns beruhigen bei den festgestellten Thatsachen, in Erwartung, dass sich bald mehr Licht über diesen dunklen Gegenstand verbreiten werde.

Die Zahl der Blüthen, die sich niemals öffnen und doch vollkommen fruchtbar sind, ist ohne Zweifel viel grösser, als man bis jetzt weiss. Nach *Darwin* <sup>1)</sup> hat auch *Asa Gray* im nördlichen

---

1) Diff. Forms of flowers, chap. VIII. Concluding Remarks.



Theile der Vereinigten Staaten Blüten angetroffen, die sich nie öffnen und doch Frucht ansetzen.

Welche Blüten dies gewesen sind, habe ich nicht erwähnt gefunden. Ebenso meldet *Henry O. Forbes* <sup>1)</sup> von einer Erd-Orchidea auf Java — wahrscheinlich ist ein *Chrysoglossum spec.* gemeint —, die niemals ihre Blüten öffne, und das ist eine Beobachtung von grossem Interesse, da, wie ich demnächst bei der Besprechung von *offenen* Blüten, die, obwohl sie offen sind, sich dennoch regelmässig selbst befruchten, noch näher darlegen werde, die Orchideen auf andere Weise als durch das Schliessen der Blütenkrone dem Übelstande entgegentreten, dass bei ausbleibendem Insectenbesuch die Pflanze keine Früchte hervorbringt.

„In opening its locked-up petals, I found“, sagt *Forbes*, „the „labellum beautifully marked with lines of purple, carmine and „orange, and the column also: but no insect-eye could ever be „fascinated or allured by its painted whorls“.

Fügen wir hier noch die Pflanzen mit kleistogamen Blüten, deren normale Blüten entweder gänzlich fehlen oder in der Natur niemals Früchte tragen, hinzu, dann haben wir schon Beweise genug für meine Behauptung, dass die *Knight-Darwin*'sche Hypothese nicht zutrifft.

Sind wir nun berechtigt, die oben beschriebenen geschlossenen Blüten *kleistogam* zu nennen und dem Begriff *Kleistogamie* damit eine weitere Ausdehnung zu geben? Meines Erachtens steht dem Nichts entgegen. Wir brauchen uns keine Gewalt anzuthun, um anzunehmen, dass die Blüten von *Myrmecodia*, *Unona*, *Artabotrys*, *Goniothalamus*, *Cyathocalyx* und *Chrysoglossum* auf dem Wege sind, kleistogam im engeren Sinn des Wortes zu werden und dass, wenn auch jetzt noch wenig von Reduktion oder Verkümmern von ausser Gebrauch gekommenen Organen zu bemerken ist, diese Erscheinung doch sicherlich einmal eintreten wird.

Für eine solche Annahme ist aller Grund vorhanden, da

---

1) *H. O. Forbes*, *A naturalist's wanderings in the Eastern Archipelago*, p. 95.



*Darwin* gezeigt hat, dass bei wirklich kleistogamen Blüten die in Abgang gekommenen Theile als rudimentäre Organe wieder aufzufinden sind (z. B. die Unterlippe von *Viola*, der Sporn bei den kleistogamen Blüten von *Impatiens* u. s. w.).

Es ist durchaus nicht unwahrscheinlich, dass viele, wenn nicht alle, gegenwärtig kleistogame Blüten sich früher in einem Zustande befunden haben, worin wir jetzt die beschriebenen *Myrmecodia* und *Anonaceae* erblicken.

*Darwin* selbst neigte sich bereits dieser Ansicht zu, da er die geschlossene Blüthe von *Lathyrus Nissolia* L. unter die kleistogamen aufgenommen <sup>1)</sup>.

Hierdurch bekommen wir eine ganz andere Vorstellung von dem Wesen der Kleistogamie.

Wunderte es uns früher, dass wir kleistogame Blüten bei Pflanzen auftreten sahen, deren normale Blüten ganz und gar für Kreuzbefruchtung eingerichtet sind, und zwar jene in der Regel zugleich mit diesen, so fragen wir uns jetzt, wie bei einer kleistogamen Pflanze normalgebaute Blüten überhaupt noch übrig bleiben konnten.

Über die Bedeutung der Kleistogamie und die Ursache für das Entstehen derselben weichen die Ansichten von einander ab.

Bekanntlich meinte *Delpino*, dass sie sich entwickelt habe zu dem Zweck, die Hervorbringung von Samen zu sichern unter klimatischen oder anderen Verhältnissen, die der Befruchtung der normalen Blüten ein Hinderniss in den Weg stellen.

Nach *Darwin* kann dies nur theilweise als richtig hingenommen werden. Er ist der Meinung, dass die Production einer grossen Menge Samen unter beträchtlicher Ersparung von Nährmaterial ein viel mächtigerer Factor gewesen sei. Diese Ersparniss erhellt vornehmlich aus der geringen Anzahl Pollenkörner, die sich in kleistogamen Blüten finden: eine Ersparung somit an Stickstoff und Phosphor.

Baron *Eggers*, welcher die Kleistogamie bei einigen westindischen Pflanzen besprach <sup>2)</sup>, glaubte aus seinen Beobachtungen

1) *Darwin*, l. c., chap. VIII.

2) Bot. Centralblatt, 1881, p. 57.



mit Rücksicht auf die Zeit, zu der sich jene Blüten darboten, den Schluss ziehen zu dürfen, dass die Ursachen der Kleistogamie in allen Fällen dieselben seien, nämlich ein Mangel an ausreichender terrestrischen oder atmosphärischen Feuchtigkeit, der eine vollständige Entwicklung der Blüten nicht zulasse.

Er sieht die kleistogame Blütenentwicklung als einen „Nothbehelf“ der Natur an, unter weniger günstigen Verhältnissen gleichwohl noch die wichtigeren Reproductions-Werkzeuge ins Dasein zu rufen, während die mehr ornamentalen, für das Bestehen der Art nicht so hochnothwendigen, Organe zu günstigerer Zeit zum Vorschein kommen.

Baron *Eggers* nähert sich also mehr der Ansicht von *Delpino*. Es kommt mir diese Darstellung der Sache als minder oder mehr gezwungen vor. Nach meiner bescheidenen Meinung ist schwerlich anzunehmen, dass eine Pflanze in ihrem eigenen Heimathlande sich so wenig habe acclimatisiren können, dass sie nicht im Stande sei, ihre Blüten gehörig zu entwickeln.

Kämen dergleichen Abnormitäten allein bei Pflanzen vor, die aus ihrer natürlichen Umgebung, in der sie sich gebildet und entwickelt, plötzlich in ein ganz anderes Klima gebracht wurden, dann wäre es noch einigermaassen denkbar, dass sich dieselben unter den veränderten Verhältnissen nicht mehr normal entwickeln könnten. Überdies aber lassen *Delpino* und *Eggers* hierbei ausser Acht, dass die Kleistogamie nicht lediglich in einer mangelhaften Entwicklung besteht in dem Sinne, dass man annehmen dürfte, die Blüthe sei an einem bestimmten Punkte stehen geblieben: die kleistogame Blüthe ist in mancher Hinsicht sehr hoch entwickelt. Ihre Fruchtbarkeit lässt Nichts zu wünschen übrig, und gewöhnlich bieten sich bei ihr sehr eigenthümliche Anpassungen dar, die von grosser Vollkommenheit zeugen.

Doch auch *Darwin's* Ansicht hat etwas Gezwungenes. Freilich wird ein ansehnliches Quantum Material erspart, aber die Natur selbst, und vornehmlich die der Tropen, gibt uns keine hohe Idee von dieser oft sehr gepriesenen Öconomie. Sind einmal bestimmte Organe ausser Gebrauch gekommen, dann dürfte es



auch keinen Nutzen haben, dieselben gleichwohl noch zur vollständigen Entwicklung gelangen zu lassen; sie bleiben in ihrer Bildung zurück, ohne dass nun gerade Sparsamkeit der leitende Factor dabei wäre.

Man kann sich schwer vorstellen, dass Öconomie allein die Veranlassung zu solch eingreifenden Veränderungen, wie sie bei kleistogamen Blüten auftreten, gewesen sein sollte. Viel eher bin ich zu der Annahme geneigt, dass das Schliessen der Blütenkrone und eine vollkommene Anpassung an Selbstbestäubung der Kleistogamie im engeren Sinne voraufgegangen sind, und dass sich letztere in Folge des Rudimentärwerdens von ausser Gebrauch gekommenen Blüthentheilen daraus entwickelt hat.

Die Krone selbst aber, die sich mit ihren schönen Farben und angenehmen Düften unmöglich ganz unabhängig von aller Beziehung zur Thierwelt entwickelt haben kann, sie zeigt uns überall da, wo sie geschlossen bleibt, aufs deutlichste, dass die Natur durch die Umstände genöthigt worden ist, von ihrem ursprünglichen Plane abzuweichen.

Jene Umstände können von allerlei Art gewesen sein.

Bei verschiedenen kleistogamen Pflanzen, deren normale Blüten sich ganz für Insectenbesuch eingerichtet zeigen, und die für ihren Fruchtsatz durchaus auf die Hülfe dieser Thiere angewiesen sind, kann eine kleine Änderung in der Lebensweise und Gewohnheit bestimmter Klassen von Insecten sehr wohl ein zwingendes Moment für die Änderung des Blütenbaues geworden sein.

Sobald diese Thiere gelernt haben, sich auf andere Weise mit der für ihren Lebensunterhalt erforderlichen Nahrung zu versehen, bleiben die Blüten unbefruchtet und geht die Art zu Grunde, sofern nicht die Natur auf andere Weise solch unvorhergesehenem Umstand entgegentritt.

Bekannt ist, dass Kleistogamie vornehmlich bei denjenigen Familien angetroffen wird, deren Blüten ganz und gar für Insectenbesuch eingerichtet sind: den *Leguminosae*, *Acanthaceae*, *Violaceae* etc.; bekannt ist ferner auch, dass



viele hochorganisirte *Orchidaceae* selten Frucht tragen. Darwin führt viele Beispiele hierfür an, und auch *Forbes* weist darauf hin.

Baron *Eggers* <sup>1)</sup> berichtet, dass *Oncidium Lemonianum* Lindl. auf St. Thomas jedes Jahr im März drei bis fünf gelbe Blüten trage, die niemals Früchte hervorbringen, sondern nach zwei bis drei Wochen abfallen.

Die Pflanze würde schon längst ausgestorben sein, wenn die Natur hier nicht bei Zeiten eingegriffen hätte.

Nach dem Abfallen der Blüten entwickeln sich in den Achseln der ledigen Bracteen vegetative Knospen, die in kurzer Zeit vollkommen neue Pflanzen bilden. Auf diese Weise entstehen völlig zusammenhängende Colonien dieser sich ausschliesslich auf vegetativem Wege vermehrenden Orchidee.

Sonderbar, dass aber stets wieder, Generation auf Generation, an jeder der auf diese Weise entstandenen Pflanzen sich Blüten bilden, die ganz und gar keinen Nutzen haben!

Dieser Fall lehrt uns wieder, dass es die Natur mit der Beherrschung wahrer Öconomie in der That so genau nicht nimmt.

Doch was von viel grösserem Interesse ist: das Auftreten dieser Blüten bei einer Pflanze, die sich jahrein jahraus auf vegetative Art vermehrt, gibt uns einen Fingerzeig für die Erklärung der offenen Blüten an sogenannten kleistogamen Pflanzen.

Auch bei diesem *Oncidium* wird wahrscheinlich das Fehlen der nöthigen Insecten oder eine Veränderung ihrer Lebensweise die Veranlassung zu einer Modification im ursprünglichen Plan der Natur gewesen sein.

Hier liegt die Erklärung des Phänomenes also wieder auf der Hand, gerade wie bei *Myrmecodia*, aber in vielen Fällen, wo Änderungen im Blütenbau zu constatiren sind, werden die Umstände, die den Anstoss dazu gegeben haben, wohl immer dunkel bleiben.

---

1) Bot. Centralbl., 1881, III, S. 122.



Wir dürfen nicht vergessen, dass jede Pflanze eine ungeheure Geschichte hinter sich hat, und dass die Umstände, die zu einer erheblichen Abweichung im Blütenbau Veranlassung gegeben, in unserer Zeit vielleicht wieder aufgehört haben zu bestehen, sodass ein richtiges Urtheil darüber zu fällen, uns unmöglich ist.



## II.

# SELBSTBEFRUCHTUNG BEI GEOEFFNETEN BLUETHEN UND VERSCHIEDENE ANPASSUNGEN, UM DIESELBE ZU SICHERN.

---

Ich gehe nun dazu über, meine zweite Aufstellung zu vertheidigen, und will durch einige Beispiele den Beweis liefern, dass man den Blüthenbau sehr oft unrichtig gedeutet hat.

Die Ergebnisse von *Darwin's* Untersuchungen, welche die Überlegenheit der Nachkömmlinge von gekreuzten Pflanzen über solche, die einer Selbstbefruchtung ihr Entstehen verdanken, dargethan, waren überzeugend, und die Biologen der folgenden Zeit hatten gewiss Recht, wenn sie bei jeder Blüthe zuallererst nach speciellen Einrichtungen zur Sicherung einer solchen, für die Nachkommenschaft wohlthätigen, Kreuzung suchten.

Ihre Forschungen haben zu den glänzendsten Resultaten geführt. Ein neues Gesichtsfeld ist dadurch eröffnet worden, und neue Naturbetrachtungen sind das Ergebniss gewesen. Vom unparteiischen Standpunkt muss aber zugegeben werden, dass jene bei ihrem Eifer, in jeder Abweichung vom normalen Typus eine Anpassung an die Gestalt und Lebensweise des einen oder anderen Insectes zu erblicken, oft zu weit gegangen sind und sich zu leicht darüber hinweggesetzt haben, wenn hier und da zwischen der Form der Blüthe und den Gewohnheiten des Insectes eine offenbare Disharmonie zu verzeichnen war.

Da wir bei den kleistogamen Pflanzen nun einmal gezeigt haben, dass es in der That Pflanzen gibt, von denen mit unbedingter Sicherheit behauptet werden kann, dass sie sich jahraus jahrein auf autogame Weise fortpflanzen, und dass es



eine ausgemachte Sache ist, dass nicht bei allen Pflanzen Selbstbefruchtung zum Aussterben der Art führt, dass sich vielmehr verschiedene Arten in dieser Hinsicht wirklich nicht empfindlich zeigen: so sind wir jetzt unbefangener in unserer Auffassung und können mit kritischem Blicke einen Blütenbau in nähere Untersuchung ziehen. Wenn wir dabei dann zu dem Resultat gelangen, dass eine Blüthe, die augenscheinlich ganz und gar für Kreuzung mittels Insectenhülfe eingerichtet ist, sich gleichwohl regelmässig selbst befruchtet, dann müssen wir uns fragen, ob vielleicht Umstände zu ermitteln sind, welche die Natur genöthigt haben, ihren ursprünglichen Plan aufzugeben.

Wir brauchen dann keine Nothschlüsse mehr zuzulassen, wie dies *Darwin* nach seinen Betrachtungen über die Selbstbefruchtung bei einer so hochorganisirten Pflanze wie *Ophrys apifera* vorsichtshalber wohl genöthigt war, zu thun. Ein Fall wie die Blütheneinrichtung bei der letzteren erscheint uns dann in ganz anderem Lichte. Es lässt uns kalt, ob die *Ophrys*-Blüthe vielleicht nach sehr langen Zwischenpausen wirklich einmal fremden Blütenstaub auf ihrer Narbe empfängt oder nicht. Wir nehmen an, dass, wenn dies geschieht, es doch durchaus nicht in der Absicht der Natur liegt.

Auch jetzt will ich aus zahlreichen Beobachtungen lediglich ein paar Beispiele auswählen, die nach meiner Meinung nur eine einzige Deutung zulassen, und bei welchen eine regelmässige Selbstbefruchtung durch Hülfe von Insecten bewerkstelligt wird.

Schon die blosse Thatsache, dass die Blüten geöffnet sind, und daher stets die Möglichkeit vorhanden ist, dass das eine oder andere Insect fremdes Pollen auf der Narbe absetze, bringt es mit sich, dass wir hier nie, wie bei kleistogamen Blüten, mit voller Sicherheit angeben können, dass Kreuzbefruchtung factisch niemals stattfindet. Wir können hier lediglich darauf hinweisen, dass, wenn dieselbe wirklich dann und wann einmal vorkommt, dies doch stets einem blossen Zufall angerechnet werden muss, und dass Nichts im Blütenbaue darauf schliessen



lässt, als habe es thatsächlich in der Absicht der Natur gelegen, dass sich die Pflanze dann und wann mit einem anderen Individuum kreuzen solle.

### 1. Coffea.

Als erstes Beispiel wähle ich die Blüthe von *Coffea bengalensis* Roxb.

Die Blüthe dieser Kaffee-Art aus Vorder-Indien weicht beträchtlich von denen der *Coffea arabica* und *C. liberica* ab. Die aus einer langen, dünnen Röhre bestehende Krone läuft in fünf grosse Zipfel aus (Taf. XXIII, Fig. 1). In dieser Röhre befinden sich fünf lange Staubbeutel, von denen nur die Spitzen eben daraus hervorragen. Der Griffel ist kurz, und die beiden Narben erreichen höchstens  $\frac{1}{4}$  der Länge von der Kronröhre. Die fünf Antheren schliessen seitlich genau aneinander; sie bilden gleichsam eine zweite Röhre innerhalb der Kronröhre und sitzen beweglich auf sehr kurzen Filamenten, die sich gerade unter der Spitze den Antheren anheften. In eben geöffneten Blüthen sind die Spitzen der letzteren nach innen gebogen und schliessen auf diese Weise den Eingang der Röhre fast ganz ab.

Die Antheren springen in der Länge und nach innen zu auf, und es bildet ihr Inhalt inmitten der von ihnen dargestellten Röhre einen festen Cylinder von Blütenstaub. Sobald nun ein Schmetterling seinen Rüssel in die Kronröhre zu bringen sucht, um den reichlich ausgeschiedenen Honig aufzuschlürfen, wird der Blütenstaub unfehlbar nach unten gedrückt und gelangt dann auf die Stigmata und in den Honig im untersten Theil der Kronröhre. Dieser Honig hat ebenso wie das Narbensecret in hohem Maass die Fähigkeit, den Blütenstaub zum Keimen zu bringen, und bei Besichtigung einer älteren Blüthe, die von einem Insect besucht worden ist, findet man denn auch die ganze Röhre unten mit einem dichten Netzwerk von Pollenschläuchen angefüllt, von denen etliche in die Stigmata eingedrungen sind.

So bringt das Insect, indem es das Pollen nach unten drückt,



nothwendigerweise Selbstbestäubung zuwege. Beim Zurückziehen des Rüssels ist die Möglichkeit, dass das Insect einiges Pollen mit sich führe, nur gering, da die Staubbeutel, nach Art von Federn wirkend, den Rüssel eng umschliessen und das ihm anhaftende Pollen ganz oder doch beinahe ganz abstreifen. Sollten dennoch einige Körner hangen bleiben, so würde beim Einführen des Rüssels in eine andere Blüthe schon an deren engem Eingang, den der Rüssel selbst zu öffnen hat, dieses Pollen noch weiter abgestreift werden, und nehmen wir an, dass hier oder da trotzdem noch ein vereinzelt Körnlein am Rüssel übriggeblieben wäre, dann müsste dies zwischen den vielen tausenden, die gleichzeitig nach unten gestossen werden, doch sicherlich verloren gehen.

Die Möglichkeit, dass fremder Blütenstaub auf die Narbe gelange, ist daher ausserordentlich gering, wenn auch zugegeben werden muss, dass sie nicht gänzlich ausgeschlossen ist.

Die Abweichungen, die bei der Blüthe von *Coffea bengalensis* im Vergleich mit der Blüthe anderer Kaffee-Arten zu constatiren sind, nämlich die enge Kronröhre, der kurze Griffel, die Antherenröhre innerhalb der Kronröhre, der Pollencylinder, welcher bei Insectenbesuch nothwendig nach unten gedrückt wird etc., müssen als Anpassungen zum Vortheil einer regelmässigen Selbstbestäubung betrachtet werden, und Niemand, der unbefangen ist, wird behaupten können, es liege in der Absicht der Natur, dass diese Blüthe dann und wann Pollen von einem anderen Individuum empfangen.

## 2. Aristolochia.

Ich wende mich nun zur Beschreibung der Blüthe von *Aristolochia*, die in jedem botanischen Handbuch als eins der schlagendsten Beispiele von Anpassung zur Sicherung von Kreuzbefruchtung angeführt wird.

Im botanischen Garten zu Buitenzorg trifft man verschiedene Arten dieser Gattung an, die ich Gelegenheit zu untersuchen hatte.



Hinsichtlich des Blütenbaues von *Aristolochia Clematitis* wird von *Hildebrand* und *H. Müller* Folgendes bemerkt:

Die Blütenkrone von *Aristolochia Clematitis*, deren Blätter miteinander verwachsen sind, besteht aus einer ziemlich langen Röhre, die oben in einen schräg abgeschnittenen Trichter ausmündet und unten eine kesselförmige Erweiterung zeigt. Die Röhre selbst ist von innen mit steifen Haaren besetzt, die nach unten gekehrt und so angebracht sind, dass sie den Zugang zum Kessel vor einem Insecte nicht versperren, das Thier jedoch verhindern, auf demselben Wege zurückzukehren.

Der Fruchtknoten ist unterständig. Auf dem Boden der kesselförmigen Erweiterung findet man die Staubgefäße mit den Narben vereinigt. Letztere, sechs an der Zahl, sind miteinander verwachsen und bilden eine ziemlich grosse Narbenfläche, deren Zipfel die Staubgefäße überdecken. Die Narbe ist nach *Hildebrand* schon im Stande, Pollen aufzunehmen und es zum Keimen zu bringen, wenn die Staubbeutel noch geschlossen sind. Die Pflanze ist daher proterogyn.

Wenn nun ein Insect, mit einem Klümpchen Blütenstaub auf dem Rücken, in die Blüthe eindringt und sich einen Weg zu dem Kessel bahnt, so fliegt es dort einige Zeit herum, indem es vergebens seinem Gefängniss wieder zu entrinnen sucht. Bei diesem Hin- und Herfliegen kommt sein mit Blütenstaub beladener Körper zuletzt nothwendig mit der Narbe in Berührung. Die Bestäubung ist somit eingetreten, und in Folge davon krümmen sich die Narbenzipfel nach oben. Jetzt öffnen sich auch die Antheren, die gleichzeitig durch die veränderte Stellung der Narbenzipfel und dadurch, dass die Haare auf dem Boden des Kessels zusammenfallen, den Insecten zugänglich werden. Die Fliegen, die ihren Pollenvorrath auf der Narbenfläche abgesetzt haben, können nun neues Pollen auf ihrem Körper ansammeln. Als Folge der eingetretenen Befruchtung fallen jetzt auch die Haare in der Kronröhre ab, und das Insect ist im Stande, die Blüthe zu verlassen. Noch nicht abgeschreckt durch die Schlinge, die ihm gelegt war, fliegt es in eine andere Blüthe hinein, um neuerdings für einige Zeit gefangen



gehalten zu werden, bis es wiederum den ihm anhängenden Blüthenstaub abgegeben und neuen aufgenommen hat, und so weiter.

Auf diese Weise wird also fortwährend Blüthenstaub von der einen Blüthe auf die Narbe einer anderen gebracht.

Zugleich wird auf bestimmte Art dafür gesorgt, dass eine schon befruchtete Blüthe vor fernerm Insectenbesuch verschont bleibt. Die junge Blüthe steht fast aufrecht, den trichterförmigen Mund weit geöffnet, um die Besucher anzulocken. Nach der Befruchtung beginnt die Trichterwand zu verwelken und schlaff zu werden; der Eingang wird dann zugeklappt, und als ob dies noch nicht hinreichend wäre, den Insecten anzudeuten, dass fernerer Besuch nicht mehr erforderlich oder willkommen sei, biegt sich obendrein noch die ganze Blüthe nach unten um. —

Diese Beschreibung klingt in der That überraschend, aber es sind doch sehr gewichtige Bedenken dagegen vorzubringen. Es fehlt ein grosses Glied in der Kette der aufeinanderfolgenden Erscheinungen und wohl nicht mehr und nicht weniger als der allererste Anfang.

Woher holt denn das Insect das Pollen, um die erste Blüthe zu befruchten, wenn die Antheren nicht geöffnet und zugänglich sind, bevor die Narbe bestäubt worden ist? Diese Schwierigkeit hat *Hildebrand* versäumt, uns zu erklären. Das Insect erhält kein Pollen, bevor es Pollen abgegeben hat. Wie kommt es denn an diesen *ersten* Blüthenstaub und wie an den folgenden?

Aber dies ist bei weitem nicht das einzige Bedenken gegen die obige Auseinandersetzung betreffs der Blüthe von *Aristolochia* und ihrer Befruchtung.

Die „Narbenfläche“ *Hildebrand's* und anderer Botaniker (*stigma radiato-sexpartitum*) ist keine Narbenfläche.

In der *Aristolochia*-Blüthe sind die Griffel und Narben verkümmert. Dagegen haben die Staubbeutel, und ganz besonders wohl ihre seitlich zu einem Becher miteinander verwachsenen Connective, eine aussergewöhnliche Entwicklung erlangt; zugleich sind diese Connective an ihren freiliegenden Rändern mit Papillen besetzt und übernehmen auf solche Art die Rolle



von Narben (Fig. 4). Es kann daher von einer Narbenfläche im Sinne *Hildebrand's* keine Rede sein. Die sechszipfelige, nach unten kegelförmig zulaufende, Connectivröhre hat an der Innenseite anfänglich eine glatte, hier und da mit kurzen, drüsentragenden Härchen besetzte, Wand. Schnell aber beginnt die glatte Oberhaut zu verschleimen, und bald findet man den Becher an der Innenseite mit einer klebrigen, schleimartigen Feuchtigkeit bedeckt. Dieses klebrige und feuchte Aussehen, das die Rückseite der Connective darbietet, hat *Hildebrand* getäuscht und ihn in den Irrthum versetzt, dass hier die Narbe vorliege. Auf höchsteigenthümliche Art weiss die Blüthe zugleich, wie aus Fig. 4 u. 5 hervorgeht, dem Mangel eines Griffelcanales abzuhelpfen.

Die erste dieser Abbildungen zeigt, dass die Connective ursprünglich nach aussen zu mehr oder weniger concav sind und die dann noch geschlossenen Staubbeutel in diese Höhlungen aufgenommen werden. Hernach bewegen sich die Ränder jedes Connectivs nach innen, während das Connectiv selbst sich streckt und sogar minder oder mehr convex nach aussen wird. In Folge der auf die Staubbeutel hierdurch ausgeübten Spannung springen diese der Länge nach auf, wobei der Blütenstaub in grossen Mengen freizuliegen kommt.

Der ursprüngliche Becher wird dann ein durch die Connectivzipfel überwölbter Canal mit verschleimter Wand, der von innen und oben mit zahlreichen Papillen besetzt ist, und dieser künstliche Griffelcanal tritt an die Stelle des verlorengegangenen Griffels mit Narben <sup>1)</sup>.

Nun erst kann man sagen, dass die Blüthe ausgewachsen und geschickt ist, befruchtet zu werden. Dem Mangel eines Griffels, der die Aufgabe hätte, die Pollenschläuche nach dem Ovarium zu führen, ist noch in letzter Stunde abgeholfen.

So verhält es sich wenigstens bei *Aristolochia barbata*, *A. labiosa*, *A. ornithocephala*, *A. ridicula*, *A. nitida* und *A. elegans*.

Die Untersuchung hat mich nun ferner gelehrt, dass jene

---

1) Vergl. auch v. *Tieghem*, Anatomie comparée de la fleur, 1871, p. 164.



Dehnung der Connective und das Aufspringen der Antheren ganz unabhängig von der Befruchtung und von Insectenbesuch ist, sowie des weiteren noch, dass der unterste Theil des Kessels und deshalb ebenso das Pollen und die Nectarscheibe auch bei jungen Blüthen stets zugänglich für die in die Blüthe eindringenden Fliegen sind. Bei einigen *Aristolochia*-Arten, so u. A. bei *A. ornithocephala*, *A. labiosa*, *A. barbata*, werden sogar hier in diesem Theile durchaus keine Haare angetroffen, die den Zugang zu den Staubgefässen verhindern könnten. Übrigens ist der Kessel an der Innenseite bei allen *Aristolochia*-Arten mit dichten, wolligen Haaren besetzt.

Ich wende mich nun zu einer näheren Beschreibung der Blüthe von *A. barbata* Jacq. (Taf. XXIII, Fig. 2—6).

An der Blütenkrone ist ebenso wie bei *A. Clematitis* ein birnförmiger, unterer Theil, eine enge Röhre und eine schräg abgeschnittene, trichterförmige Öffnung wahrzunehmen.

Der röhrenförmige Theil, der beinahe rechtwinkelig auf der Längsachse des Kessels steht, ist bei dieser Art ziemlich kurz.

Wo der Kessel in die Röhre übergeht, befindet sich ein in denselben einspringender Ring, der sich so ausnimmt, als sei er das Ende einer in die Kronröhre eingefügten zweiten, etwas längeren, Röhre (Fig. 6).

Die innere Wand dieser Röhre ist gänzlich unbehaart und anscheinend sehr glatt. Nimmt man aber eine genauere Untersuchung an mikroskopischen Durchschnitten vor, so stellen sich ihre Oberhaut-Zellen als minder oder mehr papillös abgerundet dar.

Die trichterförmige Öffnung ist mit langen, kolbenförmigen, steifen Haaren besetzt, die aus einer grossen Anzahl tafelförmiger Zellen aufgebaut und mehr oder weniger nach unten gerichtet sind.

Sodann findet man noch, wo der Übergang der Röhre in den birnförmigen Kessel stattfindet, von oben und der Aussenseite gesehen, zwei eingedrückte Stellen nebeneinander, die kugelsegmentförmig nach innen springen und an der inneren Wand von weisser Farbe und unbehaart sind (Fig. 6).



Übrigens ist die Innenwand des Kessels, wie ich schon bemerkt habe, nach allen Richtungen mit langen, weissen, wolligen Haaren besetzt, die in gewissem Grade klebrig und stets feucht sind. Im untersten Theile jedoch fehlen sie fast ganz oder sind sie viel kürzer. Die Honigscheibe auf dem Boden ist, wie früher schon gesagt, auch in jungen Blüthen stets zugänglich für die Besucher.

Wenn der künstliche Griffelcanal fertig ist und die Antheren aufgesprungen sind, wird das Pollen durch Hülfe der kleinen Fliegen, die sich stets im Kessel befinden, auf die Narbenpapillen gebracht. Diese Pollenkörner keimen sehr leicht und finden die nöthigen Vorbedingungen dafür fast überall im Kessel der Blütenkrone. In älteren Blüthen trifft man die Pollenschläuche allenthalben nach der Wand zu zwischen den wolligen Haaren an.

Die beim Verwelken der Blütenkrone zuerst auftretende Erscheinung ist das Abfallen der steifen Haare an der trichterförmigen Öffnung und das nach unten erfolgende Umschlagen der Oberlippe (Fig. 3). Im Stand der Blüthe tritt keine Veränderung ein; sie kehrt sich nicht, wie man bei *A. Clematitis* wahrnimmt, mit der Öffnung nach unten. Welche Hindernisse es sind, denen die gefangenen Fliegen bei ihrem Bemühen, nach aussen zu gelangen, in den jungen Blüthen begegnen, ist mir nicht recht klar geworden. Ich vermuthe, dass ihnen die glatten, obwohl nach aussen abgerundeten, Zellen der Röhre das Hinaufklettern erschweren, und dass diese Röhre erst erstiegen werden kann, wenn der Zustand des Verwelkens eingetreten ist. Möglich ist es aber auch, dass sie, indem sie dem Licht entgegenfliegen, auf einen Irrweg gerathen <sup>1)</sup> und unerwartet zurückprallen gegen die Kugelsegmente, die in der That einiges Licht durchlassen, und gegen den einspringenden Ring der Röhre. Haben sie endlich nach vielen, vergeblichen Bemühungen die Röhre erklommen, dann werden sie, an das

---

1) Vergl. H. Müller, Die Befruchtung der Blumen durch Insecten (*A. Siphon*), S. 109.



andere Ende gelangend, durch die nach unten gerichteten Bajonette, die den Ausgang vertheidigen, zurückgehalten. Mehrmals habe ich versucht, sie zu zwingen, die Blüthe zu verlassen, indem ich in den kesselförmigen Raum, worin eine kleine Öffnung angebracht wurde, durch allmähliges Eintauchen Wasser aufsteigen liess. Niemals ist es mir jedoch gelungen, sie auf diese Weise zu verjagen; niemals aber auch sah ich sie das obere Ende der Röhre erreichen, woraus ich schliesse, dass in der That die Glätte der Röhre das grösste Hinderniss in den Weg stellt. Es scheint mir, dass sowohl diese Glätte wie auch die Schwierigkeit, die Öffnung wiederzufinden, dazu beitragen, dass die Fliegen bis zum Eintritt des Verwelkens gefangen gehalten werden. Die kleinste, am Kessel angebrachte, Öffnung, durch welche Licht in den dunklen Raum gelangt, machen sich die Fliegen sofort zunutze, um ihr Gefängniss zu verlassen.

Wenn die Antheren aufgesprungen sind, können die Fliegen Blütenstaub sammeln. Mit ihrem staubbedeckten Körper fliegen sie dann verzweifelt herum, um den Ausgang wiederzufinden. Unaufhörlich kommen sie dabei mit der Wand des Kessels in Berührung, wobei sie reichliche Gelegenheit haben, ihren Blütenstaub an die wolligen, mehr oder weniger klebrigen oder doch stets feuchten, Haare wieder abzugeben, wie das die vielen, im Zustand der Keimung befindlichen, Körner zeigen, die man überall dort antrifft. Ohne jeden Zweifel verlieren sie auf diese Weise schon wieder den grössten Theil des angesammelten Blütenstaubes, bevor es ihnen noch gestattet ist, die Blüthe zu verlassen.

Ich gebe gern zu, dass sie noch stets einen Theil des Pollens auf ihrem Körper mitnehmen können, doch sicherlich ist es nicht zu viel gesagt, wenn ich behaupte, dass dasselbe Insect, wenn es so unklug ist, sich aufs neue fangen zu lassen, doch wiederum einen erheblichen Theil jenes Pollens an den Haaren abstreifen muss, durch welche es genöthigt ist, sich hindurchzuzwängen, um den Kessel zu erreichen. Nun ist es zwar möglich, dass das Thier noch einige Körner übrig be-



halten hat, doch bei seinem rastlosen Hin- und Herfliegen im Kessel besteht unstreitig viel mehr Chance, dass es dieselben irgendwo gegen die wollige Wand des Kessels als auf den Narbenpapillen ablagern werde. Daher aufs neue ein Verlust an mit so viel Mühe und Preisgebung von Freiheit gesammeltem, kostbarem Blütenstaub! Stets aber bleibt die Möglichkeit noch übrig, dass in der That einige Körner auf die Narbenpapillen gelangen, doch werden wir dann wieder zu der Erwägung hingedrängt, dass einige wenige Körner für eine Befruchtung aller Eier im Ovarium nicht ausreichend sind. Der Eierstock von *A. barbata* enthält sechs Fächer, jedes mit mindestens hundert Eiern; die von *A. ornithocephala* und *A. labiosa* haben deren wahrscheinlich ebenso viele tausend. Mindestens gleich viele Körner sind deshalb für die Befruchtung nöthig.

Nun denke ich, dass es im Hinblick auf die oben erwähnten Thatsachen nicht zu gewagt sein wird, die Ansicht auszusprechen, dass im Blütenbau von *Aristolochia* Nichts auf eine Absicht der Natur hinweist, dass sich ihre Blüten wechselseitig befruchten sollen; dass vielmehr die Auffassung von *Sprengel*, der in dem eigenthümlichen Bau lediglich eine complicirte Anpassung im Interesse der Befruchtung (nämlich Selbstbefruchtung) mittels Insectenhülfe sah, richtiger als die von *Hildebrand*<sup>1)</sup> und *Hermann Müller*<sup>2)</sup> ist.

Meine Beobachtungen hinsichtlich der Blütheneinrichtung von *A. barbata* datiren schon vom Jahre 1886. Ein schlagender Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung wurde mir kürzlich bei der Untersuchung der Blüten von *A. ornithocephala* geliefert.

Ich hatte Gelegenheit, acht dieser Blüten auf ihre Bestäubungseinrichtung zu untersuchen. In dreien davon fand ich die Fliegen *toth* in dem birnförmigen Kessel, gegen die Wand geklebt, liegen. In einer Blüthe zählte ich nicht weniger als elf Leichen; in den beiden anderen drei resp. vier. Die fünf übrigen Blüten waren noch jung, ihre Staubbeutel noch nicht

1) Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., 1866, Bd. V.

2) Die Befruchtung der Blumen etc., S. 109.



geöffnet, die Connectivzipfel nach oben und aussen gerichtet, und die Fliegen unversehrt.

Ich vermüthe deshalb, dass nach der Befruchtung die wolli- gen Haare klebriger und die Insecten dadurch an die Wand geheftet werden <sup>1)</sup>).

### 3. Cassia.

Als drittes Moment zur Vertheidigung meiner These will ich nur ganz kurz in Erinnerung bringen, was von mir schon früher über den Blütenbau bei der Gattung *Cassia* bemerkt worden ist <sup>2)</sup>).

Indem ich für die Einzelheiten auf die citirte „Note biologique“ verweise, halte ich es für erwünscht, die Resultate jener Untersuchung hier eben anzuführen.

*Hermann Müller* richtete vor einigen Jahren die specielle Aufmerksamkeit auf die *Cassia*-Blüthe <sup>3)</sup>).

Von den zehn Staubgefässen, die ursprünglich bei der Gattung vorkamen, befinden sich fast immer einige in rudimentärem Zustand, während zwei oder drei andere sich durch besonders lange Antheren und lange, bewegliche Filamente auszeichnen. Nun findet man nach *Hermann Müller* die Narbe in der einen Blüthe rechts und in der anderen links von der Symmetrie-Ebene. Das Pollen der kleinen Staubgefässe würde als Nahrung für die Insecten ausreichen, die, während sie dasselbe z. B. aus einer Blüthe mit nach rechts gekehrter Narbe zu sich nähmen, gleichzeitig aus den langen Staubgefässen Pollen auf ihrem Rücken sammelten. Dieses Pollen würde dann beim Besuche einer Blüthe mit nach links gewandter Narbe nothwendig auf dieser abgesetzt werden, während das dabei

---

1) Ich erwähne hier noch, dass bei *A. ornithocephala*, *A. labiosa*, *A. ridicula* und *A. elegans* die Röhre nicht glatt, sondern mit langen, steifen Haaren besetzt ist, wie bei *A. Clematitis*. Hierdurch wird die Möglichkeit, dass die Fliegen Blütenstaub in den Kessel mitbringen, noch verringert.

2) Note biologique. Annales, vol. VI, p. 254.

3) Kosmos, 1883, VII, S. 245—247.



zu gleicher Zeit gesammelte Pollen wiederum zur Befruchtung einer Blüthe von der ersteren Art diene. Auf diese Weise würde eine regelmässige Kreuzbefruchtung zwischen Blüten verschiedener Form stattfinden. Indem ich die Frage, welcher Nutzen für die Nachkommenschaft in einer derartigen Kreuzung zwischen verschiedenen Blüten einer und derselben Pflanze liegen könnte, unentschieden lasse, will ich hier nur als Ergebniss meiner Untersuchung bei zahlreichen Arten dieser Gattung mittheilen, dass sich, wie mir schien, bei allen jenen *Cassia's*, wo der Fruchtknoten sich wirklich aus der Symmetrie-Ebene entfernt, niemals eine nennenswerthe Abweichung der Narbe darbietet, insofern diese doch stets durch eine zweite Biegung in die Symmetrie-Ebene zurückkehrt, und dass nirgendwo ein constantes Verhältniss zwischen den Entfernungen besteht, in denen sich Narbe und Staubbeutel in den Blüten mit rechts- und linksständigen Fruchtknoten befinden, während bei Insectenbesuch die Staubgefässe obendrein noch nur durch Zufall berührt werden. Oft ist sogar eine grosse Disharmonie zwischen der Stellung der Narben und Staubgefässe und dem Körper des Insectes zu verzeichnen. Bei *C. alata* zum Beispiel wird ein Insect, das, um Pollen zu sammeln, in die Blüthe eindringt, unvermeidlich die Narbe mit dem Rücken und das Staubgefäss mit der Bauchseite des Körpers berühren.

Durch Vergleichung der Blüten verschiedener Arten miteinander konnte ich zeigen, dass die eigentlichen Abweichungen vom normalen Typus keinen anderen Zweck haben, als Selbstbefruchtung zu begünstigen. Ursprünglich besaßen die *Cassia*-Blüthen zehn Staubgefässe von gleicher Grösse. Sie mussten durch Hülfe von Insecten befruchtet werden, die, indem sie Pollen sammelten, zugleich die Staubgefässe in Erschütterung brachten, wodurch ein Wölkchen Blütenstaub aus den Poren nach aussen drang und einige Körner auf die Narbe gelangen mussten.

Diese Art von Befruchtung war sehr unsicher, denn die Narbe befand sich oft in ansehnlichem Abstand von den Poren der Staubbeutel. Überdies war jene gepaart mit Preisgebung



von einem grossen Theile Blütenstaub und sogar von Staubgefässen, die abgenagt wurden. Allmählig veränderte sich die Blüthe dermaassen, dass die Bestäubung mehr gesichert wurde. Dies ward erzielt durch beträchtliche Verlängerung einiger Staubgefässe, die ihr Pollenwölkchen jetzt mehr in der Nähe der Narbe entweichen liessen. Bei anderen Arten wurde der Zweck noch besser erreicht, und es gelangten die beiden verlängerten Staubgefässe so in die Nähe der Narbe, dass diese in directen Contact mit einer der Poren kam, aus denen der Blütenstaub entweicht, wodurch diese Blüthen nun ganz unabhängig von Insectenbesuch wurden. Nachdem dieser Zweck erreicht war, konnten die übrigen acht Staubgefässe entbehrt werden. Sie brauchen kein Pollen zum Vortheil der Besucher mehr zu produciren und befinden sich denn auch in einem weit vorgerückten rudimentären Zustand, insoweit sie noch nicht ganz und gar verkümmert sind.

In dem genannten Artikel erwähnte ich noch einige andere *Cassia*-Arten, bei denen derselbe Zweck, nämlich eine geregelte Selbstbestäubung ohne Dazwischenkunft von Insecten, auf ganz anderem Wege erreicht wird, und wies auf die eigenthümlichen Anpassungen hin, welche die *Cassia*-Blüthe im Lauf der Zeiten erworben hat, um die Selbstbefruchtung so gesichert wie möglich zu machen.

Ich will es hierbei bewenden lassen und halte es nicht für nöthig, noch andere Beispiele mitzutheilen, um der Beweisführung mehr Gewicht zu geben. In der Litteratur sind Beispiele von Pflanzen, die sich selbst befruchten, und von speciellen Anpassungen, diese Befruchtung zu sichern, gewiss genug zu finden.

Ich erinnere hier an das lange, schon im Jahre 1863 von *Treviranus*<sup>1)</sup> veröffentlichte, Verzeichniss von Pflanzen, unter welchen viele angeführt werden, die schon *vor* dem Öffnen der Blüthe ihr Pollen auf der Narbe absetzen; an die Selbstbe-

---

1) *L. C. Treviranus*, Ueber Dichogamie nach C. C. Sprengel und Ch. Darwin. Bot. Zeit., 1863, S. 1—7.



fruchtung bei *Fumaria*, worauf *H. von Mohl*<sup>1)</sup> zuerst die Aufmerksamkeit lenkte; an die eigenthümlichen, von *Foerste*<sup>2)</sup> mitgetheilten, Anpassungen bei *Teucrium canadense*, wo die Staubgefäße sich nach hinten biegen, bis dass der eine oder andere Staubbeutel in directe Berührung mit der Narbe kommt; an die thatsächliche, von *Forbes*<sup>3)</sup> wahrgenommene, Selbstbefruchtung bei verschiedenen *Orchidaceae* etc.

Diese Fälle können nicht mehr als für sich bestehende Ausnahmen betrachtet werden, wie die von *Hildebrand* angeführten Beispiele *Calceolaria pinnata*<sup>4)</sup> und *Morina elegans*<sup>5)</sup>.

Es ist nicht thunlich, sich durch die Behauptung mit ihnen abzufinden, dass doch früher oder später — vielleicht erst nach sehr langen Zeiträumen — eine Befruchtung durch Pollen von anderer Herkunft stattfinden müsse, und dass die Möglichkeit dazu doch bleibe, da die Blüten ja in den meisten Fällen den Zugang für Insecten offenlassen.

In Verbindung mit den oben beschriebenen kleistogamen Blüten, die den klarsten Beweis liefern, dass es in der That Pflanzen gibt, die sich durch eine unnennbare Anzahl von Generationen auf dem Wege der Autogamie fortpflanzen, und bei denen jedwede Kreuzung als Unmöglichkeit erscheint, erhalten alle hier angeführten Fälle mehr Bedeutung.

Mit voller Überzeugung unterschreiben wir denn auch die Worte von *v. Mohl* in seinem oben citirten Artikel: „Wenn „Darwin in Folge seiner bewundernswerthen Untersuchungen „über die Orchideen, welche den einen extremen Fall bilden, „in welchem Selbstbestäubung in den meisten Fällen eine Un- „möglichkeit ist, ausspricht: „„Nature tells us, in the most

---

1) *Hugo von Mohl*, Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten. Bot. Zeit., 1863, S. 325.

2) Siehe Bot. Centralblatt, 1886, III, S. 256.

3) *H. O. Forbes*, l. c., p. 85—96.

4) *F. Hildebrand*, Federigo Delpino's Beobachtungen. Bot. Zeit., 1867, S. 285.

5) *F. Hildebrand*, Weitere Beobachtungen. Bot. Zeit., 1869, S. 489. Auf diesen von *Hildebrand* mit Zeichnungen erläuterten Fall lenke ich die besondere Aufmerksamkeit des Lesers. *Morina elegans* liefert die glänzendsten Beispiele von Anpassungen zur Sicherung von Selbstbestäubung, die man sich denken kann.



„emphatic manner, that she abhors perpetual self-fertilisation““, so spricht unzweifelhaft die Natur durch die Bildung von Blüthen, welche das andere Extrem bilden, mit nicht geringerer Bestimmtheit aus, dass sie sich in diesen Fällen fortdauernde Befruchtung durch den eigenen Pollen zum Zwecke setzte. Warum sie bei der einen Pflanze den einen, bei der andern den gerade entgegengesetzten Weg eingeschlagen hat, das ist noch zu ermitteln. Eine Erklärung aber, welche sich auf das eine Extrem stützt und das entgegengesetzte Extrem gar nicht beachtet, und welche damit nur die eine Hälfte der Erscheinung ins Auge fasst, kann der Wahrheit nicht entsprechen“.

Nach meiner Meinung ist es völlig zweifellos, dass eine eingehendere Untersuchung es zur Erkenntniss bringen wird, dass bei einer viel grösseren Anzahl Pflanzen, als bis jetzt bekannt, geregelte Selbstbestäubung in der Absicht der Natur liegt.

Ich will hierbei nicht länger stehen bleiben, sondern im allgemeinen nur noch fragen, ob man dessen wohl so ganz sicher ist, dass Dichogamie stets den Zweck habe, Kreuzung zwischen verschiedenen Individuen zu bewerkstelligen.

Man behalte im Auge, dass diese Kreuzung thatsächlich nur ausnahmsweise stattfindet, und dass junge und alte Blüthen an derselben Pflanze und an einer und derselben Inflorescenz in der Regel wechselseitig einander befruchten.

Auch vergesse man nicht, dass es sich, wie ich schon oben in Erinnerung brachte, bis jetzt noch nie gezeigt hat, dass Kreuzung zwischen Blüthen an demselben Individuum von irgendwie grösserem Vortheil für die Nachkommenschaft wäre als Befruchtung mit dem eigenen Blütenstaube.

Das Pollen der Dichogamen kann nicht von selbst auf die Narbe gelangen. Insectenhülfe ist dazu ebenso nothwendig wie bei der oben beschriebenen *Aristolochia*-Blüthe. Es liegt nichts Ungewöhnliches in der Erscheinung, dass die Staubbeutel aufspringen, bevor die Narbenpapillen zu secerniren beginnen, und dass das zuletzt angelegte Organ auch das zuletzt ausgewachsene ist.

Ebenso wenig wie es als eine Besonderheit betrachtet wer-



den kann, dass die Krone sich bereits geöffnet hat, bevor die Staubgefässe ausgewachsen sind, darf man Proterandrie als eine specielle Anpassung, welche die Pflanze sich erworben habe, ansehen. Nur Proterogynie kann in solchem Sinne aufgefasst werden, aber proterogyne Blüthen kommen in Wirklichkeit viel weniger vor als Blüthen mit Proterandrie.

Die Proterandrie der *Compositae* verliert nach meiner Meinung einigermassen wohl die hohe Bedeutung, die man ihr hat beilegen wollen; gewiss ist, dass hier Befruchtung zwischen den Blüthen an demselben Köpfehen und zwischen den Blüthen verschiedener Inflorescenzen an derselben Pflanze die Regel, Kreuzung zwischen verschiedenen Individuen aber blosser Ausnahme ist.

Weist nicht gerade die Anordnung dieser Blüthen in ihrer grossen Anzahl an einer und derselben Inflorescenz auf eine Einrichtung hin, welche die einfache und leichte Befruchtung vieler Blüthen zugleich beim Besuche von nur einem einzigen Insect zum Zwecke hat?

Aber wie dem auch sei, die hier angeführten Beispiele von Pflanzen, die zur Erhaltung der Lebensenergie der Nachkommenschaft offenbar durchaus keiner Kreuzung benöthigen, müssen als ebenso viele directe Beweise gegen die *Knight-Darwin'sche* Hypothese angesehen werden. Diese Beweise sind dem Bau der Blüthen selbst entlehnt. Nimmt man hinzu noch alle jene Pflanzen, und namentlich Cultur-Pflanzen, welche sich seit undenklichen Zeiten niemals anders als auf ungeschlechtlichem Wege fortgepflanzt, sowie ferner auch die Moose und andere kryptogame Pflanzen, welche die Fähigkeit, Geschlechtsorgane zu entwickeln, ganz verloren haben, dann erhält man sicherlich ebenso viele Beweise gegen wie für das genannte Naturgesetz.

Wenn wir annehmen, dass Kreuzbefruchtung stets zum Vortheile der Nachkömmlinge ist, insofern diese von kräftigerem Baue sind und mehr Widerstandsfähigkeit gegen äussere Einflüsse „in the struggle for life“ besitzen, dann dürfen wir deshalb nicht gleichzeitig unterstellen, dass fortwährende Selbstbestäubung zum Untergang der Art führe.

In der That gibt es sehr viele Pflanzen, die für die nach-



theiligen Folgen, die daraus entspringen könnten, durchaus nicht empfindlich sind.

Wenn nun organische Wesen existiren, die so äusserst empfindlich für eine lange fortgesetzte Selbstbefruchtung sind, dann muss dies viel eher als eine schädliche Eigenschaft betrachtet werden, die von der Pflanze oder dem Thier im Laufe der Zeiten erworben ist; denn Niemand kann darüber im Zweifel sein, dass alle Pflanzen und Thiere ursprünglich Hermaphroditen waren, die sich selbst befruchteten. Viel später erst muss morphologisch und physiologisch die Scheidung der Geschlechter eingetreten sein und ebenso die gegenwärtig vorhandene Beziehung zwischen Blüthen und Insecten. Thatsächlich müssen sich daher die Voreltern sämmtlicher Thiere und Pflanzen durch eine endlose Reihe von Generationen ohne Kreuzung fortgepflanzt haben.

Für Pflanzen könnte man den Einwurf machen, dass die Hermaphroditen ehemals wahrscheinlich alle *Anemophilae* gewesen seien, somit stets die Möglichkeit für eine Befruchtung mit Pollen anderen Ursprungs bestanden habe, und dass sich aus diesen *Anemophilae* durch die Beziehung zur Thierwelt die *Zoidiophilae* entwickelten. Für die Thiere jedoch kann dieser Einwurf nicht gelten, und auch hieraus ergibt sich schon unmittelbar die Unmöglichkeit eines Naturgesetzes, dass sich jedes organische Wesen dann und wann mit einem anderen Individuum kreuzen müsse, um nicht Gefahr zu laufen, schliesslich durch Schwächung auszusterben.

Buitenzorg, August 1889.

---



# ERKLAERUNG DER TAFELN.

## Pl. XX.

### Fig. 1—3. *Myrmecodia tuberosa* Becc.

Fig. 1. Ausgewachsene Blüthe im Längsschnitt und von oben in  $\frac{1}{2}$  der natürlichen Grösse.

Fig. 2. Junge Blüthe nach Entfernung der Kronblätter, Seitenansicht,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 3. Junge Blüthe, geöffnet, Ansicht von oben,  $\frac{1}{2}$ .

### Fig. 4—5. *Unona* spec. nov. von Riouw.

Fig. 4. Die Blüthe mit den verwachsenen Kronblättern,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 5. Die Blüthe nach dem Abfallen der Blütenkrone,  $\frac{1}{2}$ .

### Fig. 6—13. *Artabotrys* spec.

Fig. 6. Die Blüthe, soweit sie sich öffnet, in der Seitenansicht,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 7. Dieselbe Blüthe von oben gesehen,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 8. Die Blüthe nach Entfernung der äusseren Kronblätter, in der Seitenansicht,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 9. Die Blüthe im selben Zustand von oben gesehen,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 10. Inneres Blütenblatt von innen und von der Seite,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 11. Aeusseres Blütenblatt von innen und von der Seite,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 12. Die junge Blüthe nach Entfernung der sechs Kronblätter,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 13. Die Blüthe nach dem Abfallen der Kronblätter und Staubgefässe,  $\frac{1}{2}$ .

### Fig. 14—15. *Artabotrys suaveolens* Bl.

Fig. 14. Die Blüthe in der Seitenansicht,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 15. Aeusseres Blütenblatt derselben Blüthe,  $\frac{1}{2}$ .

## Pl. XXI.

### *Goniothalamus giganteus* Hook. et Th.

Fig. 1. Die Blüthe in der Seitenansicht,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 2. Inneres Blütenblatt,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 3. Die Blüthe nach Entfernung der äusseren Kronblätter,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 4. Die Blüthe nach dem Abfallen der Kronblätter und Staubgefässe,  $\frac{1}{2}$ .

## Pl. XXII.

### *Cyathocalyx zeylanica* Champ.

Fig. 1. Die Blüthe in der Seitenansicht,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 2. Dieselbe Blüthe von oben gesehen,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 3. Blütenblatt von der Innenseite,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 4. Blütenblatt im Profil,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 5. Die Blüthe im Längsschnitt nach Entfernung der oberen Theile der Kronblätter,  $\frac{1}{2}$  (nicht, wie der Zeichnung irrtümlich beigefügt ist,  $\frac{1}{3}$ ).

Fig. 6. Die Blüthe nach dem Abfallen der Krone und der Staubgefässe, Seitenansicht und Längsschnitt,  $\frac{1}{2}$ .

## Pl. XXIII.

### Fig. 1. *Coffea bengalensis* Roxb.

Die Blüthe im Längsschnitt,  $\frac{1}{2}$ .

### Fig. 2—6. *Aristolochia barbata* Jacq.

Fig. 2. Die Blüthe im Längsschnitt vor der Befruchtung,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 3. Die Blüthe in der Seitenansicht beim Verwelken,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 4. Die noch ungeöffneten Antheren mit den zu einem Becher verwachsenen, nach aussen concaven, Connectiven,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 5. Die aufgesprungenen Antheren mit den nach aussen convexen Connectiven,  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 6. Oberer Theil des Kessels von der Innenseite, mit der Mündung der Trichterröhre und den beiden weissen, kugelsegmentförmig eingedrückten, Stellen,  $\frac{1}{2}$ .











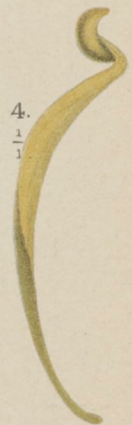
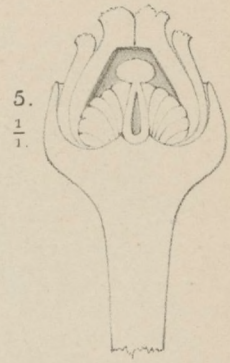
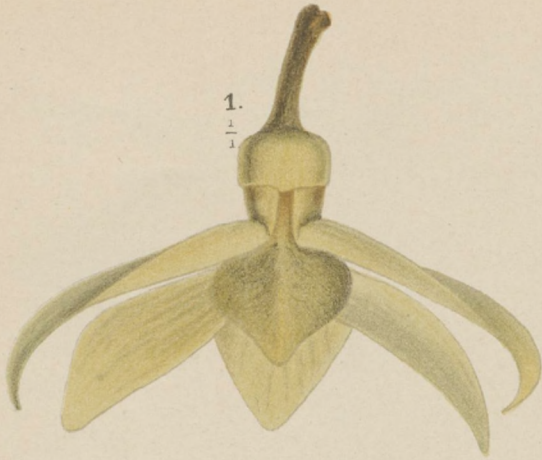
Schönstedt del.

P.W.M. Trap impr.

A.J.J. Wendel lith.

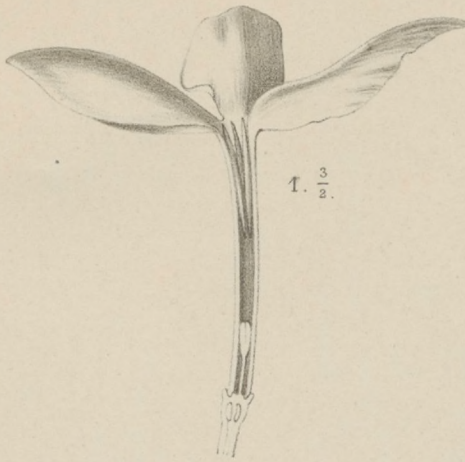




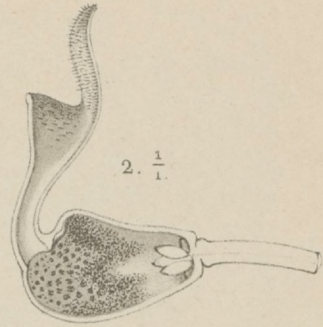








1.  $\frac{3}{2}$ .



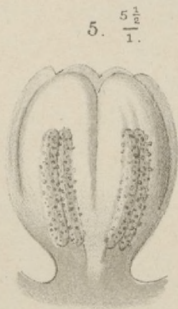
2.  $\frac{1}{1}$ .



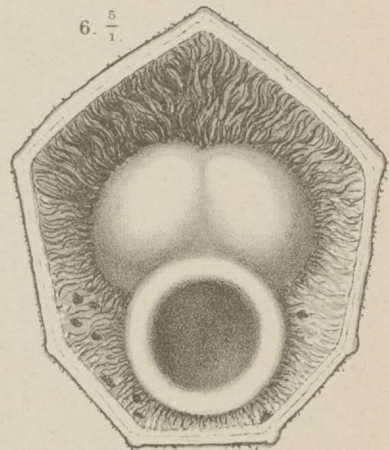
3.  $\frac{1}{1}$ .



4.  $\frac{5\frac{1}{2}}{1}$ .



5.  $\frac{5\frac{1}{2}}{1}$ .



6.  $\frac{5}{1}$ .





# ÉTUDES SUR LES ALGUES DE L'ARCHIPEL MALAISIE

PAR

MADME. A. WEBER—VAN BOSSE.

---

II.

PHYTOPHYSA TREUBII.

Avec planches XXIV, XXV, XXVI.

*Introduction.*

L'algue qui fera l'objet de l'étude suivante, fut découverte par M. Treub, Directeur du Jardin botanique à Buitenzorg. M. Treub a eu la bienveillance de me céder cette algue parasite pour laquelle je propose le nom générique de *Phytophysa*, à cause des difformités qu'elle provoque chez la plante-nourrice et le nom spécifique de *Treubii* en honneur du savant naturaliste de Buitenzorg.

L'algue habite une espèce de *Pilea* (*Pileae oreophilae* affinis). Cette plante herbacée pousse dans la forêt vierge de Tjibodas, où est situé le jardin magnifique, dépendance dans la montagne de l'institution à Buitenzorg. Les botanistes y trouvent sous la main toutes les merveilles d'une flore virgino-tropicale et une hospitalité gracieuse dans la maison du Directeur.

C'est là que j'ai goûté le vif plaisir de rassembler le *Pilea* et que mon mari a exécuté, d'après nature, les deux dessins colorés (planche XXIV fig. 1 et 2) qui sont la fidèle image de deux bouts de tiges infectées par l'algue. La tige avec la feuille



montre divers états de l'algue; d'abord un petit renflement *a* (fig. 1) dans le pétiole tout près de la feuille et ensuite plus bas dans le même pétiole un renflement *b* plus gros, orné d'une tache verte au milieu. C'est l'algue qui est la cause de ces renflements, auxquels participe d'une manière active le tissu du Pilea.

*M. Beyerinck* <sup>1)</sup> est le premier qui ait fait mention d'algues comme la cause de cécidies chez des cryptogames et des phanérogames. Les algues mentionnées par lui appartiennent pour la plupart à la famille des Nostocacées, mais l'anomalie de développement que le Nostoc provoque chez un Phanérogame, notamment la dichotomie des racines de *Cycas*, diffère considérablement de ces productions morbides, bien connues et très répandues, que l'oeil le moins exercé reconnaît immédiatement pour une galle. C'est pourquoi nous avons remarqué avec un vif intérêt la galle du Pilea, car cette galle est une algo-cécidie qui se rapproche du type élevé des cécidies des insectes.

La galle du *Phytophysa* est une vraie galle interne, car jusqu'au moment où, pour effectuer l'éjaculation des spores, la membrane de l'algue se rompt — ce qui entraîne un déchirement du tissu cortical du Pilea — la galle est parfaitement close. Elle peut être simple ou composée; quand elle est composée, la galle est creusée de plusieurs loges séparées et dans chaque loge un individu d'algue mène une vie indépendante des autres algues. Ces galles composées ont une croissance illimitée, car à côté des algues mûres qui sont sur le point d'éjaculer leurs spores, une jeune algue peut s'enfoncer dans le tissu du Pilea et en se développant être la cause de la croissance continuée de la galle. Voyez la fig. 4.

L'algue habite des milieux différents dans le Pilea: on la trouve sur la feuille, sur le pétiole, sur les tiges et les bourgeons et selon les différents lieux que l'algue a choisis pour demeure, les altérations que subit la plante-nourrice seront plus ou moins grandes. Mais que ce soit la feuille ou la tige que l'algue habite, toujours elle se développe dans le parenchyme du Pilea, dont les cellules se divisent et se multiplient sous

1) *Beyerinck*: Bijdrage tot de Morphologie der Plantegallen 1877. p. 5.



l'influence de l'algue. Le parenchyme du *Pilea* entoure complètement l'algue qui forme ainsi une cavité dans la plante-nourrice qu'on pourrait nommer „chambre alguaire”, car cette cavité est homologue à la chambre larvaire des zoo-cécidies. Dans les galles simples (voyez la fig. 3) le tissu vasculaire du *Pilea* ne participe presque pas à la formation de la galle; dans les galles composées, surtout quand celles-ci sont habitées par plusieurs algues et se développent sur un jeune bourgeon, le tissu vasculaire peut subir de grands changements et disparaître presque entièrement comme dans la préparation de la fig. 4. Dans de pareils bourgeons les internodes et les feuilles sont atrophiés et souvent il se développe, au lieu de feuilles, seulement de petites écailles.

Nous ne nous proposons pas de faire l'étude approfondie de la galle du *Pilea*; nos échantillons, recueillis dans le but d'étudier l'algue, ne suffiraient pas pour un pareil travail. Nous nous bornerons à faire remarquer encore que la „chambre alguaire” n'est pas entourée d'une couche de cellules d'un tissu particulier. A cause de cela le *Pilea* cherche, après la sortie de l'algue, à cicatrifier la blessure provoquée par cette dernière et à se préserver des influences néfastes du milieu extérieur alors en communication directe avec le tissu intérieur du *Pilea*. Les cellules du parenchyme, jusqu'alors minces et aplaties, qui sont en contact direct avec la cavité occupée jadis par l'algue, se gonflent dans la cavité et chaque cellule se partage par une cloison parallèle à sa surface libre. Tout autour de la cavité apparaît une assise génératrice qui produit le liège de cicatrisation, dont une couche entière, formée d'un nombre plus ou moins grand de cellules subéreuses, remplit quelquefois entièrement la cavité où l'algue vivait.

#### *Description de l'algue.*

Dans les pages précédentes nous nous sommes attardés un moment à parler de la cécidie du *Pilea*, mais la présente étude est avant tout consacrée à la provocatrice de la cécidie, une



algue d'une organisation élevée, appartenant au groupe des Siphonées. La première entrée de l'algue dans le tissu du *Pilea* n'est visible qu'à l'aide de coupes microscopiques; d'une de ces coupes nous avons fait voir une partie dans la fig. 5 qui représente un commencement de galle composée du *Pilea* avec quatre cavités pyriformes. Le contenu est tombé de deux de ces cavités pendant la préparation, mais les deux autres sont encore remplies de l'algue.

L'algue qui forme ces vésicules dans le *Pilea*, provient — comme nous le verrons plus tard — d'une spore. Cette spore germe en formant un tube qui se glisse parmi les cellules épidermiques du *Pilea*, mais le tube écarte seulement les cellules corticales dont il ne perce pas la membrane, aussi on ne peut dire que le *Pilea* reçoive une blessure par l'entrée de l'algue dans son tissu. Un petit bouton en cellulose, restant de la spore, marque seul sur l'épiderme la place où l'algue est entrée dans la plante-nourrice. C'est ainsi que le *Phytophysa* s'enfonce dans le *Pilea* de la même manière que le *Phyllobium* <sup>1)</sup> entre dans les feuilles du *Lysimachia nummularia*. Le tube, en s'allongeant parmi les cellules du parenchyme, s'entoure d'une membrane assez épaisse et contient dans tous les états que nous avons étudiés, un protoplasme réticulé à mailles très petites. A sa base — c'est à dire la partie intérieure par laquelle le tube est entré d'abord dans le *Pilea* — il se gonfle et forme une ampoule dont la grandeur diffère selon la place qu'elle a pour se développer. Isolée dans le parenchyme l'ampoule sera plus grande que là, où plusieurs algues vivent dans la même galle. Nous en avons remarqué qui avaient un diamètre de 2,5 mm., mais on trouve beaucoup d'algues adultes qui n'atteignent jamais un pareil développement.

Le sommet du tube — c'est à dire la partie extérieure qui ne s'enfonce que peu parmi les cellules du *Pilea* — se ferme graduellement par des couches nouvelles de membrane que le protoplasme sécrète. Cette partie du tube est visible encore

---

1) *Klebs*: Beiträge zur Kenntniss niederer Algenformen. Bot. Zeit. 1881.



pendant quelque temps parmi les cellules du *Pilea*, comme on le peut constater par la coloration avec du chlorure de zinc iodé, mais enfin, vide de protoplasme, cette partie du tube disparaît graduellement. Dans la fig. 8 est représenté un fragment de la périphérie de l'algue, la membrane, enflée par le chlorure de zinc iodé, offre une petite protubérance, dernier vestige du tube au moyen duquel l'algue s'est glissée dans le *Pilea*. Toute autre trace du tube parmi les cellules a disparu. Dans la protubérance le protoplasme réticulé s'est transformé et a pris un aspect fibreux, et la forme d'un crochet. Fait remarquable à constater, nous avons retrouvé cette petite protubérance avec le crochet en protoplasme fibreux dans l'algue, même après l'éjaculation des spores.

En croissant l'algue perd la forme d'une ampoule et se transforme en une vésicule sphérique, forme qu'elle garde toujours, excepté dans les cas où deux vésicules se touchent et où par suite de pression réciproque les deux côtés adjacents s'aplatissent comme dans la fig. 4. La membrane épaisse qui entourait le tube et qui entoure aussi la vésicule, consiste de plusieurs couches qui ne se distinguent pourtant pas facilement. Avec du chlorure de zinc iodé une mince cuticule devient visible à la face externe de cette membrane, dont le reste se colore en violet foncé sous l'influence de ce même réactif. En outre la membrane est caractérisée par une grande quantité de canalicules et par de nombreuses punctuations aréolées à la face externe. Un protoplasme légèrement granuleux se fit remarquer dans les canalicules, en exposant la membrane un moment à l'influence de l'acide sulfurique pour la faire enfler et en ajoutant du bleu de Hoffmann après. Les canalicules correspondent avec les punctuations aréolées qui ne sont pas recouvertes d'une couche de cutine; la cutine semble au contraire former une petite élévation autour de la punctuation et contribuer par ce petit rehaussement à la forme aréolée de cette dernière. Voyez la fig. 7.

Quoique nous ayons remarqué la présence de protoplasme dans les canalicules de la membrane du *Phytophysa*, nous



n'osons affirmer que ces canalicules soient aussi percés par le protoplasme à leur face externe, ce qui admettrait la possibilité d'une communication intercellulaire du protoplasme du *Phytophysa* avec le protoplasme du *Pilea*. Nous avons imité les méthodes recommandées par *Russow*<sup>1)</sup> pour reconnaître la continuité du protoplasme, mais dans le cas qui nous occupe, nous n'avons pas obtenu de résultats satisfaisants.

Tantôt nous avons cru nous apercevoir que les canalicules étaient ouverts et d'autres fois, ils nous paraissaient fermés par une mince couche de cellulose. Une fois la présence d'un petit amas de protoplasme provenant de l'algue fut constatée à la face externe de la membrane. Mais ce protoplasme était-il sorti par une petite rupture dans la membrane ou était-ce du protoplasme sorti par les canalicules? C'est ce que nous n'osons décider; nos investigations ne sont pas assez complètes pour nous permettre de tirer des conclusions des faits observés.

Un autre fait qui semble plaider en faveur de la supposition que les ponctuations sont ouvertes à la face externe, c'est celui-ci: sous l'influence de l'alcool le protoplasme se contracte tantôt plus, tantôt moins, mais dans des préparations soignées le protoplasme restait en contact avec la membrane par des filaments longs et étirés de protoplasme qui aboutissaient dans les canalicules. Il faut que ces canalicules retiennent le protoplasme bien fortement, à en juger par la longueur de quelques-uns de ces filaments.

La membrane des cellules du *Pilea*, en contact direct avec les ponctuations aréolées du *Phytophysa*, nous a souvent fait voir des ponctuations simples de la grandeur des ponctuations aréolées, et selon toute vraisemblance ces ponctuations simples du *Pilea* communiquent avec les ponctuations aréolées de l'algue. Il est évident qu'ouverts ou fermés par une mince lamelle, ces nombreux canalicules et ponctuations serviront à faciliter le transport des matières que le *Phytophysa* soustrait à son hôte, car la membrane épaisse de l'algue opposerait, si elle était

---

1) C. Russow: Ueber den Zusammenhang der Protoplasmakörper. Dorpat 1883.



solide, un obstacle considérable au transport de ces substances.

Les petites protubérances formées par les punctuations aréolées ont été exagérées un peu à dessein dans la fig. 11. Avec le grossissement d'après lequel cette figure est dessinée on ne les aperçoit presque pas; c'est seulement sous un plus fort grossissement qu'on remarque que ces punctuations sont nombreuses et qu'elles constituent un organe important de l'algue.

Outre les punctuations aréolées on remarque encore un grand nombre de punctuations simples et très petites, situées parmi les autres. Nous sommes portés à croire que ces punctuations simples deviennent des punctuations aréolées à mesure que l'algue en grandissant prend plus de circonférence, puisque nous avons trouvé des états intermédiaires entre les punctuations simples et les punctuations aréolées.

Comme nous l'avons déjà dit plus haut, le contenu du tube qui s'introduit parmi les cellules du *Pilea* consiste en protoplasme réticulé à mailles très petites. A mesure que le tube s'allonge et forme à sa base une petite ampoule, commencement de la vésicule future, le protoplasme augmente et remplit toute la vésicule, mais ce protoplasme est creusé d'une foule de cavités — les vacuoles — qui donnent au protoplasme l'aspect d'un réseau. Les bandelettes de protoplasme qui séparent les vacuoles sont fines, mais très distinctes et persistent durant toute la vie de l'algue.

Nous avons étudié le *Phytophysa* d'après des échantillons vivants et d'après des échantillons conservés à l'alcool. Cette double manière d'étudier l'algue offrait un avantage réel. Les échantillons vivants permirent de constater la présence de chromatophores et la place qu'ils occupent dans l'algue; l'étude des échantillons conservés à l'alcool fut instructive pour la structure du protoplasme, car la tension que le protoplasme vivant de l'algue exerce sur la membrane, est si grande que la moindre lésion de celle-ci cause de suite une évacuation considérable de protoplasme, ce qui entraîne naturellement une disturbance complète du réseau protoplasmique. Dans les échantillons vivants les chromatophores d'une belle nuance verte, ronds et



très petits étaient faciles à distinguer; ils étaient d'abord dispersés assez uniformément dans le protoplasme, mais se rassemblaient bientôt à la périphérie où ils constituaient, au moment de la formation des spores, une zone d'un vert intense autour d'un protoplasme central presque incolore.

Dans les échantillons à l'alcool des petits corps ronds, dispersés partout dans le protoplasme, attiraient surtout l'attention. Ils se coloraient à la manière des noyaux sous l'influence de diverses méthodes de coloration et, en considérant les faits suivants, nous n'avons pas hésité à prendre ces corps pour des noyaux: chaque spore de l'algue contient un beau chromatophore en forme de lentille, un petit corps rond et du protoplasme avec quelques fines granulations de nature inconnue.

Ce petit corps rond de la spore se colore en bleu violet au moyen d'hématoxyline tandis que le protoplasme pariétal de la spore reste incolore; sous l'influence de l'iode, ce même corps devient brun et prend une nuance plus foncée que le chromatophore, enfin avec du bleu de Hoffmann la petite sphère se colore en bleu foncé, tandis que le protoplasme pariétal prend une nuance bleu clair. Personne ne doutera après ces réactions que ce petit corps rond ne soit le noyau de la spore, mais si l'on admet la nature de noyau pour le petit corps rond de la spore, il faut aussi l'admettre pour les petits corps ronds du protoplasme réticulé, qui se comportent de la même manière que le noyau de la spore à l'égard des réactifs employés. Ces réactifs provoquent en effet la même coloration distincte des petits corps du protoplasme réticulé, ce qui nous a portés à les considérer comme étant aussi des noyaux. Il y a cependant une seule différence entre les deux noyaux respectifs; le noyau de la spore est plus grand que le noyau du protoplasme réticulé, mais tous deux sont extrêmement petits et il est difficile d'en prendre la mesure exacte. Les noyaux du protoplasme réticulé n'atteignent pas même une dimension de  $1,5 \mu$ , les noyaux des spores avaient pour la plupart un diamètre de  $1,8 \mu$ . Depuis les belles recherches de Schmitz <sup>1)</sup> sur la nature pluri-

1) *Schmitz*: Ueber die vielkernigen Zellen der Siphonocladaceen. Halle 1879.



nucléaire des algues, réunies par lui dans le groupe des Siphonocladiales, tout le monde admet la multiplicité des noyaux chez ces algues; et l'absence de noyaux chez le *Phytophysa* serait plus remarquable que ce fait, que les noyaux sont si petits qu'on ne reconnaît pas leurs nucléoles avec nos instruments optiques actuels.

La division des noyaux fut observée une fois dans une préparation heureuse et pour autant que leur petitesse permettait d'en juger, les noyaux se partageaient par fragmentation. Il y en avait qui avaient une forme allongée et d'autres qui s'étaient partagés en deux moitiés. Les noyaux qui allaient se partager furent mesurés, leur plus grand diamètre était un peu plus de  $1,8 \mu$ . Quant à la division des chromatophores, nous ne l'observâmes jamais, mais aussi il ne faut pas oublier qu'il y a beaucoup de matières granuleuses dans le protoplasme, ce qui rend difficile la recherche de corps qui, comme les chromatophores, ne se colorent pas d'une manière bien distincte ou par des méthodes faciles à appliquer et à contrôler.

Un dérivé remarquable du protoplasme, ce sont des grains de cellulose qui rappellent les grains d'amidon trouvés par *Schmitz*<sup>1)</sup> et *Just*<sup>2)</sup> dans le *Phyllosiphon Arisari*. Les produits cellulosiques du *Phytophysa* se distinguent cependant sous plusieurs rapports des grains d'amidon décrits pour le *Phyllosiphon* mais, comme ces derniers, ils sont dispersés dans le protoplasme et ont un centre, le noyau du grain, qui se colore d'une teinte plus intense que la périphérie. Autour du noyau on distingue avec difficulté quelques couches concentriques. Les grains de cellulose ne se colorent pas sous l'influence seule de l'iodure de kalium iodé; mais en ajoutant de l'acide sulfurique ils deviennent bleus. Avec du chlorure de zinc iodé ils se colorent en violet: ces deux colorations sont bien typiques pour la cellulose.

Mais ce qui distingue surtout ces grains des grains d'amidon du *Phyllosiphon*, c'est la faculté qu'ils ont de se diviser. On

1) *Schmitz*: *Phyllosiphon Arisari*. Bot. Zeit. 1882 p. 541.

2) *Just*: *Phyllosiphon Arisari*. Bot. Zeit. 1882 p. 24.



voit en effet apparaître un second noyau dans un grain qui jusqu'alors n'en possédait qu'un seul et alors le grain, de rond qu'il était, devient allongé. Autour de ce second noyau des couches concentriques apparaissent, mais les deux noyaux restent longtemps encore enveloppés d'une molle couche commune et ressemblent dans cet état parfaitement aux grains d'amidon demi-composés des plantes supérieures. Le processus de division des grains n'en reste cependant pas là; la couche molle commune finit par se dissoudre complètement, les deux grains s'arrondissent, se détachent entièrement et le protoplasme entoure ensuite chaque grain d'une couche continue par laquelle les grains sont mis en état de se diviser de nouveau. Si alors on les colore avec du chlorure de zinc iodé, le protoplasme devient brun, le grain prend une nuance violette, mais entre ces deux il reste une mince zone incolore, dont nous ignorons la nature. Cette zone incolore se retrouve sur la fig. 10 qui représente un fragment du réseau protoplasmique avec des grains en divers états de division.

Quelquefois les grains sont composés et très irréguliers comme par exemple celui qu'on voit dans la fig. 9. Ce grain s'était détaché du protoplasme et se laissait tourner en tous sens sous le couvre-objet. Il était composé d'une quantité de petits globules, qui le faisaient ressembler à une plantule de levure, mais en ajoutant du chlorure de zinc iodé, tous les globules se coloraient en violet et le centre de chaque globule se colorait d'une nuance plus foncée que la périphérie. La grandeur des grains simples n'est pas identique, mais en général les grains ne dépassent pas un diamètre de  $8 \mu$ . Le rôle que ces grains de cellulose ont à remplir est facile à comprendre. Ils sont des matériaux de réserve que le protoplasme dissoudra plus tard quand il en aura besoin. On les voit à cet effet s'accumuler de préférence à deux endroits: d'abord vers la périphérie, c'est à dire dans le voisinage de l'endroit où les spores seront formées, où ils s'accumulent en nombre considérable, mais d'où ils disparaîtront presque totalement au fur et à mesure que les spores seront formées; puis au centre, mais là ils sont moins fréquents que vers la péri-



phérie et toujours, même après l'éjaculation des spores, on trouve dans cet endroit encore quelques grains isolés. Du reste il y a des individus d'algues où la distribution des grains n'est pas limitée aux endroits cités.

Le protoplasme est en outre riche en huile grasse. Dans les échantillons conservés à l'alcool se trouvaient souvent un nombre considérable de gouttelettes plus ou moins volumineuses. Ces gouttelettes devenaient noires sous l'influence d'acide osmique; elles étaient dispersées tant dans le protoplasme que dans les vacuoles. Probablement c'est sous l'influence de l'alcool que les gouttelettes sont sorties du protoplasme et entrées dans les vacuoles. Une certaine corrélation paraissait exister entre les gouttelettes d'huile et les grains de cellulose, car si dans une algue les gouttelettes étaient fréquentes, le nombre de grains de cellulose était moindre, et au contraire dans les algues riches en grains de cellulose, les gouttelettes d'huile faisaient presque défaut.

Dans les échantillons à l'alcool nous avons aussi remarqué des sphéro-cristaux, mais seulement à la périphérie et dans la partie du protoplasme qui se divisait en spores. Ils étaient cependant trop petits pour qu'on pût les expérimenter dans l'intention d'en reconnaître la nature. Plus tard, après l'éjaculation des spores, quand l'algue a disparu de la cécidie, on trouve attachés aux cellules parenchymateuses du *Pilea* qui tapissent la cavité de la cécidie, un grand nombre de sphéro-cristaux composés. Probablement ces cristaux dérivent du *Pilea*, puisque nous les avons aussi rencontrés dans les canaux creusés par des parasites animaux dans les tiges du *Pilea*. C'est pourquoi nous ne les avons pas soumis à un examen ultérieur; nous sommes convaincus que ces derniers sphéro-cristaux sont de tout autre provenance que les sphéro-cristaux extrêmement petits qui se trouvent dans l'algue même.

#### *Formation et éjaculation des spores.*

Lorsque le tube qui se glisse parmi les cellules corticales du *Pilea* est arrivé à un endroit propice pour son développement,



il y forme une vésicule qui, d'abord allongée, devient bientôt sphérique. Cette vésicule est remplie totalement de protoplasme dont la quantité augmente à mesure que la vésicule grandit; ce protoplasme est creusé d'une foule de cavités — les vacuoles — qui lui donnent un air réticuleux. Nulle part on ne trouve une grande vacuole centrale et il ne s'en forme pas non plus durant toute l'existence du *Phytophysa*. Au lieu d'une grande vacuole on trouve un nombre considérable de petites vacuoles qui maintiennent la turgescence de l'algue et qui, à la suite de pression réciproque, ont perdu la forme sphérique et sont devenues anguleuses. Le protoplasme qui entoure les vacuoles, contient un grand nombre de noyaux.

Les divers états du protoplasme, pendant le développement de l'algue, ont dû être étudiés d'après des échantillons conservés dans de l'alcool, car il est impossible de faire des coupes microscopiques de la plante vivante. La moindre lésion de la membrane de la vésicule amène une disturbance complète dans l'arrangement du protoplasme, lequel sort en grandes gouttes.

L'étude multipliée d'un grand nombre d'individus d'algues nous a démontré que dans les jeunes algues les vacuoles sont petites et partout environ de la même configuration. Avec la croissance de la vésicule les vacuoles se multiplient, mais chaque vacuole s'agrandit un peu en même temps. A un état encore plus avancé de développement de l'algue, les bandelettes de protoplasme qui séparent les vacuoles périphériques sont plus riches en matières que les bandelettes qui séparent les vacuoles centrales. Tout le protoplasme central a pris un air écumeux; ici le réseau de protoplasme est devenu moins régulier, il y a des vacuoles plus grandes à côté de vacuoles très petites séparées par des bandelettes de protoplasme minces. Cet état de l'algue nous a toujours frappé comme marquant la fin de la période simplement végétative. Quand ce degré de développement est atteint, l'algue passe à l'état génératif et va s'occuper de la formation des spores.

On voit à cet effet s'assembler une couche de protoplasme entre la membrane de l'algue et les vacuoles périphériques.



Nous voulons désigner ces vacuoles du nom de vacuoles végétatives pour les distinguer des petites vacuoles, dont nous parlerons tantôt. La couche de protoplasme que nous distinguerons par le nom de couche sporigène, s'amasse à la face externe des vacuoles végétatives et dans cette couche sporigène les noyaux se multiplient et de très petites vacuoles apparaissent.

Au commencement, lorsque la couche sporigène a encore peu d'épaisseur, les contours des grandes vacuoles sont visibles à travers le protoplasme (voyez la fig. 12) et, quand on étudie l'algue dans cet état, on est frappé de la ressemblance qu'offre le *Phytophysa* avec le *Botrydium*. D'après MM. *Rostafinsky* et *Woronin* <sup>1)</sup> dans le *Botrydium* le protoplasme se rassemble, pour la formation des spores, vers la périphérie entre la vacuole centrale et la membrane, et dans cette couche de protoplasme de petites vacuoles apparaissent, autour desquelles les spores se développent <sup>2)</sup>. Au lieu d'une ou de plusieurs vacuoles centrales comme c'est le cas pour le *Botrydium*, on trouve dans la partie centrale du *Phytophysa* un réseau de protoplasme avec un nombre considérable de vacuoles. A part cette différence, le principe d'après lequel les spores se développent chez les deux algues est essentiellement le même, seulement dans le *Phytophysa* la quantité de protoplasme qui se transforme en spores est bien plus considérable que dans le *Botrydium*. Il s'amasse toute une couche épaisse de protoplasme sporigène, légèrement granuleux entre les vacuoles périphériques et la membrane (voyez les fig. 13, 14 et 15) et dans cette couche de protoplasme riche en chlorophylle et en noyaux trois ou quatre couches de petites vacuoles se distinguent au moyen de forts grossissements.

Le protoplasme qui entoure ces dernières vacuoles, se divise en petites portions qui sont d'une nature légèrement granuleuse, possèdent un noyau et un contour délicat et se développeront en

1) *J. Rostafinsky* et *M. Woronin*: Ueber *Botrydium granulatum*. p. 8 et les beaux dessins 3 et 8. Separatabdruck aus der *Botanischen Zeitung* 1877.

2) Avec le *Valonia*, d'après *Famitzin*: *Bot. Zeit.* 1860, et le *Bryopsis*, d'après *Pringsheim*: *Monatsber. der K. Akad. Berlin* 1871, les choses se passent de la même manière, du moins quant à l'essentiel.



spores. Dans les échantillons à l'alcool la présence d'un chromatophore ne fut pas reconnue, mais nous ne nous sommes pas donnés beaucoup de peine pour la prouver. Les portions protoplasmiques sont séparées entre elles par un interstice hyalin et toute la zone sporigène est entourée d'une couche membraneuse protoplasmique, qui est située entre cette zone et la paroi cellulosique de l'algue. Cette couche membraneuse est surtout visible dans les préparations où le contenu de l'algue s'est contracté sous l'influence de l'alcool et où le protoplasme, retenu par les canalicules de la membrane, s'est étiré jusqu'à former un long filament (voyez fig. 14. *d.*) Sous l'influence de l'iode cette couche de protoplasme ne se colore pas. Quand les petites portions de protoplasme se sont définitivement développées en spores la couche membraneuse a disparu.

Pour devenir des spores développées les petites portions de protoplasme grandissent, prennent une forme ovale et s'entourent d'une membrane très délicate en cellulose. Le nombre de spores, qui se développent dans une vésicule est très considérable et dépasse des milliers de spores. Le développement des spores achevé, toute trace de protoplasme entre elles a disparu, mais nous supposons que le protoplasme qui se trouvait parmi les spores, a contribué à la formation d'une matière visqueuse laquelle remplit, comme nous le verrons plus tard, les cavités parmi les spores, et qui constituaient auparavant les vacuoles.

*M. Schmitz* <sup>1)</sup> fait mention de ce fait intéressant que, dans les tubes de *Phyllosiphon*, dont le contenu va se transformer en spores, la grande vacuole centrale disparaît et fait place à du protoplasme qui remplit le tube entier. Tout ce protoplasme se divise en spores, qui se trouvent en plusieurs couches superposées dans le tube; la couche membraneuse du protoplasme ne se divise pas, elle persiste jusqu'après la formation des spores, pour disparaître ensuite. Nous appelons l'attention sur ces faits révélés par *Schmitz*, puisqu'ils se rattachent du moins en partie à ce que nous avons trouvé dans le *Phytophysa*.

---

1) *Schmitz* : Bot. Zeit. 1882. p. 549.



Dans un état décrit plus haut, savoir celui où le protoplasme sporigène est divisé en petites portions — les spores futures — mais avant que les spores ne se soient entourées d'une membrane en cellulose, on ne trouve nulle part avec nos réactions connues de la cellulose dans l'algue, excepté les grains en cellulose décrits plus haut. Le chlorure de zinc iodé fut essayé d'abord sur des préparations sorties de l'alcool et ensuite sur d'autres qui avaient été traitées pendant une quinzaine de jours avec de la potasse caustique déluée; comme cette réaction ne donnait pas de résultats, on eut recours à l'iode et à l'acide sulfurique et en dernier lieu à l'acide phosphorique iodé recommandé par *M. Mangin*<sup>1)</sup>. Dans toutes nos préparations ces réactions ont donné le même résultat négatif; nulle part il n'y avait une cloison en cellulose dans le protoplasme réticulé. Les grains en cellulose étaient un contrôle involontaire pour savoir si les solutions des réactions employées étaient bonnes, et dans toutes nos préparations les dits grains se sont colorés en bleu, respectivement en violet. *M. Mangin*<sup>2)</sup> recommande encore de traiter les préparations avec de l'eau de Javelle très étendue avant de les exposer à l'influence de l'acide phosphorique iodé, pour macérer les matières azotées. Nous avons encore essayé ce dernier précepte mais tout le contenu de la vésicule, ainsi traité, disparaissait lentement.

En présence de ces résultats négatifs, le fait suivant est doublement remarquable: au moment où les petites portions de protoplasme ont atteint la grandeur définitive de spores et se sont entourées d'une membrane délicate, trois ou quatre couches périphériques de vacuoles végétatives laissent apercevoir une lamelle en cellulose dans les bandelettes de protoplasme qui les séparaient. Ce sont les vacuoles de la périphérie, voisines des spores, qui seules se transforment par la formation de ces lamelles en cellules parenchymateuses; le protoplasme central reste écumeux<sup>3)</sup>. Les cellules parenchymateuses ainsi

1) *L. Mangin*: Bull. Soc. Bot. de France 1888. p. 422.

2) *L. Mangin*: Ibidem 1889 p. 387.

3) *M. W. Wahrlich* dans son article: Anatomische Eigenthümlichkeit einer Vampyrella., Ber. der Deutschen Bot. Gesellsch. 1889 heft 7, communique ce fait que



formées dans le protoplasme réticulé, constituent un petit sac creux totalement fermé dont la tâche est de préserver la turgescence de la vésicule, sans quoi l'éjaculation des spores serait impossible. En faveur de cette supposition plaident les circonstances suivantes: dans les échantillons conservés à l'alcool le contenu de la vésicule ne se contracte que peu sous l'influence de l'alcool pendant la période végétative; dans les jeunes algues l'influence de l'alcool s'accroît davantage, mais n'amène nulle part une contraction vraiment considérable. Dans l'état qui précède la formation des cloisons en cellulose dans le protoplasme réticulé, nous avons remarqué des individus où le contraire a lieu; tout le contenu de l'algue se contracte jusqu'à n'occuper qu'une sixième partie de l'espace dans la vésicule. De nouveau après l'apparition des membranes en cellulose le contenu de l'algue ne se contracte comparativement que peu et remplit comme auparavant presque la vésicule entière. Il est évident que les cellules parenchymateuses, tout en perdant leur turgescence par l'alcool sont pourtant cause que le protoplasme garde en gros sa place dans la vésicule et, dans les algues vivantes, cette fonction des cellules parenchymateuses sera bien plus efficace encore. Et il est évident que le rôle du petit sac en cellules parenchymateuses est important, parceque le contenu de l'algue subit des pressions diverses.

Il y a d'abord le *Pilea* qui cherche à comprimer l'algue et cette pression du *Pilea* est augmentée par la membrane épaisse de l'algue. Le protoplasme réticulé suffisait pour maintenir la turgescence de la vésicule contre ces deux agents réunis, mais après la formation des spores le protoplasme réticulé ne suffirait plus à la tâche, car les spores en grandissant, exercent une pression considérable tant sur la membrane de l'algue que sur le protoplasme réticulé. Dans ce moment le protoplasme se fortifie au moyen de lamelles en cellulose et se cloisonne en

---

la grande vacuole centrale du *Vampyrella* est entourée d'une membrane en cellulose qui apparaît après que le *Vampyrella* s'est enkysté, et est séparée de la membrane extérieure par une couche de protoplasme granuleux.



des cellules parenchymateuses, qui maintiennent une parfaite turgescence du contenu de l'algue. Grâce à cette turgescence les spores pourront être éjaculées plus tard.

Dans la zone sporigène il y a un endroit où l'on trouve une petite quantité de protoplasme restée indivisée et attachée en forme de tuyau conique à large base au sac de cellules parenchymateuses. (fig. 18). Le protoplasme de ce tuyau est réticulé, riche en chlorophylle et en matière visqueuse; le sommet du tuyau touche la membrane en cellulose de l'algue; et tout le tuyau du sommet jusqu'à la base est situé dans la zone sporigène et entouré de spores qui, pour rendre la figure plus claire, ne sont pas dessinées dans la fig. 20. Ce tuyau conique marque la place où la membrane de l'algue se déchirera. Probablement il entre en jeu un agent chimique qui ramollit la membrane, car si la pression qu'exerce le contenu de l'algue sur la membrane éprouvait partout la même résistance, la membrane ne se déchirerait pas *toujours* juste au dessus du tuyau en protoplasme. Nous avons du reste trouvé ce dernier toujours du côté de l'écorce du Pilea, c'est à dire qu'il est toujours dirigé du côté où à cause du nombre peu considérable de couches superposées de cellules corticales, la pression que le Pilea exerce sur l'algue a le moins d'intensité. Probablement que cette moindre pression du Pilea est aussi la cause pourquoi le tuyau de protoplasme se développe en cet endroit. Quand la membrane est déchirée et le tuyau éjaculé avec les spores, on retrouve — dans les exemplaires vivants — le petit sac en cellules parenchymateuses parfaitement turgescents au fond de la vésicule et du côté où la membrane de la vésicule s'est déchirée, le petit sac porte une cicatrice riche en chlorophylle, c'est l'endroit où le tuyau protoplasmique était appuyé, fig. 19. On peut aussi trouver encore dans cet état, attaché aux cellules parenchymateuses, le petit crochet de protoplasme fibreux, dont il a été question plus haut.

La cavité dans le sac de cellules parenchymateuses contient du protoplasme écumeux et quelques grains de cellulose. Le rôle de ce protoplasme n'est pas évident, probablement c'est



un résidu du protoplasme qui n'a plus de fonctions à remplir, peut-être aussi aide-t-il encore à maintenir la turgescence du petit sac, mais comme celui-ci est parfaitement fermé, l'influence du protoplasme central ne sera pas grande.

Le protoplasme s'amasse dans la cavité du petit sac du côté du tuyau protoplasmique, mais nous n'avons pu décider s'il y a encore un échange de matières entre ce dernier et le protoplasme écumeux. Dans les exemplaires vivants quelques points d'un rouge intense furent observés dans le tuyau protoplasmique; ce sont probablement des produits du chlorophylle.

Après l'éjaculation des spores, le sac de cellules parenchymateuses avec le protoplasme écumeux, les grains de cellulose et la membrane extérieure de l'algue, tous ces organes disparaissent lentement sous l'influence des efforts régénérateurs du *Pilea*, qui cherche à fermer la blessure provoquée par le *Phytophysa*.

Selon *Schmitz*<sup>1)</sup> la membrane interne du *Phyllosiphon* s'enfle au moment de l'éjaculation des spores; par la pression qu'elle exerce sur la membrane externe, celle-ci se déchire et la membrane interne sort avec les spores. Le rôle de la membrane du *Phytophysa* est resté douteux. Avant comme après l'éjaculation des spores, une membrane assez épaisse tapisse la cavité de la cécidie, mais cette membrane se teignit d'une nuance moins foncée avec du chlorure de zinc iodé après l'éjaculation des spores qu'avant. Les petites cavités entourées de spores sont remplies d'une matière visqueuse et cette matière visqueuse est l'agent qui contribue le plus à l'éjaculation des spores. En ajoutant de l'eau à une préparation conservée dans de l'alcool, qui présentait une distribution très régulière des spores autour des cavités, jadis les vacuoles de la zone sporigène, quelque chose d'indiscernable s'enflait excessivement et la distribution régulière des spores était immédiatement rompue. Dans la plante vivante cette matière visqueuse attirera certes l'eau en grande quantité et la tension qu'elle provoquera par là, est la cause immédiate de la rupture de la membrane.

1) Schmitz: *Phyllosiphon Arisari*. Bot. Zeit. 1882 p. 564.



Surtout pendant la croissance des spores on peut observer que l'algue comprime les cellules parenchymateuses du Pilea, dont les dernières couches, qui séparent le *Phytophysa* du milieu extérieur, ont souvent une fente, avant même que la membrane de l'algue ne se soit déchirée. La rupture de la membrane commence par une petite crevasse qui s'agrandit. Quelques gouttelettes d'une matière visqueuse et beaucoup de corps chlorophylliens, qui constituaient très probablement ensemble le tuyau protoplasmique, sortent d'abord, ensuite viennent les spores; sur le porte-objet nous avons du moins toujours observé cet ordre dans la sortie du contenu de la vésicule.

Une grosse goutte fut souvent trouvée suspendue aux branches ou aux pétioles du Pilea au dessous d'une vésicule vide. Dans l'atmosphère tant soit peu sèche du laboratoire de Buitenzorg — en comparaison du moins de l'atmosphère de la forêt de Tjibodas — ces gouttes se séchaient pour la plupart sur place.

Remarquons encore que les vésicules du *Phytophysa* ne parviennent pas toutes à éjaculer leur contenu au dehors. Par ci par là on rencontre dans le tissu du Pilea une cavité remplie de spores. (fig. 22). L'algue s'est probablement enfoncée trop profondément dans la plante-nourrice, pour vaincre la résistance que cette dernière oppose aux efforts de l'algue pour éjaculer ses spores. Les cellules du Pilea en contact direct avec l'algue ont même dans le cas que nous avons figuré, formé une couche génératrice qui produit le liège de cicatrisation. Dans la cavité remplie de spores il y avait encore quelques traces des cellules parenchymateuses du sac intérieur.

Les spores fig. 21. ont une forme ovale, un petit noyau et un beau chromatophore en forme de lentille. Ils ont en moyenne une longueur de  $8,5 \mu$ . sur une largeur de  $3,6 \mu$ . Dans leur protoplasme se trouvent en outre quelques fines granulations qui se colorent au moyen d'hématoxyline mais dont la nature nous est restée inconnue. Par tous ces caractères les spores ressemblent parfaitement au spores du *Phyllosiphon* et



malheureusement, il y a aussi entre elles cette triste ressemblance que toutes les peines prises pour les faire germer, tant à Buitenzorg qu'à Tjibodas, n'ont abouti à rien. Les recherches faites dans la forêt de Tjibodas n'ont donné aucun indice pour savoir si la spore, s'attache directement, ou par intercalation d'une génération inconnue, au *Pilea* pour y provoquer les algo-cécidies.

La place du *Phytophysa Treubii* dans le système naturel des algues est à côté du *Phyllosiphon Arisari* Kühn <sup>1)</sup>. Les différences qui existent entre les deux algues sont pourtant assez importantes pour nous autoriser à créer un genre nouveau pour notre algue, qui se placera, à côté du *Phyllosiphon*, dans la famille des *Phyllosiphoneae* Frank <sup>2)</sup>.

Les deux algues se ressemblent dans leur manière de vivre en partie du moins aux dépens d'une plante-nourrice; toutes deux sont entourées d'une membrane épaisse. Le *Phyllosiphon* est riche en grains d'amidon, le *Phytophysa* en grains de cellulose. Les deux algues ont un nombre considérable de noyaux minuscules et, lors de la formation des spores, une grosse couche de protoplasme se divise en plusieurs couches superposées de spores. Les spores se ressemblent quant au contenu et à la forme, voire même jusqu'à la possession de granules protoplasmiques, qui cachent quelquefois le noyau.

La ressemblance en finit là, sauf encore ceci, que le sort des spores nous est inconnu chez l'une et l'autre algue.

Ceci paraît être en contradiction avec l'assertion émise au commencement de cet article que l'algue provient d'une spore. Cependant le bouton en cellulose, qui marque sur l'épiderme la place où le *Phytophysa* est entré dans le *Pilea*, est à coup sûr un reste de spore. Nous ignorons seulement si cette spore est formée dans la vésicule, dont nous venons d'étudier le développement, ou bien si elle est née d'une génération jusqu'à présent restée inconnue.

1) Kühn: Sitzungsber. d. Naturf. Gesellsch. in Halle 1878.

2) Frank: Synopsis der Pflanzenkunde 1886. p. 176.



Le *Phytophysa* se distingue du *Phyllosiphon* par sa forme sphérique et par ce fait qu'il provoque des algo-cécidies dans le *Pilea*, tandis que le *Phyllosiphon* vit dans les cavités intercellulaires des feuilles de l'*Arisarum*. Le *Phytophysa* se distingue en outre par la formation d'un petit sac intérieur de cellules parenchymateuses qui préservent à un moment donné la turgescence de la sphère. Pour effectuer l'éjaculation des spores, le *Phytophysa* se prépare longtemps d'avance par la formation d'un petit tuyau de protoplasme, qui ramollit à un point déterminé la membrane de l'algue. Une matière visqueuse qui remplit les cavités situées parmi les spores est l'agent immédiat qui provoque la rupture de la membrane. Chez le *Phyllosiphon* la membrane interne des tubes s'enfle et ce renflement est en même temps la cause de la rupture de la membrane externe.

Par toutes ces différences, le *Phytophysa* se caractérise comme une algue d'une organisation plus compliquée que le *Phyllosiphon*.

#### PHYLLOSIPHONEAE Frank. emend.

Algae virides in plantis vascularibus terrestribus parasiticae, quae aut ex utriculis filiformibus, ramosis, in spatiis intercellularibus foliorum plantae nutricis aut e vesicula parva rotunda, gallam clausam plantae nutricis formante, constitutae sunt.

Evolutio sporarum immobilium aut in ramis utriculi, aut in toto vesiculae strato externo apprehenditur. Sporae membrana algae rupta liberantur.

#### *Phytophysa* gen. nov.

Thallus vesiculam chlorophylligeram in parenchymate *Pileae* (*oreophilae* affinis) formans et gallam clausam efficiens. Vesicula membrana crassa circumdata, durante stadio vegetativo protoplasma reticulosum continet.

Ante evolutionem sporarum inter membranam et protoplasma reticulosum stratum crassum protoplasmatis formatur cujus divisione sporae minutae ovaes per plurimae oriuntur.

Dein in centro vesiculae cavitas apparet, sacco cellularum parenchymatosarum circumdata, ipsa verisimiliter protoplasmatis residuo repleta.

Sporae membrana rupta liberatae exeunt per fissuram plantae nutricis. Verisimiliter substantia viscosa, aquam vehementer attrahens, inter sporas formata, magni momenti est in ejaculatione sporarum.

*Phytophysa Treubii* nov. spec.

Diameter vesiculae usque ad 2,5 m. m.

Longitudo sporarum vulgo 8,5  $\mu$ .

Latitudo sporarum vulgo 3,6  $\mu$ .

Ceterum conferatur character generis.

Habitat in omnibus plantae partibus plerumque in cauli, petiolis et gemmis Pileae (oreophilae affinis). Tjibodas prope Buitenzorg, insulae Javae.





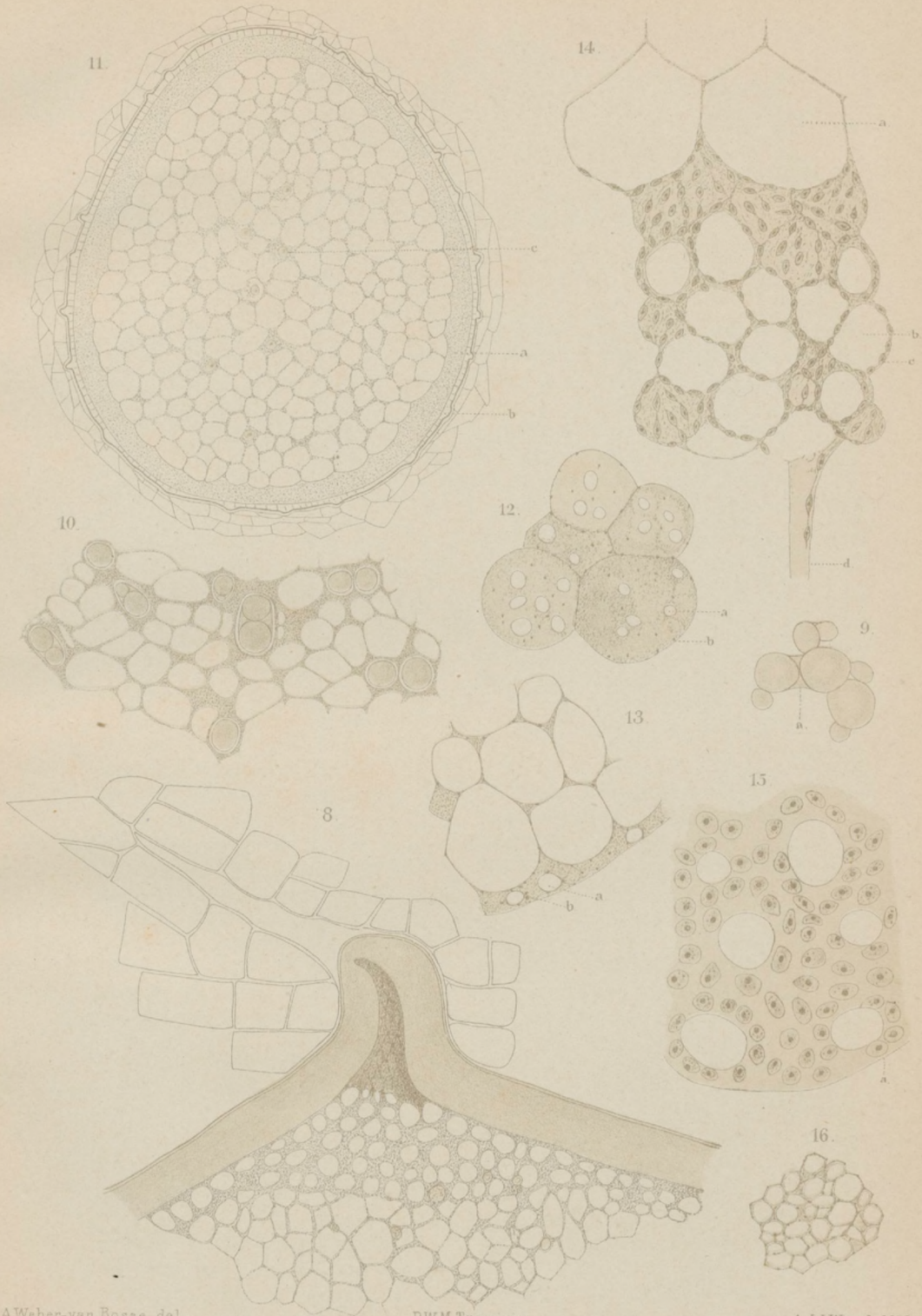
A Weber-van Bosse del.

PWM. Trap impr.

A J. J. Wendel lith.







A Weber-van Bosse del.

P.W.M. Trap impr.

A.J.J. Wendel lith.





## EXPLICATION DES FIGURES.

### Planche XXIV.

- Fig. 1.** Tige avec feuille du *Pilea*. Dans le pétiole tout près de la feuille se trouve un petit renflement *a* plus bas un renflement plus gros *b* contenant chacun une algue. Au lieu de la feuille qui à l'état normal devrait être opposée à la feuille infectée, se sont développées trois stipules sur une tige gonflée par l'algue. Plus bas plusieurs algues réunies ont causé une excroissance considérable de la tige du *Pilea*. Grand. nat.
- Fig. 2.** Morceau de tige du *Pilea*. Figure faite pour donner une idée de la quantité d'algues qui peuvent se développer dans une galle. Les algues ont déjà éjaculé leurs spores. Grand. nat.
- Fig. 3.** Coupe transversale d'une tige de *Pilea* avec une galle simple. Le tissu vasculaire du *Pilea* prend légèrement part à la formation de la galle. Le contenu de la galle n'est pas dessiné dans la «chambre alguaire». Le tube par lequel l'algue s'est introduite dans le *Pilea* est encore en partie visible. Gross. de 22 diam.
- Fig. 4.** Coupe transversale d'un bourgeon de *Pilea* dans lequel plusieurs algues se développent. Les algues par suite de pression réciproque ont perdu la forme purement sphérique. Le tissu vasculaire s'est transformé en grande partie. Gross. de 22 diam.
- Fig. 5.** Coupe transversale d'une tige de *Pilea* vue avec un plus fort gros-

sisement. Pendant la préparation deux algues sont tombées des vésicules, la membrane vide est restée. Dans la vésicule *a* le contenu protoplasmique s'est contracté sous l'influence de l'alcool. Gross. de 52 diam.

- Fig. 6.** Vésicule formée par l'algue dans le *Pilea*. *a* membrane de l'algue, *b* contenu protoplasmique réticulé, *c* grains de cellulose. Sous l'influence de l'alcool le contenu de la vésicule s'est contracté.

- Fig. 7.** Fragment de la membrane avec les punctuations aréolées. Vu de la face externe. Gross. de 1000 diam.

### Planche XXV.

- Fig. 8.** Partie de la vésicule avec le rudiment du tube par lequel l'algue s'est introduite dans le *Pilea*. La membrane de l'algue est enflée sous l'influence prolongée du chlorure de zinc iodé, c'est pourquoi les canalicules ne sont plus visibles dans la membrane. Entre les cellules parenchymateuses du *Pilea* tout autre trace du tube a disparu. Dans le rudiment du tube le protoplasme, jadis réticulé, s'est transformé et a pris un aspect fibreux-réticuleux qui contraste avec le protoplasme environnant. Gross. de 70 diam.
- Fig. 9.** Amas de grains de cellulose détaché du protoplasme. Chez *a* on voit encore la couche délicate de protoplasme qui entoure les grains. Tous les grains sont enflés par le chorure de zinc iodé. Gross. de 405 diam.



**Fig. 10.** Partie du protoplasme réticuleux avec des grains de cellulose en divers états de division. Gross. de 270 diam.

**Fig. 11.** Coupe transversale de l'algue à l'état génératif dessiné avec un léger grossissement. *a* protoplasme sporigène, *b* membrane, les punctuations aréolées ont été exagérées, *c* grains de cellulose dispersés dans le protoplasme réticuleux. Les vacuoles périphériques se distinguent des autres par la précision de leur contour.

**Fig. 12.** Les vacuoles périphériques au commencement de l'état génératif vu de la face externe. Le protoplasme commence à s'amasser du côté externe des vacuoles, mais les contours de ces derniers sont encore visibles à travers le protoplasme. *a* petits vacuoles du protoplasme sporigène, *b* noyaux. Gross. de 270 diam.

**Fig. 13.** Coupe transversale des vacuoles périphériques avec protoplasme sporigène. *a* vacuoles, *b* noyaux. Gross. de 270 diam.

**Fig. 14.** Protoplasme sporigène avec quelques couches superposées de vacuoles. *a* vacuoles périphériques du protoplasme réticuleux à la fin de l'état végétatif, *b* vacuoles du protoplasme sporigène, *c* portions de protoplasme, les spores futures, avec noyaux mais encore sans membrane en cellulose, *d* filament de protoplasme retenu dans les canalicules de la membrane cellulosique de l'algue.

**Fig. 15.** Fragment de la couche de protoplasme sporigène vu avec un grossissement de 810 diamètres. Le protoplasme est divisé en portions qui ont chacune un noyau, un fin contour et quelques petites granulations. A la face externe une couche membraneuse de protoplasme *a* entoure toute l'algue. Les noyaux ont dans cet état la grandeur environ

d'un quart de chaque portion protoplasmique. Préparation colorée avec de l'hématoxyline.

**Fig. 16.** Partie du protoplasme sporigène dessiné à l'état vivant. Gross. de 540 diam.

## Planche XXVI.

**Fig. 17.** Coupe transversale de l'algue après la formation du sac intérieur de cellules parenchymateuses. Les parois en cellulose sont colorées en bleu de même que la membrane qui entoure toute l'algue et les grains de cellulose dans le protoplasme écumeux central. La membrane en cellulose extrêmement délicate des spores n'est pas visible avec ce léger grossissement. Gross. de 70 diam.

**Fig. 18.** Tuyau conique de protoplasme attaché au sac interne de cellules parenchymateuses. Gross. de 540 diam.

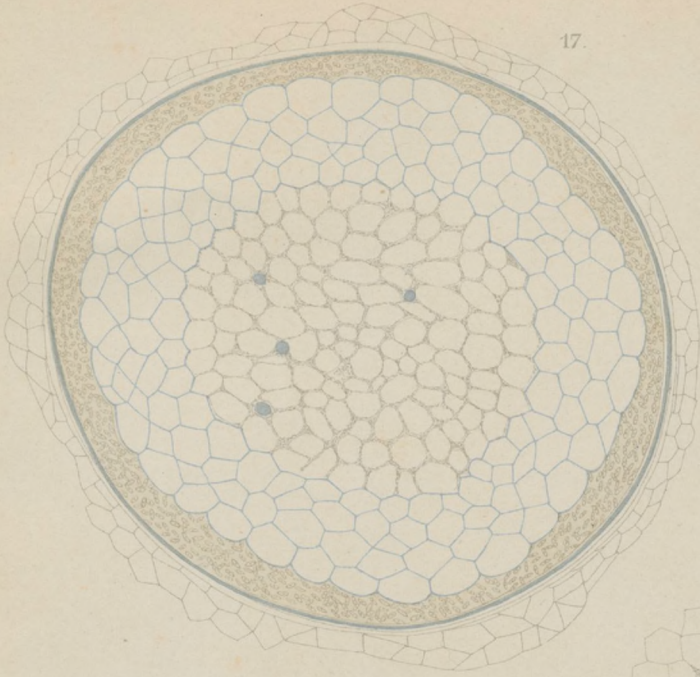
**Fig. 19.** Cicatrice que le tuyau, après être éjaculé avec les spores, laisse sur le sac interne de cellules parenchymateuses.

**Fig. 20.** Schema du sac interne avec le tuyau en protoplasme. Les spores ne sont pas dessinées pour donner plus de clarté à la figure. *a* épiderme du Pilea, *b* membrane de l'algue.

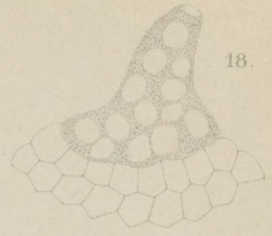
**Fig. 21.** Spores du *Phytophysa*. Dans deux spores le chromatophore est distinctement visible. *a* noyau, *b* chromatophore.

**Fig. 22.** Algue qui n'a pu effectuer l'éjaculation des spores. Les cellules environnantes du Pilea ont formé une couche génératrice qui produit le liège de cicatrisation. Cette couche refoule le contenu de l'algue. Au milieu des spores quelques traces sont encore visibles du sac intérieur de cellules parenchymateuses. Gross. de 70 diam.





17.

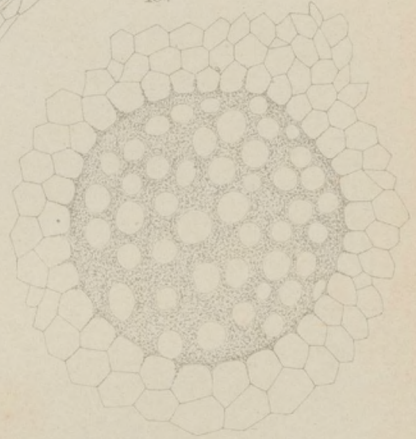


18.

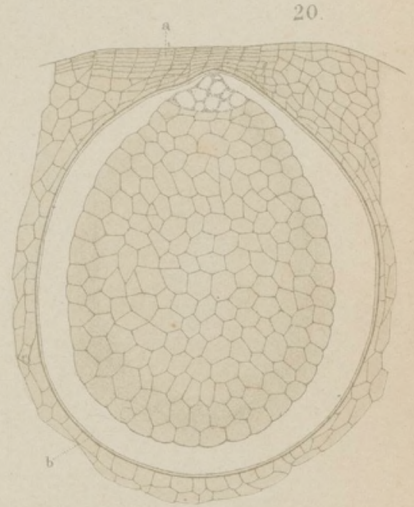


21.

19.



22.



20.