

Contribution à une anatomie comparée du genre *Arenaria* L. I, Le problème de l'endoderme

Autor(en): **Chable, Robert**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **91 (1968)**

PDF erstellt am: **12.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-88984>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

CONTRIBUTION A UNE ANATOMIE
COMPARÉE DU GENRE *ARENARIA* L.
I. LE PROBLÈME DE L'ENDODERME

par

ROBERT CHABLE

AVEC 2 PLANCHES

INTRODUCTION

La classification des espèces du genre *Arenaria* a toujours offert au taxinomiste de sérieuses difficultés. L'essai récent de McNEILL (1962) représente un progrès par rapport à ceux de WILLIAMS (1895, 1898) ou de PAX et HOFFMANN (1934). Toutefois les divisions proposées par cet auteur ne cadrent qu'imparfaitement avec les résultats cytologiques qui découlent en particulier des recherches de FAVARGER (1962). Or, il n'est plus possible aujourd'hui de méconnaître l'importance en taxinomie des données cytologiques, et dans le genre voisin *Minuartia*, l'accord entre les sections reconnues par MATTFELD (1922) et les résultats cytologiques est bien meilleur (cf. FAVARGER, *op. cit.*). En face de cette situation, nous nous sommes demandé si les données anatomiques ne fourniraient pas des critères supplémentaires permettant de mieux saisir les affinités entre les taxa. En effet, comme l'a bien exprimé WILLIAMS (1895) : « It is difficult in the species of a genus like *Arenaria*, to select constant characters which may seem to define satisfactorily and in a natural manner the primary subdivisions of the genus. »

Le recours aux critères anatomiques est devenu fréquent aujourd'hui en taxinomie. Il suffit pour s'en convaincre de jeter un coup d'œil au monumental ouvrage de METCALFE et CHALK (1957) ou de lire les pages condensées et très pertinentes de CARLQUIST (1962).

Toutefois pour l'anatomiste, comme pour le morphologiste, la difficulté consiste à trouver de « bons critères », c'est-à-dire des caractères indépendants des conditions extérieures, qui soient plutôt d'ordre qualificatif que d'ordre quantitatif, et qui offrent d'une espèce à l'autre une amplitude de variation assez grande. Or, à l'intérieur du genre

Arenaria, comme nous l'a montré l'étude rapide d'une quarantaine de taxa, la structure anatomique de la tige et celle de la feuille sont assez constantes et ne présentent que des différences mineures. Un seul caractère nous a paru pour le moment offrir quelque intérêt : l'existence d'un endoderme dans la tige. Parlant de l'anatomie de la tige des Caryophyllacées, METCALFE et CHALK (*op. cit.*, p. 150) s'expriment ainsi : « Endodermis frequently well defined, e.g. in certain species of *Arenaria*, *Corrigiola*, *Dianthus*, *Lychnis* and *Saponaria*. » (c'est nous qui soulignons), ce qui laisse supposer une certaine variation intra-générique.

Nos premières observations sur *A. montana* et *A. purpurascens* nous ayant révélé l'existence d'un endoderme bien caractérisé, nous avons recherché cette particularité histologique dans d'autres espèces, mais assez rapidement nous nous sommes heurté à des difficultés : tantôt l'endoderme apparaissait, tantôt il ne semblait pas représenté et cela dans une même espèce. Lorsque l'endoderme était présent, tantôt il entourait un cercle de fibres sclérenchymateuses, tantôt il était en contact avec le suber. Il n'est pas toujours facile d'autre part de distinguer l'endoderme, tel qu'il se présente dans la tige des Caryophyllacées, de la première couche du suber, ce qui nous a conduit à rechercher des méthodes propres à mettre en évidence l'endoderme et à nous demander si l'assise particulière entourant le cylindre central de certaines tiges d'*Arenaria* était vraiment un endoderme. Comme on le voit, l'objet de ce premier travail a été de répondre aux questions suivantes :

- a) Un endoderme existe-t-il vraiment dans la tige des espèces du genre *Arenaria* ?
- b) Dans quelles régions de la tige convient-il de le rechercher ?
- c) Cette particularité histologique a-t-elle une signification taxinomique ?

Matériel et méthodes

Nous nous sommes servi de la collection d'espèces vivantes cultivées au jardin botanique de l'Université. Le matériel a été examiné soit à l'état frais, soit après conservation des tiges dans l'alcool à 95°. Nous avons aussi utilisé du matériel d'herbier après l'avoir fait ramollir dans le mélange : glycérine, alcool, eau. La plupart des coupes ont été faites au microtome à main et traitées suivant la méthode classique (éclaircissement à l'hypochlorite de sodium, lavage, mordantage à l'eau acétique et coloration au carmino-vert). En cours d'étude, nous nous sommes aperçu que la coloration au Soudan III permettait de mettre en évidence très rapidement la présence d'un endoderme et celle du suber. Cette technique n'exige pas d'éclaircissement préalable. Elle peut être pratiquée soit sur des coupes faites à la main, soit sur des coupes microtomiques à 15 microns. Ces dernières ont été pratiquées toutes les fois que nous avons jugé nécessaire de disposer de coupes sérieuses, régulières et fines, permettant aussi de voir les contenus cellulaires. A cette fin nous avons fixé des fragments de tiges au fixateur de

Nawaschin et procédé à l'emparaffinage selon les méthodes cytologiques. La coloration de ces coupes s'est faite soit au Soudan III, soit au violet cristal ou au Feulgen. L'application de la technique cytologique à la résolution de problèmes d'anatomie nous paraît dans certains cas très favorable. La principale difficulté est due à la présence dans les tiges de fibres de sclérenchyme qui occasionnent souvent des déchirures dans les coupes.

Pour quelques espèces, principalement les *Arenaria montana* et *purpurascens*, nous avons procédé à une étude assez détaillée et attentive de l'endoderme et de sa localisation. Pour les autres nous nous sommes contenté en général d'une mise en évidence plus rapide.

Une remarque générale s'impose, avant que nous passions à la description de nos résultats. Chez beaucoup d'*Arenaria* vivaces, il apparaît durant l'été ou l'automne, sur la tige principale ou la souche, des rameaux végétatifs que nous appellerons « pousses stériles ». Certaines d'entre elles se développent au printemps suivant en tiges florifères. Les tiges florifères, qui dans certaines espèces peuvent comprendre plusieurs entre-nœuds en dessous des bractées et de l'inflorescence, se dessèchent et meurent à l'automne après la maturation des fruits. Ces pousses florifères n'ont ainsi qu'une courte durée.

Observations personnelles

ARENARIA MONTANA L.

A) Pousse de l'année

(examinée en automne et par conséquent stérile)

Technique au carmino-vert (double coloration)

Description sommaire :

a) *Entre-nœuds supérieurs*. Les cellules de l'épiderme et de l'hypoderme ont leurs parois fortement épaissies et une lumière assez étroite. Leurs membranes sont lignifiées, comme le montre l'essai à la phloroglucine chlorhydrique. L'épiderme porte des poils unisériés, relativement courts (en général 2 cellules), dont les parois offrent des concrétions minérales. Le parenchyme cortical est formé d'environ 5 assises de cellules allongées tangentiellement et lâchement unies, dont les externes ont des parois un peu plus épaissies. Puis vient une assise très régulière de cellules à peu près isodiamétriques, dont les membranes prennent une teinte jaunâtre avec le carmin-vert d'iode, ce qui indique la présence de subérine (fig. 1). Cette assise offre les caractères d'un endoderme. En dedans de celle-ci, on remarque une couche épaisse de petites cellules à parois colorées en rose. Bien qu'avec la technique employée, l'étude de cette zone soit assez difficile, on peut toutefois distinguer une couche externe formée de 3 à 4 assises dont les cellules

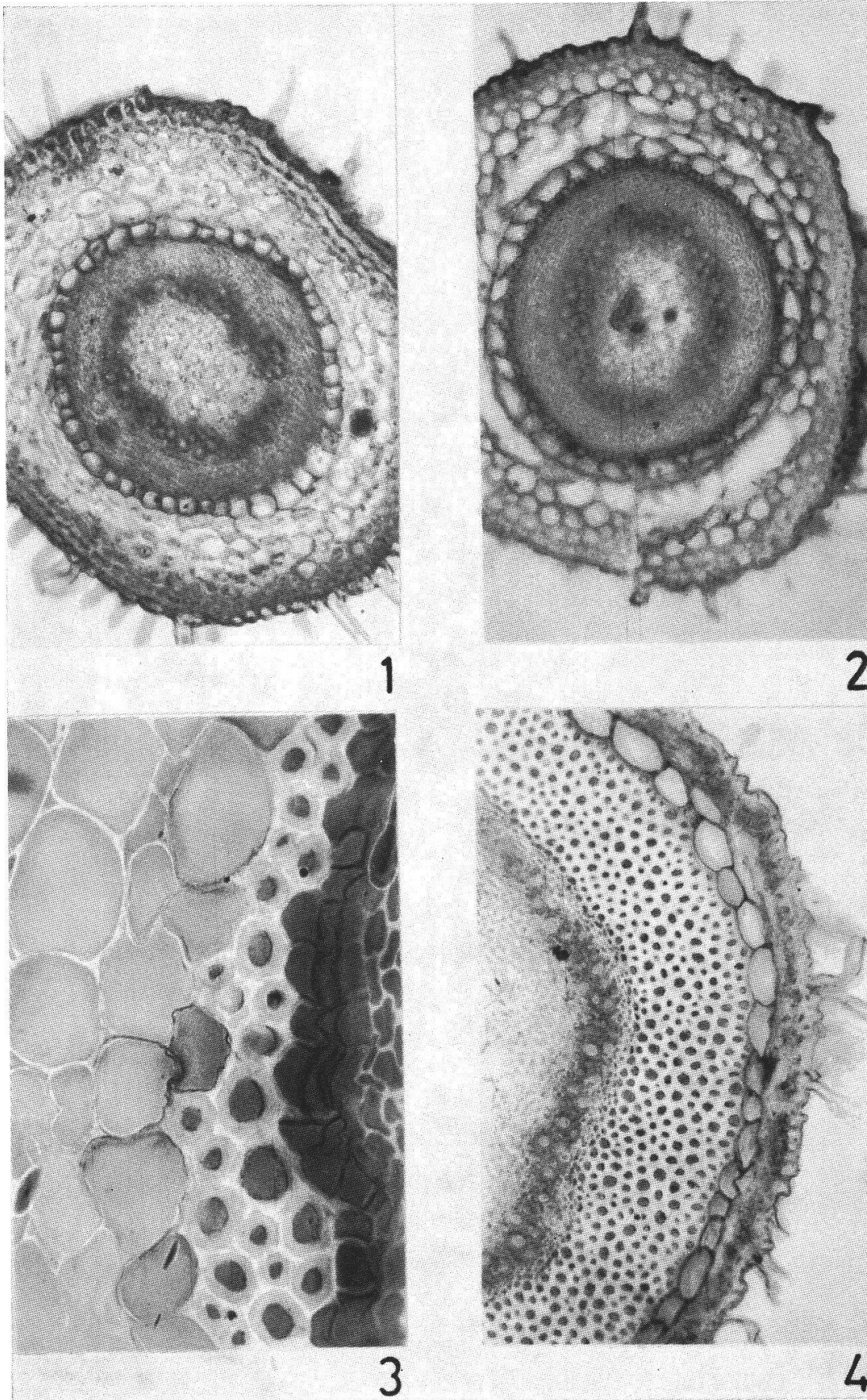
sont allongées tangentiellement. Elles représentent sans doute le péri-cycle qui, chez les Caryophyllacées, comprend plusieurs assises (VUILLEMIN 1885). Les couches internes sont formées de cellules à peu près isodiamétriques. Elles représentent le liber qui forme une couche concentrique. Le bois, coloré en vert, est aussi en anneau plus ou moins elliptique. Toutefois, cet anneau est aminci en 4 points, ce qui permet de distinguer plus ou moins 2 grands « faisceaux » parallèles aux côtés de l'ellipse et 2 « faisceaux » plus petits qui occupent les sommets. Enfin, la moelle est parenchymateuse. Ajoutons encore que sur chaque coupe transversale on observe dans le parenchyme cortical, et parfois dans la moelle, 2 ou 3 cellules contenant un gros oursin d'oxalate de Calcium.

Le trait le plus frappant de cette section est la présence d'une assise offrant les caractères d'un endoderme. On pouvait se demander s'il ne s'agissait pas en réalité de la première assise du liège.

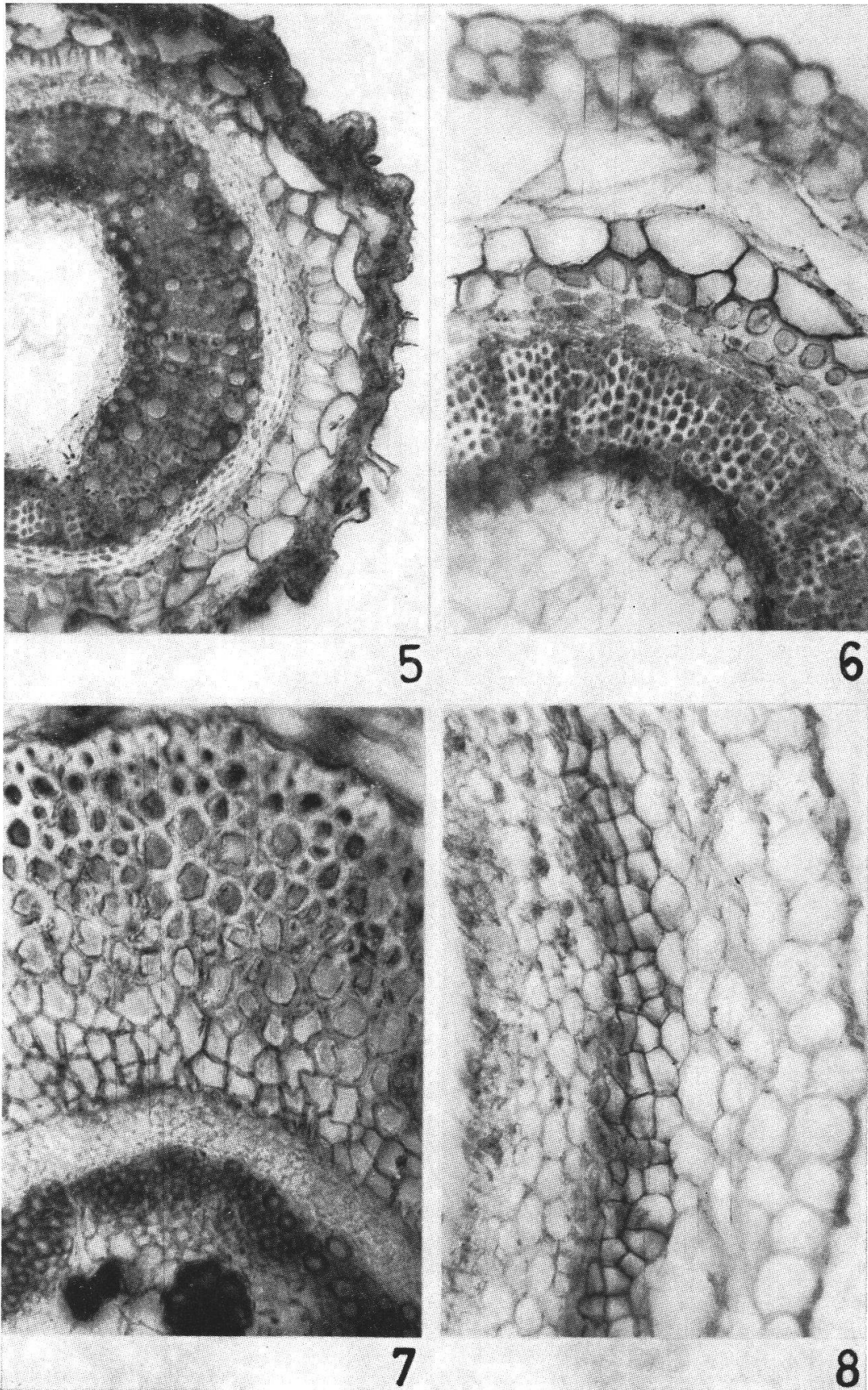
b) *Entre-nœuds situés à la base de la pousse annuelle* (8^e ou 9^e entre-nœud). Leur examen permet de répondre à cette objection. En effet, ici, en dedans de l'endoderme, dont les cellules sont devenues plus grandes, on relève la présence d'un anneau de petites cellules aux membranes colorées en jaune brunâtre et représentant la première assise du suber (fig. 2). Non seulement ces cellules à parois subérifiées sont plus petites que celles de l'endoderme, mais elles sont situées *en alternance avec elles*. Cette alternance n'est pas respectée sur tout le pourtour de l'assise, puisque les cellules du suber sont plus nombreuses que celles de l'endoderme. Il est donc exclu que les cellules considérées par nous comme *endodermiques* représentent la première assise du suber. Notons qu'à ce stade, et sans doute sous la poussée du suber en formation, les cellules des assises internes du parenchyme cortical commencent à s'aplatir et à se désorganiser. Ce phénomène se poursuit dans l'entre-nœud supérieur de la pousse de l'année précédente. Ici l'écorce commence à se détacher de la partie centrale limitée extérieurement par le suber. Ce dernier offre maintenant 2 à 3 assises de cellules alignées radialement. Les cellules de l'endoderme s'aplatissent et participent à la désagrégation des tissus corticaux.

Technique au rouge Soudan III

Pour nous assurer que les membranes des cellules endodermiques étaient bien subérifiées nous avons soumis à la coloration au Soudan III aussi bien des coupes faites à la main que des coupes microtomiques à 15 μ obtenues après fixation des tiges au Nawaschin. Ces coupes sont très instructives. Dans un entre-nœud jeune (2^e ou 3^e entre-nœud à partir du bourgeon) seule l'assise endodermique se montre intensément colorée en rouge par le Soudan (si l'on excepte la cuticule des cellules épidermiques). Plus bas (entre-nœuds plus âgés), en même temps que les cellules endodermiques commencent à s'aplatir, le Soudan colore en rouge — exactement de la même façon — la première assise de petites cellules du suber.



1. *Arenaria montana*. Rejet stérile, entre-nœud supérieur. L'endoderme entoure le cylindre central.
2. *Arenaria montana*. Rejet stérile, huitième entre-nœud. Sous l'endoderme, on voit les petites cellules du suber.
3. *Arenaria purpurascens*. Bas de la tige florifère, quatrième entre-nœud à partir des bractées. De gauche à droite : parenchyme cortical, endoderme, fibres péricycliques, suber, partie interne collenchymateuse du péricycle.
4. *Arenaria armerina*. Haut de la tige florifère. Endoderme bien différencié autour du sclérenchyme péricyclique épais.



5. *Arenaria serpyllifolia*. Huitième entre-nœud à partir des bractées. Endoderme autour du sclérenchyme péryclicque.
 6. *Arenaria provincialis*. Entre-nœud inférieur de la tige. Endoderme entourant les fibres péryclicques.
 7. *Arenaria pungens*. Pousse stérile: sclérenchyme péryclicque épais, en dedans duquel on observe les deux premières assises du suber. Pas d'endoderme.
 8. *Arenaria polaris*. Partie inférieure du rejet stérile. Suber en dehors duquel il n'y a pas d'endoderme bien différencié.
- Toutes les microphotographies représentent des coupes colorées au rouge Soudan III, à l'exception de la figure 7 (coloration au carmin-vert d'iode).

Technique au violet cristal et au Feulgen

Afin de mieux saisir les relations entre les cellules, dans le cas où les assises sont très serrées, et pour pouvoir étudier éventuellement leur contenu, nous avons coloré au violet cristal des coupes microtomiques à $15\ \mu$ de tiges fixées au Nawaschin. Ces coupes sont souvent un peu déchirées en raison de la présence des assises sclérifiées (épiderme, hypoderme et 1^{re} assise corticale). Toutefois, la région qui nous intéresse est en général bien conservée.

Dans les entre-nœuds supérieurs, les cellules endodermiques offrent un aspect particulier : sur leurs faces radiales, on aperçoit une ligne violette, mince, ressemblant à la bande de Caspary, et remplacée parfois par deux points violets symétriques par rapport au centre de la membrane radiale. Aucune autre assise de la tige ne montre à ce stade de particularités semblables. Il est à noter que sur des coupes faites à la main et traitées à la double coloration, nous n'avons pu mettre en évidence de « points de Caspary » dans l'endoderme.

Dans les entre-nœuds plus âgés, les cellules endodermiques ont des membranes assez fortement colorées par le violet cristal sur leur quatre faces. A ce niveau, les cellules du suber ne sont pas encore différenciées et ont des parois minces. Plus bas, les cellules du suber épaississent à leur tour leurs parois, qui prennent fortement le violet cristal. Les cellules de l'endoderme se distinguent toutefois au premier coup d'œil de ces dernières par leurs dimensions beaucoup plus grandes et par le fait qu'elles ne sont pas alignées sur elles. Cette technique de coloration permet de bien distinguer le liber des cellules du péricycle dont l'assise la plus externe fonctionne comme phellogène.

Sur les préparations colorées à la méthode de Feulgen, les membranes des cellules endodermiques différenciées se colorent en jaune d'or et il en est de même de celles du suber. Dans les entre-nœuds plus jeunes, dans lesquels le suber n'apparaît pas encore, les membranes des cellules endodermiques se distinguent déjà par une réfringence particulière. A ce stade on observe que certaines des cellules qui donneront le suber s'insinuent en forme de coin entre les cellules endodermiques.

Enfin les coupes longitudinales radiales colorées soit au Soudan, soit au violet cristal montrent que les cellules endodermiques, de forme rectangulaire, sont très allongées dans le sens vertical, leur hauteur atteint 3 à 5 fois (et même 8 fois) la hauteur moyenne d'une cellule du suber. Dans les entre-nœuds jeunes, avant la différenciation du suber, les cellules de l'endoderme montrent sur leurs faces radiales (parallèles au plan de la coupe) une traînée verticale violacée (après coloration au violet cristal), qui nous paraît correspondre à la bande subérifiée qui (sur les coupes transversales) apparaît sous la forme d'une bande de Caspary plus ou moins nette.

B) Tige florifère (ou fertile)

Au printemps certaines pousses s'allongent et se terminent par une inflorescence. Celle-ci est donc terminale. La coupe transversale du

premier entre-nœud de la tige, juste en dessous des bractées axillant les premières fleurs de la cyme, montre une structure différente de celle que nous avons appris à connaître. D'une part, la stèle montre des faisceaux libéro-ligneux séparés (leur nombre atteint neuf), d'autre part et surtout, *il n'y a pas d'endoderme*. En revanche la région externe du péricycle a différencié une couche de sclérenchyme de 3 à 4 cellules d'épaisseur. Certes, les cellules de la dernière assise corticale qui avoisine les fibres offrent une certaine régularité, mais leurs membranes ne sont pas subérifiées comme le prouvent les colorations au carmino-vert et au rouge Soudan. Ainsi donc, l'endoderme qui caractérise si bien la pousse stérile, n'existe pas dans la région de la tige fertile située directement en dessous de l'inflorescence, ni d'ailleurs dans le pédoncule floral.

Dans l'entre-nœud situé au-dessous du précédent, donc un peu plus éloigné de l'inflorescence, on rencontre une structure *intermédiaire* entre celle de la tige stérile et celle de la région florale ou florifère. L'endoderme y est différencié à peu près complètement, en ce sens que la grande majorité de ses cellules prennent le rouge Soudan III sur leurs membranes. En dedans de cette assise, le péricycle forme par place des fibres, par place du suber, et souvent un mélange de ces deux éléments histologiques. Lorsqu'il y a « mélange », les fibres se trouvent à l'extérieur, et le suber en dedans. Nous ne pensons pas que ces fibres soient d'origine secondaire, c'est-à-dire formées par le phellogène comme l'a remarqué VUILLEMIN (1885, p. 280) dans quelques Caryophyllacées. En effet, d'une part, les fibres ne sont pas en général alignées régulièrement sur les cellules du suber ; d'autre part, sur certains secteurs, elles sont seules différenciées en l'absence de toute cellule subéreuse interne.

A noter enfin, que dans cette espèce, comme dans la plupart des *A. vivaces*, la tige âgée est limitée extérieurement par le suber, l'écorce primaire, endoderme compris ayant été exfoliés.

ARENARIA PURPURASCENS Ramond.

La structure de la tige offre dans cette espèce beaucoup d'analogies avec celle de l'espèce précédente. Dans la pousse stérile (examinée à l'automne), l'endoderme apparaît très nettement et se distingue bien de la première assise du suber. La seule différence anatomique (d'ailleurs très faible) est que l'hypoderme, quoique lignifié, a des parois moins épaisses que dans l'espèce précédente.

Dans *A. purpurascens*, nous avons pu suivre avec précision les modifications de structure qui apparaissent dans la tige florifère, au fur et à mesure qu'on s'éloigne des bractées primaires de l'inflorescence, en direction du bas. Dans le premier entre-nœud, en dessous des bractées, il n'y a pas d'endoderme différencié, et la partie externe du péricycle forme un anneau d'environ 5 assises de cellules à parois très épaisses. Dans le deuxième entre-nœud, l'anneau de fibres a encore la même épaisseur, mais l'endoderme commence à se différencier, en ce sens

qu'au sein de l'assise circulaire, qui entoure à l'extérieur l'anneau de fibres, des groupes de 3 à 4 cellules, parfois une cellule isolée, ont leurs membranes colorées par le Soudan, alors que les autres ne prennent pas le colorant. Dans le troisième entre-nœud, les cellules subérifiées de l'endoderme forment un anneau continu, alors que le sclérenchyme péricyclique est devenu plus mince, ne comptant que 3 à 4 épaisseurs de fibres. Dans le quatrième entre nœud, l'anneau de fibres se réduit à 2 rangées de cellules, entourées par l'endoderme, cependant que le suber commence à se différencier *en dedans* du sclérenchyme (fig. 3). Par places, le sclérenchyme peut faire défaut et l'endoderme est, sur ces secteurs, en contact direct avec le suber. On se rapproche alors sensiblement de la structure de la base de la pousse stérile.

ARENARIA BALEARICA L.

Dans le long pédoncule floral uniflore de cette petite espèce aux tiges très fragiles, on note la structure habituelle aux axes floraux dans le genre *Arenaria*. A noter toutefois l'appauvrissement dû à la minceur de l'organe. L'épiderme n'est pas lignifié et garde des parois minces. Le sclérenchyme péricyclique est réduit à une seule assise et le xylème ne comprend qu'un petit nombre de vaisseaux. D'autre part, le pédoncule offre deux sillons situés aux deux extrémités d'un diamètre, particularité que nous n'avons observée dans aucune autre espèce. La tige principale et les rejets stériles présentent eux aussi un cylindre central très étroit et un épiderme non lignifié. Les deux sillons mentionnés ci-dessus se remarquent encore mais sont moins profonds. Il n'y a plus de sclérenchyme péricyclique, mais un endoderme bien net, formé d'environ 15 à 20 grandes cellules subérifiées. Dans les entre-nœuds plus âgés, le suber apparaît directement sous l'endoderme, il comprend 30 à 40 cellules plus petites que celles de l'endoderme et en discordance avec elles. A ce stade-là, il arrive souvent que l'endoderme soit en partie déchiré. On reconnaît toutefois les restes de ses membranes radiales qui prennent intensément le rouge Soudan.

Dans les espèces vivaces suivantes : *A. ciliata* L. (incl. ssp. *bernensis* Favarger), *A. grandiflora* L., *A. gracilis* Waldst. et Kit., *A. hispida* L., *A. filicaulis* Fenzl ssp. *graeca* (Boiss.) McNeill, *A. Bertolonii* Fiori, *A. biflora* L. et *A. orbicularis* Vis., nous avons observé, à peu de choses près, les mêmes phénomènes que dans les espèces précédentes. Il y a cependant quelques différences d'un taxon à l'autre. Ainsi, l'endoderme peut apparaître déjà dans le haut de la tige fertile (*A. ciliata*) ; le sclérenchyme péricyclique peut exister aussi dans les pousses stériles (*A. gracilis*, où ce tissu est plus épais sur les flancs de l'ellipse qu'à ses sommets, *A. hispida*, *A. Bertolonii*) et d'autre part peut persister jusqu'au bas de la tige florifère (*A. hispida*). Le suber peut se différencier déjà dans le haut de la tige fertile (*A. hispida*). Enfin, l'endoderme n'est visible que sur les rejets stériles apparaissant en automne ou en hiver chez *A. filicaulis* ssp. *graeca*, dont, en été, presque toutes les tiges sont florifères.

ARENARIA ARMERINA Bory = ARENARIA ARMERIASTRUM Boiss.

Alors que les pousses stériles de cette espèce, comme d'ailleurs celles des autres espèces de la section *Plinthine*, portent des feuilles très rapprochées, les tiges florifères ont des entre-nœuds assez longs, à part ceux de la base. L'entre-nœud supérieur de la hampe florale (en dessous des bractées) est remarquable par le fait qu'il montre sur une coupe transversale un endoderme extrêmement net et différencié (fig. 4), que la double coloration permet de mettre en évidence par la teinte jaunâtre des parois, tandis qu'au rouge Soudan, celles-ci se colorent intensément. Cet endoderme, très régulier, entoure la région sclérifiée du péricycle qui comprend jusqu'à 8 épaisseurs de fibres à lumière assez étroite. Le xylème est en anneau, un peu aminci aux extrémités du grand axe de l'ellipse. Le 4^e entre-nœud (à partir des bractées) a une structure très semblable et il en va de même jusqu'au 9^e. A ce niveau, les nœuds sont très rapprochés, ce qui rend difficile l'observation de la structure¹; il semble toutefois qu'ici le sclérenchyme péricyclique a disparu et que du suber s'est développé à sa place sous l'endoderme.

La pousse stérile montre, en son milieu, un endoderme fort net entourant la région collenchymateuse du péricycle. Il n'y a pas d'anneau scléreux péricyclique.

Enfin, dans les tiges âgées, l'écorce primaire est exfoliée jusqu'à l'endoderme y compris. On voit parfois des restes de cette assise à la partie périphérique du liège. Bien que très mince, la tige de l'*A. armerina* est assez fortement lignifiée (une tige de 3 ans n'a pas plus de 2 mm de diamètre). Le bois d'automne fibreux est bien distinct du bois de printemps riche en vaisseaux, de sorte que les couches annuelles sont rendues très apparentes.

Chez *A. aggregata* (L.) Loisel., autre espèce de la section *Plinthine*, la structure de la tige offre les mêmes particularités. Par contre, l'*A. tetraquetra* L. qui appartient à la même section diffère quelque peu des deux espèces précédentes. Dans cette espèce, les tiges fertiles sont uniflores et très courtes. Dans le matériel de l'herbier Boissier, appartenant à la var. *granatensis* Boiss., une coupe transversale effectuée au milieu de la tige fertile montre un endoderme entourant un à deux cercles incomplets de fibres sclérifiées péricycliques². Plus haut, c'est-à-dire dans le premier entre-nœud, en dessous des bractées, l'anneau de fibres est complet et l'endoderme toujours aussi marqué. En revanche, dans un matériel de la même espèce, récolté au Port de Venasque par Ph. Küpfer, le milieu de la tige fertile ne montre ni sclérenchyme, ni endoderme, ou bien on y voit un endoderme autour d'un péricycle plus ou moins collenchymateux comme dans la pousse stérile. Il semble que dans cette espèce, la différenciation des éléments histologiques soit

¹ En effet, au niveau des nœuds, chez les *Arenaria*, comme chez d'autres Caryophyllacées (cf. VUILLEMIN, *op. cit.*), des phénomènes complexes se produisent, et notamment la subérification peut envahir une grande partie de l'écorce, en partant de l'endoderme.

² Les fibres sont différenciées aux sommets de l'ellipse que représente la coupe; sur les côtés, elles sont absentes.

tardive dans l'axe floral très court ; celui-ci d'autre part présente, à peu de distance du sommet, la structure propre aux rejets stériles. Enfin chez *A. tetraquetra*, le bois des tiges âgées ne montre pas de couches annuelles. Il ne comprend pas de zones fibreuses. Les vaisseaux diminuent simplement de calibre vers l'intérieur. Cette particularité a d'ailleurs été signalée par CHATER et HALLIDAY dans « Flora europaea » (1964).

Par rapport aux deux autres espèces de la section *Plinthine*, l'*A. tetraquetra* se signale donc par le faible développement des fibres péri-cycliques dans la tige florifère et l'absence d'anneaux de fibres dans le bois secondaire.

ARENARIA GOTHICA Fries.

Cette espèce n'ayant pas, ou presque pas, de rejets stériles, les coupes transversales ont été faites aux divers niveaux des tiges florifères. Dans le haut, on observe l'habituel anneau de sclérenchyme péricyclique. L'endoderme n'existe pas à ce niveau. Dans les entrenœuds situés plus bas, on observe un endoderme très bien marqué. Suivant les tiges (ou le niveau de la coupe) cette assise entoure un suber formé de cellules plus petites ou bien des groupes de fibres sclérenchymateuses péricycliques, intercalées au suber et situées comme toujours au bord interne de l'endoderme. Ces coupes, ressemblant à celles qu'on obtient à la base de la pousse florifère de *A. montana*, sont très instructives. A un œil non prévenu, elles montrent immédiatement la différence entre les cellules de l'endoderme et celles du suber.

ARENARIA SERPYLLIFOLIA L.

Dans la tige fleurie de cette espèce annuelle ou bisannuelle (matériel de l'Aigoual, échantillon d'herbier), on trouve la succession habituelle :

1^{er} entre-nœud, en dessus des bractées : pas d'endoderme ; anneau de sclérenchyme de 2 à 3 cercles de fibres, xylème divisé en 7 faisceaux.

1^{er} entre-nœud, en dessous des bractées : idem.

4^e entre-nœud, en dessous des bractées : idem ; les faisceaux du xylème confluent latéralement.

Entre-nœuds inférieurs : un endoderme très net apparaît autour du sclérenchyme réduit à 1 ou 2 assises de fibres. Le xylème comprend deux grands faisceaux et deux petits (fig. 5).

Enfin tout au bas de la tige, les fibres ont disparu et l'endoderme encercle le suber en développement.

L'aspect varie un peu suivant le matériel ; c'est ainsi que dans une plante de Modène (Herbier NE), les entre-nœuds moyens montrent un endoderme en cercle à peu près complet autour des fibres, cependant que le suber apparaît déjà ; au-bas de la tige, par contre, l'endoderme

peut faire complètement défaut ; il est remplacé par une assise corticale de fibres sclérifiées à lumière assez grande. On rencontre parfois des intermédiaires, à savoir un endoderme incomplet, dont certaines cellules ont lignifié leurs parois.

Il nous a paru intéressant d'examiner aussi de jeunes plantes encore stériles, récoltées au jardin botanique au mois de janvier et ayant germé sans doute en automne. Dans les entre-nœuds moyens, l'endoderme se différencie précocement, formant d'abord des groupes de 2 à 3 cellules, puis un cercle complet, et cela avant toute apparition de fibres ou de suber. Qu'il ne s'agit pas de la première assise du suber est prouvé par le fait que dans les entre-nœuds sous-jacents, la même assise subérifiée entoure un anneau de fibres péricycliques plus ou moins complet. Enfin, à la base de la tige, un endoderme très net entoure le péricycle collenchymateux.

En résumé, bien qu'*A. serpyllifolia* soit une espèce annuelle, elle possède cependant un endoderme dans sa tige. Celui-ci est particulièrement bien différencié dans les tiges encore stériles de plantes ayant germé en automne. Cette assise est plus ou moins bien conservée à la base de la tige fleurie. Enfin, dans l'espèce voisine *A. Marschlinsii* Koch, il y a un endoderme à la base de la tige (examen à la double coloration).

ARENARIA SPATHULATA Desf. = A. CERASTIOIDES Poiret

La tige de cette espèce annuelle montre dans presque toute sa hauteur la structure des hampes florifères, c'est-à-dire un anneau de sclérenchyme péricyclique de quatre cellules d'épaisseur, en dehors duquel il n'y a pas d'endoderme. Cependant, dans le premier entre-nœud au-dessus des cotylédons, il n'y a plus de sclérenchyme, et le péricycle collenchymateux est entouré par des cellules subérifiées, disposées plus ou moins nettement sur deux cercles. L'observation précise est rendue difficile à ce niveau, car le bois est devenu très épais et les tissus extérieurs sont fort écrasés. Tout porte à croire qu'il s'agit d'un endoderme entourant la première assise du suber. Cette interprétation est confirmée par l'examen d'une région très courte, située un peu au-dessus. A ce niveau, les grandes cellules de l'endoderme, aux parois subérifiées, entourent un anneau de sclérenchyme aminci.

ARENARIA PROVINCIALIS Chater et Halliday = GOUFFEIA ARENARIOIDES Robill. et Cast.

Cette espèce, endémique du Sud de la France, constitue à elle seule le sous-genre *Arenariastrum* au sens où l'entend McNEILL.

Dans les entre-nœuds supérieurs (jusqu'au 7^e ou 8^e environ, à partir des bractées, selon les tiges) la tige ne montre pas d'endoderme,

mais un anneau de sclérenchyme péricyclique de 2 à 3 rangées d'épaisseur. Les entre-nœuds inférieurs offrent un péricycle collenchymateux entouré de deux assises subérifiées, dont l'externe, un peu écrasée, représente l'endoderme, et l'interne la première assise du suber. Il y a *discordance* entre ces deux assises ; de plus les cellules de l'assise externe sont plus allongées tangentiellement que celles du suber. Nous avons eu quelque peine à trouver la zone de transition entre ces deux structures, zone qui doit être assez courte ; nous l'avons finalement découverte et l'aspect de ces coupes enlève les derniers doutes que l'on pourrait avoir quant à la nature endodermique de l'assise subérifiée externe. En effet, ici, un endoderme parfaitement différencié entoure le sclérenchyme péricyclique aminci et par place remplacé par des cellules du suber (fig. 6).

La structure de la tige offre ainsi beaucoup d'analogies avec celle de l'*A. gothica* ou de l'*A. serpyllifolia*, qui sont aussi des espèces annuelles ou bisannuelles sans rejets stériles au moment de la floraison.

ARENARIA MODESTA Duf., A. CONIMBRICENSIS Brot.,
A. PAMPHYLICA Boiss. et Heldr.

Dans ces trois espèces annuelles, nous n'avons pu mettre en évidence d'assise endodermique, ni d'ailleurs de suber. Les tiges, toutes florifères, montrent à leur base une lignification des cellules occupant *la position* de l'endoderme. Que celle-ci soit précédée parfois d'une subérification, comme le suggèrent quelques coupes, où certaines cellules, non encore lignifiées, prennent le rouge Soudan sur leurs parois, est possible, mais difficile à démontrer. Quoi qu'il en soit, chez ces espèces, l'entre-nœud inférieur de la tige présente un sclérenchyme centrifuge, en dehors du sclérenchyme péricyclique centripète, dont les fibres augmentent de lumière vers l'intérieur.

ARENARIA PUNGENS Clem.

La structure de ce xérophyte d'Espagne et d'Afrique du Nord, que McNEILL place dans le sous-genre *Eremogone*, tout en reconnaissant que l'espèce pourrait constituer le type d'un sous-genre particulier, diffère quelque peu de celle des espèces vivaces examinées jusqu'ici. Dans la tige florifère, la section d'un entre-nœud est elliptique. L'épiderme, non sclérifié (bien que ses membranes, comme celles de l'hypoderme, soient épaissies), porte des poils unisériés, dont beaucoup se terminent par une tête glanduleuse. Le parenchyme cortical comprend 4 à 5 assises de cellules arrondies. Puis vient un sclérenchyme épais, comprenant jusqu'à 15 assises de fibres lignifiées (l'épaisseur est plus grande aux sommets que sur les côtés de l'ellipse). A l'intérieur, on rencontre 2 à 3 assises de cellules à parois minces, dont l'externe a des

cloisons radiales plus ou moins sinueuses, enfin le liber des faisceaux conducteurs, au nombre d'environ 9 à 10. Il n'y a aucune trace d'endoderme.

Le bas de la tige florifère, c'est-à-dire de la partie qui meurt en hiver¹, offre à peu près la même structure, avec cette différence qu'un anneau de suber s'est développé en dedans du large sclérenchyme péricyclique. Lorsqu'on examine ce suber avec attention, on remarque que ses cellules (notamment les externes) ne sont pas toujours alignées en files radiales. A notre avis une partie de ce suber se différencie sur place avant le fonctionnement du phellogène; il est primaire. C'est d'ailleurs une impression que donnent les tiges de mainte autre espèce d'*Arenaria*; notamment lorsque, vers la base d'une hampe florale, le sclérenchyme péricyclique se réduit à des îlots, en dedans de l'endoderme, on observe, entre les îlots de fibres, des cellules subérifiées qui ne sont pas alignées sur les files plus internes, lesquelles sont d'origine secondaire.

Certes on pourrait prétendre que les cellules subérifiées, que nous considérons comme un liège «primaire», appartiennent en réalité à l'endoderme et que, dès lors, l'anneau scléreux est cortical et non péricyclique. Nous ne pouvons adopter ce point de vue pour les raisons suivantes :

1^o Le sclérenchyme péricyclique existe chez toutes les autres espèces d'*Arenaria*. Chez *A. pungens* il est simplement plus épais, mais sa différenciation est centripète comme ailleurs. De plus l'épaisseur du parenchyme cortical n'est pas plus faible que dans d'autres espèces du même genre².

2^o Les quelques cellules du suber qui ne sont pas alignées sur les autres ne forment en aucun cas une assise régulière. Elles ne sont pas plus grandes que les suivantes. Il se pourrait très bien aussi qu'elles appartiennent au liège habituel (secondaire!) mais que l'accroissement du cylindre central, en écrasant le suber contre l'épais anneau de sclérenchyme, ait déplacé les cellules.

Les pousses stériles offrent la même structure que les tiges florifères (fig. 7); le suber y prend un assez grand développement. Enfin, dans une tige âgée, le sclérenchyme péricyclique persiste longtemps. Lorsqu'il se fend sous la poussée du bois, il se forme des couches de liège dur ou de sclérenchyme alternant avec le liège tendre en dessous des lignes de fracture.

En résumé, la tige de l'*A. pungens* est caractérisée par la grande épaisseur du sclérenchyme péricyclique et l'absence complète d'endoderme.

¹ Il est difficile de savoir exactement, dans cette espèce, quelles sont les parties qui meurent en hiver. Durant cette saison, la plante entière devient brune et paraît se dessécher; cependant les pousses axillaires très courtes sont vertes au centre et «repartiront» au printemps. Ce que nous appelons tige florifère va des bractées primaires au premier nœud portant une pousse axillaire. Cette partie florale de la tige ne porte pas de pousses axillaires.

² Le fait que le sclérenchyme est bien péricyclique est encore prouvé par la structure de la feuille; dans cet organe, les nervures principales (et les nervures seules) sont coiffées d'un épais manchon de fibres qui ne peuvent être que péricycliques.

ARENARIA GYPSOPHILOIDES L., A. GRAMINIFOLIA Schrad
et A. POLARIS Schischk.

Ces trois espèces du sous-genre *Eremogone* ont une structure anatomique assez semblable, du moins dans le haut de la tige fertile. Nous prendrons pour exemple *A. gypsophiloides* L.

Les tiges fertiles sont ici de haute taille, pouvant atteindre 40 cm et portent de nombreuses feuilles. Les entre-nœuds supérieurs montrent, de l'extérieur à l'intérieur, un épiderme aux parois épaissies (elles sont parfois lignifiées plus bas), dépourvu de poils et présentant des stomates ; un parenchyme cortical de 5 assises, environ, de cellules arrondies ; un sclérenchyme péricyclique épais d'une douzaine d'assises se différenciant en direction centripète (la lumière des cellules augmente vers l'intérieur — caractère mieux marqué encore chez *A. graminifolia*), puis un tissu aux parois cellululosiques entourant un xylème en anneau. L'examen attentif de cette zone montre qu'il s'y déroule déjà des cloisonnements cambiaux et que le liber n'est séparé des fibres que par une ou deux assises péricycliques difficiles à distinguer. Il semble donc qu'à ce niveau presque tout le péricycle soit sclérifié.

Dans les entre-nœuds inférieurs (zone couvrant les trois à cinq premiers centimètres de la tige) on observe de haut en bas la succession suivante :

a) Apparition d'une couche de suber qui d'abord n'intéresse qu'un secteur de la tige, à peu près égal à une demi-circonférence ; le liège situé sous le sclérenchyme produit une saillie dans l'écorce ; parfois seules les assises externe et interne du liège sont subérifiées, le centre étant occupé par des fibres de sclérenchyme d'origine secondaire, disposées en files radiales. L'anneau de fibres péricycliques s'amincit (2 à 3 assises) là où le liège se développe ; la moelle se sclérifie.

b) Extension du suber à toute la circonférence et disparition du sclérenchyme péricyclique. En revanche, le sclérenchyme secondaire qui forme la partie moyenne du liège s'étend lui aussi à toute la circonférence.

c) Formation aux deux extrémités d'un diamètre de la coupe d'un deuxième phellogène en forme d'arc, ne produisant à l'extérieur que du sclérenchyme secondaire à la place de suber ; l'écorce primaire se fend, en face de ces deux arcs de sclérenchyme.

Les tiges fertiles s'insèrent latéralement sur un rhizome. La structure du rhizome est semblable à celle observée à la base de la tige fertile. Toutefois, la succession des divers péridermes est difficile à observer (zone plus ou moins exfoliée).

Dans le haut de la tige fertile, il n'y a pas d'endoderme. Dans les entre-nœuds inférieurs, et à la base des rejets stériles¹, la question peut se discuter.

¹ Les rejets stériles qui, au printemps, apparaissent en grand nombre sur les côtés du rhizome ont des feuilles (graminoïdes) très rapprochées (en bouquet). Dans le haut de ces pousses, on ne peut s'abstraire de l'influence des nœuds.

Lorsqu'il subsiste un anneau aminci de sclérenchyme péricyclique, certaines cellules de l'assise qui l'entoure à l'extérieur ont des parois colorées par le Soudan. Plus bas (et dans les rejets stériles) l'endoderme est à rechercher à l'extérieur du suber. Or pour les raisons signalées ci-dessus à propos de *A. pungens* (p. 66), il est difficile de le mettre en évidence.

Dans le rejet stérile de l'*A. graminifolia*, examiné en janvier, à quelque distance du bouquet de feuilles terminal, on observe à l'extérieur du suber des cellules plus grandes, assez souvent en discordance avec le suber, dont les parois radiales (plus rarement les 4 faces) prennent le rouge Soudan III. Dans le rejet stérile d'*A. polaris* (fig. 8), ces cellules s'observent aussi mais sont moins nombreuses. S'agit-il d'un endoderme véritable, ou bien de cellules de liège « primaire » se différenciant au contact du suber véritable (cf. p. 66) ? Nous ne pouvons trancher la question. Quoiqu'il en soit, si l'endoderme existe dans le groupe d'espèces de l'*A. graminifolia*, il n'a ni la netteté, ni la régularité qu'il possède dans les espèces vivaces des sous-genres *Arenaria* et *Porphyrantha*.

ARENARIA LANUGINOSA (Michx.) Rohrb.

Dans cette espèce, appartenant au sous-genre *Leiosperma* McNeill, nous n'avons pas vu d'endoderme. La plante a des fleurs axillaires sur de longues tiges rampantes ou de courts rejets latéraux. La tige principale et les rejets latéraux florifères ont la même structure. L'anneau de sclérenchyme est très rapproché de l'épiderme dans le matériel récolté au Pérou par le professeur Terrier, ce qui signifie que le parenchyme cortical est réduit. Par contre sur les plantes cultivées à Neuchâtel à partir de graines du Pérou, le parenchyme cortical offre environ trois assises de cellules. Le sclérenchyme péricyclique existe aux divers niveaux ; en dedans, il se forme un anneau de suber.

ARENARIA PARVIFOLIA Benth.

Cette espèce, récoltée au Pérou par le professeur Terrier, appartient aussi au sous-genre *Leiosperma*. Les coupes transversales de la tige montrent un endoderme bien caractérisé, en-dessous duquel le suber apparaît. Nous n'avons pas vu dans cette tige de fibres péricycliques.

Conclusions

a) A la première des questions que nous nous sommes posées dans l'introduction, on peut répondre par l'affirmative. L'assise subérifiée, entourant le péricycle, dans la plupart des espèces du genre *Arenaria* est bien un *endoderme*. Certes, il s'agit d'un endoderme à l'état « secondaire », comme l'a défini MYLIUS (1913), c'est-à-dire que les cellules de cette assise ont leurs parois subérifiées sur leurs quatre faces. Non seulement les cellules de l'endoderme des *Arenaria* sont toujours plus grandes que celles du suber (et aussi plus longues sur les coupes longitudinales radiales), mais elles ne sont pas alignées sur elles. D'autre part l'assise en question peut entourer un cercle complet ou partiel de fibres sclérenchymateuses, ce qui démontre avec évidence qu'elle ne peut correspondre à la première assise du liège, car cette dernière ne prend jamais naissance chez *Arenaria* qu'en dedans des fibres péricycliques (quand celles-ci sont présentes), c'est-à-dire dans la partie profonde, non lignifiée du péricycle.

On peut se demander si chez *Arenaria* les cellules de l'endoderme ne peuvent pas exister à « l'état primaire » (MYLIUS, *op. cit.*), c'est-à-dire avec le cadre subérifié qui correspond sur les coupes transversales aux points de Caspary, comme l'ont montré récemment, chez certaines Labiées, COURTOT et BAILLAUD (1960). Dans quelques espèces que nous avons étudiées plus en détail au moyen de coupes microtomiques (*A. montana*, *A. purpurascens*, en particulier), nous avons observé, il est vrai, après coloration des coupes transversales au violet cristal, sur les faces radiales de jeunes cellules endodermiques une bande violette caractéristique, ou encore deux points violets régulièrement espacés, et sur certaines coupes longitudinales radiales (*A. montana*) une bande violette verticale, continue d'une cellule à l'autre, encore qu'elle n'occupe pas toujours la même position par rapport au centre des cellules disposées en file. Mais cet aspect « primaire » est sans doute assez fugace, c'est pourquoi nous n'avons pas observé de points de Caspary sur des coupes à main levée colorées au carmino-vert.

Quelle peut être la signification de cette gaine endodermique? Assise « physiologique » ou « vestigiaire » (c'est-à-dire héritage d'anciennes structures)? Nous ne pouvons bien entendu répondre à cette question. Si dans la tige des *Arenaria* il semble y avoir une relation inverse entre le développement des fibres péricycliques et celui de l'endoderme, en ce sens que dans la plupart des hampes florales, l'endoderme se différencie à un niveau où les fibres péricycliques ne sont plus représentées que par un anneau mince ou par des îlots, cette règle est loin d'être générale, puisque chez *A. armerina* et *A. aggregata* par exemple, l'endoderme existe dans les entre-nœuds supérieurs de la tige florifère et entoure un sclérenchyme péricyclique épais de 7 à 8 assises de fibres.

On pourrait aussi se demander si le suber n'induirait pas par sa présence la subérification de l'assise qui l'entoure directement (la plupart des pousses stériles). Mais cette hypothèse n'est pas correcte,

non plus, puisqu'un endoderme très différencié existe dans certaines espèces autour des fibres péricycliques.

Enfin, puisque à l'endroit des nœuds, une grande partie de l'écorce se subérifie, on pourrait supposer que l'influence des nœuds s'étend, sous une forme réduite, le long de l'entre-nœud sous-jacent. Dès lors les espèces dont les nœuds sont très rapprochés devraient avoir un endoderme mieux marqué. Or cela n'est pas le cas : ainsi dans la hampe florale de l'*A. armeriastum*, dont les entre-nœuds ont souvent plus d'un centimètre de longueur, l'endoderme est extrêmement marqué.

Nous reprendrons ci-dessous le problème de la signification de l'endoderme dans les tiges, lorsque nous aurons précisé la répartition de cette assise dans les tiges des diverses espèces du genre *Arenaria*.

b) A la deuxième question (p. 56) nous croyons avoir répondu par notre exposé descriptif dont il convient de reprendre ici les résultats principaux. La grande majorité des *Arenaria* vivaces que nous avons étudiés ont un endoderme *dans les rejets stériles*. C'est donc dans ces organes qu'il convient avant tout de rechercher ce tissu. Il est préférable de choisir un entre-nœud médian, car dans ceux du haut, la différenciation n'est souvent pas encore amorcée, et dans les inférieurs, il arrive que l'endoderme et le reste de l'écorce primaire soient écrasés par le développement du suber ou celui du bois. Dans les espèces qui ont des pousses stériles allongées (*A. montana*, par exemple), l'observation de l'endoderme est facile, même en été. Chez d'autres espèces, tel l'*A. graeca* ou bien *A. orbicularis*, dont presque toutes les tiges se terminent en été par des fleurs, il est avantageux d'examiner les jeunes pousses qui se développent à l'arrière automne ou en hiver.

D'autre part, comme dans la plupart des cas, les tiges florifères résultent de l'allongement et de la sexualisation de pousses d'abord stériles, on doit pouvoir observer l'endoderme à la base des tiges fertiles. C'est ce que nous avons pu démontrer dans de nombreuses espèces. Toutefois la région de transition, où l'endoderme coexiste avec les restes du sclérenchyme péricyclique (ce qui permet de vérifier qu'il est extérieur à ce tissu), est souvent très courte.

Enfin, dans quelques espèces telles les *A. armerina* et *aggregata*, l'endoderme existe dans toute l'étendue de la tige fertile jusqu'en dessous des bractées primaires.

On ne peut se défendre de l'idée que l'endoderme caractérise chez *Arenaria* (et peut être chez d'autres genres d'Alsinoïdées) les jeunes tiges qui restent vivantes pendant l'hiver¹. En effet, ainsi que nous l'avons dit plus haut, les tiges florifères qui n'ont en général pas d'endoderme, sauf à la base, se dessèchent et meurent après la fructification.

Cette hypothèse est confirmée par le comportement de certaines espèces réputées bisannuelles, comme *A. serpyllifolia*. Chez cette dernière, l'endoderme existe dans les tiges encore stériles, observées au mois de janvier, et provenant de graines ayant germé en automne. On retrouve un endoderme à la base de la tige florifère de certaines

¹ Dans les tiges plus âgées l'endoderme est exfolié avec l'écorce primaire.

espèces annuelles comme *A. provincialis* ou *A. spathulata*. Dans d'autres espèces annuelles (*A. modesta*, *A. conimbricensis*, *A. pamphylica*) l'endoderme, de même d'ailleurs que le suber, font complètement défaut. Il n'est pas exclu que chez ces plantes la germination ait lieu au printemps.

Au point de vue anatomique, on peut donc considérer comme homologues :

- 1° la pousse stérile d'une espèce vivace comme *A. montana* et *A. ciliata* ;
- 2° la base de la tige florifère des mêmes espèces ;
- 3° les deux ou trois premiers entre-nœuds de la tige d'une espèce annuelle ou bisannuelle comme *A. serpyllifolia* et *A. provincialis*.

Il n'est pas dépourvu d'intérêt sous ce rapport de constater le comportement anatomique différent des deux espèces *A. lanuginosa* et *A. parvifolia*, qui appartiennent au sous-genre *Leiosperma*. La première n'a pas d'endoderme. Selon les indications du professeur Terrier que nous remercions ici de son obligeance, elle croissait au Pérou vers 3000 m dans une région dont le climat était encore tropical (présence de *Pitcairnia spec.*, *Cordia spec.*, etc.). Par contre, l'*A. parvifolia*, qui possède un endoderme très net, végétait à 4500 m d'altitude, limite de la végétation dans cette partie des Andes péruviennes.

Parmi les espèces qui n'ont pas d'endoderme, *A. pungens* possède un sclérenchyme péricyclique particulièrement épais.

Quant aux espèces du groupe de l'*A. graminifolia*, où la présence d'un endoderme est incertaine (voir p. 68), leurs jeunes pousses, qu'elles soient aériennes (*A. polaris*, *A. gypsophiloides*) ou plus ou moins souterraines (*A. graminifolia*), sont protégées par les nombreuses bases des feuilles graminoides très rapprochées que possèdent ces espèces.

Il est donc assez séduisant de supposer que dans le genre *Arenaria* l'endoderme joue un rôle dans la protection des jeunes pousses qui doivent endurer la mauvaise saison. Cette protection peut être efficace contre le froid (le liège est mauvais conducteur de la chaleur) et contre la dessiccation ; or les tissus les plus importants de la tige se trouvent précisément *en dedans de l'endoderme*, puisque l'écorce primaire est destinée à être exfoliée. Cette hypothèse toutefois ne permet de comprendre, ni pourquoi le liège ne suffit pas à assurer cette protection, ni pourquoi on trouve une gaine endodermique dans des tiges florifères, destinées à périr à la fin de la période de végétation (*A. aggregata*). C'est pourquoi, on ne peut exclure « a priori » l'hypothèse suivant laquelle l'endoderme dans la tige aurait la signification d'un tissu « vestigiaire » (éventuellement adapté à de nouvelles fonctions), c'est-à-dire représenterait un héritage de structures très anciennes (Ptéridophytes).

Enfin, la technique la meilleure, à notre avis, pour la mise en évidence de l'endoderme est la coloration des coupes au rouge Soudan III. Cette méthode est simple et rapide et réussit aussi bien avec le matériel frais qu'avec le matériel d'herbier préalablement ramolli ; elle est plus sensible que la double coloration au carmino-vert ; enfin elle peut s'appliquer à des coupes microtomiques en série (10 à 15 microns) après

une fixation au Nawaschin, laquelle fixation ne gêne en rien la coloration et permet aussi l'examen des noyaux au violet cristal (sur d'autres coupes)

c) La présence d'un endoderme dans la tige a-t-elle une valeur taxinomique chez *Arenaria*? D'après ce qui vient d'être dit, cette particularité histologique paraît surtout en rapport avec le type biologique, le mode de vie de l'espèce, mais ces derniers critères sont loin d'être dépourvus de signification taxinomique ou phylogénétique, encore qu'il faille se méfier des convergences. Dans le sous-genre *Arenaria* nous avons examiné des représentants de 9 des 11 sections distinguées par McNEILL. Toutes les espèces vivaces ont un endoderme dans les tiges stériles. Chez les espèces annuelles ou bisannuelles, l'endoderme existe à la base de la tige, bien qu'il soit parfois difficile à mettre en évidence. Enfin, dans trois espèces: *A. modesta*, *conimbricensis* et *pamphylica*, nous n'avons pas trouvé d'endoderme, peut-être parce que ces trois espèces annuelles germent d'ordinaire au printemps.

Compte tenu des homologues établies ci-dessus entre pousse stérile des espèces vivaces et bas de la tige des espèces annuelles, l'endoderme est trop largement répandu dans le sous-genre *Arenaria* pour servir de critère de distinction entre les sections ou les séries. Tout au plus la présence d'un endoderme dans le haut de la tige fertile pourrait-elle servir à caractériser les espèces de la Sectio *Plinthine*¹.

Le sous-genre *Porphyrantha*, réduit à l'*A. purpurascens*, possède un endoderme très net. La structure de la tige de cette espèce ressemble fort à celle de l'*A. montana* (Subgenus *Arenaria*).

L'unique espèce constituant le sous-genre *Arenariastrum* (*sensu* McNEILL), à savoir *A. provincialis*, possède un endoderme à la base de la tige et ressemble à cet égard à l'*A. serpyllifolia*. La parenté de cette espèce avec certaines espèces du sous-genre *Arenaria* est confirmée par le nombre chromosomique de base $x = 10$.

Bien que nous ayons étudié deux espèces seulement du sous-genre *Leiosperma*, notre étude montre que l'endoderme ici peut être présent (*A. brevifolia*) ou absent (*A. lanuginosa*). Cette diversité n'a rien de très étonnant si l'on songe que ce sous-genre est le vicariant en Amérique du sous-genre *Arenaria* (McNEILL, *op. cit.*).

Enfin, dans le sous-genre *Eremogone*, l'endoderme paraît faire défaut à la tige. Ce caractère négatif vient confirmer les autres critères qui font de ce sous-genre un groupe d'*Arenaria* assez aberrant.

On voit que pour l'instant, le critère de présence ou d'absence d'un endoderme bien différencié dans la tige ne présente qu'un intérêt limité au point de vue taxinomique dans le genre *Arenaria*. Mais ce premier tour d'horizon mérite d'être étendu à d'autres espèces notamment des sous-genres *Eremogone* et *Leiosperma*.

Nous pensons d'autre part que seule l'étude d'un groupe taxinomique beaucoup plus vaste qu'un genre permettra de se prononcer sur la signification phylogénétique de l'endoderme dans la tige. La famille des Caryophyllacées paraît se prêter à une telle enquête.

¹ Le caractère existe aussi, quoique moins marqué, chez *A. ciliata* (Sectio *Rariflorae*).

Remerciements

A Monsieur le professeur Claude Favarger va toute notre gratitude pour l'intérêt qu'il a témoigné à nos recherches, pour son aide précieuse et sa bienveillante collaboration à notre étude.

Nous remercions aussi MM. Michel Aragno et Philippe Kùpfer d'avoir bien voulu se charger des photographies.

Résumé

La présence d'un endoderme bien caractérisé a été reconnue par l'auteur dans la plupart des espèces examinées du genre *Arenaria*. Ce caractère doit être recherché avant tout dans les rejets stériles et à la base des pousses florifères qui se dessèchent à l'automne.

Au point de vue anatomique, on peut établir une homologie entre la pousse stérile, la base de la tige florifère des espèces vivaces et enfin la base de la tige des espèces annuelles ou bisannuelles. Il se peut que l'endoderme représente une gaine protectrice pour les jeunes tiges destinées à hiverner sous un climat à saison froide prononcée. L'endoderme fait défaut à quelques espèces annuelles à courte période de végétation (exemple : *Arenaria conimbricensis*), ainsi qu'à une espèce vivace du sous-genre *Leiosperma* (*A. lanuginosa*). Enfin il paraît manquer ou existe sous une forme *atypique* dans les espèces étudiées du sous-genre *Eremogone*.

Zusammenfassung

Das Vorhandensein einer echten Endodermis wurde in den meisten vom Verfasser untersuchten Arten des Genus *Arenaria* festgestellt. Dieser Charakter ist vor allem in den sterilen Sprossen und an der Basis der blühenden Sprossen die im Herbst austrocknen aufzusuchen.

Vom anatomischen Standpunkt aus, kann man eine Homologie zwischen dem sterilen Spross, der Basis der blühenden Sprossen der ausdauernden Arten und der Basis der Sprossen der jährlichen und zweijährigen Arten finden. Es ist möglich, dass die Endodermis eine schützende Scheide für die jungen Sprossen die in einem kalten Klima überwintern, darstellt. Die Endodermis fehlt bei einigen einjährigen Arten die eine kurze Vegetationsperiode haben (z. B. *Arenaria conimbricensis*) sowie in einer ausdauernden Art des Sub-Genus *Leiosperma* (*Arenaria lanuginosa*). Endlich scheint sie zu fehlen oder sich in einer atypischen Form zu finden bei den untersuchten Arten des Sub-Genus *Eremogone*.

Summary

The presence of a well characterized endodermis has been identified in most of the examined species of the genus *Arenaria*. This character is to be found mainly in the sterile jets and at the base of the flowering stems that dry up in autumn.

From an anatomical point of view, it is possible to establish a similitude between the sterile jets, the base of the flowering stems of the perennial species and lastly the base of stems of the annual or biennial species. May be that the endodermis represents a protective sheath for the young stems having to winter in a climate with a pronounced cold season. The endodermis is missing in some of the annual species having a short period of vegetation (i.e. *Arenaria conimbricensis*) as well as in a perennial species of the sub-genus *Leiosperma* (*Arenaria lanuginosa*). Finally it seems to be missing or to exist under an atypic form in the species of the sub-genus *Eremogone*.

BIBLIOGRAPHIE

- CARLQUIST, S. — (1961). Comparative plant anatomy. XII + 146 pp., *New York*.
- CHATER, A. O. and HALLIDAY, G. — (1964). *Arenaria* in : Flora europea I. XXXIV + 464 pp., *Cambridge*.
- COURTOT, Y. et BAILLAUD, L. — (1960). A propos de la gaine casparyenne de la tige de certaines Labiées. *Ann. scientif. Univ. Besançon, 2^e sér., Botanique* 15 : 47-52.
- DOULIOT, H. — (1889). Recherches sur le périoderme. *Ann. Sci. nat., 7^e sér., Botanique* 10 : 325-395.
- FAVARGER, C. — (1962). Contribution à l'étude cytologique des genres *Minuartia* et *Arenaria*. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 85 : 51-81.
- MCNEILL, J. - (1962). Taxonomic studies in the *Alsinoideae* : I. Generic and infra-generic groups. *Notes from the royal Bot. Garden Edinburgh* 24 : 79-155.
- METCALF, C. R. and CHALK, L. — (1957). Anatomy of the Dicotyledons. Vol. 1. LXIV + 724 pp., *Oxford*.
- MYLIUS, G. — (1913). Eine vergleichende Untersuchung über die physiologischen Scheiden Polyderm, Periderm und Endodermis. *Bibliotheca Bot.* 79 : 1-119.
- PAX, F. und HOFFMANN, K. — (1934). Caryophyllaceae in : Engler et Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 16c : 1-599 pp., *Leipzig*.
- SOLEREDER, H. — (1899). Systematische Anatomie der Dicotyledonen. XII + 984 pp., *Stuttgart*.
- VUILLEMIN, P. — (1885). Sur le péricycle des Caryophyllées. *Bull. Soc. bot. Fr.* 32 : 275-282.
- WILLIAMS, F. N. — (1895). On the genus *Arenaria* L. *Bull. Herb. Boiss.* 3 : 593-603.
- (1898). A revision of the genus *Arenaria* L. *Journ. Linn. Soc.* 33 : 326-437.