Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 4 (1929-1931)

Artikel: Carpologie du genre Crupina

Autor: Briquet, John

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-879082

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

CARPOLOGIE DU GENRE CRUPINA

par

John BRIQUET

Planche III

I. HISTORIQUE

Le genre *Crupina*, tel que A.-P. de Candolle [1] l'a sommairement caractérisé, était au début un amalgame d'espèces appartenant aux genres actuels *Centaurea*, *Volutaria* (*Amberboa*) et *Crupina*, obtenu en élevant au rang de genre la section *Crupina* du genre *Centaurea* de Persoon [2]. Ce n'est donc pas là qu'il faut chercher le point de départ de nos connaissances carpologiques sur ce groupe. Et cela d'autant moins que, déjà avant 1810, divers détails de la carpologie du genre *Crupina* avaient été, sinon étudiés, du moins aperçus et figurés. C'est ainsi que C.-K. Sprengel [3] avait dès 1793 donné une vue normale du *Crupina vulgaris* (*Centaurea Crupina*), montrant un double pappus, dont l'interne unisérié, composé de 15 petites pièces triangulaires (dessin évidemment exagéré quant au nombre et schématisé quant à la forme des pièces). C'est ainsi encore que Schkuhr [4] a figuré en 1803

[1] A.-P. de Candolle. *Observations sur les plantes Composées ou Syngenèses*. Premier Mémoire. [Ann. Mus. hist. nat. XVI p. 157, tab. 5, fig. 1-2 (1810)].

[2] C.-H. Persoon. *Synopsis plantarum* II, 2 p. 488 (1807).

[3] C.-K. Sprengel. *Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*, col. 380, tab. XX, fig. 54, 48 et 47 (1793).

[4] Chr. Schkuhr. *Botanisches Handbuch* III, tab. CCLXI (1803).

un akène du *Centaurea Crupina* (*Crupina vulgaris*) sur lequel on voit distinctement un pappus interne à 10 pièces. Cependant, ainsi que cela est si souvent le cas dans la famille des Composées, le terrain solide sur lequel toutes les recherches ultérieures ont pu être fondées a été fourni par l'admirable et consciencieux morphologiste qu'était H. Cassini.

Des trois espèces du genre *Crupina* admises par nous, Cassini[1] n'en connaissait qu'une, le *Crupina vulgaris*, mais il en a donné une analyse modèle, à laquelle — du moins en ce qui concerne la carpologie extérieure — il y a peu à reprendre et peu de choses à ajouter.

L'auteur caractérise ainsi le fruit des *Crupina*, [2] tel qu'il est issu des fleurs fertiles [3] : « Ovaire ou fruit obovoïde, non comprimé, tronqué au sommet, velu, comme velouté ; aréole basilaire large, orbiculaire, convexe, point oblique ; bourrelet basilaire nul ; bourrelet apicilaire annulaire, cartilagineux, très entier, lisse ; péricarpe épais dur, corné ; aréole apicilaire produisant, après la floraison, entre l'aigrette et la corolle, un bourrelet circulaire très élevé, très épais, cartilagineux, persistant ; nectaire élevé, cylindrique, tubuleux, irrégulièrement et profondément denté au sommet ; aigrette (noire) double : l'extérieure beaucoup plus longue, composée de squamellules multisériées, régulièrement imbriquées, très inégales, dont les extérieures sont extrêmement courtes, laminées, linéaires, obtuses, un peu barbellulées sur les bords, et dont les intérieures, graduellement plus longues, sont filiformes, irrégulièrement barbellulées ; l'aigrette intérieure, très courte, composée de dix squamellules unisériées, distancées, laminées, larges, irrégulières, tronquées, aiguës, inappendiculées». Après avoir, le premier, découvert les remarquables trichomes rameux qui caractérisent extérieurement la région supérieure du tube corollin du *Crupina vulgaris*, Cassini mentionne encore le fait curieux suivant : « cette corolle, après la

---

[1] *Crupina vulgaris* Pers. ; *Crupina intermedia* Briq. et Cavill. (*Centaurea intermedia* Mut.) ; *Crupina Crupinastrum* Vis. (*Centaurea Crupinastrum* Moris).

[2] H. Cassini in *Dictionnaire des sciences naturelles* XII p. 67 (1818), XLIV p. 39 (1826) et L p. 239 (1827).

[3] Chez les *Crupina*, les fleurs périphériques sont stériles, à ovaire se transformant en un akène vide, grêle, linéaire, glabre et dépourvu de pappus.

fleuraison, produit, au-dessus de la base, une énorme expansion en forme de calotte hémisphérique, épaisse, charnue, verte, membraneuse et diaphane sur ses bords, laquelle emboîte et recouvre entièrement le bourrelet circulaire qui s'est élevé autour de sa base sur l'aréole apicilaire ».

Ces analyses de Cassini ont été très brièvement résumées par A.-P. de Candolle [1] en 1837 dans le *Prodromus* et c'est ce résumé de seconde main, fort incomplet, qui a été utilisé par la presque totalité des auteurs subséquents.

La morphologie du fruit du *C. vulgaris* était donc correctement esquissée sinon complètement élucidée dès 1818 : celle du *C. Crupinastrum* ne l'a été que beaucoup plus tardivement. A vrai dire, A.-L. de Jussieu [2] avait déjà signalé en 1807 un des caractères saillants de cette espèce en termes lapidaires (variété *maculata* du *Centaurea Crupina*) : « sem.(inibus) basi acutis angulatis », par opposition aux « sem.(inibus) basi rotundata » du *Crupina vulgaris*, mais cette remarque était passée complètement inaperçue. C'est à Moris [3] que l'on doit les premiers détails sur la carpologie de cette espèce, décrite par lui sous le nom de *Centaurea Crupinastrum*, et ainsi caractérisée : «akeniis sericeo-tomentosis, basi compresso-acutangulis ; pappi paleis serialibus intimis 5-7, lineari-oblongis, erectis, apice sub 3-dentatis». Comparant sa nouvelle espèce, originaire de Sardaigne, au *C. vulgaris* (*Centaurea Crupina L.*), l'auteur ajoute : « differt potissimum akeniorum basi compressa et acutangula, non ovato-tereti : hilo laterali, non basilari ; excavato, non plano ; irregulariter oblongo, non orbiculari ». Ces données ont été reproduites dans le *Flora sardoa* [4].

En 1847, Visiani[5] est revenu en détail sur l'espèce distinguée par Moris, en la transférant selon toutes les règles du genre *Centaurea* dans le genre *Crupina*. L'auteur attribue à l'akène du *C. vulgaris* : « areola exacte basilaris orbicularis magna, paleae pappi intimi ut

---

[1] A.-P. de Candolle. *Prodromus systematis regni vegetabilis* VI p. 565 (1837).

[2] A.-L. de Jussieu ap. Persoon. *Synopsis plantarum* II p. 488 (1807).

[3] J.-H. Moris. *Enumeratio seminum regii horti botanici taurinensis*, ann. 1842 p. 12.

[4] J.-H. Moris. *Flora sardoa* II p. 444 (1840-43).

[5] R. de Visiani. *Flora dalmatica* II p. 42, tab. LI fig. 2 et 3 (1847).

plurimum denae » et au *C. Crupinastrum* : « Achenia basi acute compressa, areola lateralis angusta cuneato-oblonga, et fere trapeziformis ob latera omnia inaequalia», «paleae quinae». — Outre le pappus extérieur plurisérié, et le pappus intérieur unisérié, Visiani signale un *troisième pappus*, situé à l'intérieur du précédent, dans les termes suivants : « In *Crupina* insuper, praeter pappum externum setaceum, internum carnoso-paleaceum, adest orbiculus crassus dentatus cinereus, tertius quasi et intimus pappus, cujus dentes latiusculi et breves sunt paleis pappi secundi antepositi. Fig. 2 litt. a., achenium detracto pappo ; litt. b., idem verticaliter sectum ; litt. c. annulus cum pappo interno et intimo ». La comparaison des textes et l'examen des figures montrent à l'évidence que le nectaire décrit par Cassini et le « troisième pappus intime » signalé par Visiani ne sont qu'un seul et même organe interprété différemment. Visiani est le premier à avoir donné une coupe longitudinale de l'akène du *Crupina vulgaris*, coupe qui décèle la présence à la base du fruit d'une cavité située sous l'épicarpe, au sujet de laquelle l'auteur ne donne aucun commentaire.

L'année suivante, Mutel [1] a caractérisé les *C. vulgaris* (*Centaurea Crupina*) et *C. Crupinastrum* (sous le nom de *Centaurea pseudocrupina* Mut.) dans des termes analogues à ceux de ses prédécesseurs, mais sans avoir eu connaissance de leurs publications. Il ajoute cependant une troisième espèce algérienne (*Centaurea intermedia* Mut.) qui se rapproche du *C. pseudocrupina* (*Crupina Crupinastrum*) par le nombre des paillettes du pappus interne, mais à akène 1 fois plus gros, moins fortement comprimé à la base et à insertion latérale marquée par une grande aréole pubescente à peu près ovale, où aboutissent 4 côtes dont trois plus rapprochées entre elles.

Ch. Grenier [2] — qui faisait jouer un rôle important à la situation basilaire ou latérale de l'aréole d'insertion (« hile ») des akènes dans la distinction des tribus de Cynarocéphales — a été évidemement embarrassé par le cas du genre *Crupina*. Les *Crupina* ont été placés, par lui, avec le genre *Serratula*, dans une tribu *Crupineae* Gren. pourvue d'akènes à « hile » basilaire. Comme les caractères attribués au *Crupina Crupinastrum* par les auteurs antérieurs ne cadraient pas avec la

---

[1] A. Mutel. *Flore du Dauphiné*, éd. 2 p. 344 (1848).

[2] Ch. Grenier in Grenier et Godron. *Flore de France* II p. 268 (1850).

définition précédente, Grenier a donné sur le fruit des *Crupina* les notes explicatives suivantes : « Les auteurs donnent à cette espèce (*Crupina Morisii* Bor., *Crupina Crupinastrum* Vis.) un hile latéral, et cette circonstance nous avait engagé d'abord à établir le genre nouveau, *Pleuromphalon*, fondé sur ce caractère. Mais en examinant avec soin, sur les graines (*sic*) parfaitement mûres, la situation réelle de cet organe, il est facile de reconnaître qu'il est, non latéral, mais simplement très oblique. Il naît à la base même de l'akène et non au-dessus de cette base comme dans les Centaurées, et s'étend sur le bord interne. Le hile du *C. vulgaris* présente lui-même un peu d'obliquité et nous ne pensons pas que ce caractère ait assez de valeur pour devenir la base d'un genre et séparer ainsi deux espèces, qui ont entre elles une telle affinité, qu'elles ont été jusqu'ici confondues par presque tous les auteurs. Quant à la forme du hile, excellent caractère spécifique, elle ne peut, dans les Carduacées, servir à l'établissement des genres, le hile prenant presque toutes les formes possibles dans le seul genre *Centaurea* ». — Ces remarques de Grenier n'ont pas été discutées ultérieurement — pas plus d'ailleurs que les observations de Mutel — de sorte que les auteurs suivants ont, les uns continué à parler d'une aréole d'insertion latérale, les autres d'une aréole simplement oblique chez le *C. Crupinastrum.*

Certains ont combiné ces deux données. Tel est le cas pour Reichenbach fils [1] qui a dit du genre *Crupina* : « Hilum basilare seu laterale ; laterale quidem basi obliquum ». Il est remarquable que cet auteur, auquel on doit pourtant la découverte des trichomes corollins non rameux et unisériés qui caractérisent le *C. Crupinastrum*, ait laissé passer des analyses carpologiques très insuffisantes : ses dessins représentant les akènes des *C. vulgaris* et *Crupinastrum* en section transversale (fig. 8 et 19) sont très peu claires ; d'autres part, les paillettes de l'aigrette interne sont figurées par lui (fig. 7 et 18) comme insérées sur le *disque*, malgré les indications contraires et précises de Cassini et de Visiani.

En 1866, Jordan et Fourreau [2] ont décrit un *C. brevipappa* Jord. et

---

[1] H.-G. Reichenbach fil. *Icones florae germanicae et helveticae* XV p. 10, tab. 15, fig. 13 et 14 et tab. 18 (1852).

[2] A. Jordan et J. Fourreau. *Breviarium specierum novarum* II p. 84 (1868).

Fourr. caractérisé essentiellement par une aigrette externe plus courte que l'akène et non pas plus longue qu'elle, et par un « hile » plus arrondi que dans le *C. vulgaris*. Ce *C. brevipappa* a été figuré par L. Cusin [1] : l'akène est conforme à la description originale, mais il est représenté comme entièrement et uniformément pubescent, ce qui ne répond à la réalité chez aucun *Crupina* connu.

Au cours d'une très courte note destinée à faire connaître son *Crupina alpestris*, Arvet-Touvet [2] a décrit les akènes de cette « espèce » comme plus petits que dans le *Crupina vulgaris* type, pourvus d'une aigrette plus pâle, d'un roux-jaunâtre, et surtout d'une aigrette interne « *formée d'écailles longuement subulées*, égalant presque les poils de l'aigrette extérieure, ou 1-3 plus courtes et lancéolées mêlées aux autres ». — Ce serait là un dispositif extraordinaire ; si la description (qui laisse d'ailleurs beaucoup à désirer) n'est pas due à une erreur d'observation, il est probable qu'elle s'applique à une manifestation tératologique.

La carpologie interne des *Crupina* n'a été vraiment abordée qu'en 1890 par O. Heineck [3], mais avec des résultats malheureux. L'auteur signale sur l'épicarpe la présence de poils simples « en forme de tuyau » (schlauchförmig) renflés à la base. Le fruit serait caractérisé par un système squelettaire particulier ; à l'extérieur un cercle de scléréides palissadiques disposées radialement, sous lequel (à l'intérieur duquel) se trouverait un manchon de stéréides allongées dans le sens de l'axe du fruit. On verra plus loin que O. Heineck a exactement renversé l'état des faits, plaçant à l'extérieur ce qui est à l'intérieur et vice-versa ! Outre cette regrettable confusion, et conséquence nécessaire de celle-ci, l'auteur ne s'est pas aperçu que les scléréides palissadiques dont il parle appartiennent au test de la semence, tandis que le manchon

---

[1] L. Cusin in Cusin et Ansberque. *Herbier de la flore française* XIII tab. 368 (1874). — La même erreur du dessinateur — holotrichie de l'akène — a été commise tant pour le *Crupina Morisii* que pour le *Crupina vulgaris*.

[2] C. Arvet-Touvet. *Additions à la monographie des Pilosella et des Hieracium du Dauphiné, suivies de l'analyse de quelques autres plantes* p. 19 et 20. Grenoble 1879.

[3] Otto Heineck. *Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Fruchtschale der Kompositen* p. 20 et 21, tab. I, fig. 6, tab. II, fig. 50. Leipzig 1890.

de « stéréides dressées » appartient au péricarpe : il les figure comme constituant un seul bloc.

En 1912, M. P. Lavialle [1] a donné une note sur la carpologie des *Crupina vulgaris* Pers. et *C. Crupinastrum* Vis. qui fait contraste avec le travail de Heineck dont il vient d'être question. Dans sa brièveté, elle résume en effet avec exactitude non pas toute la carpologie des *Crupina*, mais du moins plusieurs de ses points essentiels, à savoir : un péricarpe renfermant quatre faisceaux, à région interne oxalifère pourvue de deux cordons conducteurs ; pas d'appareil sécréteur ; l'épiderme du tégument est formé de scléréides palissadiques radiales, suivies vers l'intérieur de parenchyme aplati et d'une couche membraniforme limitée par une seule assise protéique. La trouvaille la plus saillante de M. Lavialle consiste dans la présence, au sein du parenchyme tégumentaire extérieur, de 10 à 15 faisceaux issus du faisceau raphéal à la chalaze, phénomène très exceptionnel chez les Composées.

La même année, M. G. Beauverd [2] a repris l'étude des *Crupina*, soit des *C. vulgaris* var. *typica* Beauv., *brachypappa* (Jord.) Beauv., *vallesiaca* Beauv. et du *C. Crupinastrum*. Pour chacune de ces formes, l'auteur figure une vue d'ensemble (normale au disque) du pappus interne avec la région centrale du disque, une coupe longitudinale de l'akène extrêmement sommaire et donne un croquis du pappus externe en vue latérale. La distinction entre le nectaire et le pappus interne, méconnue par Reichenbach fil., est clairement exprimée dans ces figures. Nous reviendrons plus loin sur la signification des différences admises par l'auteur dans l'organisation du pappus. Quant aux coupes longitudinales de l'akène, la seule chose qu'elles mettent en évidence, c'est la présence d'une « cavité » basilaire que Visiani avait aussi figurée. M. Beauverd s'exprime ainsi au sujet de cet « espace » : « La coupe longitudinale de l'akène permet de constater, sur tous les *Crupina* observés, un espace assez important séparant du tégument la membrane qui

---

[1] P. Lavialle. *Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées.* [Ann. sc. nat., sér. 9, XV, p. 94 et 95, fig. 61 et 62 (1912)].

[2] G. Beauverd. *Plantes nouvelles ou critiques de la flore du bassin supérieur du Rhône.* Suite II. [Bull. soc. bot. de Genève, sér. 2, IV p. 438-441. Fig. XIV (1912)].

entoure incomplètement les cotylédons vers la région apparente du hile ; c'est à cet espace que correspond, à l'extérieur de l'akène, la zone infère dépourvue de pubescence et différenciée du reste du fruit par sa nuance particulière ; pour attirer l'attention nous avons désigné cet espace par la lettre « é ? », parce que la réserve grasse qui remplit l'intervalle permettrait peut-être d'attribuer à cette sorte d'organe un rôle comparable à celui d'un élaeosome et, partant, autoriserait à classer les *Crupina* parmi les anémo-myrmécochores ; toutefois il ne s'agit pas dans ce cas d'une arille telle que celle que l'on observe par exemple chez le *Centaurea Cyanus*... ». — Cette note appelle de nombreuses corrections, non seulement d'ordre terminologique [1], mais touchant au fond même des choses : nous y reviendrons plus loin.

En résumé, il ressort de l'historique qui précède que si de nombreux apports ont été faits à la connaissance du fruit des *Crupina* depuis un siècle, ces apports ont soulevé diverses questions non encore résolues et présentent bien des lacunes. Une mise au point était donc devenue nécessaire à laquelle nous consacrons les pages suivantes.

II. LE PÉRICARPE

Chez toutes les formes de *Crupina*, l'akène présente une forme cylindrique-obovoïde, la hauteur atteignant moins de deux fois le diamètre. L'akène est non ou à peine contracté sous le plateau apical qui le termine. En vue latérale, il se présente comme à peu près arrondi

---

[1] Il y a plus d'un siècle que Cassini a abandonné l'emploi du terme « hile » pour désigner l'aréole d'insertion du fruit des Composées, attendu que le hile est le point d'attache du funicule avec l'ovule ou la semence. La confusion entre le hile et l'aréole d'insertion remonte en effet à l'époque où les fruits indéhiscents et uniséminés, tels que les akènes des Composées, étaient couramment qualifiés de «semences». Mais tant de descripteurs, même parmi les plus récents, ont utilisé cette terminologie fautive, que nous ne songeons pas à la reprocher à M. Beauverd. En revanche, il est fâcheux d'appeler « tégument » la région extérieure du péricarpe, les téguments constituant la ou les enveloppes de l'ovule (semence). De même, l'éléosome du *Centaurea Cyanus* n'est pas constitué par un « arille », les arilles étant uniquement des dépendances de l'ovule (semence) et non pas du fruit. Ces détails devaient être relevés, car ils contribuent à rendre peu claire la note de l'auteur.

à la base, où se trouve l'aréole d'insertion. Mais comme l'akène est légèrement comprimé par les côtés chez le *C. vulgaris*, plus nettement comprimé chez le *C. intermedia* avec une base plus rétrécie, caractère qui devient encore plus marqué chez le *C. Crupinastrum*, l'apparence de l'akène peut être assez différente en vue antéro-postérieure ou lorsqu'on l'examine latéralement ; les différences s'accentuent encore si l'on tient compte de l'indument. L'akène est en effet rendu soyeux dans sa région supérieure par des poils étroitement appliqués, dirigés vers le haut, très abondants dans la partie distale où ils forment un manteau circulaire blanchâtre, devenant d'autant plus courts que l'on se rapproche de la base où ils disparaissent selon une modalité variable avec les formes considérées.

La région basale de l'akène présente donc un intérêt particulier et doit être examinée en détail.

C. vulgaris (pl. III, fig. Aa et Ab). En vue normale à l'axe de l'akène, le contour général de l'akène est elliptique, le grand axe de l'ellipse étant antéro-postérieur. Or, l'aréole d'insertion, qui se détache nettement en clair sur un fond foncé, n'occupe pas exactement la partie centrale de cette ellipse ; elle est excentrique et son centre est déplacé en avant par rapport au pôle proximal de l'akène. Cette excentricité est plus ou moins marquée selon les échantillons et suivant les akènes d'un même individu, mais elle existe toujours. L'aréole elle-même est parfois presque circulaire, plus souvent elliptique, le grand axe de l'ellipse coïncidant avec le plan de symétrie de l'akène. Dans tous les cas, le tissu blanchâtre qui remplit l'aréole est nettement délimité par rapport à la région voisine de l'akène, laquelle est glabre. La partie supérieure de l'akène ne montre extérieurement aucune trace de côtes, mais dans la région inférieure on voit graduellement se dessiner sur les parois quatre côtes faiblement marquées. Au voisinage de l'aréole, ces quatre côtes sont ainsi disposées : l'une aboutit à l'extrémité postérieure de l'aréole d'insertion, une seconde aboutit à l'extrémité antérieure, les deux autres flanquent cette dernière ; les côtes latérales forment donc avec la postérieure deux angles sphériques très ouverts, avec l'antérieure deux angles sphériques plus aigus. Ce dispositif contribue à accentuer la dissymétrie de la région basale de l'akène. L'entrée des côtes dans l'aréole — à l'intérieur de laquelle elles disparaissent (extérieurement) — coïncide d'ailleurs souvent avec une certaine irrégularité

dans les contours de cette dernière : soit la formation d'un quadrilatère ou d'un trapèze à côtés courbes, selon que ces deux figures dérivent d'un cercle ou d'une ellipse. — En vue latérale, la base de l'akène ne décrit pas une courbe régulière : la courbe est plus accentuée du côté postérieur que du côté antérieur, côté vers lequel s'étend l'aréole d'insertion excentrique.

C. intermedia (pl. III, fig. Ba et Bb) : Dans cette espèce, les fruits sont généralement un peu plus grands que dans l'espèce précédente : ils sont aussi beaucoup plus nettement comprimés par les côtés. En vue normale au pôle proximal de l'akène, le contour est fortement elliptique ; souvent même les sommets de l'ellipse deviennent des angles obtus. L'aréole d'insertion, se détachant en blanc sur le noir luisant de la région périphérique, a la forme d'un trapèze situé très excentriquement par rapport au pôle proximal de l'akène ; elle est déplacée du côté antérieur de telle manière que le pôle proximal de l'akène est situé vers le sommet postérieur du trapèze. Les côtés du trapèze, dont deux postérieurs plus longs et deux antérieurs plus courts, sont généralement curvilignes. Les quatre côtes, marquées comme dans le *C. vulgaris*, aboutissent chacune au sommet des angles du trapèze aréolaire, la côte postérieure étant la plus robuste. En vue latérale, la base de l'akène forme une courbe régulière et accentuée du côté postérieur, tandis que du côté antérieur, la base paraît obliquement tronquée par l'aréole.

C. Crupinastrum (pl. III, fig. Ca et Cb). L'akène est ici notablement plus petit que dans les espèces précédentes et beaucoup plus fortement comprimé par les côtés. Cette compression s'exagère dans la région inférieure glabre et luisante de l'akène au point que la base de ce dernier a la forme d'une carène orientée d'avant en arrière. C'est sur la partie antérieure de cette carène que se trouve placée l'aréole d'insertion, fort petite, très étroitement rhomboidale ou presque lancéolée. Des quatre nervures, la postérieure suit la carène et remonte l'extrémité postérieure de l'aréole ; les trois autres, fort rapprochées, aboutissent aux angles antérieurs de la dite aréole. Cette dernière est non seulement petite, mais souvent un peu enfoncée dans la carène basilaire de l'akène de façon à devenir peu visible. Bien plus, il est des cas dans lesquels la carène fait saillie au-dessus de l'aréole du côté supérieur. Dans ces cas, non seulement la carène basale de l'akène décrit une courbe régulière, en vue latérale, interrompue d'une façon très

décidément latérale-antérieure par l'aréole, mais encore elle prend cette apparence que Mutel a très exactement rendue, en disant que la base figure « un casque à visière descendante ».

Mutel a encore indiqué une autre différence entre ces divers *Crupina*. Tandis que le *C. vulgaris* aurait une aréole glabre, les *C. intermedia* et *Crupinastrum* auraient une aréole pubescente. Cette observation est exacte aussi. Il va sans dire que ce n'est pas l'aréole elle-même qui est pubescente, puisqu'elle est dépourvue d'épiderme, mais que les poils sont situés tout autour dans son voisinage immédiat, généralement plus développés chez le *C. Crupinastrum* que chez le *C. intermedia*. Nous reviendrons plus loin sur ces trichomes, qui sont un peu différents des poils appliqués des régions plus distales de l'akène.

En ce qui concerne les dimensions, les akènes du *C. vulgaris* var. *typica* oscillent autour d'une hauteur de 4-5 mm., avec un diamètre maximal antéro-postérieur de près de 3 mm. Cependant, dans la var. *brachypappa* l'akène ne dépasse guère 4 mm., avec un diamètre antéro-postérieur d'env. 2 mm. Chez le *C. intermedia*, l'akène atteint le plus souvent 5 mm. Les dimensions des akènes du *C. Crupinastrum* sont notablement plus faibles ; hauteur env. 3-3,5 mm., grand diamètre 2 mm., petit diamètre 1,5 mm.

Les sections transversales faites en série présentent naturellement des contours différents, non seulement selon les niveaux successifs, mais encore selon les espèces. Chez le *C. vulgaris*, les sections opérées dans la région distale de l'akène sont presque circulaires ; elles tendent à devenir elliptiques à mesure que l'on se rapproche de la base. Ces différences sont encore plus marquées chez le *C. intermedia* et atteignent leur maximum chez le *C. Crupinastrum*, où les sections passant par la carène basale sont deux fois plus étroites que celles passant par la région distale. Les mêmes différences s'observent sur les sections longitudinales dirigées perpendiculairement au plan de symétrie de l'akène.

Le péricarpe comprend trois régions distinctes : épicarpe et trichomes, mésocarpe et endocarpe.

L'*épicarpe* (fig. 2 et 3) est constitué par des éléments microcytiques très serrés, à paroi extérieure équivalant presque au lumen à la maturité. Çà et là, l'épicarpe est interrompu par des stomates dont les cellules de bordure ont, en section transversale, à peu près les dimen-

sions des cellules épicarpiques. Ces stomates ont leur ostiole orientée parallèlement au grand axe de l'akène. A complète maturité, ils sont surélevés, formant des sortes de pustules à la surface du péricarpe. Les stomates ont à ce moment cessé de fonctionner, de même que tout contenu chlorophyllien a depuis longtemps disparu du mésocarpe sous-jacent.

Les *poils* (fig. 1), distribués ainsi qu'il a été dit plus haut, sont uni-

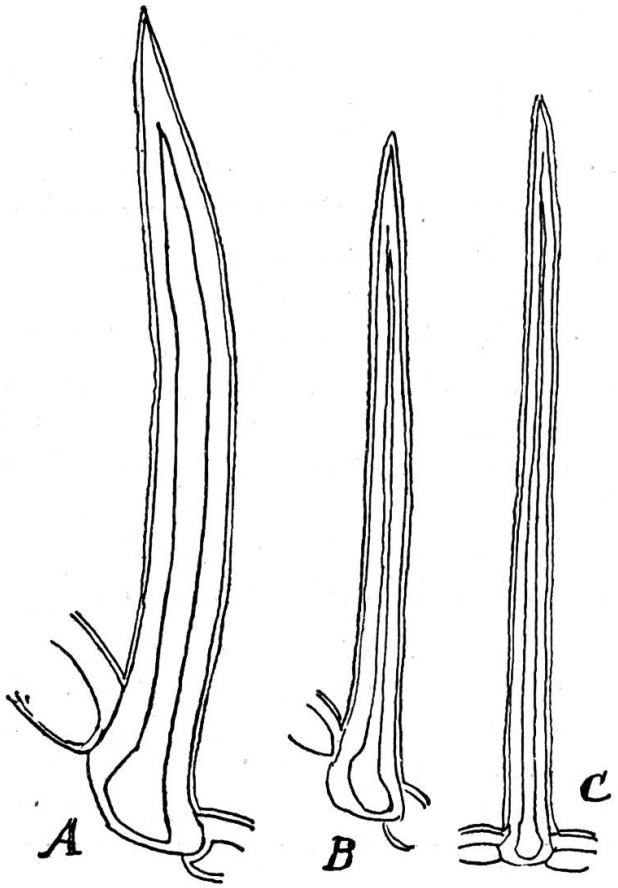

Fig. 1. — *Crupina Crupinastrum*. *A* poil tecteur-ancreur de l'akène, à insertion oblique, sous l'anneau de ceinture du plateau ; *B* poil de même sorte à un niveau moins distal ; *C* poil-levier à insertion droite au voisinage de l'aréole d'insertion. Gr. 160/1.

cellulaires. Non seulement la longueur des poils va en croissant à mesure que l'on se rapproche du plateau apical de l'akène, mais encore l'épaisseur des parois extérieures va en augmentant. Les poils qui avoisinent la plateau sont énormément sclérifiés, à parois fortement cuticularisées ; leur base est bulbiforme, obliquement encastrée entre les

cellules épicarpiques voisines ; leur paroi interne est plus mince. Cette insertion oblique des poils de la couronne ne se trouve pas dans les trichomes situés autour de l'aréole d'insertion chez les *C. intermedia* et *C. Crupinastrum*. Ceux-ci, également unicellulaires, ont des parois plus minces et sont insérés perpendiculairement à l'épicarpe. On les voit souvent ployés dans l'akène, lorsque ce dernier est en place sur le réceptacle, mais ils se redressent lorsqu'on détache l'akène. Ce détail permet de leur assigner une fonction analogue à celle qu'ils remplissent

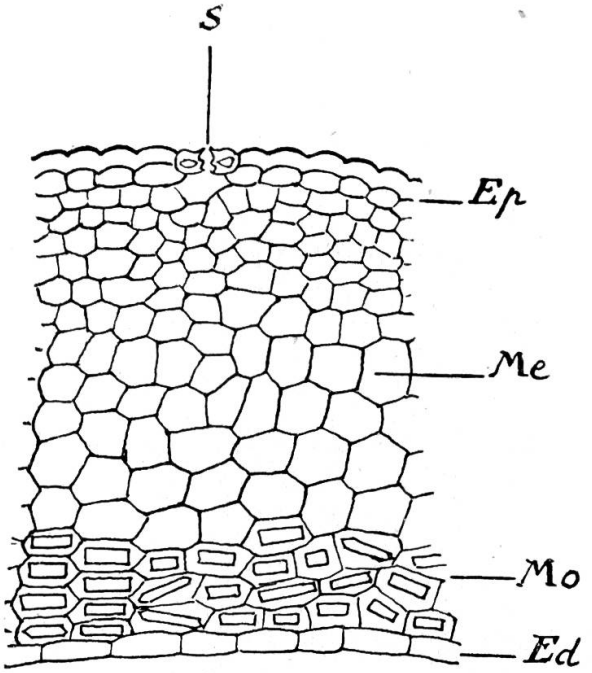

Fig. 2. — *Crupina vulgaris*. Section transversale du péricarpe dans la région équatoriale d'un ovaire. *S* stomate ; *Ep* épicarpe ; *Me* zone parenchymateuse du mésocarpe ; *Mo* zone oxalifère du mésocarpe ; *Ed* endocarpe. Gr. 550/1.

chez d'autres Centauréinées (par ex. dans le genre *Centaurea*), à savoir de contribuer à détacher l'akène du réceptacle à la complète maturité : ce sont des *poils-leviers*. Le travail qu'ils accomplissent est ici dû à la simple élasticité des parois des trichomes et présente un caractère de grande simplicité si on le compare aux appareils compliqués que M. John [1] a fait connaître ailleurs, mais leur fonction est néanmoins

[1] A. John. *Beiträge zur Kenntnis der Ablösungseinrichtungen der Kompositenfrüchte*. [Beih. Bot. Centralbl. XXVIII, 1 p. 182-203 (1921)].

reconnaissable. Quant aux poils de la couronne, ils restent toujours rigides et appliqués et jouent un tout autre rôle que les trichomes basilaires : ce sont de simples éléments tecteurs qui, une fois l'akène enfoncé en terre, s'opposent par leur situation et leur disposition oblique, à ce que le fruit sorte du sol (« ancrage »).

Le *mésocarpe* a été figuré par M. Lavialle comme constitué dans sa zone externe par un parenchyme microcytique à membranes minces. C'est bien ainsi qu'il se présente en effet (fig. 2) dans la jeunesse du

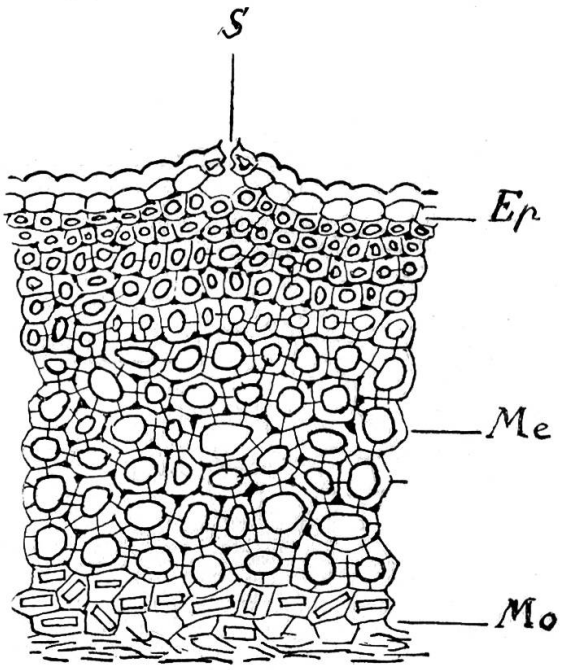

Fig. 3. — *Crupina vulgaris*. Section transversale du péricarpe dans la région équatoriale d'un akène mûr. *S* stomate ; *Ep* épicarpe ; *Me* zone scléreuse du mésocarpe ; *Mo* zone oxalifère du mésocarpe en voie de disparition. Gr. 550/1.

péricarpe, alors que les éléments hypodermiques contiennent quelques rares chloroplastes. Mais à la maturité, ces chloroplastes disparaissent, les membranes se lignifient graduellement, et — contrairement aux indications de notre prédécesseur — se sclérifient nettement (fig. 3). Les parois présentent alors des ponctuations plus ou moins étirées. Le calibre des cellules sclérifiées de la zone mésocarpique externe va en augmentant de l'extérieur vers l'intérieur. La zone interne, à éléments médiocres, à parois cellulosiques, renfermant des cristaux quadratiques

d'oxalate de chaux, se détruit au cours de la sclérification de la zone externe. A la maturité, on n'en trouve plus que des vestiges. Il en est de même pour l'endocarpe, formé primitivement d'éléments tabulaires étirés tangentiellement et pour les cordons de tissu conducteur, dont on chercherait en vain des traces à la maturité.

Il est de même difficile de repérer les quatre cordons libéro-ligneux, dont un postérieur et trois antérieurs, lesquels sont noyés dans le parenchyme du mésocarpe externe. Cette difficulté est aggravée du fait

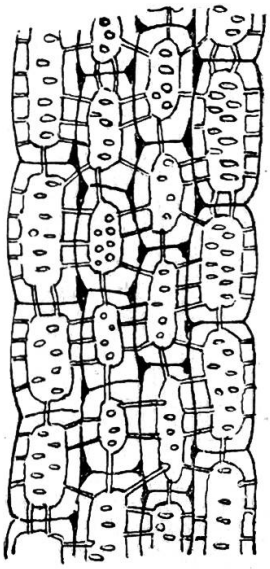

Fig. 4. — *Crupina vulgaris*. Section longitudinale radiale à travers le mésocarpe scléreux dans la région proximale de l'akène. Gr. 400/1.

qu'il n'y a pas de canaux sécréteurs accompagnant les faisceaux comme c'est le cas chez les *Centaurea*, *Mantisalca* et *Serratula*.

A la maturité, la zone externe du mésocarpe se présente le plus souvent teinte en brun-jaunâtre, comme d'ailleurs l'épicarpe, ce qui est dû à l'incrustation des membranes par une matière colorante.

La description qui précède s'applique aux coupes transversales effectuées dans les régions distales et équatoriales du péricarpe, mais à mesure que l'on s'adresse à des niveaux plus rapprochés de la région proximale, on constate que l'épaisseur augmente. La semence est en effet beaucoup plus courte que le péricarpe (fig. 6) : on la voit s'arrondir à une notable distance de la base de l'akène. L'espace compris entre

l'épicarpe et le test de la semence est entièrement rempli par le mésocarpe. Les deux zones de ce dernier participent également à ce remplissage. La zone scléreuse (fig. 4) comporte des éléments allongés perpendiculairement au rayon, à parois épaisses et canaliculées, les canalicules ayant une section arrondie ou plus souvent étirée selon le rayon. Quant à la zone oxalifère, elle est abondamment développée, à éléments allongés eux aussi perpendiculairement au rayon. Cette zone interne se détruit graduellement, mais son volume est si considérable qu'il est toujours facile, même à maturité complète, de la retrouver. Au voisinage de l'aréole d'insertion, elle persiste toujours avec ses gros cristaux quadratiques d'oxalate de chaux, obturant l'akène à sa

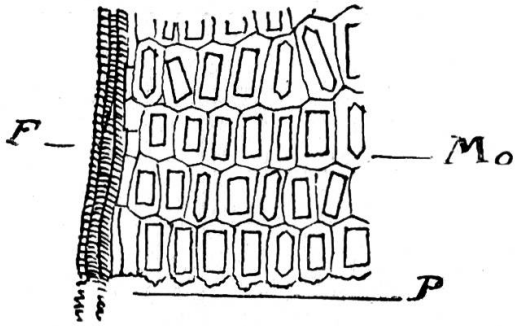

Fig. 5. — *Crupina vulgaris*. Section transversale de la région proximale de l'akène passant par l'axe de l'aréole d'insertion. *M* parenchyme mésocarpique oxalifère ; *F* trachées du massif fasciculaire axile ; *P* plan de séparation de l'akène d'avec le réceptacle. Gr. 400/1.

base (fig. 5). La région axile du bouchon mésocarpique oxalifère est occupée par un massif libéro-ligneux se rendant au raphé ; il s'en détache quatre faisceaux qui remontent dans le mésocarpe (fig. 5 et 6).

Ces données permettent maintenant d'interpréter les figures données par Visiani et par M. G. Beauverd. Il n'y a pas d'espace vide entre le test de la semence et l'épicarpe, et encore bien moins un espace rempli de « réserve grasse ». L'espace en question est intégralement occupé par le mésocarpe, dont seule la zone interne oxalifère se détruit en partie à la maturité. Le bouchon mésocarpique qui obture le péricarpe à la base ne comporte pas autre chose qu'un parenchyme à oxalate de chaux ; il est entièrement dépourvu de réserve grasse ; il ne saurait à aucun degré être comparé à un éléosome, comme l'a cru M. Beauverd, non sans un point de doute il est vrai.

La séparation de l'akène d'avec le réceptacle s'effectue par un simple arrondissement des cellules mésocarpiques dans le plan de désarticu-

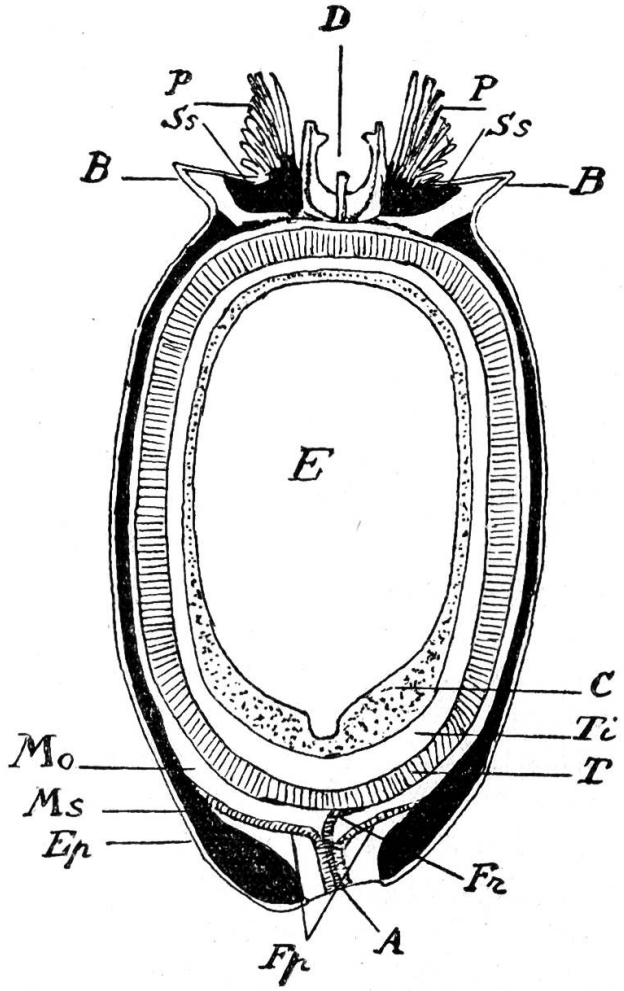

Fig. 6. — *Crupina vulgaris*. Section longitudinale antéro-postérieure d'ensemble du fruit, schématisée en faisant abstraction des poils et du pappus. — *Ep* épicarpe ; *Ms* mésocarpe scléreux ; *Mo* mésocarpe oxalifère ; *A* aréole d'insertion dont le bouchon mésocarpique est traversé par un massif libéro-ligneux émettant des branches péricarpiennes *Fp* et une branche raphéale *Fr* ; *T*, test de la semence ; *Ti* région interne du tégument séparé du coelum de la semence renfermant l'embryon *E* par l'assise protéique ; *B* anneau de ceinture du plateau ; *Ss* soubassement scléreux du pappus ; *P* pappus sectionné ; *D* tube du disque avec son rebord nectarifère et sa marmite nectarienne au fond de laquelle surgit le regme.

lation. Le seul appareil auxiliaire qui mérite d'être mentionné consiste dans les poils érigés des *C. intermedia* et *C. Crupinastrum* mentionnés plus haut.

III. LA SEMENCE

Ainsi qu'il a déjà été dit, la semence est notablement plus courte que le péricarpe et se présente sous la forme d'un sac ovoïde, comprimé par les côtés (fig. 6). Son apparence est un peu différente selon que les coupes sont opérées dans le plan de symétrie de l'akène, ou perpendiculairement à ce plan. Dans ce dernier cas, on constate que la semence est rétrécie vers la base, rétrécissement qui atteint son maximum chez le *C. Crupinastrum*. Ce dispositif est en rapport avec le mode d'ouverture du fruit à la germination. L'ouverture s'opère, comme chez toutes les Centauréinées, à partir de la base par deux fentes qui se forment progressivement en avant et en arrière de l'aréole d'insertion : elle est déjà amorcée par le rétrécissement proximal antéro-postérieur de la semence.

La solution de continuité basale que M. Beauverd a figurée est dûe à un accident opératoire (simple rupture du test) fréquent lorsqu'on pratique des coupes longitudinales.

Le test de la semence (épiderme du tégument) est constitué par une assise unique de scléréides palissadiques géantes d'égale longueur, à parois très épaisses, lignifiées, dépourvues de ponctuations, à lumen rimiforme, faiblement élargi aux deux extrémités (fig. 7). Des sections tangentielles montrent que les éléments sont subisodiamétriques (fig. 8). La disposition générale est très régulièrement radiale, sauf une certaine obliquité qui se remarque tant du côté du micropyle que du côté de la chalaze. A l'exception de la région proximale de l'akène, l'épaisseur du test équivaut à celle du péricarpe.

La cuticule primitive de l'épiderme du tégument paraît se souder à la cuticule de l'endocarpe au cours du développement du fruit. En tout cas, à la maturité, on ne retrouve avec peine que des restes d'une membrane cuticulaire unique attachée encore par places à la surface extérieure du test, alors que l'endocarpe a entièrement disparu.

Les parties du tégument situées à l'intérieur du test comportent deux régions plus ou moins distinctes. L'externe est généralement encore épaisse à la maturité et consiste en un parenchyme en voie de résorption, à membranes cellulosiques très minces, renfermant de l'oxalate de chaux en prismes quadratiques, ou les extrémités des prismes terminées par des pyramides. Les assises périphériques de cette

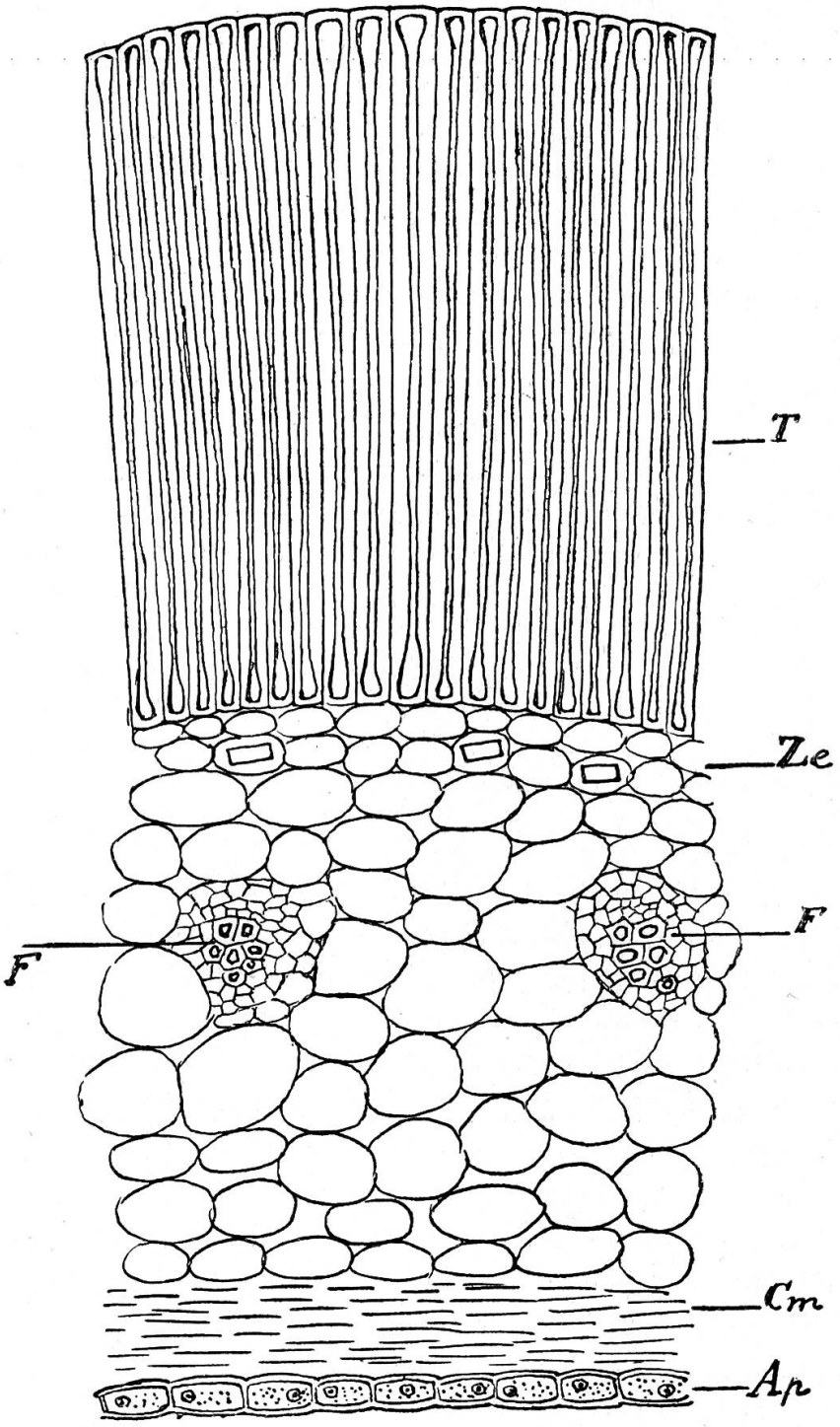

Fig. 7. — *Crupina vulgaris*. Section transversale à travers le tégument de la semence dans sa région équatoriale. *T* test (épiderme extérieur du tégument) ; Ze zone hypodermique externe du tégument avec ses faisceaux libéro-ligneux *F* ; *Cm* couche membraneuse ; *Ap* assise protéique de l'endosperme. Gr. 550/1.

couche externe, celles qui sont en contact avec le test, sont les moins bien conservées, à cristaux corrodés ou évanescents. Ainsi qu'il a été dit, une des plus intéressantes découvertes de M. P. Lavialle a été celle de la vascularisation de cette couche du tégument chez les *Crupina*. A la chalaze, le faisceau raphéal se ramifie en étoile. émettant de 10 à 15 cordons, qui « descendent » plus ou moins parallèlement dans la direction du micropyle (fig. 7, *F*). Sur des sections transversales de la semence, le faisceau raphéal n'est reconnaissable qu'à sa grosseur, par rapport aux autres. Il est hors de doute que ce réseau vasculaire compliqué contribue à soutenir le parenchyme environnant et à le conserver ainsi à la maturité dans des proportions que l'on ne retrouve guère ailleurs chez les Centauréinées. La couche externe présente à peu près partout la même épaisseur, sauf dans la région du micropyle où elle est très développée et remplit complètement le fond du cœlum de la semence.

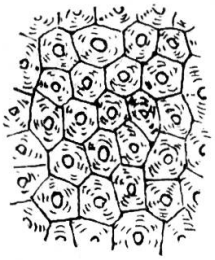

Fig. 8. — *Crupina vulgaris*. Section longitudinale tangentielle à travers le test séminal (scléréides palissadiques radiales). Gr. 550/1.

La zone interne du tégument est constituée à la maturité par une couche très amorphe, formée par les restes d'un parenchyme à cloisons plus ou moins gélifiées, à cellules écrasées, couche à laquelle P. Lavialle a donné le nom de « couche membraniforme » (fig. 7, *Cm*).

Ainsi que chez toutes les Composées, on chercherait en vain à la maturité une trace quelconque du corps du nucelle depuis longtemps digéré. L'endosperme n'est représenté que par l'assise protéïque habituelle, plus ou moins bien conservée (fig. 7, *Ap*).

Le gros faisceau raphéal est situé dans le plan qui passe entre les deux cotylédons : ceux-ci sont donc orientés d'avant en arrière et le plan de symétrie de l'embryon est perpendiculaire au plan de symétrie de la fleur et du fruit.

IV. LE PAPPUS, LE PLATEAU APICAL ET LE DISQUE

A son extrémité distale, l'akène est brusquement tronqué et occupé par un plateau dont l'anneau de ceinture un peu ondulé s'aperçoit nettement au sommet de la couronne de trichomes. C'est sur la partie périphérique de ce plateau, mais en retrait de l'anneau de ceinture, qu'est implanté le pappus. Chez les *Crupina*, le pappus est double et son organisation très compliquée.

1. *Le pappus externe*

Le pappus externe est constitué par des pièces imbriquées sur plusieurs rangs, et dont la forme et la longueur se modifient énormément en allant de l'extérieur à l'intérieur. Les pièces périphériques, disposées sur 3-7 rangées, sont des paillettes épaisses de 2-4 assises de cellules, ovées, puis ovées-allongées, enfin oblongues à mesure que l'on s'éloigne de la périphérie. Leurs éléments, morts et vides à la maturité, sont prosenchymateux, étirés dans le sens du grand axe de la paillette ; les externes, épidermiques, ont leurs parois extérieures cuticularisées. La surface des paillettes est lisse. Les marges le sont également, mais à mesure que l'on se rapproche du sommet, l'extrémité des cellules marginales a une tendance à pointer en dehors et cette tendance se réalisant en plein sommet de la paillette, celle-ci est denticulée par les cellules terminales toutes saillantes. Plus l'on s'adresse à des paillettes plus internes et plus longues, plus aussi le système denticulaire marginal devient développé, et, en même temps, on voit la denticulation s'étendre aux faces de la paillette. On est ainsi graduellement amené au type des paillettes-soies, qui font suite aux pièces décrites ci-dessus, et qui constituent les rangées intérieures du pappus externe. Chez celles-ci la partie inférieure de la pièce est encore laminée dans sa région proximale, mais la lame courte se prolonge en soie fortement dorsiventrale, pourvue d'acicules nombreux sur tous les côtés. Les acicules sont plus longs que la largeur de la soie, très aigus, dirigés en avant, à parois extérieures minces, mais rigides sous une cuticule épaisse et lisse.

Un caractère très remarquable du pappus externe des *Crupina*, caractère qui a échappé à nos prédécesseurs, c'est l'absence de lignification des membranes dans les tissus qui constituent les paillettes et

paillettes-soies. L'examen en lumière polarisée ne révèle aucune différence optique dans la constitution des parois cellulaires du côté intérieur et du côté extérieur à la base des pièces : il n'y a pas de cellules dynamiques. Les pièces se développent dans une direction unique et persistent dans la position qu'elles occupent. Le pappus ne manifeste donc aucun mouvement ayant une cause hygroscopique. C'est là une différence profonde par rapport aux *Centaurea*, *Mantisalca* et genres voisins de Cynaroïdées.

Les conséquences déduites de la structure histologique peuvent être facilement confirmées expérimentalement. Dans la chambre humide, les soies de l'aigrette ne se redressent jamais ; il en est de même si l'on plonge dans l'eau des akènes de *Crupina*, même pendant un très grand nombre d'heures. Bien plus, si l'on traite les fruits à l'eau bouillante, de façon à chasser l'air des cellules, à remplir leurs lumens d'eau et à imbiber leurs membranes, la turgescence ainsi produite ne fait qu'exagérer encore l'étalement des soies de l'aigrette.

Il reste à examiner quelques caractères intéressants du pappus externe. — En ce qui concerne la longueur, les paillettes-soies intérieures sont toujours plus longues que l'akène. Chez le *C. intermedia* l'akène est long de 4-5 mm., et les soies les plus longues atteignent jusqu'à 10 mm. Chez le *C. Crupinastrum* l'akène est long de 3-4 mm., les soies atteignent 6-7 mm. Dans la race type du *C. vulgaris* (*C. vulgaris* var. *typica* Beauv.), il en est de même, l'akène est long tout au plus de 4 mm., tandis que les soies atteignent 7-8 mm. En revanche, chez le *C. vulgaris* var. *brachypappa* Beauv. (*C. brachypappa* Jord. et Fourr.), l'akène, tout en étant long d'env. 4 mm. à la maturité, porte un pappus notablement plus court : les soies les plus longues atteignant 2-4 mm. C'est là un caractère très remarquable, mais qui n'est accompagné dans la race en question d'aucune autre différence concomitante. Il convient d'ailleurs de remarquer que si le pappus externe est chez le *C. brachypappa* constamment plus court que dans la var. *typica*, on ne saurait dire qu'il est régulièrement plus court que l'akène. Nous avons en effet sous les yeux des échantillons de Branson (Valais) appartenant incontestablement au *C. brachypappa*, dans lesquels l'akène mûr est long de 4 mm., tandis que les soies les plus longues atteignent aussi 4 mm.

On a vu, dans l'historique du début de ce mémoire, qu'Arvet-Touvet a attribué à son *C. alpestris*, des aigrettes d'un roux-jaunâtre, caractère

qui a été admis comme caractéristique par Rouy [1] pour son « *C. vulgaris* forme *C. alpestris* » et par M. Beauverd pour son *C. vulgaris* var. *alpestris*, en combinaison avec des particularités du pappus interne empruntées directement à Arvet-Touvet, mais non vérifiées. Or, si le *C. vulgaris* présente le plus souvent un pappus externe à paillettes et soies-paillettes d'un brun noirâtre à la maturité (ce qui est dû à l'incrustation dans les membranes d'une matière colorante), il s'en faut de beaucoup que ce soit toujours le cas. Nous avons observé, dans les Alpes maritimes, à plusieurs reprises, des échantillons à aigrette fauve ou tout-à-fait pâle, pêle-mêle avec des échantillons à aigrette foncée et ne présentant d'ailleurs aucun autre caractère différentiel. On trouve aussi tous les passages entre les aigrettes de colorations extrêmes. Bien plus, nous avons pu constater les deux types de coloration sur les akènes provenant d'un seul et même échantillon. — Au surplus nous avons aussi relevé des fruits à aigrette fauve chez le *C. vulgaris* var. *brachypappa*, isolés parmi d'autres à aigrette foncée.

Enfin M. Beauverd a cru voir des différences dans le nombre des rangées de paillettes extérieures chez le *C. vulgaris* var. *brachypappa*, selon que les échantillons provenaient des Hautes-Alpes (var. *brachypappa* Beauv., sensu stricto) ou du Valais (var. *vallesiaca* Beauv.). Il y aurait 2 rangs d'écailles extérieures dans les fruits de la var. *brachypappa* et 3 rangs dans ceux de la var. *vallesiaca*[2]. Si l'on attribue aux paillettes exclusivement les pièces qui ne se prolongent pas au sommet en soies cylindriques-dorsiventrales aciculées, en excluant les pièces de caractère douteux, on comptera 3 à 4 rangées tant dans l'une que dans l'autre des provenances. Ce qui reste certain, c'est que le *C. vulgaris* var. *typica* possède des paillettes-soies en plus grand nombre et des paillettes externes plus nombreuses que dans la var. *brachypappa*.

---

[1] G. Rouy. *Flore de France* IX p. 111 (1905).

[2] Par suite d'une singulière erreur, les « écailles » extérieures du pappus des deux variétés de *Crupina* distinguées par M. Beauverd, ont été confondues par MM. Schinz et Thellung [*Flora der Schweiz*, éd. 3, II p. 351 (1914)] avec les « écailles » (bractées) involucrales ! Les auteurs attribuent en effet au *C. vulgaris* type « H.(üll) bl.(aetter) 2 reihig » et à la var. *vallesiaca* « H.(üll) bl.(aetter) 3 reihig ». — Cette bévue a été copiée sans sourciller par l'auteur inconnu (A. Hayek ?) de l'article *Crupina* dans Hegi. *Illustrierte Flora von Mittel-Europa* VI, 2 p. 931 (1928).

Voyons maintenant ce que l'observation et l'expérience peuvent apprendre au sujet des fonctions du pappus externe. Solidement attaché à l'akène, dont il ne se sépare pas, il est tout d'abord évident qu'il doit jouer un rôle dans la dissémination du fruit par le vent. Sans aigrette, les akènes ne pourraient franchir que des distances insignifiantes. Mais il convient de remarquer que la fonction ne devient manifeste que lorsque le vent est assez violent. L'akène est lourd et lorsqu'on abandonne le fruit à lui-même, à l'air calme, il tombe pesamment. L'aigrette joue le rôle de parachute, mais dans une médiocre mesure ; elle maintient en tous cas le fruit dans une position verticale, l'aréole d'insertion orientée en bas.

Plus important est le rôle joué par les soies de l'aigrette externe pour le détachement des akènes du réceptacle et leur soulèvement hors de l'involucre. Dressées pendant l'anthèse parce que serrées les unes contre les autres, elles finissent par s'étaler en soulevant l'akène hors de l'involucre, d'où il tombe ou est emporté par le vent. Plus tard, lorsque l'akène a commencé à s'enfoncer dans le sol, les poils épicarpiques dirigés vers le haut s'opposent à sa sortie (« ancrage »), et dès que l'aigrette est engagée entre les particules du sol, les acicules des soies ne peuvent que contribuer à l'enfouissement du fruit, et rendent sa sortie impossible. Nous n'insistons pas sur ces détails qui sont maintenant bien connus, et qui ont déjà été étudiés chez un certain nombre de Composées [1].

A. Kerner [2] a cru pouvoir attribuer au pappus externe des *Crupina* encore une autre fonction. Les fruits de ce genre sont envisagés par lui

[1] Voy. S. Lund. *Le calice des Composées. Essai sur l'unité de développement histologique dans le règne végétal.* [Botanisk Tidsskr. sér. 2, II, au chapitre « Fonction de l'aigrette » p. 170-173 (1872)] ; F. Hildebrand. *Ueber die Verbreitungsmittel der Compositenfrüchte* [Botanische Zeitung XXX p. 3 et 4 (1872)] ; S. Schwere. *Zur Entwickelungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale* Web. *Ein Beitrag zur Embryologie der Compositen* [Flora LXXXII p. 65 (1896)] ; A. John. *Beiträge zur Kenntnis der Ablösungseinrichtungen der Kompositenfrüchte.* [Beih. Bot. Centralbl. XXXVIII p. 182-203, passim (1921)]. — Le rôle des soies du pappus externe dans la libération des akènes chez le *C. vulgaris* avait déjà été correctement reconnu par J.-P. Vaucher : *Histoire physiologique des plantes d'Europe* III p. 208 (1841).

[2] A. Kerner. *Pflanzenleben* II p. 780, fig. 3, et p. 781, fig. 3 (1891).

comme appartenant au type des « fruits rampants », en partant de l'idée que les soies sont plus rigides d'un côté que de l'autre et sont très hygroscopiques. Chez les *Crupina*, dit-il, ce sont « les poils (soies) raides du pappus... qui par un mouvement alternatif de rapprochement et d'écartement provoquent un mouvement (du fruit) qu'on ne peut mieux comparer qu'à un mouvement de reptation ». L'auteur, outre une figure des fruits de *Crupina* en position de reptation, donne encore un dessin des soies du *C. vulgaris* dans lequel l'extrémité des soies est figurée, à tort, comme aciculée d'une façon exclusivement unilatérale.

Il est regrettable que ces données aient été reproduites sans vérification par divers auteurs, en particulier par Ludwig [1], car elles sont certainement erronées, et témoignent, sinon de la fertile imagination de Kerner, du moins d'une généralisation hâtive et injustifiée. S'il est vrai que de nombreuses Centauréinées ont un pappus à soies pourvues de cellules basales extérieures dynamiques et que ces soies exécutent des mouvements hygroscopiques de redressement et d'étalement (*Centaurea*, *Mantisalca*, etc.), nous avons montré plus haut (p. 262) que ce n'est précisément pas le cas dans le genre *Crupina*. Nous ne reviendrons pas sur ce que nous avons déjà dit à ce sujet, mais nous engageons les botanistes qui pourraient en douter à répéter la facile expérience suivante : aligner des akènes mûrs de *Crupina* tout au long d'un trait tracé à la règle sur une feuille de papier — rugueux ou lisse, peu importe — ou sur une surface plane quelconque, et soumettre les objets ainsi disposés à des alternances de désiccation et d'hydratation (étuve sèche et cloche humide). Comme que ce soit que l'on varie l'expérience, le résultat reste constamment négatif, les fruits de *Crupina* ne se déplaceront pas d'une ligne.

2. *Le pappus interne*

Les pièces du pappus interne sont disposées en coronule (fig. 9), sur un seul cercle, et se distinguent immédiatement des paillettes-soies les plus intérieures du pappus externe par leurs dimensions, leur forme et leur structure. Quant aux dimensions, elles varient entre 0,5 et 1,5 mm. de longueur. De forme générale ovée ou ovée-oblongue, les pièces sont en général au nombre de 10 chez le *C. vulgaris*. Tantôt, elles sont à

---

[1] F. Ludwig. *Lehrbuch der Biologie der Pflanzen* p. 349 (1895).

peu près semblables entre elles, tantôt il y en a 5 plus larges, dont une impaire postérieure, et 5 intercalées plus étroites. M. Beauverd envisage ce dernier cas comme spécial au *C. brachypappa* Jord., mais l'examen d'une série nombreuse d'échantillons montre que ces caractères sont individuellement assez variables. Le nombre peut descendre çà et là à 8 et même 7. Chez le *C. Crupinastrum*, le nombre des pièces est le plus souvent de 5, mais déjà Moris avait signalé des cas où le pappus interne comporte jusqu'à 7 pièces. La variabilité est peut-être encore plus grande chez *C. intermedia* : le chiffre 5 est très fréquent, mais nous avons sous les yeux des akènes à 7 et 8 pièces. En résumé, il y a une

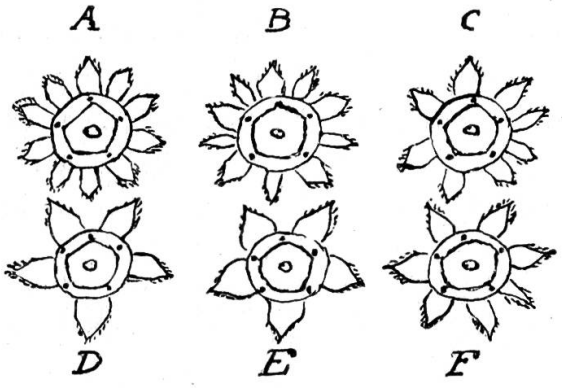

Fig. 9. — Forme et disposition diverses des pièces du pappus interne autour du disque en tube (montrant les cicatrices des 5 faisceaux corollins et au centre le regme stylaire). *A Crupina vulgaris*, pappus décamère à pièces subégales ; *B* idem, à pièces alternativement larges et étroites ; *C* idem, à pappus octomère ; *D Crupina Crupinastrum* à pappus pentamère ; *E Crupina intermedia* à pappus pentamère ; *F Crupina intermedia* à pappus heptamère. Fortement grossi.

tendance générale à la décamérie du pappus interne chez le *C. vulgaris*, à la pentamérie chez le *C. Crupinastrum*, tandis que le *C. intermedia* occupe une position intermédiaire.

L'orientation des pièces varie avec leur nombre. Chez le *C. Crupinastrum* à 5 pièces, les paillettes sont en général superposées aux lobes de la corolle et par conséquent alternes avec les faisceaux qui, sortant de la couronne du disque, se rendent aux sinus des lobes corollins. Toutefois ce dispositif n'est pas constant et n'est plus évident ou devient obscur lorsque le pappus interne comporte 6, 7, 8 et 9 pièces, cas que nous avons tous observés.

La structure des pièces du pappus interne est la même dans ses grandes lignes que celle des pièces du pappus externe, sauf que l'épaisseur est plus grande : il y a toujours plus de 3 couches de cellules entre les deux épidermes. D'autre part, si les saillies cellulaires du sommet des pièces sont à peu près les mêmes, les acicules marginaux sont beaucoup moins aigus et ont une tendance à se courber en dehors. Ce caractère est surtout marqué sur les faces où les acicules se transforment en des trichomes unicellulaires, étalés ou courbés, arrondis au sommet (fig. 10).

Les pièces du pappus interne sont dépourvues de cellules dynamiques comme celles du pappus externe, et n'exécutent pas de mouvements hygroscopiques.

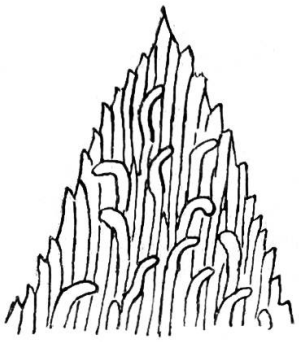

Fig. 10. — *Crupina vulgaris*. Partie supérieure d'une pièce du pappus interne montrant les cellules épidermiques évaginées en trichomes courts et arrondis. Gr. 160/1.

Quant à la forme, les pièces du pappus interne sont élargies en lame au-dessus de leur base, puis à marges convergentes en un sommet aigu, exceptionnellement subobtus lorsqu'il s'agit d'un pappus interne pentamère à grandes pièces. Dans le cas des pappus à nombreuses pièces, la forme des pièces tend à devenir plus lancéolée, et alors, ainsi qu'il a été dit plus haut, les pièces larges alternent souvent avec les étroites. Dans tous les cas, et quel que soit le nombre des pièces, il n'y a aucune forme intermédiaire, par les dimensions, entre les pièces du pappus interne et celle du pappus externe. Ceci nous amène à revenir en deux mots sur les singuliers caractères attribués par Arvet-Touvet au pappus interne du *C. alpestris*. Jamais, dans aucun cas, nous n'avons observé chez une forme quelconque appartenant au genre *Crupina* un pappus interne à paillettes « longuement subulées, égalant presque les poils de l'aigrette

extérieure, ou 1-3 fois plus courtes et lancéolées mêlées aux autres ». Il y a là ou une erreur d'observation ou, peut-être, un cas tératologique [1]. Malheureusement ce problème ne peut plus être résolu, car les originaux du *C. alpestris* n'existent plus dans les collections d'Arvet-Touvet conservées à Grenoble [2].

En ce qui concerne les fonctions éventuelles du pappus interne, nous ne savons pour ainsi dire rien. Cassini [3] a autrefois consigné de curieuses observations sur le pappus interne du *Centaurea Cyanus* L., pappus d'ailleurs tout autrement construit que chez les *Crupina*. Selon cet auteur, les mouvements dûs à l'hygroscopicité s'y manifesteraient en sens inverse de ce qui se passe dans le pappus externe. Ce botaniste en a conclu à une fonction de protection exercée par le pappus interne à l'égard de la région centrale du plateau apical du fruit. Quoi qu'il en soit des faits mentionnés par Cassini et de leur interprétation, il est certain que, chez les *Crupina*, le pappus interne est aussi inerte que l'externe à la maturité et qu'on ne peut lui attribuer un rôle de ce genre. Peut-être l'anthogénie des *Crupina* — non étudiée à l'heure actuelle — jettera-t-elle quelque jour sur cette question de fonctions éventuelles. On sait en effet que, chez les Composées, le pappus n'apparaît qu'après la corolle. Or, divers faits résultant de l'examen de

---

[1] On a en effet signalé à plusieurs reprises le développement anormal de tout ou partie des pièces du pappus chez les Composées, indications qui ont été résumées par C. Cramer: *Bildungsabweichungen bei einigen wichtigen Pflanzenfamilien und die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies* p. 54 (1864).

[2] M. M. Mirande, professeur de botanique à l'Université de Greboble, a bien voulu nous écrire, en date du 15 février 1930, que le *C. alpestris* « manque dans le paquet des espèces originales d'Arvet-Touvet qui sont isolées dans un carton à part ». Notre obligeant correspondant continue en ces termes : « De son vivant, Arvet-Touvet avait donné son herbier général à son ami M. Rosset-Boulon (qui vit toujours, à Grenoble). Ce dernier, il y a deux ou trois ans, m'a donné cet herbier, lequel se trouve maintenant à la Faculté. Le *Crupina alpestris* ne s'y trouve pas non plus. Dans l'herbier Ravaud que nous avons aussi, j'ai voulu voir s'il y aurait, non pas le *C. alpestris* échantillon type d'A.-T., mais cette même espèce qu'il aurait pu recueillir, Ravaud ayant fréquenté beaucoup A.-T. Rien non plus. »

[3] H. Cassini in *Dictionnaire des sciences naturelles* vol. L p. 241 (1827).

fleurs à des degrés successifs d'évolution nous font croire que le pappus interne se développe ici en premier lieu, dès après l'apparition de la corolle, immédiatement suivi des pièces du pappus externe dans un ordre centrifuge. Si les choses se passent ainsi, on pourrait supposer que le pappus interne constitue pendant un temps pour la jeune corolle un manchon protecteur. Quel que soit le sort que les recherches futures réservent à cette hypothèse, il est hors de doute que la remarquable morphologie du pappus interne des *Crupina*, si différente de celle du pappus externe, constitue un caractère d'une haute valeur systématique.

3. *Le plateau apical* ; *le disque*

L'examen du plateau apical de l'akène (fig. 6) aurait logiquement dû trouver sa place immédiatement après celle du péricarpe, dont ce

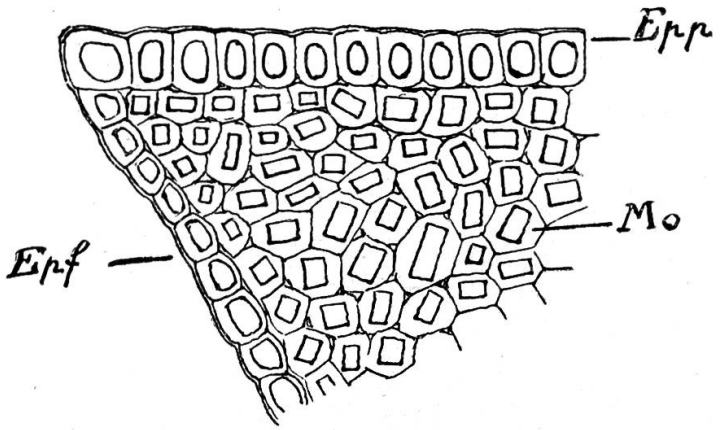

Fig. 11. — *Crupina vulgaris*. Section transversale de l'anneau de ceinture du plateau apical. *Epp* épiderme supérieur de l'anneau ; *Epf* épiderme des flancs de l'anneau ; *Mo* parenchyme oxalifère mésocarpique. Gr. 400/1.

plateau constitue une importante dépendance. Si nous le plaçons à la fin, c'est à cause des rapports étroits que le plateau présente, non seulement avec le pappus étudié ci-dessus, mais encore avec les autres parties de la fleur (corolle et étamines, disque, style).

Le plateau apical de l'akène comporte sous l'épiderme trois régions distinctes, sans compter les faisceaux libéro-ligneux.

La région profonde, en contact avec le test de la semence, est constituée par un parenchyme microcytique dense, à éléments oxalifères, fortement écrasés à la fin, à membranes cellulosiques. Ce parenchyme remplit aussi l'anneau de ceinture (fig. 11), lequel est caractérisé, sur

le replat de l'anneau, par un épiderme à cellules plus hautes que larges, très sclérifiées, à lumen très réduit.

Une deuxième région est celle qui supporte le pappus, plus épaisse, de beaucoup, que la zone oxalifère sous-jacente, elle est constituée par un parenchyme scléreux à gros éléments, à cloisons épaisses, lignifiées et pourvues de nombreuses ponctuations (fig. 12). Dans l'espace qui sépare l'anneau de ceinture de la frontière extérieure du pappus, ces éléments sont « couchés » c'est-à-dire plus ou moins parallèles à la surface du plateau, puis au voisinage du pappus, ils se «redressent» et se présentent alors allongés perpendiculairement à la surface du plateau.

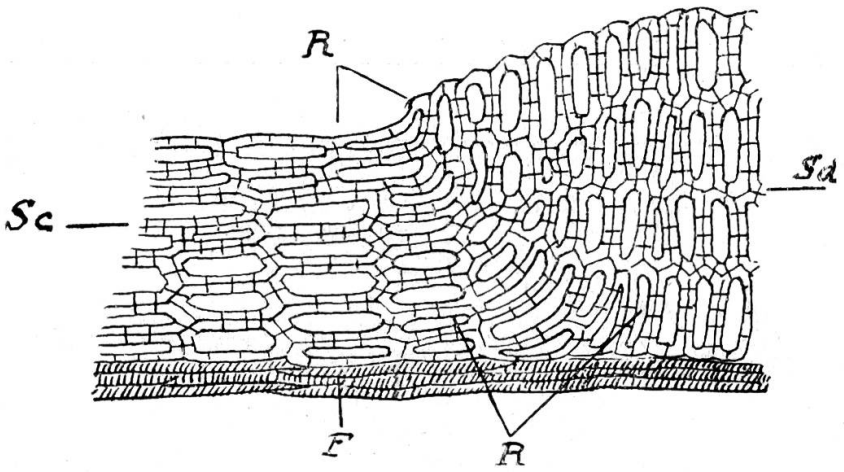

Fig. 12. — *Crupina vulgaris*. Section longitudinale radiale du plateau apical de l'akène passant par le sous-bassement scléreux infrapappique. *Sc* scléréides couchées; *Sd* scléréides dressées ; *R* zone de redressement des scléréides ; *F* faisceau tendant du péricarpe à la région axile du plateau. Gr. 400/1.

Enfin sous la corolle et le godet nectarien se rencontre une plage de parenchyme très particulier. Les cellules en sont volumineuses. Celles de la périphérie de la plage sont allongées et tortueuses-rameuses, de façon à laisser entre elles de grandes cavernes intercellulaires, à la manière du chlorenchyme spongieux le plus extrême (fig. 13). Celles plus rapprochées du centre, entourant le massif libéro-ligneux, sont polyédriques ou arrondies : elles sont riches en plasma et renferment un lipoïde qui se rassemble en gouttelettes oléo-graisseuses à l'intérieur des cellules quand les coupes sont humectées (fig. 14). Nous reviendrons plus loin sur cette intéressante localisation de réserves.

Quant au système libéro-ligneux, les 4 faisceaux provenant de la base de l'akène, après avoir parcouru le péricarpe dans toute sa longueur, atteignent le plateau apical au-dessous de l'anneau de ceinture. Ils s'incurvent alors dans le plateau, circulant à la limite du parenchyme oxalifère profond et du soubassement scléreux du pappus, et con-

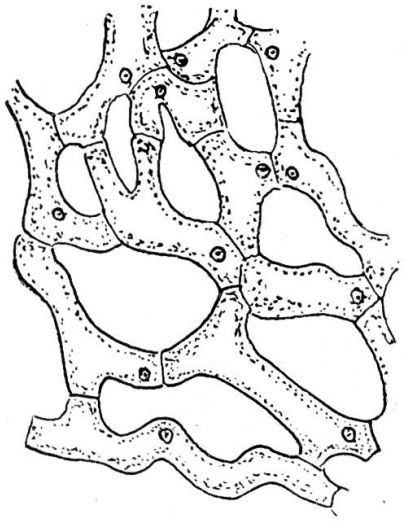

Fig. 13. — *Crupina vulgaris*. Parenchyme caverneux de la région axile du plateau de l'akène. Gr. 400/1.

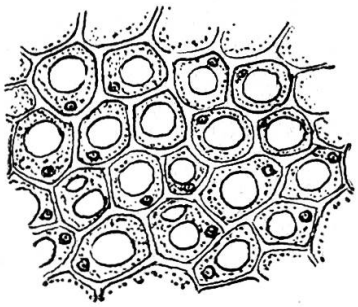

Fig. 14. — *Crupina vulgaris*. Parenchyme à réserves lipoïdales de la région axile du plateau de l'akène. Sous l'action de l'eau, la graisse s'est rassemblée en gouttelettes. Gr. 400/1.

vergent dans la région axile du plateau. Là ils se divisent en changeant de direction, émettant d'une part les 5 cordons destinés au tube corollin et aux filets staminaux, d'autre part les deux cordons stylaires. C'est autour de ce complexe libéro-ligneux que se masse le parenchyme à réserves dont il a été question plus haut.

Enfin, entre les deux faisceaux stylaires, on aperçoit un canal ou une fente étroite plus ou moins continue, qui se prolonge vers le bas jusqu'à l'endocarpe. C'est l'emplacement du tissu conducteur, dont, à la maturité, les éléments sont détruits ou méconnaissables.

Voilà pour l'histologie du plateau. Passons maintenant à l'examen morphologique de la région circonscrite par les pièces du pappus interne.

Si l'on pratique des coupes longitudinales pendant l'anthèse, on constatera que le disque est légèrement relevé au-dessus du niveau d'insertion des pièces du pappus interne de façon à former une saillie circulaire sur laquelle s'élève le tube corollin. Ce dernier est donc, dès le début et surtout à la maturité, séparé des pièces du pappus interne par un profond sillon (fig. 6). Il n'y a aucun rapport quelconque entre les dites pièces et la saillie circulaire qui porte le tube corollin, ainsi que Reichenbach fil. l'a figuré à tort, et sur ce point M. Beauverd a donné des dessins très corrects. A son intérieur, la saillie sur laquelle s'élève le tube corollin porte un rebord qui entoure un godet du fond duquel s'élève le style (fig. 6 *D*). Le nectar sécrété par le rebord interne de la saillie du disque s'accumule dans le godet et son niveau peut s'élever très haut dans le tube corollin.

Ces détails, qui se rapportent à la morphologie de la fleur, étaient indispensables pour faire comprendre ce qui se passe au sommet du fruit avant la maturité. Au cours de l'anthèse, on voit la saillie circulaire du disque s'élargir et s'élever de façon à former un tube. Ce tube est cylindrique, de section générale circulaire, mais avec tendance à la section pentagonale, les angles du pentagone correspondant aux faisceaux du tube corollin. Simultanément, la base du tube corollin subit de profondes modifications : elle s'amplifie en demi-ballon, en « crinoline », pour suivre l'élargissement de l'anneau du disque sur lequel elle est insérée. Dans la partie « crinoline » du tube, les cellules de l'épiderme extérieur et, dans une mesure plus faible, du mésophylle, durcissent et sclérifient leurs parois, sauf dans une bande basilaire où les cellules, plus petites, conservent leurs parois minces. A la lisière proximale de cette bande, les cellules s'arrondissent, et comme elles sont en contact immédiat avec les éléments indurés du disque, il en résulte un plan de moindre résistance dans lequel s'effectue la séparation du tube corollin d'avec le disque. Ainsi que l'a dit Cassini, cette séparation n'a lieu que tardivement : toute la partie supérieure du

tube corollin est déjà flétrie, que la « crinoline » est encore en place formant un couvercle protecteur vivant. Une fois la corolle tombée, on aperçoit, à l'intérieur du pappus interne, le cylindre élevé du disque à bords ondulés ou crénelés : c'est ce que Visiani avait pris jadis pour un troisième pappus intérieur. Ce cylindre est profondément creusé en marmite, au fond et au centre de laquelle surgit la base du regme [1] stylaire avec les cicatrices des deux faisceaux du style.

Revenons maintenant aux fonctions du parenchyme à réserves lipoïdales dont nous avons parlé plus haut. Un dépôt analogue, situé au même endroit, se retrouve plus ou moins bien développé chez un grand nombre de Cynaroïdées (*Galactites, Cirsium, Carduus, Centaurea, Mantisalca*, etc.). Partout, la localisation de ces réserves sous l'empla cement occupé par la fleur, au sens étroit du mot (corolle, étamines, style et disque), est physiologiquement justifiée par le fait que le développement de la fleur s'étend sur une assez longue période de temps et exige d'abondants matériaux en réserve à proximité. Le rôle du dépôt « d'étape » des réserves en cet endroit a une importance d'autant plus grande que l'approvisionnement de la fleur en matières azotées et en graisses est plus difficile. Or, ce cas particulier est réalisé chez les *Crupina*, parce que, chez ces plantes, la sclérification du mésocarpe entraîne l'écrasement des éléments libériens des faisceaux. En outre, les réserves sont d'autant plus utiles que, au cours de l'anthèse, le tube corollin subit tardivement, à sa base, un nouveau développement en « crinoline », développement qui contribue à absorber lui aussi une partie des réserves disponibles.

Si la technique dont on disposait il y a un siècle, n'a pas permis à Cassini d'élucider les détails anatomiques ou histologiques donnés ci-dessus, ni d'aborder l'attrayant problème des réserves extraséminales, on doit rendre hommage à l'extraordinaire sagacité de ce botaniste,

---

[1] Voy. au sujet du regme et de l'épiregme stylaires : J. Briquet. *Sur quelques points de la morphologie florale des Artemisia.* [Arch. sc. phys. et nat. pér. 4, XLI p. 70 (1916) ; Briquet et Cavillier in Burnat *Flore des Alpes maritimes* VI p. 74 (1916) ; J. Briquet. *La chute des fleurs chez les Composées.* [Bull. soc. bot. suisse XXIV-XXV, proc. verb. p. XXI (1916)] ; J. Briquet. *L'organisation florale des Cynaroïdées dites monadelphes.* [Festschrift Hans Schinz. p. 723, note 1 (1928)].

car, dans les grandes lignes, il avait déjà correctement observé et souvent habilement interprété tout ce qu'il est possible de voir sans le secours du microscope.

V. CONCLUSIONS

1. — Les recherches qui viennent d'être exposées répondent, croyons-nous, dans une large mesure, au désidératum de posséder une carpologie aussi complète que possible du genre *Crupina*. Elles présentent d'ailleurs un intérêt plus général, *celui de donner pour la première fois une description complète d'un fruit de Cynaroïdée*. Les travaux antérieurs ont en effet examiné le fruit des Cynaroïdées à des points de vue spéciaux très divers : évolution de l'ovaire en fruit, morphologie extérieure, présence d'éléosomes, mode d'ouverture de l'akène à la germination, mécanisme du détachement de l'akène à complète maturité, etc. Souvent aussi la carpologie interne s'est réduite à la seule description d'une coupe transversale de l'akène, coupe dont la situation n'était même pas toujours précisée. Quelque importants et intéressants que soient les résultats obtenus jusqu'ici, il faut reconnaître qu'ils manquent de liaison entre eux, ce qui est gênant. Pour se faire une image complète de l'organisation du fruit, on se voit obligé de glaner laborieusement des données éparses, et cela pour arriver le plus souvent à constater que le faisceau de connaissances ainsi obtenu présente de nombreuses lacunes. L'étude carpologique des *Crupina* pourra donc servir de point de départ pour les travaux ultérieurs dans lesquels le fruit sera étudié, non pas au point de vue d'une de ses parties ou d'une fonction spéciale, mais comme un *tout organique*.

Renvoyant aux chapitres précédents pour les détails, nous nous bornons à souligner, en terminant, les points qui nous paraissent essentiels ou qui présentent un intérêt général.

2. — Plus nous avançons dans nos études sur les Composées, plus nous sommes convaincu de *l'importance primordiale de la carpologie, fondée, non seulement sur un examen sommaire de la morphologie extérieure, mais encore sur une étude anatomique approfondie*. Seule cette dernière permet, dans beaucoup de cas, d'interpréter correctement les faits morphologiques et de pénétrer dans les arcanes de la biologie du fruit, sans compter qu'elle fournit à la systématique une somme très considérable de caractères importants, soit qu'il s'agisse d'élucider les

affinités, soit que l'on veuille donner une définition précise des groupes. Nous ne pouvons que répéter ici ce que nous disions[1] en 1916 : « Quand on réfléchit au rôle immense que joue maintenant dans la systématique des Ombellifères la structure des méricarpes, lesquels sont homologues de l'ovaire infère des Composées, on reste étonné que l'on n'ait pas songé jusqu'ici à tirer parti, dans cette dernière famille, de la distribution des canaux sécréteurs, du tissu squelettaire, des différenciations nombreuses dans l'épicarpe, le mésocarpe et l'endocarpe des akènes, en vue de caractériser avec plus de précision les groupes naturels ou d'en étudier les affinités ». On peut ajouter que dans les Cynaroïdées, où l'épiderme du tégument ovulaire est différencié en test, il s'ajoute aux caractères du péricarpe une série de critères empruntés à la semence.

3. — Chez les *Crupina* la semence est notablement plus courte que le péricarpe dans lequel elle est logée, d'où il résulte que le mésocarpe prend dans la région basale du fruit une extension inusitée. Nous avons étudié en détail la distribution et la structure des tissus mésocarpiques aux divers niveaux et avons montré, en particulier, que *les akènes des* Crupina *ne possèdent ni tissus à réserves dans leur région proximale*, comme on l'a cru, *ni éléosome mésocarpique.*

4. — L'étude du pappus a mis en évidence de nombreux caractères intéressants. Parmi ceux-ci, il convient de mentionner *l'absence de cellules dynamiques lignifiées*, hygroscopiquement sensibles, à la base des paillettes-soies du pappus. La conséquence de cette carence a été facile à vérifier expérimentalement : *les organes en question n'exécutent pas des mouvements d'érection et d'étalement* (avec courbure basilaire), tels qu'ils sont connus chez de nombreuses Cynaroïdées. *Quant aux mouvements de « reptation »*, attribués par Kerner au fruit des *Crupina, ils sont inexistants.*

5. — L'anatomie du plateau apical et du disque a, elle aussi, apporté de nombreux faits nouveaux et intéressants. Un des plus curieux consiste dans la présence d'une plage de parenchyme spécial située autour du groupe axile de cordons libéro-ligneux avant la sortie de ces cordons hors du plateau, pour se rendre dans la corolle et dans le

---

[1] J. Briquet. *Etudes carpologiques sur les genres de Composées Anthemis, Ormenis et Santolina, suivies de quelques conclusions anatomiques et physiologiques d'intérêt général.* [Ann. Cons. et Jard. bot. Genève XVIII-XIX p. 257-313, spéc. p. 258 (1916)].

style. Indépendamment d'un parenchyme à cavernes aérifères, *cette plage renferme un parenchyme à réserves lipoïdales.* Or, on sait que Sernander a interprété le « mamillon », c'est-à-dire la région centrale du plateau apical de l'akène, telle qu'on la voit après la disparition du pappus caduc chez les *Galactites* et certains *Cirsium* ou *Carduus*, comme représentant un éléosome d'un type spécial (« *Galactites*-Typus ») à cause de la présence d'un parenchyme à réserves grasses recherché par les fourmis [1]. Il est du plus grand intérêt de constater que, chez les *Crupina*, cette même réserve existe au même endroit, seulement le pappus est persistant, et la réserve est protégée contre les fourmis, en même temps que le fruit oppose au charriage d'énormes difficultés à cause de l'aigerette externe à soies raides et formidablement aciculées. Si la myrmécochorie se réalise chez des plantes telles que les *Galactites* et autres Carduinées, ainsi que l'a établi Sernander d'une façon incontestable, c'est, selon nous *simplement parce que l'accès au lieu où se trouvent les réserves est très facile pour les fourmis.* Mais le fait que des réserves analogues se rencontrent chez d'autres plantes, aux mêmes endroits, sans remplir les fonctions d'éléosomes myrmécagogues, est pour nous un puissant argument en faveur d'un point de vue qui est devenu le le nôtre depuis longtemps : *la fonction myrmécagogue des éléosomes, et la myrmécochorie qui en résulte, est une fonction secondaire, accessoire, dérivée d'une fonction primaire antérieure.* Chez les *Crupina*, la fonction primaire du tissu à réserves dans le plateau apical de l'akène est d'alimenter l'appareil floral (corolle, étamines, disque et style) en substances principalement lipoïdales (oléo-graisseuses), sans exclure les substances azotées, substances qui peuvent difficilement lui parvenir après l'écrasement du liber dans les faisceaux du péricarpe. Ailleurs (*Centaurea, Mantisalca*), les réserves accumulées dans un éléosome basilaire fournissent en première ligne à l'embryon un supplément de réserves oléograis-

[1] R. Sernander. *Monographie der europäischen Myrmekochoren* p. 239, tab. III, fig. 126-132 et VII fig. 149 et 150 [Kungl. Svensk. Vetenkapsakad. Handl. XLI, No 7 (1906)]. — L'auteur attribue l'éléosome apical des Carduinées au style, alors que pour nous il appartient au disque ; le style ne commence qu'avec le regme, dont la cicatrice de rupture porte la trace des deux faisceaux stylaires, ainsi que le montre l'anatomie du « mamillon » et la comparaison avec les autres Carduinées. Toutefois cette divergence est sans portée quant à l'interprétation de la fonction du parenchyme de réserves.

seuses et de réserves azotées au cours de la dernière phase de la germination, ainsi que nous espérons prochainement avoir l'occasion d'en faire la démonstration. En résumé, *il y a un rapport étroit entre le lieu de localisation et le mode d'utilisation des réserves extraséminales, de telle sorte que la fonction primaire des éléosomes péricarpiques et autres tissus à réserves ne sera pas partout la même et devra être déterminée dans chaque cas particulier.*

Les considérations qui précèdent ont pour conséquence de faire concevoir pour les éléosomes une écogénèse tout autre que celle qui est attribuée à ces organes par Sernander, écogénèse énormément simplifiée. Mais il va sans dire que cela n'enlève rien au mérite du génial botaniste suédois. Ce dernier a mis clairement en évidence la façon dont les fourmis tirent parti à leur profit d'appareils qui, selon nous, ne leur étaient pas « destinés » ; il a aussi montré comment il en résulte des avantages pour les plantes à éléosomes relativement à la dissémination des fruits.

6. — Au point de vue systématique, les caractères carpologiques internes accentuent la séparation des *Crupina* d'avec les autres genres de Centauréinées pour autant du moins que le fruit en a été étudié jusqu'à présent. La comparaison ne peut guère porter que sur les genres *Serratula*, *Centaurea* et *Mantisalca* (*Microlonchus*), surtout les deux premiers, car les *Mantisalca* ont des caractères très particuliers que nous exposons en détail ailleurs [1]. Les *Crupina* se distinguent de tous ces genres — nous ne mentionnons que les caractères les plus saillants — par l'absence de canaux sécréteurs dans le péricarpe et par une semence à tégument vascularisé dans sa région interne. Un autre caractère propre aux *Crupina* consiste dans le pappus à pièces dépourvues de cellules dynamiques, n'exécutant par conséquent pas des mouvements d'origine hygroscopique.

7. — En vue d'une comparaison avec les genres voisins des Centauréinées, nous donnons ci-après une diagnose qui montre que les caractères carpologiques essentiels peuvent sans peine être résumés dans la forme linnéenne traditionnelle :

---

[1] Voy. J. Briquet. *Carpologie du genre Mantisalca.* [Arch. des sc. phys. et nat., pér. 5, vol. XII, p. 99-114 (1930)].

Akenia cylindrico-obovoidea vel -oblonga, a latere compressiuscula, versus apicem dense adpresse setoso-villosa, pilis unicellularibus, basi areola nunc leviter antico-obliqua, nunc evidenter antico-laterali forma variabili affixa, apice annulo cingulari parum prominulo praedita, basi asymmetrice 4 costulata. Pericarpium constans ex epicarpio microcytico, mesocarpio crassulo et endocarpio maturitate destructo ; mesocarpium constans e regione externa parenchymatis demum sclerosi fasciculos liberolignosos 4 ad limites internos includentis et regione interna parenchymatis oxaliferi demum partim destructi, parte inferiore akenii inter epicarpium et seminis testam valde auctum ; canales secernentes nulli ; elaiosoma nullum. Semen ovoideum pericarpio brevius ; testa e serie unica cellularum sclerosarum radialium paliformium lumine rimiformi constans ; regio interior tegumenti parenchymatosa fasciculis libero-lignosis 10-15 e fasciculo rapheali ad chalazam stellatim diviso ortis. Embryonis cotyledones antico-postice versi. Catillus apicalis annulo cingulari glabro, praeter strata parenchymatis profundi oxaliferi et strata parenchymatis sclerosi superficialis in regione axili parenchymate cavernoso et parenchymate lipoideo praeditus. Pappus duplex, haud hygroscopice mobilis ; externus e setis pluriseriatis, aciculato-scabris, basi laminatim ampliatis, rigidiusculis, exterioribus gradatim minoritus ampliatis haud setiferis constans ; internus constans e verticillo 5-10 palearum brevium latiuscularum apice aciculato-denticulatarum. Discus elevato-tubiformis, ambitu tubum corollinum basi ampliatum gerens, intus profunde cacabiformis, in fundo cacabi styli regma ostendens.

LÉGENDE DE LA PLANCHE III.

A. *Crupina vulgaris* Pers., *a* base de l'akène en vue axile ; *b* id. en vue latérale.

C. *Crupina Crupinastrum* Vis., *a* base de l'akène en vue axile ; *b* id. en vue latérale.

B. *Crupina intermedia* Briq. et Cavill., *a* base de l'akène en vue axile ; *b* id. en vue latérale. — Fortement grossi.