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

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 12 (1949)

Artikel: La vascularisation florale chez les Polygonacées

Autor: Vautier, Simone

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-880447

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: 12.07.2025

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

La vascularisation florale chez les Polygonacées *

par

Simone VAUTIER

Introduction.

I. Matériel et techniques.

II. Description de la vascularisation des différents genres.

III. Généralités sur le squelette.

IV. Les auteurs et leurs points de vue.

V. L'hypothèse des territoires.

Sommaire des résultats acquis.

Index bibliographique.

Index des genres et des espèces.

INTRODUCTION

Problèmes de la fleur et de la systématique de la famille

Le but premier de ce travail était l'observation des espèces de *Polygonum* indigènes en Suisse et dans les alentours de Genève, et l'étude de leurs formes, leurs variations, leurs hybrides possibles, afin de tirer au clair la systématique de ce groupe difficile.

Un sondage dans la morphologie de ce genre a permis non seulement de mieux saisir combien sa variabilité était grande, mais aussi de s'apercevoir que cette variabilité semblait être soumise à des règles assez simples, tout particulièrement dans la disposition et le nombre des pièces florales. Pour tenter d'expliquer cette diversité, une observation détaillée du squelette vasculaire des fleurs était justifiée et il semblait en plus intéressant de vérifier si la variabilité intraspécifique, individuelle (touchant même les fleurs d'une seule inflorescence), pouvait refléter les différences intergénériques, autrement dit si les mêmes mécanismes intervenaient de façon générale dans la disposition des divers diagrammes d'une seule espèce et dans ceux des genres.

---

* *Ce travail a été fait sous la direction du Professeur Charles Baehni, à qui j'exprime ici toute ma reconnaissance pour les conseils judicieux et les encouragements qu'il m'a donnés.*

Au cours de l'étude sur la variabilité est apparue une difficulté, très grande, et à laquelle se sont heurtés tous ceux qui ont étudié cette famille : c'est l'interprétation qu'il fallait donner des formes aberrantes. Peut-on considérer les paires d'étamines, normales devant les tépales externes de certaines Polygonacées, comme des étamines simples qui se seraient divisées, ou bien sont-elles des étamines rapprochées ? Les étamines bifurquées ont-elles été surprises en train de se diviser ou de se souder ? Les tépales bifides, échancrés, anormalement larges, gaufrés, sont-ils des monstres inexplicables ou peuvent-ils être regardés comme des variations normales du plan floral normal ? L'ovaire à 3 côtes a-t-il perdu 2 carpelles et au moins 4 ovules et à quelles lois obéissent les fluctuations (rares) qu'on observe chez lui ?

Ces questions, et beaucoup d'autres encore, pouvaient apparemment être résolues en étudiant l'anatomie de la fleur, plus particulièrement la vascularisation florale, qui éventuellement révélerait des connexions, des disjonctions, peut-être des vestiges d'organes qui échappent à l'analyse morphologique de surface.

Cependant, il est vite devenu évident que l'étude du seul genre *Polygonum* ne donnait pas réponse à toutes les questions, loin de là. Ainsi, du genre *Polygonum*, cette étude a dû être étendue à la vascularisation florale des Polygonacées, tandis que celle de la systématique a été mise de côté jusqu'à ce que soit définie la valeur réelle de ces caractères variables. L'anatomie de la fleur des Polygonacées doit être considérée comme le prélude nécessaire et indispensable à une revision systématique de la famille, prélude général qui manquait jusqu'à présent. Il n'a pas été tenté de faire une bibliographie complète pour la morphologie, la biologie et la floristique des genres ; mais tous les ouvrages utilisés pour le présent travail sont naturellement cités (*cf.* p. 335 et suiv.).

On distingue généralement dans les Polygonacées deux groupes de genres. Les uns dont les fleurs sont cycliques, les Rumicoidées de DAMMER (1893a) ont en règle générale 6 tépales, 3 externes et 3 internes, alternant régulièrement et deux verticilles d'étamines, soit 6 externes groupées par paires en face des tépales 1, 2 et 3, et 3 internes opposées aux tépales internes. L'ovaire est triangulaire, les côtes étant dirigées vers les tépales externes. Le plan de ces fleurs est donc trimère. D'autre part, on a distingué les genres à fleurs acycliques (Polygonoidées et Coccoloboidées de DAMMER) qui ont, en règle générale, 5 tépales arrangés en préfloraison quinconciale et 8 étamines, 5 externes (2 paires plus une étamine seule) et 3 internes ; l'ovaire est triangulaire ou aplati.

Il y avait donc une question principale à résoudre :

Les fleurs pentamères ou bien les fleurs hexamères sont-elles originelles, c'est-à-dire, si l'on admet le monogénisme de la famille, lesquelles doivent être dérivées des autres ?

Ces deux dispositions essentielles des pièces florales à l'intérieur d'une même famille ont, de tout temps, intéressé les botanistes et l'on trouve dans la littérature de nombreux travaux où ces questions sont débattues, les auteurs émettant des opinions fort diverses. On trouvera dans le chapitre IV intitulé « Les auteurs et leurs points de vue » un résumé critique de leurs publications.

L'étude de la vascularisation des fleurs pentamères et hexamères, avec leurs nombreuses variantes, a permis, comme on le trouvera exposé plus loin, de donner une solution qui paraît satisfaisante à l'ensemble de ces questions.

Quelques indications préliminaires sont encore nécessaires :

a) Sens de rotation. — Les fleurs pentamères peuvent avoir, comme on le voit si souvent et chez les Oxalidacées par exemple, deux sens de rotation dans leur mode de préfloraison. Selon la position de tépale 3, qui est externe par un bord et interne par l'autre, et suivant si c'est le bord droit ou le bord gauche qui recouvre le tépale adjacent, les diagrammes montreront un sens de rotation identique à celui des aiguilles d'une montre ou inverse. Ils se correspondent donc comme l'objet à son image réfléchie par un miroir. Cette sorte de symétrie est sans importance dans la disposition du plan floral fondamental et c'est pourquoi, dans les dessins qui vont suivre, le tépale 3 sera à droite ou à gauche comme il a été vu dans la fleur observée.

b) Orientation. — Dans les dessins représentant la vascularisation florale d'un genre ou d'une espèce, les fleurs ont le plus souvent été figurées avec le tépale 4 en position adaxiale. Ce choix n'est pas arbitraire, il correspond à un fait observé dans de nombreux *Polygonum* en boutons, alors que ceux-ci sont encore enveloppés dans leurs bractéoles. Cette position a pu être vérifiée dans certains cas aussi par la disposition des traces vasculaires du pédicelle, particulièrement par les cicatrices qu'elles laissent dans la plaque articulaire lorsque la fleur est tombée.

c) Explication des termes « péricladium » et « plexus ». — Les fleurs des Polygonacées ont de façon générale un pédicelle articulé ; dans certains genres ou certaines espèces, il a l'air de se continuer en s'élargissant très lentement avant d'atteindre la base de la fleur. Les tépales externes portent souvent des ailes qui descendent jusqu'au niveau de cette articulation. C'est pourquoi tout ce qui est placé au-dessous de l'articulation porte, comme GROSS l'indique (*cf.* GROSS 1913 : 263), le nom de pédicelle, tandis que la partie supérieure appartient à la fleur proprement dite. Le réceptacle conique, en forme d'Y, prend le nom de *péricladium* pour le distinguer des réceptacles en coupe. Ce terme de péricladium a été créé par VELENOVSKY (1910 : 1006), qui

le définit en ces termes : « Wenn das Perigon oder Receptaculum an das Karpophor anwächst, so entsteht ein scheinbarer Stiel unterhalb der Blüte, das sogenannte *Pericladium*, welches regelmässig von dem eigentlichen Stiele gegliedert abgeteilt ist. »

Le terme « plexus » est appliqué à la région du réceptacle où les faisceaux du pédicelle se séparent en traces *t* pour innerver les tépales.

I. Matériel et techniques

Matériel

Le matériel employé provient de plantes sèches, faisant partie des herbiers et collections du Conservatoire botanique de Genève ; de plantes fraîches ou séchées, en culture au Jardin botanique de Genève ; de nombreux échantillons provenant de Suisse, frais ou séchés (plus rarement conservés à l'alcool acétique (2 parties d'alcool absolu et 1 partie d'acide acétique glacial) récoltés spécialement pour cette étude.

Liste des genres étudiés.

Atraphaxidées :	Atraphaxis	5	espèces
	Pteropyrum	1	»
	Calligonum	3	»
Polygonées :	Oxygonum	1	»
	Polygonum	14	»
	Fagopyrum	2	»
	Polygonella	2	»
Coccolobées :	Antigonon	4	»
	Brunnichia	2	»
	Podopterus	1	»
	Muehlenbeckia	5	»
	Coccoloba	4	»
Triplaridées :	Ruprechtia	2	»
Koenigiinées :	Pterostegia	1	»
	Koenigia	1	»
Eriogoninées :	Eriogonum	6	»
Rumicées :	Emex	1	»
	Rumex	4	»
	Rheum	3	»
	Oxyria	1	»

Chaque genre étudié fait l'objet d'un paragraphe particulier divisé en rubriques telles que : Pédicelle et périanthe, Etamines, Variations de l'androcée, Ovaire, Variations du gynécée et Altérations du diagramme.

Les genres de Polygonacées sont classés selon l'ordre établi par DAMMER (1893 a) avec cette seule restriction que les fleurs acycliques pentamères, qui ont paru les mieux susceptibles de fournir une explication, seront traitées en premier.

Dessins. — Bien que les proportions soient respectées, les dessins sont schématiques ; on a donné l'échelle d'agrandissement chaque fois ; le périanthe et les anthères sont tracés en noir tandis que tout ce qui représente la vascularisation est en rouge : les traces des tépales sont en traits pleins et celles des étamines en tirets. Il est nécessaire de relever le fait que les filets des étamines ne sont pas figurés, sauf exception. Les lignes rouges représentent bien leurs traces *f*, qui partent dans le réceptacle à un niveau inférieur à celui où les filets se détachent et s'individualisent.

Les traces des étamines internes sont superposées à la nervure ; si elles sont figurées côte à côte, c'est pour éviter de faire croire à une soudure qui n'existe pas.

Abréviations employées dans les figures. — Conformément aux travaux parus antérieurement dans *Candollea* (BONNER 1948 ; BAEHNI et BONNER 1948) ; on a changé l'appellation des faisceaux latéraux des carpelles en *m* au lieu de *d* qui pouvait prêter à confusion.

a	=	anneau
f	=	trace du filet de l'étamine
l	=	nervure latérale
m	=	marginale des carpelles
o	=	faisceau placentaire
pe	=	faisceau du pédicelle floral
st	=	dorsale des carpelles, allant au style
t	=	nervure principale du tépale
t_1, t_2, t_3	=	nervure principale des tépales 1, 2, 3.

Les lettres inscrites comme des indices indiquent le point de connexion des traces : exemple : l^{st} = latérales de st, l^{t} = latérale de t.

Essais de techniques

Avant de donner la technique choisie, voici un bref rapport sur les différents essais qui ont été tentés :

La *dépigmentation* des plantes fraîches est utile, elle n'est pas nécessaire pour le matériel sec. Elle a été pratiquée à l'alcool à 50° mais abandonnée pour l'alcool-acétone, à froid ou à la chaleur d'une étuve réglée à 56°.

Pour le *vidage et éclaircissement* des tissus, différents moyens ont été essayés :

a) la soude caustique, selon la méthode de BAILEY et NAST (1943). Ce traitement amollit terriblement les tissus qui se défont trop facilement et les fleurs deviennent alors délicates à manier.

b) l'acide lactique, soit à 75%, soit pur ; le premier, selon SIMPSON, comme l'indique DEBENHAM (1939), avec passage à l'étuve à 56° ; la durée de ce traitement varie suivant la nature du matériel : 3-4 jours au minimum. Le second (acide lactique pur) au bain-marie, mais ce dernier traitement énergique nuit à la différenciation des tissus. Les résultats peuvent être excellents pour d'autres plantes que les nôtres ; technique abandonnée pour celle indiquée sous *d)* ;

c) l'hydrate de chloral préparé selon MCLEAN et IVIMEY COOK (1941) (sans iode), soit 8 parties d'hydrate de chloral dans 5 parties d'eau. Son action paraît moins profonde, surtout sur les tissus de l'ovaire, que le mélange suivant ;

d) le chlorallactophénol d'AMANN, selon LANGERON (1934). Ce liquide a un pouvoir éclaircissant plus rapide que l'acide lactique et l'hydrate de chloral ; en outre, son indice de réfraction supérieur facilite l'observation au binoculaire.

L'*élimination de cristaux d'oxalate* se fait dans un bain d'acide chlorhydrique dilué (environ 1/20). Il faut tâtonner un peu pour juger de la quantité d'acide nécessaire qui n'attaquera pas les tissus. On peut mélanger directement l'acide au chlorallactophénol, ce qui est très pratique. Les mâcles sont souvent dissoutes après 24 heures.

Décoloration. — Les échantillons traités dans un liquide éclaircissant peuvent garder dans leurs tissus une teinte brunâtre qu'il faut faire disparaître. L'eau de Javelle (qui ramollit les tissus) et l'eau oxygénée (qui les ballonne) ont été laissées de côté en faveur du chlore en solution alcoolique (technique de décoloration proposée par Dame GWYNNE-VAUGHAN et BARNES (1927), et modifiée sur le conseil de C.E.B. BONNER (1941). Voici comment on procède : dans un récipient pas trop large et fermant bien, à demi rempli d'alcool, où nage le matériel à décolorer, on place un tube contenant une pincée de chlorate de potasse ; on introduit dans le tube quelques gouttes d'acide chlorhydrique en prenant des précautions pour que l'alcool ne pénètre pas dans le tube, puis on ferme rapidement le récipient. Les vapeurs de chlore qui se

dégagent se dissolvent dans l'alcool qui devient le bain décolorant. On active le processus en mettant le récipient au soleil ou même devant une forte lumière artificielle.

La coloration des vaisseaux. — Afin d'améliorer la différenciation du tissu vasculaire, on peut employer des colorants tels que :

a) la fuchsine ammoniacale, selon les indications données par DEBENHAM. Ces préparations sont longues et cette technique s'est révélée capricieuse. Elle peut donner des résultats brillants ; les nombreux échecs enregistrés sont peut-être dus à la qualité du colorant.

b) la chrysoïdine en solution alcoolique. Le résultat obtenu est inférieur à celui que donne la technique définitive.

c) la fuchsine alcoolique en solution de concentrations variées, employée seule ou suivie d'une différenciation à l'alcool acide. La coloration est intense, mais pas assez sélective ; la pénétration du colorant dans l'ovaire, par exemple, n'est pas suffisante.

d) divers colorants dissous au xylol (selon la méthode que MCLEAN (1934) propose pour le bleu Nil) : le violet de gentiane, le bleu de méthylène, le bleu de toluidine, le vert malachite et la fuchsine.

Des essais ont été faits avec ces divers colorants très dilués dans le xylol et un temps de coloration assez long ; ou bien ils ont été employés en concentration plus forte, et le traitement a été suivi de tentatives de différenciation au chloroforme, à l'éther, au cyclohexane et au dioxane. Comme on étudie le matériel dans des godets, le xylol, qui s'évapore rapidement, s'est révélé peu pratique ; en outre, son indice de réfraction est inférieur à celui du chlorallactophénol et il a le désavantage de durcir les tissus.

Un dernier essai a été tenté : celui de dissoudre directement le précipité obtenu par la méthode de MCLEAN dans le liquide éclaircissant ; on prépare ainsi un chlorallactophénol au violet de gentiane dont l'usage s'est révélé excellent.

Technique adoptée

Les plantes sèches ont été traitées directement au chlorallactophénol (2 parties d'hydrate de chloral, 1 partie d'acide phénique neige et 1 partie d'acide lactique pur), liquide dense qui redonne admirablement leur forme aux tissus et qui conserve leur souplesse. La durée du traitement dépend de l'état du matériel et varie entre un jour et un mois.

Comme la présence d'acide, destiné à dissoudre les mâcles d'oxalate, semble faciliter la pénétration du colorant et activer la différen-

ciation, le chlorallactophénol a été régulièrement additionné de quelques gouttes d'acide chlorhydrique et d'une petite quantité de violet de gentiane (préparé comme décrit plus haut sous *d)*, suffisante pour teinter légèrement le liquide sans toutefois nuire à sa transparence. La solution prend une teinte verdâtre qui tourne au brun après usage, sans qu'elle perde aucune de ses vertus. Un passage de quelques heures au maximum à l'étuve 56° accélère le traitement.

Pour les plantes fraîches, on commence par la dépigmentation à l'alcool-acétone.

La décoloration au chlore-alcoolique se fait, pour les plantes fraîches comme pour les plantes sèches, entre deux bains de chlorallactophénol.

Les fleurs peuvent être étudiées directement dans ce bain de chlorallactophénol et conservées telles quelles, en flacons fermés, sans qu'il se produise d'altération grave ; tout au plus observe-t-on une légère diminution dans la différenciation des tissus. Les fleurs, ainsi, peuvent être retournées dans tous les sens pendant qu'on les observe sous le binoculaire.

On pourrait arriver à des résultats analogues par la technique des coupes sériées suivie d'une reconstruction dans l'espace. Le gros inconvénient de cette méthode, c'est d'abord qu'elle est lente, ensuite qu'on n'est jamais sûr de bien interpréter les interruptions et les retours sur eux-mêmes des faisceaux.

Cette technique d'éclaircissement global a le très grand avantage de donner une vue d'ensemble du squelette vasculaire ; elle permet aussi de suivre tout le tracé des faisceaux jusqu'au bout de leur parcours et de préciser les connexions.

II. Description de la vascularisation des différents genres

Atraphaxis L.

(Fig. 15)

Matériel étudié. — *Atraphaxis buxifolia* (M.-B.) Jaub. et Spach ; Transcaucasie, Tiflis, 29.IV.1907, *Woronow s.n.* — *A. Aucheri* Jaub. et Spach ; Perse boréale, 7.V.1902, *J. et A. Bornmüller 8114.* — *A. Billardieri* Jaub. et Spach, Anatolie, Gümüsane, 28.V.1931, *Görz 371.* — *A. frutescens* (L.) Ewersm. fide N.V. Pavlov 1936 : 520, cultivé au Jardin botanique de Genève. — *A. spinosa* L. Turcomanie, Ashabad, 15.VI.1897, *Litwinow 27.*

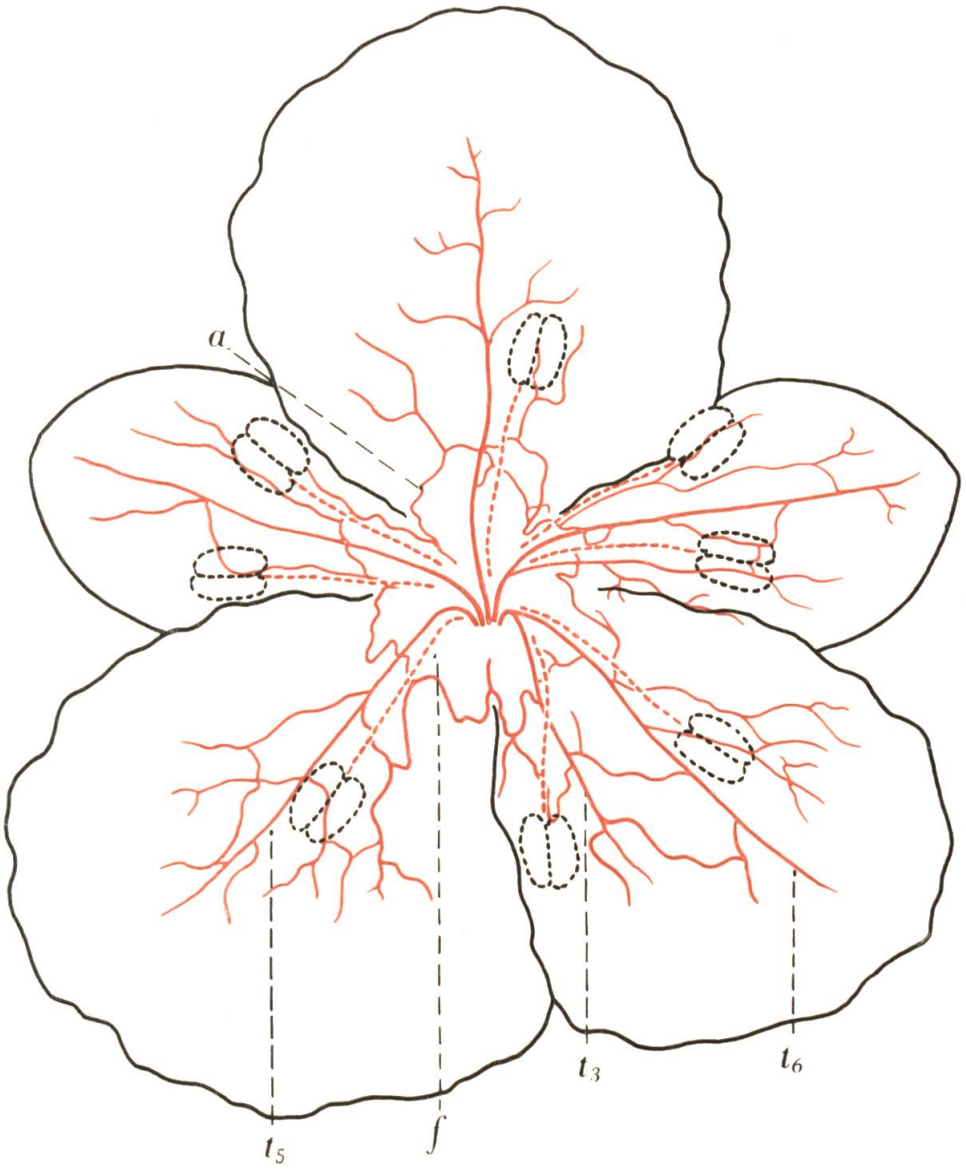

Fig. 15. — Vascularisation florale de l'*Atraphaxis buxifolia* (× 12)

Pédicelle et périanthe. — Le pédicelle possède 4 ou 5 traces principales qui se poursuivent directement dans les sépales en devenant leur nervure principale. Dans le cas où 4 traces seulement sont présentes dans le pédicelle, la nervure du tépale 5 est soudée à celle du tépale 2 qui est l'un des deux tépales externes.

Chacun des 5 tépales a une nervure principale forte, d'où partent de nombreuses petites traces latérales qui se ramifient et s'anastomosent souvent entre elles. La première paire de ramifications latérales porte, dans le quart inférieur du tépale, une branche qui va se souder avec

celle du tépale voisin. Ces traces forment une sorte d'anneau *a* dont le parcours sinueux et irrégulier passe peu en dessous de la commissure des tépales. Il arrive fréquemment qu'à cet endroit un petit faisceau parte de l'anneau en direction centripète et ne se raccorde à la nervure principale que dans quelques cas.

Le tépale 3 présente une anomalie intéressante : il possède deux nervures principales qui se soudent en une seule trace à la base de la fleur. Ce point de soudure varie de hauteur selon les fleurs. Cette nervure supplémentaire représente sans doute la nervure principale du tépale 6, d'où l'on peut déduire que le tépale 3 est potentiellement bivalent et qu'il représente en réalité les tépales 3 et 6 soudés. Ce tépale, que l'on peut donc appeler 3-6, est à la fois externe et interne ; morphologiquement, il montre cependant ici une prépondérance du 6 sur le 3 qui se traduit par son bord ondulé et par sa largeur ; il est en effet plus large qu'un externe et plus étroit qu'un autre interne : dans toutes les espèces examinées, il est en général légèrement plus étroit que les tépales 4 et 5. Mais une différence aussi forte que celle signalée par JAUBERT et SPACH dans leur dessin de l'*A. Billardieri* n'a cependant pas été constatée.

Etamines. — Il y en a 8, disposées sur 2 rangs, 5 externes et 3 internes. Les filets sont élargis à leur base et la fleur ne présente pas de nectaires staminaux. Chaque filet d'étamine possède une fine trace vasculaire formée le plus souvent d'un seul vaisseau lignifié. Cette trace ne se différencie plus dans sa partie inférieure, ce qui ne permet pas de préciser le point d'attache avec les nervures des tépales. Les traces des filets staminaux s'en rapprochent ; dans le cas des 3 étamines internes, elles se superposent aux traces des tépales mais aucun point de jonction n'a pu être observé.

Ovaire. — Cet organe a été plus particulièrement étudié chez les *A. frutescens*. Celui-ci présente 3 nervures dorsales qui se poursuivent jusque dans les styles. Entre elles, et un peu plus profondément dans le tissu carpellaire, se trouvent trois traces marginales moins fortes que les dorsales. Ces médianes, dans le haut de l'ovaire, se divisent en ramifications non symétriques qui vont rejoindre les traces dorsales dans le quart supérieur de l'ovaire. Le faisceau placentaire est épais. Dans une fleur où la vascularisation se lit facilement, aucune trace de l'ovaire n'est rattachée au reste du squelette de la fleur ; les dorsales, les médianes comme le faisceau placentaire, s'épaississent à la base de l'ovaire et forment des terminaisons claviformes, séparées du plexus par une zone claire, c'est-à-dire non encore lignifiée.

Les *A. Aucheri, Billardieri* et *frutescens* présentent une vascularisation florale établie sur le même modèle que celui décrit ci-dessus. Les ramifications dans les tépales sont moins riches et les anastomoses moins abondantes. Chez les *A. frutescens* par exemple, la fleur, au moment

de la maturation du fruit, possède des nervures très marquées, plus larges.

L'*A. spinosa* est la seule espèce examinée pour la section *Euatraphaxis* (périgone tétramère et 6 étamines). Ses fleurs montrent un schéma de vascularisation parfaitement régulier ; on peut le considérer comme actinomorphe à 2 axes perpendiculaires de symétrie. Ses fleurs ont 2 tépales externes, 2 tépales internes avec 6 étamines, soit 2 en face de chaque tépale externe et une en face de chaque tépale interne. L'ovaire lenticulaire montre 2 traces dorsales seulement. Les tépales ne présentent aucune trace supplémentaire permettant de conclure à des tépales soudés.

Tout un secteur de la fleur manque, secteur composé de 2 tépales (un externe et un interne), de 3 étamines et d'un carpelle. Il est possible, et même probable, que ce soit justement le tépale 3-6 qui soit absent, avec toutes les pièces florales qui dépendent de son territoire.

L'*A. variabilis* Jaub. et Spach, que l'auteur décrit comme ayant des fleurs à 4 et à 5 tépales, n'a pas été étudié, Boissier faisant de cette espèce un *A. Billardieri* Jaub. et Spach, var. *heterantha* Boiss. Cette variété aurait donc la possibilité de créer ou non ce territoire supplémentaire, alors que la perte de ce secteur serait devenu caractère stable, probablement fixé, chez l'*A. spinosa*.

Bibliographie. — Jaubert et Spach 1844-46 : 11 et tab. 111 ; Boissier 1879 : 1019 ; Gross 1913 : 250 ; Pavlov 1936 a : 520.

Pteropyrum Jaub. et Spach

(Fig. 16 et 17)

Matériel étudié. — *Pteropyrum Aucheri* Jaub. et Spach, Perse austro-orientale, Prov. Kerman, 4.VII.1892, *Bornmüller 4170*.

Pédicelle et périanthe. — Le pédicelle possède 5 traces principales qui se continuent directement dans le périanthe en devenant la nervure principale de chaque tépale, nervure qui se ramifie vers le haut. Les tépales externes 1 et 2 possèdent une paire de nervures latérales symétriques et chaque latérale se divise rapidement en 2 branches : l'une monte le long des tépales, parallèlement à la nervure principale, et l'autre pénètre dans un tépale voisin, devenant ainsi sa nervure latérale, sans qu'il y ait de jonction quelconque avec sa nervure principale. On pourrait aussi expliquer cette disposition des faisceaux vasculaires en disant que les nervures latérales des tépales internes sont des commissurales captées par les latérales des tépales externes. Le départ des branches latérales se fait à la base de la fleur dans le

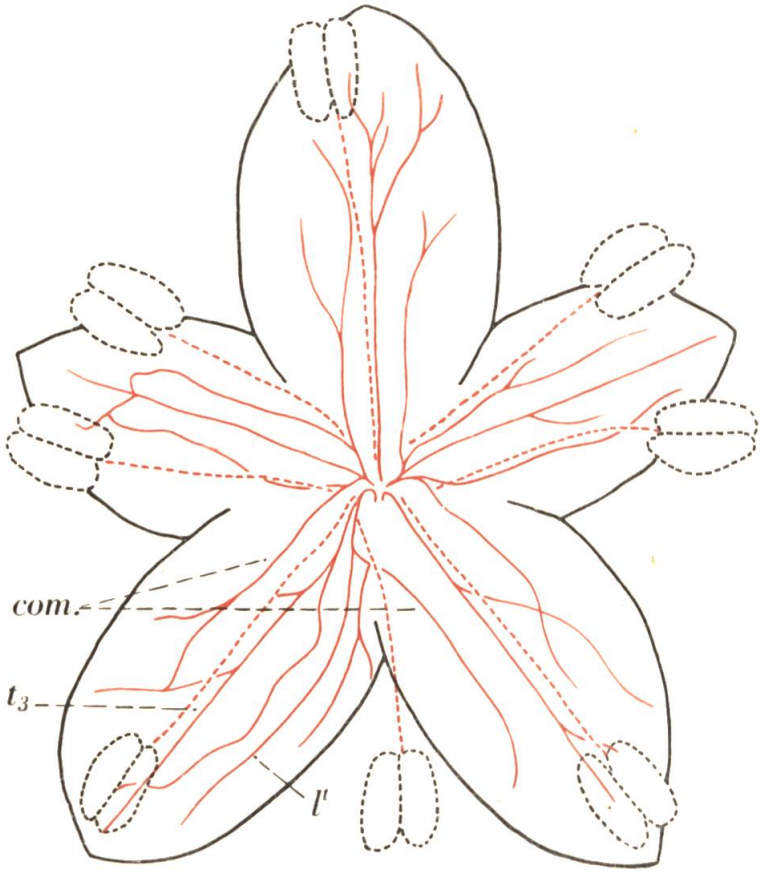

Fig. 16. — Vascularisation florale du *Pteropyrum Aucheri* (× 8)

réceptacle. Le tépale 3-6 montre une irrégularité dans la symétrie de sa vascularisation. A la place d'une paire de nervures latérales, il ne possède qu'une seule trace latérale dont la branche commissurale sert de latérale au tépale 5. La nervure latérale manquante est remplacée par la branche commissurale du tépale externe 1, branche qui semble être destinée à un tépale interne, le tépale 6, et dont cette trace représente le seul vestige de nervures.

Ce schéma de vascularisation (*cf.* fig. 16) montre clairement la place que devrait occuper le tépale 6 pour parfaire sa symétrie. Sa nervure principale t_6 manque, ainsi qu'une deuxième branche commissurale venant du tépale 3. Il est curieux de constater que, morphologiquement, ce tépale 3-6, dont la vascularisation est essentiellement du type d'un tépale externe, présente l'aspect d'un tépale interne. Les trois tépales internes sont en effet plus grands que les externes, ils se tiennent dans le fruit, dressés et appliqués entre les grandes ailes de l'ovaire, tandis que les externes sont repliés. Il y a donc une adaptation certaine, au point de vue morphologique, adaptation que n'a pas suivi la vascularisation.

Etamines. — Le *P. Aucheri* possède 8 étamines dont les filets sont adnés au réceptacle. Ils s'individualisent au niveau de la commissure du tépale. La base libre des filets porte quelques longs poils. L'étamine interne, qui se trouve opposée au tépale 3, appartient théoriquement au tépale 6 bien que la nervure principale t_6 soit absente. Elle est plus longue que ses voisines, en particulier celle de droite qui appartient au tépale 3. On ne trouve ici qu'une seule étamine en face de la trace principale t du 3me tépale externe (et ce fait se répète dans toutes les fleurs à 5 tépales et 8 étamines), comme il n'y a qu'une seule trace latérale et qu'une commissurale dépendant de t_3.

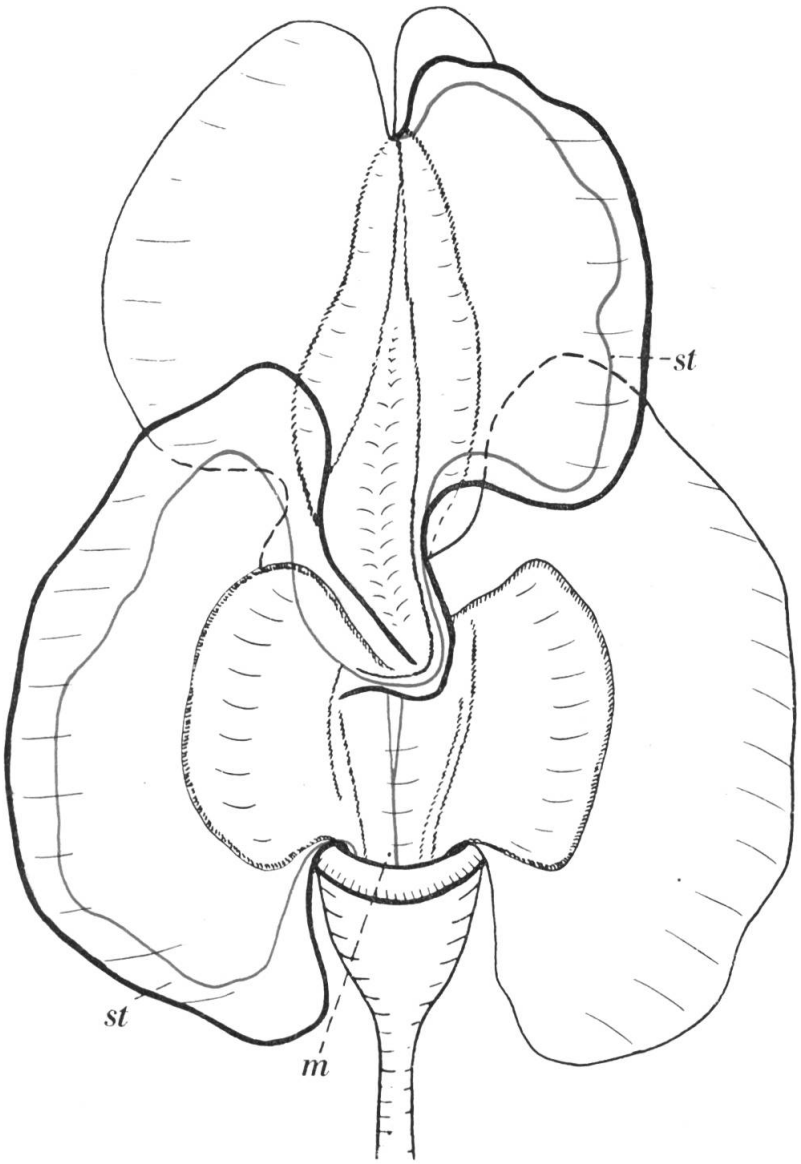

Fig. 17. — Jeune fruit de *Pteropyrum Aucheri*, périanthe sectionné (× 17)

Ovaire. — A l'état jeune, dans une fleur dont les tépales internes ont 3 mm. de long, l'ovaire avec ses styles mesure 1,6 mm. Les trois styles se tiennent dressés en montrant une légère courbure vers l'extérieur. Chaque côte de l'ovaire est convexe et ne présente encore aucun pli transversal ; les ailes ne sont pas encore développées.

Dans une fleur plus avancée (ovaire : 3 mm.), les styles se tiennent repliés sur le carpelle et chacune des trois côtes, vers les 3/5 de sa hauteur, commence à marquer une torsion qui déjette la partie supérieure à 45° vers la gauche ou vers la droite suivant le sens dans lequel les tépales de la fleur sont disposés. Il semble y avoir un rapport entre le sens de rotation des moitiés supérieures des carpelles et l'arrangement des tépales.

La fig. 17 montre un jeune fruit (haut. 6,4 mm.). L'ovaire est placé de telle façon que deux des côtes se présentent de flanc et que la troisième, derrière, n'est pas visible. Le mouvement d'une côte a été mis en évidence pour que l'on puisse suivre la trace dorsale *st* entraînée par la torsion. Cette trace passe dans la moitié inférieure à gauche, puis redescend en suivant le mouvement du pli ; on la retrouve ensuite dans la partie supérieure droite du dessin.

Les médianes de l'ovaire existent ; elles ne sont pas entraînées par le mouvement de torsion des côtes. Elles sont simples ou bifides et atteignent environ les $^4/_5$ de la hauteur de l'ovaire ; en aucun cas elles n'ont été vues se souder aux dorsales.

Bibliographie. — JAUBERT et SPACH 1844-46 : 7 et tab. 107 ; BOISSIER 1879 : 1001.

Calligonum L.

(Fig. 18)

Matériel étudié. — *Calligonum comosum* L'Hérit. Sahara, Emmidir, 29.II.1928, *Maire* 1107. — *C. Caput-Medusae* Schrenk var. *rubicundum* Herder, Turcomanie, Pr. Repetek, 5.V.1897, *Litwinow 252* ; 24.V.1898, *Litwinow 253*. — *C. aphyllum* (Pallas) Gürcke (s. ampl.) = *Pterococcus aphyllus* Pallas = *Calligonum Pallasia* L'Hérit. Turkestan, Boukhara, cultivé ; 3 et 25.V.1902, *Androssow et Kelow 1382*.

Pédicelle et périanthe. — Le pédicelle possède en général 5 traces qui se poursuivent directement dans les tépales en devenant leur nervure principale. Dans la partie supérieure du péricladium, ces traces s'élargissent et s'éparpillent un peu dans le fond du réceptacle.

Chaque tépale a une trace principale *t* qui peut se diviser en rameaux parallèles ou en petites ramifications secondaires. A gauche et à droite

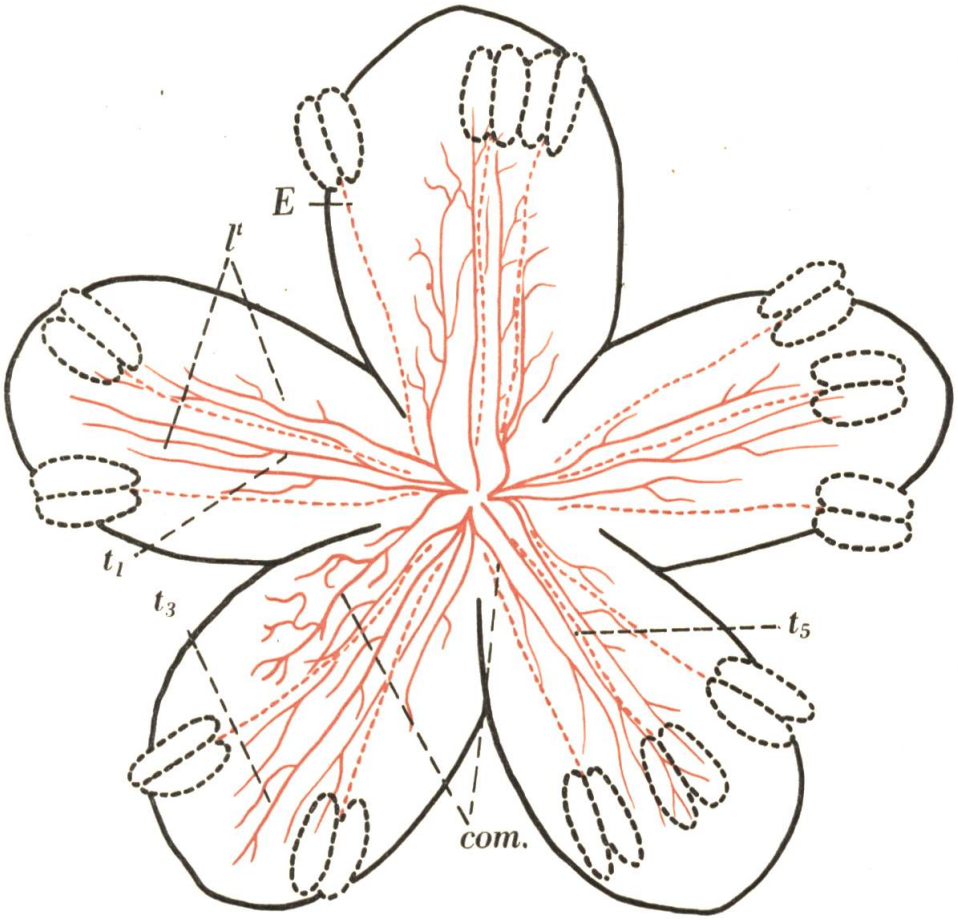

Fig. 18. — Vascularisation florale du *Calligonum comosum* L'Hérit. (× 12)

de t se trouvent les grandes latérales l^t qui, à leur tour, peuvent se diviser en deux branches parallèles aveo de petites traces secondaires. Ainsi, chaque tépale peut avoir plusieurs traces (3 en tous cas, soit une principale : t, et 2 latérales : l^t) et il arrive que les ramifications secondaires s'anastomosent entre elles. Cette zone innervée est bordée, dans chaque tépale, d'une bande de tissu non vascularisé large de 5 à 6 mm. environ. Comme dans le genre *Pteropyrum*, les nervures latérales des tépales internes sont des commissurales des latérales de tépales externes et le tépale 3-6 présente la même irrégularité, quoique moins apparente.

Etamines. — Le nombre des étamines, dans les fleurs de *C. comosum* qui ont été examinées, varie entre 11 et 13. On en trouve 2 ou 3 devant chaque tépale. Il peut y avoir une étamine superposée à chaque t et à chaque l^t sans qu'il y ait, bien entendu, de jonction avec ces traces et celles des filets ; il pourrait donc théoriquement y avoir 15 étamines par

fleur. On trouve cependant parfois une seule étamine placée entre la latérale et sa commissurale comme si elle occupait l'intervalle entre deux étamines absentes (*cf.* fig. 18, E) ; sa trace staminale s'arrête un peu au-dessus de leur jonction. Le nombre des étamines du *C. Caput-Medusae* est légèrement supérieur à celui du *C. comosum* : 13 à 14, et celui des étamines du *C. aphyllum* varie entre 13 et 17. Dans ce dernier cas, il semble que les étamines en face des tépales internes soient particulièrement abondantes, sans pour cela qu'il y ait un rapport bien net entre le nombre des étamines et le nombre des traces sépalaires (le tépale 4 d'une fleur présente par exemple 3 traces mais possède 6 étamines).

Les filets de toutes ces étamines sont soudés au réceptacle de la fleur jusqu'à la commissure des tépales où chacun s'individualise. A cette hauteur se place une couronne de poils touffus et entremêlés. Il n'a pas été possible de distinguer un ordre quelconque dans ces nombreuses étamines (spirale ou verticilles). Les points de départ de leur trace *f* sont tous à la même hauteur, alors qu'en général celles des étamines internes partent d'un niveau légèrement inférieur et il n'y a pas, dans les boutons, des étamines internes nettement plus longues que les externes, comme chez les *Polygonum* par exemple. Cette observation est en désaccord avec celle de Gross qui, dans ses diagrammes (*l.c.* : 251), montre deux verticilles différents. Dans une fleur épanouie, les filets, cependant, peuvent être de longueur différente, sans qu'une règle ait pu être établie. Dans le *C. comosum*, une fleur à 6 tépales, avec 13 étamines et 4 carpelles, a été observée ; le 3me tépale externe est plus petit que les autres, mais cependant bien individualisé. Le schéma de vascularisation de cette fleur montre une alternance régulière des deux modes de vascularisation, celui des tépales externes avec leurs commissurales et celui des tépales internes sans latérales ; l'apparition du 6me tépale complète le schéma de vascularisation d'une fleur à 5 tépales et parfait ainsi sa symétrie.

Ovaire. — Tous les échantillons du genre *Calligonum* étudiés ont 4 côtes à l'ovaire, chaque côte étant innervée par une nervure *st* qui se divise en plusieurs petites branches dans les stigmates. Dans l'ovaire d'une fleur en bouton, cette nervure *st* est simple ; plus tard, il se développe sur chaque côte deux ailes laciniées qui sont innervées par de petites ramifications latérales de *st*. Ces crêtes découpées continuent à se développer, elles grandissent et deviennent rigides ; dans un jeune ovaire (5,6-10 mm.), on peut encore distinguer, correspondant aux 4 côtes de l'ovaire, 4 groupes d'émergences formés chacun de deux crêtes. Mais plus tard, dans un fruit adulte, elles deviennent comme des épines ramifiées qui s'enchevêtrent les unes dans les autres et font autour de l'ovaire un chevelu inextricable. Le fruit tout entier a l'air alors d'un petit oursin.

Dans le *C. aphyllum*, ces doubles ailes ne sont pas découpées en épines ; elles sont cependant, comme dans le *C. comosum*, innervées par de petites ramifications latérales des *st* qui s'anastomosent entre elles et sont soutenues par des gaines de nature fibreuse.

Au premier abord, l'ovaire semble ne pas posséder de nervure marginale *m*. Cependant, à mi-hauteur de l'ovaire, *st* possède deux branches importantes qui partent à angle droit, chacune se soudant avec sa voisine, issue de la même façon. Elles forment ensemble une mince couronne vasculaire dans l'ovaire. Comme *st* semble une trace plus épaisse en dessous de cette ramification, on est en droit de se demander si les nervures *m* se sont juxtaposées avec elle jusqu'au moment de former la couronne qui vient d'être mentionnée.

La place qu'occupe le 4me carpelle dans le diagramme de ces fleurs est intéressante à noter et l'on constate que les traces *st* sont toujours dans les mêmes positions. Les trois premières correspondent au schéma classique, elles sont placées en face des tépales externes, et la quatrième se trouve régulièrement en face du tépale 4 interne.

On verra plus loin, dans le chapitre des « territoires », comment il est possible, par analogie avec d'autres cas semblables, d'interpréter pareille structure, qui pourrait sembler tératologique au premier abord.

Bibliographie. — Boissier 1879 : 997 ; Gross 1913 : 251, 254, 268 ; Pavlov 1936 b : 538, 593.

Oxygonum Burchell

(Fig. 19)

Matériel étudié. — *Oxygonum Dregeanum* Meisn. Baie de Delagoa 1876, *Monteiro 16*.

Pédicelle et périanthe. — L'échantillon étudié, récolté il y a environ 70 ans, a été difficile à éclaircir. Voici cependant ce qui a pu être observé :

Les 4 ou 5 faisceaux *pe* du pédicelle figurent un plexus assez maigre à la base du périanthe qui forme un tube allongé en entourant complètement l'ovaire comme l'anthocarpe des Nyctaginacées. Les tépales extérieurs présentent des latérales qui se ramifient en branches parallèles et qui donnent en outre une branche commissurale, laquelle va se souder aux latérales des tépales internes. Le tépale 3 montre, comme dans les autres genres étudiés, les mêmes signes de bivalence : il possède une trace t_6 et une trace t_3 flanquée d'une seule latérale. Dans l'exemple représenté par la fig. 19, la commissurale qui relie t_2 à t_5 manque.

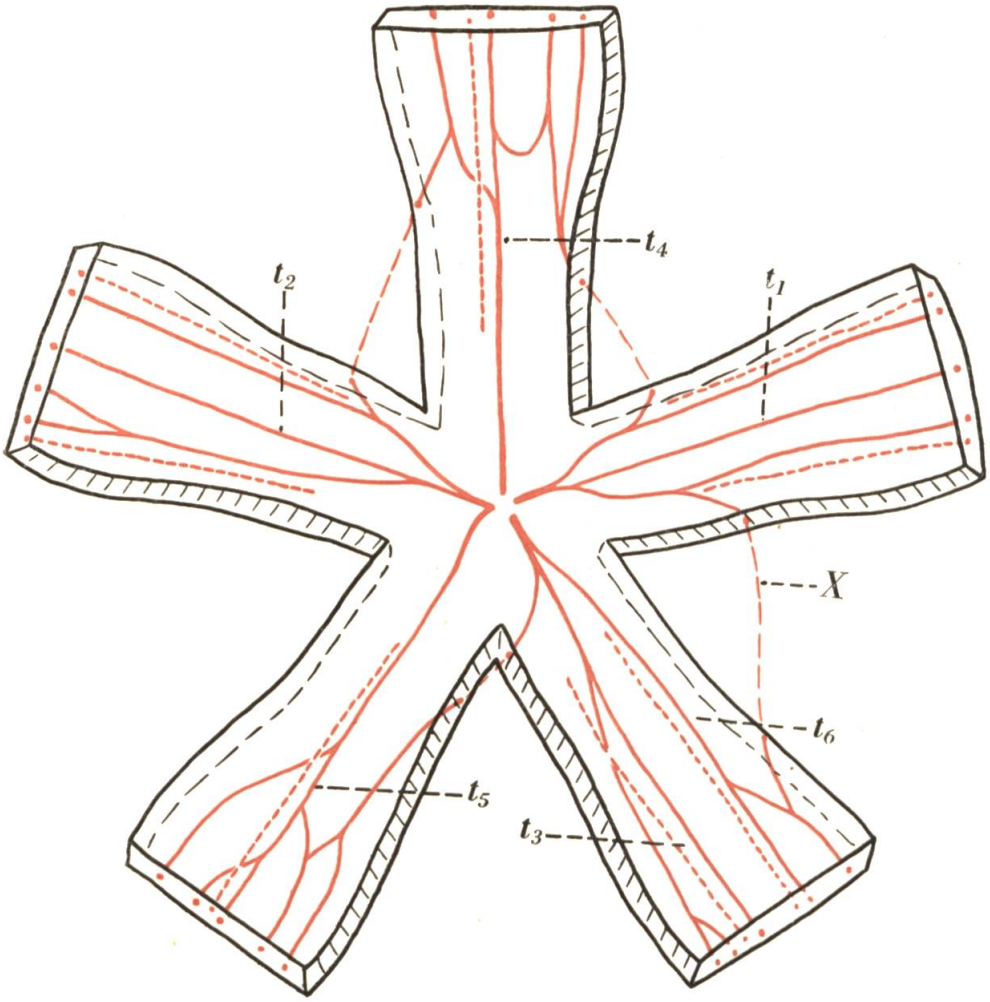

Fig. 19. — Vascularisation du tube d'une fleur d'*Oxygonum Dregeanum*, les pétales ayant été coupés et le tube du réceptacle fendu en 5 lambeaux. (*X* indique le raccord d'une commisurale) (× 20)

Etamines. — Ce genre a 8 étamines, 5 courtes à filet étroit et 3 plus longues, à filet légèrement élargi à la base. La trace *f* de chaque filet est fine, indépendante de tout le reste du squelette vasculaire ; il n'y a pas d'écaille nectarifère.

Ovaire. — L'ovaire a 3 côtes, chacune d'entre elles est innervée par une trace *st* qui se poursuit dans les styles très longs et soudés les uns aux autres sur la moitié de leur longueur environ. Les ovaires observés étaient jeunes et aucune trace médiane n'a pu être distinguée. A ce stade, les traces *st* et le faisceau placentaire *o* sont séparés du plexus par une zone claire.

Bibliographie. — GROSS 1913 : 262, 270.

Polygonum aviculare L.

(Fig. 20)

Matériel étudié. — Genève, Vandœuvres, dans des cultures, 10.VI.1946, *Vautier 48* ; 20.VII.1947, *Vautier 379* ; Jardin botanique, dans un terrain labouré, mai et juin 1949, *Vautier 594* ; Schaffhouse, Triboltingen, le long d'un sentier dans les champs, 25.VIII.1947, *Vautier 439*.

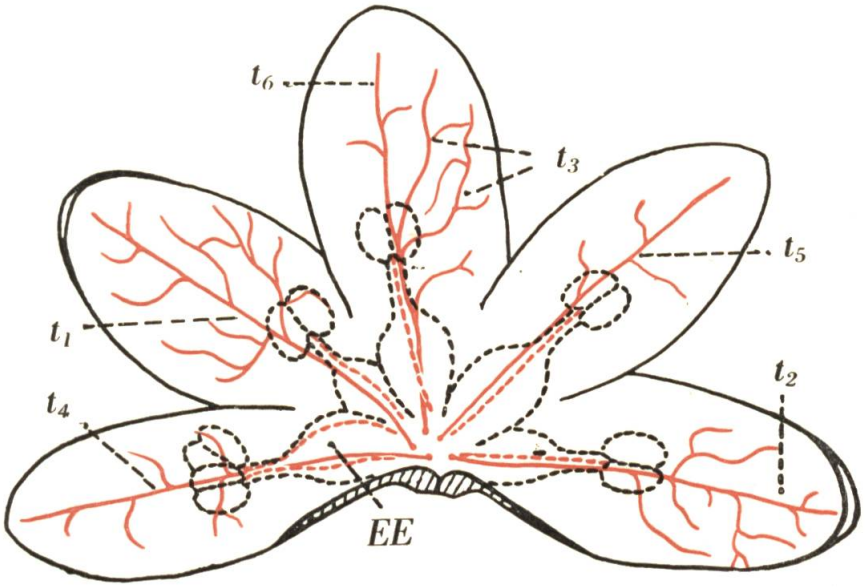

Fig. 20. — Vascularisation florale du *Polygonum aviculare*, le tube du périanthe étant fendu (× 12)

Pédicelle et périanthe. — Le pédicelle et la base du réceptacle possèdent 5 traces *pe* qui, au niveau du plexus relativement simple, s'écartent pour innerver les tépales. A aucun moment, il ne se forme une siphonostèle comme LAUBENGAYER l'indique, les 5 traces restant ainsi que tout le long du pédicelle, isolées les unes des autres.

Ces fleurs présentent régulièrement 5 tépales, innervés chacun par une trace principale *t*, plus ou moins ramifiée. Les tépales internes ont une vascularisation moins riche que les externes ; le tépale 3-6 montre une bivalence un peu moins nette que dans les autres espèces de *Polygonum*. La nervation de ce tépale est d'un type mélangé, c'est-à-dire que dans sa moitié t_3, les traces sont ramifiées comme celles d'un tépale externe, tandis que dans sa moitié t_6, la nervure est presque simple. Le tronc commun de t_3 et de t_6 est, dans la plupart

des cas, plus long que dans les autres espèces ; les quelques fleurs qui possèdent ces deux nervures bien indépendantes confirment la bivalence de ce tépale. Parmi toutes les fleurs observées dans cette espèce, on peut noter la présence de périanthes hexamères avec 9 étamines (6 externes et 3 internes) et 3 carpelles : fleurs cycliques, régulières, où les tépales 3 et 6 sont totalement indépendants.

Etamines. — Le nombre des étamines dans ces fleurs varie de 5 à 8 (-9), l'androcée ayant la même disposition que dans le diagramme des fleurs pentamères si souvent rencontré chez les autres Polygonacées. Quelques anomalies ont cependant été constatées :

1) La paire d'étamines placée en face d'un tépale externe est remplacée par une étamine unique.

2) Souvent une des étamines internes est soudée à l'une des deux étamines d'une paire voisine (voir EE, fig. 20).

3) L'étamine opposée au tépale 4 est remplacée dans certains échantillons par 2 étamines : on trouve quelquefois un filet bi-nervé, ou bien alors 2 étamines complètes.

4) La 5me étamine externe qui se place entre les tépales 3-6 et 5 peut manquer. Ce fait correspond à celui signalé par GROSS pour le *Polygonum plebejum.*

Notons que les différentes variations signalées ci-dessus peuvent se produire simultanément dans une même fleur.

La fig. 20 montre à ce point de vue un cas particulièrement intéressant. Au premier coup d'œil on a l'impression d'une fleur pentamère avec 5 étamines épitépales, mais il faut noter que le filet de l'étamine opposée au tépale 4 est bi-nervé, cette étamine ayant emporté avec elle l'un des éléments de la paire voisine ; par leur position, leurs traces *f* le confirment. L'autre étamine de la paire reste seule et sa trace *f* est latérale par rapport à l^t. La cinquième étamine externe manque ; les étamines qui sont en face des tépales 3-6 et 5 se suivent et sont deux internes dont les traces sont superposées aux nervures principales *t* des tépales. Les filets de ces étamines sont nettement un peu plus longs et plus larges que ceux des étamines externes, ce qui permet de les distinguer assez facilement.

Pour EMBERGER, le *P. aviculare* appartiendrait à un groupe spécial de *Polygonum*, sans nectaires ; l'androcée externe manquerait tandis que les étamines internes auraient une tendance très nette au dédoublement. L'auteur se base sur le fait qu'on observe les étamines groupées assez régulièrement par paires devant les tépales, ces paires

étant l'homologue des étamines isolées. Il en conclut qu'une fleur normalement développée du *P. aviculare* devrait donc avoir 5 tépales et 10 étamines ; or de telles fleurs n'ont semble-t-il jamais été observées par l'auteur, ni citées dans la littérature. Dans la fig. 46 de son travail, EMBERGER montre le cas classique, une fleur pentamère à 8 étamines, avec 2 étamines en face du tépale 3, qu'il considère comme une seule paire. Ces étamines ont des filets, figurés exactement, de grandeurs différentes et il semble donc difficile de les interpréter comme les membres d'une seule et même paire. L'étude des traces *f* montre en effet que les 8 étamines sont réparties en 2 groupes : 5 externes et 3 internes, ce qui contredit son interprétation.

LAUBENGAYER indique 6 traces fines arrangées par paires et placées devant les tépales externes, puis, à un niveau légèrement supérieur, deux autres traces destinées aux étamines internes. Une telle disposition (6 externes et 2 internes) est en contradiction avec les observations faites dans ce travail, qui montrent que les fleurs à 8 étamines, les plus courantes, ont un androcée disposé en 5 externes et 3 internes. La présence de 6 étamines externes dans un périanthe pentamère est très rare, elle existe cependant chez le *P. cuspidatum*, dans une fleur où l'androcée est composé de 9 étamines (6 externes et 3 internes ; *cf.* fig. 31).

Ovaire. — L'ovaire a trois côtes innervées chacune par une trace *st* ; à la base de l'ovaire, ces traces *st* font un coude aigu, comme chez les *Eriogonum*, et remontent en face des traces *t* des tépales externes sans se souder cependant avec elles. Elles se terminent par une importante masse de cellules irrégulièrement lignifiées. Cette disposition particulière, comme celle des *Eriogonum*, semble avoir échappé à LAUBENGAYER. Il n'y a pas de médianes visibles, mais les traces *st*, aux $^2/_3$ de leur hauteur environ, forment une paire de latérales courtes qui s'éloignent à angle droit pour redescendre ensuite vers la base de l'ovaire.

Les 3 traces marginales, souvent mal visibles, sont très fines. Comme LONAY l'indique déjà dans son travail, tous ces faisceaux de l'ovaire « ne sont pas en continuité directe avec ceux de l'axe floral ». Certains détails de ces observations n'ont pas pu être confirmés ici, en particulier une soudure du faisceau placentaire à une trace marginale.

Bibliographie. — GROSS 1913 : 246-7, tab. 66 ; LONAY 1927 : 3 ; LAUBENGAYER 1937 : 334 ; EMBERGER 1939 a : 656.

Polygonum Hydropiper L.

(Fig. 21)

Matériel étudié. — *Polygonum Hydropiper* L., Vaud, les Grangettes près Villeneuve, 24.IX.1946, *Vautier 312* ; Genève, Onex, dans les graviers de l'Aire, 9.VIII.1947, *Vautier 403* ; Schaffhouse, Ermatingen, grève du lac, 25.VIII.1947, *Vautier 432* ; Zürich, Flaach, bords du Rhin, 26.VIII.1947, *Vautier 445* ;.

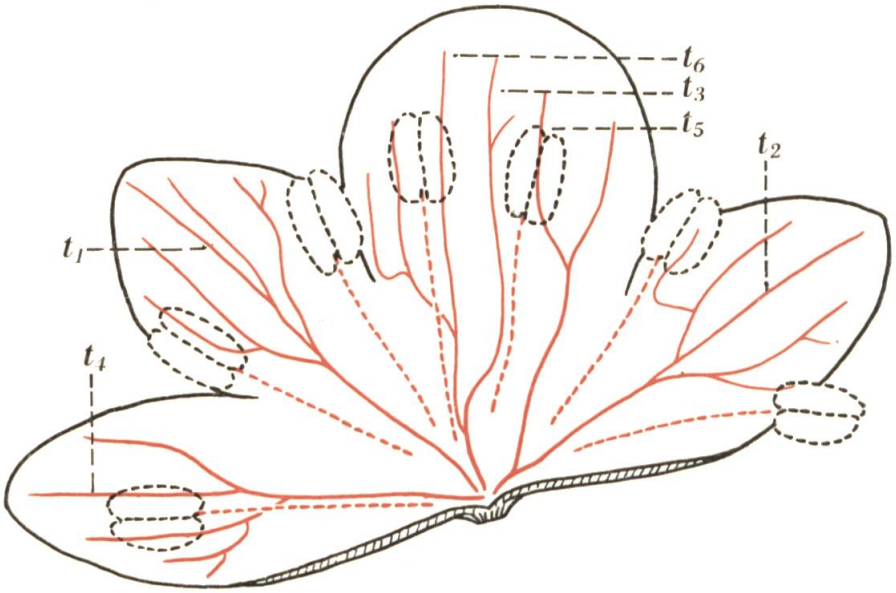

Fig. 21. — Fleur entière, mais sans ovaire, de *Polygonum Hydropiper*, avec périanthe fendu, montrant 4 tépales et 7 étamines (× 15)

Sur une centaine de fleurs de *P. Hydropiper* provenant de diverses stations suisses et dont la morphologie seule a été étudiée, on obtient les proportions suivantes :

28% de fleurs à 5 tépales et 6-8 étamines,
46% de fleurs à 4 tépales et 5-7 étamines,
25% de fleurs à 3 tépales et 5-8 étamines,
1% de fleurs à 2 tépales et 6 étamines,

c'est-à-dire que moins de la moitié des fleurs ont 4 tépales, nombre qu'on attribue généralement à cette espèce.

La vascularisation du *P. Hydropiper* ressemble à celle des autres *Polygonum* de la section.

La fig. 21 montre le cas d'une fleur à 4 tépales et 7 étamines. Le tépale opposé au 4me est, comme chez le *P. lapathifolium*, le résultat

d'une soudure : il est innervé par les traces t_3 et t_5 ; t_3 est indépendant, bifide (donc représentant t_6 et t_3), tandis que t_5 est lié à t_2.

Les 7 étamines sont réparties comme suit : 5 externes, dont 4 disposées par paires devant les tépales externes et une cinquième entre t_3 et t_5 ; 2 internes, la première superposée à t_4 et l'autre, sur le tépale trivalent, superposée à t_6.

Bibliographie. — LAUBENGAYER 1937 : 335.

Polygonum mite Schrank et **Polygonum minus** Hudson

Matériel étudié. — *Polygonum mite*, Genève, Croix-de-Rozon, bords de route, 24.VIII.1946, *Vautier 134* ; Vaud, Villeneuve, bords du lac, 24.IX.1946, *Vautier 285* ; Zürich, Flaach, bords du Rhin, 26.VIII. 1947, *Vautier* 449. — *P. minus*, Vaud, Villeneuve, bras du Vieux Rhône, 24.IX.1946, *Vautier 305-312* ; Tessin, Origlio, bord du lac, 26.VIII.1948, *Vautier 546* ; Tessin, Agno, le long des canaux près du lac, 25.VIII.1948, *Vautier 553-559*.

Les fleurs du *P. mite* ont montré une assez grande variabilité. Une centaine de fleurs, provenant d'échantillons d'une dizaine de stations suisses, ont été étudiées pour leur morphologie ; elles peuvent être groupées ainsi :

67% de fleurs à 5 tépales avec 5-8 étamines,
30% de fleurs à 4 tépales avec 4-7 étamines,
3% de fleurs à 3 tépales avec 5-6 étamines.

Le nombre des étamines est peu stable. C'est cependant la fleur à 5 tépales et 6 étamines qui est le mode le plus courant. Comme dans les autres espèces, il n'a pas été tenu compte, dans cette brève statistique, de la position des étamines ; ainsi, il peut y avoir plusieurs sortes de fleurs à 6 étamines dont les diagrammes ne sont pas superposables.

L'étude de la vascularisation chez ces deux espèces ne montre rien de nouveau à signaler. Les traces vasculaires se comportent comme dans l'espèce *P. Persicaria*. Le tépale 3-6 des fleurs pentamères est aussi bivalent.

L'ovaire est à 2 ou 3 côtes.

Les fleurs du *P. minus* ont un périanthe constitué assez régulièreeent de 5 pièces et le nombre des étamines varie entre 5 et 8, le chiffre le plus fréquemment observé étant 6, soit 5 externes et 1 interne.

Il arrive dans quelques fleurs qu'une ou deux étamines avortent et ne soient plus représentées que par de courtes languettes stériles.

Polygonum amphibium L.

(Fig. 22)

Matériel étudié. — *Polygonum amphibium* L. (forme aquatique), Lac de Bret, Vaud, 24.VIII.1946, *Vautier 174* ; 28.V.1947, *368 et 369*. — *P. amphibium* (forme terrestre), embouchure du Buron, Yverdon, 31.VIII.1946, *Vautier 177 et 178*.

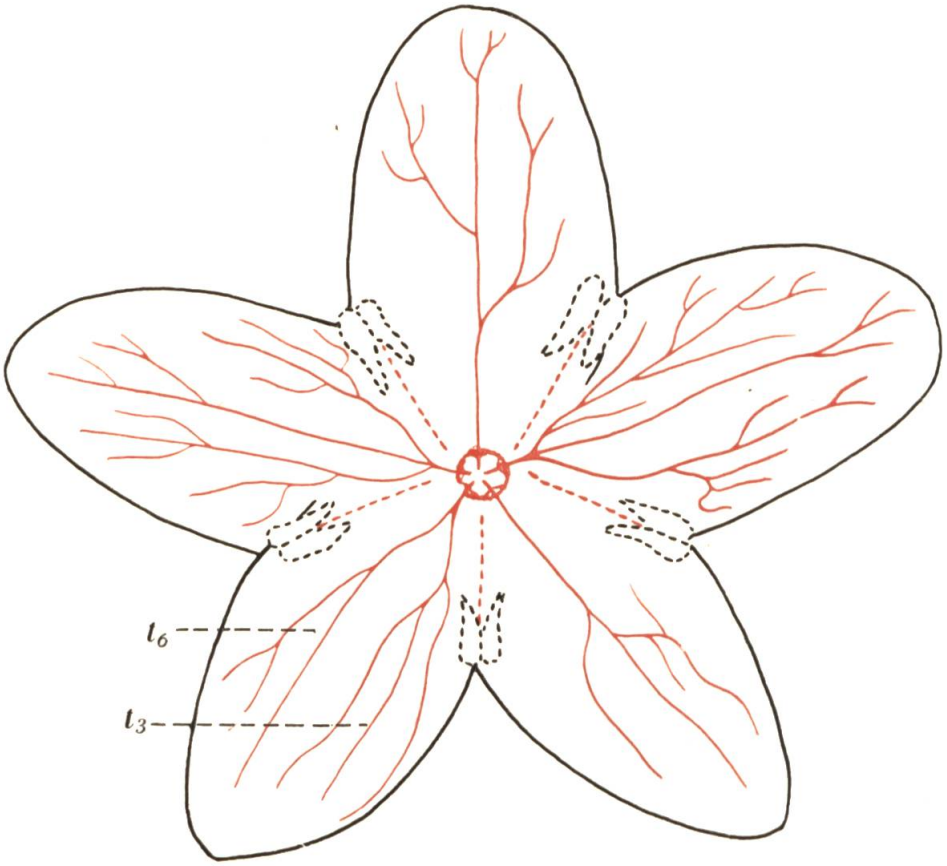

Fig. 22. — Fleur femelle de *Polygonum amphibium* avec étamines avortées (× 10)

Pédicelle et périanthe. — Dans le pédicelle, les faisceaux sont généralement au nombre de 4 à 5 ; ils traversent la plaque de l'articulation qui se trouve à la base du périanthe même, puis s'étalent ensuite en un plexus d'où partent les traces *t* destinées aux tépales. A ce niveau, ils émettent de petites branches qui se soudent en un anneau comme dans le *P. Bistorta*.

Les fleurs de *P. amphibium* sont dimorphes comme l'indique KNUTH (ou, plus exactement, unisexuées par avortement) et leur mode de vascularisation est semblable à celui des *P. Bistorta*. Le *P. amphibium* possède lui aussi des fleurs montrant un tépale 3 bivalent avec deux nervures principales. Cependant, aucun cas de fleur à 6 tépales n'a été noté.

Etamines. — Le *P. amphibium* ne possède que 5 étamines externes : deux paires opposées aux deux tépales externes et une cinquième étamine qui se place entre les tépales 3 et 5. Le verticille interne a complètement disparu sans laisser de traces vestigiales. Dans les fleurs mâles, les filets sont plus longs que le périanthe et les anthères bien développées mesurent 1,5 mm. de longueur en moyenne, tandis que dans les fleurs femelles les filets sont très courts et les anthères stériles n'atteignent que la moitié de la dimension des anthères normales.

Ovaire. — Dans cette espèce, l'ovaire a toujours une forme lenticulaire avec deux côtes seulement, innervées chacune par une trace *st* qui se continue jusqu'au bout des deux styles exserts. Ces deux côtes sont placées chacune en face d'un des tépales externes et c'est la trace *st*, alternant avec les tépales 3 et 5, qui manque.

Le faisceau funiculaire droit et court s'allonge avec le développement de l'ovaire et finit par rencontrer, comme dans l'ovaire du *P. alpinum*, un cône de cellules irrégulières reposant au niveau de l'anneau du plexus. Chaque face de l'ovaire est innervée par deux traces marginales *m* égales et parallèles, ou bien par une seule trace très rapidement bifide.

Bibliographie. — KNUTH 1899 : 352 ; LAUBENGAYER 1937 : 334.

Polygonum Persicaria L.

(Fig. 23)

Matériel étudié. — *Polygonum Persicaria* L., Genève, Collex-Bossy, bords d'un fossé, 20.IX.1946, *Vautier 251* ; Genève, Chougny, bords de route, 29.IX.1946, *Vautier 261 et 264* ; Vaud, Noville près Villeneuve, dans un champ cultivé, 24.IX.1946, *Vautier 272*. — Plus de nombreux échantillons, non soumis à un traitement éclaircissant et provenant de 24 stations suisses.

Périanthe. — Une première étude morphologique, faite sur 200 fleurs de *P. Persicaria*, a révélé que le périanthe est constitué de 5 pièces dans le 80% des cas et que le nombre des étamines varie de

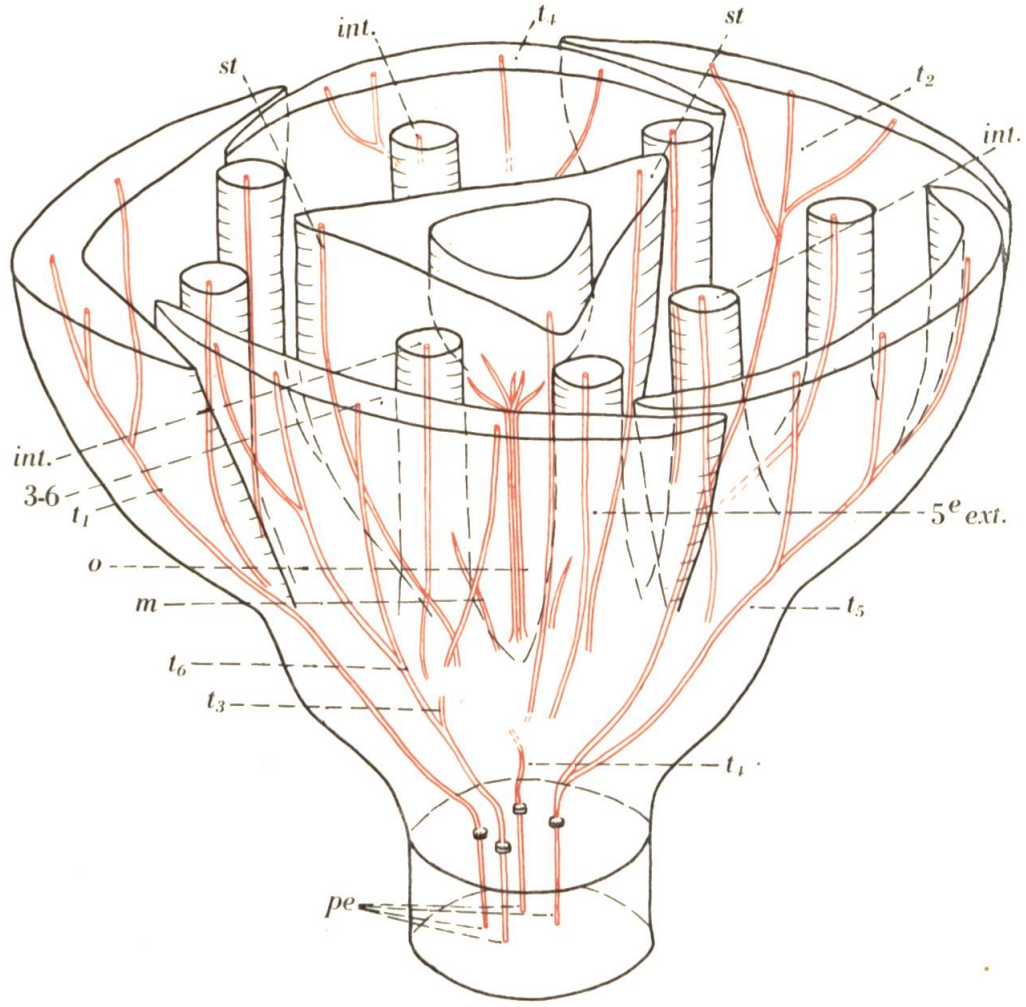

Fig. 23. — Reconstitution d'une fleur complète de *Polygonum Persicaria* montrant la disposition générale du squelette vasculaire (× 50)

5 à 8, le diagramme le plus courant étant celui d'une fleur à 5 tépales et 6 étamines. Les autres cas sont représentés par des fleurs à 4 tépales avec 6 ou 7 étamines (10%) et par une série de fleurs dont les diagrammes sont tous différents les uns des autres. Ils varient par le nombre et la disposition des étamines (4 à 7) et des tépales (3 à 5) ; on constate souvent la présence de soudures supplémentaires entre tépales et même quelquefois l'absence totale d'un tépale interne ; le réceptacle gardant sa forme et ses dimensions, il est alors comme coupé au niveau où les lobes du périanthe se séparent.

Au point de vue de leur vascularisation, ces fleurs (*cf.* fig. 23) présentent un schéma très semblable à celui du *P. lapathifolium* à 5 tépales. Notons cependant que les nervures *t* des tépales sont plus

ramifiées, que les terminaisons en ancres n'existent pas ici, mais on trouve souvent en revanche des anastomoses entre les petites latérales.

Les fleurs à 3 carpelles sont assez fréquentes, on en compte en moyenne 1 sur 7.

Bibliographie. — LAUBENGAYER 1937 : 335 et 336.

Polygonum lapathifolium L.

(Fig. 24 et 25)

Matériel étudié. — *Polygonum lapathifolium* L. Genève, ancien marais de Rouëlbeau, 18.V.1946, *Vautier 14-38* ; Genève, embouchure du Vengeron, 28.VIII.1946, *Vautier 188 et 190* ; Idem, 28.V.1947, *Vautier 361* ; Genève, terrains vagues, bord du lac, Ruth, 20.VII.1947, *Vautier*

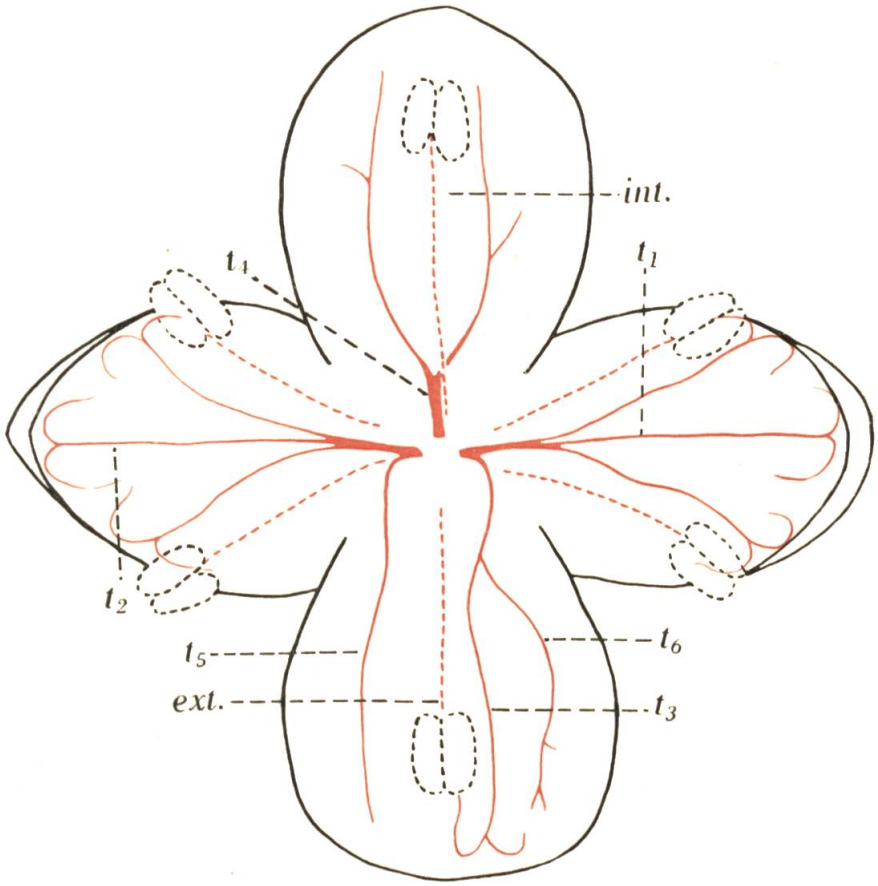

Fig. 24. — Fleur de *Polygonum lapathifolium* L. avec une vascularisation asymétrique mettant en évidence la double origine du tépale opposé au 4me (× 15)

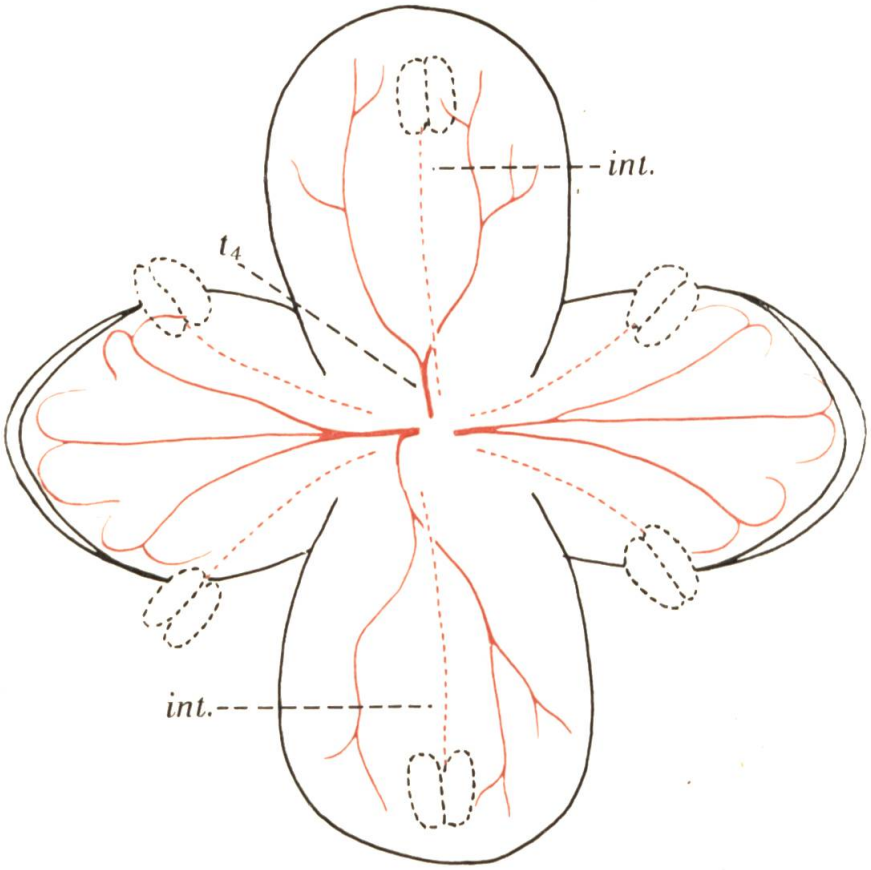

Fig. 25. — Fleur de *Polygonum lapathifolium* de type dimère (× 15)

392 et 394 ; Vaud, Yvonand, 31.VIII.1946, *Vautier 206* ; Vaud, Les Grangettes près Villeneuve, 24.IX.1946, *Vautier 275-284* ; Schaffhouse, Mannenbach, 25.VIII.1947, *Vautier 420* ; Zurich, Rafz, 26.VIII. 1947, *Vautier 454* ; Tessin, Agno, 28.VIII.1948, *Vautier 564* ; cultivé au Jardin botanique de Genève, graines provenant de Rouen, *Vautier 59*. — Plus de nombreux échantillons non soumis au traitement éclaircissant, provenant d'une vingtaine de stations suisses et dont la morphologie seule a été étudiée.

Pédicelle et périanthe. — Dans le pédicelle, il y a en règle générale trois groupes de faisceaux correspondant à t_1, t_2 et t_4. Dans leur disposition en triangle sur la plaque de l'articulation, l'angle obtus a son sommet au faisceau du tépale 4. Plus rarement, on trouve deux groupes de faisceaux seulement et, dans ces cas, t_4 est soudé à la trace d'un des deux tépales externes. Quelques fleurs à 5 tépales ont montré une nervure t_3 indépendante et comme elle traverse la plaque de l'articulation, 4 points en trapèze apparaissent sur les coupes.

LAUBENGAYER, qui n'a vu, on se rappelle, que des fleurs à 4 tépales, trouve pourtant sur ses coupes 4 traces et non trois, dont deux sur une coupe ovale aux extrémités d'un long diamètre et deux autres aux extrémités d'un petit diamètre oblique sur le grand axe. Ces faisceaux se redresseraient plus haut, équilibrant leur distance. Il semble donc que cet auteur ait vu une fleur exceptionnelle, ou bien qu'il ait coupé plus haut que le point de départ commun de t_3 et t_1, point de jonction qui semble lui avoir échappé complètement.

En dessus de l'articulation et avant de partir dans les tépales, les faisceaux *pe* s'élargissent considérablement et forment un plexus richement vascularisé.

Les flores consultées n'indiquent pas en général le nombre des tépales du *P. lapathifolium* mais groupent cette espèce dans les clefs avec d'autres espèces possédant 5 tépales. HEGI pourtant précise : « Perianth 5-spaltig » et EICHLER montre un diagramme pentamère ; or toutes les plantes observées au cours de ce travail et provenant d'un trentaine de stations différentes de Suisse, présentent une majorité constante de fleurs à 4 tépales. Cette étude statistique sur 500 fleurs peut se résumer ainsi :

82% de fleurs à 4 tépales et 6 étamines,
9% de fleurs à 5 tépales et 6 étamines,
9% de fleurs à 3, 4 ou 5 tépales et un nombre d'étamines autre que 6, présentant quelquefois au périanthe des soudures supplémentaires qui réduisent artificiellement le nombre des tépales. Il vaudrait la peine d'étudier hors de Suisse si la prépondérance du chiffre 4 persiste et s'il n'y aurait pas là un caractère de plus à utiliser pour distinguer le *P. Persicaria*, généralement à 5 tépales, du *P. lapathifolium* qui serait généralement à 4 tépales. Notons aussi que les fleurs examinées par LAUBENGAYER avaient 4 tépales, que le diagramme de GROSS est tétramère et que MEISNER in *DC. Prodr.* indique « calyce 4-5 partito ».

Les fleurs du *P. lapathifolium* possèdent un type de vascularisation semblable au schéma classique du genre, mais montrant souvent les étapes d'une simplification qui peut aller très loin. Les tépales externes 1 et 2 ont une nervure principale *t* et une paire de latérales l_t qui, toutes trois, ont des terminaisons bifides avec des branches recourbées en arrière à la façon d'une ancre. La nervure t_4 est peu ramifiée, elle présente le plus souvent deux branches symétriques. La nervation du tépale placé en face est plus variée ; ce tépale peut avoir 2 modes de vascularisation :

a) 2 nervures d'origine différente (*cf.* fig. 24), l'une reliée au tépale 1, bien développée et dont la trace principale se termine en ancre (ce qui indique son appartenance au tépale 3, externe) et l'autre, moins importante, reliée au tépale 2, représentant tout ce qui reste du tépale 5.

On peut conclure de ces faits que le tépale en question représente les tépales 3 et 5, ou même les tépales 3-6 et 5 ; l'analogie avec les fleurs pentamères et les terminaisons particulières des traces appartenant au tépale externe permettent de désigner avec certitude les tépales.

Les fleurs à 5 tépales ont montré le même mode de vascularisation que les fleurs tétramères du type figuré en A, mais naturellement les tépales 3 et 5 sont indépendants l'un de l'autre.

b) une seule nervure bi- ou trifide (*cf.* fig. 25). Ces fleurs à 4 tépales sont d'un type dimère parfaitement symétrique. Il semble que dans ce cas tout le territoire des tépales 3 et 6 manque, comme chez l'*Atraphaxis spinosa*.

Etamines. — Dans le cas général indiqué en *a* (*cf.* fig. 24), les fleurs de cette espèce ont habituellement 6 étamines, dont 5 externes, 4 groupées par paires opposées aux 2 tépales externes, la cinquième externe (indiquée ext. sur la figure) placée au milieu du tépale 3-5, entre t_5 et t_3 et une sixième interne (indiquée int. sur la figure) superposée à t_4. Cette disposition est conforme au schéma fondamental des fleurs pentamères ayant 8 étamines, mais avec cette restriction qu'ici les tépales 3-6 et 5 sont soudés et que les étamines internes opposées aux tépales 5 et 6 manquent.

Dans quelques rares fleurs, la cinquième étamine externe manque ; par contre on trouve une deuxième étamine interne en position latérale sur le tépale et placée devant la trace t_5. Dans ces cas, les 6 étamines sont alors réparties en 4 externes et 2 internes, comme on le trouve aussi dans le type dimère (*cf.* fig. 25).

Ainsi donc, on a, dans un androcée hexamère, 2 sortes d'étamines devant le tépale opposé au quatrième : tantôt c'est une cinquième externe, tantôt c'est une deuxième interne, ce qui confirme le fait que ce tépale est, chez le *P. lapathifolium*, tantôt un produit de condensation des tépales 3-6-5, tantôt le tépale 5 seulement, tout le territoire 3-6 manquant.

Variations de l'androcée. — Le nombre des étamines, dans les fleurs étudiées, varie entre 4 et 7. Dans les échantillons à 7 étamines, l'androcée est composé de 5 externes et de 2 internes. La diminution du nombre des étamines provient quelquefois de la disparition de l'étamine opposée au tépale 4 ou du fait qu'une paire d'étamines placée normalement en face d'un tépale externe est remplacée par une seule. Il faut dire aussi que lorsqu'une soudure des tépales se présente, elle entraîne souvent avec elle la disparition d'un membre de l'androcée.

Ovaire. — Il est de forme lenticulaire, à deux côtes, innervées chacune par une trace *st* placée en face des tépales externes. Ces deux traces prennent naissance au-dessus du plexus sans se souder avec lui ;

dans les fleurs adultes celui-ci s'entoure d'un manchon de cellules pigmentées qui gêne beaucoup la lecture. Le faisceau du placenta est droit et, comme dans les autres espèces, semble ne se relier que tardivement au plexus. Chaque face de l'ovaire présente deux fines traces marginales *m* parallèles et parfois ramifiées.

Variations du gynécée. — Sur le grand nombre de fleurs vues, quelques-unes seulement (à 4 ou à 5 tépales) ont présenté un ovaire à 3 côtes, la troisième trace *st* occupant, comme dans les autres *Polygonum*, une position intermédiaire entre t_3 et t_5. Ceci est encore un indice de plus d'une dérivation à partir du type à 5 tépales, 8 étamines et 3 carpelles.

Bibliographie. — MEISNER 1856 : 119 ; EICHLER 1878 : 72, fig. 30 f ; DAMMER 1893 a : 28 ; HEGI 1910 : 199, tab. 93, fig. 4 a ; GROSS 1913 : 248, fig. 80 ; LAUBENGAYER 1937 : 335 ; BINZ et THOMMEN 1941 : 122.

Polygonum orientale L.

Matériel étudié. — *Polygonum orientale* L. Tessin, Gordola, terrain de remblai humide, 4.IX.1948, *Vautier 576* ; Haute Savoie, environs de Viuz-en-Sallaz, bord de route près d'un jardinet, 23.IX.1948, *Vautier 580*.

Pédicelle et périanthe. — Le pédicelle présente 5 faisceaux *pe* qui se resserrent parfois en trois groupes. Comme dans les autres espèces, ils traversent la plaque de l'articulation à la base du périanthe et forment un peu au-dessus un plexus sans anneau complémentaire (*cf. P. Bistorta*).

La vascularisation des fleurs du *P. orientale* ressemble beaucoup à celle du *P. Bistorta*. Elles ont 5 tépales innervés chacun par une trace principale simple dans le quart inférieur de son parcours, puis flanquée d'une paire de latérales ramifiées à leur tour. Le tépale 3 ne présente pas, dans cette espèce, de signes réguliers de bivalence. Dans la plupart des fleurs, en effet, les traces vasculaires de ce tépale offrent une disposition identique ou presque à celle des autres pièces du périanthe. Quelquefois cependant, t_3 est un peu plus épaisse que les autres traces *t*. Dans de rares cas seulement, on voit une petite nervure supplémentaire, simple en général, partir du tronc de t_3 en-dessous des latérales normales, pour innerver le bord du tépale du côté du tépale 1 ; comme cette trace occupe la place de t_6, on peut le considérer comme le seul vestige du 6me tépale et en conclure que ce sixième tépale a complètement disparu, dans tous les autres cas, sans laisser de trace, bien que la position du tépale reste externe-interne.

Etamines. — Cette espèce a un nombre d'étamines remarquablement stable, soit 7, comprenant 5 étamines externes et deux internes placées devant les tépales 4 et 5. La troisième interne manque ; il est intéressant de constater que si elle existait, elle devrait se trouver devant la nervure bivalente de t_{3-6}. Mais ici, comme le fait a été signalé plus haut, t_6 semble le plus souvent absent ou ne laisse de trace vestigiale que dans de rares échantillons. L'étamine interne et la nervure correspondante ne se seraient donc pas développées.

Deux fleurs seulement sur une cinquantaine ont montré un androcée hexamère, l'étamine interne, opposée au tépale 5, étant absente.

Les écailles nectarifères sont extrêmement bien marquées ; il y en a 7 que l'on trouve régulièrement disposées entre les filets des 7 étamines. Toutes ces écailles sont simples sauf celle placée en face de t_3 qui est parfois bilobée ; mais ce fait paraît très rare. Le sillon formé sous l'échancrure semble indiquer la place de la 8me étamine manquante.

Ovaire. — L'ovaire à deux côtes possède 2 traces *st* qui se prolongent dans les deux styles soudés à leur base. Chaque face de l'ovaire est innervée par une trace marginale *m* qui se divise en 4 ou 5 rameaux, eux-mêmes quelquefois ramifiés. Le cordon placentaire paraît maigre par rapport à la grandeur de l'ovaire.

Bibliographie. — EICHLER 1878 : 72, fig. 30 E ; LAUBENGAYER 1937 : 337.

Polygonum Bistorta L. **et Polygonum viviparum** L.

(Fig. 26)

Matériel étudié. — *Polygonum Bistorta* L., Cresta, val d'Avers, Grisons, juillet 1946, *Vautier 81-97* ; Maloggia, Val Bregaglia, Grisons, juillet 1946, *Vautier 108-116* ; Casaccia, val Bregaglia, Grisons, juillet 1946, *Vautier 117-118.* — *P. viviparum* L., Grisons, Engadine, Sils-Maria, juillet 1946, *Vautier 98-107.*

Pédicelle et périanthe. — Il y a en général, dans le pédicelle des fleurs du *P. Bistorta*, 4 faisceaux qui traversent l'articulation, placée ici à la base même du périanthe. Les faisceaux continuent leur course dans les tépales, l'un d'entre eux se divisant en deux traces *t* pour innerver les tépales 2 et 5. Des modifications dans la disposition et le nombre des faisceaux du pédicelle peuvent se présenter : on en rencontre quelquefois 5, ou bien la trace du tépale 4 est à cheval entre t_1 et t_2, comme le fait est indiqué pour le genre *Fagopyrum*, mais ces différentes possibilités paraissent ne pas avoir de répercussion dans la morphologie florale. Au niveau du plexus, chaque faisceau tend à s'étaler et fournit

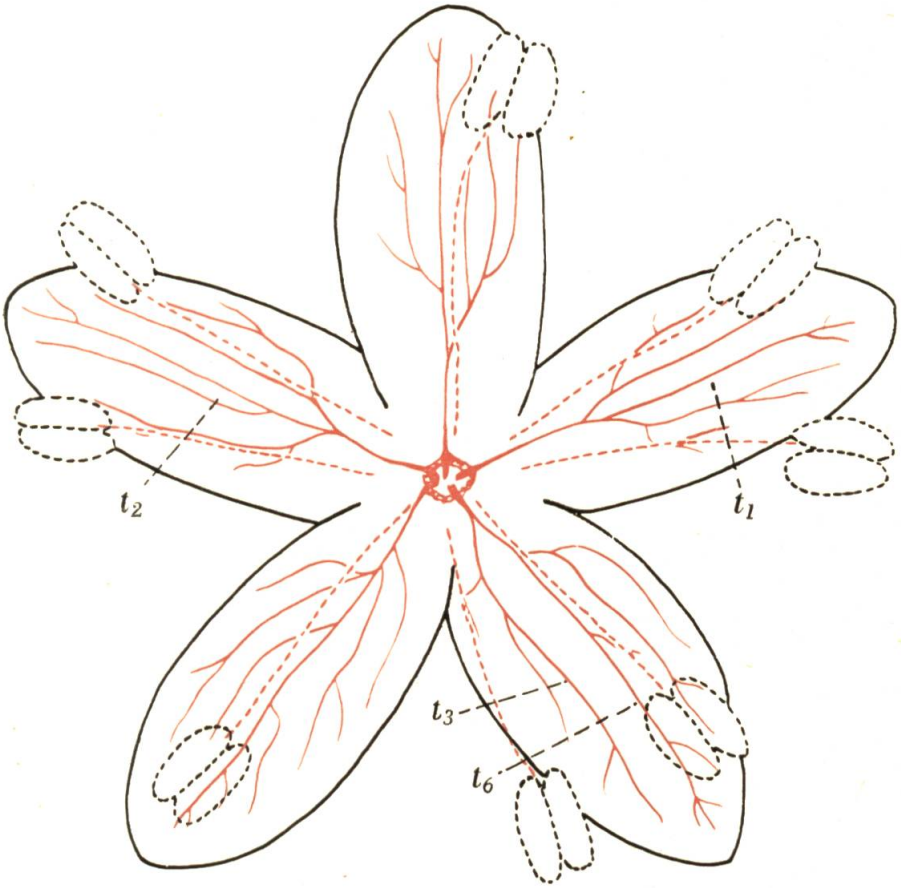

Fig. 26. — *Polygonum Bistorta* L., fleur normale à 5 tépales (× 12)

de petites branches irrégulières qui s'écartent et finissent par rencontrer celles du faisceau voisin pour former entre les traces *t* une sorte de couronne. Il arrive assez souvent qu'elle ne soit pas complète, c'est-à-dire qu'une section manque ; dans ce cas, les nervures t_1 et t_3 par exemple ne sont pas reliées. Ceci semble n'avoir pas une grande importance et aucun fait n'a permis d'établir une règle générale.

Les fleurs du *P. Bistorta* ont 5 tépales innervés chacun par une trace principale qui, vers le quart inférieur de son parcours, donne une première ramification latérale suivie de 1, 2 ou 3 autres ; les deux dernières sont en général de moindre importance. Ces latérales peuvent se diviser à leur tour et donner les branches parallèles à la nervure principale *t* des tépales.

Le tépale 3 présente assez régulièrement l'anomalie suivante : sa trace est simple sur un très court trajet, puis elle se sépare en deux branches principales qui fourniront chacune ensuite des latérales. Cette division de sa trace initiale se fait bien au-dessous du niveau où les latérales des autres tépales quittent normalement la trace *t*. Ce tépale 3

est souvent un peu plus large (2,2 mm.) que les autres tépales internes (1,8-2 mm.), les tépales externes mesurant 1,6-1,8 mm. de largeur. Le fait de trouver régulièrement deux nervures principales dans ce tépale 3 et sa position particulière dans le diagramme (externe-interne) permettent d'y voir une soudure, celle des tépales 3 et 6, le tépale existant étant donc bivalent.

Etamines. — Les fleurs du *P. Bistorta* ont le plus souvent 8 étamines, 5 externes et 3 internes ; les trois étamines internes sont placées en face des tépales 3-6, 4 et 5 et les externes sont représentées d'une part par 4 étamines, une paire devant les deux tépales externes 1 et 2 (étamines dont les filets sont nettement latéraux par rapport à la trace *t* du tépale), et d'autre part par une cinquième étamine isolée entre les tépales 3 et 5 dont la trace prend naissance à côté de la nervure représentant le tépale 3 ; il semble que la soudure des tépales 3 et 6 ait entraîné la disparition de la seconde étamine de la paire. Si, mentalement, on restitue la paire entière et si l'on sépare 3 de 6, on obtiendra alors une fleur à 6 tépales et 9 étamines dont le diagramme est en tous points semblable à celui d'un *Eriogonum* ou d'un *Rumex.* On peut donc en conclure que la structure des fleurs du *P. Bistorta,* comme celle des autres espèces à 5 tépales, ne possède pas une disposition propre avec symétrie particulière, mais bien une structure dérivée d'un type à 6.

Les filets des étamines externes sont flanqués chacun, à gauche et à droite, d'une bosse nectarifère et l'on retrouve une très petite écaille glanduleuse entre les deux étamines des paires opposées aux tépales externes sans trace de vascularisation.

Variations de l'androcée. — Sur plus de deux cents fleurs observées, à peine une vingtaine d'anomalies dans le nombre des étamines ont été notées.

1) Plusieurs fleurs ont 7 étamines : celle qui manque est soit la cinquième externe isolée (fait assez rare), soit une des internes.

2) Dans trois autres fleurs, la paire d'étamines opposée au tépale 1 est remplacée par une seule dont la trace unique est superposée à *t*.

3) Une fleur à 4 tépales, les tépales 1 et 4 étant soudés, montre 6 étamines : l'étamine interne en face du tépale 4 manque et la paire opposée au tépale 1 est réduite à une seule étamine dont le filet, cependant, possède deux traces *f* parallèles. Ce fait montre bien qu'il y a eu ici non-dissociation des deux éléments de la paire.

4) D'autres fleurs ont présenté une anomalie dans la taille de leurs étamines. Un des filets est géant, une fois et demi plus long que les styles, et dépasse la longueur du périanthe normal. Il peut y avoir, dans la même fleur, d'autres étamines de grandeur normale et quelques-unes plus ou moins avortées.

Ovaire. — Il possède généralement 3 côtes, chacune d'elles étant innervée par une trace *st* qui ne donne pas de ramifications mais se poursuit dans les styles. Ces trois traces partent du même niveau ; elles sont séparées du plexus par une zone claire sans qu'il y ait de jonction avec lui. Le faisceau placentaire droit, souvent assez court, est relié, dans les fleurs dont l'ovaire est en voie de développement, par une série de cellules mal lignifiées qui forment comme une colonne dont la base repose sur le plexus. A ce stade, les trois côtes *st* restent toujours indépendantes. Les traces marginales *m* sont mal visibles ; on arrive cependant à distinguer dans quelques fleurs trois lignes courtes de cellules lignifiées.

Variations du gynécée. — Parmi les *P. Bistorta* récoltés en Engadine, quelques épis ont montré des fleurs anormales, une trentaine environ, avec un ovaire à 4 côtes innervées chacune par une trace *st*. La quatrième trace supplémentaire de ces ovaires se place régulièrement en face du tépale 4 ; l'étamine opposée à ce tépale est alors remplacée dans les deux tiers des cas par 2 étamines, tandis qu'elle reste normale et simple dans le troisième tiers. Ces fleurs présentent donc (8-) 9 étamines, dont 5 externes et (3-) 4 internes, adossées chacune à une des quatre faces de l'ovaire.

Deux cas plus spéciaux encore se sont présentés :

a) Fleur à 5 tépales, 9 étamines, 4 carpelles. La 9me étamine supplémentaire est placée entre les deux étamines de la paire opposée au deuxième tépale externe ; sa trace vasculaire se superpose à celle de t_2 tandis que celles de la paire normale sont latérales par rapport à t_2. En résumé, on trouve donc 3 étamines externes devant ce seul tépale.

b) Fleur à 6 tépales, 10 étamines, 4 carpelles. Au lieu du tépale 4 se placent deux tépales imbriqués possédant chacun une étamine opposée, interne, dont le filet se superpose à leur trace *t*. Entre ces deux tépales se trouve une étamine externe dont la disposition rappelle celle de la cinquième étamine isolée dans les diagrammes normaux. On pourrait se demander si elle ne représente pas la moitié d'une quatrième paire d'étamines opposée à un quatrième tépale externe absent.

Faut-il chercher à interpréter la structure de ces fleurs à 4 carpelles ou ne voir là qu'une anomalie ou un caprice de la nature ? On pourrait cependant se demander si les traces *st*, tout comme les traces des filets staminaux ou celles des tépales, seraient capables de se diviser, de se dédoubler. Si tel était le cas, la quatrième trace *st* de l'ovaire se trouverait alors en position latérale devant un des tépales externes et l'ovaire ne serait pas symétrique. Mais cette disposition ne s'est jamais présentée dans le matériel étudié.

La structure de ces fleurs, analogue à celle des *Calligonum* à 4 carpelles, peut s'expliquer par la théorie des territoires (*cf.* V, p. 324) si l'on imagine qu'un tel territoire est intervenu dans le plan trimère de ces fleurs, territoire comprenant : 2 tépales soudés en une pièce florale externe-interne qu'on peut appeler 4-8 (identique au tépale 3-6), 1 étamine externe, 1 tépale interne, 1 étamine interne et 1 carpelle.

Les fleurs du *P. viviparum* ont une vascularisation très semblable à celle du *P. Bistorta*. Le tépale 3 a également deux traces principales *t*.

Ces fleurs ont montré peu de variation dans le nombre de leurs pièces florales, mais par contre une tendance assez nette vers la zygomorphie, les tépales 1, 2 et 4 étant environ $^1/_3$ plus longs que les tépales 3-6 et 5.

Bibliographie. — GROSS 1913 : 249.

Polygonum alpinum All.

(Fig. 27)

Matériel étudié. — *Polygonum alpinum* All. cultivé au Jardin botanique de Genève, juin 1946, *Vautier 69* et *72* ; id. mai 1948, *Vautier 542*. — Pont-de-Nant, Vaud, Jardin botanique, juillet 1947, *Vautier 397*.

Pédicelle et périanthe. — Le pédicelle des fleurs, dans cette espèce, comporte en général 3 faisceaux qui, peu après avoir traversé l'articulation placée, comme dans le *P. Bistorta*, à la base même du périanthe, se partagent en plusieurs traces *t* pour innerver les tépales ; à noter que la trace d'un tépale externe quitte parfois les autres en-dessous du plexus.

Les fleurs du *P. alpinum* montrent le même type de vascularisation que celui du *P. Bistorta* (*cf.* fig. 26). Chaque tépale possède une nervure principale flanquée de branches latérales plus ou moins ramifiées. Le tépale 3-6 présente la même bivalence que dans le *P. Bistorta*, sa trace initiale se partageant très rapidement en deux principales avec latérales. L'interprétation de ce tépale particulier, qui serait donc le résultat d'une soudure des tépales 3 et 6, est ici confirmée par les faits. En effet, une vingtaine de fois, des fleurs à 6 tépales ont pu être observées ; dans tous ces cas, chaque tépale possède sa nervure principale qui lui est propre et le tépale 3 ne montre plus de trace profondément divisée, comme on peut le voir dans la figure qui illustre cette espèce. Une des fleurs observées montre une structure intermédiaire où le tépale 3, avec ses deux nervures principales bien développées, est nettement bifide, ceci mettant en évidence la soudure supposée.

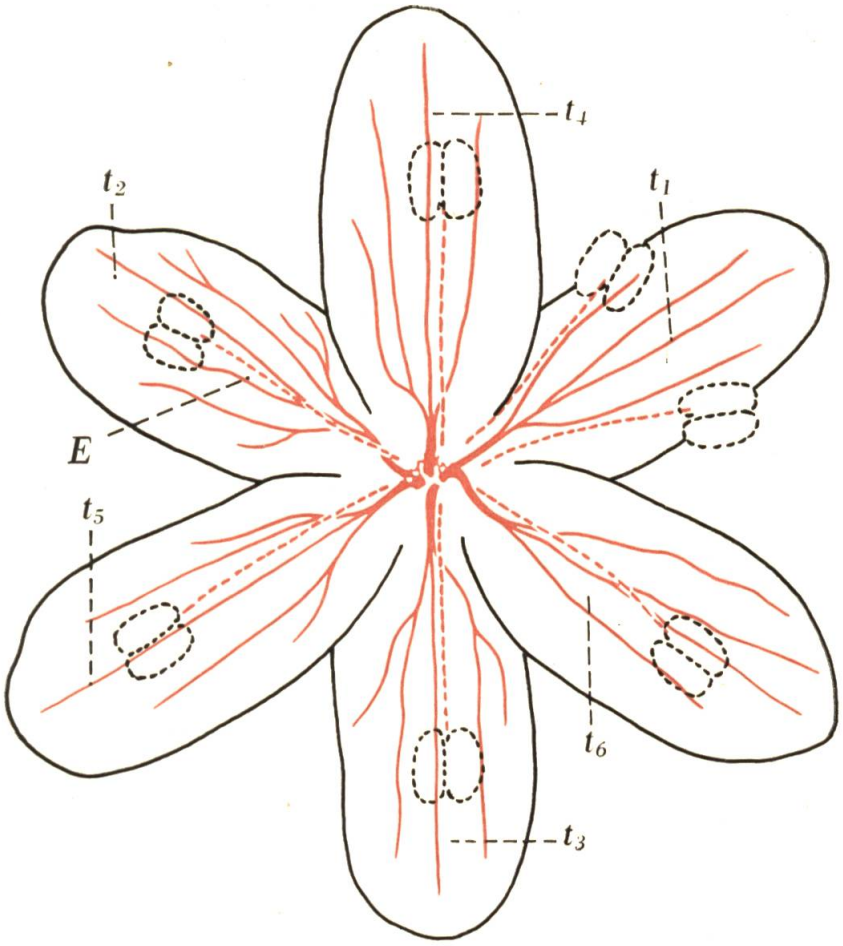

Fig. 27. — *Polygonum alpinum* All., fleur à 6 tépales et 7 étamines montrant une disposition exceptionnelle de l'androcée (× 12)

Variations du périanthe. — A côté des fleurs possédant 6 tépales et qui doivent être considérées comme normales, on note la présence de 5 fleurs possédant 7 tépales et un nombre d'étamines variant de 6 à 9. Ces fleurs ont 3 tépales externes, 3 internes et un septième qui se trouve dans une position intermédiaire, c'est-à-dire externe-interne. Cette position externe-interne, dont on ne retrouve la pareille que pour le tépale 3-6 bivalent des fleurs à 5 tépales, fait pressentir la bivalence du tépale 7 et par conséquent une structure plus complète ; on peut voir, par une telle disposition, l'intercalation dans la fleur d'un territoire supplémentaire.

Etamines. — Le *P. alpinum* a généralement 8 étamines (5 externes et 3 internes) disposées comme dans le schéma classique du genre. La base des filets est soudée au fond du réceptacle tapissé lui-même par une couche nectarifère qu'on pourrait presque appeler disque et dont le

bord fait saillie en émergences entre les filets staminaux détachés du périanthe à cet endroit. Les filets de toutes les étamines ont des traces *f* minces partant du fond du réceptacle et entièrement indépendantes.

Variations de l'androcée. — Cette espèce a montré un grand nombre de diagrammes différents qu'il serait inutile de décrire les uns après les autres. Notons cependant, sur une centaine de fleurs étudiées :

a) des fleurs à 7 étamines et 5 tépales (15 spécimens) ou 6 tépales (6 spécimens), c'est-à-dire qu'à la place de la paire communément opposée aux tépales externes 1 ou 2, on trouve une seule étamine (*cf.* fig. 27, E).

b) 9 spécimens à 5 tépales et 5 spécimens à 6 tépales possèdent 6 étamines seulement, 3 internes et 3 externes, les trois paires habituelles étant toutes réduites à des demi-paires. Une fleur de ce type a présenté un fait particulier : devant le tépale 5, le filet de l'étamine est double, il possède deux traces *f*, l'une appartenant à une étamine interne opposée à t_5 et l'autre placée entre les tépales 3 et 5 et correspondant à la 5me étamine externe. Si les étamines de ces fleurs appartiennent réellement à deux verticilles différents, on constate que ce fait ne les empêche pas de se souder.

Ovaire. — Les ovaires sont en forme de pyramide à trois faces presque aussi larges que hautes. Chaque côte est innervée par une trace *st* qui part au-dessus du plexus sans présenter de jonction avec lui. A ce niveau on voit quelquefois des éléments des faisceaux s'isoler et s'arrêter net ; le centre du plexus est occupé, dans les fleurs adultes, par une zone de cellules lignifiées trapues et très souvent isolées les unes des autres. Leur ensemble prend la forme d'un cône dont la base part du plexus et dont le sommet pointe vers le faisceau placentaire, mais en reste séparée, dans les ovaires jeunes, par une zone claire. Dans des fleurs où l'ovaire est plus développé, cône et faisceau placentaire se rejoignent et forment une seule colonne qui ressemble à celle des ovaires du *P. Bistorta*. Les traces marginales *m* sont minces et courtes et leur point de départ se fait à un niveau nettement supérieur à celui des trois traces *st*.

Polygonum Convolvulus L. **et Polygonum dumetorum** L.
(Fig. 28)

Matériel étudié. — *Polygonum Convolvulus*, Genève, Chougny-Vandœuvres, champ labouré, 23.IX.1946, *Vautier 334* et *342*, Genève, Jardin botanique, spontané dans terrain en friche, 28.V.1949; *Vautier 595*. — *P. dumetorum*, Genève, Chougny-Vandœuvres, dans une haie, 23.IX.1946, *Vautier 347* ; Genève, Jardin botanique, spontané, grimpant sur un mur, 2.X.1948, *Vautier 586*.

Le *P. Convolvulus* se distingue du *P. dumetorum* par ses tépales externes cucullés, à surface rugueuse couverte de papilles et par l'absence de péricladium qui fait que l'articulation du pédicelle (court lui-même) se trouve peu au-dessous de la naissance des tépales.

Chez le *P. dumetorum*, au contraire, les fleurs ont un épiderme lisse, et les tépales externes ont une crête développée en aile plus ou moins large. Le pédicelle, court, se prolonge au-dessus de la plaque articulaire en un péricladium aussi long que le périanthe lui-même.

Dans ces deux espèces, le périanthe est généralement composé de 5 pièces et le nombre des étamines est assez constant : on en trouve 8, soit 5 externes et 3 internes. L'androcée présente peu de variations ou de cas particuliers ; on peut noter que la paire d'étamines placée en face des tépales externes 1 et 2, est remplacée quelquefois par une étamine unique, comme c'est le cas dans les autres espèces.

Vascularisation. — Au point de vue de leur vascularisation, l'étude de ces deux espèces n'apporte aucun fait vraiment nouveau. Leur nervation florale rappelle beaucoup celle du *P. baldschuanicum*. Signalons pourtant que la bivalence du tépale 3-6, déjà observée par GEITLER, est particulièrement nette, les traces t_3 et t_6 étant séparées très rapidement, légèrement au-dessus du niveau du plexus. On constate même, mais ceci plus rarement, que tout en appartenant au même tépale, t_3 est entièrement indépendant tandis que t_6 dépend de t_1, exactement comme, dans d'autres cas ou d'autres espèces, t_5 est lié à t_2. En outre, GEITLER a minutieusement observé l'épiderme des tépales : les externes seraient papilleux, les internes lisses et le tépale 3-6 serait mi-parti, rugueux sur sa moitié 3 (externe) et lisse sur sa moitié 6 (interne).

Ces deux espèces sont donc un matériel excellent pour démontrer l'existence du sixième tépale soudé en réalité au troisième.

Altérations du diagramme chez le P. Convolvulus. — Un certain nombre de plantes de cette espèce, récoltées au Jardin botanique de Genève en juin 1949 sur un terrain traité avec une hormone herbicide (Yerbicid Siegfried), ont présenté une proportion étonnante de formes anormales mais montrant probablement ce que ces plantes sont capables de produire si leur biologie est troublée de façon violente.

Le cas le plus remarquable dans ces anomalies est celui où le périanthe tout entier est soudé en un seul tube jusqu'au bout des lobes tépalaires (on n'observe qu'une coupure, courte, après un tépale externe). La vascularisation des tépales permet cependant de faire la distinction entre externe et interne. Cette morphologie particulière rappelle celle du *P. tubulosum* Boiss. dont le périanthe est tubuleux.

Peut-être moins remarquables, mais tout aussi intéressantes sont les fleurs à 2 ou 3 tépales, mono- ou polyvalents, disposés de façon

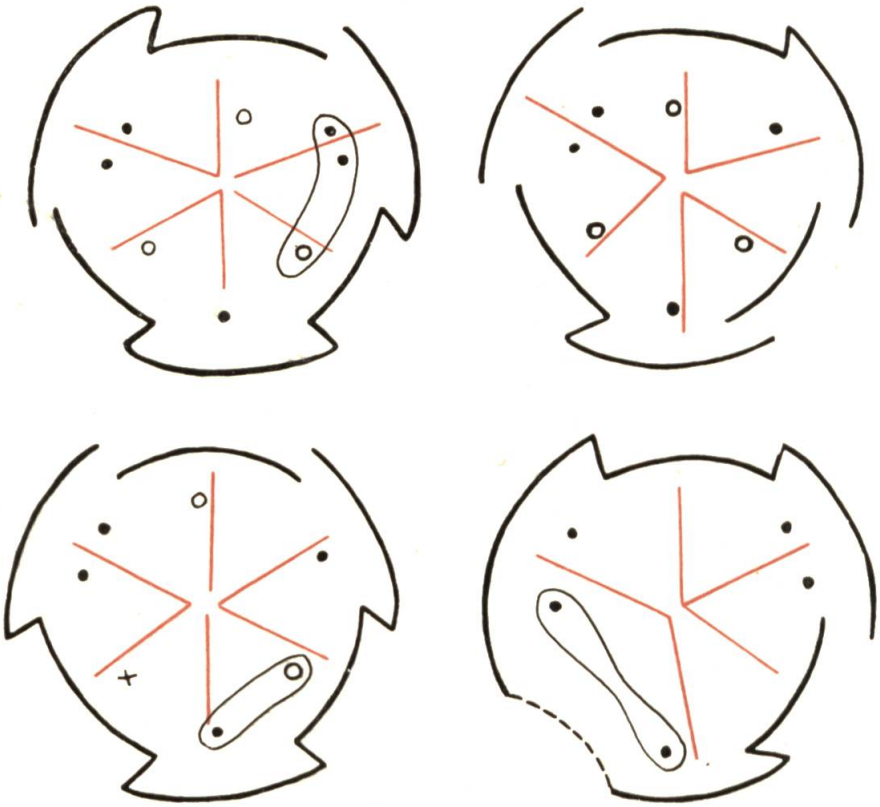

Fig. 28. — Altérations du diagramme chez le *Polygonum Convolvulus*.

variable. On trouve un fait analogue chez le *P. Hydropiper*. Les soudures entre tépales apparaissent souvent entre membres appartenant théoriquement à des territoires différents ; la construction squelettique ne s'accorde pas nécessairement à la morphologie externe du périanthe : les soudures et les divisions des traces vasculaires ne correspondent pas toujours aux soudures et aux divisions des tépales.

Les étamines également peuvent montrer des degrés inattendus de soudure. Exemple : 10 traces staminales *f* en une seule couronne fragmentée en 4 groupes dont un seul correspond à 5 étamines externes et internes.

Dans plusieurs cas, on note encore la présence de territoires, le plus souvent partiels, qui se sont intercalés dans la fleur. En comparant au schéma à 3 territoires complets, on a trouvé :

— un carpelle supplémentaire, avec 6 tépales dont un est trivalent ;

— un tépale externe supplémentaire, avec un nombre d'étamines supérieur à 8 comme dans l'exemple cité plus haut ;

— un tépale interne manquant, ce qui amène la position côte à côte de 2 tépales externes et une diminution du nombre des étamines.

Les quelques dessins qui précèdent (*cf.* fig 28) montrent la disposition curieuse des diagrammes de ces fleurs ; les rayons indiqués en rouge à l'intérieur des figures représentent les traces vasculaires et leur soudure au niveau du plexus, tandis que les ronds, les points et les croix indiquent la place des étamines.

Bibliographie. — GEITLER 1929 : 229.

Polygonum baldschuanicum Regel

(Fig. 29 et 30)

Matériel étudié. — *Polygonum baldschuanicum* Regel cultivé au Jardin botanique de Genève, 20.VIII.1948, *Vautier 538* ; Italie, Lombardie, Lanzo, 4.IX.1948, *Vautier 575*.

Périanthe. — Les fleurs de cette espèce sont plus grandes que celles du *P. cuspidatum* ; elles mesurent, péricladium compris, 12 mm. environ de longueur mais leur mode de vascularisation est identique.

La bivalence du tépale 3-6 est ici bien marquée ; morphologiquement, il est plus large que les autres tépales externes et formé de deux moitiés inégales comme chez le *P. cuspidatum*. Cette asymétrie a déjà

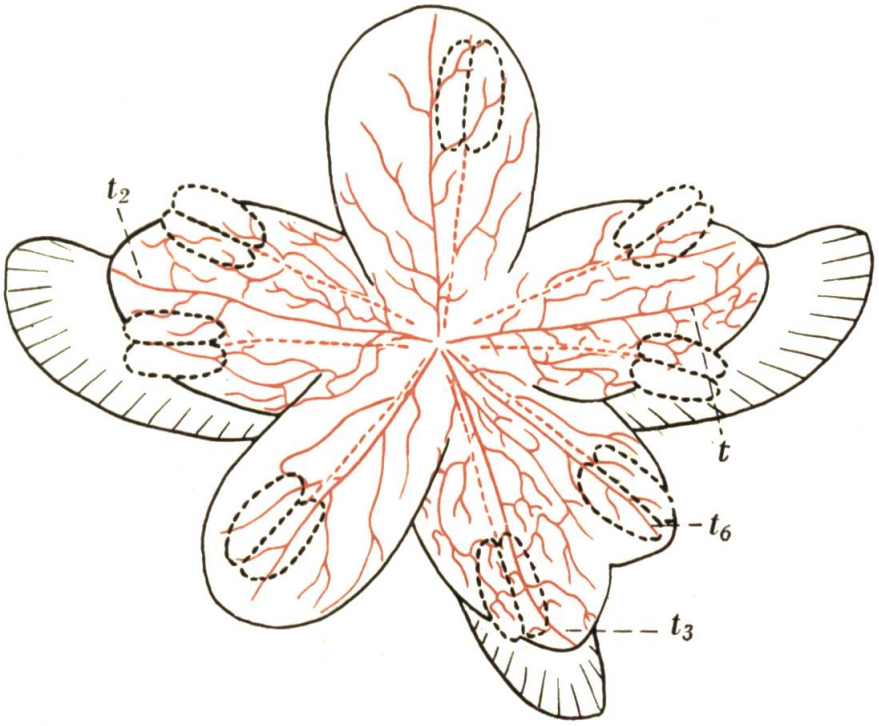

Fig. 29. — Fleur de *Polygonum baldschuanicum* à 5 tépales et 8 étamines, le tépale 3 étant bifide (× 10)

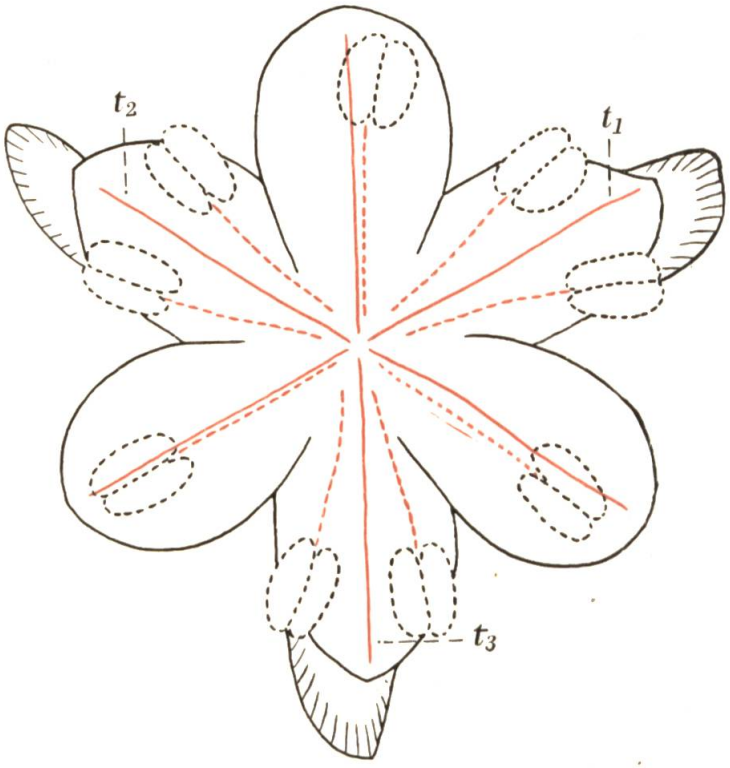

Fig. 30. — Fleur de *Polygonum baldschuanicum* à 6 tépales et 9 étamines, latérales et ramifications supprimées (× 10)

été signalée par LUNDBLAD. On peut observer entre la simple soudure des traces t_3 et t_6 et la libération totale des 2 tépales correspondants une gradation très nette. Ainsi, dans quelques cas, t_6 est lié à t_3 un peu au-dessus de la zone du plexus ; dans d'autres cas, t_6 est indépendant, s'individualisant déjà dans le péricladium, et alors les répercussions dans la morphologie peuvent être diverses : on a, ou bien un seul tépale 3-6 (comme plus haut), ou bien un tépale échancré (voir fig. 29) ou enfin, mais rarement, 2 tépales 3 et 6 indépendants, réalisant une figure hexamère régulière (*cf.* fig. 30).

Etamines. — L'androcée est formé régulièrement de 8 étamines, 5 courtes et 3 longues, dont les filets, un peu épaissis à la base, sont recouverts de papilles. Il n'y a pas d'écailles nectarifères et l'on note peu de modifications dans le nombre des étamines. Les fleurs hexamères observées en ont 9, disposées en 3 paires devant les tépales externes et 3 étamines seules opposées aux tépales internes.

Ovaire. — Il est triangulaire et ne présente rien de particulier à signaler.

Bibliographie. — LUNDBLAD 1922 : 36.

Polygonum cuspidatum Sieb. et Zucc.

(Fig. 31)

Matériel étudié. — *Polygonum cuspidatum* Sieb. et Zucc., Schaffhouse, Triboltingen, dans les roseaux, 25.VIII.1947, *Vautier 437* ; Vaud, Coppet, dans une haie, 24.IX.1948, *Vautier 585*.

Pédicelle et périanthe. — Il y a 5 faisceaux *pe* souvent réunis en deux ou trois groupes à la base du péricladium. Ces faisceaux s'évasent un peu dans le réceptacle ; quelques éléments arrêtent là brusquement leur course, sans former un plexus aussi remarquable que celui du *P. Bistorta*.

Les fleurs de cette espèce ont un péricladium aussi long que le périanthe lui-même. Les trois tépales externes sont nettement carénés et portent sur leur dos une crête non vascularisée. Chaque tépale a une trace principale dont les ramifications assez irrégulières peuvent s'anastomoser entre elles.

Le tépale 3-6 présente un faisceau principal qui se divise très rapidement en 2 nervures : une nervure t_3 bien développée avec des ramifications unilatérales et une trace t_6 souvent un peu grêle dont le point

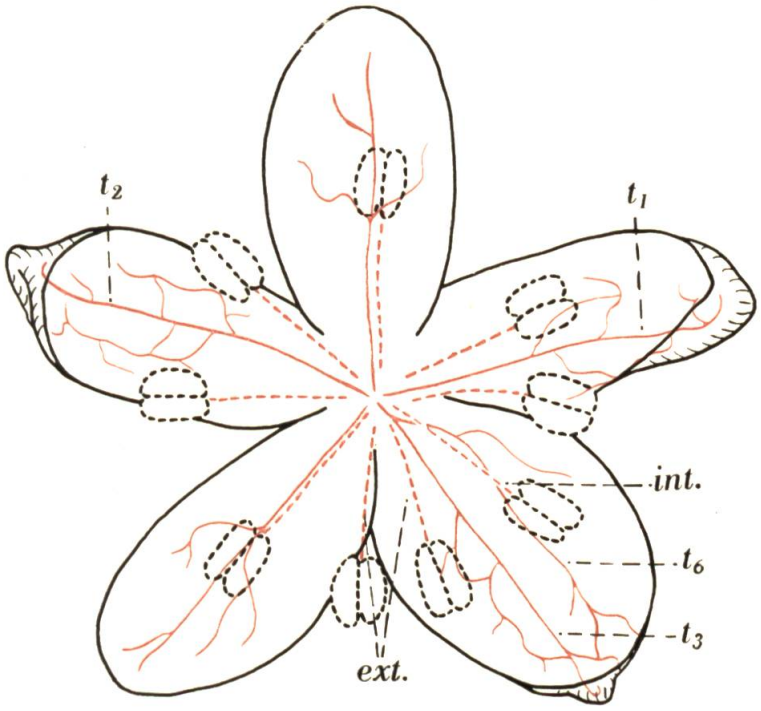

Fig. 31. — Fleur de *Polygonum cuspidatum* à 5 tépales et 9 étamines (cas particulier) (× 15)

de départ sur t_3 peut varier quelque peu de hauteur. La morphologie de ce tépale révèle aussi un fait intéressant : il est formé de deux moitiés inégales, celle qui se trouve du côté du tépale 1 est un tiers plus large que sa voisine, ce qui indique la place du tépale 6 et une soudure avec le tépale 3.

Etamines. — Ces fleurs possèdent en règle générale 8 étamines disposées selon le schéma habituel des fleurs pentamères à 8 étamines : 5 externes et 3 internes. Il n'y a pas d'écailles nectarifères semblables à celles d'un *Fagopyrum* par exemple. Par contre, les filets de toutes les étamines sont un peu renflés à leur base et couverts de papilles.

Variations de l'androcée. — L'échantillon provenant de Coppet, Vaud, a présenté un nombre assez grand (15 sur une centaine) de fleurs à 9 étamines avec deux étamines internes placées devant les tépales 4 ou 5, et une seule fleur à 10 étamines montrant ces deux « dédoublements » simultanés. L'échantillon du canton de Schaffhouse a révélé un fait nouveau : des fleurs à 5 tépales et 9 étamines disposées comme dans un diagramme hexamère (*cf.* fig. 31). On trouve donc 6 étamines externes groupées en 3 paires, et 3 internes ; de la sorte, le tépale 3 possède 3 étamines et sa paire d'externes semble un peu déviée de sa position normale, mais ce fait est dû vraisemblablement à la soudure de t_6 et t_3. L'étamine en face de 6 est un peu plus longue que les deux autres et s'insère plus bas ; la paire n'est donc pas formée par cette étamine et sa voisine de gauche, mais bien par cette dernière (qui part exactement au-dessus de t_3) et la suivante en allant vers la gauche : les deux ont la même longueur et naissent au même niveau.

Ovaire. — Il y a 3 traces *st* dans l'ovaire et 3 traces *m* simples ou bifides. Dans les jeunes fleurs, les départs de ces six traces ainsi que celui du faisceau placentaire sont indépendants et ne montrent aucune liaison vasculaire quelconque avec la région du plexus, comme c'est le cas chez les autres espèces de *Polygonum*.

Bibliographie. — GROSS 1913 : 249.

Fagopyrum Miller

(ex Abridg. Gard. Dict. ed. 4, 1754, vol. I)

(Fig. 32-34)

Matériel étudié. — *Fagopyrum sagittatum* Gilib. cultivé au Jardin botanique de Genève en 1947, 1948 et 1949 ; cultivé à Crête sur Vandœuvres, canton de Genève, octobre 1944. — *F. tataricum* (L.) Gaertner, cultivé au Jardin botanique de Genève, 1947.

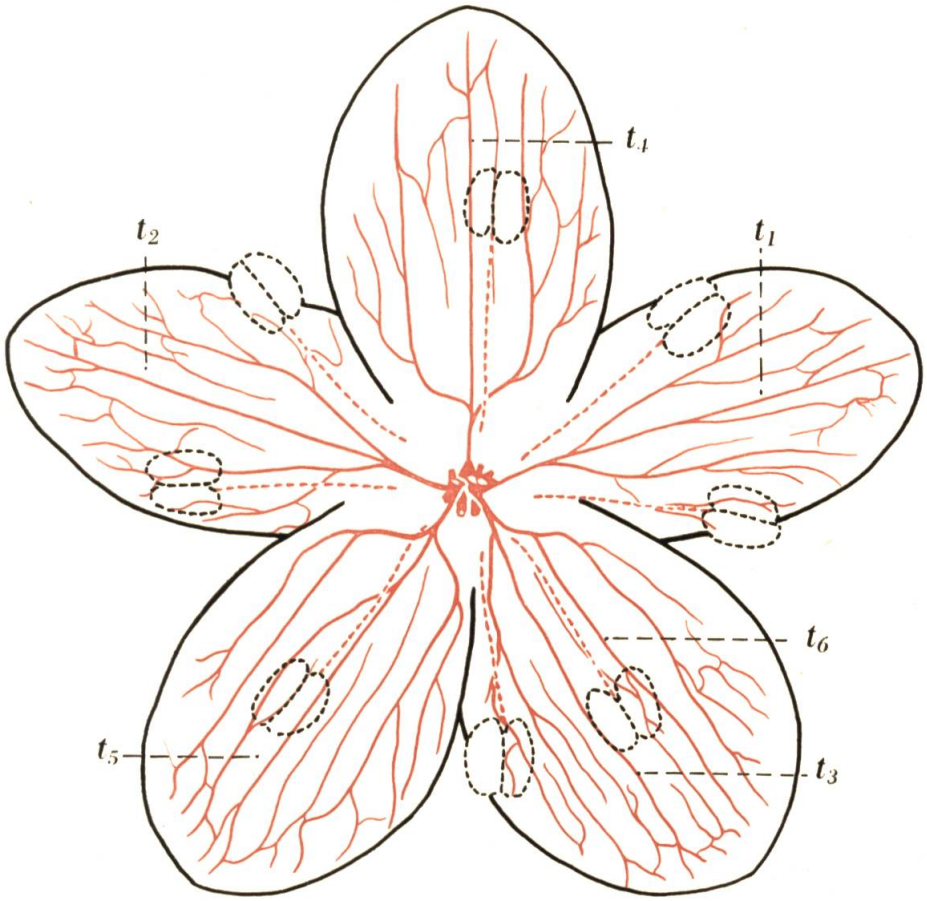

Fig. 32. — Vascularisation d'une fleur de *Fagopyrum sagittatum* (× 10)

Pédicelle et périanthe. — La vascularisation du *Fagopyrum* est du même type que celle du *Polygonum*. Les traces *pe* dans le pédicelle sont le plus souvent divisées en deux groupes dont les éléments tendent à s'étaler un peu et à s'éparpiller pour former le plexus. De là partent 5 traces principales qui vont innerver les tépales. Lorsqu'il y a 2 groupes de faisceaux dans le pédicelle, les traces *t* des tépales se répartissent comme suit : 1er groupe donnant les traces t_2 et t_5 ; 2me groupe avec les traces t_1, t_3 et t_4. Il arrive quelquefois que la trace t_4 soit isolée jusque dans le pédicelle où l'on trouve alors 3 faisceaux. Dans d'autres cas la trace t_4 forme, à son point de départ, une sorte de circonflexe dont les branches s'appuient sur le plexus dans le voisinage de t_1 et de t_2.

Chaque tépale a une trace principale *t* et 2 traces latérales l^t. Ces trois traces portent des ramifications plus ou moins importantes qui sont en général parallèles aux grandes nervures et peuvent s'anastomoser avec elles. Le tépale 3 présente le plus souvent un nombre anormal de nervures ; sa trace initiale se divise presque immédiatement

après son isolement en deux, puis chaque moitié devenant nervure principale s'accompagne en général d'une seule latérale plus ou moins ramifiée. Grâce à la disposition particulière de ces nervures, on peut interpréter ce tépale comme étant une unité bivalente du périanthe, c'est-à-dire qu'il représente en réalité les tépales 3 et 6 soudés. Ce tépale 3-6 est quelquefois légèrement plus large que les autres tépales internes 4 et 5. Dans un petit espace de culture, 1 m² environ, on trouve facilement, même en grande quantité, des fleurs à symétrie parfaite, à périanthe hexamère où les tépales 3 et 6 sont entièrement libres. Le diagramme de ces fleurs avec 6 tépales, 9 étamines, 3 carpelles, devient alors parfaitement superposable à celui des Polygonacées dites cycliques, c'est-à-dire aux *Rheum*, *Eriogonum* et aux quelques espèces de *Polygonum* qui montrent parfois des fleurs hexamères.

Etamines. — Les fleurs étudiées, à 5 tépales, ont montré de façon très constante 8 étamines, soit 5 externes et 3 internes, dont la base du filet est adnée au réceptacle. Les 3 étamines internes ont un filet soudé sur un court espace seulement et se tiennent le plus souvent dressées contre les trois faces de l'ovaire. La trace *f* de toutes les étamines est simple, fine, entièrement indépendante du reste du squelette vasculaire comme dans les autres genres de Polygonacées. Il existe des filets bivalents, ou même bifides, contenant deux traces *f* et l'on peut même constater quelquefois qu'il s'agit d'une étamine externe et d'une interne dont les ébauches sont restées juxtaposées et qui par conséquent se sont développées ensemble.

Parfaitement distinctes des étamines et alternant régulièrement avec elles, on trouve 8 écailles nectarifères bien visibles dans les fleurs pentamères à 8 étamines, et 9 dans les cas où le périanthe est hexamère avec 9 étamines. Le nombre et la disposition de ces écailles sont en rapport constant avec tout l'androcée et non pas seulement avec les étamines du cycle interne comme le suppose EMBERGER. On peut compter chez les *Fagopyrum*, et ceci est vrai dans tous les autres genres de Polygonacées à nectaires, alternativement une étamine, un nectaire — une étamine, un nectaire, etc. Les exceptions dans cette alternance régulière sont rares et dues au fait que l'ordre habituel du plan floral est profondément troublé pour une raison quelconque. Ainsi, dans les figures publiées par EMBERGER, il n'y en a que 3 où cette règle d'alternance est mise en défaut, et chaque fois à propos de fleurs difformes, sauf dans la fleur fig. 19 où une étamine surnuméraire (E) a inhibé le développement de l'écaille nectarifère attendue. Il semble donc que ces écailles ne soient pas autre chose que les bords d'un disque nectarifère tapissant le fond du réceptacle et émergeant entre les filets des étamines. La forme de ces écailles dépendra de la place où les étamines, quittant le réceptacle, traversent le disque.

Ces écailles nectarifères sont totalement dépourvues de traces lignifiées, ce qui confirme ce qui a été vu chez le *Polygonum Persicaria* par le moyen de coupes fines transversales. Par la méthode des coupes, on peut remarquer que le tissu même de ces nectaires est de nature différente de celle des filets staminaux. Ce caractère est absolument constant chez les nombreuses fleurs étudiées, mais cette observation est contraire à celle faite par EMBERGER. On sait que cet auteur a pensé avoir vu et figuré (p. 594, fig. 17) une trace vasculaire se dirigeant vers la base d'un nectaire. Si son dessin semi-schématique a été obtenu à partir de coupes minces on comprend les interruptions des faisceaux; elles correspondent vraisemblablement à des coudes sortant momentanément du plan de la coupe ; mais alors on est en droit de se demander si, au-dessus de la dernière interruption, on n'aurait pas retrouvé dans un autre plan la suite du faisceau réellement destiné à une étamine ou à un tépale et non pas au nectaire. Si, au contraire, le dessin d'EMBERGER représente une reconstruction à partir d'une coupe épaisse, il faut penser qu'il a eu affaire à un cas tératologique ou même qu'il a été abusé par un effet de perspective. Quoi qu'il en soit, il paraît impossible d'utiliser cette observation pour tenter d'expliquer la signification morphologique des nectaires.

Ovaire. — Cet organe est plus richement vascularisé que celui des *Polygonum* ; il présente 3 côtes, chacune d'elles étant innervée par une trace *st* dont le point de départ est légèrement épaissi. Ces traces portent, à des hauteurs souvent variables, deux rameaux latéraux l^{st} opposés ou alternes qui montent à peu près parallèles dans la paroi de l'ovaire. Entre deux traces *st*, mais près de la face interne, se trouve une trace marginale *m* qui, vers la fin de sa course, se partage en deux branches sur lesquelles viennent se souder les rameaux latéraux de *st*. Ces 3 traces *st* et les 3 *m* sont indépendantes, à leur base, dans les jeunes fleurs en tout cas, du reste du squelette vasculaire. Leur point de départ se fait sensiblement au même niveau et cette région est séparée du plexus par une zone claire. Le faisceau placentaire *o* est court et trapu ; il est généralement formé d'un seul cordon assez épais, mais parfois aussi de 2 ou même 3 traces *o* dont les bases se rapprochent de *m* et s'y soudent. (*cf.* fig. 33).

L'hétérostylie de ces ovaires a été étudiée par Mme SCHOCH-BODMER.

Altérations du diagramme. — Le *F. sagittatum* présente de nombreuses modifications de son plan floral habituel.

1) *Le nombre des tépales et des carpelles est inférieur au nombre normal.*

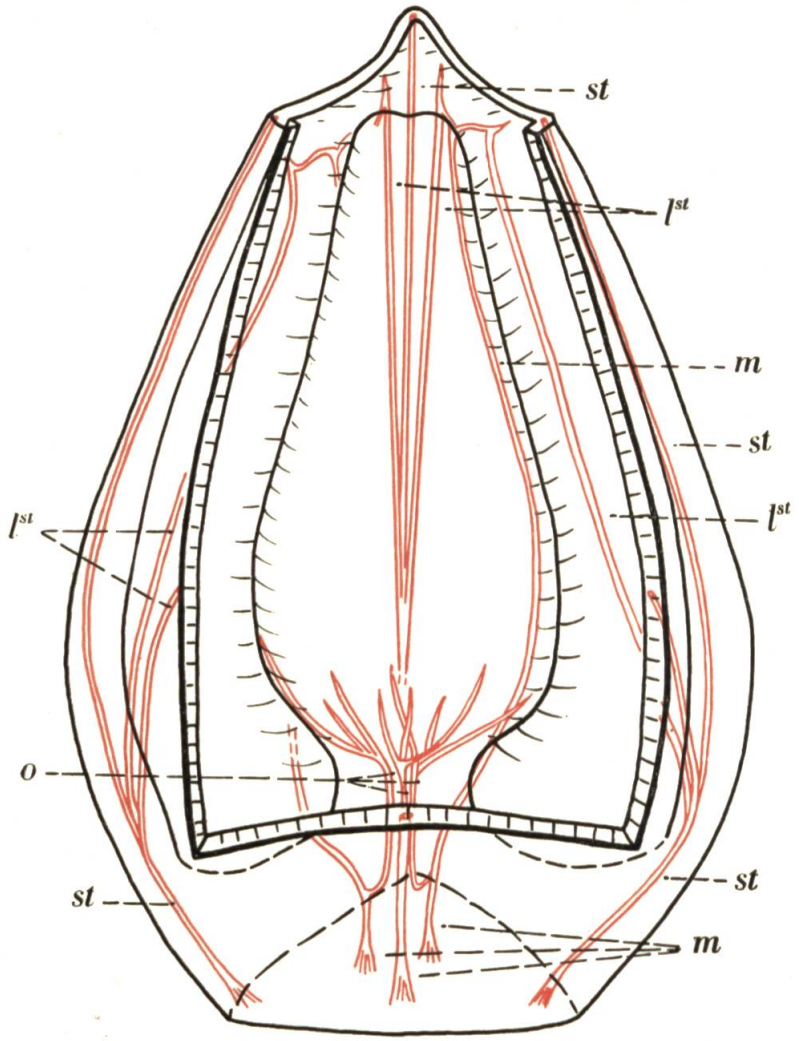

Fig. 33. — Vascularisation d'un ovaire de *Fagopyrum sagittatum* dont une des faces a été coupée (× 20)

a) Quelques fleurs ont un tépale entièrement avorté dont la place reste indiquée par une lacune sur le bord du réceptacle. Il peut s'agir, soit d'un tépale interne, le 5me, soit d'un externe ou même de 2 externes manquant simultanément, mais ce dernier fait n'a été observé qu'une fois.

b) Plusieurs fleurs ont un ovaire lenticulaire, aplati, contenant 2 traces *st*. Deux ou trois échantillons seulement ont montré un seul style au centre du réceptacle, ressemblant à un filet d'étamine, mais se terminant par un stigmate arrondi. D'autres fleurs sont entièrement ♂ par avortement complet de l'ovaire.

2) *Le nombre des étamines et celui des carpelles est supérieur au nombre normal.*

Parfois, on trouve à la place du tépale 4 deux tépales internes, chacun accompagné d'une étamine épitépale, pendant qu'au centre apparaît un 4me carpelle. On a alors l'insertion d'un territoire nouveau presque complet entre les tépales 1 et 2. Souvent, cependant, ce territoire supplémentaire n'est pas aussi complet : le carpelle peut manquer, les deux tépales internes sont réunis sous forme d'un tépale bivalent ou enfin le tépale est monovalent et seule la présence d'une étamine supplémentaire révèle l'existence probable d'un dernier territoire.

Si les étamines sont doubles en face du tépale interne 5, c'est là qu'un territoire s'est glissé ; plus rarement les 2 territoires se sont intercalés (exemple : fleur à 7 tépales et 5 carpelles), à vrai dire jamais tout à fait complets, mais révélant, à cause même de la constance de la disposition des figurations sur chaque territoire, l'existence d'un plan à 5 territoires.

Jamais on n'observe le remplacement d'une sorte d'organe par une autre sorte (les soi-disantes transformations d'étamines en tépale ou le contraire), car la somme des organes n'est pas constante. Au contraire, un tépale supplémentaire externe amène avec lui 2 étamines externes ; un tépale interne fait apparaître une étamine interne, tout au moins d'une façon générale. Il y a là une constance qui semble avoir échappé jusqu'ici aux observateurs. On trouvera plus loin, dans le chapitre des territoires floraux, d'autres détails sur cette question et les interprétations possibles de ces fleurs pléiomères. Notons qu'EMBERGER, lui aussi, a vu une fleur de *Fagopyrum* à 5 carpelles.

3) *Fleurs « siamoises ».*

A côté de ces fleurs composées de 4 ou même 5 territoires, on voit de temps en temps deux fleurs que nous appellerons par commodité « siamoises » mais en gardant bien présent à l'esprit qu'elles ne sont pas plus soudées que des frères siamois ne représentent deux individus soudés l'un à l'autre. Elles ne se sont pas soudées : elles ne se sont jamais séparées complètement, ce qui est bien différent.

On observe alors plusieurs degrés différents de « soudure ». Les tépales forment un cercle dont l'alternance est le plus souvent rompue à deux endroits, ce qui montre la ligne de démarcation entre les deux périanthes, tandis que les carpelles forment deux groupes stricts. On peut même noter à gauche par exemple un ovaire à 4 côtes, puis à droite un ovaire à 3 côtes (*cf.* fig. 34). Ce fait est particulièrement intéressant car il met en évidence la possibilité d'une des deux parties des fleurs siamoises d'augmenter le nombre de ses secteurs tout comme une fleur normale.

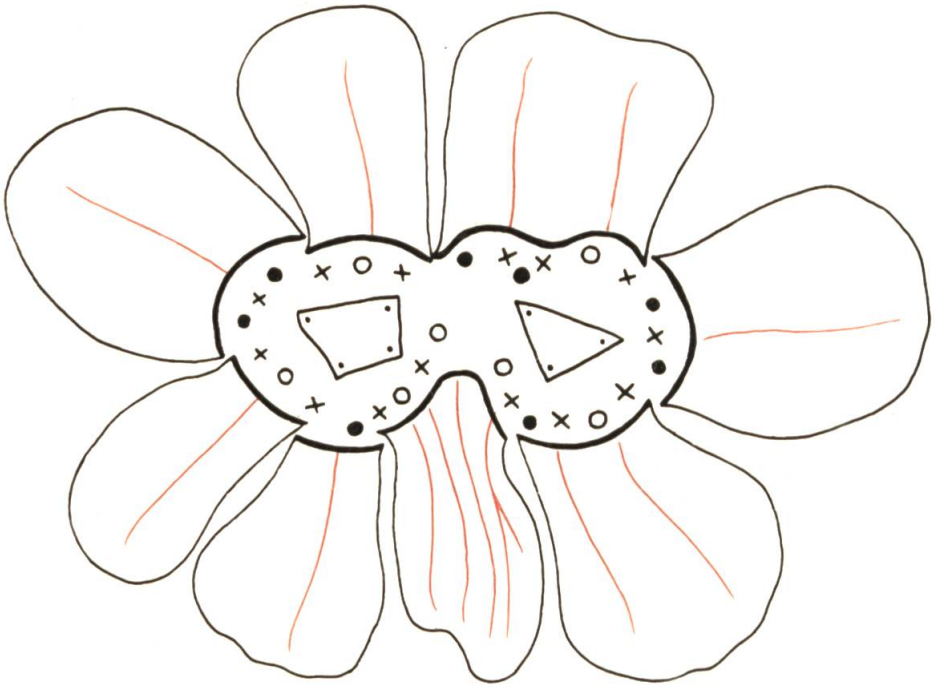

Fig. 34. — Diagramme de fleurs « siamoises »
(chez le *Fagopyrum sagittatum*, les croix indiquant les écailles nectarifères) (× 12)

On peut aussi trouver des cas de « soudure » encore plus complète, où l'on aura, non plus deux groupes de carpelles mais un seul, avec 6 styles, voire même 7, une seule cavité ovarienne contenant en général 2 ovules. Le cas extrême observé sera une fleur à 5 carpelles soudés présentant ainsi 2 ovules. Une telle fleur pourrait s'expliquer par la théorie des territoires si l'on suppose, contrairement à la règle observée, que deux ovules se sont développés ; mais on peut aussi y voir deux fleurs siamoises encore plus intimement « soudées », formées chacune d'un plus petit nombre de pièces que de coutume.

On touche ici du doigt le fait que les deux phénomènes, intercalation de territoires ou fission d'un méristème aboutissant à une seconde fleur, ne doivent pas être essentiellement différents. Il y a probablement une différence due au moment où a lieu la séparation du méristème initial en deux îlots équivalents (2 fleurs complètes successives dans la même cyme) ou en deux îlots non tout à fait équivalents (fleurs siamoises) ou enfin en un îlot presque totipotentiel accolé à un petit nombre de cellules initales fournissant seulement un territoire (fleurs à territoires surnuméraires). Il est évident que tout ceci ne repose pas sur l'expérimentation, mais que l'on doit considérer cette théorie comme un essai d'expliquer à la fois les fleurs normales variables et les fleurs manifestement anormales.

La vascularisation du *F. tataricum*, dont les fleurs sont environ de moitié plus petites que celles du *F. sagittatum*, est cependant du même type.

Bibliographie. — LAUBENGAYER 1937 : 337 ; EMBERGER 1939 a : 588 et suivantes.

Polygonella Michaux

(Fig. 35)

Matériel étudié. — *Polygonella polygama* (Vent.) Engelm. et Gray = *P. parviflora* Michx. Floride, dans le voisinage d'Eustis, Lake County, VIII.1894 (det. J. K. Small), *Nash 1764*. — *P. brachystachya* Meisn. Floride, Miami, 1906, *Cowles S 24-19*.

Pédicelle et périanthe. — La vascularisation, dans le genre *Polygonella*, est très simple. Dans le pédicelle et le péricladium, les faisceaux *pe* sont serrés en une colonne vasculaire et sont pratiquement indis-

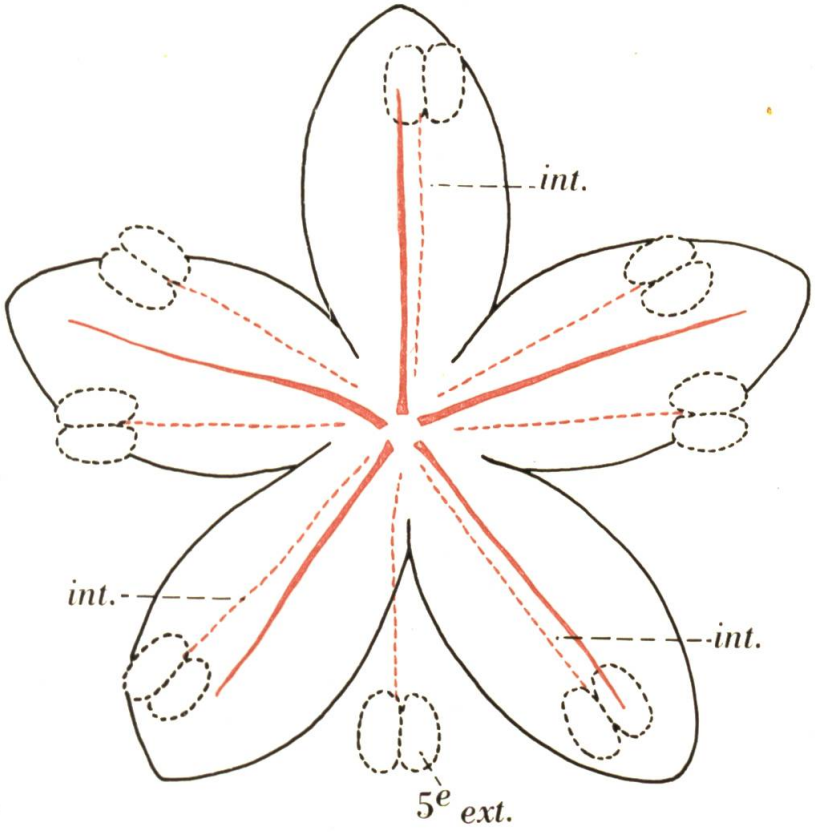

Fig. 35. — Vascularisation d'une fleur mâle du *Polygonella polygama* (× 20)

tinguables les uns des autres. Quelques vaisseaux s'arrêtent net à la hauteur du plexus, les autres se divisent en 5 groupes, assez importants, pour innerver les tépales qui n'ont ni traces latérales, ni commissurales. La vascularisation de ce périanthe est donc réduite aux seules nervures principales *t* des tépales. La trace du tépale 3-6 est simple : c'est le seul genre où la bivalence de ce tépale basée sur la vascularisation n'a pu être mise en évidence. L'un des deux tépales 3 ou 6 manque complètement, sans que l'on puisse dire lequel des deux disparaît, ni si c'est toujours le même qui reste. Cependant, dans la préfloraison des fleurs, ce tépale occupe bien la place du troisième.

Etamines. — Le *P. polygama* a 8 étamines : 5 courtes à filet mince et 3 longues à filet élargi à la base. Ces 8 étamines se placent dans le diagramme comme celles des autres fleurs pentamères. Il faut noter que si la nervure t_6 n'existe plus, l'étamine interne qui lui est généralement superposée est présente, révélant ainsi l'existence de ce demi-territoire. Les traces *f* sont simples, indépendantes de tout le reste du squelette vasculaire et il n'y a pas d'écailles nectarifères. Le *P. brachystachya*, à fleurs femelles, montre des étamines avortées réduites à 8 petites languettes triangulaires.

Ovaire. — Le *P. brachystachya* a un ovaire à 3 côtes fortement carénées, chacune innervée par une trace *st* ; il ne semble pas posséder de trace marginale *m*. Les 3 traces *st* d'un ovaire jeune sont séparées du plexus par une zone claire. Dans une fleur où l'ovaire est bien développé, on peut observer cependant la connexion entre les traces *st* d'une part et les cellules de la zone claire qui témoignent alors d'un début de lignification. Le faisceau placentaire *o* traverse cette masse de cellules et va rejoindre le plexus lui-même.

Les fleurs mâles du *P. polygama* ont un ovaire atrophié où l'on peut cependant distinguer trois faibles traces *st*.

Bibliographie. — GROSS 1913 : 245 ; LAUBENGAYER 1937 : 337.

Antigonon Endl.

(Fig. 36 et 37)

Matériel étudié. — *Antigonon flavescens* S. Watson, Mexique, Etat de Jalisco, 2.X.1894, *Pringle 4570*. — *A. cinerascens* Mart. et Gal. Mexique, San Luis de las Lomas, 11.I.1937, *Hinton 10870*. — *A. guatimalense* Meisn. Guatemala, Escuintla, 1890, *John Donnell Smith 1997*. — *A. leptopus* Hook. et Arn. Indes occidentales, Nueva Gerona, Isla de Pinos, III et IV.1904, *Curtis 411*.

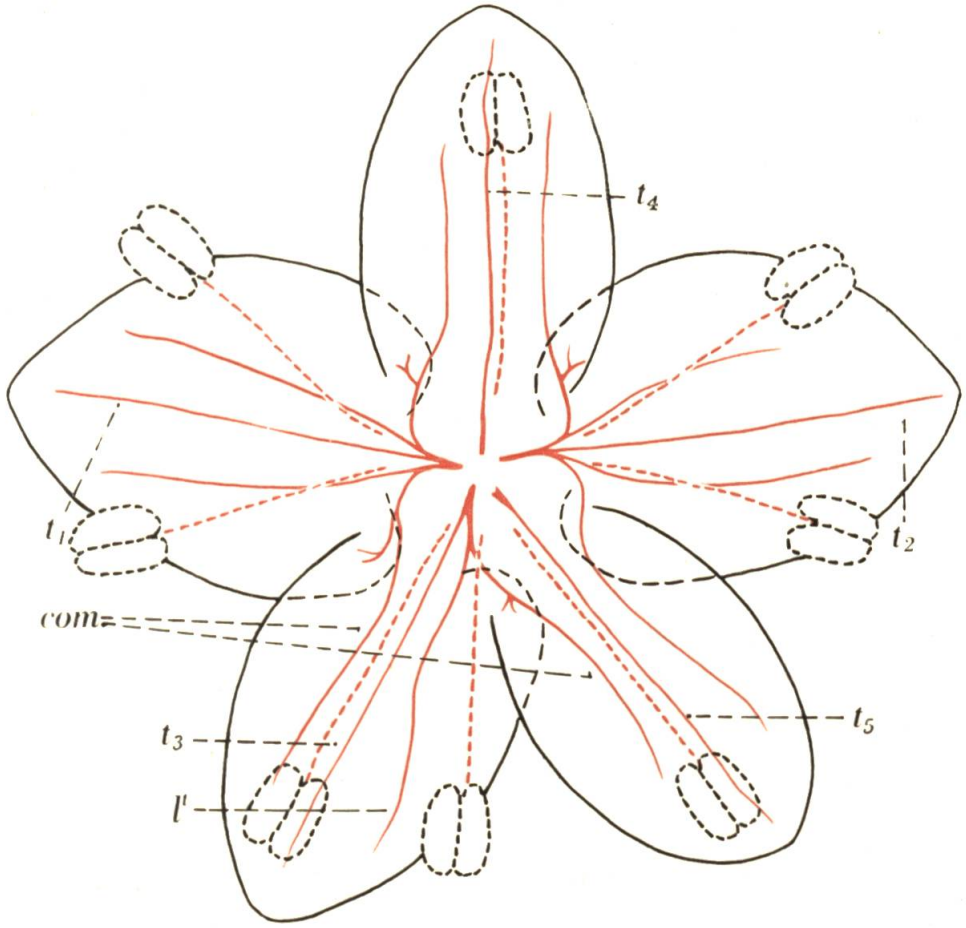

Fig. 36. — Vascularisation d'un bouton chez l'*Antigonon flavescens* (× 12)

Pédicelle et périanthe. — Le pédicelle est parcouru par 3, 4 ou 5 groupes de vaisseaux qui se continuent directement dans les tépales. Quand il n'y a que trois groupes présents, les faisceaux pe_2 sont juxtaposés à pe_5 et ceux de pe_1 à pe_4

On constate la même disposition générale de vascularisation que pour le genre *Pteropyrum*, c'est-à-dire que les principales des tépales externes ont des latérales d'où partent des branches commissurales destinées aux tépales internes. Il peut arriver que la nervure principale d'un tépale interne, t_5 par exemple, capte vers la base la latérale d'un tépale externe, l^{t_2} par exemple, avec sa commissurale ; mais le schéma fondamental reste le même. Les traces commissurales sont quelquefois plus faibles que les latérales. Dans une fleur adulte, la vascularisation est beaucoup plus abondante que chez les boutons, comme l'indique la fig. 36 où il n'a pas été tenu compte des nombreuses petites ramifications secondaires dont le réseau occupera toute la surface dans un tépale complètement développé.

Chez les *Antigonon*, tous les tépales se tiennent dressés dans le fruit et ce sont les tépales externes qui sont les plus larges ; ils ont une base cordée qui leur fait comme deux oreillettes. Le tépale 3 est légèrement plus petit que les deux autres externes mais cependant plus grand que les internes ; il montre la vascularisation spéciale d'un tépale moitié externe, moitié interne, ce que vient encore confirmer la présence d'une seule oreillette sur son bord externe. Le péricladium montre trois crêtes longitudinales qui descendent de la base des tépales externes jusqu'au niveau de l'articulation avec le pédicelle. La crête au-dessous du tépale 3 est beaucoup moins marquée que les deux autres.

Les autres espèces d'*Antigonon* étudiées présentent le même type de vascularisation.

Etamines. — Les *Antigonon* ont en général 8 étamines ; les filets de celles qui sont opposées aux tépales internes sont plus longs que les autres. Tous les filets des étamines sont soudés entre eux à la base en une gaine staminale qui entoure l'ovaire (*cf.* fig. 37). Les traces *f* se suivent très facilement dans cette mince couche de tissu et il n'y a pas de traces vasculaires supplémentaires permettant de conclure à la vascularisation de staminodes. Entre la partie libre des filets se trouvent des petites écailles de tissu mou correspondant, par leur position, aux nectaires observés chez les *Polygonum*. Ces écailles nectarifères sont en général de forme inégale. Notons en passant qu'elles manquent chez l'*A. cinerascens* ; dans un cas cependant, deux petites écailles se placent entre les deux étamines opposées aux deux premiers tépales externes.

Variations de l'androcée.

1) chez l'*A. cinerascens :* une fleur avec 9 étamines, la 9me étant placée sur t_1 entre les deux étamines superposées aux deux latérales, ce qui fait en tout trois étamines pour ce tépale ;

2) chez l'*A. leptopus*, 2 fleurs à 9 étamines ; on observe 2 étamines en face d'un tépale interne (une fois devant le tépale 4, une fois devant le tépale 5).

Ovaire. — Les *Antigonon* ont des ovaires formés de 3 carpelles. Chaque côte de l'ovaire est innervée par une trace *st* qui se continue dans les stigmates où elle se divise en plusieurs petites branches. Dans la partie supérieure de l'ovaire, elle fournit quelques autres rameaux latéraux. La paroi ovarienne, entre deux traces *st*, est innervée par plusieurs traces marginales, en général 3 dans les jeunes ovaires, quelquefois 5 ; on appellera *m* celle des 3 ou 5 qui se trouve au milieu et qui paraît la plus importante. Dans la partie supérieure de l'ovaire, *m* se divise en deux branches horizontales qui se ramifient à leur tour

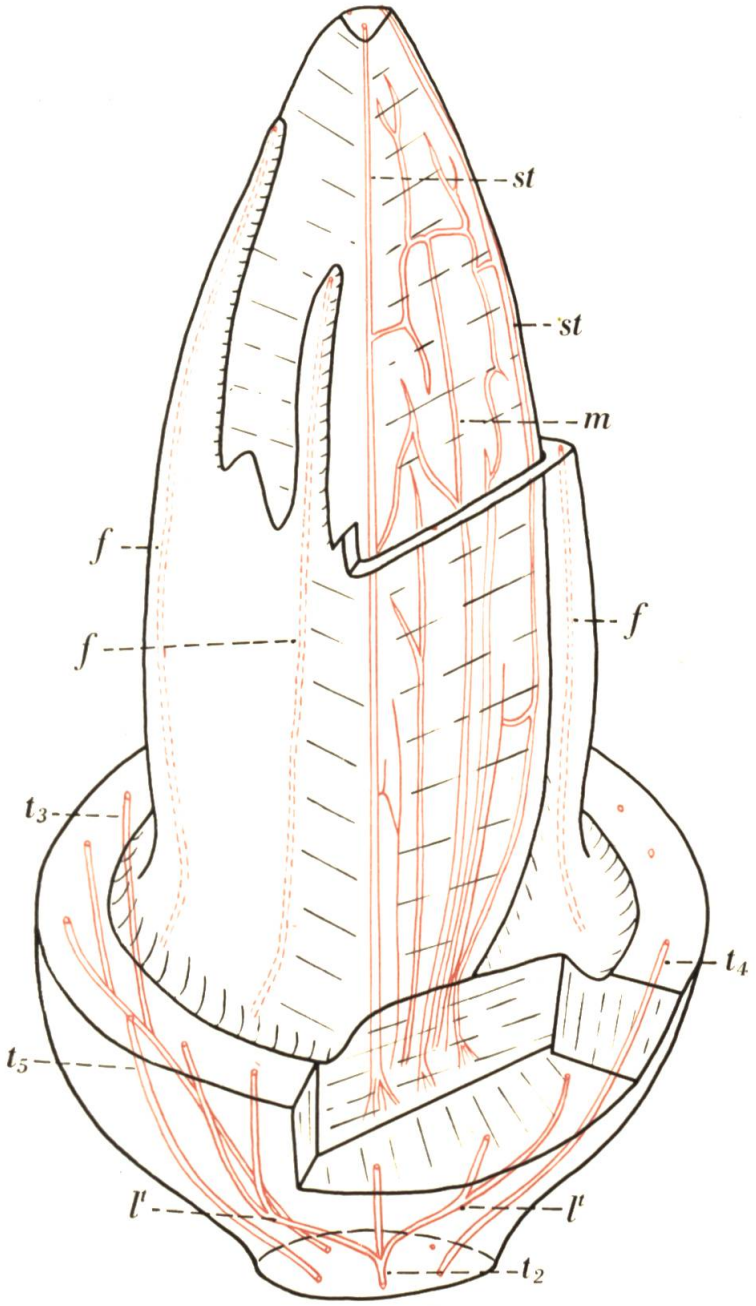

Fig. 37. — Vascularisation de l'ovaire et des étamines chez l'*Antigonon leptopus* (× 15)

plusieurs fois ; les autres traces intermédiaires sont à considérer probablement comme des traces latérales de *m* bien qu'il n'y ait point de jonction avec elles.

Bibliographie. — BAUER 1922 : 277 ; EMBERGER 1939 a : 653.

Brunnichia Banks

(Fig. 38)

Matériel étudié. — *Brunnichia cirrhosa* Banks, Floride, berges de la rivière Apalachicola, 13.VII et 13.IX.1897, *Curtiss 5935*. — *B. africana* Welw. var. *glabra* Dammer, Cameroun, Bissindi, mars 1913, *Zenker 256*.

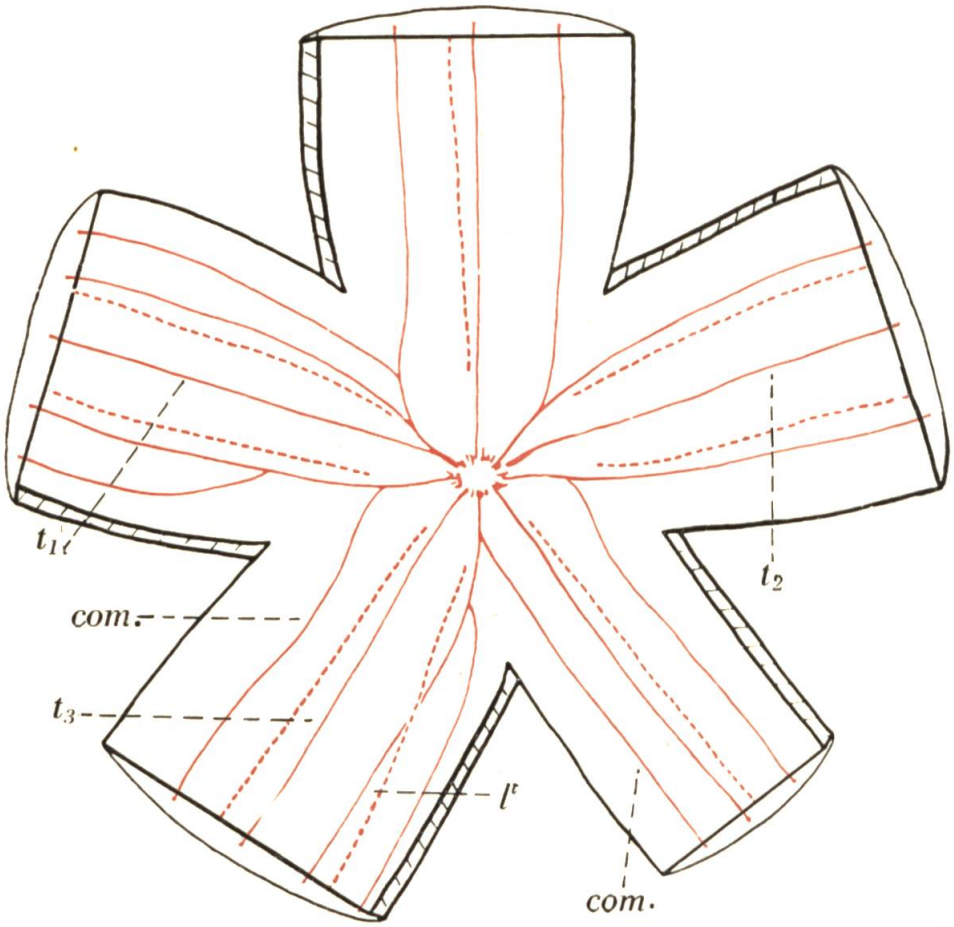

Fig. 38. — Vascularisation florale d'un *Brunnichia cirrhosa* (× 15)

Pédicelle et périanthe. — Les traces *pe* forment le plus souvent trois groupes dans le péricladium, sur un côté celui-ci est développé en une aile non innervée qui se place en général en-dessous du tépale 2. Notons que les nervures t_1, t_2, t_3, dans le haut du péricladium, s'isolent plus bas que celles des tépales internes dont les traces s'élargissent et foisonnent pour innerver le fond du réceptacle.

Ce genre montre une vascularisation construite sur le type du

Pteropyrum ou de l'*Antigonon*, les nervures latérales des tépales internes se soudant aux nervures latérales des tépales externes, prenant ainsi l'aspect de commissurales. Il y a cependant moins de régularité dans la disposition vasculaire de ce genre que dans les autres décrits ci-dessus. Par exemple, les commissurales d'un tépale interne peuvent manquer totalement ; leur nervure principale est alors simple ou bien elle porte une ou deux petites ramifications. Le tépale 3 montre cependant le même genre de vascularisation mais avec une symétre imparfaite. Ce défaut indiquerait, comme dans les autres genres, la place que le tépale 6 devrait occuper.

Etamines. — Les étamines, au nombre de 8, ne présentent rien de particulier : 5 filets courts et 3 plus longs, comme dans le diagramme typique des fleurs pentamères. La base des filets est soudée au réceptacle qui forme la moitié de la hauteur du périanthe. Les traces *f* sont indépendantes ; il n'y a pas d'écailles nectarifères.

Ovaire. — Il est formé de 3 carpelles. Dans un jeune ovaire, il y a trois traces marginales *m*, simples, qui se placent chacune au fond du sillon creusé entre les côtes ; celles-ci sont innervées par les traces *st* qui se poursuivent jusque dans les styles. Le long de ces 6 nervures, la paroi ovarienne s'épaissit brusquement, formant ainsi une crête saillante à l'intérieur de l'ovaire, crête qui imprime des sillons sur la surface de la graine. Ces épaississements correspondent peut-être aux cloisons incomplètes dont parlent les auteurs américains (comme le relève GROSS dans son travail), mais il ne semble pas cependant qu'on puisse interpréter ces crêtes intérieures et longitudinales de l'ovaire comme un vestige de cloison. SMALL, dans les deux éditions de sa Flore, dit : « ovary imperfectly 3-celled, 3-angled ». BRITTON and BROWN, par contre, dans la première édition de leur Flore, disent : « ovary imperfectly 2-celled », tandis que dans l'édition de 1913, constatant probablement leur erreur, ils ont supprimé ces mots de leur texte ; SMALL fait de même dans son manuel en 1933.

Dans la description originale de l'espèce, GAERTNER donne la description suivante : « capsula supera unilocularis, monosperma », qu'il faut donc considérer comme exacte. Les fleurs de *Brunnichia*, dont les tissus deviennent presque coriaces, sont assez difficiles à éclaircir et il n'a pas été possible de suivre l'ovule dans tout son développement. Dans un tout petit bouton, il peut être orthotrope, plus tard son funicule s'allonge et devient sinueux (dans le *B. africana* par exemple) ; l'ovule alors se renverse, prend une position anatrope qu'il ne semble cependant pas conserver jusqu'au bout de son développement.

Bibliographie. — GAERTNER 1788 : 214, tab. 45 ; BRITTON and BROWN 1896 : 569 ; id. 1913 : 677 ; SMALL 1894 : 131 ; id. 1903 : 382 ; id. 1913 : 382 ; id. 1933 : 460 ; GROSS 1913 : 269 ; LAUBENGAYER 1937 : 337.

Podopterus Humb. et Bonpl.
(Fig. 39)

Matériel étudié. — *Podopterus mexicanus* Humb. et Bonpl., Mexique, Pungarabato, 14.I.1934, *Hinton et al. 5473*.

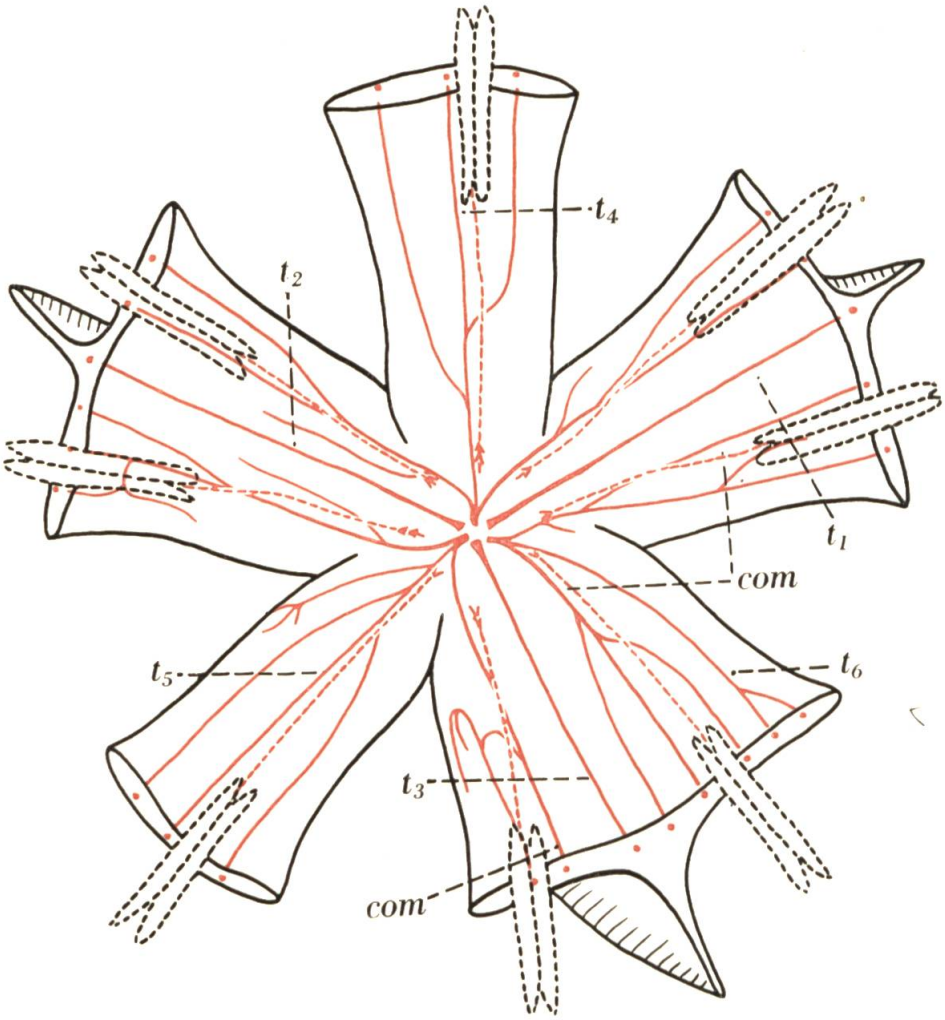

Fig. 39. — Vascularisation florale chez le *Podopterus mexicanus*, les tépales ayant été sectionnés (× 10)

Pédicelle et périanthe. — Les descriptions du genre, monotypique, que nous trouvons dans les auteurs classiques, ne correspondent pas exactement entre elles. Ce genre a été créé, en 1809, par HUMBOLDT et BONPLAND ; dans leur diagnose, les auteurs écrivent : « Calice divisé en 6 parties dont trois extérieures ovales, concaves intérieu-

rement, carénées en dehors par une membrane diaphane, laquelle se prolonge sur le pédoncule. Les 3 divisions intérieures sont planes et de forme ovale, plus petites que les extérieures. Corolle nue. Etamines 6, attachées au calice et réunies à la base ;... »

BENTHAM et HOOKER reprennent l'essentiel de cette description. DAMMER modifie la diagnose et parle d'un périgone en 5 parties, avec 8 étamines. Ainsi que GROSS l'a signalé, son diagramme n'est pas exact et la description des étamines non plus : « 6 petites étamines externes, les 2 internes plus grandes ».

La description de BAILLON paraît la meilleure et son dessin correspond exactement à ce qui a été vu au cours de ce travail : « sa fleur a 5 ou 6 folioles au périanthe, les 3 extérieures portent sur le milieu de leur dos une longue aile verticale qui se continue sur le pédicelle. Quant à la fleur, elle a tous les autres caractères de celle des *Polygonum*, avec un nombre d'étamines qui varie de 6 à 9. »

Dans ce genre, chaque tépale a une nervure principale ; les nervures latérales des tépales externes viennent se souder ici à la nervure principale des tépales internes, devenant ainsi des commissurales.

Fait intéressant : bien que toutes les fleurs étudiées ne possèdent que 5 tépales, on trouve dans le haut du pericladium 6 traces principales, ce qui démontre encore plus clairement que dans les autres genres de la famille que les fleurs à 5 tépales doivent dériver de fleurs à 6.

Si l'on fendait le tépale 3 entre la nervure t_6 et sa voisine (commissurale de t_3), on obtiendrait 6 tépales régulièrement innervés, c'est-à-dire que le tépale 3 actuel a conservé la totalité des nervures principales des 2 tépales 3 et 6 (t_3 et t_6) avec 2 points de départ séparés. Les nervures t_1, t_2, t_3 sont des traces épaisses dont les nombreuses petites branches secondaires viennent se souder aux ramifications des autres traces latérales et forment ainsi un réseau de mailles assez serré.

Voici d'ailleurs une remarque qui souligne le même fait, celui de la coalescence des tépales 3 et 6. Normalement, les deux moitiés d'un tépale externe sont semblables mais, dans le tépale 3, la moitié qui se place à côté du tépale 1 est nettement plus large que celle proche du tépale 5. Ainsi, dans une fleur de 25 mm. de hauteur, les tépales externes sont formés de 2 moitiés mesurant chacune 2 mm. de largeur ; mais dans le tépale 3, la moitié externe est large de 2 mm. et l'autre, interne, de 2,8 mm. (en moyenne).

Un seul cas a été observé où t_6 manque complètement, bien que les deux commissurales destinées aux tépales externes soient présentes ; l'absence de cette branche crée un défaut dans la distribution symétrique des faisceaux.

Etamines. — L'androcée a 8 étamines, les 3 internes sont légèrement plus grandes. La base de tous les filets est soudée au réceptacle de la

fleur, puis les filets s'individualisent. Leur trace vasculaire *f* est indépendante depuis la base. Les anthères sont particulièrement longues et la fleur n'a pas d'écailles nectarifères.

Ovaire. — Il a 3 côtes, chacune d'elles est innervée par une trace *st* sans ramification et montant jusque dans les stigmates où elle devient bifide. La paroi ovarienne, entre deux traces *st*, est parcourue par de nombreuses traces intermédiaires qui semblent avoir une base commune assez large mais non reliée aux traces *st*. On y distingue cependant la présence de deux nervures *m* portant chacune une latérale de moindre importance ; les traces *m* sont très ramifiées.

Il n'a pas été possible de trouver des ovules dans les fleurs étudiées.

Bibliographie. — HUMBOLDT et BONPLAND 1809 : 89, tab. 107 ; BENTHAM and HOOKER 1880 : 104 ; BAILLON 1891 : 375-6, fig. 448-449 ; DAMMER 1893 a : 31-32, fig. 15 ; GROSS 1913 : 256-7, fig. 110.

Muehlenbeckia Meisn.

(Fig. 40-42)

Matériel étudié. — *Muehlenbeckia axillaris* (Hook. f.) Walp. Cultivé au Jardin botanique de Genève. — *M. platyclados* (F. v. Muell.) Meisn. = *Homalocladium platycladum* (F. v. Muell.) Bailey. Cultivé au Jardin botanique de Genève. — *M. fruticulosa* (Walp.) Standl. = *M. rupestris* Wedd. Bolivie, La Paz, 25.II.1935 (det. Johnston), *Buchtien 8793*. — *M. tamnifolia* (HBK) Meisn. Pérou, Huanuco, 15.X.1938 det. Standley), *Stork et Horton 9418*. — *M. tiliaefolia* Wedd. Equateur, S. E. de Riobamba, vallée du Rio Chibunga, 10.III. 1934, *Schimpf 767*.

Périanthe. — Les fleurs de ce genre sont le plus souvent unisexuées par réduction des étamines et de l'ovaire. Les *fleurs mâles* du *M. axillaris* ont une vascularisation simple et régulière ; chacun des 5 tépales possède une trace *t* qui fournit, dans sa partie supérieure, de nombreuses petites ramifications. Il n'y a ni latérales importantes, ni commissurales. La trace du tépale 3-6 est simple comme chez les *Polygonella*.

Les *fleurs femelles* du *M. axillaris* sont le plus souvent formées de 5 tépales et innervées par 5 traces principales. Cependant, sur une trentaine de fleurs étudiées, 7 ont présenté 6 traces. Deux cas sont alors possibles : 1) cette 6me trace supplémentaire est courte, mince et se rattache directement à la nervure du 3me tépale externe. La disposition des traces par rapport à un diagramme normal permet de dire que cette trace supplémentaire peut représenter, soit le tépale 3, soit

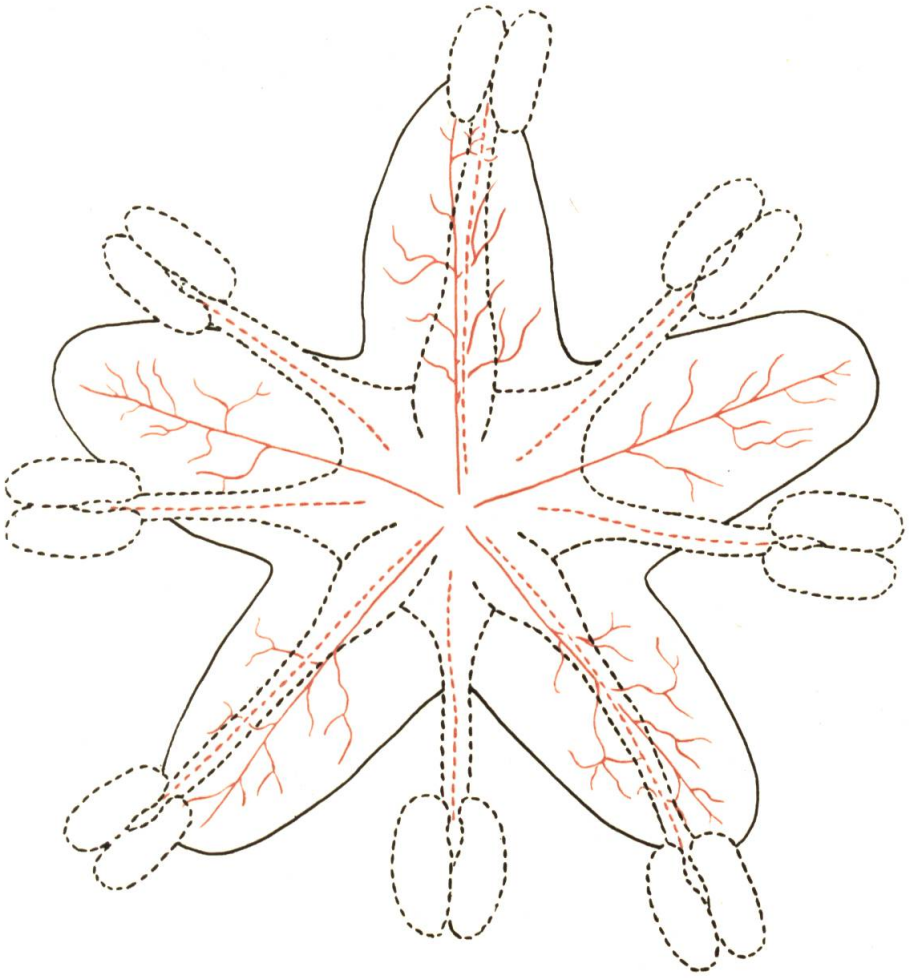

Fig. 40. — Fleur mâle du *Muehlenbeckia axillaris* (les filets des étamines sont ici figurés en pointillé) (× 20)

le tépale 6 ; on peut en conclure que ce n'est pas toujours le même tépale qui a la trace la plus forte, mais que les modifications qui se passent dans ces fleurs touchent tout le secteur 3-6. 2) Cette trace supplémentaire est aussi importante qu'une trace principale et le tépale 3 se trouve innervé par deux nervures de même force, comme le montre la fig. 41. Cette sixième trace peut être soudée à une voisine d'un tépale adjacent ou rester indépendante dans le péricladium et dans le pédicelle.

On observe parfois (3 fois sur 20) parmi les fleurs à 5 tépales et 5 traces *t* une toute petite languette, courte et étroite, non innervée, entre les tépales 3 et 5 ; serait-ce une forme vestigiale du tépale manquant ? Il semblerait bien que oui puisqu'on peut apporter à l'appui de cette idée deux nouvelles observations : celle d'une fleur à 5 tépales bien développés et un sixième, petit, innervé et celle de

deux fleurs à 6 tépales égaux et fournis régulièrement de 6 traces indépendantes.

Les autres espèces de *Muehlenbeckia* qui ont été étudiées ont une vascularisation semblable à celle du *M. axillaris*. Signalons au passage qu'on trouve chez le *M. tamnifolia* des fleurs mâles dont le périanthe est charnu comme dans un jeune fruit (échantillon *Stork et Horton 9418*).

Variations du périanthe. — Chez le *M. axillaris* : 1) Une fleur à 4 tépales, 6 étamines (4 externes et 2 internes) et 3 carpelles. Chaque tépale est innervé par 1 trace principale, les autres traces manquant complètement.

2) Une fleur à 5 tépales où le tépale 1 est de moitié plus petit que les autres et où sa trace principale ne descend pas jusqu'au fond du réceptacle, s'arrêtant net en cours de route. Devant ce tépale réduit, une seule étamine à la place de la paire habituelle.

Chez le *M. platyclados*, la bivalence du tépale 3 est plus rare que dans les autres espèces. Par contre, on trouve des fleurs montrant un degré de réduction marqué : 6 échantillons à 7-8 étamines ont

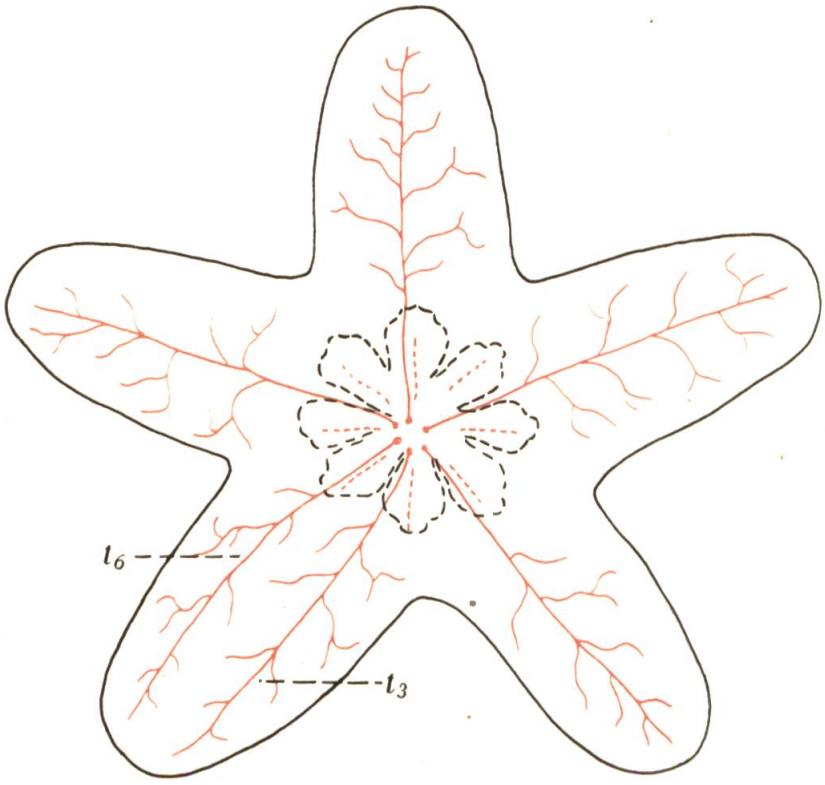

Fig. 41. — Fleur femelle du *Muehlenbeckia axillaris* (les filets des étamines sont ici figurés en pointillé et l'ovaire n'est pas représenté) (× 20)

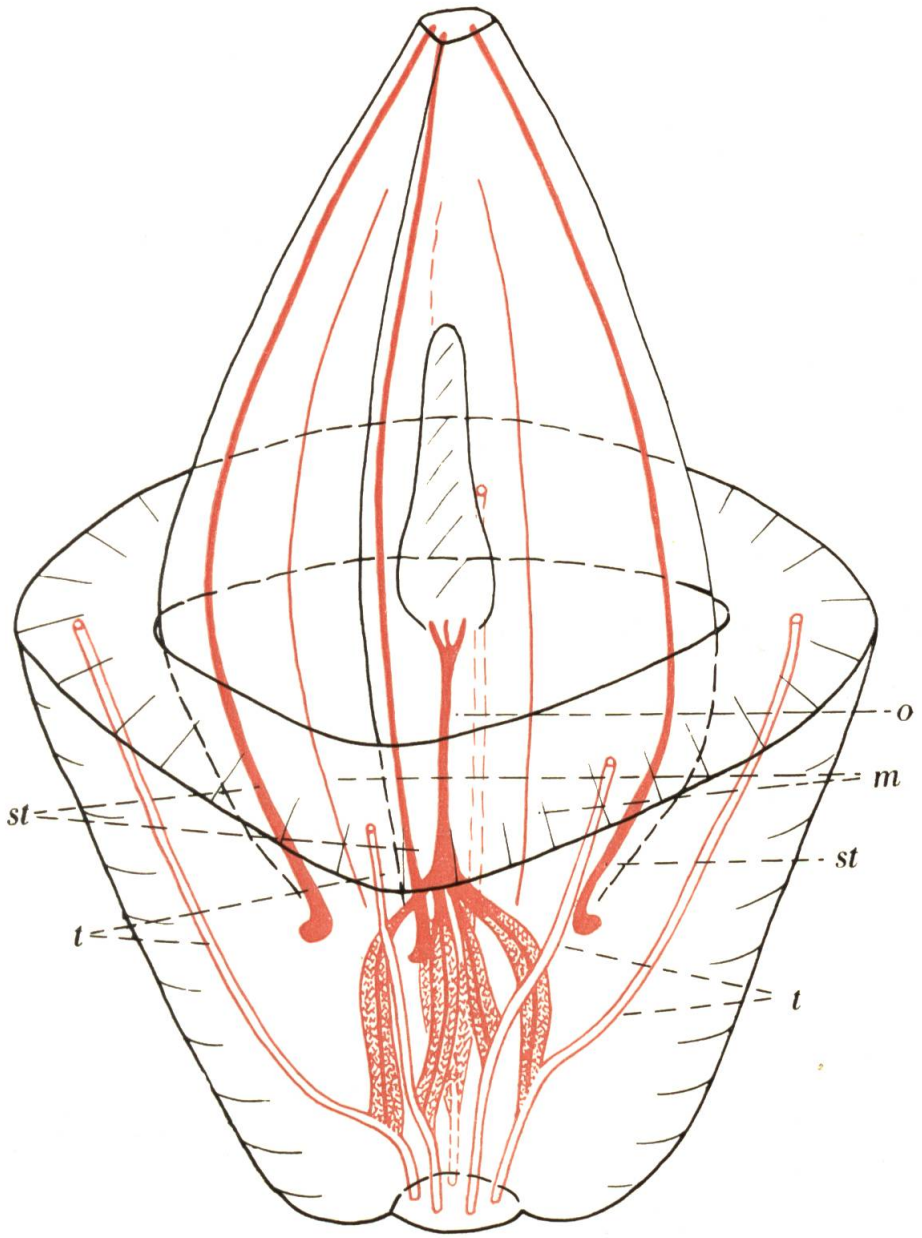

Fig. 42. — Vascularisation d'un ovaire chez le *Muehlenbeckia platyclados*, les tépales étant sectionnés (× 25)

seulement 4 tépales, soit 1 externe, 1 interne et 2 externes-internes bivalents : l'un correspondant au tépale 3-6 avec une trace bifide, l'autre étant formé des tépales 2 et 4 soudés ; ce deuxième tépale bivalent possède, dès sa base, 2 traces principales indépendantes, t_2 et t_4. Ces fleurs ont donc 5 traces t que l'on distingue déjà au niveau du plexus. Elles correspondent par leur morphologie au deuxième type cité par LAUBENGAYER, mais cet auteur a vu 4 traces principales

seulement, d'où l'on peut supposer que les échantillons qu'il a étudiés montraient un degré de soudure plus marqué. Les fleurs du *Polygonum. Convolvulus* (fig. 28) peuvent présenter un diagramme semblable.

Etamines. — Les fleurs mâles présentent 8 étamines, 5 courtes et 3 longues ; les unes et les autres, et non pas seulement les internes, ont la base du filet élargie et soudée au réceptacle ; les écailles nectarifères manquent. La largeur des filets a été indiquée ici par un pointillé noir.

Ovaire. — Les 3 côtes de l'ovaire sont innervées par les 3 traces *st* qui se poursuivent jusque dans les stigmates. Il y a en outre 3 traces *m* qui sont petites et minces. Ces 6 traces isolées s'arrêtent à la base de l'ovaire sans se relier au plexus. Ce dernier est formé par 5 traces vasculaires courtes et provenant des traces *t* avant que celles-ci divergent dans le réceptacle pour innerver les tépales. Le plexus s'enrichit encore, et ceci est particulièrement démonstratif chez le *M. platyclados* (*cf.* fig. 42), de gaines d'éléments lignifiés et irréguliers qui vont rejoindre les traces de la base du cordon placentaire *o* étalée en fouet. Sous l'ovule, *o* s'épanouit en plusieurs griffes comme dans les autres genres.

Bibliographie. — CHEESEMAN 1914 : tab. 165 ; BAILEY 1929 : 55 ; LAUBENGAYER 1937 : 337 ; STANDLEY 1937 : 453.

Coccoloba L.

(Fig. 43)

Matériel étudié. — *Coccoloba laurifolia* Jacq., Rép. Dominicaine, Prov. de Barahona, V.1910, *Fuertes 1104.* — *C. uvifera* L. Venezuela, Camburi, 2.V.1925, *Pittier 11791.* — *C. Williamsii* Standl. Colombie, Etat de Boyaca, 130 milles N. de Bogota, 17.IV.1933, *Lawrance 760.* — *C. polystachya* Wedd. Brésil, Etat de Amazonas, Sao Paulo de Olivença, près de Palmares, sept.-oct. 1936, *Krukoff 8337.*

Pédicelle et périanthe. — Les traces *pe* sont en général disposées en 5 groupes dans le pédicelle. A la base du péricladium, les latérales commencent à s'écarter des principales et toutes ces traces divergent dans la base du réceptacle. La plupart d'entre elles fournissent dans la région du plexus une petite branche secondaire courte, au tracé irrégulier. Une jonction entre elles et le cordon placentaire par l'intermédiaire de cellules lignifiées isolées, telle que celle décrite dans le genre *Muehlenbeckia*, n'a pas été observée mais il faut préciser que les ovaires de ces fleurs étaient encore très jeunes.

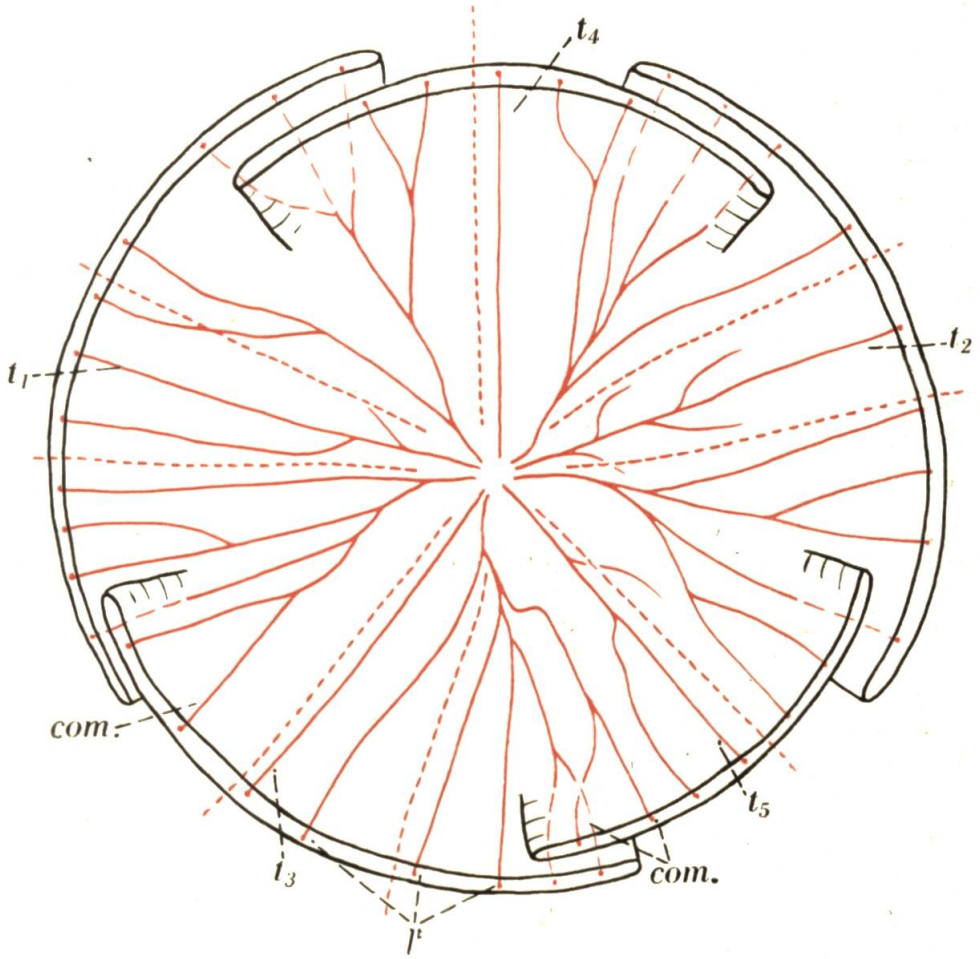

Fig. 43. — Vascularisation dans le réceptacle d'une fleur de *Coccoloba laurifolia*, tépales coupés à l'endroit où ils deviennent libres (× 25)

La vascularisation de ces fleurs est sur le type des *Pteropyrum*, *Antigonon*, etc., avec les latérales des tépales internes se soudant aux latérales des tépales externes. Le tépale 3 montre la même irrégularité que dans les genres cités plus haut.

Dans l'espèce *C. laurifolia*, les latérales donnent plusieurs branches secondaires qui cheminent parallèlement dans les tépales. Les nervures principales se ramifient peu mais s'épanouissent toujours au sommet en un éventail de plusieurs rameaux courts.

Les trois autres espèces étudiées (*C. uvifera*, *C. Williamsii*, *C. polystachya*) montrent le même type fondamental de vascularisation, cependant moins riche car les latérales en général sont simples ou donnent moins de rameaux secondaires.

L'échantillon du *C. Williamsii* a montré cependant un cas intéressant dans la vascularisation du 3me tépale externe. A côté de la nervure

principale t_3, de 2 traces latérales l^t et d'une trace commissurale venant du tépale 1, ce tépale possédait encore une trace supplémentaire se terminant en éventail comme les autres traces *t* et que l'on peut par conséquent appeler t_6 ; cette fleur montre donc un cas où le tépale 3 est nettement bivalent, comme le fait a été signalé pour plusieurs autres genres.

Etamines. — Normalement au nombre de 8, elles sont toutes soudées à la base du réceptacle et forment autour de l'ovaire une couronne qui s'élève, libre, un peu au-dessus de la gorge de la fleur. Les bases des filets sont semblablement élargies et il ne se forme pas d'écailles nectarifères. Les traces *f* restent indépendantes sur tout leur parcours.

Variations de l'androcée. — Parmi les fleurs du *C. Williamsii*, 5 ont présenté une seule étamine à la place de la paire qu'on trouve généralement devant le premier tépale externe. On observe alors deux traces *f* dans le filet, plus large que les autres. Trois autres fleurs présentent une étamine simple au lieu d'une paire et, dans un seul cas, cette étamine unique possède une trace *f* qui rejoint la nervure principale t^l à l'endroit où les latérales la quittent.

Ovaire. — Il est à trois côtes dans les espèces citées. Les jeunes ovaires observés montrent trois traces *st*, une le long de chaque côte, et 3 petites traces marginales *m* dans la paroi ovarienne qui peuvent présenter quelques petites ramifications secondaires.

Un jeune fruit (10 mm.) de *Coccoloba uvifera* montre 6 traces *st* et *m* pointant toutes, de même que le cordon placentaire, vers la région du plexus.

Bibliographie. — LINDAU 1891 : 106 ; LAUBENGAYER 1937 : 337.

Ruprechtia C. A. Meyer

(Fig. 44 et 45)

Matériel étudié. — *R. laxiflora* Meisn. Fleur ♂. Paraguay central, dans la région du lac Ypacaray, IX.1913, *Hassler 12289*. — *Idem*, fleur ♀, Paraguay septentrional, près de Concepción, IX.1901 et 1902, *Hassler 7467*. — *Idem*, Paraguay, cordillère de Altos, 4.XI.1902, *Fiebrig 361*. — *R. polystachya* Griseb. Fleur ♂. Argentine, Salta, Oran, San Pedrico, forêt dense (det. I. M. Johnston 1940), 28.X.1938, *Eyerdam et Beetle 22694*. — *Idem*, fleurs ♀, Argentine, Salta, Oran, Volcan, Rio Tarija, forêt, bord de route (det. I. M. Johnston 1940), 2.XI.1938, *Eyerdam et Beetle 22818*.

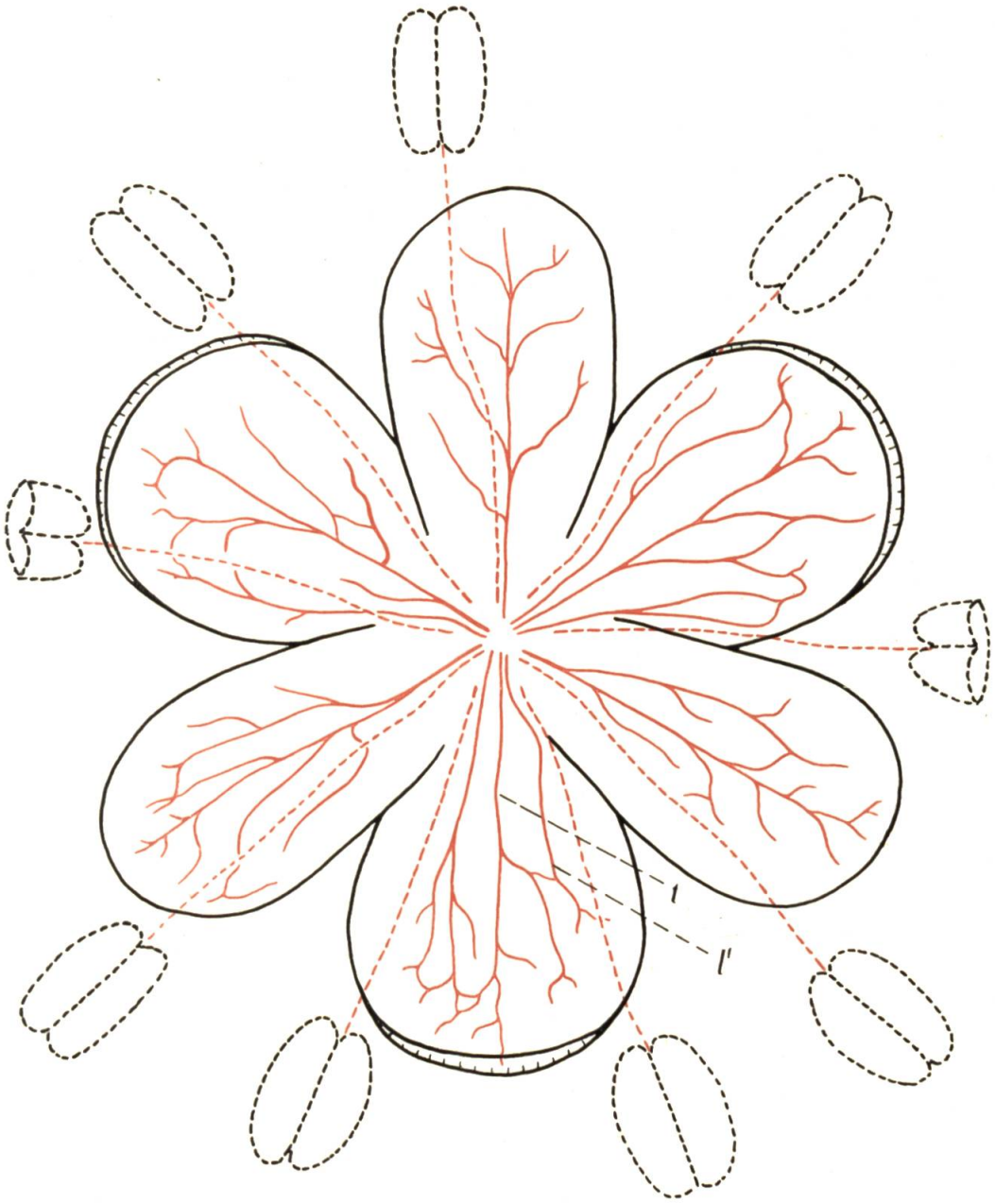

Fig. 44. — Vascularisation d'une fleur mâle chez le *Ruprechtia polystachya* (× 20)

Pédicelle et périanthe. — Les *fleurs mâles* des *Ruprechtia* sont régulièrement hexamères ; les trois tépales externes ont une nervure principale *t* accompagnée de deux nervures latérales l^t qui s'individualisent déjà en traversant le péricladium. Les 3 tépales internes n'ont qu'une seule nervure principale, assez richement ramifiée, mais les traces l^t manquent.

Les *fleurs femelles* possèdent un long péricladium et seuls les trois tépales externes sont bien développés ; ils sont étroits et longs, fonctionnant comme des ailes autour du fruit qui n'atteint que la moitié de leur longueur environ. Chacun d'eux est innervé par trois traces, une trace *t* et deux traces l^t ; les traces l^t de deux tépales voisins se tiennent assez proches l'une de l'autre dans le péricladium, mais ces 9 traces finissent par ne former au niveau de l'articulation que trois faisceaux. Dans la commissure des tépales externes, à l'intérieur du tube formé par leur base soudée, on voit apparaître les tépales internes comme d'étroites languettes souvent appuyées contre une face de l'ovaire. Dans les échantillons observés, ces tépales internes étaient le plus souvent absents ; la fig. 45 montre le cas d'une fleur qui n'en possède qu'un seul, innervé par une trace *t* reliée à la trace latérale d'un tépale externe.

Etamines. — Les *fleurs mâles* possèdent 9 étamines normalement groupées en 3 paires devant les tépales externes et 3 étamines isolées superposées aux tépales internes. Toutes les étamines sont exsertes et la trace *f* de leur filet reste indépendante.

Les échantillons du *R. laxiflora* ont montré un nombre d'étamines variant entre 7 et 9 : on peut alors observer un filet double (2 traces *f*) ou une seule étamine, normale, à la place d'une paire d'étamines externes ; le filet d'une des étamines externes peut se souder à celui d'une interne ou bien une interne peut manquer (plus rare).

Les étamines des fleurs femelles sont extrêmement réduites ; on ne voit plus sur le réceptacle qu'une petite excroissance qui ne possède pas de vascularisation.

Ovaire. — Cet organe est bien développé chez les fleurs femelles où il est muni de 3 côtes innervées chacune par une forte trace *st* qui se continue dans les styles en suivant la courbe de l'ovaire. Les traces marginales *m* sont épaisses et portent à leur extrémité de courtes ramifications ; elles s'arrêtent dans le quart supérieur des parois. Ces 6 traces partent toutes du même niveau ; elles ont une base élargie en massue épaisse sans qu'on puisse noter de connexion avec les faisceaux *pe* ou les traces *t*.

Le cordon placentaire *o* est composé à sa base par 3 traces isolées qui apparaissent chacune en face d'une marginale *m* ; puis, elles se rapprochent les unes des autres pour former sous l'ovule un cordon unique. Aucune soudure entre les traces du cordon placentaire et les marginales n'a cependant pu être mise en évidence dans les jeunes stades étudiés, mais cette disposition rappelle celle décrite pour les *Fagopyrum* et confirme l'hypothèse que *o* représente bien un faisceau multiple.

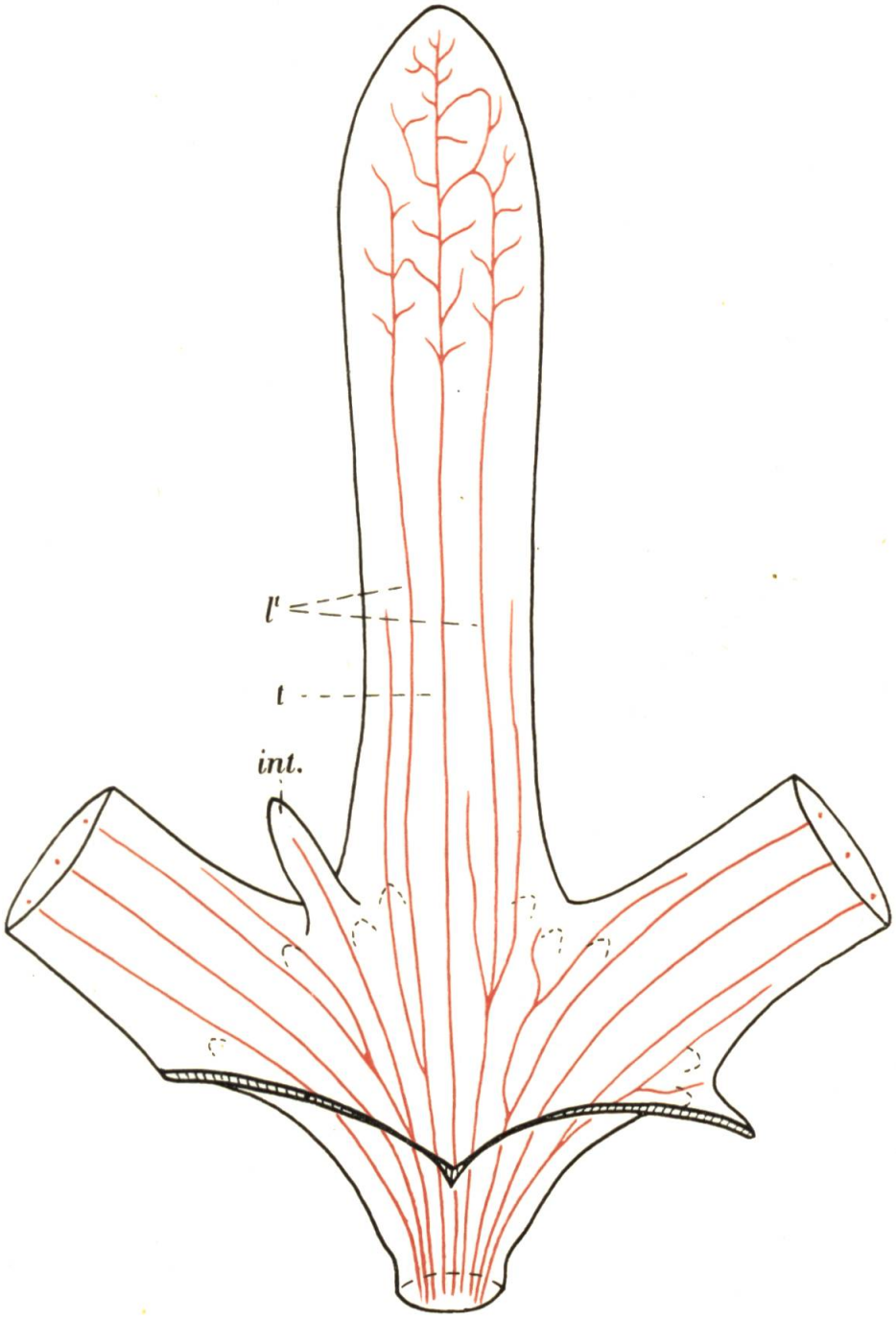

Fig. 45. — Vascularisation d'une fleur femelle chez le *Ruprechtia laxiflora* ; l'ovaire n'est pas figuré (× 25)

Chez les *fleurs mâles*, l'ovaire est réduit à un petit tube surmonté de quelques poils où l'on peut distinguer la présence d'une trace vasculaire fine et courte.

Bibliographie. — MEISNER 1856 : 178 ; GROSS 1913 : 257.

Pterostegia Fisch. et Mey.
(Fig. 46)

Matériel étudié. — *Pterostegia drymarioides* Fisch. et Mey. nº 1. Californie. San Jacinto Mt., Riverside County, 1.VII.1934, *Stokes 313*. — nº 2. Californie. Santa Clara County, Stevens Creek près de Soda Rock, 18.V.1907, *Heller 8549*. — nº 3. Californie. Bodega Bay, sur les dunes (type station). 27.V.1902. *Heller et Brown 5612*.

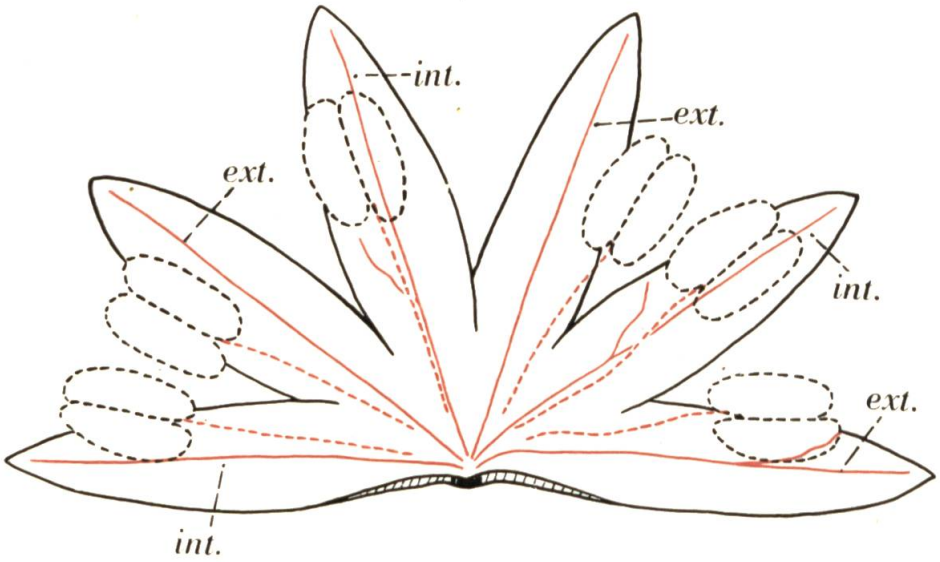

Fig. 46. — Vascularisation d'une fleur de *Pterostegia drymarioides*, périanthe fendu, puis étalé, poils des tépales non reproduits (× 40)

Périanthe. — Pour faciliter l'observation au microscope, les petites fleurs de *Pterostegia* (1-1,3 mm.) ont été fendues et étalées sur une lame ; ce matériel a présenté quelques difficultés à l'éclaircissement, ce qui a rendu impossible l'étude du plexus et du mode d'attache des traces de l'ovaire.

Le mode de vascularisation est simple et ressemble en miniature à celui des *Eriogonum*. Chaque tépale est innervé par une trace *t* relativement épaisse à sa base en regard de la petitesse des fleurs. On peut constater la présence de quelques rameaux latéraux le plus souvent courts et trapus et disposés de façon irrégulière.

Etamines. — Les flores américaines et les travaux cités ci-après décrivent la fleur des *Pterostegia* comme étant à 6 tépales (rarement 5) et possédant 3 à 6 étamines ; les diagrammes figurés par EICHLER montrent 6 étamines, chacune étant opposée à l'un des tépales.

LAUBENGAYER parle aussi de 6 étamines, les 3 externes étant placées selon lui exactement en face des 3 tépales externes.

Or, les faits observés concernant le nombre et la place des étamines sont en contradiction, tout au moins en partie, avec les idées admises par ces auteurs. Ainsi, le nombre des étamines est beaucoup plus variable que celui qui est indiqué, par exemple 15 fleurs de l'échantillon n° 1 ont présenté 15 fois 9 étamines, soit 6 externes (en paires) et 3 internes ; par contre, l'échantillon n° 3 a montré assez régulièrement des fleurs à 3 étamines internes seulement, mais placées, contrairement à ce que décrit WYDLER, contre les faces et non contre les angles de l'ovaire. L'échantillon n° 2 a révélé les cas les plus intéressants, avec des fleurs à 5 ou 6 étamines. Les 3 internes sont présentes, nettement en face de la nervure *t* des tépales, à laquelle la trace *f* de ces filets se superpose et finit quelquefois par se souder. Quant aux étamines externes, elles peuvent être présentes mais les paires opposées aux tépales externes ne sont pas régulières : le plus souvent on ne trouve à la place de la paire qu'une seule étamine dont la trace *f* est parfaitement latérale et ne se superpose pas à *t*. Une fleur peut donc présenter 6 tépales et 6 étamines et ne pas avoir le diagramme régulier que donne EICHLER. Bien plus, dans la trentaine de fleurs préparées, aucune n'a jamais correspondu exactement à la disposition donnée comme typique par EICHLER : jamais les 6 étamines ne sont toutes opposées aux traces *t*, mais seulement celles qui sont en face de tépales internes. Plusieurs cas semblables ont été vus avec des variantes telles que 5 étamines dont 3 internes et une paire complète d'externes, les autres étamines manquant. Ces observations montrent que ce sont les étamines internes qui possèdent un nombre fixe et que la variation provient des 3 paires d'externes souvent incomplètes ; elles permettent de conclure que le schéma fondamental des *Pterostegia*, mais peut-être rarement réalisé, doit être à 6 tépales et 9 étamines, comme chez les *Eriogonum* et les *Rumex*.

Un cas spécial d'une fleur à 5 tépales a pu être étudié ; les 5 étamines étaient disposées de la façon suivante : 3 internes en face des tépales internes, une seule des étamines de la paire normalement opposée au tépale 2 entre 2 et 5 et une étamine dont le filet se place entre les traces des tépales 3 et 5. Cette disposition, qui rappelle tout à fait celle de toutes les fleurs de *Polygonum* à 5 tépales et 8 étamines, ne s'explique qu'en admettant la bivalence du tépale 3 dont seule apparaît la moitié 5 tandis que la moitié 3 est réduite à cette seule étamine.

Au bord du réceptacle, il semble qu'il y ait constamment 8 petits bourrelets nectarifères.

Ovaire. — Un seul fait peut être précisé : l'ovaire, à 3 côtes, est innervé par 3 traces *st* qui paraissent ne point avoir de ramifications. Aucune trace *m* n'a pu être distinguée.

Bibliographie. — WYDLER 1859 : 23 ; EICHLER 1878 : 72, fig. 30 A ; BENTHAM and HOOKER 1880 : 94 ; GROSS 1913 : 239 ; JEPSON 1923-25 : 293 ; MUNZ 1935 : 128 ; LAUBENGAYER 1937 : 334 ; ABRAMS 1944 : 1.

Koenigia L.

(Fig. 47)

Matériel étudié. — *Koenigia islandica* L. Groenland, Dico, Godhavn, 9.VIII.1908, *Porsild s.n.* ; Sibérie, prov. et distr. Irkutzk, près du fleuve Chorok, 27.VIII.1902, *Komarov 1383* ; *K. islandica* var. *ramosa* Baenitz, Norvège, Kongsvold (Dovre Fjeld), 7.VIII.1892, *Baenitz s.n.*

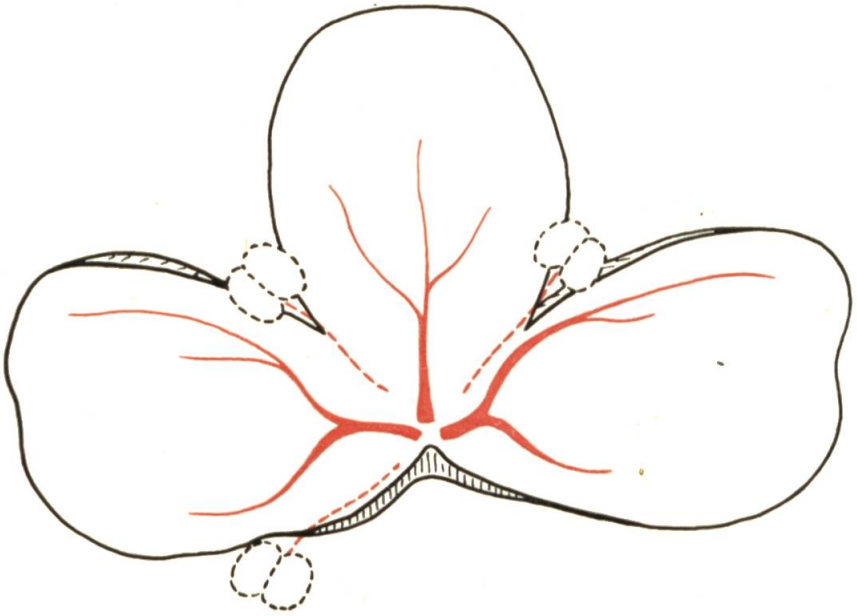

Fig. 47. — Vascularisation d'une fleur chez le *Koenigia islandica*, montrant 2 tépales bivalents (× 25)

Pédicelle et périanthe. — Les fleurs de ce genre, très petites (1 à 2 mm. environ), ont un tissu vasculaire maigre qui se différencie mal. Elles montrent en outre un degré très avancé de réduction, ne possédant plus que 3 tépales et 3 étamines qui alternent avec eux. Dans les échantillons observés, le pédicelle est innervé par un seul cordon vasculaire qui se divise au niveau du plexus en 3 traces principales. Dans plusieurs cas, on peut remarquer que ces traces obliquent vers un bord du tépale et donnent naissance à une seule latérale qui se dirige vers l'autre bord. Ce fait nous incite à penser qu'il s'agit non

d'un tépale à nervure asymétrique, mais d'un tépale bivalent dont le squelette vasculaire rappellerait ce qui a déjà été décrit pour le tépale 3-6 des autres genres. Le bord supérieur du tépale peut être légèrement échancré en deux lobes, quelquefois peu apparents, mais indiquant quand même une bivalence possible. Malheureusement, il a été difficile d'orienter les fleurs et de préciser la position exacte des tépales, à cause d'un matériel très défavorable.

La fig. 47 représente un des cas observés ; on peut l'interpréter en considérant le tépale du milieu comme un des tépales internes et les 2 tépales de gauche et de droite seraient chacun formés de 2 lobes soudés ; le troisième tépale externe serait alors absent, mais l'étamine qui lui appartient est présente : elle occupe la même place que la cinquième étamine externe chez les *Polygonella* ou les *Muehlenbeckia* mâles par exemple.

Il semble que dans d'autres cas tous les 3 tépales de ces fleurs soient bivalents, chacun possédant 2 nervures soudées à leur base ; dans quelques rares échantillons, on trouve un tépale avec 2 nervures indépendantes et, une seule fois, une fleur à 4 tépales dont 2 uninervés et libres. Ces fleurs seraient éventuellement dérivées du type hexamère par soudure de chaque externe avec un interne ; réduites à 3 tépales, elles auraient quand même gardé 3 territoires comme leurs ancêtres hexamères.

Etamines. — Chacune des 3 étamines possède une trace vasculaire fine qui descend dans le réceptacle et s'arrête net au-dessus du niveau du plexus. On considère en général que ces 3 étamines appartiennent au verticille interne et que les externes seraient manquantes. Il faut cependant constater que, dans les échantillons observés, elles rappellent beaucoup plus, par leur port, des étamines externes ; leur filet est court et soudé assez haut dans le réceptacle, elles sont le plus souvent exsertes et ne s'appuient jamais contre les parois de l'ovaire comme le font les internes.

Il nous paraîtrait donc plus juste de les considérer comme 3 étamines externes isolées remplaçant les 3 paires d'étamines externes que l'on trouve dans les fleurs hexamères normales des autres genres.

De plus, on observe, alternant avec les étamines, 3 écailles nectarifères entières et libres ; elles ne sont pas soudées à la base des filets comme elles le seraient si ces étamines étaient internes.

Ovaire. — L'ovaire montre, dans les fleurs étudiées, 2 ou quelquefois 3 stigmates capités, mais les côtes sont obtuses et les traces *st* si peu distinctes qu'il n'a pas été possible d'établir un diagramme avec sûreté. Souvent, cependant, les côtes n'ont pas paru être placées en face des étamines comme l'indiquent BAILLON et LAUBENGAYER, ni opposées au centre des tépales, comme le figure DAMMER, mais plutôt dans une position intermédiaire qui s'explique si certains

lobes du périanthe peuvent, comme on l'a vu, représenter tantôt 2 tépales, tantôt un seul.

L'interprétation des fleurs du genre *Koenigia* n'est pas chose aisée et doit être considérée ici comme une tentative.

Bibliographie. — BAILLON 1891 : 378-379 ; DAMMER 1893 a : 9 ; GROSS 1913 : 249 ; LINDMAN 1918 : 6, fig. 8 ; LAUBENGAYER 1937 : 332.

Eriogonum Michaux

(Fig. 48 et 49)

Matériel étudié. — *Eriogonum alatum* Torr., Colorado, Mt. Vernon Canyon to Evergreen, 3.VII.1934, *Stokes 205*. — *E. heracleoides* Nutt., Idaho County, rive rocheuse de la rivière Clearwater, 2.VI. 1935, *Constance, Dimond, Rollins et Worley 1117*. — *E. niveum* Dougl., Californie, Greenview, Scott Valley (det. Stokes), 27.VI.1935, *Wheeler 3610*. — *E. racemosum* Nutt. Cultivé au Jardin botanique de Genève. — *E. umbellatum* Torr. Colorado, Big Thompson Canyon, Larimer County, 3.VII.1934, *Stokes 201 a*. — *E. Wrightii* Torr., Mexique, Etat de Chihuahua, X.1885, *Pringle 284*.

Pédicelle et périanthe. — La vascularisation des *Eriogonum* est très simple. Les traces *pe* dans le péricladium se tiennent plus ou moins serrées : dans quelques espèces observées, ces 6 traces restent assez bien individualisées (*E. umbellatum*) ; dans d'autres elles forment une seule corde épaisse (*E. niveum* et *E. Wrightii*), tandis que chez l'*E. alatum* elles se divisent en deux groupes très nets, et ceci jusque dans le réceptacle de la fleur, chaque groupe se divisant en trois traces pour innerver, soit deux tépales internes et un externe, soit deux tépales externes et un interne. Ces traces ne forment donc pas deux groupes correspondant à deux verticilles différents, tépales externes et tépales internes. A cause du grand nombre de fleurs dans un involucre, l'orientation de chaque fleur n'a pas pu être précisée. C'est pourquoi il n'a pas été possible de dire le sens dans lequel se partagent ces deux groupes de traces par rapport à l'axe de la tige.

Les commissurales manquent dans les espèces étudiées et les latérales sont souvent réduites : elles forment quelquefois des branches courtes et trapues, comme le montre la figure chez l'*E. alatum*, tandis qu'elles sont beaucoup plus développées chez l'*E. heracleoides*. D'autre part, elles sont nulles chez l'*E. Wrightii* dont les nervures principales *t* sont terminées en massue.

Le péricladium lui-même a une longueur différente selon les espèces : il est très court chez l'*E. niveum* et particulièrement long chez l'*E. heracleoides* où il est presque aussi long que le périanthe.

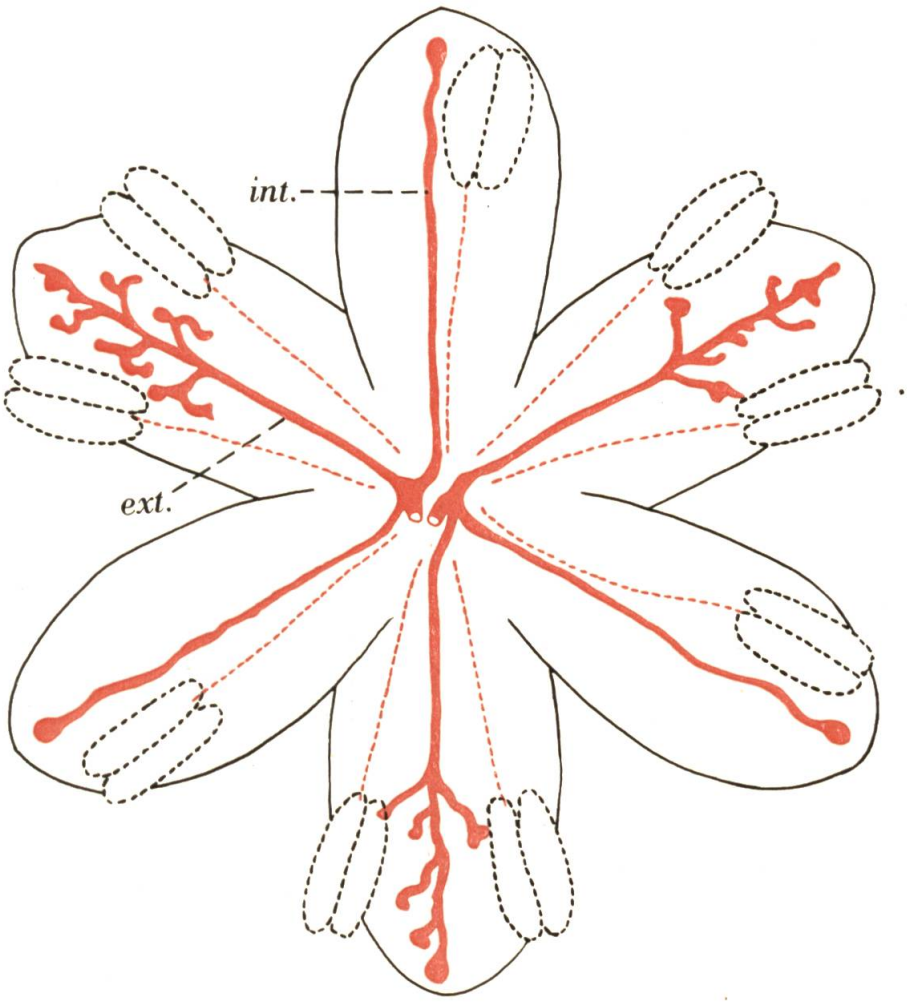

Fig. 48. — Vascularisation florale chez l'*Eriogonum alatum* (× 20)

Etamines. — Ce genre possède régulièrement 9 étamines : trois paires en face des tépales externes et 3 étamines simples opposées aux tépales internes. Tous les filets sont soudés par leur base au réceptacle mais ici ceux des 3 étamines internes se libèrent un peu avant les 6 autres. Dans plusieurs espèces, on trouve des collerettes de poils à la partie inférieure libre des filets, poils qu'on rencontre d'ailleurs aussi sur la face interne de certains tépales (*E. alatum*) ou sur certaines côtes d'ovaire (*E. heracleoides*). La trace *f* est simple, fine ; toutes les traces s'arrêtent net dans le bas du réceptacle où elles descendent un peu moins profondément que les traces de l'ovaire. Elles sont, comme dans les autres genres, entièrement indépendantes du reste du squelette vasculaire. Il n'y a pas d'écailles nectarifères mais tout le fond du réceptacle est fait d'un tissu de cellules d'aspect différent de celui des cellules des tépales. Après traitement, les premières sont

gonflées d'un contenu jaunâtre alors que les secondes paraissent vides et claires.

Ovaire. — Les 3 côtes de l'ovaire sont innervées chacune par une trace *st* se prolongeant jusque dans le style, qui est long. A la base de l'ovaire, ces traces ne pointent pas vers le plexus comme c'est le cas dans les autres Polygonacées. Elles forment à leur base un angle aigu à petit côté centrifuge, c'est-à-dire qu'elles se rapprochent des traces *t* des tépales externes sans toutefois s'y souder et elles se terminent par une grosse masse de cellules irrégulières groupées en massue. On pourrait croire que cette formation est due au fait que l'ovaire se serait enfoncé dans le réceptacle, mais tel n'est pas le cas car on trouve ces traces en hameçon même dans les ovaires des très jeunes fleurs.

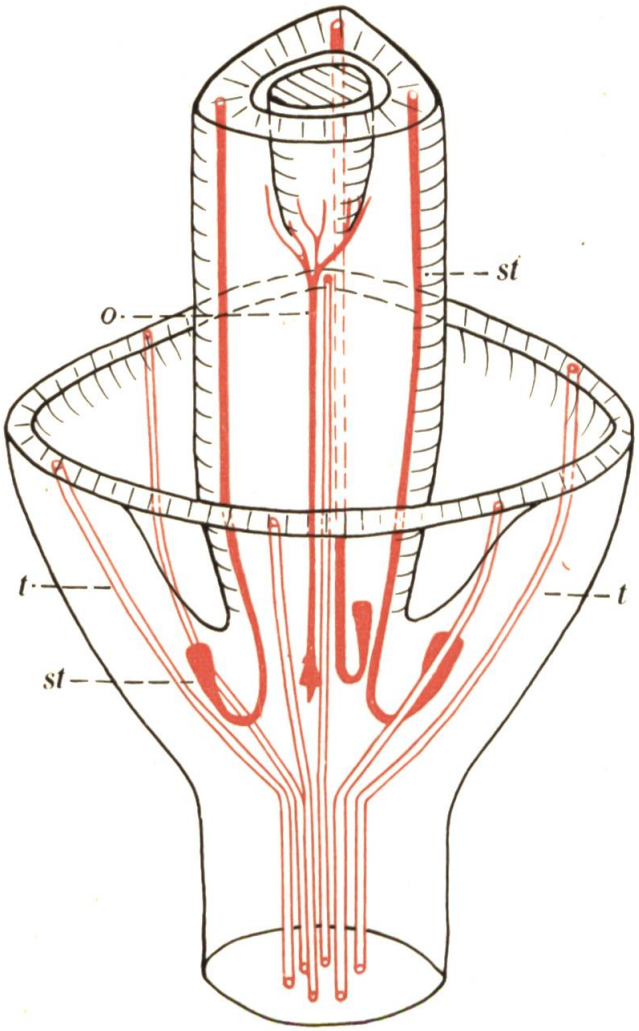

Fig. 49. — Vascularisation d'un ovaire chez l'*Eriogonum heracleoides* (× 25)

LAUBENGAYER, travaillant sur des coupes, interprète les terminaisons relevées des traces *st* comme des rameaux aveugles de *st* qu'il appelle « extra-traces ». Le doute qu'il exprime ainsi : « there is no external or internal evidence as to what kind of organs these traces might have supplied » se trouve complètement levé, les « extra-traces » n'étant évidemment que les petites branches en hameçon des traces *st*.

Les traces marginales *m* n'ont pas pu être distinguées dans les différents stades des fleurs étudiées. Quant au faisceau placentaire *o*, il est court, rectiligne et ne se termine pas comme les traces *st* en massue par un groupe de cellules, mais simplement en un maigre bouquet d'éléments légèrement écartés.

Bibliographie. — GROSS 1913 : 238 ; LAUBENGAYER 1937 : 332.

Emex Neck.

(Fig. 50 et 51)

Matériel étudié. — *Emex spinosa* (L.) Campdera, Palestine, Jaffa, 3.III.1911 (det. Dinsmore) *Meyers et Dinsmore 8428* ; Maroc oriental, environs de Berkane, 16.IV.1928, *Wilczek, Briquet, Dutoit et Emberger 902*.

Pédicelle et périanthe. — Le pédicelle des fleurs mâles ne montre pas d'articulation, comme dans les autres genres. Les faisceaux *pe* sont groupés en 2 ou 3 groupes et leurs éléments s'éparpillent quelque peu au niveau du plexus avant que s'écartent les traces *t*.

Le genre *Emex* porte dans la même inflorescence des fleurs unisexuées, les fleurs femelles presque sessiles étant groupées vers le bas et les fleurs mâles vers le haut. Morphologiquement, elles sont assez différentes, les fleurs femelles en forme de gobelet étroit, triangulaire, et les fleurs mâles en forme de coupe beaucoup plus ouverte. Toutes deux ont un périanthe établi sur deux verticilles bien distincts, les 3 tépales externes étant soudés par la base les uns aux autres.

Leur mode de vascularisation se rapproche beaucoup de celui des *Atraphaxis*.

Fleurs mâles. Normalement, elles sont constituées par 6 tépales, chacun d'eux est innervé par une trace principale *t* qui fournit 3 à 4 paires de latérales dont les ramifications s'anastomosent souvent entre elles. La première paire de latérales des tépales externes donne un rameau secondaire qui s'écarte de la nervure *t* presque à angle droit et qui part à la rencontre de l'autre rameau secondaire (issu de même façon) du tépale externe voisin. L'ensemble de ces rameaux forme une sorte d'anneau *a* qui coupe les tépales dans leur tiers inférieur.

Dans l'épaisseur des tépales internes, cet anneau passe en dessous des nervures principales. Ce détail n'est pas indiqué dans la figure que SAUNDERS donne de ce genre, dessin identique quant au reste à celui publié ici. Dans quelques cas (*cf.* fig. 50 *X*), une jonction supplémentaire de *a* avec *t* est cependant à noter. Mais toujours les rameaux secondaires, issus des premières latérales, redescendent sur l'anneau et viennent s'y souder. Cependant, en examinant le schéma de vascularisation, on pourrait penser à une autre interprétation : déviation des commissurales qui, après un parcours tangentiel, s'anastomoseraient par des ponts avec les nervures *t*. Mais la première explication a été retenue par analogie avec le genre *Atraphaxis*.

Fleurs femelles. Elles ont, déjà dans les boutons, des tépales externes très charnus soudés sur la moitié de leur hauteur et terminés

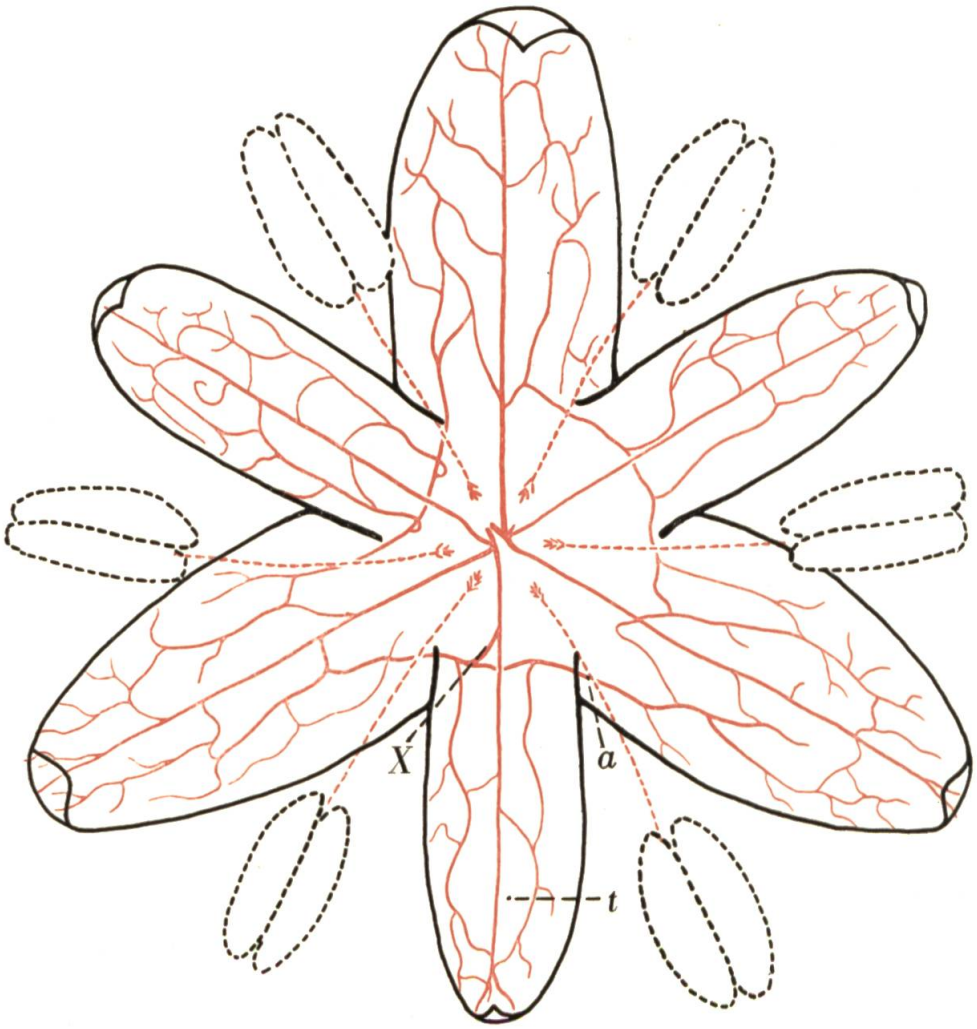

Fig. 50. — *Emex spinosa*, fleur mâle (× 20)

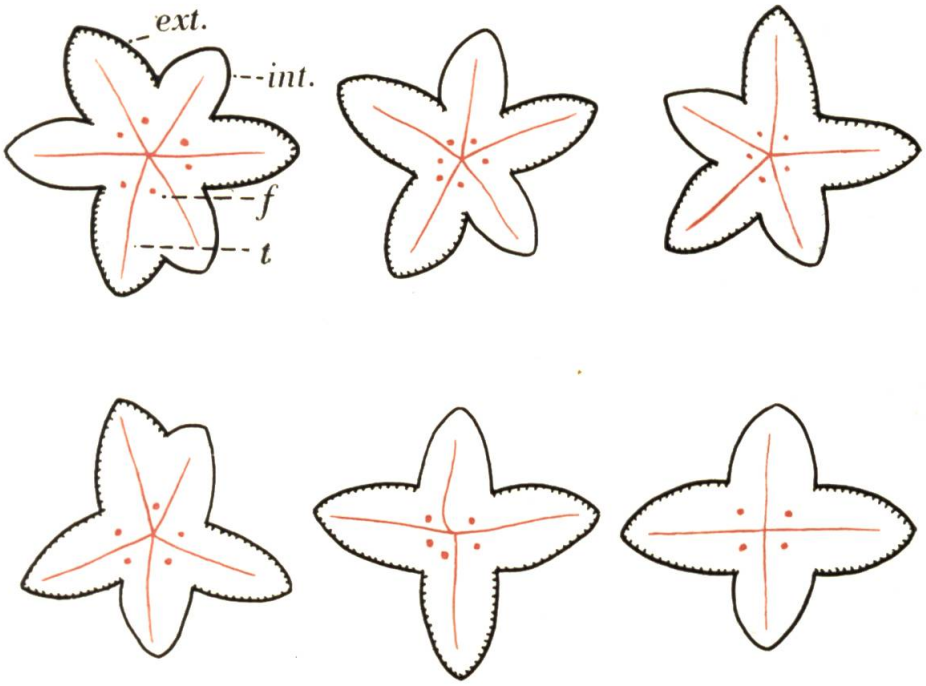

Fig. 51. — Altérations du diagramme chez l'*Emex spinosa*.

par des lobes pointus qui se transforment en épines dans le fruit. Leur vascularisation est établie sur un schéma très semblable à celui des fleurs mâles mais dont la réalisation apparaît différente. Les ramifications secondaires des principales et des latérales sont moins abondantes. L'anneau *a* décrit dans les fleurs mâles existe aussi ; il est même très bien marqué et se lie ici de façon constante à la nervure principale des tépales internes. Même dans les jeunes fruits, sa trace reste importante ; elle semble maintenir la liaison entre les 3 tépales externes. Dans les fruits plus avancés, on voit que les traces principales sont entourées et soutenues par une sorte de gaine fibreuse.

Etamines. — Les étamines d'une fleur mâle, qui a normalement 6 tépales, sont au nombre de 6, groupées en 3 paires en face des 3 tépales externes. Les filets sont minces et innervés par une trace simple qui se termine à la base par 10 à 12 cellules lignifiées groupées en une masse assez importante mais jamais reliée au reste du squelette vasculaire. Les étamines internes manquent et il n'y a pas d'écailles nectarifères.

Toutes les étamines dans les fleurs femelles sont absentes et on ne trouve aucun vestige de leur trace *f*.

Ovaire. — Il a 3 côtes et montre 3 traces *st* qui se poursuivent jusque dans les styles. La base de chaque trace se termine comme celle des étamines par un groupe de cellules en massue non reliées au reste

du squelette vasculaire mais qui s'approchent beaucoup du plexus ; la zone claire de contact semble par conséquent plus mince que dans les autres genres.

Altérations du diagramme. — Les fleurs mâles, contrairement aux fleurs femelles, montrent une tendance assez marquée vers la réduction ; des degrés divers ont pu être observés depuis la fleur normale à 6 tépales et 6 étamines, jusqu'à celle à 4 tépales et 4 étamines montrant une symétrie dimère parfaite, en passant par des stades intermédiaires à 5 tépales et 6 (5) étamines, ou bien 4 tépales et 6 (5) étamines (*cf.* fig. 51). Ce sont les tépales du verticille interne qui avortent le plus souvent ; parfois ils sont nettement plus petits que les tépales normaux, d'autres fois ils sont accolés par une soudure à un tépale externe voisin, ou bien ils sont totalement absents. Lorsqu'un tépale interne manque, il entraîne en général la disparition d'une des étamines de la paire voisine. On arrive alors, par exemple dans une fleur à 5 tépales et 5 étamines, à une fausse symétrie de fleur pentamère : 3 tépales externes dont deux seulement sont accompagnés de leur paire d'étamine, le troisième ne possédant qu'une étamine simple, tandis que les deux tépales internes n'ont pas d'étamine opposée.

Bibliographie. — EICHLER 1878 : 72 ; GROSS 1913 : 244 ; SAUNDERS 1933 : 199.

Rumex L.

(Fig. 52)

Matériel étudié. — *Rumex scutatus* L. Valais, Val Ferret, La Fouly, 10.VII.1945, *Vautier s.n.* ; Cultivé au Jardin botanique de Genève, mai 1949. — *R. Acetosa* L. Genève, Jardin botanique, spontané dans les prairies, mai 1949. — *R. nivalis* Hegetsch. Fleurs mâles. Cultivé au Jardin botanique de Genève, mai 1949. — *R. obtusifolius* L. Savoie, Alpes Lémaniennes, prairie à Bay, au pied des Fiz, 10.VI.1899, *Briquet s.n.* (revu par K.H. Rechinger fil. 1930) ; Genève, Avenue de la Paix, bord de route, mai 1949, *Vautier s.n.*

Pédicelle et périanthe. — Les fleurs des *Rumex* observées ont une organisation très constante : 3 pièces externes soudées à leur base, 3 pièces internes qui continuent à grandir avec le fruit et dont la nervation est presque toujours plus riche que celle des tépales externes.

Les faisceaux *pe* dans le péricladium forment le plus souvent deux groupes distincts qui, à la base de la fleur, se divisent chacun en 3 traces *t* : l'un en 2 externes et 1 interne, l'autre en 1 externe et 2

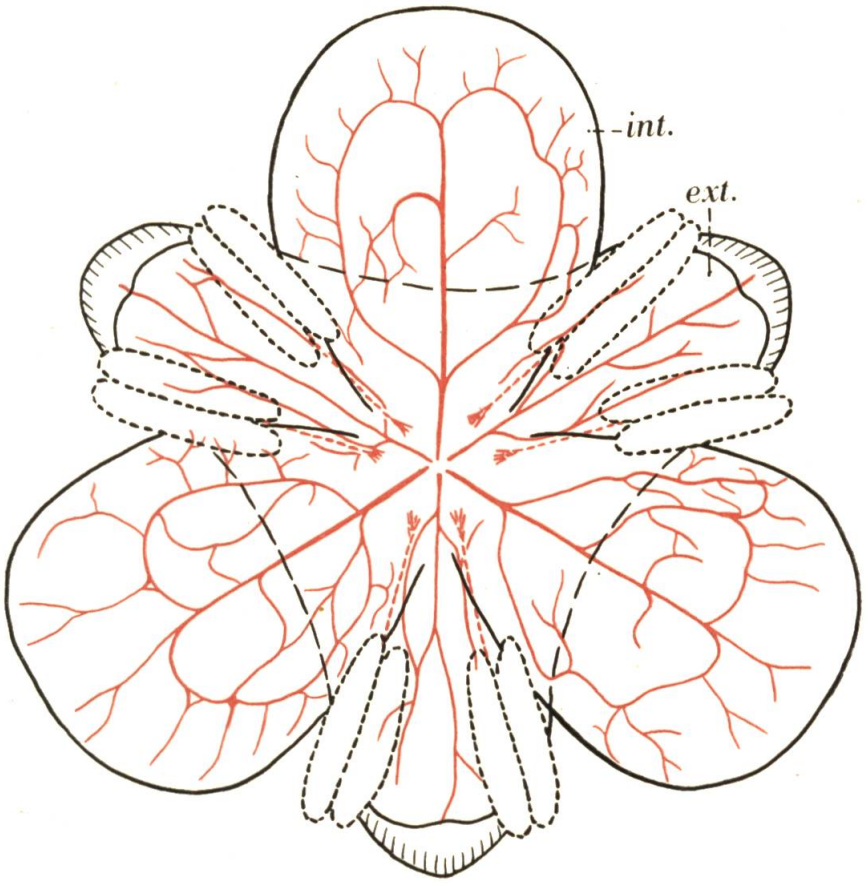

Fig. 52. — Fleur de *Rumex scutatus* (× 12)

internes. Il faut ajouter que les traces internes s'individualisent à un niveau légèrement supérieur à celui formé par le départ des traces externes.

Plus tard, c'est-à-dire dans une fleur plus avancée, le plexus devient un centre vasculaire assez riche, mais formé d'une masse d'éléments irrégulièrement lignifiés et qui atteignent la base des traces de l'ovaire et du faisceau placentaire, noyant du même coup les 3 traces internes dans une sorte de manchon commun où viennent s'appuyer les traces *f* des filets staminaux.

La description ci-dessus est valable pour le *Rumex scutatus* mais peut s'appliquer à toutes les autres espèces étudiées.

Etamines. — L'androcée est formé de 6 étamines, groupées en paire devant les 3 tépales externes, chacun des 6 filets possédant une fine trace *f* entièrement indépendante mais épaissie à sa base comme celle des *Emex*. Le verticille interne manque et il n'y a pas de traces vestigiales des 3 étamines internes.

Ovaire. — Les traces marginales *m* semblent manquer et les 3 traces *st* sont simples dans la plupart des cas, spécialement dans les ovaires encore jeunes. Cependant, l'ovaire du *R. scutatus* est très richement vascularisé ; ses parois sont parcourues par un grand nombre de traces reliées les unes aux autres et qui sont simplement des paires de latérales issues des traces *st :*

Au sommet de l'ovaire, les traces *st* se divisent en 2 : une branche se continue dans les styles repliés contre la surface de l'ovaire et l'autre, assez courte, innerve la pointe de l'ovaire.

Chez le *Rumex Acetosa* (fleurs ♀), les traces *st* de l'ovaire sont élargies à leur base et font un coude vers l'extérieur, venant ainsi se superposer aux traces *t* des tépales externes sans cependant entrer en contact avec elles. C'est simplement le même phénomène qui a été signalé chez le *Polygonum aviculare* et le genre *Eriogonum*, sauf qu'ici, comme il n'y a pas d'étamines, on peut facilement, sur des coupes, prendre ce départ de trace pour un vestige de trace d'étamine ; c'est ce qui est arrivé à LAUBENGAYER. Cette trace *st*, avec son petit crochet en arrière, est parfaitement continue : il n'y a pas de « splitting » dans le sens de LAUBENGAYER et il est impossible d'y voir une trace vestigiale du verticille externe de l'androcée.

Bibliographie. — LAUBENGAYER 1937 : 331.

Rheum L.

(Fig. 53 et 54)

Matériel étudié. — *Rheum Rhaponticum* L. Hortus parisiensis *s.d., s.n.* ; cultivé au Jardin botanique de Genève, 10.V.1949, de Berne, 28.V.1949. — *R. palmatum* L. var. *tanguticum* Maxim. cultivé au Jardin botanique de Berne, 28.V.1949. — *R. Ribes* L. Perse australe, Rivas, 9.VII.1842, *Kotschy 252.586.*

Pédicelle et périanthe. — Les fleurs des *Rheum* ont, en général, un périanthe hexamère et un androcée composé de 9 étamines : 6 externes et 3 internes ; l'ovaire est triangulaire. Leur vascularisation est construite sur un mode simple qui rappelle celui des *Eriogonum*. Les faisceaux *pe* forment le plus souvent deux cordons dans le péricladium. Arrivés au niveau du plexus, ils se desserrent et quelques éléments arrêtent là leur parcours ; puis chaque cordon divisé en 3 branches, innerve l'un 2 tépales internes et un externe, et l'autre deux tépales externes et un interne. Parfois, tous les faisceaux restent serrés (sans former deux cordons) jusqu'au point où dans le péricladium ils s'échappent tous les 6 en même temps en direction des tépales.

Etamines. — Les 6 étamines du verticille externe sont groupées par paires devant les 3 tépales externes et les 3 étamines internes sont

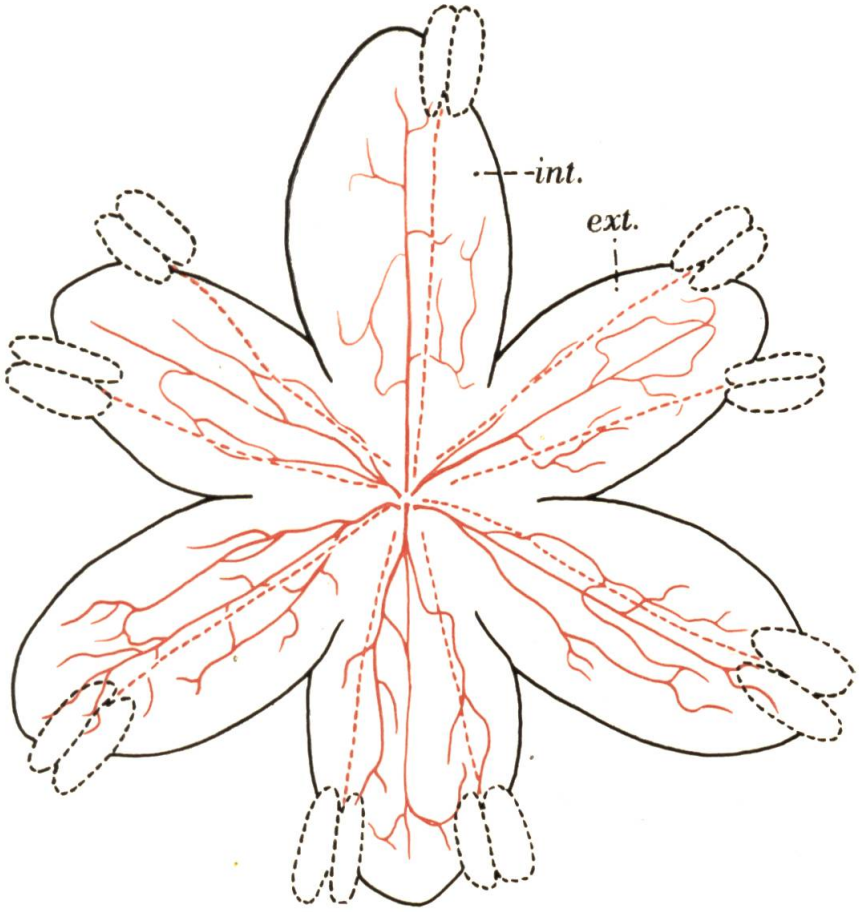

Fig. 53. — *Rheum Rhaponticum*, fleur normale (× 15)

placées en face des tépales internes. Les 9 traces *f* sont entièrement indépendantes ; on les voit prendre naissance au fond du réceptacle sans qu'il y ait de connexion quelconque avec le reste du squelette vasculaire.

LAUBENGAYER décrit les traces des étamines externes comme étant soudées à la trace *st* de l'ovaire, mais un tel fait ne s'est jamais présenté au cours de cette étude. Il est vrai que les traces *st*, élargies à leur base et légèrement recourbées vers l'extérieur, pointent vers la trace *t* des tépales, venant se placer ainsi entre les traces *f* des deux étamines externes. Le dessin de LAUBENGAYER montre une disposition exacte (il dessine en effet devant chaque tépale externe trois traces libres entre elles) mais son interprétation et sa description des faits ne correspondent pas à ce qui a été vu avec la méthode au chlorallactophénol.

Ovaire. — Il est triangulaire dans la majorité des cas et possède 3 traces *st* qui, avant d'aboutir dans les stigmates, longent les côtes de l'ovaire, développées en ailes dans les fruits. Les fleurs du *Rh.*

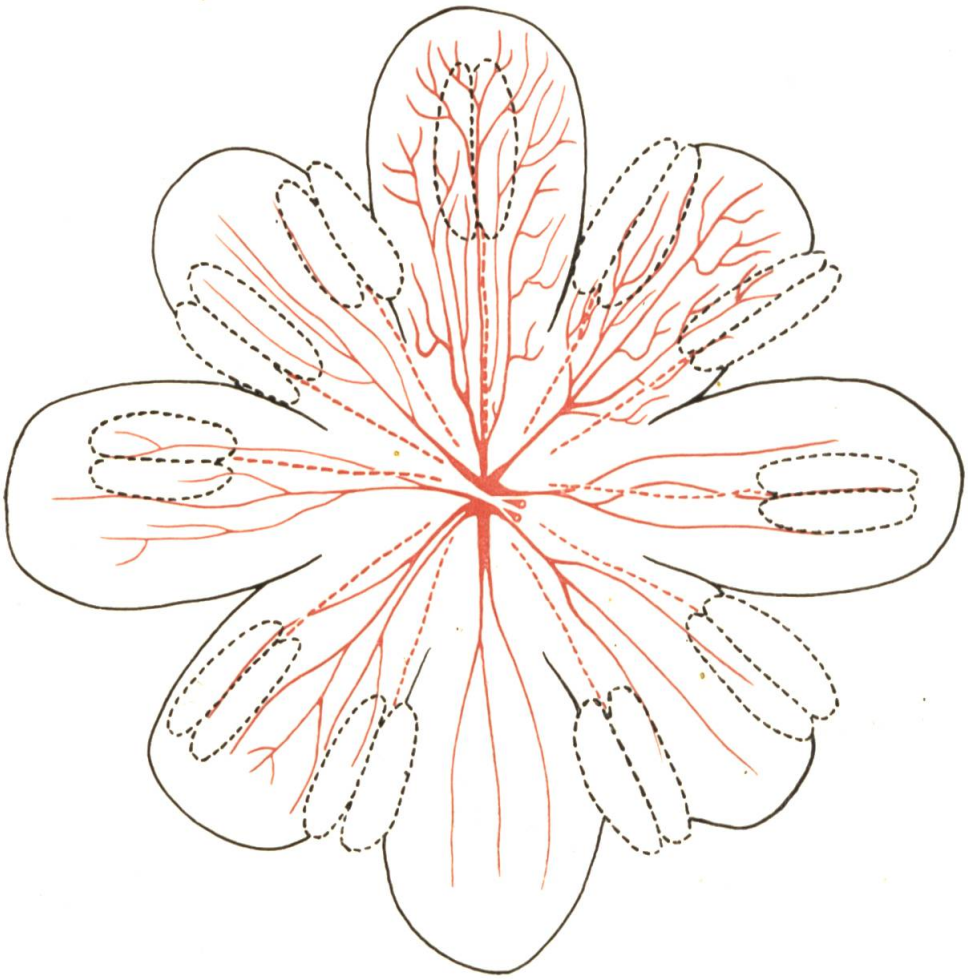

Fig. 54. — *Rheum Ribes*, fleur à 8 tépales, 11 étamines (4 carpelles) ; les traces *t* sont réparties en deux groupes de 4. La nervation n'a été représentée complètement que pour 2 tépales (× 12)

Rhaponticum ont montré une seule nervure marginale *m* au centre de chaque face de l'ovaire, tandis que celles du *Rh. Ribes* en ont présenté trois. Ces traces sont courtes et ne dépassent pas la moitié de l'ovaire.

Altérations du diagramme. — Les échantillons de *Rheum* étudiés ont montré des altérations multiples et variées de leur diagramme. Ainsi, le *Rh. Rhaponticum* du Jardin botanique de Genève a présenté, sur 300 fleurs prises au hasard, environ une fleur anormale sur 5, fleurs anormales composées de 4, 5, 7, 8 et même 9 tépales. Dans les échantillons à périanthe tétramère, on note la présence de 6 étamines, 4 externes et 2 internes, l'ovaire étant alors lenticulaire, c'est-à-dire à deux côtes ; remarquons que la disposition d'une telle fleur dimère régulièrement symétrique est identique à celle du genre *Oxyria*.

Dans les fleurs à 5 tépales, il y a le plus souvent un tépale bivalent avec deux nervures juxtaposées. On retrouve dans ces exemples une disposition analogue à celle du genre *Polygonum* à 5 tépales, 8 étamines et 3 carpelles. Les échantillons où le périanthe atteint un nombre de pièces supérieur à 6 sont particulièrement intéressants, car ces fleurs ont le plus souvent aussi un nombre plus élevé d'étamines et un ovaire à 4 côtes, comme le montre la fig. 54.

On peut se demander, en présence de telles fleurs, ce qu'elles signifient. LUNDBLAD, qui figure aussi dans ses dessins un *Rheum* à 9 tépales, s'appuyant sur la théorie de MURBECK, les considère comme des cas de pléiomérie dus au dédoublement d'un tépale, à la multiplication des traces vasculaires ou à la transformation d'une étamine en un tépale. Il paraît important de remarquer que, si tel était le cas, l'ordre de succession des tépales serait sûrement brouillé ou qu'alors le nombre total des étamines devrait être inférieur au chiffre 9, normal. Or, dans une fleur à 8 tépales (4 territoires complets ; *cf.* fig. 54) on voit que ceux-ci alternent régulièrement et que la symétrie est parfaite ; le 4e carpelle est en face du 4e tépale externe comme le veut la règle de la famille ; dans les fleurs à 7 (ou 9 tépales), il n'y a qu'une seule coupure, qu'un seul endroit de trouble où deux tépales internes par exemple (et c'est le cas le plus fréquent) se trouvent côte à côte (*cf.* fig. 57). On peut donc penser, les anomalies, les manques, les irrégularités étant localisés dans le même rayon, que la fleur normale se trouve augmentée d'un (ou 2) territoire nouveau (*cf.* p. 324).

Devant les tépales externes, on note quelquefois la présence d'une seule étamine au lieu de la paire habituelle ; il semble que ce défaut, que l'on retrouve si souvent dans d'autres genres de la famille, est plutôt superficiel car il est rarement en liaison avec d'autres troubles graves du même secteur. Il n'affecte pas directement le secteur auquel appartient l'étamine.

Bibliographie. — LUNDBLAD 1922 : 67, fig. 43 ; LAUBENGAYER 1937 : 329.

Oxyria Hill

(Fig. 55)

Matériel étudié. — *Oxyria digyna* (L.) Hill, Alpes Lémaniennes, Portes de l'Hiver, versant du Lac Vert, 22.VIII.1916, *Briquet s.n.* ; Grisons, val d'Avers, Cröt, 3.VII.1946, *Vautier s.n.*

Pédicelle et périanthe. — Les faisceaux *pe* forment tout le long du péricladium un cordon peu serré qui, avant d'arriver au réceptacle, se divise en deux groupes indistincts proches l'un de l'autre. Les

éléments des faisceaux tendent à s'éparpiller et il se forme 4 traces principales qui vont dans les tépales.

A côté de sa nervure principale *t*, chaque tépale possède 2 traces latérales l^t. Les tépales externes sont plus étroits que les internes et leurs latérales sont courtes, simples, presque sans ramifications, tandis que celles des tépales internes sont plus importantes. Elles ne sont cependant que des commissurales qui viennent se souder sur les latérales des tépales externes. Latérales et commissurales forment sur un court trajet un faisceau commun qui vient le plus souvent se souder sur la nervure *t* des tépales externes. Dans quelques cas cependant, ce faisceau descend tout seul jusqu'au fond du réceptacle, au niveau du plexus entre les 4 traces principales des tépales ; dans ce cas-là, il est impossible de dire à quel tépale ce faisceau commun appartient. Ce qui revient à dire que ce faisceau commun est, soit soudé à la fois à une trace de tépale externe et de tépale interne adjacent, soit soudé seulement à une trace de tépale externe, mais apparemment jamais il ne se soude sur la nervure *t* des tépales internes seulement, contrairement à ce qu'affirme LAUBENGAYER : « the 2 leading to the outer tepals leave the stele first and are followed almost immediately by 6 traces, 3 to each side. The median trace of each of these 2 groups of traces is the main trace to each of the inner tepals and forms alternately with those supplying the outer stamens. The 4 traces which lie between the median and outer traces are morphologically double. Each shows a radial splitting, the one half becoming a lateral trace to an inner tepal, and the other half becoming a lateral trace to the adjacent outer tepal. Eventually each tepal is supplied by a main trace and two laterals. This unusual method of supply has been found in no other polygonaceous flower. »

Ces différences d'opinion sont probablement attribuables au fait que cet auteur a travaillé l'anatomie florale par coupes fines, tandis que grâce à la technique au chlorallactophénol et violet de gentiane on peut observer une fleur entière et, par conséquent, préciser avec plus de sûreté les points de départ ou les soudures des traces et les suivre sur tout leur parcours. Ce mode de vascularisation avec latérales et commissurales n'appartient pas, quoi qu'en dise LAUBENGAYER, au seul genre *Oxyria*. On le retrouve au contraire dans plusieurs autres cas : *Pteropyrum*, *Antigonon*, etc.

Ce genre ne présente pas de variations morphologiques ; il est constamment dimère. Il semble donc que la perte du territoire 3-6 soit, comme chez l'*Atraphaxis spinosa*, un caractère stable, fixé.

Etamines. — Les fleurs d'*Oxyria* ont 6 étamines (et non pas 4 comme l'indique HEGI) : 4 courtes en face des tépales externes et 2 longues, à filet large, en face des tépales internes. Les traces *f*, dans

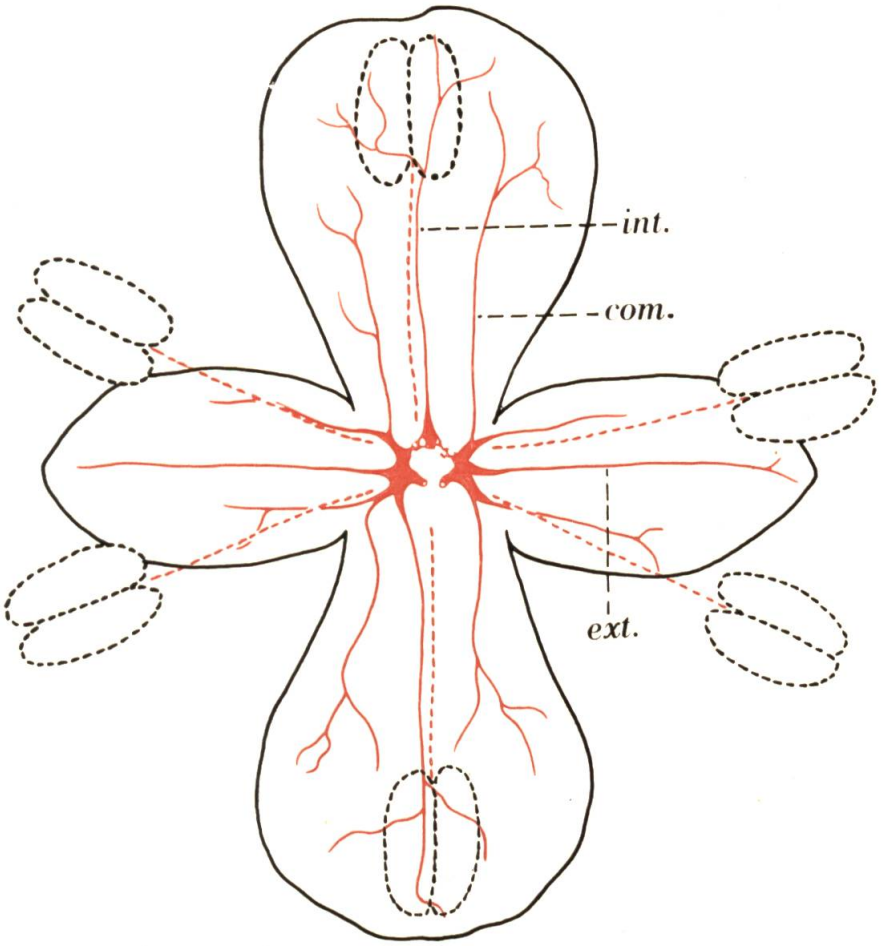

Fig. 55. — Vascularisation de l'*Oxyria digyna* (× 25)

ces 6 étamines, sont très minces, elles sont indépendantes du reste du squelette vasculaire et l'on ne trouve pas d'écaille nectarifère.

Ovaires. — Les ovaires d'*Oxyria* sont formés de 2 carpelles dont les traces *st*, opposées aux tépales externes, se terminent dans des stigmates frangés. Dans une fleur très jeune, ces traces suivent les deux côtes de l'ovaire ; les ailes se forment plus tard et ne sont pas vascularisées. Les deux traces marginales *m* sont ténues et deviennent en général bifides à mi-hauteur de l'ovaire. Ces 4 traces *st* et *m* ne sont pas reliées directement aux nervures principales du périanthe. Elles sont séparées du fond du réceptacle par une zone claire. Chaque trace *st* et *m*, ainsi que le cordon placentaire, fort et souvent sinueux, se termine vers le bas par un groupe de cellules irrégulières formant une sorte de massue qui se développe et s'agrandit en même temps que le fruit. Cette masse finit par occuper toute la partie supérieure

de la zone de contact ; pendant ce temps, à partir du plexus, se forment vers le haut d'autres cellules à lignification tardive qui, bientôt, rencontreront celles de la base de l'ovaire.

Bibliographie. — HEGI 1910 : 188 ; BAUER 1922 : 290 ; EDMAN 1929 : 165 ; LAUBENGAYER 1937 : 332.

III. GÉNÉRALITÉS SUR LE SQUELETTE

Pédicelle. — Il y a en général, dans le pédicelle, un nombre de faisceaux égal à celui des tépales ou le plus souvent légèrement inférieur. Dans ce dernier cas, on a vu qu'un même faisceau peut fournir deux traces, t_2 et t_5 par exemple. Aucune tentative n'a été faite de mettre en évidence d'autres tissus que le bois, ce qui fait que ces faisceaux apparaissent le plus souvent isolés les uns des autres et sans prendre l'aspect classique d'un cylindre central. Suivant la position qu'ils occupent en traversant la plaque articulaire, on peut orienter le plan de la fleur. Exemple : *Polygonum Bistorta.*

Dans le genre *Podopterus*, par contre, où les fleurs ont 5 tépales, on note déjà dans le pédicelle 6 faisceaux, deux d'entre eux innervant le même tépale 3, prouvant ainsi clairement sa bivalence.

Dans certains genres, ces faisceaux peuvent former deux groupes séparés et fournir chacun les traces dans une moitié de la fleur. Lorsque les faisceaux sont ainsi divisés en 2 parts, on pourrait s'attendre à les voir innerver deux verticilles différents, les uns alimentant les tépales externes et les autres les tépales internes, mais tel n'est pas le cas. Les exemples dans le genres *Rheum* et *Rumex* sont particulièrement nets à cet égard. Il faut cependant ajouter que les traces des tépales externes (ou seulement celle du tépale 1) partent quelquefois très légèrement en dessous du niveau du plexus (exemple : *Brunnichia*). Parfois la différence entre les traces externes et les internes se marque simplement par un angle de départ plus ouvert pour les premiers.

Dans d'autres cas, les faisceaux se tiennent tellement serrés les uns contre les autres qu'ils ne forment plus qu'un cordon. Exemples : les genres *Eriogonum* et *Polygonella.*

Plexus. — Il peut être très simple ; les faisceaux du pédicelle s'écartent brusquement et partent alors directement dans les tépales.

Le plus souvent, en revanche, le plexus s'enrichit d'éléments lignifiés supplémentaires irréguliers et épars ; il devient alors un centre plus ou moins richement vascularisé. Ces éléments peuvent servir de pont annulaire entre les différentes traces principales, comme on le voit dans plusieurs espèces de *Polygonum.*

A un degré de complication plus élevé encore, on voit des petites branches secondaires quitter le plexus et monter dans le réceptacle en pointant vers la base de l'ovule *(Muehlenbeckia* et *Coccoloba)*. Dans les boutons, ils sont encore séparés de la base du cordon placentaire par une zone claire bien distincte, mais dans les fleurs plus développées, la liaison s'établit sans que l'on puisse suivre des traces nettes ou des files de cellules. Le contact ne s'établit donc pas directement dès la formation de la fleur, mais se complète progressivement plus tard. Ces éléments qui unissent ainsi plexus et cordon placentaire correspondent aux « diaphragmes aquifères » dont parle BERTRAND (1880 : 21). Voici comment il les décrit : « Les rapports des faisceaux d'âge différent s'établissent toujours par l'intermédiaire de masses de trachées très courtes, globuleuses, dont l'ensemble forme ce que j'appelle à cause de leur rôle physiologique des *diaphragmes aquifères.* »

Tépales. — Ils sont innervés, dans la majorité des fleurs, par une nervure principale *t* flanquée de deux latérales l^t qui peuvent se ramifier en branches secondaires plus ou moins importantes, s'anastomosant souvent entre elles. Exemples : *Fagopyrum, Polygonum,* etc.

Le nombre des traces est augmenté dans les genres *Calligonum* et *Coccoloba* par division fréquente des principales ou des latérales.

Par contre, les traces *t* restent simples chez quelques genres où les fleurs sont généralement petites. Exemple : *Polygonella.*

Elles se terminent en massue chez certaines espèces d'*Eriogonum*, tandis que dans d'autres espèces du même genre elles possèdent dans leurs extrémités des branches courtes, trapues et assez larges. Dans quelques cas, la première paire de latérales s'écarte de la trace principale presque à angle droit et chaque branche va se souder avec celle du tépale voisin. Ensemble, elles forment alors dans le réceptacle, en dessous du niveau où les tépales s'individualisent, une sorte d'anneau qui relie toutes les traces. Exemple : *Atraphaxis.*

Chez les *Emex*, cet anneau existe, mais seulement entre les tépales externes ; il passe alors en dehors de la trace des tépales internes, mais sans se souder avec elle, sauf accidentellement chez quelques rares exceptions dans l'un ou l'autre tépale. Cette disposition devient particulièrement nette et fréquente chez les fleurs femelles.

Dans plusieurs genres, les latérales fournissent des branches importantes, appelées commissurales, qui partent pour innerver les tépales adjacents. Le plus souvent, elles sont fournies par les tépales externes pour servir de latérales aux tépales internes, et c'est le cas chez les genres *Pteropyrum, Antigonon, Coccoloba,* tandis que ces commissurales peuvent partir des tépales internes pour innerver les externes, comme chez les *Podopterus.*

Ce type de vascularisation avec commissurales, s'il existe dans différents genres, ne se retrouve pas d'une façon constante dans les tribus auxquelles ces genres appartiennent.

On sait que SAUNDERS (1933) explique la pétaloïdie par ce procédé particulier d'innervation.

Bivalence du tépale 3. — Elle peut déjà être mise en évidence par la morphologie et l'anatomie (*cf.* GEITLER, *Polygonum Convolvulus* 1929) mais son existence s'affirme sans aucun doute après l'étude de la vascularisation. On voit souvent ce tépale posséder 2 traces principales au lieu d'une seule. Exemples : les genres *Podopterus, Muehlenbeckia* fleur femelle).

Dans la plupart des fleurs pentamères soi-disant acycliques, on peut mettre en évidence une petite nervure supplémentaire, t_6 se soudant à t_3 à des niveaux différents, mais toujours en dessous de celui où les latérales se séparent.

Dans certains cas cependant, t_6 (ou t_3) manque : exemples, les genres *Polygonella* et *Muehlenbeckia* (fleur mâle). Ce n'est donc pas toujours dans le territoire 3-6 la même trace qui avorte. Cette double possibilité est démontrée à l'intérieur d'une même espèce chez le *Muehlenbeckia axillaris* fleur femelle.

Il n'est pas possible de considérer ces traces t_6 comme des latérales supplémentaires ou des accidents locaux ; le fait se retrouve d'une façon très générale partout.

Dans les nombreux genres et espèces de Polygonacées qui possèdent les deux sortes de fleurs pentamères et hexamères (*Polygonum, Fagopyrum*, etc.), la trace supplémentaire de t_3 a disparu des fleurs à 6 et le sixième tépale est régulièrement innervé comme les autres. On a alors une vascularisation parfaitement symétrique qui ne laisse plus aucun doute sur le fait que ces fleurs pentamères sont dérivées, par coalescence de tout un territoire, coalescence existant probablement déjà dans les ébauches, des fleurs hexamères cycliques.

Etamines. — Les filets des étamines sont innervés par des traces très fines formées d'une seule file de cellules souvent irrégulièrement ou peu lignifiées. Ces traces sont indépendantes de tout le reste du squelette vasculaire, c'est-à-dire que l'on ne peut pas distinguer de soudure avec les traces principales. Chez le genre *Emex*, la base des traces vasculaires *f* est dilatée en une massue. Sur le grand nombre de fleurs vues dans cette étude, on ne peut noter qu'un ou deux cas isolés (*Coccoloba Williamsii* et *Pterostegia drymarioides*) où les traces staminales sont en connexion avec une trace *t*. Quelquefois il est possible de les suivre un peu plus bas que les dernières cellules lignifiées, par la présence d'une gaine de cellules non lignifiées formée peut-être de liber aussi, mais non différenciée par la technique employée.

Un fait à noter aussi est celui que l'on trouve par exemple chez les *Polygonella* où la trace t_3 est absente et où le filet de la cinquième étamine externe, qui appartient à son demi-territoire, se place dans le parenchyme du réceptacle à égale distance entre t_3 et t_5, à un endroit où ne passe aucune trace vasculaire. L'existence de cette étamine parfaitement normale dans ses proportions et son développement, prouve qu'elle ne souffre pas de son isolation.

Ce défaut dans la lignification des cellules, qui apparaît comme des interruptions du bois, n'est pas chose nouvelle. Il a déjà été signalé entre autres dans les importants travaux d'ARBER (1931) et dans ceux de NORRIS (1941) qui donnent à ces cellules le nom de « suggestive tissue ».

Notons encore que les étamines sont disposées en 2 verticilles, les externes et les internes, distinguables souvent par la largeur de leurs filets, mais presque toujours par le fait que la trace des internes part d'un niveau légèrement inférieur à celui des externes.

Celles du verticille externe sont groupées par paires de façon constante dans tous les différents genres étudiés (sauf chez le *Pterostegia*, le *Koenigia* et quelques cas plutôt rares chez les *Polygonum alpinum* et *Bistorta*, *Fagopyrum*, *Emex* ou *Rumex*, etc.). Cette disposition paraît tellement stable qu'elle semble provenir d'une mutation ancienne ne touchant que ce verticille, mais la structure de chaque membre de la paire est identique à celle, par exemple, des étamines opposées aux tépales internes.

Il faut dire encore que si les traces *f* ne se soudent nulle part, elles pointent toujours vers les traces *t*, ce qui permet d'assurer que les étamines qu'elles innervent ne sont pas alternes avec les tépales, mais bien opposées.

On en peut déduire, ce qui est confirmé par l'étude des diagrammes, que les paires sont les homologues des étamines simples oppositi-tépales.

Ecailles nectarifères. — Lorsqu'elles existent dans la fleur, ces écailles nectarifères sont dues à des effigurations ou émergences d'un disque qui tapisse le fond du réceptacle. Même quand elles sont bien marquées, comme dans les *Fagopyrum*, il devient évident qu'elles n'ont pas de traces lignifiées. Ce serait donc une erreur de les considérer comme des staminodes (*cf. Fagopyrum*, hypothèse d'EMBERGER, 1939a). Elles sont disposées de façon régulièrement alternes entre les étamines, quel que soit leur nombre, et n'ont aucune influence directe sur les deux verticilles d'étamines.

Ovaire. — Cet organe est en règle générale formé de plusieurs carpelles : 2 chez les *Oxyria digyna* et les *Atraphaxis spinosa*, 3 dans la plupart des genres et 4 régulièrement chez les *Calligonum*, occasionnellement chez les *Rheum*, *Polygonum*, *Fagopyrum*, le chiffre de

5 carpelles étant exceptionnel chez les *Fagopyrum*. Les 4me et 5me carpelles se placent devant les tépales internes 4 et 5, comme SCHOUTE (1932 : 196) l'a vu chez le *Polygorum aviculare*.

Chaque côte de l'ovaire est innervée par une trace dorsale *st*, qui prend naissance en dessus du plexus et qui se termine dans les styles où elle peut alors se diviser en plusieurs petites branches (ex. *Calligonum Caput-Medusae* var. *rubicundum*).

Ces traces *st* sont en général simples (exemple : *Podopterus*) ; elles peuvent aussi posséder, comme chez les *Fagopyrum* et les *Atraphaxis*, une paire de latérales l^{st} dont chaque extrémité rejoint le plus souvent celle de la trace marginale *m*. Chez le *Rumex scutatus*, on remarque la présence de plusieurs latérales de *st*, ramifiées et formant tout un réseau de vascularisation dans la paroi de l'ovaire, où l'on ne voit pas de traces marginales.

Il arrive que la trace marginale *m* n'existe pas (exemple : *Polygonella*) ou plutôt qu'elle n'ait pas pu être mise en évidence, les ovaires observés ayant été choisis jeunes pour faciliter l'éclaircissement. Cette trace *m* est courte et fine chez le *Polygonum Bistorta* par exemple, elle est bien marquée chez le *Rheum Rhaponticum* et dans le genre *Muehlenbeckia* ; quelquefois, elle se termine en se divisant en deux branches (*Polygonum Convolvulus* et *P. baldschuanicum*), ou bien elle est remplacée par deux traces parallèles (exemple : *Atraphaxis*). Par contre, on trouve dans le genre *Antigonon* 3 et même 5 traces *m* sur une seule des faces de l'ovaire, entre deux traces *st* ; celle du milieu, cependant, est nettement plus importante et très ramifiée. Le genre *Podopterus* en possède 2, bien développées, voire 4, dont les bases sont plus ou moins communes.

Il peut aussi arriver, semble-t-il, comme chez le *Calligonum aphyllum*, que des traces *m* soient juxtaposées aux traces *st* jusqu'à mi-hauteur de l'ovaire, niveau où elles s'en écartent à angle droit, formant ainsi une couronne.

Toutes ces traces sont parfaitement indépendantes du reste du squelette vasculaire, dans les jeunes fleurs en tous cas. Elles pointent généralement vers le plexus et finissent tardivement par être englobées dans la masse d'éléments irréguliers qui entourent celui-ci (*cf.* plus haut, *plexus*).

Un cas particulier est à signaler chez les *Eriogonum*, le *Rumex Acetosa* et quelques *Polygonum* où ces traces se terminent en massue et forment un coude vers l'extérieur ; elles semblent bien, par ce détail morphologique, marquer leur indépendance et prouver qu'une liaison directe avec le plexus par des éléments ligneux ne leur est pas absolument nécessaire. Il est facile par exemple de détacher les parois de l'ovaire du fond du réceptacle sans déranger l'ovule qui semble mieux ancré.

Ovule. — A l'ovule unique parvient un faisceau en général court et épais, à base élargie en pinceau et dont les branches tendent à se rapprocher des traces *m* à la base des parois de l'ovaire ; on en distingue 3 dans les genres *Fagopyrum* et *Ruprechtia*. Le faisceau se termine sous l'ovule par 6-10 petites ramifications (griffes de LONAY, 1923), qui divergent en forme de coupe évasée, dans la zone tégumentaire. Il semble curieux de trouver sous l'ovule un foisonnement vasculaire aussi important, mais un fait analogue a été décrit par BENSON et WELSFORD (1909) pour le genre *Juglans*. Dans cet ovaire bicarpellé, on le sait, 2 traces latérales quittent les dorsales pour former ensemble le cordon vasculaire destiné à l'ovule (BENSON and WELSFORD, 1909 : 628) : « As in *Myrica Gale*, the placental strand on entering the ovule of *Juglans* gives rise to a number of bundles which lie symmetrically about the ovule, but the number is much larger than in *Myrica*. The number is approximately twenty and they appear to be as numerous in the rarer case where only one placenta feeds the ovule as where two placentae contribute. » Dans ce même travail, on trouve une figure de la vascularisation d'un ovaire de *Rheum undulatum* qui correspond assez mal avec ce qui a été vu dans les échantillons observés au cours de cette étude. Si ces auteurs appellent le faisceau de l'ovule « ventral bundle of carpel or placental bundle », c'est parce qu'ils n'ont pas vu que dans les ovaires jeunes le cordon placentaire est indépendant des médianes et que jamais ces médianes ne plongent pour devenir le cordon placentaire.[1]

Ce faisceau placentaire bien développé devient sinueux chez l'*Oxyria digyna*, tandis que chez les *Brunnichia* il s'allonge beaucoup et donne, momentanément en tout cas, une position anatrope à l'ovule.

L'interruption constante, au moins dans les états jeunes, des traces lignifiées de l'ovule et des parois carpellaires ne permet pas de considérer ces traces comme une continuation directe vers le haut des faisceaux du pédicelle. Il semble qu'on puisse considérer la disposition actuelle comme dérivée d'un état plus ancien, encore figuré mais atténué chez les *Fagopyrum*, et où les liaisons entre le cordon placentaire et les faisceaux ventraux devaient représenter les ponts nécessaires entre l'ovule et le reste du système vasculaire de la fleur. La soudure entre le plexus et la base du faisceau *o*, comme le montrent si clairement les *Muehlenbeckia*, est une consolidation tardive (*cf.* fig. 42).

On sait que LAUBENGAYER (1937), en interprétant l'ovaire, est arrivé à la conviction que celui-ci est uniloculaire, tricarpellé, avec un

---

[1] Rappelons cependant la liaison avec les médianes chez les *Fagopyrum*.

ovule unique, et qu'il devait représenter l'ultime stade de dégradation d'un ovaire peut-être pluriloculaire mais certainement pluriovulé. Il n'a pas pu cependant apporter de preuves de sa manière de voir. Nous avons chez les *Fagopyrum* et peut-être aussi chez les *Ruprechtia*, la seule manifestation de l'architecture vasculaire qu'on puisse interpréter dans le même sens que LAUBENGAYER. C'est aussi la seule fois qu'un raccord entre la trace *o* et d'autres vaisseaux a pu être décelée, et on a en même temps la confirmation d'un fait souvent soupçonné (en particulier par LAUBENGAYER) mais jamais démontré : c'est que le faisceau *o*, toujours plus gros que les faisceaux voisins, a en réalité une origine multiple, en d'autres termes, qu'il n'est pas une simple trace mais bien un faisceau, contrairement aux idées de JOSHI (1938).

Rapports entre la vascularisation et la morphologie :

Mis à part le cas, exposé en détail pour de nombreux genres, des tépales 3-6, les organes présents mais avortés, comme les ovaires des fleurs mâles et les étamines des fleurs femelles (*Muehlenbeckia*), ont des traces minimes ; par contre, quand, chez l'*Emex*, les étamines ou l'ovaire manquent, on ne distingue plus aucune trace vasculaire. Bien plus, le plan vasculaire subit souvent des modifications individuelles qui n'ont pas de répercussions sur la morphologie externe des pièces florales (*Muehlenbeckia*) : dans les fleurs à 6 tépales et 4 faisceaux dans le pédicelle, t_2 est lié à t_5, ou bien c'est t_4 qui est lié à t_1, t_6 peut se lier à t_3 mais il peut aussi (rarement) se rattacher à t_1, ce qui revient à dire qu'il ne faut pas donner de signification morphologique à ces raccords faits ici et là. On trouve aussi des exemples analogues dans les fleurs atypiques du *Polygonum Convolvulus* (*cf.* fig. 28).

IV. LES AUTEURS ET LEURS POINTS DE VUE

Les réflexions auxquelles s'est livré ČELAKOVSKY (1899) au sujet des *Rumex* semblent avoir été faites à propos des travaux d'autres auteurs (EICHLER, PAYER, SCHUMANN) mais ne paraissent guère reposer sur des observations originales. Si son nom est retenu ici, c'est qu'on le trouve souvent cité pour une hypothèse singulière qu'il a émise, celle du dédoublement positif ou négatif, qui n'a plus qu'un intérêt historique. Il tenait comme on sait les espèces pentamères comme dérivées des espèces hexamères (1894).

* * *

Par la variété et l'ampleur de ses observations sur l'ensemble de la famille des Polygonacées, GROSS (1913) est certainement l'un des auteurs qui ont le plus contribué à faire connaître la morphologie compliquée de cette famille. On a déjà vu le détail, à propos des différents genres ; il ne s'agit ici que d'examiner les conclusions générales auxquelles il est parvenu.

Des fleurs cycliques et des fleurs acycliques ne peuvent coexister dans une même famille (pp. 253 et 254), l'une des formes est donc dérivée de l'autre et ce sont les genres pentamères qui dérivent des genres hexamères par avortement d'un tépale. Mais la théorie de PAYER (1857) selon laquelle chez les Polygonacées un tépale se serait transformé en bractéole doit être rejetée puisque chez les *Polygonum* hexamères elles sont au nombre de 2, ainsi que chez les Coccoloboidées.

Si l'on peut approuver ce qui précède, en revanche on aura plus de peine à admettre ce qui suit :

Chez les *Koenigia* (qu'il considère à juste titre comme un terme d'évolution et non comme un point de départ) il explique la place des étamines (oppositítépales) par un glissement des étamines vers les hiatus tépalaires. Or jamais de tels glissements n'ont pu être observés ; les étamines naissent là où les ébauches ont été déposées et les « migrations » ne sont qu'un moyen commode mais invérifiable de remettre les organes là où la théorie les voudrait.

C'est au même arsenal d'arguments incontrôlables qu'il faut reléguer celui (p. 259) selon lequel l'étamine opposée au hiatus entre les tépales 3-5 ne se serait pas dédoublée *par manque de place*. La fleur qui crée son propre volume ne saurait manquer de place en certains points alors que tout est vide autour d'elle. L'étamine ne s'est pas dédoublée, ou l'une de la paire a disparu en même temps que le tépale 6, mais pour d'autres raisons que le « manque de place ».

Quant à penser avec WALTER (1906, cité p. 250) que ce sont les étamines qui conditionnent la morphologie du gynécée, c'est pour les Polygonacées proprement impossible. S'il y a une partie de la fleur qui est peu sujette à des modifications, c'est bien l'ovaire, typiquement toujours 3-mère, exceptionnellement ou accidentellement 2-4 ou 5-mère, alors qu'autour de lui étamines et tépales varient en nombre et en position dans de très larges limites. Si l'ovaire avait la moindre tendance à être régi par les étamines, GROSS n'a en tous cas présenté aucun fait qui parle en faveur d'une semblable théorie.

Comme on verra plus loin, il semble au contraire que toute l'organisation de la fleur chez les Polygonacées, comme d'ailleurs chez les violettes aussi (ARNAL 1945) soit gouvernée par un point central qui ne se confond peut-être pas avec les carpelles mais qui en occuperait la place dans les premiers stades du développement floral.

* * *

On sait que MURBECK (1914) a proposé une théorie qui devait rendre compte de la variation (anomomérie) dans le nombre « normal » des pièces florales. Il entendait par *pleiomérie* l'apparition d'un surnombre et *meiomérie* la disparition d'un certain nombre de pièces florales. Sans entrer dans le détail de ses observations (faites essentiellement sur le *Comarum palustre* et l'*Alchemilla vulgaris*), on peut considérer les conclusions de son enquête. Certaines d'entre elles se recouvrent parfaitement avec celles qu'on peut obtenir de l'étude des Polygonacées, d'autres au contraire ne conviennent pas du tout.

Ainsi on peut souscrire à son affirmation selon laquelle lors d'une variation du nombre de base, les aberrations ne sont pas distribuées au petit bonheur dans toute la fleur, mais que l'activité néoformative est limitée à un groupe fermé d'organes. En revanche, il est impossible d'admettre avec MURBECK que les nouveaux organes ne naîtraient pas de tissus embryonnaires ayant une activité propre, mais représenteraient au contraire le résultat de la division d'ébauches déjà existantes. Ainsi, selon lui, un sépale peut se former par division d'un sépale ou même par division d'un pétale, l'une des moitiés résultantes devenant sépaloïde.

On remarquera ici que, pour les Polygonacées, une telle formation est certainement très rare et présente en tout cas un caractère accidentel, et qu'elle ne saurait être utilisée pour expliquer l'ensemble des modifications.

Tout, d'ailleurs, dans le raisonnement de MURBECK et plus encore dans celui de son disciple, LUNDBLAD, apparaît forcé. Vouloir faire dériver un organe d'un autre organe déjà existant va à l'encontre de ce qu'on sait de la mécanique florale. On peut, à la rigueur, imaginer des tissus embryonnaires d'étamines qui se fissurent, donnant naissance à une étamine bifurquée ou même deux étamines. Mais faire naître dans un secteur des étamines à partir des étamines du secteur voisin, des sépales à partir des sépales adjacents, c'est dire, à peu près, que dans la polydactylie, le doigt supplémentaire naît par fissuration longitudinale d'un doigt normal.

De même qu'on doit admettre qu'au moment de la formation du squelette, il y a formation d'une ébauche supplémentaire du squelette d'un doigt (pas nécessairement au détriment de l'ébauche d'un doigt normal) entraînant la formation plus ou moins parfaite, plus ou moins réussie, des muscles, des vaisseaux sanguins, des nerfs, du derme et de l'épiderme nécessaires, de même on doit admettre qu'il y a des cas où une ébauche supplémentaire est déposée sur le cône embryonnaire de la fleur, ébauche qui déterminera la formation de la séquelle habituelle (et plus ou moins complète) de pétales, d'étamines et de carpelles. Il arrive, comme on le verra, que cette ébauche surnuméraire provoque quelques troubles dans les territoires voisins, mais ces

troubles sont de l'ordre de grandeur de ceux qu'on observe si souvent dans les territoires réputés normaux de fleurs dites normales.

Il sera difficile d'être d'accord avec MURBECK sur un autre point encore : Comment admettre avec lui, en effet, que lors de l'apparition de la meiomérie, les organes voués au néant n'avortent pas complètement mais disparaissent par fusion avec les organes voisins, homologues ou non ? S'il est vrai qu'on distingue parfois (*Fagopyrum, Polygonum Persicaria*) qu'un tépale est manquant parce que sa place est restée vacante et que les deux tépales adjacents ne se sont pas rapprochés, il est non moins vrai qu'il a pu disparaître sans laisser de traces aucune, tout le territoire ayant été supprimé d'un seul coup (*Oxyria* à 4, *Atraphaxis spinosa*, certains *Polygonum lapathifolium*). En revanche, il y a fusion des ébauches (ou plutôt non séparation, mais il est impossible pour l'instant de dire laquelle des deux explications est correcte) lorsqu'on voit la double nature si fréquente du tépale 3-6.

A n'en pas douter, les territoires, ici, empiètent les uns sur les autres, comme ils le font d'ailleurs dans les cas observés (*Emex*) où la suppression d'un secteur entier entraîne avec elle les ébauches d'étamines adjacentes.

Enfin, voir avec MURBECK la cause des modifications dans la fusion ou la division des faisceaux vasculaires de la fleur, c'est méconnaître la nature de la liaison qui existe entre les faisceaux et les organes qu'ils innervent. Chez les Polygonacées, il n'y a pas d'organes sans faisceaux (sauf les glandes) ni de faisceaux sans organes (sauf les faisceaux vestigiaux dans les tépales 3-6), ce qui revient à dire que faisceaux et organes apparaissent ou disparaissent en même temps, par une même cause qui nous échappe mais qui doit avoir produit son effet dans les toutes premières cellules du méristème apical de la fleur.

* * *

Les recherches de LUNDBLAD (1922), s'appuient essentiellement sur celles de MURBECK dont les théories forment le point de départ, plusieurs espèces de *Polygonum*, des *Atriplex*, *Chenopodium* et *Rheum* servant de matériel d'étude. Bien plus que chez MURBECK encore, on est frappé ici par la confusion, volontaire assurément mais bien gênante, entre les états intermédiaires atteints par certains organes (étamines bifurquées, sépales plus ou moins profondément lobés) et le mode réel de formation des pièces florales. Il n'est question dans ce travail que de sépales chez qui la division commence, atteint la moitié, est parfaite, etc., et il semble bien que ce n'est pas seulement une manière de parler, puisqu'on trouve (p. 8) ceci :

« Nicht immer erfolgt die Teilung von Staubblatt und Tepalum gleichzeitig, sondern in den meisten Fällen ist die Teilung des einen zu Ende geführt bevor die des anderen noch kaum mehr als angedeutet ist. Daher kann man in verschiedenen Blüten verschiedene Teilungsstadien beobachten ».

A le lire, on a parfaitement l'impression que LUNDBLAD se représente les tépales se fendant, les étamines se fissurant et, qui plus est, à des vitesses ou des rythmes différents, alors qu'en réalité les tépales ne sont pas plus fendus que ne se sont séparés les pétales chez les Dialypétales ou qu'ils ne se sont soudés chez les Gamopétales.

Aussi, il n'y a pas de sens à vouloir chercher tous les stades intermédiaires pour dire ensuite : voyez comme tout s'est passé (diagrammes 1-6, commentaires p. 10). C'est exactement comme si, dans un magasin de parapluies, on choisissait une série en commençant par les courts et finissant par les plus longs, qu'on les aligne par tailles croissantes et qu'on dise ensuite : Voyez, c'est ainsi que s'allongent les parapluies.

A cause de cette optique spéciale, tout le travail de LUNDBLAD paraît reposer sur des malentendus. Un seul exemple suffira, celui (p. 11) où chez le *Polygonum Weyrichii*, LUNDBLAD essaie d'appliquer la théorie de la pleiomérie et de la méiomérie à une fleur octomère. Et voici sa démonstration : le tépale 3 s'est divisé de façon épitépale ; il en est résulté 2 segments tépalaires égaux. L'étamine opposée s'est partagée en 3, les deux extérieures émigrant pour se placer en face des deux segments tépalaires, la médiane restant à leur commissure. Ensuite, les deux segments se sont divisés à leur tour et chaque étamine qui leur était opposée s'est divisée aussi, l'une des descendantes gardant sa place, l'autre allant se placer au milieu des segments internes nouvellement formés.

Quand on pense que l'auteur n'a pas donné la preuve de cette succession des opérations dans le temps, que tépales et étamines ne sauraient être fissurés (ou soudés) qu'à l'état d'ébauches (et encore ne savons-nous pas ce que ces ébauches divisées ou réunies donneront comme organes), enfin qu'on n'a jamais apporté la preuve que des migrations d'organes peuvent avoir lieu à la surface d'un réceptacle, on est bien forcé d'admettre qu'une théorie aussi compliquée n'apporte rien. C'est une description de mouvements qui auraient pu se produire ; rien ne prouve qu'ils se soient produits ainsi. Bien au contraire, tout ce que nous savons de l'existence des territoires avec leur topographie presque invariable nous montre que dans l'exemple de LUNDBLAD il y a eu, à partir d'une fleur pentamère, reconstitution complète du territoire du tépale 3-6 (congénitalement déficient) et adjonction d'un territoire nouveau, complet, entre les deux externes 2 et 3, toutes les étamines se trouvant en nombre parfait et à la place exacte exigée par la théorie des territoires, sauf celles qui se trouvent en

face du tépale 6 et qu'on ne pourrait interpréter qu'en présence de la fleur elle-même [1].

On peut donc, sans relever d'autres exemples, considérer que, malgré la peine évidente que LUNDBLAD s'est donnée pour expliquer les anomalies des Polygonacées, le résultat n'a pas répondu à son attente.

Il restera cependant à l'actif de LUNDBLAD (qui a examiné un nombre impressionnant de fleurs) que c'est lui le premier qui a attiré l'attention sur la double nature du tépale 3-6 chez certaines Polygonacées. S'il n'a pas pu utiliser cette trouvaille comme il convenait, c'est que, pour lui, il s'agissait de vérifier les lois de MURBECK et non d'expliquer la morphologie des Polygonacées.

* * *

Si c'est à LUNDBLAD que l'on doit la découverte de l'asymétrie d'un tépale dans les fleurs de certaines Polygonacées pentamères, on doit à GEITLER (1929) d'avoir étudié en détail la morphologie de ce tépale.

Chez le *Polygonum Convolvulus*, le tépale 3 prend la place de deux tépales ; il était fait de deux moitiés dont l'une ressemble aux tépales externes et l'autre aux tépales internes. Ce tépale est en outre plus large que les autres et montre deux nervures au lieu d'une seule. Enfin l'épiderme qui est papilleux chez les tépales externes et lisse chez les internes, est pour moitié papilleux et lisse chez le tépale en question. Les espèces qui présentent ce caractère peuvent être considérées comme formes de passage entre la penta- et l'hexamérie, mais l'auteur ne décide pas du sens selon lequel l'évolution se serait faite dans la famille des Polygonacées. Très justement, il remarque que les séries de diagrammes publiées par MURBECK et LUNDBLAD ont l'air d'obéir à des lois, mais qu'elles ne représentent pas forcément des lignées évolutives. Un fait curieux est à relever dans ce travail très court mais capital pour la compréhension des Polygonacées : GEITLER a remarqué que dans les espèces de *Polygonum* étudiées par lui, les variations en plus ou en moins pourraient s'expliquer à l'intérieur d'une même espèce par l'intercalation ou la disparition de secteurs, mais que cette explication ne vaut rien si l'on compare les espèces les unes avec les autres. Les différences spécifiques seraient le résultat de variations de caractère « personnel » [2]. Comme on verra plus loin, les différences non seulement entre les espèces mais aussi

---

[1] Il est possible que ce tépale lui-même soit trivalent, ce qui porterait alors à 5 le nombre des territoires représentés dans la fleur.

[2] Dans le sens d'EICHLER et de SCHOUTE.

entre les genres peuvent être expliquées par l'intercalation, non pas de secteurs dans le sens de GOEBEL, mais de territoires entiers ou de portions de territoires. L'échec partiel de GEITLER doit être attribué au petit nombre d'espèces appartenant à un seul genre (*Polygonum*) sur lesquelles se sont étendues ses observations.

* * *

Les résultats de SCHOUTE (1932) qui a travaillé la question de la méiomérie et de la pléiomérie chez les *Polygonum* et les *Lythrum* sont les suivants : la seule théorie satisfaisante est celle dite de la variation originelle proposée par EICHLER (1875 : 11). D'après cet auteur, les variations numériques des pièces florales ne peuvent pas s'expliquer (chez les *Vaccinium, Vitis, Ruta, Scirpus, Carex, Convallaria, Paris,* etc.) par l'avortement, la soudure ou la division, bien qu'on essaie souvent de le faire. Il s'agit ici d'une variation originelle du nombre des pièces d'un verticille, variation qu'on distingue aisément de l'autre par l'examen des rapports des pièces les unes avec les autres.

C'est donc à cette conception que se range SCHOUTE après avoir rejeté, pour les Polygonacées, la division, le dédoublement, l'avortement, l'intercalation et l'omission de secteurs.

C'est également à cette théorie que sera rattachée la notion de territoires, comme on verra plus loin ; c'est dire que le point de vue de SCHOUTE et celui qui est défendu ici sont extrêmement voisins. Cependant, comme on a pu le lire, cet auteur repousse l'idée d'intercalation et d'omission de secteurs. Ici encore, il faut l'approuver, si ce sont les secteurs dans le sens admis par GOEBEL ou par BAUER, mais l'argumentation de SCHOUTE (1932 : 181) est très faible. Partant de la fleur pentamère du *Polygonum,* il constate avec BAUER que si le sixième secteur est intercalé, il prend place entre les tépales 1 et 3, ce qui est naturel puisque dans la théorie de la fleur spiralée, c'est à cet endroit que le 6e tépale doit se trouver. Si, au contraire, continue SCHOUTE, un *Rheum* hexamère perd un secteur, c'est le même 6e secteur (entre 1 et 3) qui disparaît. C'est une confirmation du fait que la fleur apparemment verticillée est en réalité spiralée et que non seulement les pièces externes, mais aussi les pièces internes sont spiralées.

Et voici comment conclut SCHOUTE :

« These facts imply on the other hand, that the intercalation and omission of sectors is controlled by the genetic spiral of the phyllomes. I believe that it might be difficult to get a better argument against the reality of intercalation and omission as processes in the floral receptacle. »

Si l'on comprend bien l'argumentation de SCHOUTE, il veut dire que la spirale étant continue, on ne peut ajouter une perle qu'au commencement ou à la fin du collier, mais non pas en un point quelconque ; il paraît tout d'abord un peu puéril d'imaginer une spirale si rigide, si matérielle, qu'un secteur ne puisse y être intercalé, surtout s'il est formé au centre par l'action giratoire d'un massif organoformateur.

Il faudrait donner raison à SCHOUTE si l'on avait démontré la structure spiralée des fleurs : aucun secteur plus ou moins complet ne pourrait être ajouté ou retranché. Mais il reste à faire cette démonstration et SCHOUTE (p. 192 et 222, n° 4) lui-même n'y est pas parvenu.

Lorsque, dans le *Polygonum lapathifolium* à 4 tépales, il n'y a plus que 2 externes et 2 internes, personne ne saurait dire si ce sont 2 externes appartenant à 2 territoires contigus ou non qui sont restés. Par conséquent, sauf dans les cas de fleurs asymétriques, il n'est pas possible de dire où les adjonctions se sont faites et les soustractions opérées. On verra dans le paragraphe consacré aux territoires que la théorie de GOEBEL elle-même ne saurait être acceptée, mais pour d'autres raisons.

* * *

Les détails relatifs à chacun des genres examinés par LAUBENGAYER (1937) ont déjà été rappelés dans le corps de ce travail. Il suffira de relever ici les conclusions auxquelles il est parvenu après de remarquables études sur l'anatomie, spécialement l'anatomie vasculaire, des Polygonacées. Pour cet auteur, le schéma de base est trimère ; le départ des vaisseaux tépalaires sur deux étages confirme le fait d'une condition verticillée. Deux phénomènes interviennent qui modifient cette structure : 1° la suppression, par exemple celle qu'on observe chez le *Polygonum lapathifolium* où un tépale est supprimé (preuve visible dans l'espacement irrégulier des traces) ou 2° la fusion (ou réduction, comme celle trouvée chez les *Muhlenbeckia* où 2 sépales sont bivalents, c'est-à-dire ont fusionné avec leurs voisins). Quant aux étamines, leurs traces naissent toujours indépendamment les unes des autres ; il n'y a donc pas de signe de dédoublement dans le sens de PAYER.

Dans le genre *Rumex*, l'auteur a observé dans les fleurs ♀ les vestiges des traces d'étamines qui s'arrêtent abruptement. L'idée (avancée avec quelques précautions il est vrai) qu'il pourrait y avoir eu 3 verticilles d'étamines à cause de vestiges trouvés chez les *Eriogonum* et chez le *Polygonum aviculare*, doit être résolument écartée, ces soi-disant vestiges n'étant, comme on l'a vu, que les bases relevées vers l'extérieur des traces carpellaires dorsales. Quant à l'ovule unique, il est probablement le résultat d'une simplification de la condition de l'ovaire.

* * *

E. R. SAUNDERS (1939), l'auteur de la singulière théorie des carpelles stériles, a consacré un chapitre de son *Floral Morphology* aux Polygonacées. Elle a vu que la nervure centrale des tépales externes et les étamines qui leur sont opposées sont dérivées d'un même faisceau, que les étamines opposées sont entières et que les glandes sont des structures du disque, observations qui sont en accord avec celles qui ont été exposées plus haut. En revanche, il sera difficile d'admettre que le gynécée est formé de 3 verticilles de carpelles et d'imaginer avec Miss SAUNDERS que c'est à cause du coude fait vers l'extérieur par les faisceaux carpellaires dorsaux que la trace staminale opposée aux externes se trouve divisée. Ces trois feuilles carpellaires de SAUNDERS ont une telle homogénéité, par rapport à chaque territoire d'une fleur, qu'on peut aisément les considérer comme faisant partie d'un seul organe. En outre, il est certain que les traces des carpelles stériles internes (correspondant aux traces marginales) ne se divisent pas toujours en 2, comme l'écrit l'auteur, mais ne se divisent pas du tout, ou bien en 2, 3 ou 5. On trouve même de nombreux cas où les traces des 2 carpelles stériles de SAUNDERS sont étroitement liées par des anastomoses. Rappelons aussi que dans le cas du *Fagopyrum*, les traces des carpelles fertiles de SAUNDERS ne sont plus indépendantes mais viennent se souder sur les traces marginales.

Dernier point : SAUNDERS place les traces de ses carpelles fertiles en face des traces des premiers carpelles stériles, c'est-à-dire opposées aux tépales externes, ce qui n'est pas exact.

* * *

GRÉGOIRE (1938) a cherché à prouver que la fleur « représente une formation morphologique autonome sans aucune homologie avec l'axe feuillé » [1]. Interrompue par la mort de l'auteur, cette étude étonnamment riche en faits et en idées, a été centrée surtout sur la formation des carpelles. Le sommet floral, selon GRÉGOIRE, n'est pas constitué comme un cône végétatif et il ne peut pas non plus fonctionner comme un cône végétatif. Ce sommet est formé d'un porte-méristème et d'une calotte (GRÉGOIRE l'appelle manchon) méristématique. Le sommet devient un porte-organes, mais d'organes éphémères, non constitutifs du corps de la plante, purement superficiels. Les faisceaux pédonculaires *aboutissent* à un « magna » et c'est de là que *partent* les faisceaux floraux. En ce qui concerne les carpelles, rien ne permet de les assimiler à des feuilles, sinon une ressemblance toute extérieure. Leur mode d'apparition, de croissance, d'innervation, n'a rien de commun avec ce qu'on observe chez les feuilles, même peltées.

---

[1] Semblable à celle figurée par GŒBEL, 1928 : 281.

On ne peut qu'être frappé par l'absence complète, dans cet important mémoire, d'une seule pensée consacrée à la disposition florale. Il n'y a rien là-dessus et PLANTEFOL a pu écrire (1948 : 45) : « Il semble que la fleur ne soit pas vue par lui dans sa réalité volumétrique, à trois dimensions, mais sous la forme qu'imposent les coupes histologiques ». Il y a encore autre chose : L'interprétation de GRÉGOIRE (pas plus que les autres d'ailleurs) ne répond pas aux questions essentielles : le centre organisateur forme-t-il les ébauches initiales de chacune des pièces florales, ou bien certains massifs, les sépales par exemple, sont-ils capables de se diviser tangentiellement pour former des ébauches de pétales, d'étamines et de carpelles ? La réponse ne pourra être donnée que lorsqu'on aura appliqué aux méristèmes floraux les méthodes qui ont permis aux zoologues de suivre effectivement la division cellulaire et le devenir des files de cellules.

Alors, on cessera de s'agiter autour de la question (qui n'a peut-être pas de sens ?) à savoir, si les faisceaux se forment, dans les organes floraux, de haut en bas ou de bas en haut. GRÉGOIRE, après étude de coupes sériées, adopte la dernière hypothèse, mais qui ne voit que c'est un jeu de l'esprit ? Les vaisseaux ne s'insinuent pas, tout formés, entre des cellules parenchymateuses comme des hyphes d'un champignon parasite, mais se différencient peu à peu. Dire, comme GRÉGOIRE (1938 : 420), que « *la procambisation part de la base de la fleur pour se propager vers les organes floraux* », c'est constater que la différenciation apparente se fait dans cette direction. Il est à peine croyable qu'elle puisse se faire sans une « prédifférenciation » impossible à mettre en évidence par des méthodes histologiques ou sans un guidage dont le mécanisme nous échappe complètement.

Ces questions de détail mises à part, les faits observés par GRÉGOIRE sont parfaitement conciliables avec l'idée d'un centre régulateur, dans le sens d'ARNAL, et d'une hypothèse de la division du réceptacle floral en territoires. L'image d'une seule cellule initiale qui règlerait tout ne semble cependant pas en harmonie avec ce qu'il a vu ; c'est apparemment tout le méristème primitif qui participe à la construction de la fleur, en suivant une « consigne » reçue très tôt et que les cellules-filles ne peuvent plus ignorer, ou en suivant des « ordres » qui parviennent encore à toutes les cellules engagées dans la réalisation des formes.

* * *

EMBERGER (1939) est l'auteur qui s'est occupé le plus récemment des Polygonacées ; ses observations fort nombreuses ont porté surtout sur les fleurs de *Fagopyrum*, de *Polygonum* et quelques autres genres. On a vu les critiques de détail qu'on peut faire à la manière de voir d'EMBERGER dans le paragraphe consacré au genre *Fagopyrum* ;

seules les conclusions générales seront examinées ici. Tout d'abord, EMBERGER a raison de dire (p. 718) que « la division en Polygonacées hexamères et pentamères est artificielle... ; il y a simplement des Polygonacées chez lesquelles la *tendance* à la pentamérie l'emporte sur celle de l'hexamérie (*Fagopyrum, Polygonum*, etc.) et d'autres où la tendance la plus forte est l'hexamérie (*Rheum, Eriogonum*, etc.)... le type original est un type collectif réunissant les deux tendances, ce qui apparaît surtout dans le fait qu'aucun genre et souvent qu'aucune espèce n'est lié à une structure fixe ». Cependant, tout ceci ne s'applique qu'aux structures moyennes autour desquelles fluctuent les structures atypiques. L'existence incontestable de territoires incomplets le plus souvent, oblige comme on le verra à porter à 5 le nombre des territoires possibles.

Aucun fait n'a été observé qui permette de croire avec cet auteur que les étamines externes représentent une corolle à l'état potentiel (p. 720). Au contraire, rien ne permet d'admettre que ces étamines soient alternitépales et on n'observe pas qu'elles aient une tendance à passer facilement d'un état tépalaire à l'état staminal ou vice-versa. Enfin, l'idée que le type originel pentamère a dû posséder un androcée diplostémone isomère ne correspond pas à l'image qui en est donnée ici. Le verticille externe était déjà dédoublé avant la formation des genres des deux séries, et l'on a déjà vu (*cf. Fagopyrum*) qu'on ne peut interpréter les écailles nectarifères comme le fait EMBERGER.

* * *

Récemment, PLANTEFOL (1948) s'est efforcé d'appliquer sa théorie des hélices foliaires à l'analyse des structures florales. Il découvre dans le calice que les hélices s'y continuent, mais s'y arrêtent ; en somme le calice serait la dernière expression de l'activité du point végétatif de la tige. Après quoi entre en jeu un nouveau corps de cellules méristématiques dont la division va produire les pétales, puis les étamines, enfin les carpelles qui, eux, ne sont pas disposés en vraies spirales (bien qu'ils puissent en prendre l'apparence) mais en verticilles, puisqu'ils naissent simultanément (pour chaque sorte de pièces florales envisagée) sur des bourrelets concentriques, sans liens phyllotaxiques avec les sépales (p. 108).

Appliquée au cas précis des Polygonacées, la théorie de PLANTEFOL présente plusieurs points intéressants, mais elle est incapable, comme on le verra, de rendre compte de la symétrie et de l'asymétrie qui règnent ensemble dans cette famille.

Cependant, l'idée qu'il y a plusieurs centres générateurs, émise à propos des hélices foliaires (p. 55) trouverait une justification dans

les fleurs de Polygonacées. Tracés réguliers et structures asymétriques révèlent à chaque pas une dépendance des pièces d'un même territoire et une indépendance des territoires les uns par rapport aux autres qui s'harmonise parfaitement avec l'idée de plusieurs centres travaillant de concert, semblables aux autres générateurs de feuilles. L'existence même d'un anneau initial, anneau générateur (p. 57, p. 97, p. 178 par exemple) est compatible avec ce qu'on sait de l'organisation des Polygonacées, et ce qu'il dit (p. 130) de l'inexistence de déplacements latéraux d'organes dans la fleur, toujours supposés, toujours employés (*cf.* LUNDBLAD) et jamais observés, correpond sans doute aucun à la réalité.

En revanche, l'explication qu'il donne de l'hétéromérie chez les *Polygonum* (p. 122) est proprement fantaisiste.

Il dit notamment : « VELENOVSKY a défini sous le nom d'adaptation ovarienne l'extension aux étamines, ou du moins à leur cycle interne, des conditions numériques réalisées au niveau du gynécée. Le genre *Polygonum* en montre toutes sortes de cas : tandis que le périanthe a 5 pièces, si l'ovaire comporte 3 carpelles, le cycle staminal interne a 3 étamines ; si l'ovaire a 2 carpelles, le cycle staminal interne a 2 étamines, cependant que le cycle externe est isomère avec le cycle du périanthe. Mêmes faits avec périanthe et cycle externe staminal de 4 pièces. Toutes ces variations se rencontrent à l'intérieur d'une même espèce ».

S'il est vrai que souvent 3 carpelles sont accompagnés de 3 étamines internes, il est moins sûr que 4 carpelles ou même 5 soient flanqués de 4 ou 5 étamines internes (voir les *Fagopyrum* aberrants avec 2 faces ovariennes, 3 étamines internes ; 3 faces : 4 internes ; 4 faces : 1 ou 3 internes ; 5 faces : 3 internes, etc.) et il est manifestement inexact de prétendre que le cycle staminal externe est isomère du cycle du périanthe. C'est le contraire qui est la règle.

PLANTEFOL continue en imaginant un « équilibre floral » qui placerait entre deux carpelles une étamine mais tout en niant l'existence d'un lien entre les verticilles. Il s'agit, en somme, d'une utilisation de la place disponible, expression moderne d'une théorie bien ancienne [1], à quoi il faudrait rétorquer qu'on imagine mal des étamines antérieures à la formation des carpelles venant justement s'insérer entre ceux-ci avant leur formation s'il n'y a pas, comme le dit expressément PLANTEFOL, de lien entre les verticilles.

Enfin PLANTEFOL suppose que le massif méristématique, libéré de la contrainte que lui imposait l'anneau, va produire un anneau staminal (comme il est dit plus haut) et une plage carpellaire. Anneau et plage vont se morceler en étamines et en carpelles mais qui tous

---

[1] Exprimée par VELENOVSKY sous le nom de Fruchtknotenadaptation in *Vergleichende Morphologie der Pflanzen* **3** : 847 (1910).

vont s'orienter sous l'égide d'un sommet floral qui gardera « un rôle d'organisateur analogue à celui que joue le sommet végétatif par rapport aux hélices foliaires ». Il y a donc une liberté dans la contrainte, cette dernière s'extériorisant principalement (si l'on comprend bien la pensée de l'auteur peu explicite sur ce point [1]) sous la forme de pressions ou de compression à l'intérieur de la fleur en formation.

On se demande, en regardant une fois de plus les fleurs de Polygonacées, comment des causes mécaniques peuvent orienter les carpelles toujours vers les tépales externes et pourquoi, en face des tépales externes, où il y a peu de place, on trouve deux étamines, mais une seule en face des internes beaucoup moins serrés, et enfin on se demande surtout pourquoi la fleur qui est en train de réaliser son volume, sa forme, son organisation, ne trouve pas autour d'elle tout l'espace qui lui est nécessaire ?

V. L'hypothèse des territoires

Pour pouvoir donner de l'ensemble des faits observés dans les fleurs de Polygonacées une image cohérente, un appel a été fait, comme on l'a vu ci-dessus, aux théories générales de la fleur ou aux hypothèses particulières émises à propos de cette famille difficile. Il est apparu qu'aucune de ces théories ou hypothèses ne rendait un compte satisfaisant à la fois de la morphologie « normale » et de la morphologie « anormale » des fleurs d'une même espèce, d'espèces différentes et de genres différents. Il est apparu avec évidence, en effet, que dans les diagrammes les différences intergénériques sont du même ordre de grandeur que les différences qu'on trouve entre spécimens différents ou même entre fleurs différentes d'un même échantillon : les genres semblent être des états « anormaux » fixés qu'on trouve si souvent dans chaque espèce. La variabilité, soit à l'intérieur des espèces, soit à l'intérieur des genres, est bien loin d'être partout pareille. Certains genres (*Polygonum*), certaines espèces (*Fagopyrum sagittatum*) varient énormément, tandis que d'autres (*Rumex, Eriogonum, Atraphaxis spinosa*) sont d'une stabilité remarquable. Il est bon de rappeler ici l'opinion d'Eichler citée plus haut, qui considérait la variation elle-même comme caractéristique (et non les nombres moyens) et l'appelait variation originelle.

Dans le domaine délicat du développement ontogénique de la fleur, on est encore réduit largement à des conjonctures, mais les observations qui s'accumulent permettront sans doute bientôt de suivre le devenir des files de cellules produites par les initiales du

[1] Voir p. 173 : « les alignements sont l'effet de causes mécaniques ».

sommet. L'incertitude, en particulier, règne encore au sujet de l'origine des îlots de tissu embryonnaire qui vont devenir : tépales, étamines, carpelles, ovule. Naissent-ils tous, avec une prédestination absolue, d'une cellule initiale qui, se divisant activement dans 4 ou 5 directions, dépose 4 ou 5 cellules-filles équipotentielles qui vont, par l'empilement au-dessus d'elles de tissus peu actifs, devenir les points d'origine de 4 ou 5 tépales ? Puis, le processus se répétant, le méristème apical dépose-t-il plus tard les origines des étamines et enfin, après une seconde période consacrée au dépôt de cellules sans destination marquée, place-t-il les fondations des carpelles ? Ou bien, au contraire, le tépale, les étamines opposées ou adjacentes et le carpelle procèdent-ils d'un même petit tas de cellules méristématiques qui va, par des sillons tangentiels, donner naissance au tépale et aux étamines ou peut-être encore au carpelle correspondant, sans que les cellules initiales n'interviennent plus ? Les deux mécanismes peuvent se concevoir ; ils existent peut-être tous deux, ou même coexistent, sans qu'on soit à même, maintenant, de décider lequel est à l'œuvre dans les Polygonacées. D'autre part, nous ne savons rien sur les actions et réactions des territoires les uns sur les autres ; quels « messages » hormonaux les ébauches de tépales envoient-elles aux cellules initiales, messages qui vont influencer leur comportement futur, avant, pendant et après le dépôt des îlots staminaux et carpellaires ? De quels pouvoirs d'inhibition les dépôts embryonnaires sont-ils doués ?

Nous sommes fort éloignés de connaître les réponses à toutes ces questions et même les connaîtrait-on qu'il resterait encore à pousser les investigations dans la profondeur des tissus et trouver comment les connexions profondes sont obtenues, comment, en particulier, il se fait que les faisceaux de bois trouvent toujours les bonnes liaisons avec le système squelettique ou, inversement, comment il se fait que dans chaque organe surnuméraire, on découvre les vaisseaux nécessaires à son bon fonctionnement.

De l'étude des Polygonacées, on emporte la conviction qu'une solidarité étroite unit un certain nombre de tépales, d'étamines et de carpelles et que ces organes forment un tout qu'on peut appeler *territoire*. Dans la règle, un territoire complet est formé d'un tépale externe avec deux étamines, un carpelle et d'un tépale interne avec une seule étamine. (Dans l'immense majorité des cas, il n'y a dans la fleur qu'un ovule orthotrope qu'on ne peut pas attribuer à l'un plutôt qu'à l'autre carpelle ; c'est pourquoi on le laisse ici en dehors de la discussion, mais il va de soi que c'est l'ovule d'un seul carpelle, les autres carpelles étant stériles). Ce territoire complet est en forme de secteur et il naît probablement tout entier à partir des cellules initiales. Celles-ci « oublient »-elles de déposer le premier îlot de cellules embryonnaires qu'aussitôt et comme par répercussion, à chaque fois qu'un nouveau dépôt de cellules indifférenciées, de tissu

staminal ou de tissu carpellaire doit être fait, elles « oublient » de nouveau ce territoire, de telle sorte qu'à la fin tout un secteur va manquer.

Ou bien, pour prendre la seconde hypothèse, énoncée plus haut, si c'est l'îlot tépalaire qui devient directeur du territoire, on peut comprendre que, s'il est « oublié », le secteur entier qui dépend de lui n'apparaîtra pas.

Plus rarement le nombre des étamines est incomplet, plus souvent, au contraire, un carpelle sera absent. Et ce sont précisément ces territoires incomplets qui ont permis de déceler leur existence même. En effet, la simple comparaison entre des fleurs hexamères complètes et des fleurs pentamères complètes elles aussi, ne permettrait pas d'assurer que dans les dernières il manque un territoire. Mais l'apparition fréquente de morceaux de territoires (par exemple chez les *Rheum* et *Fagopyrum* où on les trouve le plus souvent) ne peut s'expliquer que si ces territoires existent virtuellement, qu'ils soient réalisés ou non au cours du développement ontogénique de la fleur.

Ces territoires sont eux-mêmes divisés en deux moitiés inégales, l'une bordée à l'extérieur par un tépale externe et portant au centre un carpelle, l'autre bordée par un tépale interne et démunie de carpelle au centre. Une moitié peut manquer tout entière et le plus souvent c'est la moitié qui correspond à l'externe, de sorte qu'on a plus fréquemment, en cas de déficience, deux tépales internes qui se suivent plutôt que deux tépales externes. Enfin il est clair aussi qu'un « malheur arrive rarement seul » et que fort souvent l'absence d'un secteur, disons sa non-formation, provoque dans les deux secteurs adjacents des troubles apparents : des étamines peuvent manquer, un tépale être absent ou fusionné avec un autre. Sans que des statistiques précises aient été établies, on peut dire que ces accidents arrivent beaucoup plus fréquemment au voisinage des territoires supprimés qu'à l'autre extrémité du diamètre floral. C'est ce qui conduit aux deux interprétations suivantes : la première, c'est que les territoires ne sont peut-être qu'un champ d'activité contrôlé par un îlot central et non pas une tranche de gâteau cellulaire strictement isolée entre deux rayons et contrôlée par ses cellules initiales ; la seconde, c'est qu'il existe des communications circulaires et qu'une absence peut se répercuter le long du même verticille.

Dans le même ordre d'idées, on voit par exemple que le schéma de toutes les Polygonacées (exceptions : *Koenigia*, certains *Polygonum alpinum*, certains *Emex* aberrants) comporte des étamines externes disposées par paires. Ce caractère est si constant et si général qu'il faut bien admettre que l'ancêtre de la famille le possédait déjà ; on est donc conduit à accepter le fait qu'un verticille a pu être touché par une mutation l'affectant tout entier, mais respectant le second verticille d'étamines.

Les faisceaux vasculaires ne sont pas distribués au hasard dans ces territoires ; mais il faut bien reconnaître que les faisceaux une fois formés (et l'on sait qu'ils se forment de façon centripète tout au moins partiellement), on peut constater parfois qu'ils passent d'un territoire à l'autre. C'est ainsi que lorsqu'un tépale externe est soudé à un interne qui n'appartient pas au même territoire, on peut observer la captation du faisceau de l'interne par l'externe voisin. D'une façon générale, les territoires possèdent leur vascularisation propre, mais cela ne veut pas dire qu'ils aient des systèmes complètement indépendants. On connaît en effet la couronne formée chez les *Atraphaxis* par les latérales qui unissent ainsi les faisceaux principaux des tépales, on sait que dans le faisceau placentaire il y a des traces provenant de territoires différents et enfin qu'au niveau du plexus il y a d'abondantes preuves de communications latérales.

GOEBEL (1911 : 248) d'ailleurs avait déjà aperçu une sorte de liaison constante entre deux organes dont les ébauches sont très voisines, organes qui gardent constamment les mêmes relations spatiales, comme par exemple l'étamine qui se trouve toujours en face du même tépale. Etendant cette conception à l'ensemble de la fleur, le même auteur, plus tard (1923 : 1582), proposa comme on sait une théorie des secteurs dont le moins qu'on puisse dire, c'est qu'elle est formulée avec une telle imprécision qu'elle échappe à une analyse serrée. Selon lui, chaque changement dans la position d'une feuille reposerait sur un changement dans la constitution du point végétatif. Un secteur est intercalé quand la plante passe d'un verticille dimère à un verticille trimère, mais si ce secteur nouveau tombe en partie sur un primordium de feuille déjà formé, alors on aura, à partir de ce primordium ainsi frappé, une feuille bifide ou bilobée. Au contraire, la suppression d'un secteur entraînerait automatiquement le rapprochement ou même la fusion des deux primordia qui se trouvaient de part et d'autre du secteur condamné.

GOEBEL ne dit pas comment il se représente ce secteur intercalé qui vient recouvrir en partie ou influencer des primordia déjà figurés, ni comment il conçoit ce qui se passe quand soudainement disparaissent entre deux ébauches les tissus indifférents qui les séparaient. Il est clair, en tout cas, qu'une telle théorie est incapable d'expliquer ce qui se passe dans les fleurs de Polygonacées et il semble, par l'usage qu'on en a fait (MURBECK, BAUER, LUNDBLAD), qu'elle ne soit pas d'un plus grand secours dans d'autres familles.

Revenant à cette question des territoires tels qu'ils sont admis ici, il faut relever encore quelques points :

Il est impossible de dire si ces territoires sont exactement contemporains ou non ; on a vu (PAYER, en particulier, dans le genre *Rheum*) les ébauches extrêmes se soulevant dans un ordre spiralé, mais ce n'est pas un argument car c'est peut-être seulement le développement,

la croissance des îlots qui est fait dans un ordre spiralé, alors que les dépôts sont simultanés. Une cellule initiale peut se diviser successivement en un certain nombre de cellules-filles non exactement contemporaines, ou une cellule initiale peut se diviser en deux, ces dernières à leur tour en deux, toutes équipotentielles, toutes ou un certain nombre d'entre elles représentant alors des initiales de territoires de même âge.

Il est évident que tout ceci est schématique, mais il est impossible de ne pas voir des analogies avec la théorie de PLANTEFOL sur l'ontogénie de la fleur. Les territoires correspondraient, dans une certaine mesure, aux hélices de cet auteur ; mais comme il a été rappelé plus haut, si la démonstration que fait PLANTEFOL est convaincante pour le cas des sépales, elle l'est beaucoup moins pour le reste de la fleur. Vouloir résoudre la question de l'emplacement des tépales, des étamines et des carpelles par une sorte d'emploi de la place disponible, est un procédé bien trop imprécis pour rendre compte non seulement de la structure normale des Polygonacées, mais surtout des structures anormales.

ARNAL (1945), à la fin de ses recherches sur les Violacées a démontré que dans cette famille existe un état de fait qui s'accorderait, semble-t-il, assez bien aux conceptions exposées ici. Procédant à la fois par l'expérimentation et par l'observation directe, cet auteur a mis en évidence, au sommet de l'ovaire, un méristème qui « persiste pendant la totalité du développement floral... (et) qui se transforme, par développement et différenciation de ses cellules, seulement au moment de la formation du fruit ». L'ablation de cette région entraîne l'arrêt du développement de la fleur. Et voici ce qu'écrit encore ARNAL (1945 : 252) : « Nous avons pu ainsi conclure que ce développement était commandé par la région méristématique sus-ovarienne à laquelle nous avons donné le nom de *centre organisateur* ».

Si ses conclusions sont fondées sur l'anatomie, la physiologie et la morphologie, celles auxquelles ont conduit l'étude des Polygonacées reposent uniquement sur la morphologie. Mais les résultats d'ARNAL s'adaptent à ceux qui sont exposés ici de façon si simple qu'on ne peut s'empêcher d'y voir une sorte de confirmation de l'hypothèse des territoires. Il est intéressant aussi de comparer cette théorie des territoires floraux avec celle exprimée par RODRIGUES (1946), où l'auteur montre qu'il y a une organisation sectorielle spécialisée, visible dans les entrenœuds de l'*Olea europaea*.

* * *

Appliquée à l'ensemble de la famille des Polygonacées, c'est-à-dire non seulement aux genres, mais aux espèces, aux formes et même aux individus, cette hypothèse des territoires s'est révélée fructueuse. Il est apparu qu'on a assez souvent la certitude ou l'indication qu'il

y a 5 territoires formés, comme il est dit plus haut, de deux moitiés inégales. Il est vrai que jamais le 5e territoire n'est absolument complet, tout au moins dans les matériaux étudiés ; mais on s'en approche de si près qu'on peut tenir son existence pour certaine. Il vaut la peine d'assembler dans un tableau les genres et les espèces disposés suivant le nombre de territoires réalisés dans leurs fleurs. On prendra garde qu'on a réuni, dans la colonne des 3 territoires, les genres ou les espèces qui montrent 2 territoires complets plus un troisième complet ou incomplet, et qu'il a été procédé de même pour la colonne des 4 territoires.

Genres	Nombre de territoires dans les genres [1]			
	2	3	4	5
Atraphaxis	T	T	.	.
Pteropyrum	.	T	.	.
Calligonum	.	.	T	.
Oxygonum	.	T	.	.
Polygonum	T	T	A	A
Fagopyrum	.	T	A	A
Polygonella	.	T	.	.
Antigonon	.	T	A	.
Brunnichia	.	T	.	.
Podopterus	.	T	.	.
Muehlenbeckia	.	T	.	.
Coccoloba	.	T	.	.
Pterostegia	.	T	.	.
Ruprechtia	.	T	.	.
Koenigia	.	T	.	.
Eriogonum	.	T	.	.
Emex	A	T	.	.
Rumex	.	T	.	.
Rheum	A	T	A	A
Oxyria	T	.	.	.

[1] T = typique A = atypique.

On remarquera l'accumulation des genres dans la colonne des 3 territoires et le petit nombre de ceux qui présentent 1 ou 2 territoires en plus ou en moins. L'image de la variation dans la famille est en somme la même que celle qu'on observe à l'intérieur des genres et des espèces, ce qui nous amène à penser que les genres à 2, 4 ou 5 territoires sont dérivés des genres à 3. L'évolution de la famille ne se serait donc pas faite orthogénétiquement par simplifications successives à partir de 5 territoires ; elle oscillerait autour d'un point fixe, d'un type possédant les 3 territoires.

* * *

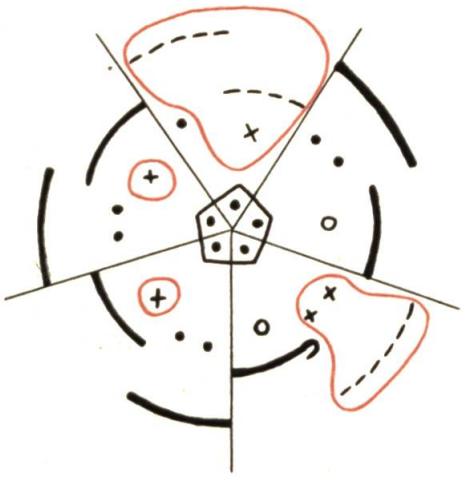

Fig. 56. — Fleur de *Fagopyrum sagittatum*, représentant 5 territoires dont 3 entiers et 2 partiels et possédant 5 carpelles. Dans une autre fleur du même genre (à 6 tépales et 9 étamines), les 2 territoires partiels ne sont représentés que par les carpelles 4 et 5.

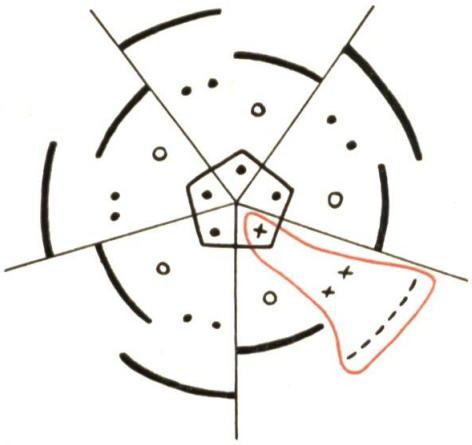

Fig. 57. — Fleur de *Rheum Rhaponticum* montrant également 5 territoires dont 4, parfaitement réguliers, complets et un 5me partiel. Des exemples analogues avec 4 carpelles mais éventuellement 1 tépale bivalent existent aussi chez d'autres espèces de *Rheum* et chez le *Fagopyrum*.

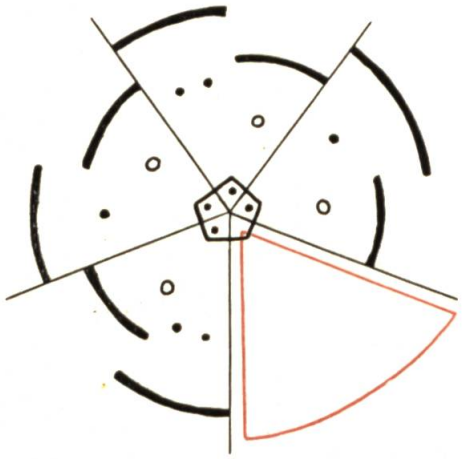

Fig. 58. — Fleur de *Rheum Rhaponticum* montrant 4 territoires entiers. Une paire d'étamines externes peut être remplacée par une seule étamine sans que le territoire soit troublé.

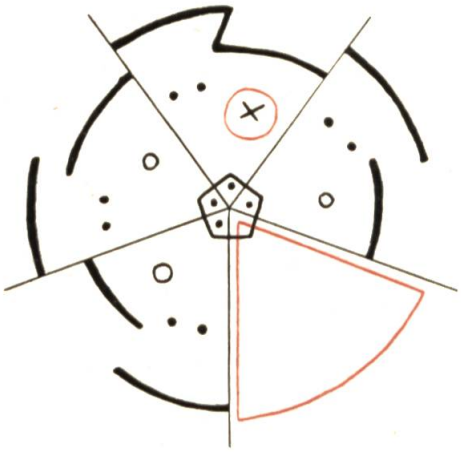

Fig. 59. — Fleur de *Rheum Ribes* à 4 territoires dont 3 complets. Ce genre de disposition est celui qu'on observe le plus souvent chez les *Rheum* et les *Fagopyrum* atypiques.

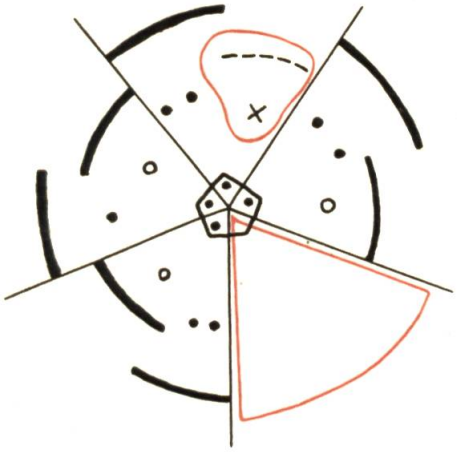

Fig. 60. — Fleur de *Rheum Rhaponticum* montrant, comme la fig. 59, une fleur à 4 territoires dont 3 entiers ; le 4me territoire, plus ou moins complet, peut être représenté de différentes façons. Exemples : les genres *Calligonum*, *Antigonon* et plusieurs *Polygonum (P. Bistorta, cuspidatum)*.

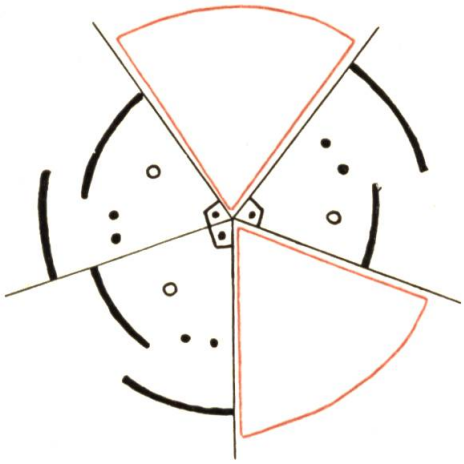

Fig. 61. — Ce schéma correspond à 3 territoires entiers, réalisés régulièrement dans les genres hexamères *Rheum*, *Rumex*, *Emex*, *Eriogonum*, *Ruprechtia* fl. ♂ quelques *Pterostegia*, mais existant occasionnellement dans les genres pentamères : *Fagopyrum*, *Muehlenbeckia* ♀ et plusieurs *Polygonum (P. aviculare, alpinum, baldschuanicum)*.

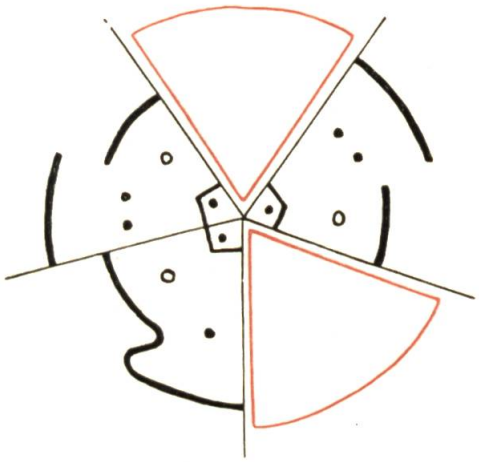

Fig. 62. — Ce schéma indique comment on peut traduire en 3 territoires les fleurs pentamères communes à de nombreux genres *(Atraphaxis, Pteropyrum, Oxygonum, Polygonum, Fagopyrum, Antigonon, Brunnichia, Podopterus, Muehlenbeckia* ♀, *Coccoloba)* et celles que l'on peut trouver quelquefois chez les genres hexamères : ex. *Rheum*, *Emex*.

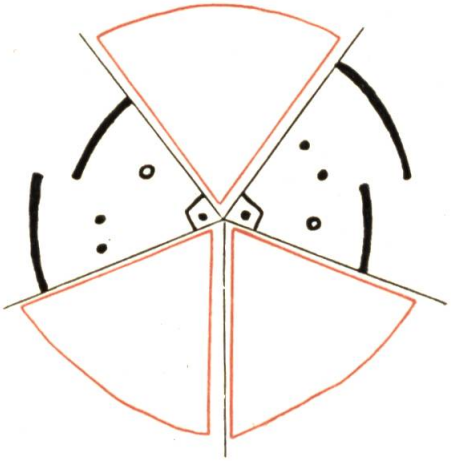

Fig. 63. — Ce schéma représente des fleurs tétramères typiques chez l'*Oxyria digyna* et l'*Atraphaxis spinosa* ; 2 territoires seulement sont représentés. Une disposition semblable se rencontre fréquemment dans le genre *Polygonum* et peut être observée accidentellement chez les *Rheum* et les *Emex*.

On peut aussi reporter toutes les altérations de diagramme sur des schémas complets à 5 territoires, 5 étant le nombre maximum observé. C'est ce qui est représenté ci-dessus ; les territoires ou parties de territoires manquants sont entourés d'un trait rouge et les territoires présents séparés les uns des autres par une ligne de tirets. Les organes manquants sont en pointillé ou en croix. Il est évident que la succession normale d'un tépale externe, puis d'un tépale interne, puis de nouveau d'un externe, etc., permet le plus souvent de localiser exactement le demi-territoire manquant. Mais quand un territoire entier manque, sa place a été choisie arbitrairement et il a été laissé en blanc. Les étamines ou les carpelles supplémentaires ont été interprétés comme représentant des territoires même s'ils sont isolés. C'est par analogie qu'on a procédé, parce qu'ils apparaissent aux mêmes endroits que les territoires entiers ; en outre, il n'a été trouvé aucune preuve indiscutable de division de tépales : jamais deux moitiés exactement symétriques ne sont apparues là où un seul tépale était attendu. De même, aucun carpelle n'a donné l'impression d'être né aux dépens d'un autre ; le carpelle supplémentaire a, au contraire, une forme et une grandeur normales et surtout une position déterminée dans l'orientation des parties. Il a donc été admis que même une étamine supplémentaire, seule, ne devait pas nécessairement naître d'une étamine voisine mais pouvait représenter le reste d'un demi-territoire.

De l'examen de ces schémas, on tire la conclusion que les fleurs de Polygonacées sont réellement verticillées et non spiralées et ceci répond à la question posée dans l'introduction. Cette opinion peut être corroborée, rappelons-le, par la mutation qui a entraîné le dédoublement des étamines externes seules sans affecter ni les internes, ni les tépales, ensuite et surtout par l'existence même des territoires identiques excluant l'idée d'une spirale continue ou de 2 spirales qui toucheraient toutes les pièces. Les fleurs pentamères sont pseudo-spiralées si l'on tient compte de la bivalence du tépale 3 ou du fait que si même sa trace est absente, son territoire est représenté par une étamine et un carpelle.

La distinction entre fleurs cycliques et fleurs acycliques de EICHLER et DAMMER est donc, comme l'ont entrevu d'autres auteurs, à rejeter : il n'y a que des fleurs verticillées plus ou moins complètes.

Dans ces conditions, rien ne s'oppose à considérer les tépales externes comme des sépales et les internes comme des pétales, opinion qui est confirmée par les relations vasculaires des pièces entre elles (commissurales) semblables à celles qu'on trouve dans certaines familles où l'on a, indubitablement, calice et corolle : ceci élargit le champ des recherches sur la parenté des Polygonacées.

Sommaire des résultats acquis

1) Une technique au chlorallactophénol additionné d'acide chlorhydrique et de violet de gentiane, permettant l'éclaircissement de fleurs entières a été mise au point.

2) Le *Pterostegia drymarioides* n'a pas un androcée formé de 6 étamines opposées aux tépales mais le nombre de ces étamines varie de 3 à 9.

3) La fleur *Koenigia islandica* est formée de 3 tépales (vasculairement bivalents), de 3 étamines placées chacune un peu en retrait sur le bord externe d'un tépale et de 3 carpelles qui leur sont opposés.

4) Le *Muehlenbeckia tamnifolia* possède un périanthe charnu dans les fleurs mâles comme dans les fleurs femelles.

5) Le périanthe est tétramère dans le 82% des fleurs observées chez le *Polygonum lapathifolium* (échantillons provenant de Suisse et régions limitrophes).

6) Il existe des fleurs « siamoises » chez le *Rheum* et le *Fagopyrum*, à côté de fleurs normales où le nombre des tépales est augmenté, et un essai de leur interprétation par l'hypothèse des territoires a été tenté.

7) On peut observer une soudure anormale plus ou moins complète de tout le périanthe en un seul tube chez le *Polygonum Convolvulus*.

8) La vascularisation présente un défaut général dans toute la famille : l'absence de connexion entre la trace vasculaire des filets staminaux et une autre partie du squelette vasculaire.

9) Des détails d'ordre vasculaire ont permis de préciser l'organisation de l'androcée, et en particulier la disposition par paires des étamines du verticille externe.

10) Le faisceau placentaire et les traces des carpelles ne sont pas soudés au plexus dans les fleurs jeunes. Chez le seul genre *Fagopyrum*, il y a connexion entre ce faisceau et les 3 ventrales.

11) La non-vascularisation des nectaires (qui sont à considérer comme des effigurations du disque) a été observée partout, sans exception.

12) Il n'y a pas d'« extra-traces » dans le sens de Laubengayer.

13) La présence, dans les tépales, de traces latérales fonctionnant comme commissurales dans plusieurs genres de la famille, a été constatée.

14) Le diagramme correct des fleurs doit être orienté en plaçant le 4me tépale interne en position adaxiale.

15) On a trouvé des preuves évidentes et générales de la bivalence du tépale 3 (externe-interne) permettant de faire dériver les fleurs acycliques des fleurs cycliques, et de l'existence d'autres tépales bivalents dans des fleurs où le nombre des territoires est supérieur à 3.

16) Le nombre des pièces du périanthe chez le *Rheum Rhaponticum* varie extrêmement : 4, 5, 6, 7, 8 et 9 tépales, montrant ainsi une progression frappante.

17) Les fleurs des Polygonacées sont formées d'après une hypothèse nouvelle de 3 territoires complets et les altérations de ce diagramme (genres, espèces, plantes et fleurs atypiques) s'expliquent par la perte ou l'acquisition de territoires.

18) La distinction entre fleurs cycliques et fleurs acycliques est à rejeter : toutes les Polygonacées sont verticillées.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ABRAMS, L. 1944. Illustrated Flora of the Pacific States, Washington, Oregon, and California. **2**. Stanford University Press, Stanford University.

ARBER, A. 1931. Studies in floral morphology 1. On some structural features of the Cruciferous flower. *New Phyt.* **30** : 11.

— 1933. Floral anatomy and its morphological interpretation. *l.c.* **32** : 231.

ARNAL, C. 1945. Recherches morphologiques et physiologiques sur la fleur des Violacées. Dissert. Berthier, Dijon.

ASCHERSON, P. und GRAEBNER, P. 1912. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. **4**. Polygonaceae : 692. Engelmann, Leipzig.

BAEHNI, C. et BONNER, C.E.B. 1948. La vascularisation des fleurs chez les Lopezieae (Onagracées). *Candollea* **11** : 305.

BAILEY, I. W. and NAST, C. G. 1943. The comparative morphology of the Winteraceae. II. Carpels. *Journ. Arn. Arb.* **24** : 472.

BAILEY, L. H. 1929. The case of Muehlenbeckia. *Gentes Herb.* **2** : 55.

BAILLON, H. 1891. Histoire des plantes. **11**. Polygonacées : 367. Hachette, Paris.

BAUER, R. 1922. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Polygonaceenblüten. *Flora* **115** : 273.

BENSON, M. and WELSFORD, E. J. 1909. The morphology of the ovule and female flower of Juglans regia and of a few allied genera. *Annals Bot.* **23** : 623.

BENTHAM, G. and HOOKER, J. D. 1880. Genera Plantarum. **3**, 1. Reeve, Londini.

BERTRAND, C. E. 1880. Théorie du faisceau, t. à p. *Bull. scient. dépt. Nord*, 2e sér., 3e année.

BINZ, A. et THOMMEN, E. 1941. Flore de la Suisse y compris les parties limitrophes de l'Ain et de la Savoie. Rouge, Lausanne.

BOISSIER, E. 1879. Flora orientalis. **4**. Georg, Genevae et Basileae.

BONNER, C.E.B. 1941. The genus Epilobium. Dissert. University of London. (Unpublished).

— 1948. The floral vascular supply in Epilobium and related genera. *Candollea* **11** : 277.

BRITTON, N. L. and BROWN, A. 1896. An illustrated Flora of the Northern United States, Canada and the British Possessions. ed. 1, **1**. Scribner's Sons. New York.

— 1913. Idem, ed. 2, **1**. Scribner's Sons, New York.

CAMPDERÁ, F. 1819. Monographie des Rumex, précédée de quelques vues générales sur la famille des Polygonées. Treuttel et Würtz, Paris.

ČELAKOVSKÝ, L. J. 1894. Das Reductionsgesetz der Blüthen, das Dédoublement und die Obdiplostemonie. Rivnáč, Prag. (t. à p. *Sitzungsber. königl. böhm. Ges. Wiss.* **3**).

— 1896-1900. Über den phylogenetischen Entwickelungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone. (*l.c.*, t. à p.)

— 1899. Ueber achtzählige Cyklen pentamer veranlagter Blüthen. Polygonum. *Jahrb. Wiss. Bot.* **33** : 397.

CHEESEMAN, T. F. 1914. Illustrations of the New Zealand Flora. **2**. Mackay, Wellington.

DAMMER, U. 1889. Zur Morphologie der Eriogoneen. *Ber. D. bot. Ges.* **7** : 383.

— 1893 a. Polygonaceae in *Engl. u. Pr. Nat. Pflanzenfam.* **3**, 1 : 1. Engelmann, Leipzig.

— 1893 b. Polygonaceen-Studien. I. Die Verbreitungsausrüstungen der Polygonaceen. *Engl. bot. Jahrb.* **15** : 260.

DANSER, B. H. 1921. Contribution à la systématique du Polygonum lapathifolium. Dissert. *Rec. trav. bot. néerl.* **18** : 125.

DEBENHAM, E. M. 1939. A modified technique for the microscopic examination of the xylem of whole plants or plant organs. *Annals Bot.* N.S. **3** : 369.

EAMES, A. J. 1931 a. The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. *Amer. Journ. Bot.* **18** : 147.

— 1931 b. The general anatomy of the flower with special reference to the gynoeceum. Rep. of Proc., Fifth Internat. Bot. Congress, Cambridge 1930. (p. 295). University Press, Cambridge.

— and MACDANIELS, L. H. 1925. An introduction to plant anatomy. McGraw-Hill, New York and London.

EDMAN, G. 1929. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Oxyria Hill, nebst zytologischen, embryologischen und systematischen Bemerkungen über einige andere Polygonaceen. *Acta Horti Berg.* **9** : 165.

— 1931. Apomeiosis und Apomixis bei Atraphaxis frutescens C. Koch. *l.c.* **11** : 13.

EDWARDS, S. 1817. Polygonum frutescens. *Bot. Reg.* **3** : tab. 254.

EICHLER, A. W. 1875-78. Blütendiagrammen. Engelmann, Leipzig.

EMBERGER, L. 1939 a. Recherches sur la fleur des Polygonacées. *Rev. gén. bot.* **51** : 581. (t. à p. 1940, Librairie générale de l'enseignement, Paris).

— 1939 b. La structure de la fleur des Polygonacées. *C. R. séances Acad. Sciences*, Paris, **208** : 370.

GAERTNER, J. 1788 et 1791. De Fructibus et Seminibus Plantarum. **1** et **2**. Schramm, Tubingae.

GEITLER, L. 1929. Zur Morphologie der Blüten von Polygonum. *Österr. bot. Zeitschr.* **78** : 229.

GOEBEL, K. 1908. Über Symmetrieverhältnisse in Blüten, in *Linsbauer, Wiesner-Festschrift* : 151. Konegen, Wien.

— 1911. Morphologische und biologische Bemerkungen. 19. Über « gepaarten » Blattanlagen. *Flora* **103** : 248.

— 1923. Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. **3**. Fischer, Jena.

— 1928. Organographie der Pflanzen. 3. Aufl., **1**. Allgemeine Organographie. Fischer, Jena.

— 1932-33. Organographie der Pflanzen. 3. Aufl., **3**, Samenpflanzen. Fischer, Jena.

GRÉGOIRE, V. 1935. Sporophylles et organes floraux, tige et axe floral. *Rec. trav. bot. néerl.* **32** : 453.

— 1938. La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. I. Le carpelle. *La cellule* **47** : 287.

GRÉLOT, P. 1897 a. Sur les faisceaux staminaux. *Rev. gén. bot.* **9** : 273.

— 1897 b. Recherches sur le système libéroligneux floral des Gamopétales bicarpellées. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 8, **5** : 1.

GROSS, H. 1913. Beiträge zur Kenntnis der Polygonaceen. *Engl. bot. Jahrb*, **49** : 234.

GWYNNE-VAUGHAN, H. C. I. and BARNES, B. 1927. The structure and development of the Fungi. (Microscopic examination : 323). University Press, Cambridge.

HEGI, G. 1910. Illustrierte Flora von Mittel-Europa **3**. Lehmann, München.

HENSLOW, G. 1890. On the vascular systems of floral organs, and their importance in the interpretation of the morphology of flowers. *Journ. Linn. Soc. London, Bot.* **28** : 151.

— 1893. The origin of floral structures through insect and other agencies. 2. ed. Kegan Paul, Trench, Trübner & Co, London.

HUMBOLDT, A. DE et BONPLAND, A. 1809. Voyage, 6e partie, Botanique, Plantes equinoxiales **2** : 89, tab. 107. Schoell, Paris.

JARETZKY, R. 1927. Die Degenerationserscheinungen in den Blüten von Rumex flexuosus Forst. *Jahrb. wiss. Bot.* **66** : 301.

— 1928. Histologische und karyologische Studien an Polygonaceen. *l.c.* **69** : 357.

JAUBERT, H. F. DE et SPACH, E. 1844-46. Illustrationes Plantarum Orientalium. **2** : 7 et 11 et tab. 107 et 111. Roret, Paris.

JEPSON, W. L. 1923-25. A Manual of the flowering plants of California. University of California, Berkeley.

JOSHI, A. C. 1936. The anatomy of Rumex with special reference to the morphology of the internal bundles and the origin of the internal phloem in the Polygonaceae. *Amer. Journ. Bot.* **23** : 362.

— 1938. The nature of the ovular stalk in Polygonaceae and some related families. *Annals Bot.* N.S. **2** : 957.

— 1947. Floral histogenesis and carpel morphology. *Journ. Indian bot. Soc.* **26** : 63.

KNUTH, P. 1899. Handbuch der Blütenbiologie **2**, 2. Polygonaceae : 343. Engelmann, Leipzig.

LANGERON, M. 1934. Précis de microscopie. Masson, Paris.

LAUBENGAYER, R. A. 1937. Studies in the anatomy and morphology of the polygonaceous flower. *Amer. Journ. Bot.* **24** : 329.

LEMESLE, R. 1934. Etude anatomique du genre Calligonum L. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 10, **16** : 5.

LINDAU, G. 1891. Monographia generis Coccolobae. *Engl. bot. Jahrb.* **13** : 106.

LINDMAN, C. A. M. 1918. Svensk Fanerogamflora. Norstedt, Stockholm.

LONAY, H. 1923. L'ovule du Polygonum aviculare. *Bull. Soc. roy. bot. Belg.* **55** : 175.

— 1927. La nervation des péricarpes chez les Polygonum. *Arch. Inst. bot. Univ. Liége* **6**.

LUNDBLAD, H. 1922. Über die baumechanischen Vorgänge bei der Entstehung der Anomomerie bei homochlamydeischen Blüten. Lindstedt, Lund.

McLEAN, R. C. 1934. Substitution staining with free dye acids and dye bases. *New Phyt.* **33** : 316.

— and IVIMEY COOK, W. R. 1941. Plant Science Formulae. Macmillan. London.

MAHONY, K. L. 1935. Morphological and cytological studies on Fagopyrum esculentum. *Amer. Journ. Bot.* **22** : 460.

MARSCHALL A BIEBERSTEIN, L. B. F. 1808. Flora Taurico-Caucasica. **1.** Typis Academicis, Charkouiae.

MASSART, J. 1902. L'accommodation individuelle chez Polygonum amphibium. *Bull. Jard. bot. Etat, Brux.* **1** : 73.

MEISNER, C. F. 1826 a. Monographiae generis Polygoni prodromus. Lador, Genevae.

— 1826 b. Observations sur le genre des Renouées (Polygonum Linné). *Bibl. Univ.*, octobre 1826.

— 1856. Polygonaceae in *DC. Prodr.* **14** : 1. Masson, Parisiis.

MILLER, P. 1754. The Gardeners Dictionary. Abridged from the last folio edition. 4th ed. **1**. Rivington, London.

MUNZ, P. A. 1935. A Manual of Southern California Botany. Claremont College, Claremont.

MURBECK, S. 1914. Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnis der Blüte. *Lunds Univ. Arsskr.*, N.F., Afd. 2, **11**, Nr. 3.

NORRIS, T. 1941. Torus anatomy and nectary characteristics as phylogenetic criteria in the Rhoeadales. *Amer. Journ. Bot.* **28** : 101.

PAVLOV, N. V. 1936 a. Atraphaxis in *Flora U.R.S.S.* **5** : 501. Ed. Acad. Scient. URSS, Mosqua-Leningrad.

— 1936 b. Calligonum. *l.c.* **5** : 527.

PAYER, J.-B. 1857. Traité d'organogénie comparée de la fleur. Texte et atlas. Masson, Paris.

PENZIG, O. 1922. Pflanzen-Teratologie. 2. Aufl. **3** : 180. Borntræger, Berlin.

PERDRIGEAT, C.-A. 1900. Anatomie comparée des Polygonées et ses rapports avec la morphologie et la classification. *Actes Soc. linn. Bordeaux* **55**, 6e sér., 5 (t. à p.).

PLANTEFOL, L. 1946-1947. Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 11, **7** : 153 et **8** : 1. (t. à p. 1948, sous : La théorie des hélices foliaires multiples, Masson, Paris.)

— 1948. Fondements d'une théorie florale nouvelle. Idem, *l.c.* 9 : 35. (t. à p. 1949, sous : L'ontogénie de la fleur. Masson, Paris.)

RECHINGER, K. H. 1949. Lines of evolution and geographical distribution in Rumex subgen. Lapathum. *Watsonia* **1** : 19.

RENDLE, A. B. 1925. The classification of flowering plants. **2.** University Press, Cambridge.

RIMBACH, A. 1938. Muehlenbeckia tamnifolia. *Ber. D. bot. Ges.* **56** : 436.

RODRIGUES, A. 1946. O crescimento do tronco nas plantas novas da forma branca de Olea europaea L. *Agron. Lusit.* **8** : 213.

— e ALMEIDA, F. J. DE 1942. Sôbre o desenvolvimento de exostoses e a emissão de raízes nos caules das plantas novas de Olea europaea L. *l.c.* **4** : 237.

SALISBURY, E. J. 1909. The extra-floral nectaries of the genus Polygonum. *Annals Bot.* **23** : 229.

SAUNDERS, E. R. 1930 a. Illustrations of carpel polymorphism. V. *New Phyt.* **29** : 44.

— 1930 b. Idem, VI. *l.c.* **29** : 81.

— 1932. On some recent contributions and criticisms dealing with morphology in Angiosperms. *l.c.* **31** : 174.

— 1933. The cause of petaloid colouring in « apetalous » flowers. *Journ. Linn. Soc. London, Bot.* **49** : 199.

— 1939. Floral Morphology. **2** : 353, Polygonaceae. Heffer & Sons, Cambridge.

SCHAFFNER, J. H. 1937. The fundamental nature of the flower. *Bull. Torr. bot. Club* **64** : 569.

SCHOCH-BODMER, H. 1930. Zur Heterostylie von Fagopyrum esculentum : Untersuchungen über das Pollenschlauchwachstum und über die Saugkräfte der Griffel und Pollenkörner. (Vorläufige Mitteilung). *Bull. Soc. bot. Suisse* **39** : 4.

SCHOUTE, J. C. 1932. On pleiomery and meiomery in the flower. *Rec. trav. bot. néerl.* **29** : 164.

SCHUMANN, K. 1890. Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss. Engelmann, Leipzig.

SMALL, J. K. 1894. Morphological Notes on the Genus Brunnichia. *Bull. Torrey Bot. Club* **21** : 131.

— 1895. A Monograph of the North American species of the genus Polygonum. *Memoirs Dept. Bot. Columbia College* **1**.

— 1903. Flora of Southeastern United States. ed. 1. Publ. by the author. New York.

— 1913. Idem, ed. 2.

— 1933. Manual of the Southeastern Flora. Publ. by the author. New York.

SOUÈGES, R. 1919. Recherches sur l'embryogénie des Polygonacées. *Bull. Soc. bot. Fr.* **66** : 168.

— 1920. Idem. *l.c.* **67** : 75.

STANDLEY, P. C. 1922. Trees and shrubs of Mexico. Polygonaceae. *Contrib. U.S. Nat. Herb.* **23** : 241.

— 1937. Muehlenbeckia in *Macbride, Flora of Peru* **2**, 2. *Publ. Field Mus. nat. Hist., Bot.*, **13**, 2 : 452.

STEVENS, N. E. 1912 a. The morphology of the seed of buckwheat. *Bot. Gaz.* **53** : 59.

— 1912 b. Observations on heterostylous plants. *l.c.* 53 : 277.

STRASBURGER, E. 1879. Die Angiospermen und die Gymnospermen. Tab. 1. Fischer, Jena.

TRAIL, J. W. H. 1896. Preliminary notes on floral deviations in some species of Polygonum. *Annals Bot.* **10** : 627. Idem, *Rep. Brit. Assoc. Adv. Science*, 1896, Liverpool : 1016.

VAN TIEGHEM, P. 1871. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. 2 vol. Imprimerie nationale, Paris.

VELENOVSKY, J. 1904. Die gegliederten Blüten. *Beih. Bot. Centralbl.* **16** : 289.

— 1910. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. **3**. Rivnáč, Prag.

WALTER, H. 1906. Die Diagramme der Phytolaccaceen. *Engl. bot. Jahrb.* **37** : Beibl. 85.

WYDLER, H. 1859. Morphologische Mitteilungen : Pterostegia drymarioides Fisch. et Meyer. *Flora* **42** : 23.

INDEX DES GENRES ET DES ESPÈCES

Alchemilla vulgaris 314.
Antigonon 222, 270, 272, 275, 283, 304, 307, 310, 329, 331 ; cinerascens 270, 272 ; flavescens 270, 271 ; guatimalense 270 ; leptopus 270, 272, 273.
Atraphaxis 222, 226, 295, 296, 307, 310, 327, 329, 331 ; Aucheri 226, 228 ; Billardieri 226, 228 ; Billardieri heterantha 229 ; buxifolia 226, 227 ; frutescens 226, 228 ; spinosa 226, 229, 248, 304, 309, 315, 324, 331 ; variabilis 229.
Atriplex 315.
Brunnichia 222, 274, 275, 306, 311, 329, 331 ; africana glabra 274, 275 ; cirrhosa 274.
Calligonum 222, 232, 234, 254, 307, 309, 329, 331 ; aphyllum 232, 234, 235, 310 ; Caput-Medusae rubicundum 232, 234, 310 ; comosum 232, 233, 234, 235 ; *Pallasia 232*.
Carex 318.
Chenopodium 315.
Coccoloba 222, 282, 307, 329, 331 ; laurifolia 282, 283 ; polystachya 282, 283 ; uvifera 282, 283, 284 ; Williamsii 282, 283, 284, 308.
Comarum palustre 314.
Convallaria 318.
Emex 222, 295, 299, 307, 308, 309, 312, 315, 326, 329, 331 ; spinosa 295, 296, 297.
Eriogonum 222, 239, 252, 264, 288, 289, 292, 300, 306, 307, 310, 319, 322, 324, 329, 331 ; alatum 292, 293 ; heracleoides 292, 293, 294 ; niveum 292 ; racemosum 292 ; umbellatum 292 ; Wrightii 292.
Fagopyrum 222, 250, 262, 263, 264, 267, 286, 307, 308, 309, 310, 311, 312, 315, 320, 321, 322, 323, 326, 329, 330, 331, 333 ; sagittatum 262, 263, 265, 266, 268, 269, 324, 330 ; tataricum 262, 269.
Homalocladium platycladum 278.
Juglans 311.
Koenigia 222, 290, 292, 309, 313, 326, 329 ; islandica 290, 333 ; islandica ramosa 290.
Lythrum 318.
Muehlenbeckia 222, 278, 280, 282, 291, 307, 308, 310, 311, 312, 319, 329, 331 ; axillaris 278, 279, 280, 308 ; fruticulosa 278 ; platyclados 278, 280, 281, 282 ; *rupestris 278 ;* tamnifolia 278, 280, 333 ; tiliaefolia 278.
Myrica Gale 311.
Olea europaea 328.
Oxygonum 222, 235, 329, 331 ; Dregeanum 235, 236.
Oxyria 222, 302, 303, 304, 305, 315, 329 ; digyna 303, 305, 309, 311, 331.
Paris 318.

Podopterus 222, 276, 306, 307, 308, 310, 329, 331 ; mexicanus 276.
Polygonella 222, 269, 278, 291, 306, 307, 308, 309, 310, 329 ; brachystachya 269, 270 ; *parviflora 269 ;* polygama 269, 270.
Polygonum 219, 220, 221, 222, 234, 237, 238, 240, 249, 262, 263, 264, 265, 272, 277, 289, 303, 306, 307, 308, 309, 310, 313, 315, 317, 318, 321, 322, 323, 324, 329, 331 ; alpinum 243, 254, 255, 309, 326, 331 ; amphibium 242, 243 ; aviculare 237, 238, 239, 300, 310, 319, 331 ; baldschuanicum 257, 259, 260, 310, 331 ; Bistorta 242, 243, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 256, 261, 306, 309, 310, 331 ; Convolvulus 256, 257, 258, 282, 308, 310, 312, 317, 333 ; cuspidatum 239, 259, 261, 331 ; dumetorum 256, 257 ; Hydropiper 240, 258 ; lapathifolium 240, 244, 245, 246, 247, 248, 315, 319, 333 ; minus 241 ; mite 241 ; orientale 249 ; Persicaria 241, 243, 244, 247, 265 315 ; plebejum 238 ; tubulosum 257 ; viviparum 250, 254 ; Weyrichii 316.
Pterococcus aphyllus 232.
Pteropyrum 222, 229, 233, 271, 275, 283, 304, 307, 329, 331 ; Aucheri 229, 230, 231.
Pterostegia 222, 288, 289, 309, 329, 331 ; drymarioides 288, 308, 333.
Rheum 222, 264, 300, 302, 303, 306, 309, 315, 318, 322, 326, 327, 329, 330, 331, 333 ; palmatum tanguticum 300 ; Rhaponticum 300, 301, 302, 310, 330, 331, 334 ; Ribes 300, 302, 330 ; undulatum 311.
Rumex 222, 252, 289, 298, 306, 309, 312, 319, 324, 329, 331 ; Acetosa 298, 300, 310 ; nivalis 298 ; obtusifolius 298 ; scutatus 298, 299, 300, 310.
Ruprechtia 222, 284, 285, 311, 312, 329, 331 ; laxiflora 284, 286, 287 ; polystachya 284, 285.
Ruta 318.
Scirpus 318.
Vaccinium 318.
Vitis 318.