

SPOROPHYLLES ET ORGANES FLORAUX, TIGE ET AXE FLORAL

par

V. GREGOIRE (Louvain). ¹⁾

Nous prenons le mot de *s p o r o p h y l l e s* dans son sens propre: une feuille devenue un organe particulier, porteur de sporanges. Les *organes floraux* dont nous voulons parler sont les étamines et les carpelles.

Dire que les organes floraux sont des sporophylles n'a de sens que s'ils ont pour origine, actuellement encore, un primordium foliaire. Admettre une „dérivation” phylogénétique sans communauté ontogénétique, c'est se payer de mots, „put the cart before the horse” (Scott). Si quelqu'un n'estime pas impossible qu'un type d'organe, après avoir apparu, pour la première fois, par „la métamorphose” d'un primordium foliaire, ait ensuite commencé à se former par un fonctionnement ontogénétique qui n'a plus rien de commun avec une ontogénèse foliaire, il faudra dire que, dès lors, un organe tout nouveau s'est montré, dépourvu de toute „parenté” avec la feuille et sans homologie avec ce membre. Il nous faut donc comparer la morphogénèse des organes floraux avec celle de la feuille. Mais ce n'est pas assez; la feuille, en effet, ne peut se considérer isolément; sa morphogénèse est liée étroitement à celle de la tige et tire, de ce lien, son importance essentielle. Aussi ce que nous avons à comparer, c'est la morphogénèse de la „pousse feuillée” (feuille et tige) et celle de la fleur (organes floraux et axe floral): l'homologie ou la dishomologie portent sur ces deux complexes.

I.

La morphogénèse de la pousse feuillée comporte, à titre essentiel, les traits suivants:

1. Le *c ô n e v é g é t a t i f* comprend toujours une région initiale interne, située dans la ligne axiale et donnant origine à la partie

¹⁾ Note préliminaire.

centrale du méristème: ce type de constitution méristématique est, évidemment, le seul approprié à faire grandir en longueur un axe feuillé.

2. En ce qui concerne la morphogénèse de la feuille et les relations qui l'unissent à la morphogénèse de l'axe, il faut d'abord considérer les Dicotylées dans leur type le plus général (Grégoire, 1935).

a) La production d'un primordium foliaire nouveau est précédée d'un accroissement transversal du sommet, par lequel ce dernier, passant de l'aire minimale à l'aire maximale, acquiert un soubassement foliaire; le primordium se forme ensuite comme un prolongement vertical de ce soubassement.

b) Le „prodesmogène” se marque, dans l'axe, sous la dépendance des primordiums foliaires. Grâce aux soubassements et à la situation des primordiums, les prodesmogènes arqués qui se délimitent dans ces derniers se prolongent, au sein de l'axe, suivant un tracé vertical et peuvent ainsi, en se raccordant entre eux, former un anneau prodesmogénique, prélude indispensable d'un ensemble circulaire de faisceaux. Ainsi apparaît le lien entre la morphogénèse de la feuille naissante et la construction de l'axe.

c) Ce lien exige que les primordiums foliaires soient latéraux, — c. à d. formés en dehors de la ligne axiale, — et bilatéraux, — c. à d. capables de contenir un prodesmogène arqué. Ce même lien exige, en outre, que les primordiums naissent en voie acropète et qu'ils se forment à mesure que fonctionne le méristème terminal.

d) Les cordons procambiaux de la tige, à leur tour, ne sont que des cordons procambiaux foliaires, prolongés vers le bas. Jamais on ne voit les cordons foliaires se rattacher à un procambium qui s'élèverait dans l'axe sous la forme d'un cordon continu; les cordons foliaires des divers étages, génétiquement indépendants, se raccordent de manière à composer des unités sympodiales et ce raccordement s'accompagne de la formation de fenêtres parenchymateuses (ou „gaps”), au dessus de la partie coudee de chaque faisceau foliaire.

3. Pour les Monocotylées, nous pouvons nous en tenir au type où les entrenœuds sont allongés et où les faisceaux sont épars. Le cas paraît fort différent de celui des Dicotylées: il ne se forme pas de soubassement et les primordiums naissent obliquement sur les flancs du cône végétatif. Malgré ces différences, liées au type particulier de structure, une correspondance essentielle avec les Dicotylées apparaît dans les traits suivants.

a) Au point d'insertion d'un nouveau primordium foliaire, le méristème du cône offre toujours une profondeur notable et correspond à une sorte de soubassement oblique prolongé par le primordium.

b) C'est dans ce méristème „obliquement sous-foliaire” que se marquent des cordons prodesmogéniques, rapidement procambiaux. Formés, ici encore, sous la dépendance d'un primordium foliaire, ils se dirigent au sein de l'axe, en suivant, avant de „descendre”, un parcours oblique qui prolonge l'obliquité du primordium. Il se forme ainsi, pour chaque feuille, un groupe arqué de faisceaux, qui entre, pour sa part, dans la constitution du système conducteur de l'axe.

c) Cela implique, ici encore, que les primordiaux sont à la fois latéraux et bilatéraux et qu'ils naissent par voie acropète, à mesure que le cône grandit.

d) Enfin, le système conducteur de l'axe ne comporte pas de faisceaux continus, mais se compose de faisceaux foliaires indépendants, entrant dans la constitution de cordons sympodiaux.

Il importe essentiellement de noter que tous les traits que nous avons signalés apparaissent comme inséparablement liés entre eux pour réaliser la morphogénèse d'une pousse feuillée.

II.

Si nous examinons maintenant, dans la morphogénèse florale, tous les points sur lesquels doit porter une comparaison avec la morphogénèse de l'axe feuillé, nous verrons que, sur tous ces points, il y a, entre les deux morphogénèses, une opposition radicale.

1. La constitution et le mode de développement du sommet floral n'ont rien de commun avec ce qu'on observe dans un cône végétatif. Les „cônes floraux” allongés (*Ranunculus*, *Aquilegia*, *Magnolia*) sont particulièrement instructifs.

a) Le réceptacle en développement ne montre jamais un méristème conique comprenant, dans la ligne axiale, une région initiale interne. On y distingue toujours deux parties: un massif parenchymateux central et, recouvrant celui-ci, un méristème superficiel, uniforme dans toute son étendue, composé, au sommet comme sur les flancs, de quelques assises cellulaires, et formant, sur toute la surface, un „manchon” régulier. Ce méristème se développe par des cloisonnements anticlines, à mesure que le parenchyme lui-même s'étire; en même temps, ce dernier acquiert de nouvelles cellules, suivant la hauteur et suivant l'épaisseur, par le cloisonnement péricline des cellules internes du manchon méristé-

matique. Les cloisonnements, anticlines et périclines, se font dans toute l'étendue du méristème. — b) Le cône floral peut atteindre de grandes dimensions avant que débute, sur les flancs, la production des primordiums floraux; il n'y a jamais alternance entre croissance du sommet et formation de primordiums. — c) Aussi, le sommet floral ne produit jamais de soubassement foliaire et les primordiums ne sont pas astreints à se former en voie acropète.

Le cône floral en développement est donc tout autre chose qu'un cône végétatif; il n'est nullement le „méristème de croissance" d'une pousse feuillée; il est simplement le support, parenchymateux, d'un méristème superficiel propre à former, dans toute son étendue, des organes floraux. Appliqué à la fleur, le mot „axe" a, dès ce stade, un sens tout autre que lorsqu' on l'applique à la tige feuillée. Et c'est pourquoi on peut aussi dire, dès maintenant, que les organes qui naîtront sur le sommet floral ne seront pas des feuilles. On pourrait donner au méristème du cône floral de nom de méristème germinatif.

Les sommets floraux aplatis offrent la même constitution et le même fonctionnement que les sommets coniques. Les cloisonnements périclines, si opposés au mode de développement du cône végétatif, y sont parfois spécialement clairs. Il faut aussi signaler, comme particulièrement instructif, le cas des Rosacées où le manchon méristématique se prolonge sur la coupe réceptaculaire et continue à s'y développer.

Le moment où le sommet du „bouton" floral prend les caractères que nous avons décrits varie d'après la constitution du périanthe. Dans les fleurs munies de vrais sépales, ceux-ci, — et c'est ce qui les définit, — naissent comme des feuilles, sur des soubassements; c'est après cela que le méristème, jusque là de constitution végétative, adopte le type germinatif de cloisonnement, en même temps que toute la partie centrale se différencie en parenchyme.

2. Formation et développement des primordiums staminaux.

L'ontogénèse de l'étamine s'oppose, dans tous ses traits, à l'ontogénèse foliaire. — a) Les primordiums staminaux sont des protubérances du mince manchon germinatif, dépourvues de tout soubassement et de tout prolongement méristématique profond. Aussi, même sur les flancs d'un cône allongé, ils se trouvent implantés perpendiculairement à la surface. — b) Ils possèdent une forme cylindrique, ou bien, lorsqu'ils sont très étroitement rapprochés, ils offrent une section polygonale. Le cloisonnement qui leur donne origine obéit donc à une symétrie radiaire et non à une symétrie bilatérale. — c) Il est impossible de ramener le développement d'un primordium staminal à celui d'une

feuille, quelle qu'elle soit. Les seules étamines dont on ait essayé de comparer le développement avec celui d'une feuille, sont les étamines dites épipeltées (Troll). Mais, en fait d'argument, on se contente d'imaginer la présence de quatre sacs polliniques sur la face supérieure d'une feuille peltée adulte. L'ontogénèse contredit cette morphologie comparée d'organes définitifs. Une feuille peltée ou même une feuille en ampoule résulte de ce que, au sommet d'un primordium foliaire terminé en plateau, la croissance marginale qui doit donner le limbe se produit sur tout le bord du plateau, le plateau lui-même constituant la partie centrale du limbe pelté ou le fond de l'ampoule. Rien de pareil dans l'origine d'une étamine dite „peltée”: rien n'y correspond à un accroissement marginal; l'insertion particulière du filet résulte de ce que, au sommet du primordium, la formation des sacs polliniques allongés et l'accroissement concomitant du connectif se produisent suivant une direction oblique par rapport à l'orientation du primordium lui-même. Le développement de ces étamines dément formellement le nom de „peltées” qu'on leur a donné. — d) Enfin, s'il y a, dans des fleurs normales ou anormales, des formes de transition entre étamines et pétales, il n'en existe nulle part entre étamines et feuilles ordinaires.

3. Formation et développement des primordiums carpellaires.

Le fonctionnement ontogénétique qui produit les carpelles, — ou, pour parler plus justement, le pistil, — offre, lui aussi, un contraste total avec l'ontogénèse foliaire.

A. Gynécées apocarpes.

Il faut distinguer deux types: les carpelles pédicellés destinés à devenir des fruits-semences indéhiscents (ex.: *Ranunculus*); les carpelles sessiles, destinés à fournir des fruits déhiscents (ex.: *Aquilegia*).

1° Le carpelle pédicellé naît sous la forme d'une protubérance cylindrique. A un moment donné, l'accroissement de cette protubérance ne se continue plus uniformément dans toute son épaisseur: il cesse suivant une ligne courbe, délimitant, sur le sommet du primordium, une partie dorsale, arquée, et une partie ventrale, cylindrique: ces deux parties poursuivant leur accroissement, on voit donc se marquer entre elles une „fente” courbe, extrêmement étroite, vraiment „linéaire” et qui est le début de la cavité ovarique. La partie dorsale grandit plus activement que le massif ventral; elle le dépasse sous la forme d'un corps creusé en gouttière qui, bientôt, se recourbe de manière à recouvrir le sommet du massif ventral lui-même et à fermer la cavité ovarique naissante. L'étirement succède à l'accroissement méristématique, et c'est ce

qui élargit la cavité ovarique; mais le flanc interne du massif ventral demeure méristématique (placenta) et ne tarde pas à produire l'unique ovule.

Tous les traits de cette ontogénèse s'opposent à ceux d'une ontogénèse foliaire. a) Les primordiums naissent d'une mince couche méristématique superficielle indépendamment de tout soubassement et de tout appui méristématique profond. Aussi ils sont, même sur les flancs d'un cône allongé, orientés perpendiculairement à la surface. b) Ils sont de symétrie radiaire. c) L'accroissement qui détermine la formation de la cavité ovarique et de la paroi n'a rien de commun avec celui qui caractérise la formation d'une feuille peltée, le seul type de feuille auquel on ait essayé de comparer le carpelle. On ne retrouve rien, ici, de l'accroissement marginal qui donne une feuille peltée; le fond de la cavité ovarique n'est pas, comme le fond d'une ampoule foliaire, le plateau terminal d'un primordium; la cavité ovarique résulte de ce que tout le primordium continue à grandir, sauf suivant une ligne très étroite, et devient ainsi, non pas un organe étalé en coupe, mais un corps creux: l'étroitesse de la fente ovarique, au début, est ici l'élément significatif.

2° L'ébauche d'un carpelle du second type se décrit d'habitude comme une protubérance de forme arquée et on la dessine de manière à montrer, dans la concavité de l'arc, un „plancher”, formé par le tissu du sommet floral. Or, les „parois” opposées de la protubérance descendent en plan incliné l'une vers l'autre, de manière à se rejoindre suivant une ligne, sans laisser un „plancher”. L'accroissement méristématique continue ensuite sous chacune des ébauches; ainsi se forment des corps creux, munis d'une cavité étroite qui s'ouvre, d'un côté, par une fente. L'étirement qui survient bientôt élargit en une cavité ovarique le fond étroit de la protubérance primitive. Durant cet étirement, les parties qui longent les deux lèvres de la fente ventrale demeurent en fonctionnement méristématique et constituent ainsi les placentas; ceux-ci ne sont pas autre chose que des portions du méristème germinatif, conservées pour produire les ovules.

Les différences radicales avec une ontogénèse foliaire sont évidentes. a) Le primordium carpellaire naît sans soubassement. b) Il ne correspond d'aucune manière à une lame bilatérale pliée en son milieu. Ce qui se produit, au contraire, c'est un corps creux et la seule différence, sous ce rapport, avec le *Ranunculus*, réside dans l'emplacement de la ligne qui marque l'arrêt de croissance et, par conséquent, le début de la cavité ovarique: la protu-

bérance primitive, dans l'*Aquilegia*, représente le début en quelque sorte rationnel d'un corps creux muni d'une fente longitudinale, capable de subir ultérieurement une déhiscence. — c) D'ailleurs la protubérance primitive débute souvent par les deux parties de flanc et ne s'achève qu'ensuite par le soulèvement de la partie médiane. C'est tout le contraire de ce qui se passe dans un primordium foliaire ¹⁾. — d) Il n'y a aucune ressemblance, même apparente, entre la formation du corps creux qu'est un carpelle d'*Aquilegia* et l'accroissement „en étalement” qui donne une feuille peltée. Il n'y a même pas de „pédicelle” qui puisse, sur son pourtour, grandir en lame peltée; la „peltation latente”, par laquelle Troll explique l'absence de pédicelle et la syncarpie basale, nous paraît peu compréhensible.

B. Pistils syncarpes et ovaires infères.

La conclusion à laquelle nous a conduit l'étude des carpelles indépendants s'applique évidemment et a fortiori aux cas de syncarpie et d'épigynie; même ces deux types floraux fournissent de nouveaux arguments. Les partisans de la conception foliaire, — absolue ou mitigée, — se trouvent ici devant de grandes difficultés; les interprétations sont les plus divergentes et les conflits se renouvellent sans cesse; trop souvent, l'usage de schémas remplace l'observation précise du développement des organes. Or, toutes ces difficultés n'ont leur source que dans la conception foliaire elle-même et dans l'identification de l'„axe floral” avec un axe végétatif; tout devient clair et tout se ramène à l'unité, dès qu'on connaît la nature toute particulière du sommet floral et qu'on observe l'ontogénèse du pistil.

Deux exemples seulement. Le placenta central des Primulacées n'est ni un cône végétatif, ni un ensemble de feuilles ou de „talons” carpellaires, ni cette formation mixte où l'on imagine — dans un schéma — une extrémité d'axe revêtue de „Sohlen” carpellaires: c'est, tout simplement, la partie médiane du „sommet floral”, qui, en continuant à fonctionner comme auparavant, a pris la forme d'un mamelon parenchymateux, entièrement revêtu du méristème germinatif qui est destiné à produire les ovules.

L'ovaire infère ne provient ni de la transformation d'un axe végétatif, ni de la collaboration d'un axe avec des feuilles carpellaires, ni d'une concrescence de tous les verticilles; il résulte de ce que l'accroissement du sommet floral en un corps

¹⁾ C'est probablement ce mode de formation des protubérances primitives qui explique les stigmates commissuraux, de même que la présence d'un nombre de stigmates double de celui des carpelles.

creux se produit non seulement sous les protubérances primitives du pistil, mais aussi dans la partie qui est sous-jacente aux verticilles externes, y compris les soubassements sépalaires.

4. Utilisation de la partie médiane du sommet floral.

Nous avons vu que la morphogénèse de la pousse feuillée implique que les primordiums foliaires se forment en dehors de la ligne axiale du cône végétatif. Sur ce point encore, il y a opposition nette entre les allures d'un sommet floral et celles d'un cône végétatif.

1° Dans un très grand nombre de fleurs, le sommet floral est utilisé, pour former le pistil, jusque dans sa ligne axiale. a) C'est le cas pour les carpelles pédicellés. Rarement, une petite portion du sommet demeure libre, mais c'est parce qu'elle est de dimensions trop restreintes pour fournir un carpelle. Parfois, sur un sommet floral très développé, la formation de carpelles cesse avant d'avoir couvert tout le sommet. — b) Lorsque le cône est aigu (*Magnolia*), un carpelle occupe toujours la pointe même du cône. — c) Des carpelles indépendants, s'ils sont en nombre peu élevé, sur un réceptacle aplati, se rejoignent toujours, par leur base, dans la ligne axiale du sommet. — d) Le sommet est aussi employé tout entier dans les très nombreux cas d'ovaires syncarpes oligomères (dimères ou trimères), aussi bien dans la placentation pariétale que dans la placentation axile. — e) Dans beaucoup d'ovaires polymères schizocarpés (*Malva*), toute la partie médiane du sommet est employée, grâce à un abondant cloisonnement péricleine, à former la paroi ventrale des akènes.

2° Les seuls cas où une partie du sommet reste régulièrement à découvert, à la base du gynécée, ne se rencontrent que parmi les objets où des primordiums carpellaires arqués et verticillés sont en nombre assez élevé (cinq, par exemple). Mais: a) la partie libre du réceptacle n'a rien d'un cône végétatif: elle montre nettement, à l'état jeune, avant de devenir entièrement parenchymateuse, la constitution propre au méristème germinatif. — b) De plus, cette portion libre n'a pas même l'aspect d'un cône ou d'un plateau bombé: dans les gynécées apocarpes ou syncarpes axiles, elle se soulève en plan incliné, à partir du premier carpelle formé, vers les carpelles qui se produisent successivement²⁾; dans les ovaires uniloculaires, le fond est évasé en coupe vers les parois externes. Aussi, il est évident que la persistance d'une partie médiane du sommet est due à ce que les primordiums carpellaires

²⁾ Il n'y a peut-être pas de cas où les divers carpelles se forment simultanément.

arqués sont trop nombreux pour pouvoir s'insinuer les uns entre les autres jusqu'au centre du sommet: il s'agit d'une partie inutilisée.

3° Dans l'*Aquilegia*, — et d'autres objets où les carpelles se forment en nombre variable, — les allures de la partie médiane montrent de la diversité. S'il n'y a que cinq carpelles, une partie médiane reste libre, mais avec tous les caractères observés dans le cas précédent. En outre, les dimensions de la partie laissée libre varient et c'est lorsqu'elles atteignent une certaine importance qu'un sixième carpelle se forme dans l'intérieur du cercle pentamère. Les six carpelles peuvent laisser, à leur tour, une partie libre de dimensions variables et, si elle est suffisamment large, un septième carpelle se forme. Aussi, très souvent, la formation de six ou de sept carpelles emploie tout le sommet et il est ainsi évident que la partie laissée libre par les cinq carpelles du type habituel n'est que du méristème floral, demeuré, faute de dimensions suffisantes, sans emploi.

4° Les cas du *Nymphaea* et de certaines Primulacées sont, malgré les apparences, particulièrement démonstratifs. Dans le *Nymphaea*, la partie médiane du sommet, demeurée libre par suite du nombre élevé des ébauches carpellaires, se développe plus tard en une sorte de massue, que certains considèrent comme un cône végétatif agrandi. Or, cette partie médiane, qui, à l'état jeune, manifeste on ne peut plus clairement les caractères d'un méristème germinatif, ne se développe en massue que par un cloisonnement péricline, se faisant dans toute l'étendue de la surface, et donnant naissance à du parenchyme. La massue de *Nymphaea* est donc une excroissance parenchymateuse, qui n'a rien de commun avec un cône végétatif, pas plus qu'un aiguillon de Rosier. Il faut dire la même chose du prolongement que forme, dans certaines Primulacées, la partie médiane du placenta, demeurée stérile.

5. Système conducteur de la fleur.

Ce que nous considérons, ici, comme un élément démonstratif dans le problème des homologues florales, c'est la morphogénèse du système conducteur. Elle présente, dans la fleur, des traits tout à fait opposés à ceux qui définissent les relations essentielles entre feuille et tige dans la construction d'une pousse feuillée.

A. Réceptacles floraux allongés.

1° Le cône floral possède un système conducteur autonome, dont la formation est totalement indépendante des primordiums

floraux et auquel se rattachent les faisceaux qui se rendent dans les primordiums eux-mêmes. — a) Le prodesmogène, correspondant à la partie interne du manchon méristématique, se trouve délimité, dans le cône floral, — à mesure que celui-ci grandit, — avant la formation de primordiums floraux. Même, dans le *Magnolia*, le prodesmogène, reconnaissable à une colorabilité plus faible du contenu cellulaire, forme, jusque sous l'extrémité du cône, un manchon interne et constitue, en quelque sorte, un histogène particulier. — b) Le procambium s'élève, tout le long du cône floral, sous la forme de cordons continus, qui se raccordent entre eux, de bas en haut, en un réseau à larges mailles. — c) Chaque étamine d'*Aquilegia* et chaque carpelle de *Ranunculus* ou de *Magnolia* possèdent un cordon procambial unique qui s'applique, par son extrémité interne, au flanc de l'un des cordons continus qui s'élèvent dans le cône; plusieurs cordons staminaux ou carpellaires s'insèrent sur le bord d'une même maille; aussi les mailles ne correspondent aucunement à des fenêtres ou „gaps” foliaires.

Les relations entre organes floraux et axe floral, en ce qui concerne la morphogénèse du système conducteur, sont donc à l'opposé de celles qui unissent les feuilles et la tige. De ce point de vue encore, la fleur se construit tout autrement qu'une pousse feuillée. Ni les organes floraux ne correspondent à des feuilles, ni l'axe floral ne correspond à une extrémité de tige ³⁾.

2° Cette conclusion se confirme si on observe les relations entre les faisceaux du cône floral et ceux du pédoncule ou de l'axe qui porte la fleur. Les faisceaux du cône floral ne se prolongent aucunement vers le bas, pour se raccorder, à la manière des faisceaux foliaires, avec des faisceaux issus de noeuds inférieurs. On voit, à la base de la fleur, des cordons de procambium se marquer au contact des faisceaux sépalaires, de part et d'autre de ceux-ci; ces cordons nouveaux s'élèvent obliquement, se rencontrent de diverses manières et forment un „réseau basal”, d'où s'élèvent les cordons destinés au cône floral lui-même. Les faisceaux de ce dernier sont donc un système „adventice”, prenant origine sur les faisceaux inférieurs et greffé, en quelque sorte, sur ceux-ci. De ce chef encore, le cône floral est tout autre chose qu'un tronçon terminal de tige.

B. Réceptacles floraux aplatis.

³⁾ M.elle Barratt a employé une argumentation toute semblable pour démontrer, péremptoirement selon nous, que les „écussons” de l'*Equisetum* ne sont pas des sporophylles.

Les phénomènes essentiels sont les mêmes, mais avec quelques traits particuliers, qui apportent une confirmation nouvelle.

1. Ici encore il se forme, à partir des faisceaux sépalaires, — nous considérons le cas le plus général, — un réseau de cordons de procambium et c'est de cette base que s'élèvent les cordons qui se rendent aux organes floraux. Ce réseau basal, système conducteur de l'„axe" floral, apparaît donc comme une formation autonome, — préexistant aux primordiums floraux, — et greffée sur le conducteur sous-jacent. Toujours très marqué, il atteint un développement énorme dans les fleurs où la placentation est „laminale", et où, par conséquent de nombreux faisceaux doivent s'élever dans les cloisons ou lamelles qui portent les ovules. Son autonomie et son implantation sur les faisceaux inférieurs apparaissent alors avec une évidence particulière.

2° Les relations entre les faisceaux des divers verticilles sont, dans leur grande variété, essentiellement différentes de ce qui s'observe dans le cas des faisceaux foliaires. Un exemple seulement. Dans le *Rubus*, un cordon procambial ascendant se dédouble tangentiellement : une branche alimente le mamelon central; l'autre, longeant le méristème floral réceptaculaire, envoie une branche à un certain nombre d'étamines. Une disposition de ce genre se rencontre très fréquemment. Or, elle est inconciliable avec la façon dont le système conducteur d'une pousse feuillée se constitue à l'aide de faisceaux foliaires étagés et reliés en sympodes.

6. Tératologie.

Certaines données tératologiques, loin de fournir à la conception foliaire l'appui que beaucoup d'auteurs leur demandent, confirment au contraire notre manière de voir concernant la „dis-homologie" entre organes floraux et feuilles, comme entre axe floral et axe végétatif.

1. Si les organes floraux étaient des feuilles modifiées, on devrait, parmi les nombreux cas où ces organes s'écartent de leur développement normal, en observer où ils eussent pris vraiment la constitution d'une feuille, ainsi qu'on le voit pour des écailles de bourgeons. Or, on ne peut alléguer aucun exemple authentique du développement d'un primordium staminal ou carpellaire en une feuille véritable.

Les carpelles anormaux, — dans le *Cerasus*, par exemple, — prennent souvent, en étalant la partie ovarique, la forme d'une lame verte. Mais une paroi fendue qui, par un développement irrégulier s'ouvre et s'étale, doit, quelle que soit son origine, montrer une forme de ce genre. Or, à part cela,

la carpelle anormal diffère en tout d'une feuille véritable: par sa base, qui demeure celle d'un carpelle; par son sommet, qui garde la forme d'un style ou se développe en une lame irrégulièrement déchiquetée; par sa nervation. — Ailleurs (*Trifolium*, *Rosa*), c'est le style qu'on voit se développer en une languette qui n'a vraiment rien de commun avec une feuille de l'espèce, ni avec aucune feuille. Dans tous les cas, il s'agit donc de carpelles déformés, jamais de feuilles. — On décrit, il est vrai, des feuilles occupant la place des organes floraux; mais on ne prouve pas que ces feuilles proviennent de primordiums floraux et ne soient pas dues à un phénomène de prolifération.

Quant aux étamines, il ne suffit pas d'alléguer leur „transformation” en pétales; il s'agit de savoir si des primordiums staminaux peuvent se différencier en des feuilles normalement constituées. Or les prétendues formes foliaires des étamines, dues à une expansion végétative du connectif ou de l'ébauche staminale tout entière, ne ressemblent vraiment pas à une feuille, pas même à une feuille mal conformée.

2. Une seconde catégorie de faits tératologiques très instructifs concerne le sommet floral lui-même: ils contredisent toute assimilation du cône floral à un cône végétatif. Tel est le cas fréquent d'une bifurcation du sommet floral, dont l'effet est de donner deux sommets indépendants, formant chacun des organes floraux en verticilles réguliers. Parfois même il se forme plus de deux sommets, jusqu'à cinq. Or, une „dichotomie” de ce genre, très aisément explicable si le sommet floral comporte un méristème homogène dans toute son étendue, ne saurait se produire dans un cône végétatif, muni nécessairement d'une région initiale interne et axiale.

On nous objectera les cas de prolifération: ils supposent, dit-on, la persistance, au centre de la fleur, d'un cône végétatif. Cette objection ne peut s'appuyer que sur les cas, de beaucoup les plus rares, où la prolifération donne un axe feuillé, ou au moins une fleur complète, munie de sépales (parfois dans la Rose). Mais il faut songer que les proliférations latérales sont plus fréquentes que la prolifération centrale; or, les proliférations latérales ne peuvent s'expliquer que par la formation nouvelle d'un cône végétatif, aux dépens du méristème floral et il est évident qu'on doit admettre la même explication pour la prolifération centrale; d'autant plus que des bourgeons végétatifs peuvent se former sur des parties très diverses de la fleur, sur la surface externe des carpelles, sur leur face interne, jusque sur le placenta. D'ailleurs, le fait que la prolifération purement

florale est beaucoup plus fréquente que la prolifération frondipare indique que le centre de la fleur n'est pas occupé par un cône végétatif.

3. Une troisième catégorie de faits tératologiques, particulièrement démonstrative, comprend les cas où des organes floraux naissent, dans une fleur, ailleurs que sur le sommet lui-même. Des étamines se forment sur la paroi d'un carpelle, soit sur la face interne, soit sur la face externe; des carpelles se produisent sur la face interne d'une paroi carpellaire, ou sur le placenta ou au sommet d'un primordium d'étamine. Ces anomalies nous sont aisément explicables: les primordiums staminaux ou carpellaires et le placenta ne sont qu'un prolongement du manchon méristématique germinatif: ces organes peuvent donc former eux-mêmes, dans une fleur anormale, des organes accessoires. Au contraire, la production de feuilles suppose, non pas seulement en fait mais essentiellement, un cône végétatif: si les organes floraux sont des feuilles, ils ne sauraient produire d'autres organes floraux.

CONCLUSION.

Nous avons examiné tous les points qu'il y a lieu de considérer dans une comparaison entre la morphogénèse de la fleur et celle d'une pousse feuillée. Sur chacun de ces points, la morphogénèse de l'axe floral et des organes floraux présente des caractères fondamentalement opposés à ceux qui sont essentiels à la morphogénèse d'un axe feuillé. Il est donc impossible d'admettre que la plante utilise, pour former la fleur, un cône végétatif et des primordiums foliaires. Les organes floraux ne sont donc pas homologues de feuilles; l'„axe floral” — ou, mieux, le réceptacle floral, — n'est pas homologue d'un axe végétatif. La fleur est, dans chacune de ses parties, une formation autonome, une formation sui generis. La théorie de la métamorphose ne s'applique aucunement à la fleur. Les données tératologiques elles-mêmes appuient cette conclusion.

Pour que notre argumentation apparaisse dans toute sa force, il faut songer que les divers traits de la morphogénèse florale sont étroitement liés entre eux et tous subordonnés au rôle de la fleur, tout aussi bien que les divers traits de la morphogénèse d'un axe feuillé sont intimement liés entre eux et subordonnés à la production d'une pousse aérienne.

Les caractères morphogénétiques de la pousse feuillée tiennent

à ce que le sommet de cette pousse est le siège d'un accroissement théoriquement indéfini (ce qui explique la constitution du méristème végétatif) et à ce que les feuilles sont des membres de la plante, contribuant à constituer le corps végétal (ce qui explique l'intervention morphogénétique des feuilles, avec tout ce qu'elle implique concernant les primordiaux eux-mêmes et la formation du système conducteur de l'ensemble „tige-feuille”⁴⁾).

Au contraire, la fleur n'a rien à voir à la croissance de la plante. Sa fonction est de former des organes de rôle très passager, qui ne sont aucunement des membres du corps végétal et n'ont pas à intervenir dans l'édification de celui-ci. Aussi on ne comprendrait pas que la plante utilisât, à cet effet, un „cône de croissance” avec des feuilles.

Au contraire, on comprend que, pour former et porter les organes floraux, la plante produise simplement un mamelon parenchymateux, — aussi passager que les organes floraux eux-mêmes, — revêtu d'un manchon méristématique germinatif, homogène en tous ses points. On comprend, en outre, que la fleur n'ait pas à posséder un système conducteur produit de la même manière que celui qui se fait en commun pour les deux membres du corps aérien de la plante et forme l'armature durable de ce corps; on comprend que le réceptacle floral, — appendice du corps végétal, — soit alimenté par des prolongements conducteurs que lui envoient les faisceaux sous-jacents et que, à leur tour, les faisceaux du réceptacle envoient des prolongements aux organes floraux. On comprend enfin, d'après tout cela, que les primordiums floraux se produisent sans soubassement, qu'ils puissent être radiaires, se former dans la ligne axiale du réceptacle aussi bien que sur les flancs, en voie basipète aussi bien qu'en voie acropète et sans alternance avec la croissance du sommet. Tout se tient et tout s'explique dès qu'on consent à se dégager de la théorie de la métamorphose.

Les organes floraux n'ont donc aucunement la valeur de sporophylles. On peut dire que les étamines sont des „microsporangiohores”. Mais les carpelles ne sont même pas des „mégasporangiohores”; car l'ovule, nous le verrons ailleurs, n'a rien d'un mégasporange et le sac embryonnaire n'est ni une mégaspore ni l'homologue d'une mégaspore: les carpelles sont des „spermatohores”.

⁴⁾ Cela demeure vrai pour les tiges feuillées, même s'il était établi, — ce dont on peut douter, — que certains *Rhynia* formaient une „protostèle” sans produire de primordiums foliaires.