

Y. VEYRET

**EMBRYOGÉNIE COMPARÉE
ET BLASTOGÉNIE
CHEZ LES
ORCHIDACEAE-MONANDRAE**



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

ET TECHNIQUE OUTRE-MER



**EMBRYOGÉNIE COMPARÉE
ET BLASTOGÉNIE
CHEZ
LES ORCHIDACEAE-MONANDRAE**

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

**EMBRYOGÉNIE COMPARÉE
ET BLASTOGÉNIE
CHEZ
LES ORCHIDACEAE-MONANDRAE**

par

Yvonne VEYRET

Chargé de Recherches à l'O. R. S. T. O. M.
Docteur ès Sciences Naturelles de l'Université de Paris

O. R. S. T. O. M.
PARIS
1965

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION.

I LA CLASSIFICATION EMBRYOGÉNIQUE	1
II L'ORGANISATION FLORALE DES <i>Orchidaceae</i>	3
III AUTRES CRITÈRES DE PHYLOGÉNIE PROPOSÉS POUR LES <i>Orchidaceae</i>	4
Le sac embryonnaire	4
Durée de temps entre : pollinisation, fécondation, formation des embryons, maturité de la graine	5
Critère caryologique.	7
Critère sexuel.	7
Présence d'un albumen	8
Morphologie du blastophyte	8
IV LES CLASSIFICATIONS SYSTÉMATIQUES	8

CHAPITRE PREMIER. — EMBRYOGÉNIE COMPARÉE DES ORCHIDACEAE-MONANDRAE.

I MATÉRIEL ET MÉTHODES.	11
II PARTIE DESCRIPTIVE	13
Tribu des <i>Ophrydoideae</i>	13
Sous-tribu des <i>Platanthereae</i>	13
Sous-tribu des <i>Satyriaceae</i>	22
Tribu des <i>Polychondreae</i>	25
Sous-tribu des <i>Listereae</i>	25
Sous-tribu des <i>Cephalanthereae</i>	28
Sous-tribu des <i>Vanilleae</i>	31
Sous-tribu des <i>Cranichideae</i>	33
Sous-tribu des <i>Spirantheae</i>	33
Sous-tribu des <i>Manielleae</i>	35
Sous-tribu des <i>Physureae</i>	36
Tribu des <i>Kerosphereae</i>	39
Série des <i>Acranthae</i>	39

Sous-tribu des <i>Pleurothallideae</i>	39
Sous-tribu des <i>Liparideae</i>	41
Sous-tribu des <i>Coelogyneae</i>	43
Sous-tribu des <i>Laelieae</i>	43
Sous-tribu des <i>Polystachyae</i>	49
Série des <i>Pleuranthae</i>	52
Sous-série des <i>Sympodiales</i>	52
Sous-tribu des <i>Corallorhizeae</i>	52
Sous-tribu des <i>Phajaeae</i>	53
Sous-tribu des <i>Bulbophylleae</i>	54
Sous-tribu des <i>Cyrtopodieae</i>	56
Sous-tribu des <i>Gongoreae</i>	60
Sous-tribu des <i>Maxillarieae</i>	61
Sous-série des <i>Monopodiales</i>	63
Sous-tribu des <i>Sarcantheae</i>	63
III CONFRONTATION DES RÉSULTATS DE L'EMBRYOGÉNIE AVEC LES CLASSIFICATIONS SYSTÉMATIQUES.	72
CHAPITRE II. — BLASTOGÉNIE DES ORCHIDACEAE-MONANDRAE.	
I LES CONDITIONS PARTICULIÈRES NÉCESSAIRES A LA GERMINATION DES SEMENCES DES <i>Orchidaceae</i>	75
II MATÉRIEL ET MÉTHODES.	76
III COMPARAISON DES PLANTULES GERMÉES AVEC ET SANS CHAMPIGNONS	77
IV LA DIFFÉRENCIATION DES PROTOCORMES.	88
V LA PLANTULE	91
CHAPITRE III. — CONSIDÉRATIONS D'ENSEMBLE SUR L'EMBRYON DES ORCHIDACEAE-MONANDRAE.	
I ASPECT HISTOLOGIQUE.	95
II ASPECT EMBRYOGÉNIQUE.	96
III AXE ET COTYLÉDON.	99
IV RAPPORTS ENTRE MONOCOTYLÉDONES ET DICOTYLÉDONES	100
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	101
BIBLIOGRAPHIE	103

INTRODUCTION

La famille des *Orchidaceae* est une des plus importantes du règne végétal, puisque, actuellement, le nombre de ses espèces est évalué à environ 10 000, réparties dans plus de 600 genres.

Les *Orchidaceae* constituent un ensemble végétal bien particulier par leur organisation florale et par leur biologie. C'est une des familles végétales des plus homogènes malgré la variation qui se poursuit depuis les formes les plus primitives aux plus évoluées. L'évolution s'y traduit par l'acquisition de structures qui confèrent à la fleur ces qualités d'originalité et d'étrangeté qui ne laissent de susciter l'étonnement et l'admiration, lorsque, de plus, elles sont parées de coloris rares ou diversement combinés. La vie que ces plantes mènent en symbiose strictement obligatoire leur confère également une très grande homogénéité du point de vue biologique; leurs blastophytes acquièrent, de ce fait, des caractères inhabituels.

Les *Orchidaceae* ont été choisies en 1879 par M. Treub pour être l'objet de recherches embryologiques, se rapportant à l'embryogénie et à la nutrition embryonnaire d'une vingtaine d'espèces. Le travail de M. Treub est absolument remarquable, bien que l'on ne puisse pas toujours y suivre la segmentation embryonnaire d'une manière très rigoureuse; mais il apparaissait de suite qu'une étude plus approfondie du mode de construction de l'embryon dans les différents groupes de la famille devait présenter le plus grand intérêt.

La présente étude comporte deux parties : la première concerne l'embryogénie des *Orchidaceae-Monandrae*, la seconde est consacrée à leur blastogénie.

Avant d'aborder ces sujets, il nous paraît utile de rappeler ce qu'est l'embryogénie moderne, quels sont ses buts, ses lois, ses méthodes.

D'autre part, certaines caractéristiques florales des *Orchidaceae* peuvent être considérées comme un critère valable de l'évolution au sein de ce groupe, donc comme un point de références possible vis-à-vis des caractéristiques embryogéniques. En conséquence, nous ferons une mention spéciale de l'organisation florale.

Nous examinerons ensuite les autres critères proposés pour suivre l'évolution phylogénique de cette famille, de façon à savoir si on peut les confronter utilement avec le critère embryogénique.

Ce chapitre se déroulera suivant un ordre établi par les classifications systématiques; à ce sujet, nous examinerons comment se présentent les divers arrangements envisagés.

LA CLASSIFICATION EMBRYOGÉNIQUE

R. Souèges [108], en 1938, a proposé un système de classification embryogénique établi sur des lois qui indiquent l'origine et les relations des cellules issues de l'œuf au cours des quatre premières générations cellulaires. Cette classification n'est pas une « classification qui vise à être naturelle, qui cherche à être générale, à remplacer les classifications courantes. Elle a simplement pour but de mettre de l'ordre dans nos connaissances embryogéniques, mais un ordre qui, loin d'être quelconque, repose sur l'idée de perfection et traduise véritablement les progrès de la différenciation. Ce système ne peut être qu'un outil de travail permettant de bien définir les ressemblances et les différences, d'établir une hiérarchie des spécialisations et de fournir de solides données phylogénétiques » (Souèges [113] p. 11).

Ces lois définissent des types embryonomiques ordonnancés dans un système de classification [109] qui se renouvelle en autant de périodes que de générations se succèdent avant que ne soit individualisée la cellule embryonnaire à l'origine de l'embryon proprement dit.

Les types embryonomiques sont de plusieurs sortes :

— Les types fondamentaux ou Archétypes sont définis par des caractères essentiels tirés des quatre grandes lois embryogéniques [107].

Deux de ces lois, celle des origines et celle des destinées, sont primordiales car elles établissent des différences essentielles.

Celle des nombres et celle des dispositions sont secondaires par le fait qu'elles n'ont aucune influence sur le développement final de l'embryon, mais elles traduisent l'état par lequel passe la forme.

— Les types qui différeront des types fondamentaux par des modifications se rapportant au nombre et à la disposition des blastomères, seront, pour cette raison, appelés types secondaires ou dérivés, tandis que ceux qui en différeront par une modification concernant l'origine et la destinée des blastomères seront appelés sous-Archétypes.

— Les types par superposition sont encore définissables par des lois, mais le processus du développement est celui de types fondamentaux ou de types secondaires différents.

— Les types irréguliers ne sont pas définissables par des lois ou des règles, bien que celles-ci existent réellement, mais elles varient avec les individus considérés, ou bien aucune régularité n'est décelable.

Actuellement, on préfère réserver le terme d'Archétype aux types possédant une tétrade de forme 2, tandis que ceux dont la tétrade est de forme 1 seront appelés Proarchétypes [117].

A la base de chaque période se trouve la tétrade qui permet de distinguer les séries A, B, C, suivant que la cloison dans la cellule apicale du proembryon bicellulaire est normale, oblique ou parallèle à la première paroi de segmentation de la cellule-œuf.

Chacune de ces séries sera sous-divisée en A_1, B_1, C_1 , ou en A_2, B_2, C_2 , suivant que la cloison de la cellule basale du proembryon bicellulaire sera respectivement normale ou parallèle à la première paroi de segmentation de la cellule-œuf.

Dans le cas de la tétrade linéaire en C_2 , on doit distinguer des sous-séries a, b, c, suivant que les deux blastomères superposés issus de la cellule apicale, renouvellent, en se cloisonnant, les dispositions offertes par les tétrades A, B, C. Cette tétrade sert, en effet, de lien entre les périodes successives et permet le passage d'une période à la suivante. Ces trois sous-séries a, b, c, de la première période deviendront les trois séries A', B', C', de la deuxième période, etc.

Le groupe réunit les types ayant en commun la tétrade.

Les mégarchétypes correspondent à un cadre très vaste, réunissant tout un groupe de types embryoniques. Ils sont définis par la somme des potentialités constructives des cellules apicale et basale du proembryon bicellulaire.

L'ordonnance et la sériation de la classification embryogénique se justifient pour chacune des périodes,

de gauche à droite, c'est-à-dire que la tétrade en A est antérieure à la tétrade en B, celle-ci étant elle-même antérieure à la tétrade en C :

1° en vertu de la loi des mitoses de Sachs, selon laquelle chaque nouveau plan de division coupe le précédent à angle droit. Cette loi est transgressée en effet pour les tétrades en C et, dans une moindre mesure, pour les tétrades en B, par une force nouvelle qui ne peut être que « l'accélération génésique ». Les dispositions qui en résultent se trouvent « certainement favorables à des différenciations plus rapides et plus parfaites » (Souèges [109] p. 42);

2° par le fait qui résulte de l'observation qu'une paroi normale aboutit à des différenciations moins précoces;

3° par le fait que la tétrade en A est la forme la plus voisine de celle rencontrée chez les Ptéridophytes;

4° enfin, d'après le principe que les potentialités constructives tendent à se condenser dans la cellule apicale, tandis que le rôle de la cellule basale devient de plus en plus réduit;

du haut en bas de chacune des périodes, c'est-à-dire que le plus évolué des mégarchétypes correspond à un embryon où la participation de la cellule basale du proembryon bicellulaire est la moindre possible,

en vertu du même principe évoqué plus haut sous 4°;

d'une période à la suivante, d'après ce même principe.

Valeur du critère embryogénique

Les systèmes de classifications phylogéniques sont uniquement établis sur des critères organographiques ou morphologiques, généralement insuffisants à eux seuls pour établir des relations de parenté et plus que tout autre sensibles à des phénomènes de convergence qui peuvent conduire à des apparences trompeuses. A ces systèmes s'ajoutent constamment depuis quelques années, pour les affiner ou les modifier, des données fournies par l'anatomie, l'embryologie, la cytologie, les critères physiologiques, etc.

Le système embryogénique s'intéressant aux « rapports multiples qu'offrent les parties dans la série des jeunes formes qui se succèdent aux principaux stades d'une ontogenèse... nous livre, par le fait même, la clef de l'organisation essentielle des organismes et nous fait assister à leur complication graduelle » (Souèges [108] p. 86). Il nous est ainsi permis de saisir des caractères communs à plusieurs taxa qui apparaissent dans le développement intraséminal de ces taxa. Des ressemblances plus sûres, puisqu'elles se rapportent à des caractères antérieurs à la séparation des taxa, sont ainsi mises en évidence.

Il apparaît donc que « le plan général selon lequel se sont construits des types anciens se retrouve actuellement dans les formes jeunes des individus, que ceux-ci très différents les uns des autres au terme de leur développement, et classés dans des séries divergentes, peuvent se ressembler aux premières étapes de leur évolution, autrement dit, que des formes embryonnaires identiques peuvent se rencontrer dans divers groupements » (Souèges [107] p. 30). C'est ce que l'on exprime dans cette proposition finalement établie par E. Haeckel [49] et connue sous le nom de loi de Serres, grande loi biogénétique de Fritz Müller ou encore loi biogénétique fondamentale ou de patrogenie : « L'ontogénie est une courte récapitulation de la phylogénie ».

L'embryogénie devrait ainsi « dans des groupes prétendus homogènes faire ressortir des différences profondes et présider à des démembrements tenant compte de véritables affinités ».

Cette proposition de R. Souèges semblait particulièrement intéressante à appliquer aux *Orchidaceae* dont les caractères familiaux généraux présentent une très forte uniformité et dont la variété infinie dans la conformation des fleurs répond à un plan floral unique.

N. Bernard, en 1909 [13], avait déjà montré l'intérêt que devait présenter cette famille pour juger de l'évolution des différents taxa qui la composent en fonction d'un caractère biologique. Il put ainsi faire une estimation de l'évolution des blastophytes des *Orchidaceae* dans la symbiose.

II

L'ORGANISATION FLORALE DES ORCHIDACEAE

Chez la plupart des *Orchidaceae*, la formule classique d'une Monocotylédone à ovaire infère est réduite à l'extrême en $3S + 3P + (1E + 2St) + 3St' + 3C^*$, l'étamine unique étant l'étamine antérieure du verticille externe. Chez quelques genres cette réduction est moindre puisqu'elle ne porte que sur une étamine du verticille interne, mais également sur les trois étamines du verticille externe; les deux étamines fertiles sont, dans ce cas, les deux pièces latérales du verticille interne.

La fleur des *Orchidaceae* à une étamine, c'est-à-dire des Monandres, qui, seules, nous intéressent dans cette étude, est ainsi construite :

— Le calice est pétaloïde, ses pièces sont libres.

— La corolle est faite de deux pièces latérales, grossièrement semblables aux sépales. Le pétale postérieur est généralement très différent; les deux staminodes du verticille externe d'étamines se joignent à lui pour constituer une pièce appelée labelle.

Le labelle confère à la fleur ses caractères de zygomorphie et d'étrangeté; il pend très souvent à la partie inférieure de la fleur, mais cette orientation est acquise par résupination.

Le labelle est parfois fixé au sommet d'un pied qui représente une expansion latérale du disque floral; les sépales latéraux sont alors souvent fixés aux côtés du labelle, ce qui produit une formation nommée mentum.

Le labelle est ou plus petit ou plus grand que les autres pièces du périanthe; il est plus rarement de dimensions moyennes.

Il affecte des formes excessivement variées, qui lui sont propres, ou rappellent divers objets, lorsqu'il s'enroule en trompette ou en conque, s'évase en entonnoir, simule une ancre ou un marteau. Le labelle des *Ophrys* est bien connu pour sa ressemblance avec des Insectes : Abeille, Frelon, Mouche, Araignée.

Dans certaines espèces le labelle est divisé de la base vers le sommet en trois parties bien distinctes : hypo-, méso- et épi-chile, pouvant porter des expansions latérales : les pleuridies.

Le labelle peut encore être finement articulé comme chez les *Bulbophyllum*.

Il porte enfin des appendices dans divers genres, éperons ou sacs; un éperon chez les *Orchis*, deux chez les *Satyrium* et les *Compantia*. Dans ce dernier genre, ils sont cachés dans l'éperon calicinal. Cet éperon est plus ou moins long suivant les espèces, il atteint 45 cm dans l'exemple classique de l'*Angraecum sesquipedale*.

Chez de nombreuses espèces un callus se développe à la partie supérieure de la base du labelle; chez d'autres, cette zone se hérissé de pointes ou de cirrhes.

— L'androcée.

L'étamine fertile est la médiane du verticille externe.

Le filet de l'étamine est soudé avec le style en une colonne encore appelée gynostème. Le gynostème peut porter des expansions latérales nommées stéolidies.

L'anthere qui est libre, non soudée à la colonne, est située dans une cavité du gynostème nommée clinandre et repose dans une partie creuse du rostellum, l'androclinium.

Le pollen se présente sous deux formes; il peut être pulvérulent ou aggloméré en masses : les pollinies.

Le pollen est pulvérulent lorsque les quatre grains issus de la cellule-mère sont restés associés en tétrade.

(*) On a tendance actuellement à considérer l'ovaire des *Orchidaceae* comme étant constitué de six carpelles dont trois non fonctionnels et représentés par d'épaisses côtes, ce qui confère à ces ovaires leur mode particulier de déhiscence septifrage.

Le plus souvent les grains de pollen restent unis dans chaque loge sous forme de pollinies. Les pollinies sont diversement composées : les tétrades sont assemblées en petits paquets, les massules, attachés à un axe central par une petite tige; l'axe central constitue le caudicule; il est formé, de même que les petites tiges, par des grains de pollen modifiés.

Lorsque les massules sont visibles, les pollinies sont dites granuleuses ou sectiles; elles sont dites lisses lorsque les massules ne sont plus visibles, celles-ci sont alors céracées ou cartilagineuses.

Le nombre de pollinies varie de 2 à 8.

Quant aux deux autres pièces du verticille externe d'étamines, ce sont deux staminodes; nous avons vu qu'elles étaient jointes au pétale médian pour constituer le labelle.

Les trois pièces du verticille interne sont également réduites à l'état de staminodes, les deux latérales prennent parfois la forme de dents ou d'une paire d'ailes, situées sur les côtés de l'étamine.

— Le Gynécée.

L'ovaire est infère, uniloculaire, à placentation pariétale; les ovules sont nombreux et rudimentaires, en général encore sous forme de mamelons au moment où le stigmate est capable de réceptivité.

Des trois lobes stigmatiques, les deux latéraux sont fertiles; le troisième est modifié en une pièce nommée rostellum, dont la fonction est de sécréter un liquide visqueux par lequel les pollinies seront fixées au corps des Insectes visiteurs. Ce liquide diffère de celui sécrété par les lobes latéraux car il possède la propriété de sécher rapidement quand il est exposé à l'air. D'où la forte adhésion qui en résultera avec l'objet en contact.

La partie supérieure du rostellum est également douée d'un pouvoir de sécrétion : elle peut engendrer des masses visqueuses plus ou moins abondantes. Chez les *Ophrydoideae*, ces masses visqueuses sont plus spécialement appelées rétinacles ou viscidies et peuvent se loger dans un repli de la surface rostellaire auquel on a donné le nom de bursicule.

Dans certains groupes, un disque visqueux se trouve séparé du rostellum par désorganisation des couches cellulaires sous-jacentes. Cette désorganisation s'étend de même parallèlement à la partie haute du rostellum, isolant un ou deux stipes.

La formation visqueuse est mise en contact avec le caudicule ou le stipe ou directement en contact avec les pollinies au moment de la déhiscence de l'anthere. L'ensemble formé par les pollinies et la partie détachable du stigmate constitue l'appareil pollinaire ou pollinarium.

Du point de vue floral, les *Orchidaceae* sont à peu près unanimement considérées comme les plus évoluées des Monocotylédones. L'évolution s'y traduit, d'une part, par des réductions (nombre des étamines), des concrescences (gynostème), accompagnées de modifications (position des étamines par rapport au stigmate fonctionnel) requérant, d'autre part, des mécanismes nécessairement complexes d'adaptation.

III

AUTRES CRITÈRES DE PHYLOGÉNIE PROPOSÉS POUR LES ORCHIDACEAE

LE SAC EMBRYONNAIRE

P. Baranov [6] avait pensé que la réduction du nombre des noyaux du sac embryonnaire pouvait être en relation avec le développement phylogénique. Les recherches qu'il a poursuivies en ce sens lui ont montré que cette relation n'existait pas, puisque le degré de réduction chez des espèces de genres voisins et même d'espèces d'un même genre, pouvait présenter un aspect

très différent, tandis que, au contraire, il pouvait être identique chez des formes très éloignées les unes des autres.

DURÉE DE TEMPS ENTRE LA POLLINISATION ET LA FÉCONDATION

Nous devons, au préalable, établir les remarques suivantes :

1° L'époque de la fécondation peut être déduite, sans risque d'une trop grande erreur, lorsque l'on connaît uniquement le temps écoulé depuis la pollinisation jusqu'à la présence d'un embryon à un stade donné. Nous avons en effet constaté que, dès que le développement embryonnaire est commencé, celui-ci est rapide, l'embryon est formé en quelques semaines.

2° Certaines observations ont été faites en serre, les nôtres en particulier, et l'on peut se demander si les résultats ne seraient pas faussés du fait de ces conditions de culture. A ce sujet, L. Guignard [46] fait remarquer que, d'après différentes observations, il ne faut pas attribuer une importance exagérée aux conditions de la culture en serre sur la marche du développement de l'ovaire.

3° L'état de l'ovule au moment de l'anthèse est indifférent vis-à-vis de la rapidité de maturité du sac embryonnaire.

B. G. L. Swamy [132] pense, en effet, que les *Orchidaceae* chez lesquelles une faible durée de temps s'écoule entre la pollinisation et la fécondation sont les plus primitives.

Pour juger plus facilement de la validité de ce critère nous avons réuni dans les tableaux I à V les données connues concernant le temps qui s'écoule entre la pollinisation et la fécondation ou le développement des embryons et la maturité des graines ou du fruit.

ESPÈCES	INTERVALLE DE TEMPS ENTRE POLLINISATION ET			AUTEURS
	FÉCONDATION	FORMATION EMBRYONS	MATURITÉ	
<i>Ophrys arachnites</i>	3 sem.			Guignard 1886
<i>O. myodes</i>	3 sem.			Hildebrand 1863
<i>Himantoglossum hircinum</i>	Au moins 25 j.			Guignard 1886
<i>Orchis latifolia</i>	Un peu moins de 3 sem.			Guignard 1886
<i>Orchis latifolia</i>	3 sem.			Hildebrand 1863
<i>O. maculata</i>	17-18 j.			Hildebrand 1863
<i>O. mascula</i>	4 sem.			Hildebrand 1863
<i>O. militaris</i>	4 sem.			Hildebrand 1863
<i>O. morio</i>	15 j.			Guignard 1886
<i>O. morio</i>	2 sem.			Hildebrand 1863
<i>O. pyramidalis</i>	8 à 10 j.			Guignard 1886
<i>O. pyramidalis</i>	8 à 9 j.			Hildebrand 1863
<i>O. simia</i>	13 j.			Guignard 1886
<i>O. ustulata</i>	8 à 10 j.			Guignard 1886
<i>Gymnadenia conopsea</i>	15 j.			Guignard 1886
<i>Habenaria spp</i>	8 à 10 j.			Swamy 1949
<i>Satyrium nepalense</i>	8 à 10 j.			Swamy 1949

TABLEAU I. — *Ophrydoideae*. Temps écoulé entre les principaux phénomènes intervenant dans la formation de l'embryon.

Une chose est avant tout certaine : les *Orchidaceae* terrestres sont étroitement tributaires des conditions écologiques. Quant à celles qui vivent dans des conditions de milieu favorables à la végétation pendant une longue période de l'année, elles se comportent effectivement diffé-

ESPÈCES	INTERVALLE DE TEMPS ENTRE POLLINISATION ET			AUTEURS
	FÉCONDATION	FORMATION EMBRYONS	MATURITÉ	
<i>Listera ovata</i>		10 j. = jeunes embryons		Guignard 1886
<i>Neottia Nidus-avis</i>		Environ 10 j. = jeunes embryons		Hildebrand 1863
<i>Epipactis rubra</i>	3 sem.			Guignard 1886
<i>Cephalanthera grandiflora</i>	5 à 6 sem.			Hildebrand 1863
<i>Limodorum abortivum</i>	25 j.			Guignard 1886
<i>Vanilla aromatica</i>	5 à 6 sem.			Guignard 1886
<i>V. planifolia</i>	1 m.			Swamy 1949
<i>Sobratia macrantha</i>		4 m. 1/2 = tous les stades		Treub 1879
<i>Gastrodia elata</i>	4 j.			Kusano 1915
<i>Manniella gustavi</i> Reich. f.		16 j. = jeunes embryons	34 j. = déhiscence	Veyret
<i>Goodyera discolor</i>			Environ 1 m. = Graines mûres	Treub 1879

TABLEAU II. — *Polychondreae*. Temps écoulé entre les principaux phénomènes intervenant dans la formation de l'embryon.

ESPÈCES	INTERVALLE DE TEMPS ENTRE POLLINISATION ET			AUTEURS
	FÉCONDATION	FORMATION EMBRYONS	MATURITÉ	
<i>Masdevallia</i>			3 à 4 m.	Veitch 1885
<i>M. Veitchiana</i> Reich.		2 m. 1/2 = tous les stades		Veyret
<i>Coelogyne Parishii</i> Hook.		7 m. 1 sem. = 1 ^{ers} stades	13 m. = déhiscence	Veyret
<i>Thunia Veitchiana</i> Reich. f.		3 m. = embryons jeunes et moyens		Veyret
<i>Epidendrum ciliare</i>	Fin du 5 ^e m.	5 m. = 1 ^{ers} stades		Guignard 1886
<i>E. radicans</i> Pav.		2 m. 1/2 = jeunes embryons	3 m. = déhiscence	Treub 1879
<i>E. vitellinum</i> Lindl.		2 m. 1/2 = stades moyens et avancés		Veyret
<i>Cattleya</i> spp.	6 sem.			Duncan et Curtis 1943
<i>C. gigas</i>		7 m. 1/2 = stades avancés	11 m. 3 sem. = déhiscence	Veyret
<i>Laelia Brysiana</i>		4 m. = différents stades	4 m. 3 sem. = déhiscence	Treub 1879
<i>L. purpurata</i>			9 m.	Veitch 1885
<i>Dendrobium</i> spp.	2 à 2 1/2 m.			Swamy 1949
<i>D. aureum</i>			12 m.	Veitch 1885
<i>D. anosmum</i>	10 sem.			Pastrana et Santos 1931
<i>D. nobile</i>	4 m.			Hildebrand 1863
"	3 m.	4 m. = jeunes stades	6 m. = graines formées	Poddubnaja-Arnoldi 1958
<i>Drigens</i> Reich. f.		2 m. 3 sem. = jeunes stades	10-12 m. = déhiscence	Veyret
<i>Eria stellata</i>	2 m.			Hildebrand 1863
<i>Polystachya microbanbusa</i> Kraenzl.		3 m. 1/2 = stades jeunes et moyens		Veyret

TABLEAU III. — *Acranthae*. Temps écoulé entre les principaux phénomènes intervenant dans la formation de l'embryon.

ESPÈCES	INTERVALLE DE TEMPS ENTRE POLLINISATION ET			AUTEURS
	FÉCONDATION	FORMATION EMBRYONS	MATURITÉ	
<i>Galanthe madagascariensis</i> Rolfe		1 m. $\frac{1}{2}$ = jeunes stades	4 m. = déhiscence	Veyret
<i>Phajus grandifolius</i>	2 m.			Guignard 1886
<i>P. Wallichii</i>		5 m. $\frac{1}{2}$ = stades avancés		Treub 1879
<i>Bletia Tankervilleae</i>		2 m.		Hildebrand 1863
<i>Spathoglottis plicata</i>	15 j.			Swamy 1949
<i>Bulbophyllum Bufo</i> Reich. f.		1 m. $\frac{1}{2}$ = jeunes stades	3 m. = déhiscence	Veyret
<i>B. calyptratum</i>		1 m. 3 sem. = stades moyens		Veyret
<i>B. mysorensis</i>	2 m.			Swamy 1949
<i>B. oreonastes</i> Reich. f.		2 m. = premiers stades 2 m. $\frac{1}{2}$ = stade final	3 m. = déhiscence	Veyret
<i>Geodorum densiflorum</i>	2 m.			Swamy 1949
<i>Eulophia epidendracea</i>	15 j.			Swamy 1949
<i>E. oedoplectron</i> Summ.		1 m. $\frac{1}{2}$ = tous les stades	3 m. = déhiscence	Veyret
<i>Cymbidium bicolor</i>	1 m. $\frac{1}{2}$			Swamy 1949
<i>Stanhopea oculata</i>		4 m. = premiers stades 4 m. $\frac{1}{2}$ = tous les stades		Treub 1879
<i>S. costaricensis</i> Reich. f.		4 m. = jeunes stades 4 m. $\frac{1}{2}$ = stades jeunes et moyens	6 m. = déhiscence	Veyret
<i>Maxillaria Harrisonniana</i>			12 m.	Veitch 1885
<i>M. variabilis</i> Batem.		4 m. = jeunes stades 5 m. $\frac{1}{2}$ = stades avancés	8 m. = déhiscence	Veyret
<i>Odontoglossum pulchellum</i> Batem.		8 m. = stades avancés		Veyret

 TABLEAU IV. — *Sympodiales*. Temps écoulé entre les principaux phénomènes intervenant dans la formation de l'embryon.

remment vis-à-vis du temps utile à la maturation de leur gamétophyte et de leurs semences. Chez la majorité des *Sarcantheae*, généralement considérées comme les plus évoluées, la fécondation a lieu environ trois mois après la pollinisation; or, on trouve à peu près ces temps chez les *Acranthae* et même des temps supérieurs.

CRITÈRE CARYOLOGIQUE

Trop peu de genres ont été examinés au point de vue caryologique pour que ce critère soit utilisable; il s'y ajoute de plus une certaine complexité due à la fréquence des cas de polyploidie et de polysomie. Toutefois, R. E. Duncan, dans « *The Orchids* » édité récemment par C. L. Withner [155], signale l'état polyphylétique des *Polychondreae*, chez lesquelles se rencontrent les plus petits (*Goodyera*) et les plus gros (*Listera*) chromosomes.

CRITÈRE SEXUEL

Ce critère pourrait nous apporter quelque certitude mieux établie que les précédentes, mais les données que nous possédons à ce sujet ne sont pas suffisantes : des hybrides intergénériques se réalisent facilement, toutefois nous ne connaissons pas leur degré de fertilité, ce qui nous aurait permis de juger de la parenté des espèces en question.

ESPÈCES	INTERVALLE DE TEMPS ENTRE POLLINISATION ET			AUTEURS
	FÉCONDATION	FORMATION EMBRYONS	MATURITÉ	
<i>Doritis pulcherrima</i> Lindl.		4 m. = stades avancés	7 m. ½ = déhiscence	Veyret
<i>Phalenopsis</i>	10 sem.			Duncan et Curtis Veyret
<i>P. Pamala</i>				
<i>Calypstrochilum emarginatum</i> .			8 m. = déhiscence	
<i>Vanda suavis</i>	10 m.			Guignard 1886
<i>Vanda tricolor</i>		5 m. 1 sem. = embryons avancés		Treub 1879
<i>V. tricolor pallens</i>	6 m.			Guignard 1886
<i>V. tricolor superba</i>	guère plus de 5 m.			Guignard 1886
<i>Angraecum distichum</i> Lindl.			5 m. ½	Veyret
<i>A. superbum</i>	4 m.			Guignard 1886
<i>Acampe Reinschiana</i> Reich. f.		7 m. 1 sem. = embryons	16 m. ½	Veyret
<i>Cyrtorchis Sedeni</i> Schlecht		3 m. = stades jeunes et moyens	7 m.	Veyret
<i>Sarcanthineae</i> (diverses espèces)	2-3 m.			Swamy 1949

TABLEAU V. — *Monopodiales*. Temps écoulé entre les principaux phénomènes intervenant dans la formation de l'embryon.

PRÉSENCE D'UN ALBUMEN

M. Wirth et C. L. Withner [155] suggèrent que la fusion du deuxième anthérozoïde avec les noyaux polaires ne se fait pas dans les taxa les plus évolués. C'est, en effet, chez les *Polychondreae*, unanimement considérées comme les plus primitives des *Monandrae*, que se développerait préférentiellement un albumen, quoique rudimentaire.

MORPHOLOGIE DU BLASTOPHYTE

N. Bernard [13] a montré que l'évolution se traduisait chez les *Orchidaceae* par l'acquisition d'un protocorme dorsiventral qui « marque chez les Orchidées épiphytes un terme final de l'évolution » (p. 69).

IV

LES CLASSIFICATIONS SYSTÉMATIQUES

La première tentative de classification des *Orchidaceae* est celle de Swartz, en 1800 [134], qui distinguait des *Orchidaceae* à une étamine et des *Orchidaceae* à deux étamines.

En 1810, Brown [18] sépare également les espèces d'*Orchidaceae* suivant le nombre d'étamines. C'est apparemment à ce Botaniste que nous devons le terme de *Monandrae* sous lequel sont groupées les espèces à une étamine.

Brown établit quatre divisions chez les *Monandres*, suivant la forme, la position, le degré de persistance de l'anthère, les caractères des masses polliniques et le port de la plante.

En 1840, Lindley [67], en plus du nombre des étamines et de l'état du pollen, fait intervenir, suivant les cas, le caudicule et ses rapports avec le stigmate ou la position de l'anthère. Il distingue ainsi six tribus parmi les *Orchidaceae* à une étamine, dont la clé est la suivante :

Masses polliniques céracées	
Pas de caudicule ou de glande stigmatique caduque	<i>Malaxaeae</i> (ou <i>Malaxideae</i>)
Caudicule distinct mais pas de glande stigmatique caduque	<i>Epidendreae</i>
Caudicule distinct réuni à une glande stigmatique caduque	<i>Vandaeae</i>
Pollen pulvérulent, granuleux ou sectile	
Anthère terminale, érigée	<i>Ophreae</i> (ou <i>Ophrydeae</i>)
Anthère terminale, operculée	<i>Arehuseae</i>
Anthère dorsale	<i>Neotteae</i>

Quant à Bentham [7], en 1883, il conservait les *Vandaeae* et les *Ophrydeae* de Lindley, mais il réunissait les *Malaxaeae* aux *Epidendreae*, et les *Arehuseae* formaient avec les *Neotteae* la tribu des *Neotteae*.

En 1889, Pfitzer [79] sépare plus nettement les *Orchidaceae* en deux grandes sous-familles selon le nombre des étamines et élève les *Ophrydeae* au rang de division, les *Basitonae*, qu'il oppose aux *Acrotonae*. Chez les premières, les anthères sont en contact avec le rostellum par leur base, chez les deuxièmes par leur sommet.

Les *Acrotonae* sont subdivisées suivant que les inflorescences sont terminales ou latérales, en *Acranthae* ou en *Pleuranthae*.

Deux groupes sont distingués dans les *Pleuranthae*, suivant le caractère de la préfoliation, si elle est convolutive ou condupliquée.

Dans le premier cas, et si les articles de la tige sont minces ou également charnus, on est en présence des *Homoblastae*; si la tige présente un seul article développé en pseudobulbe, on est en présence des *Heteroblastae*.

Dans le deuxième cas, où la vernation est condupliquée, la croissance pourra être limitée ou indéfinie, et l'on distinguera respectivement les *Sympodiales* et les *Monopodiales*.

Finalement, dans la classification de Schlechter [91], qui date de 1926, les grandes divisions établies par Pfitzer sont conservées, mais se trouvent exclus des *Acrotonae* les genres à pollinies granuleuses qui correspondent à peu près aux *Neotteae* de Bentham; si bien que les *Acranthae* et les *Pleuranthae* de Pfitzer sont réduites aux seules *Acrotonae* à pollinies lisses, céracées ou cartilagineuses, ou *Kerosphereae*. La série des *Pleuranthae* ne fera plus qu'intervenir le caractère tiré du port, sympodial ou monopodial.

Le tableau VI compare ces principales classifications.

LINDLEY (1840)	<i>Ophreae</i>	<i>Arehuseae</i> <i>Neotteae</i>	<i>Malaxaeae</i> <i>Epidendreae</i> <i>Vandaeae</i>			
BENTHAM (1883)	<i>Ophrydeae</i>	<i>Neotteiae</i>	<i>Vandaeae</i> <i>Epidendreae</i>			
PFITZER (1889)	BASITONAE	ACRANTHAE	ACROTONAE			
			PLEURANTHAE			
			Homoblastae	Heteroblastae	Sympodiales	Monopodiales
SCHLECHTER (1926)	<i>Ophrydoideae</i>	<i>Polychondreae</i>	ACROTONAE			
			<i>Kerosphereae</i>			
			ACRANTHAE	PLEURANTHAE		
				Sympodiales	Monopodiales	

TABLEAU VI. — Les principales classifications des *Orchidaceae-Monandrae*.
(Les groupes renfermant les mêmes genres sont compris entre doubles-traits).

CHAPITRE PREMIER

EMBRYOGÉNIE COMPARÉE
DES ORCHIDACEAE-MONANDRAE

I

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nos observations d'embryogénie comparée ont porté sur 34 espèces représentant 21 sous-tribus, telles que les a définies R. Schlechter [91] et dont la liste suit :

Tribus	Sous-tribus	Espèces	Origine botanique	Provenance	
Ophrydoideae	Platanthereae	<i>Ophrys lutea</i> Cavan.	France	Station naturelle (Var)	
		<i>Serapias longipetala</i> Poll.	France	Station naturelle (Var)	
		<i>Orchis longibracteata</i> Biv.	France	Station naturelle (Var)	
		<i>O. laxiflora</i> Lam.	France	Station naturelle (Var)	
		<i>Phyllomphax helleborine</i> Schlechter	Guinée	Station naturelle	
	Satyriaceae	<i>Platycoryne paludosa</i> Rolfe		France	Station naturelle (Var)
				Guinée	Station naturelle
				Guinée	Station naturelle
				Guinée	Station naturelle
				Guinée	Station naturelle
Polychondreae	Listereae	<i>Listera ovata</i> R. Br.	France	Station naturelle (Bois de Vincennes)	
		<i>Neottia Nidus-avis</i> Rich.	France	Station naturelle (Haute-Savoie)	
	Cephalanthereae	<i>Epipactis atrorubens</i> Schult.		France	Station naturelle (Haute-Savoie)
				France	Station naturelle (Var)
	Vanilleae	<i>Limodorum abortivum</i> Sw. <i>Vanilla fragrans</i> (Salis.) Ames	France	Station naturelle (Var)	
			Madagascar	Station de l'Ivoloina (en culture)	
	Cranichideae	<i>Prescottia micrantha</i> Lindl.	Brésil	Muséum national d'Histoire naturelle	
	Spirantheae Mannielleae	<i>Spiranthes autumnalis</i> Rich. <i>Manniella Gustavi</i> Reich. f.	France	Station naturelle (Var)	
			Guinée	Centre Technique d'Agriculture tropicale; Nogent-sur-Marne	
	Physureae	<i>Goodyera repens</i> R. Br.	France	Station naturelle (Puy-de-Dôme)	
Kerosphereae Acranthae	Pleurothallideae	<i>Masdevallia Veitchiana</i> Reich.	Pérou	Éts Vacherot-Lecoufle, Boissy-saint-Léger	
	Liparideae	<i>Liparis pulverulenta</i> Guill.	Nouvelle-Calédonie	Muséum national d'Histoire naturelle	

Tribus	Sous-tribus	Espèces	Origine botanique	Provenance
Pleuranthæ Sympodiales	<i>Coelogyneae</i>	<i>Coelogyne Parishii</i> Hook.	Birmanie	Éts Vacherot-Lecoufle, Boissy-Saint-Léger
	<i>Laelieae</i>	<i>Epidendrum vitellinum</i> Lindl.	Mexique	Éts Vacherot-Lecoufle, Boissy-Saint-Léger
	<i>Polystachyeae</i>	<i>E. radicans</i> Pav. <i>Polystachya microbambusa</i> Kraenzl.	Mexique	C.T.A.T., Nogent-sur-Marne
			Guinée	C.T.A.T., Nogent-sur-Marne
	<i>Corallorhizeae</i>	<i>Corallorhiza innata</i> R. Br.	France	Station naturelle (Haute-Savoie)
			Madagascar	C.T.A.T., Nogent-sur-Marne
	<i>Phajaeae</i>	<i>Calanthe madagascariensis</i> Rolfe	Guinée	C.T.A.T., Nogent-sur-Marne
	<i>Bulbophylleae</i>	<i>Bulbophyllum oreonastes</i> Reich. f.	Guinée	Station naturelle
	<i>Cyrtopodieae</i>	<i>Eulophia oedoplectron</i> Summ. <i>E. cucullata</i> Lindl.	Guinée	Station naturelle
	<i>Gongoreae</i>	<i>Stanhopea costariciensis</i> Reich. f.	Costa-Rica	C.T.A.T., Nogent-sur-Marne
<i>Maxillarieae</i>	<i>Maxillaria variabilis</i> Batem.	Mexique	Muséum national d'Histoire naturelle	
Monopodiales	<i>Sarcantheae</i>	<i>Angraecum distichum</i> Lindl.	République Centrafricaine	C.T.A.T., Nogent-sur-Marne
		<i>Acampe Reinschiana</i> Reich. <i>Rangaeris muscicola</i> Summ.* <i>Cyrtorchis Sedeni</i> Schlechter	Madagascar	C.T.A.T., Nogent-sur-Marne
			Guinée	
			République Centrafricaine	C.T.A.T., Nogent-sur-Marne

Le matériel végétal a été fixé à l'alcool absolu, inclus dans la paraffine suivant les techniques classiques et coupé entre 10 et 20 microns suivant les espèces. Les colorations ont été faites à l'hématoxyline ferrique.

Les dessins ont été réalisés à la chambre claire. Les termes de la légende qui les accompagne sont ceux à peu près universellement utilisés et préconisés par R. Souèges et P. Crété [118]. Ce sont les suivants :

- oo : oospore,
- ca : cellule apicale du proembryon bicellulaire,
- cb : cellule basale du proembryon bicellulaire,
- cc : cellule fille supérieure de ca,
- cd : cellule fille inférieure de ca,
- m : cellule fille supérieure de cb,
- ci : cellule fille inférieure de cb,
- d : cellule fille supérieure de m,
- f : cellule fille inférieure de m,
- n : cellule fille supérieure de ci,
- n' : cellule fille inférieure de ci,
- h : cellule fille supérieure de n,
- k : cellule fille inférieure de n,
- o : cellule fille supérieure de n',
- ρ : cellule fille inférieure de n',
- h' : cellule fille supérieure de h,
- h'' : cellule fille inférieure de h,
- l : étage des octants supérieurs,
- l' : étage des octants inférieurs.

(*) R. SCHLECHTER avait divisé le genre *Aerangis* en deux sections : *Eu-Aerangis* et *Rangaeris*. V.S. SUMMERHAYES considère que les caractères séparant ces deux sections sont suffisamment importants pour en faire deux genres différents. Le genre *Aerangis* est ainsi réduit à la section *Eu-Aerangis*, laquelle constitue un groupe naturel. Par contre, le genre *Rangaeris* est un assemblage hétérogène de plusieurs groupes étroitement apparentés.

II

PARTIE DESCRIPTIVE

TRIBU DES OPHRYDOIDEAE

De nombreuses observations ont été présentées relativement à l'embryologie de diverses espèces de la tribu des *Ophrydoideae*. Ce sont des travaux le plus souvent très anciens traitant avant tout du sac embryonnaire ou de la fécondation et qui font état d'embryons à des stades généralement très jeunes du développement. Ils n'ont pas pour objet de suivre la filiation cellulaire exacte dans l'embryon. Nous citerons pour mémoire les travaux de H. Schacht [89] sur *Ophrys*, M. Treub [136], P. Baranov [3] sur *Serapias*, E. Strassburger [119], K. Heusser [52] sur *Himantoglossum*, M. Treub [136] sur *Anacamptis*, G. B. Amici [2], H. Mohl [71], K. Müller [74], W. Hofmeister [54], H. Schacht [89], E. Fleischer [41], E. Pfitzer [78], E. Strassburger [119], M. Treub [136], M. Montéverde [71], P. Dumée [31], O. Hagerup [49] sur *Orchis*, P. Dumée [31], K. Afzélius [1], sur *Nigritella*, W. Hofmeister [55], E. Strassburger [119], H. M. Ward [153], sur *Gymnadenia*, M. Treub [136], P. Dumée [31], P. Baranov [5] sur *Herminium*, M. Treub [137], R. G. Leavitt [66], B. G. L. Swamy [128] sur *Habenaria*, B. G. L. Swamy [125] sur *Satyrium*.

Nous ferons toutefois une place à part à ceux de ces travaux qui sont en mesure de nous fournir quelques données pouvant apporter leur contribution à l'embryogenèse, c'est-à-dire ceux de Treub, Montéverde, Ward, Heusser et Swamy.

L'ensemble de ces travaux nous a laissé entrevoir que le développement embryonnaire des *Ophrydoideae* devait être d'une très grande homogénéité, que la tétrade proembryonnaire était filamenteuse, mais qu'une certaine confusion régnait au sujet de la forme exacte de cette tétrade, à savoir si elle était en A_2 ou en C_2 , ou si les deux formes coexistaient. La présence d'un suspenseur allongé est également caractéristique de cette tribu; l'embryon dans la graine mûre est particulièrement rudimentaire.

Sous-tribu des *Platanthereae*GENRE *Ophrys* L.

La première cloison qui se forme dans l'*O. lutea* Cavan. est transversale et sépare deux cellules superposées : une cellule apicale *ca* et une cellule basale *cb* (fig. 1). A la deuxième génération, la cellule apicale donne deux éléments juxtaposés et la cellule basale deux éléments superposés *m* et *ci*; d'où la formation d'une tétrade en A_2 , avec ses trois étages *ca*, *m*, *ci* (fig. 2). A la troisième génération les deux éléments de *ca* forment quatre cellules quadrants à la suite de bi-partitions longitudinales, la cellule *m* se segmente en deux cellules juxtaposées et la cellule *ci* en deux éléments superposés *n* et *n'*, si bien que, à ce stade, le proembryon est normalement octocellulaire (fig. 4); les quadrants se divisent ensuite horizontalement en deux étages d'octants : *l*, étage d'octants supérieurs et *l'*, étage d'octants inférieurs, les deux cellules de l'étage *m* en quatre cellules circumaxiales et *n* et *n'* en deux cellules superposées, soit *h* et *k* dérivées de *n*, *o* et *p*, dérivées de *n'* (fig. 4). Les éléments issus de *ci* ont une tendance très nette à se segmenter plus rapidement que les autres. Cette tendance se manifestait déjà à la deuxième génération cellulaire, au stade de la tétrade, dans le noyau de *ci*, et plus encore à la troisième génération où les cellules *n* et *n'* montraient une certaine avance dans leur activité caryologique par rapport aux éléments de *ca* et de *m*. Si bien que, lorsque le proembryon atteint le stade des octants, la majorité des éléments issus de *ci* sont en avance d'une génération cellulaire par rapport aux éléments de *l*, *l'* et *m*. Seule la cellule *k* est plus lente à se diviser (fig. 2). Ce sont les seuls stades que nous ayons pu observer chez cette espèce.

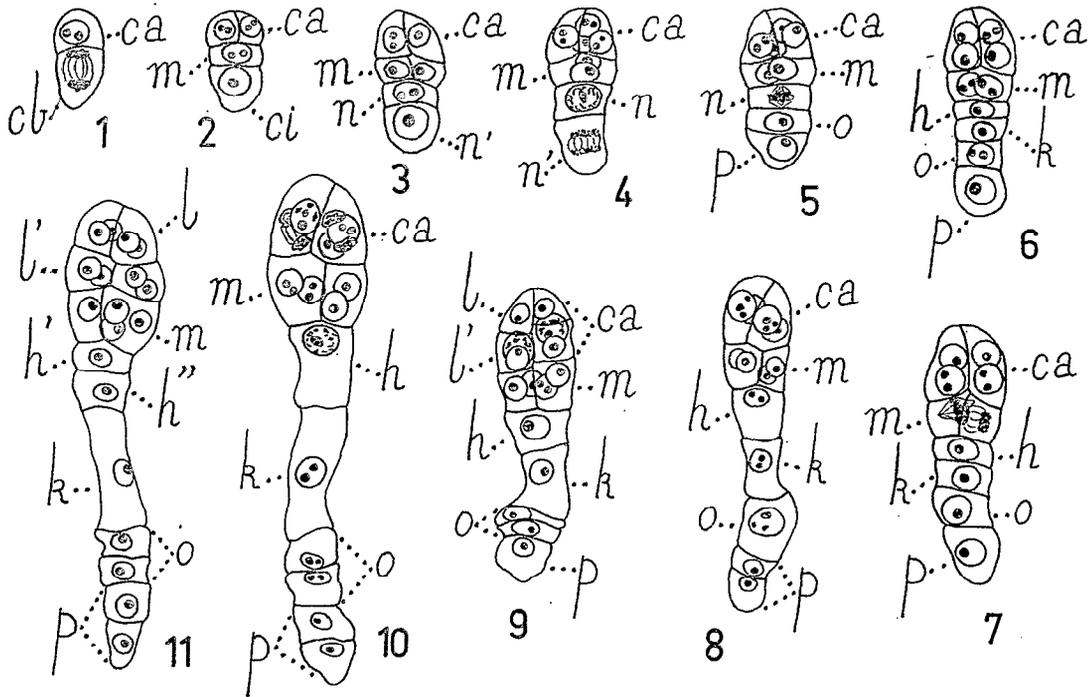


FIG. 1 à 11. — *Ophrys lutea* Cavan.
Les premiers stades du développement de l'embryon, Gr. 300 ×.

GENRE *Serapias* L.

Le début de la segmentation embryonnaire du *S. longipetala* Poll. se fait suivant les mêmes lois que celles qui président à l'édification de l'embryon de l'*O. lutea* Cavan. : tétrade en A_2 (fig. 13) stade des quadrants identiques (fig. 16); mais, ici, la plus grande vitesse de division de *m* et de *ci* est de courte durée, de telle sorte que l'embryon, à la quatrième génération, est normalement composé de seize cellules réparties en deux étages d'octants *l* et *l'*, un étage de quatre cellules en *m* et de quatre autres représentés par les blastomères superposés *h*, *k*, *o*, *p* (fig. 24).

Les premières divisions de l'étage *l* procèdent par cloisons tantôt péricleines (fig. 28 à 30), tantôt anticlines à direction générale horizontale (fig. 27). Dans le premier cas, l'individualisation de l'épiderme se trouve ainsi très rapidement ébauchée. Par le jeu de segmentations ultérieures, radiales ou longitudinales (fig. 31 et 32), puis transversales (fig. 33, 35), il se forme un massif qui sera constitué de trois-quatre couches de cellules, dans la graine mûre (fig. 35), les octants inférieurs, *l'*, subissent une série de segmentations longitudinales (fig. 28 à 33), puis quelques cloisonnements seulement sont transversaux (fig. 34 et 35), de sorte que, dans la graine mûre, cet étage se trouve généralement constitué d'une seule assise cellulaire. Les éléments de l'étage *m* se divisent également d'une manière longitudinale d'abord; les cellules ainsi formées prennent un allongement très net et c'est ensuite que se produisent des segmentations transversales, débutant dans les éléments périphériques (fig. 30 à 32). Dans la graine mûre cet étage se trouve composé d'une zone centrale ayant au maximum deux couches de cellules et d'une enveloppe d'environ trois-quatre couches cellulaires.

Parmi les quatre éléments issus de *ci*, seul *h* semble présenter une certaine activité mitotique. Il engendre deux blastomères superposées *h'* et *h''* (fig. 24, 26). La cellule *h'* se segmentera plus tard en deux éléments juxtaposés (fig. 32) qui paraissent ne plus devoir se segmenter par la suite. Quant à la cellule *h''*, elle engendre deux blastomères qui se joignent aux cellules *k*, *o*, *p*,

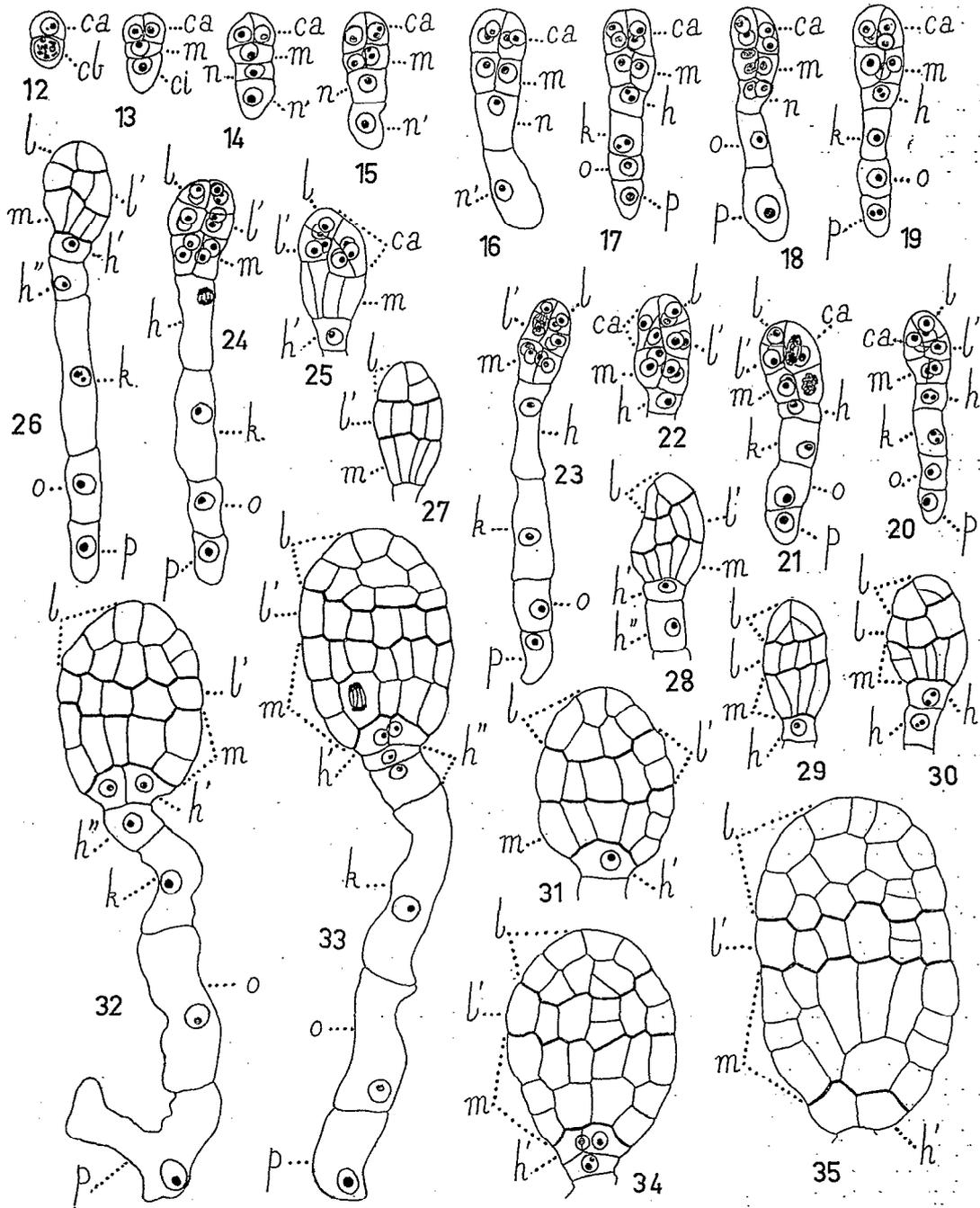


FIG. 12 à 35. — *Serapias longipetala* Poll.
 Les principaux stades du développement de l'embryon, Gr. 300 ×.

pour former un suspenseur allongé (fig. 33). Ces derniers éléments ne se divisent plus, mais leur accroissement de taille qui était sensible dès le début de leur formation et qui, même, se manifestait déjà dans leurs cellules initiales n et n' (fig. 15, 16), continue à s'accroître tout au long de l'édification embryonnaire; à des stades avancés du proembryon, ces éléments se présentent sous forme d'immenses cellules qui ont fait saillie depuis longtemps en dehors de l'ovule et s'insinuent vers les placentas, le long des funicules. Elles ne présentent toutefois pas ces processus filamenteux que décrit M. Treub [136] à propos du *S. lingua*. Ce suspenseur se trouve entièrement résorbé dans la graine mûre.

Ce mode de segmentation est celui qui se produit généralement. Il présente quelques exceptions, mais elles sont très rares. L'une d'elles affecte la loi des dispositions à la troisième génération cellulaire : dans un embryon la segmentation de h ne s'est pas faite transversalement mais longitudinalement (fig. 18); il en résultera que, dans la graine mûre, l'étage le plus inférieur sera formé par la totalité de n , alors qu'il est le plus souvent constitué par les éléments issus de la cellule supérieure de n , c'est-à-dire h' .

L'autre se révèle par la disposition des quadrants, dont deux sont (fig. 22 à gauche) ou ont pu être (fig. 25 à droite) isolés par une cloison péricline. Ce mode de segmentation des quadrants se traduit dans les octants qui en dérivent par une non-disposition de ces octants en deux étages (fig. 25 à droite). Dans cette figure 25, il paraît peu probable, en effet, que les quadrants à l'origine de ces octants aient pu être disposés suivant des parois méridiennes. Dans cet étage, l'épiderme est ainsi ébauché le plus précocement possible.

GENRE *Himantoglossum* SPRENG.

K. Heusser [52] a représenté le développement de l'embryon de l'*H. hircinum* Spreng. dans un important Mémoire sur les organes de la reproduction de cette espèce. On y trouve des formes aux trois premières générations cellulaires, indiscutables, analogues à celles qui ont été rencontrées chez le *Serapias longipetala* Poll.. A partir de ce stade, il devient difficile de suivre le passage à l'embryon adulte.

GENRE *Orchis* L.

Chez l'*O. latifolia*, M. Treub [136] a rencontré des formes semblables à celles que nous avons observées chez deux autres espèces du genre, mais elles laissent quelques doutes sur la filiation cellulaire exacte et sur la réalité de la tétrade en C_2 .

M. Montéverdé [72] a étudié l'*O. maculata* L. et a suivi d'une manière apparemment suffisante la division de l'œuf jusqu'au stade du plus grand développement de l'embryon. Cependant, les anomalies et irrégularités qu'il a rencontrées, nous ont paru tenir davantage aux techniques dont on faisait alors usage et qui ne pouvaient nous garantir de toutes incertitudes.

Nous nous sommes adressée aux *O. longibracteata* Biv. et *O. laxiflora* Lam. pour acquérir de plus grandes précisions quant à l'embryogenèse du genre.

Les quatre premières générations cellulaires de l'*O. longibracteata* Biv. se déroulent suivant des lois embryogéniques qui sont les mêmes que celles qui président à l'édification normale de l'embryon du *Serapias longipetala* Poll.. Cependant, il arrive assez souvent que les éléments issus de ci prennent une certaine accélération dans leur segmentation par rapport aux éléments issus de ca et de m (fig. 45 et 48 en particulier). La tétrade est en A_2 , mais certaines formes quadricellulaires pourraient faire penser qu'il existe également une tétrade linéaire en C_2 (fig. 39 et 40). En réalité, il s'agit d'une fausse tétrade linéaire qui résulte de cette tendance assez marquée de ci ou des éléments qui en sont issus à se segmenter plus rapidement que m ou que ca . M. Treub [136] a également représenté une tétrade linéaire chez l'*O. latifolia*. Elle a certainement la même origine que celle de l'*O. longibracteata*; il s'agirait en réalité d'une fausse tétrade. A la troisième génération, les quadrants se trouvent toujours disposés sur un même plan et l'on peut, malgré leur division généralement plus rapide, trouver des embryons octocellulaires (fig. 50). Il en est

de même du proembryon de quatrième génération à seize cellules (fig. 59). Le suspenseur a donc tendance à acquérir le plus rapidement possible son nombre définitif de cellules (nous avons pu en compter jusqu'à sept (fig. 61) à un stade des octants). Ensuite, ses cellules s'accroissent et dans la graine mûre, il se trouve finalement résorbé en grande partie, puisque ses deux éléments supérieurs, seuls, persistent.

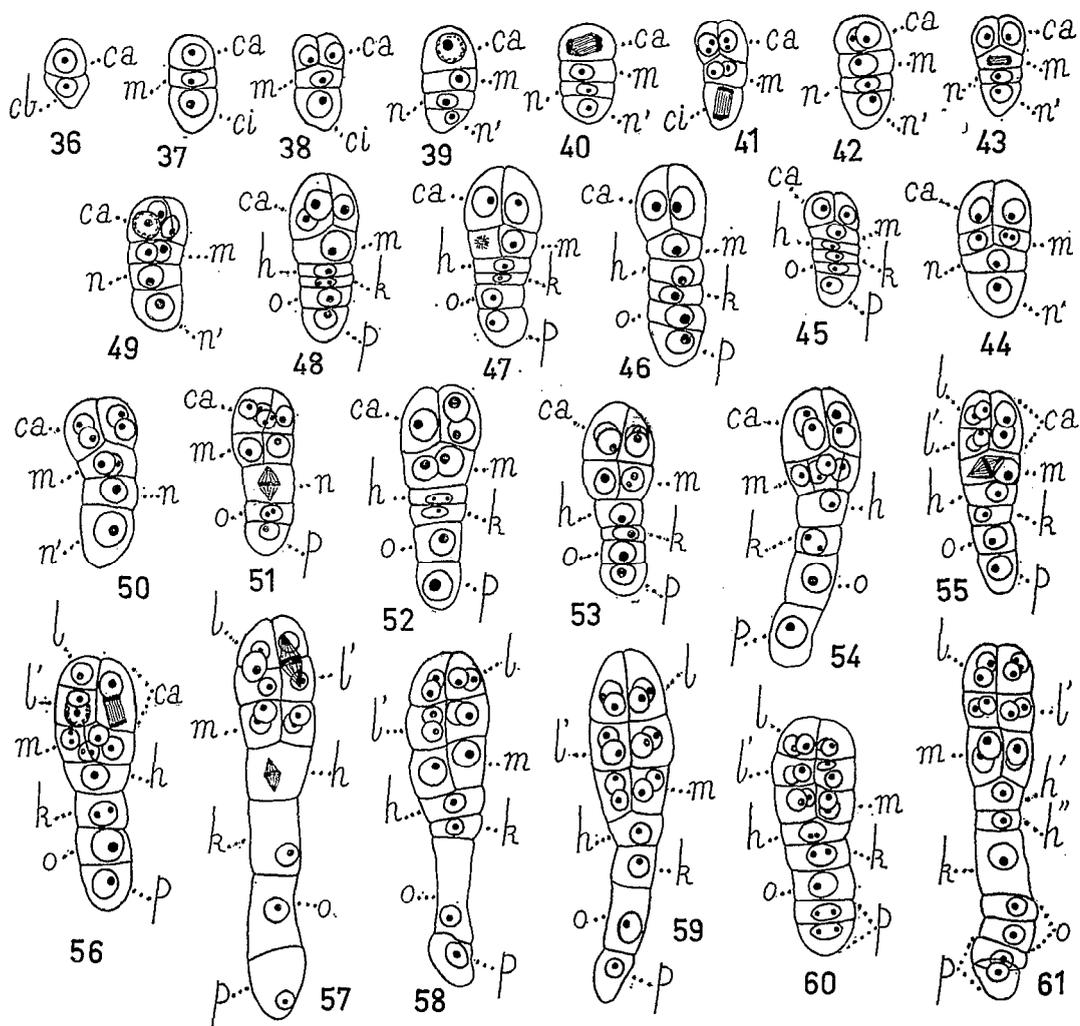


FIG. 36 à 61. — *Orchis longibracteata* Biv.
Les premiers stades du développement de l'embryon, Gr. 300 ×.

Les segmentations qui ont lieu après le stade des octants, procèdent de la même manière que chez le *Serapias*. L'épiderme se trouve ébauché par la première division des octants supérieurs (fig. 64, 66 à droite) quand cette première paroi est péricline; dans *l'*, il l'est également d'emblée quand les octants inférieurs se segmentent longitudinalement (fig. 63, 64, 66, 67 et 65 à gauche).

Il en est de même au niveau de *m* (fig. 63 à 67). Dans la graine mûre (fig. 68), cet embryon se trouve dans un état particulièrement rudimentaire; l'étage le mieux représenté serait *l'*, avec, au maximum, deux-trois couches cellulaires. Les cellules de cet embryon ont dans l'ensemble acquis le même accroissement, mais celui-ci est considérable.

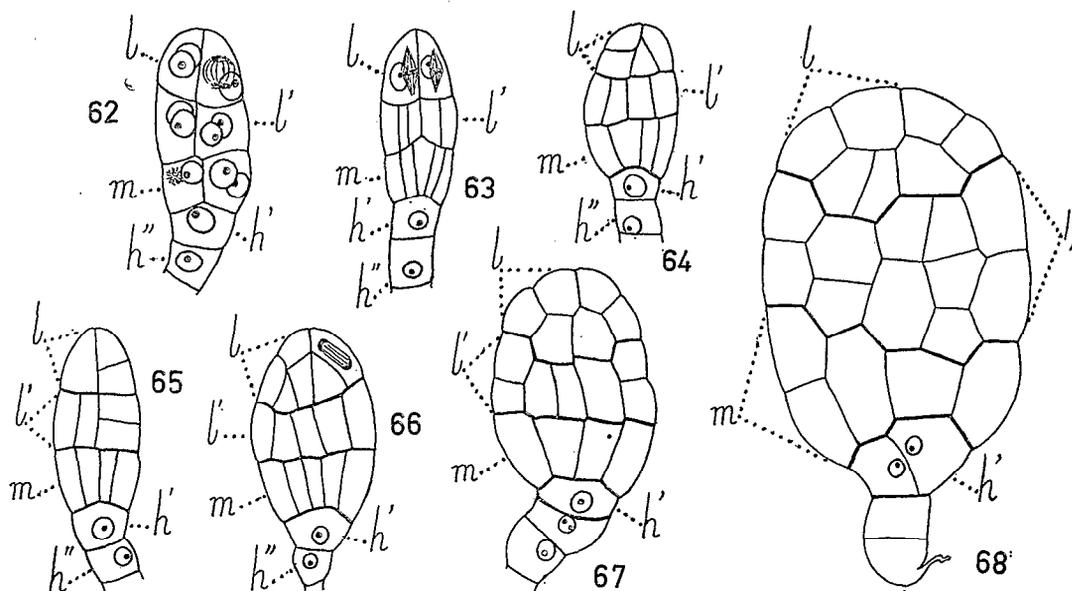


Fig. 62 à 68. — *Orchis longibracteata* Biv.
Les stades ultérieurs du développement de l'embryon, Gr. 300 ×.

La formation de l'embryon de l'*O. laxiflora* Lam. s'effectue suivant des lois semblables à celles qui régissent l'embryogenèse de l'*O. longibracteata* Biv. La tétrade est en A_2 (fig. 70), les proembryons de troisième et de quatrième générations (fig. 71 et 77) sont respectivement constitués de huit et seize cellules réparties sur quatre et sept étages. La tendance présentée d'abord par la cellule *ci*, puis par les blastomères qui en sont issus, à se segmenter plus rapidement que les éléments provenant de *ca*, se retrouve très nettement; mais, chez cette espèce, la cellule *m* ou les cellules qui en dérivent présentent moins de retard dans leurs divisions aux quatre premières générations cellulaires que ceux issus de *ca*.

Comme chez le *Serapias* on constate que quelques formes présentent un cloisonnement longitudinal, anormal de *n* (fig. 72, 73).

Les segmentations qui ont lieu après la quatrième génération procèdent de la même manière que chez l'*Orchis* précédent, mais elles y sont plus nombreuses, si bien que l'embryon dans la graine mûre (fig. 84) est plus volumineux et offre des étages relativement plus différenciés; les cellules de *h'* et de *m* sont de taille comparable à celle de l'*O. longibracteata* Biv., les cellules de *l* sont de taille nettement inférieure et celles de l'étage *l'* de taille intermédiaire, dans l'ensemble. Le suspenseur est en grande partie dégénéré à la fin du développement, ses deux cellules supérieures, seules, persistent généralement.

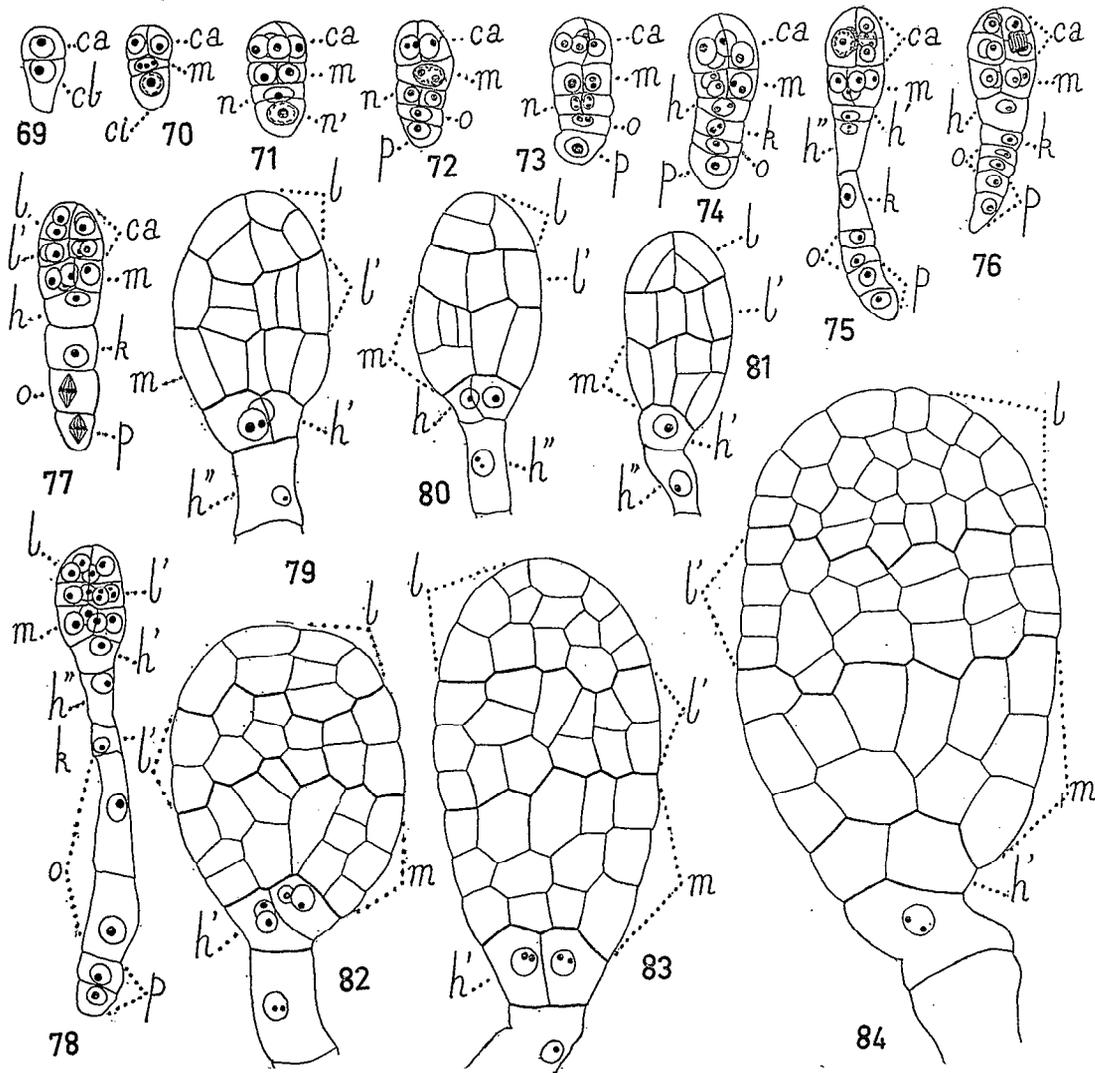


FIG. 69 à 84. — *Orchis laxiflora* Lam.
 Les principaux termes du développement de l'embryon, Gr. 300 x.

GENRE *Gymnadenia* L. C. RICH.

L'ensemble du travail de H. M. Ward [153] sur le *G. conopsea* est insuffisant pour saisir l'embryogenèse de l'espèce dans toute sa rigueur, mais l'explication de la tétrade linéaire y est donnée aisément car on assiste à la segmentation plus rapide de la cellule que nous appelons *ci* alors que la cellule apicale du proembryon est demeurée indivise.

GENRE *Phyllomphax* SCHLECHTER.

Nous n'avons pas eu l'occasion d'observer les tout premiers stades de la segmentation de l'embryon du *P. helleborine* Schlechter. Le plus jeune stade que nous ayons vu est celui de la figure 85, où le proembryon est constitué de cinq étages, l'étage supérieur est bicellulaire, les autres

sont monocellulaires. Nous pensons que l'étage supérieur représente *ca*, les autres blastomères superposés correspondant respectivement à *m*, *n*, *o* et *p*; cette forme aurait été engendrée à partir d'une tétrade en A_2 . En effet, chez les précédentes Ophrydoïdées examinées, la tétrade est toujours en A_2 ; quand il se forme une tétrade linéaire en C_2 , nous avons démontré que nous étions

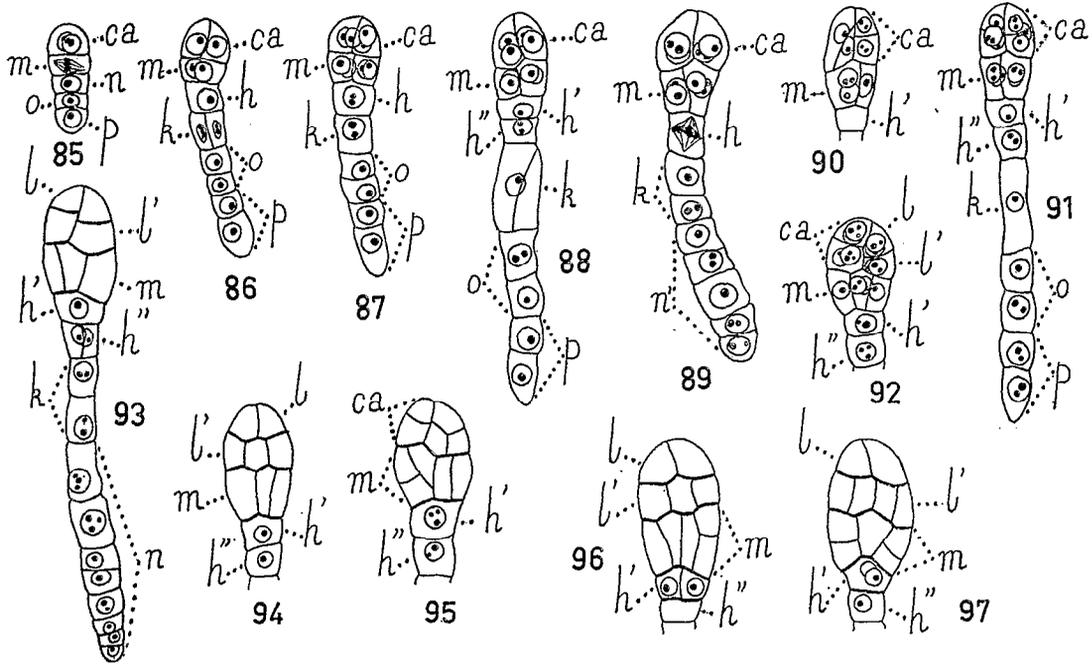


FIG. 85 à 97. — *Phyllomphax helleborine* Schlechter.
Les principales étapes du développement de l'embryon, Gr. 300 ×.

en présence d'une fausse tétrade. D'autre part, chez ces mêmes Ophrydoïdées, sauf cependant chez le *Serapias longipetala*, nous avons souligné la tendance très accusée pour les cellules *n* et *n'* et souvent même pour la cellule *ci*, à se segmenter plus rapidement que ne le font les blastomères issus de *ca* et généralement de *m*. Jusqu'à l'approche de la quatrième génération du proembryon du *P. helleborine* Schlechter, on retrouve cette accélération dans la division des blastomères issus de *m* et de *ci*. Tous ces faits nous amènent à conclure à la présence d'une tétrade en A_2 et nous permettent d'identifier les divers blastomères du proembryon de la figure 85. Les quadrants se disposent suivant des cloisons méridiennes juxtaposées (fig. 87 à 89); nous avons cependant noté une exception que représente la figure 90, où deux des quadrants sont superposés, les deux autres se trouvent séparés par une paroi à direction péricline. On peut faire à ce sujet la même remarque que pour le *Serapias longipetala* Poll., quant à la disposition des octants résultant de la segmentation de tels quadrants et de l'avance qui s'ensuit dans l'individualisation plus précoce de l'épiderme. Les octants sont normalement disposés sur deux étages (fig. 92).

Par rapport aux *Ophrydoideae* précédentes, on remarque un cloisonnement assez fréquent de la cellule *k* en deux cellules juxtaposées (fig. 86, 88). Ce mode de segmentation affecte parfois aussi la cellule *h''* (fig. 93). Le suspenseur est ici constitué d'un nombre de cellules plus important, puisqu'on en trouve douze à un stade dépassant de peu celui des octants (fig. 93). C'est d'ailleurs le dernier stade que nous ayons pu examiner. Mais, par comparaison avec les figures représentant des embryons d'*Orchis* ou de *Serapias*, on peut dire que, dans la graine mûre, l'embryon proprement dit sera constitué des étages *l*, *l'*, *m*, et *h'*.

GENRE *Platanthera* L. C. RICH.

L'embryogenèse du *P. bifolia* Rich. est essentiellement celle des *Ophrydoideae* : tétrade en A_2 (fig. 100), quadrants représentés par quatre cellules circumaxiales (fig. 107), octants se répartissant en deux étages (fig. 108); on y retrouve encore la plus grande vitesse de division en n et n'

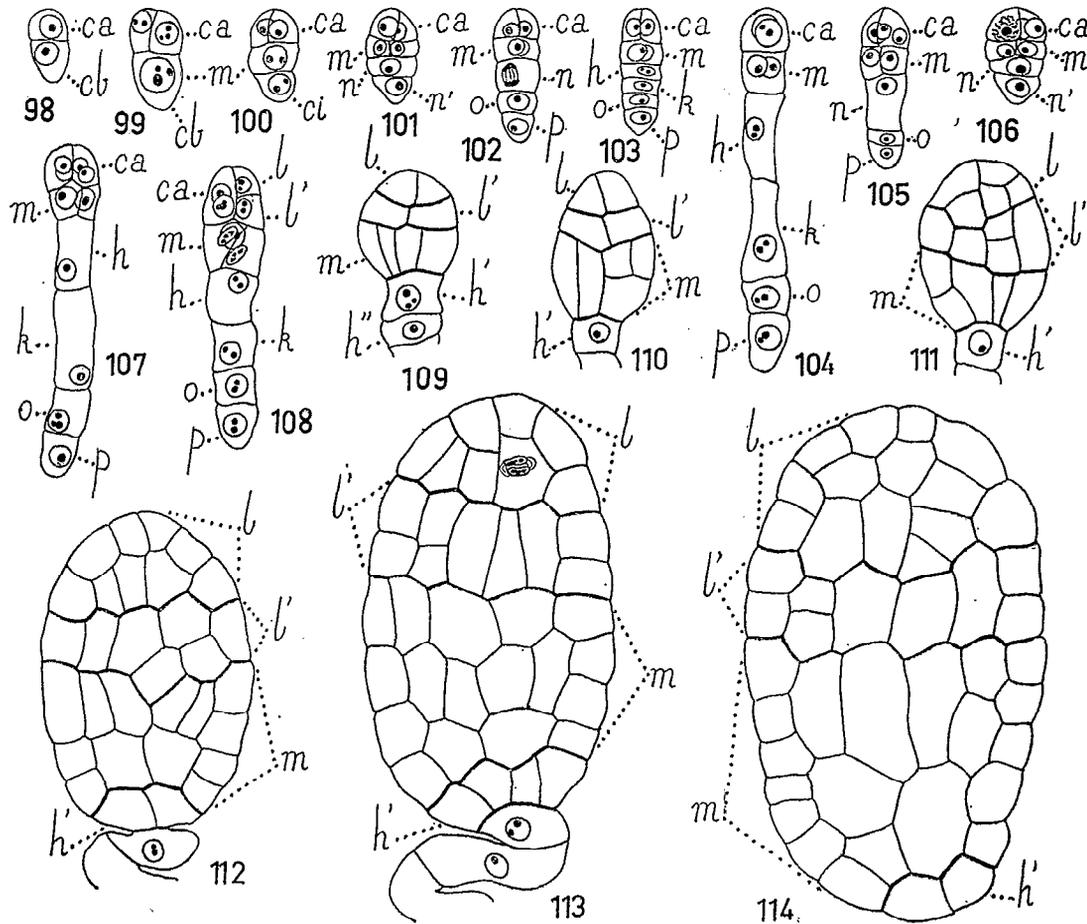


FIG. 98 à 114. — *Platanthera bifolia* Rich.

Les principaux stades du développement de l'embryon, Gr. 300 ×.

par rapport à celle de *ca*. L'embryon se forme suivant les mêmes lois essentielles; dans la graine mûre (fig. 114), il se trouve également sous une forme paucicellulaire, indifférenciée, constituée des mêmes étages. L'étage *l* est composé d'au maximum trois-quatre couches cellulaires, *l'* d'une à deux assises; par contre, l'étage *m* prend une importance plus grande que chez les autres espèces d'Ophrydoïdées examinées; il constitue environ la moitié de l'embryon proprement dit. Les cellules intérieures de cet étage ne forment pas plus de deux-trois couches mais leur taille est énorme; par contre, les cellules périphériques ont subi des divisions plus nombreuses et constituent très nettement un épiderme qui se prolonge dans les étages supérieurs. L'étage *h'* paraît réunir au maximum quatre blastomères. Le suspenseur *sensu stricto* se trouve entièrement dégénéré.

GENRE *Herminium* R. BR.

Les quelques stades de la segmentation embryonnaire qui sont connus par l'étude de M. Treub [136] sur l'*H. monorchis* révèlent des différences secondaires avec les espèces précédentes, relatives surtout aux caractères du suspenseur : les cellules de celui-ci, qui franchissent le micropyle, acquièrent en effet des dimensions impressionnantes.

GENRE *Habenaria* WILLD.

M. Treub [137] a montré que le *Peristylus grandis* (*Habenaria goodyeroides* D. Don) suivait un développement embryonnaire identique à celui des *Ophrydoideae* d'Europe dès que se dessine la forme ovoïde de l'embryon proprement dit. Mais, avant que ne se produise la première segmentation longitudinale de la cellule terminale, le proembryon s'allonge en un « long boyau »; il est composé de douze cellules chez le jeune proembryon que représente M. Treub. Nous n'avons pas pu interpréter les figures de cet auteur pour déterminer exactement l'origine de l'embryon proprement dit.

On peut très facilement suivre l'édification de l'embryon proprement dit à partir des figures d'*H. platyphylla* données par B. G. L. Swamy [128]. La tétrade est en A_2 ; la suite des segmentations se fait suivant le schéma classique des *Platanthereae*.

Cet auteur a également présenté quelques observations sur l'embryogénie du *Peristylus spiralis* qui intéressent principalement les premiers stades : lorsque le proembryon est tricellulaire et formé des éléments que nous appelons *ca*, *m* et *ci*, la cellule initiale du suspenseur se segmente de telle sorte qu'elle arrive à former une file de cinq-sept cellules. La suite des divisions des cellules *m* et *ci* n'a pas été suivie en détail, mais les stades rencontrés font penser que le développement est semblable à celui de l'*H. platyphylla*.

Sous-tribu des *Satyrieae*GENRE *Platycoryne*.

Chez le *P. paludosa* Rolfe la tétrade est en A_2 (fig. 115); à la troisième génération cellulaire les quadrants formés à partir des deux cellules filles de *ca* se disposent de trois façons différentes : l'un de ces blastomères peut se diviser transversalement et l'autre suivant une cloison méridienne, les quadrants sont alors disposés en tétraèdre (fig. 117, 122); les blastomères se divisent l'un et l'autre transversalement, les quadrants forment ainsi deux dyades superposées (fig. 119, 120); enfin, ces deux blastomères se cloisonnent suivant des parois verticales méridiennes et se disposent sur un seul étage (fig. 118, 121, 123). Ce dernier mode est généralement celui des autres *Ophrydoideae* que nous venons d'étudier. Les octants qui se forment ensuite se répartissent normalement sur deux étages (fig. 124 à 127). Quant à la cellule *m*, elle peut se diviser comme chez ces Orchidées, c'est-à-dire suivant deux cloisonnements successifs verticaux (fig. 121, 122, 125, 126), ou plus rarement, en prenant, après la première division verticale, une cloison longitudinale dans l'un des blastomères, transversale dans l'autre (fig. 124). Assez souvent encore, la première division est transversale (fig. 119) et les deux nouveaux blastomères ainsi formés se divisent à leur tour d'une manière également transversale (fig. 120, 123).

Une troisième différence avec les autres *Ophrydoideae* se révèle dans le mode de division de *h'*. En effet, après un premier cloisonnement longitudinal, normal, de la cellule *h'* (fig. 128, 130 à 133), la division suivante d'un des éléments ainsi formés peut être transversale (fig. 134).

A partir du stade des octants le mode de développement embryonnaire est le même que celui des autres *Ophrydoideae*, à l'exception de l'observation faite au sujet de *h'*, si bien que, dans la graine mûre, l'embryon se trouve constitué des étages *l*, *l'*, *m* et *h'*. Les cellules de *h''*, *k*, *o* et *p* qui formaient un suspenseur allongé, composé jusqu'à neuf cellules superposées (fig. 131) sont généralement résorbées et, si quelques-unes persistent encore, elles se trouvent sous une forme dégénérée (fig. 136).

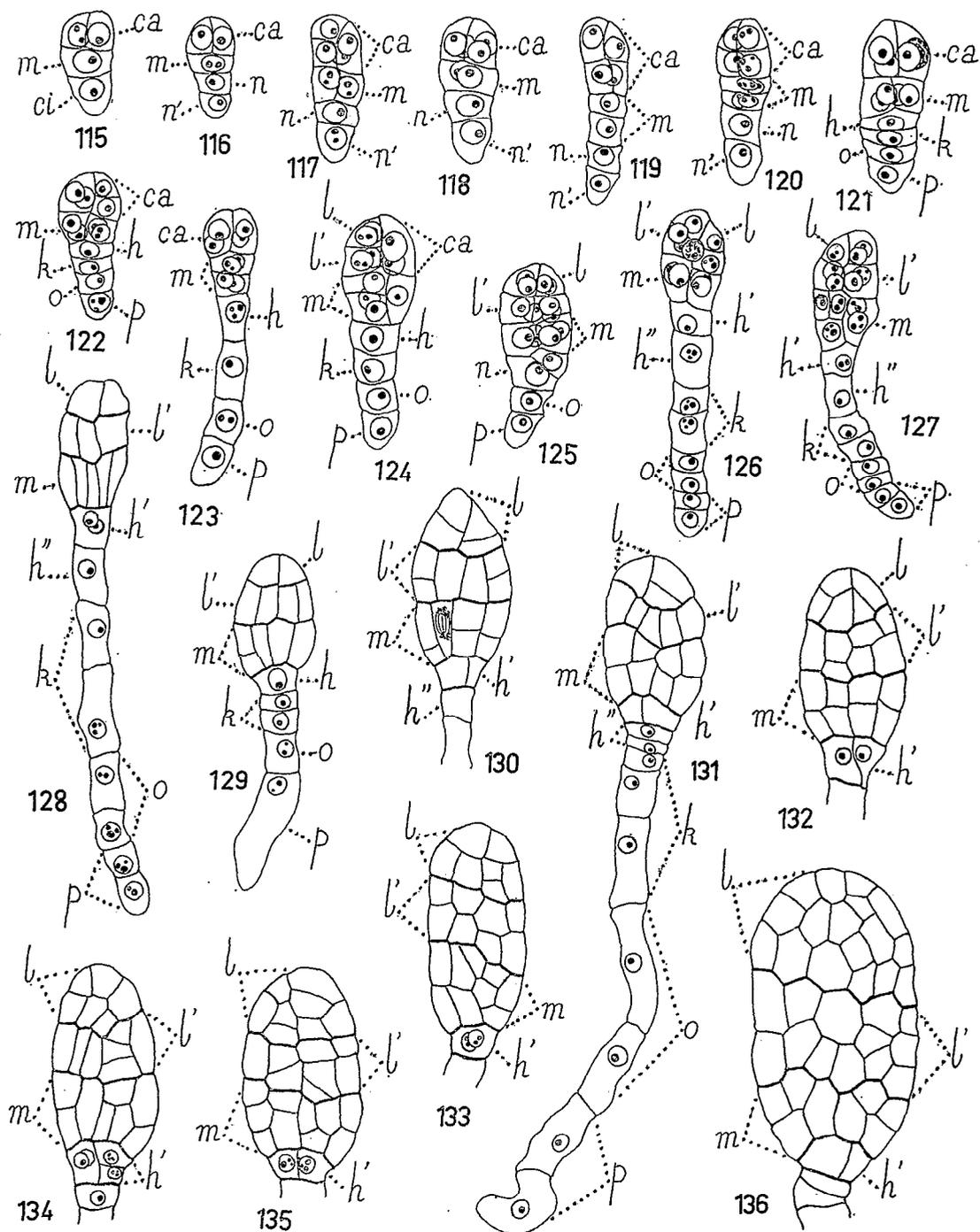


FIG. 115 à 136. — *Platycooryne paludosa* Rolfe.
 Les principales étapes du développement de l'embryon, Gr. 300 ×.

GENRE *Satyrium* Sw.

On sait très peu de choses sur l'embryogenèse des *Satyrium*. Le *S. nepalense* Don. possède des formes normales, classiques, mais B. G. L. Swamy [125] signale également plusieurs variations dans la segmentation et souligne le fait que le suspenseur est entravé dans son développement : très souvent, il ne franchit pas le canal micropylaire et se trouve écrasé entre l'embryon proprement dit et la membrane limitante du sac embryonnaire. Il pourrait même se faire que, à la suite de la bipartition verticale des cellules apicale et basale, l'embryon se forme à partir de la totalité de l'œuf.

CONCLUSIONS

Les lois du développement chez les *Ophrydoideae* sont schématisées dans le tableau II. L'embryogenèse des *Ophrydoideae* est essentiellement homogène; les espèces étudiées se rattachent au type décrit le premier, celui de l'*Ophrys*.

Ce type est caractérisé par :

- sa tétrade en A_2 ;
- sa forme de troisième génération comprenant :
 - des quadrants en disposition circumaxiale en ca ,
 - deux cellules juxtaposées en m ,
 - deux cellules superposées n et n' à l'origine d'un suspenseur *sensu lato*;
- sa forme de quatrième génération comprenant :
 - deux étages d'octants l et l' ,
 - quatre cellules circumaxiales en m ,
 - quatre cellules superposées h , k , o et p ;
- son embryon proprement dit composé de l , l' , m et h' .

Première génération	Deuxième génération (stade de la tétrade)	Troisième génération (stade des quadrants)	Quatrième génération (stade des octants)	Embryon à maturité	Espèces	Sous-tribus
				$l + l' + m + h'$	<i>Ophrys lutea</i> <i>Serapias longipetala</i> <i>Orchis longibracteata</i> <i>O. laxiflora</i> <i>Phyllomphax helleborina</i> <i>Platanthera bifolia</i>	Platantheraceae
					<i>Platycoryne paludosa</i>	Satyriaceae

TABLEAU VII. — Les principaux caractères embryogéniques des *Ophrydoideae*.

Les espèces examinées se classent dans le premier groupe de la première période de la classification embryogénique; mais le mégarchétype auquel elles appartiennent ne peut être défini, puisque l'embryon, parvenu au terme de son développement intraséminal, est indifférencié.

Les autres espèces indigènes étudiées par divers auteurs semblent pouvoir y être rattachées. Tel est le cas certain de l'*Orchis maculata*, du *Gymnadenia conopsea*, de l'*Himantoglossum hircinum*.

Seul, parmi les espèces que nous avons étudiées, le *Platycoryne paludosa* Rolfe, de provenance africaine, se révèle comme étant une espèce irrégulière au stade des quadrants et à celui des octants. Mais la segmentation de certains individus se fait suivant les mêmes processus que chez l'*Ophrys*. De toutes façons, cette irrégularité ne se répercute pas sur les stades ultérieurs.

Les *Ophrydoideae* exotiques ne semblent pas toujours avoir un développement bien régulier, aussi, ne tirerons-nous aucune déduction sur leur appartenance (cas des *Habenaria*). Cependant, le *Phyllomphax helleborine* Schlechter s'est révélé être un type régulier.

Des différences secondaires se rencontrent d'une espèce à l'autre; elles intéressent par exemple la vitesse de segmentation de blastomères identiques, le nombre de cellules composant le suspenseur ou l'embryon mûr.

TRIBU DES POLYCHONDREAE

Sous-tribu des *Listereae*

GENRE *Listera* R. BR.

Le *L. ovata* a fait l'objet d'observations déjà très anciennes puisque, au siècle dernier, H. Schacht [89] signalait que l'embryon de cette plante est privé de suspenseur et que E. Pfitzer [78], à la même époque, faisait remarquer que le jeune proembryon est représenté par une rangée longitudinale de quatre cellules. Pour M. Treub [136], l'embryon bicellulaire est formé de deux cellules superposées dont la division se fait verticalement, ce qui correspondrait à une tétrade en A_1 . Mais, dans les figures que donne cet auteur, certaines formes représentent des tétrades en A_2 ; celles-ci sont toutefois assez rares; l'œuf tout entier prend part à la construction de l'embryon.

O. Hagerup [51] dans une étude sur la formation de races chromosomiques chez le *L. ovata* représente un embryon tricellulaire avec éléments superposés, ce qui pourrait laisser supposer que la tétrade sera filamenteuse.

Une étude excessivement précise des premières segmentations embryonnaires était indispensable.

D'après nos observations, le proembryon de première génération est constitué de deux cellules superposées : *ca* et *cb* (fig. 137). Les divisions de ces éléments se font suivant des parois à direction générale longitudinale et engendrent une tétrade en A_1 (fig. 139). La cloison en *cb* n'est jamais rigoureusement verticale et souvent même elle est fortement oblique, si bien qu'un des deux éléments issus de *cb* se trouve toujours situé au-dessus de l'autre. Nous appellerons *m* cet élément, l'autre *ci*. A la troisième génération cellulaire, les quadrants se disposent sur un même étage, *ca* (fig. 144), la cellule *m* se cloisonne longitudinalement (fig. 141 à 145), tandis que la cellule *ci* se segmente transversalement (fig. 140 à 144). A la quatrième génération, la segmentation transversale des quadrants conduit à deux étages d'octants (fig. 148 à 150), la division des éléments en *m* est longitudinale (fig. 146) et celle des éléments en *ci*, transversale; le proembryon à ce stade est ainsi constitué de quatre assises cellulaires, les deux étages inférieurs étant composés l'un d'éléments issus de *m*, l'autre d'éléments issus de *ci*.

La segmentation ultérieure des octants supérieurs est en retard par rapport à celle des octants inférieurs, mais elle s'y fait suivant le même mode général que chez les *Ophrydoideae* et aboutit à la constitution d'un massif paucicellulaire (fig. 152 à 158). Les éléments supérieurs des étages

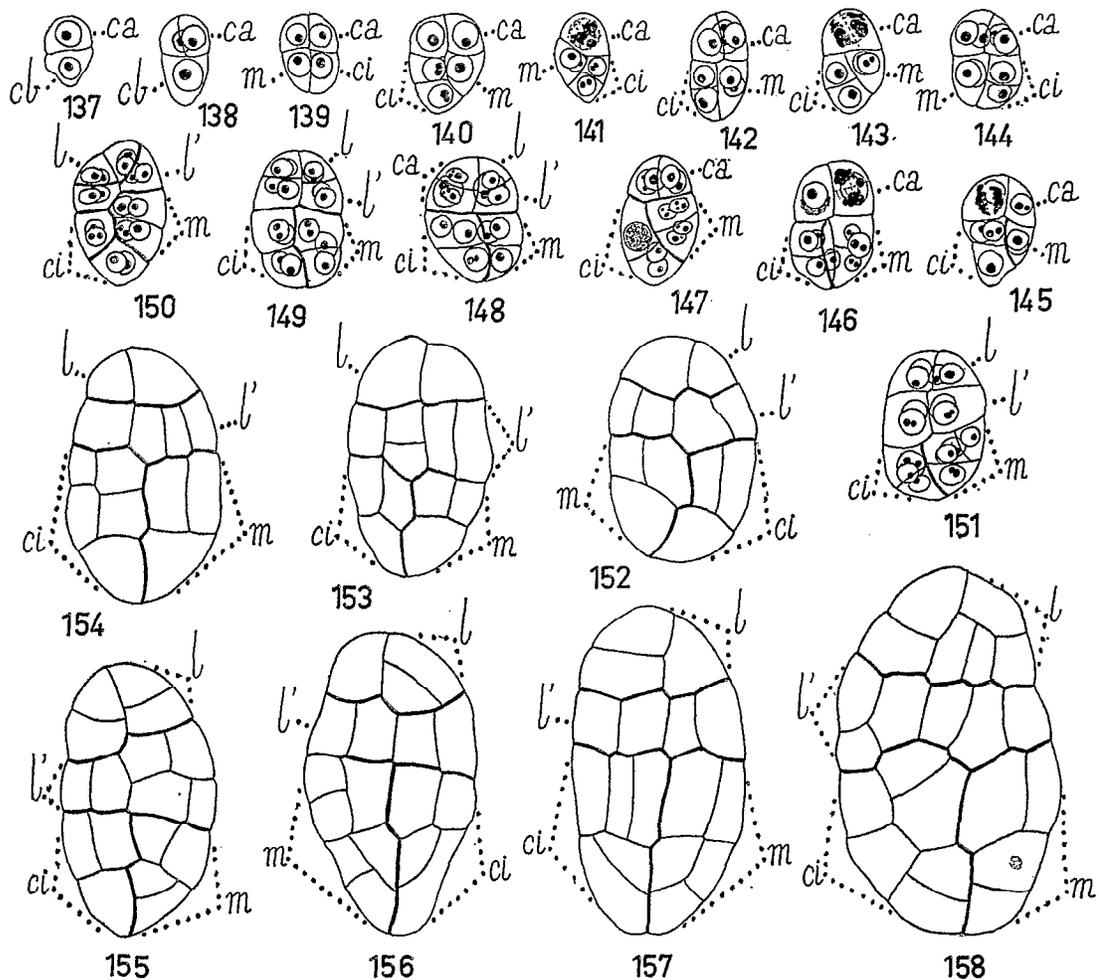


FIG. 137 à 158. — *Listera ovata* R. Br.
Les principales étapes du développement de l'embryon, Gr. 300 ×.

m et *ci* se segmentent longitudinalement puis transversalement un petit nombre de fois. Dans leurs éléments inférieurs, les divisions sont plus tardives : elles sont surtout tangentielles d'abord (fig. 155 à droite, 156, 157, 158 à gauche), plus rarement horizontales (fig. 158 à droite). De très rares segmentations se produisent ensuite, et quand elles ont lieu, elles se rencontrent uniquement dans les cellules les plus externes (fig. 156, 157).

Parvenu au terme de son développement (fig. 158) l'embryon se présente sous la forme d'une masse ovoïde, indifférenciée, tout entière dérivée de l'œuf. Il est particulièrement rudimentaire puisqu'il est constitué de trois-quatre couches cellulaires au maximum, pour chacun des étages *ca* et *cb*.

Ces observations complètent et précisent celles de M. Treub. Elles éliminent l'éventualité d'une tétrade en A_2 : dans certaines tétrades, la paroi qui divise *cb* est souvent très fortement oblique (fig. 140, 141, 145, 147, 150) (Treub l'a d'ailleurs également constaté) si bien que, d'après la manière selon laquelle se présente le proembryon, il peut y avoir confusion avec une forme en A_2 .

GENRE *Neottia* L.

P. Dumée [30] semble être le premier à avoir présenté des observations sur l'embryon du *N. Nidus-avis* Rich.

Mais son travail est illustré de deux figures seulement, l'une se rapportant à l'embryon bicellulaire, l'autre à un stade plus avancé dans lequel l'auteur distingue un suspenseur réduit à une seule cellule.

Les nombreux stades que nous avons pu observer chez la Néottie montrent que la segmentation embryonnaire présente de grandes analogies avec celle du *Listera ovata* : même tétrade en A_1 (fig. 160), même disposition des quadrants (fig. 161) et des octants (fig. 164), même embryon ovoïde sans suspenseur, constitué par la totalité de l'œuf. La principale différence se révèle dans les cellules de la tétrade en *cb* et ensuite dans les éléments qu'elles engendrent : la première cloison qui divise la cellule *cb* de la tétrade n'affecte jamais une direction oblique aussi accentuée que celle qui s'observe chez le *Listera*; à la troisième génération, chacun des deux éléments inférieurs

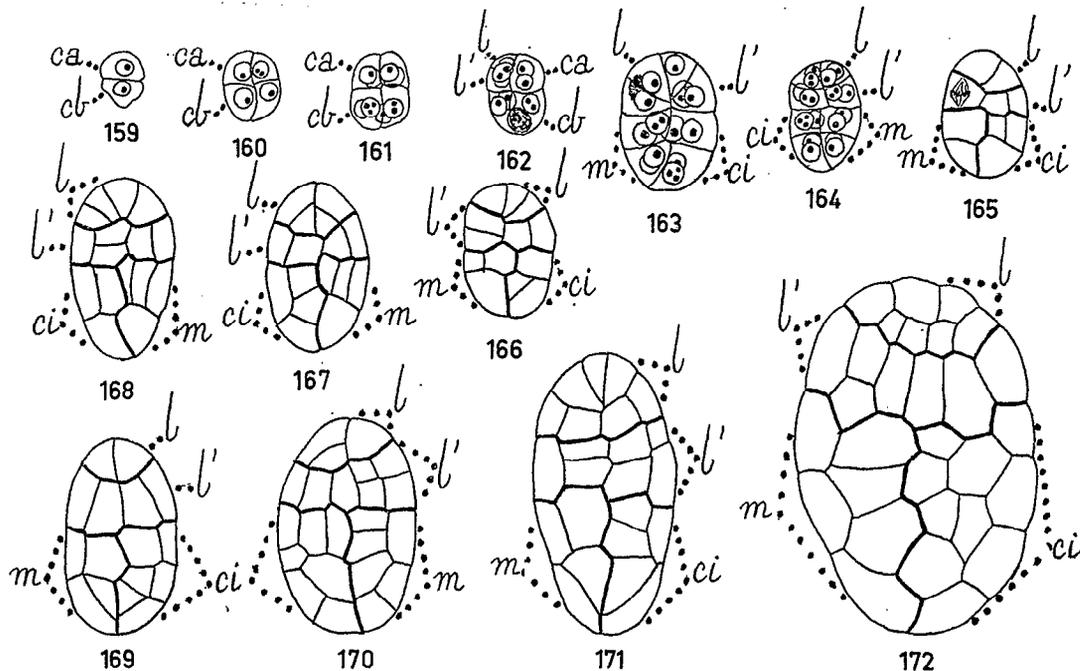


FIG. 159 à 172. — *Neottia Nidus-avis* Rich.
Les principaux termes du développement de l'embryon, Gr. 300 ×.

de la tétrade se segmente suivant une paroi méridienne (fig. 161); à la quatrième génération, ces nouveaux blastomères se divisent transversalement, si bien qu'il se constitue très nettement deux étages formés chacun à part égale d'éléments issus de *m* et de *ci*. D'autre part, l'embryon du *Neottia* est constitué, à maturité, d'un nombre un peu plus important de cellules (fig. 172). L'épiderme y est sensiblement mieux représenté.

Sous-tribu des *Cephalanthereae*

GENRE *Epipactis* ADANS.

Les remarques qui ont déjà été présentées au sujet des *Epipactis* sont les suivantes :

— H. Schacht [89] a constaté que l'embryon des *Epipactis* est privé de suspenseur;
 — M. Treub [136], chez l'*E. palustris*, signale également l'absence de suspenseur. Ses dessins représentant de jeunes proembryons correspondent à deux formes de tétrade, A_2 et A_1 . L'*E. latifolia* suivrait le même développement principal.

— P. Dumée [31], d'après ses observations relatives à de jeunes proembryons, considère qu'il y a un court suspenseur qui se confond avec l'embryon.

Nous avons pu constater que l'*E. atrorubens* Schult. offre dans son développement embryonnaire de nombreuses analogies avec le *Neottia*. La tétrade est en A_1 (fig. 175); les stades des quadrants (fig. 177) et des octants (fig. 184) sont les mêmes. A maturité, on retrouve le même embryon ovoïde indifférencié, mais présentant toutefois un nombre de cellules et un volume un peu plus important et constitué par participation de la totalité de la cellule-œuf.

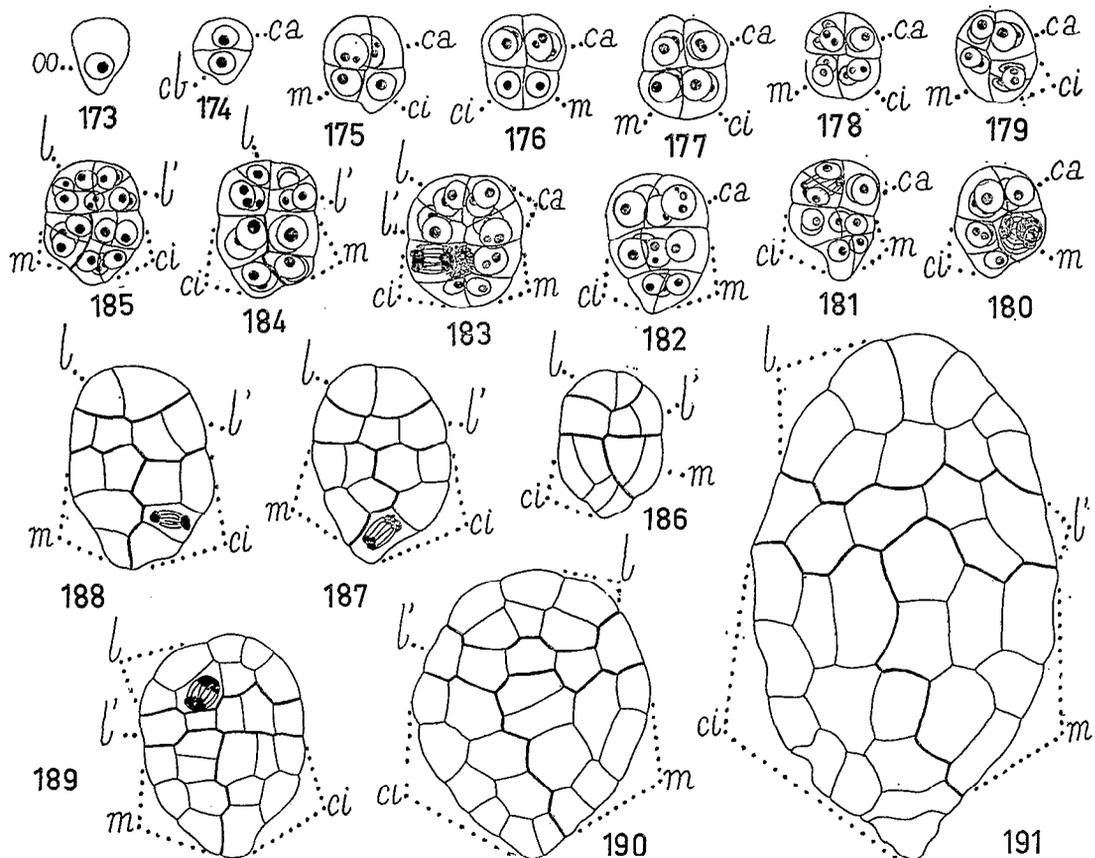


FIG. 173 à 191. — *Epipactis atrorubens* Schult.

Les principaux stades du développement de l'embryon, Gr. 300 ×.

Nous n'avons jamais rencontré de tétrade en A_2 , comme pouvaient le laisser penser certaines formes représentées par M. Treub. Nous pouvons faire à ce sujet la même remarque que pour le *Listera* quant à l'obliquité de la première paroi en *cb*, ce qui peut induire en erreur.

GENRE *Cephalanthera* RICH.

Nous ne connaissons aucune publication traitant de l'embryogénie des Céphalanthères. Par les travaux de O. Hagerup [51], cependant, nous savions que la tétrade pouvait s'y trouver sous

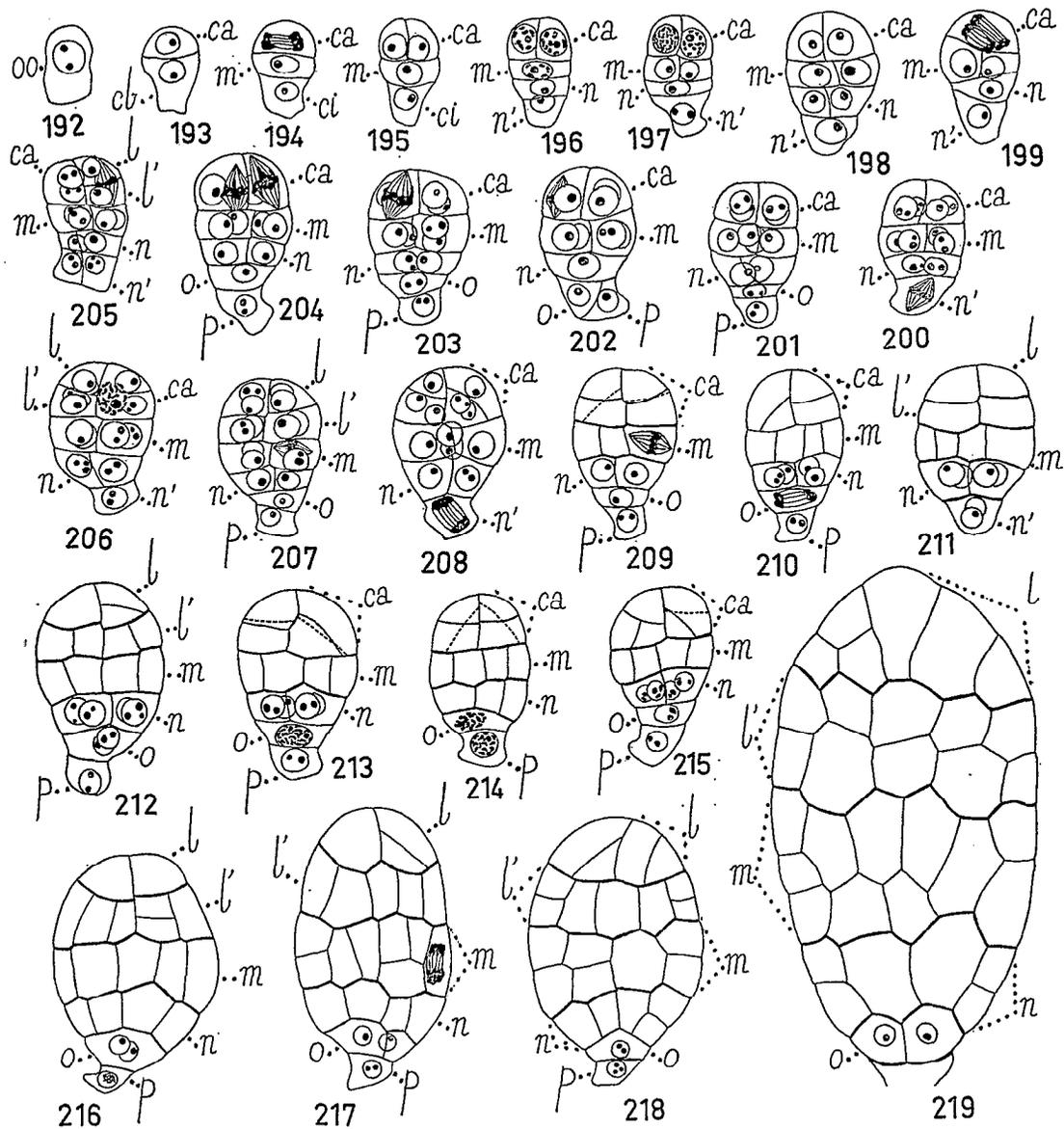


FIG. 192 à 219. — *Cephalanthera ensifolia* Rich.
Les principaux stades du développement de l'embryon, Gr. 300 x

une forme filamenteuse : l'embryon tricellulaire représenté par cet auteur étant constitué de trois cellules superposées.

Les observations que nous avons effectuées chez le *C. ensifolia* Rich. nous ont montré que l'œuf (fig. 192) se divise en deux cellules superposées *ca* et *cb* (fig. 193). La cellule apicale se divise ensuite en deux éléments juxtaposés et la cellule basale en deux blastomères superposés, *m* et *ci* : la tétrade est donc en A_2 (fig. 195). Les bipartitions des deux cellules filles de *ca* en quatre cellules quadrants, de *m* en deux cellules juxtaposées et de *ci* en deux nouvelles cellules superposées *n* et *n'* conduisent ensuite à la formation d'un proembryon octocellulaire de troisième génération, constitué de quatre étages *ca*, *m*, *n* et *n'* (fig. 199). La division de ces éléments forme, à la quatrième génération, un embryon à seize cellules comportant généralement deux étages d'octants, *l* et *l'*, un étage de quatre cellules circumaxiales en *m*, un étage de deux cellules juxtaposées en *n* et deux étages monocellulaires, *o* et *p*, dérivés de *n'*.

Mais il arrive assez souvent que les divisions, dans un ou plusieurs des quadrants, procèdent par cloisons périclines et non anticlines à direction horizontale; il se forme ainsi des éléments homologues d'octants, dont les uns seront intérieurs, les autres périphériques, au lieu d'être superposés comme de véritables octants (fig. 208 à 210, 213 à 215). Il peut également se faire que la cellule *n'* se divise longitudinalement et n'engendre pas les deux étages *o* et *p* (fig. 202, 205, 211).

Dans les octants supérieurs, *l*, les divisions sont périclines (fig. 212, 217) ou anticlines à direction verticale (fig. 218 à droite). Les divisions sont peu nombreuses et, dans la graine mûre, les quelques cellules de l'étage ont seulement augmenté de volume (fig. 219). Dans les octants inférieurs, *l'*, les divisions procèdent par cloisons longitudinales (fig. 212, 217) puis par cloisons transversales (fig. 216 à 219); elles ne constituent que deux assises cellulaires dans la graine mûre (fig. 219).

Les cellules de l'étage *m* se divisent longitudinalement (fig. 209 à 216), puis transversalement (fig. 217 à 219) et forment généralement deux assises cellulaires dans la graine mûre (fig. 219). Les éléments issus de *n* se divisent en quatre cellules circumaxiales (fig. 210 à 213) qui, après de nouvelles cloisons longitudinales (fig. 214, 216, 217) subissent quelques segmentations transversales. Quant à la cellule *o*, elle se divise une fois seulement en deux éléments juxtaposés (fig. 212, 216, 217, 219). La cellule *p* paraît ne plus devoir se segmenter et, dans la graine mûre, on la retrouve dégénérée sous une épaisse cuticule. Cependant, son noyau, tel qu'il s'observe dans la figure 214, est en prophase et laisserait supposer une prochaine division. On peut donc admettre que *p* sera constitué de deux cellules au maximum.

GENRE *Limodorum* Sw.

Aucune étude embryogénique rigoureuse de ce genre n'a été entreprise. P. Dumée [31] signale seulement la présence d'un suspenseur court, et souvent réduit à une cellule.

Le *Limodorum abortivum* Sw. présente de nombreuses ressemblances avec le *Cephalanthera ensifolia* Rich. Les lois du développement aux quatre premières générations cellulaires sont identiques (fig. 220, embryon bicellulaire, 221, tétrade, 225, stade des quadrants, 230, stade des octants), mais chez le *Limodore* les octants sont de véritables octants, il n'y a jamais d'homologues d'octants.

Le développement du blastomère *o* est beaucoup plus important : il engendre généralement deux (fig. 231, 232, 235, 236, 239, 241), puis quatre (fig. 234, 238) cellules circumaxiales; des cloisons, obliques le plus souvent, apparaissent dans ces éléments (fig. 233, 237, 242); quelquefois elles y sont longitudinales (fig. 240 à gauche) ou transversales (fig. 240 à droite). Toutefois, il peut arriver que la cellule *o* forme d'abord deux éléments séparés par une cloison oblique (fig. 243). L'embryon dans la graine mûre est constitué par un nombre de cellules beaucoup plus important. Ce sont les étages *l*, *n* et *o* qui ont été le siège de divisions cellulaires plus nombreuses.

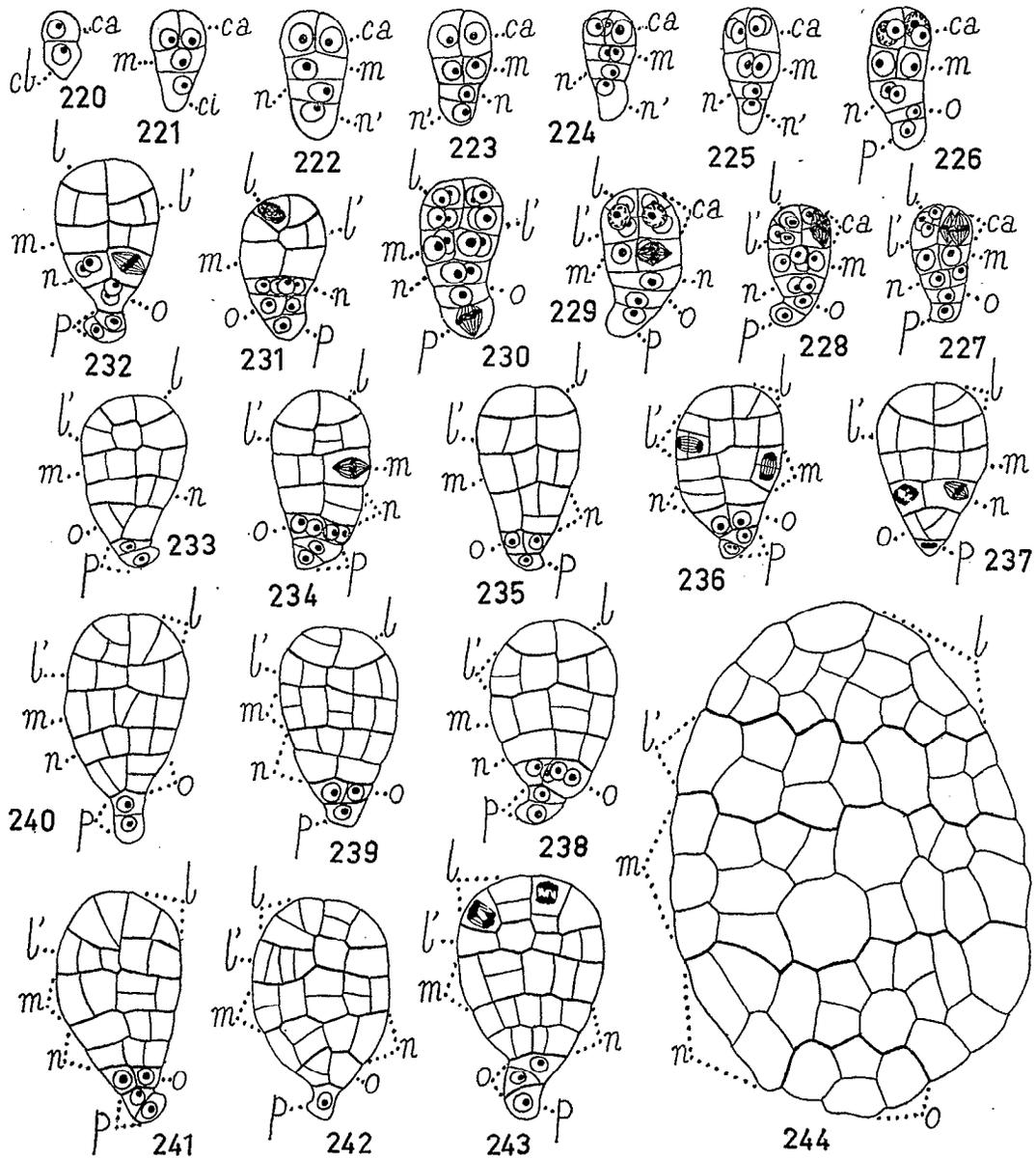


FIG. 220 à 244. — *Limodorum abortivum* Sw.
 Les principales étapes du développement de l'embryon, Gr. 300 ×.

Sous-tribu des Vanilleae

GENRE *Vanilla* Sw.

Chez le *V. planifolia* Andr. (= *V. fragrans* (Salis.) Ames), B. G. L. Swamy 129] a seulement étudié quelques stades du développement embryonnaire. Ses observations ne dépassent pas le stade des octants, à la suite duquel l'embryon fournirait un massif ovoïde indifférencié ; l'auteur.

d'autre part, donne une figure indiquant qu'il se formerait deux sortes de tétrades. Une étude rigoureuse de la segmentation embryonnaire se révélait donc utile.

Cette étude nous a montré qu'il n'y avait qu'une sorte de tétrade, une tétrade en T de la catégorie A₂ (fig. 247); que les quadrants sont des cellules circumaxiales (fig. 250), et que les

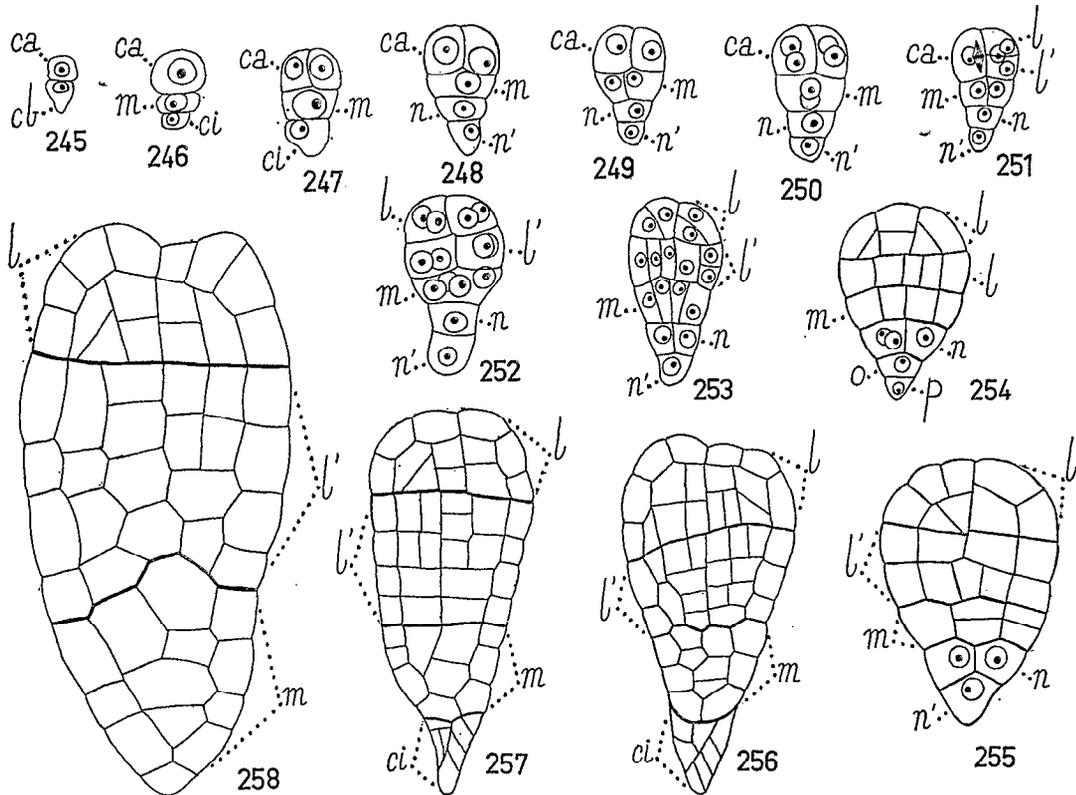


FIG. 245 à 258. — *Vanilla fragrans* (Salis.) Ames.

Les principaux termes du développement de l'embryon, Gr. 700 × pour les figures 245 à 255, Gr. 470 × pour les figures 256 à 258.

octants se répartissent en deux étages (fig. 252). Au stade des quadrants, les cellules *m* et *ci* se trouvent respectivement segmentées en deux blastomères juxtaposés et deux blastomères superposés, *n* et *n'*. Au stade des octants, on rencontre quatre cellules circumaxiales en *m*, mais les éléments inférieurs *n* et *n'* demeurent indivis, de sorte que, à ce moment, c'est-à-dire à la quatrième génération, le proembryon ne possède que quatorze cellules au lieu de seize.

Les deux étages d'octants *l* et *l'* et l'étage *m* se segmentent suivant les modalités déjà rencontrées ailleurs et sont à l'origine de l'embryon proprement dit. Les assises cellulaires de chacun de ces étages sont peu nombreuses (trois pour *l*, quatre pour *l'*, quatre-cinq pour *m*), mais les éléments qui les constituent ont atteint une taille considérable.

Quant aux cellules *n* et *n'*, la première se partage en deux nouveaux blastomères juxtaposés (fig. 253) et la seconde en deux blastomères superposés *o* et *p* (fig. 254); les divisions de ces éléments peuvent être variables; parfois *ci* semble se diviser obliquement. Ils engendrent une partie terminale conique qui se résorbe dans les derniers stades.

S. Krupko *et al* [63] ont représenté un embryon adulte du *V. Roscheri* semblable à celui du *V. fragrans*, dans une étude sur le sac embryonnaire de cette espèce.

Sous-tribu des SobralieaeGENRE *Sobralia* RUIZ. ET PAV.

M. Treub [136] a figuré de nombreux proembryons du *Sobralia macrantha* à divers stades de leur développement; cependant ces figures ne nous permettent pas de connaître exactement la catégorie à laquelle appartient la tétrade filamenteuse. Cet auteur indique qu'il y a un suspenseur et suivant ses propres termes, la « transition est lente entre l'embryon et le suspenseur, sans aucune démarcation ». Une ébauche de cotylédon se forme à partir du sommet du proembryon vers la fin du développement embryonnaire; l'épiderme est bien individualisé dans l'embryon parvenu à maturité.

Sous-tribu des BletilleaeGENRE *Bletilla* REICH. f.

Dans le Mémoire de N. Bernard [13] traitant de l'évolution dans la symbiose chez les Orchidées, deux embryons de *B. hyacinthina* sont représentés. L'un d'eux, n'ayant pas achevé son développement, possède un suspenseur à ramifications nombreuses et tubulaires. L'autre, adulte, n'a plus de suspenseur, mais offre l'intéressante particularité de posséder une ébauche de cotylédon.

Sous-tribu des EpipogoneaeGENRE *Epipogium* Sw.

D'après les observations de K. Afzelius [1] sur l'*E. aphyllum*, la tétrade est en A_1 .

L. Geitler [39] a également représenté une tétrade en A_1 chez cette espèce et quelques jeunes proembryons qui en dérivent. De plus, il figure un embryon à quatre étages monocellulaires qui laisseraient supposer que la tétrade peut également se rencontrer sous la forme C_2 , de même que quelques formes qui en sont issues; mais on a déjà vu, à propos du *Listera* ou de l'*Epipactis*, que la forte oblicité d'une cloison pouvait induire en erreur et faire conclure à l'état superposé et non juxtaposé d'éléments cellulaires. Il faut donc être très prudent dans l'estimation de la forme des tétrades.

L'embryon paraît devoir se constituer entièrement aux dépens de la cellule-œuf.

Sous-tribu des CranichideaeGENRE *Prescottia* LINDL.

Les quelques observations que nous avons pu faire sur le *P. micrantha* Lindl. sont insuffisantes pour que nous puissions déterminer les lois du développement de cette espèce. On peut seulement noter l'absence de suspenseur et l'aspect général du proembryon rappelant celui du *Manniella* par sa forme allongée et par les importantes dimensions de ses blastomères inférieurs.

Sous-tribu des SpirantheaeGENRE *Spiranthes* L. C. RICH.

Plusieurs études ont été entreprises dans le genre *Spiranthes* :

— Chez le *S. annua*, R. G. Leavitt [65] souligne une différence de composition entre les embryons sexués et les embryons adventifs : ces derniers ne possèdent pas la légère protubérance qui servirait de suspenseur aux embryons sexués.

— Chez le *S. australis* Lindl, P. Baranov [3] représente un jeune proembryon tricellulaire dont les éléments sont superposés; la tétrade paraît donc devoir être filamenteuse. Un stade moyen à quatre étages laisse penser qu'il ne se forme pas de suspenseur.

— Chez le *S. cernua*, B. G. L. Swamy [130] constate que le zygote participe en totalité à la formation de l'embryon; le stade quadricellulaire qu'il représente correspond à une tétrade en A_2 . Les jeunes proembryons adventifs sont filamenteux, la tétrade serait également en A_2 chez les représentants non sexués.

— Chez le *S. australis* Lindl., d'après les figures données par P. Maheswari et S. Narayaswami [70], la tétrade est en A_2 , l'embryon paraît provenir de la totalité de l'œuf.

Nous avons étudié l'embryogenèse du *S. autumnalis* RICH., mais nous n'avons pas pu généraliser les résultats précédents relatifs à la forme de la tétrade chez les *Spiranthes*. En effet, la tétrade du *S. autumnalis* est très nettement en A_1 (fig. 260). A ce point de vue, cette espèce res-

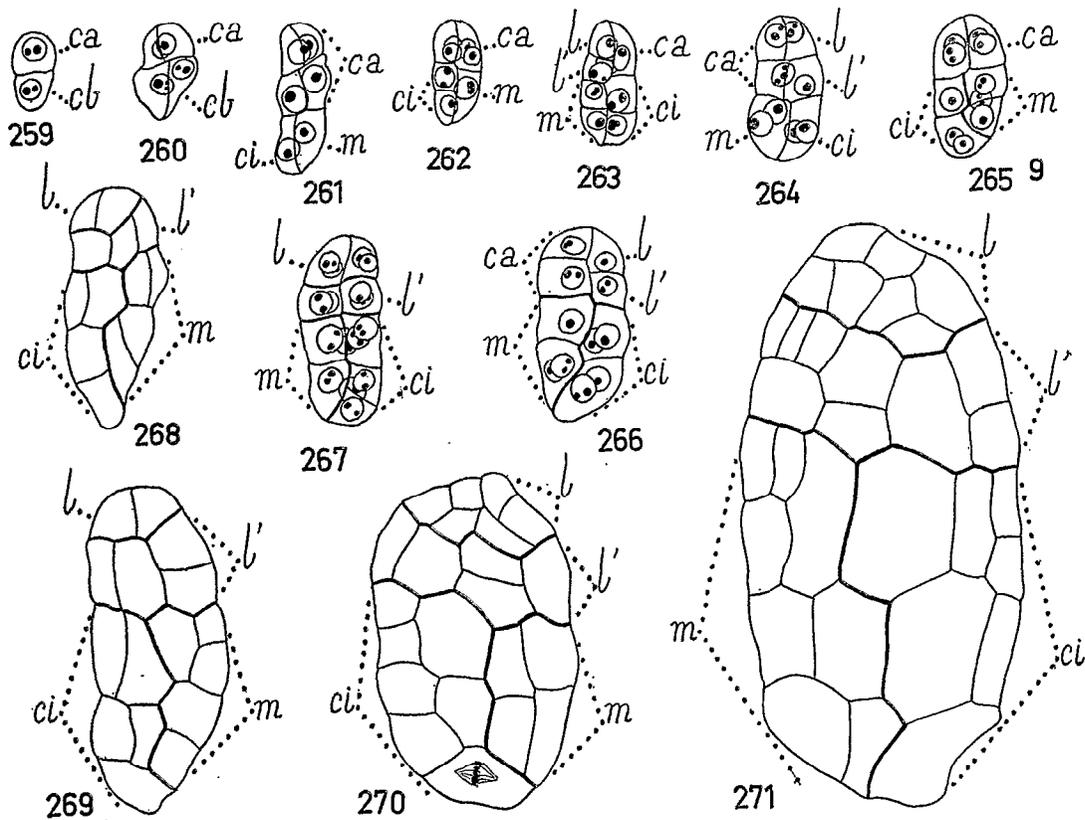


FIG. 259 à 271. — *Spiranthes autumnalis* Rich.
Les principaux stades du développement de l'embryon, Gr. 300 ×.

semble au *Listera* et au *Neottia*, mais elle en diffère énormément, à la troisième génération, par son irrégularité dans la disposition des quadrants. En effet, les quadrants peuvent être constitués par deux dyades superposées (fig. 261, 264) ou quatre cellules circumaxiales (fig. 262, 265), moins souvent par des éléments disposés en tétraèdre (fig. 263). Pendant ce stade des quadrants, les éléments inférieurs du proembryon, *m* et *ci*, peuvent se trouver cloisonnés chacun par une paroi transversale (fig. 263) ou par une paroi longitudinale (fig. 264). L'embryon adulte est indifférencié, ovoïde, la taille des cellules profondes en *m* et en *ci* est exceptionnellement grande (fig. 271).

Sous-tribu des Manniellae

GENRE *Manniella* REICH. f.

La tétrade du *M. Gustavi* Reich. f. est en A_2 (fig. 274); les quadrants sont groupés sur un même plan et à ce stade l'embryon est normalement octocellulaire; *m* est formé de deux cellules juxtaposées et *ci* de deux cellules superposées *n* et *n'* (fig. 276). Au stade des octants, l'embryon continue à se diviser normalement; il est constitué de cinq étages : deux étages d'octants *l* et *l'*,

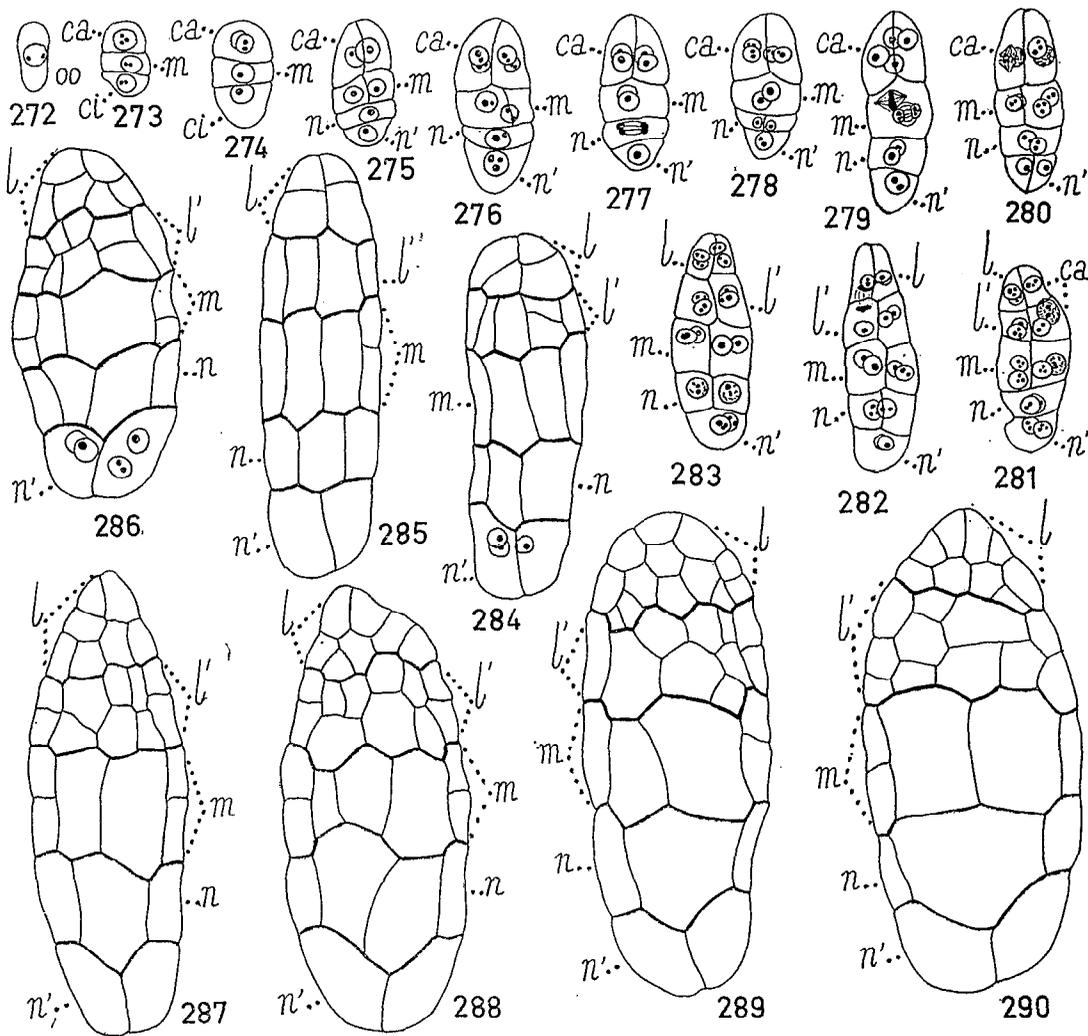
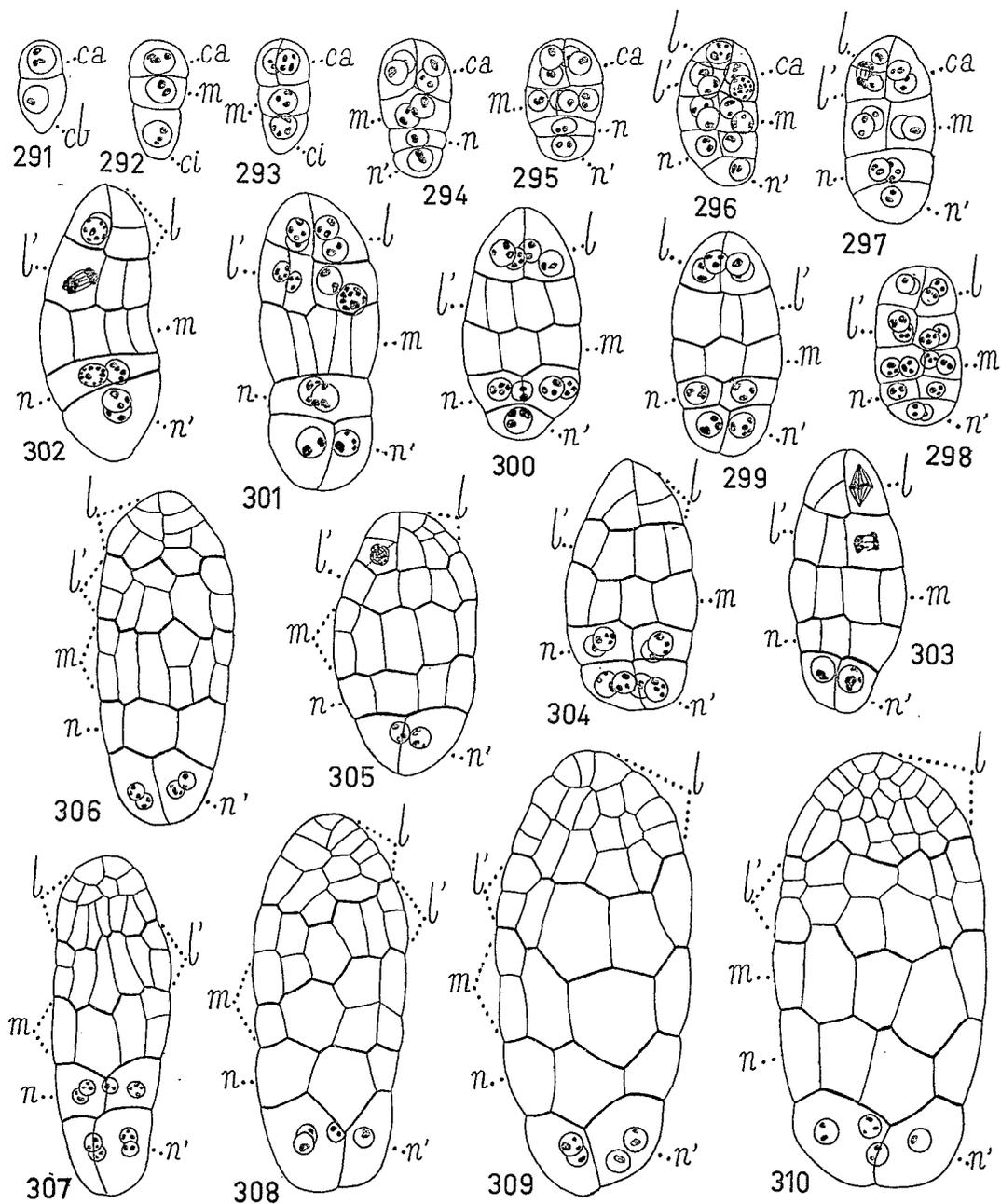


FIG. 272 à 290. — *Manniella Gustavi* Reich. f.
Les principaux termes du développement de l'embryon, Gr. 300 ×.

un étage de quatre cellules en *m*, deux étages de deux cellules en *n* et en *n'* (fig. 283). Après ce stade, la segmentation est plus active en *l* et *l'*; ces deux étages arrivent en effet à constituer dans la graine mûre, deux-trois couches cellulaires chacun. Les étages *m* et *n* subissent de très rares divisions et *n'* ne semble plus devoir se segmenter (fig. 290). L'embryon parvenu à maturité est ainsi très rudimentaire; on peut noter l'accroissement exceptionnel qu'ont acquis les cellules intérieures de *m* et de *n* et les cellules de *n'*.

*Sous-tribu des Physureae*GENRE *Goodyera* R. BR.

R. G. Leavitt [66], au cours de ses études sur l'embryologie des Orchidées de la Nouvelle-Angleterre, a constaté que les *G. tessellata* et *G. pubescens* ne semblaient pas avoir de suspenseur.

FIG. 291 à 310. — *Goodyera repens* R. Br.

Les principales étapes du développement de l'embryon, Gr. 430 × pour les figures 291 à 308, Gr. 300 × pour les figures 309 et 310.

Il pense que la cellule « terminale » (*cb* pour nous) du jeune proembryon bicellulaire, qui illustre son exposé, représente sans doute le suspenseur mais forme cependant « une partie permanente de l'embryon » proprement dit. Les embryons dans la graine mûre ont une forme globuleuse et ne présentent pas de trace de suspenseur.

Les observations embryonnaires que nous avons effectuées chez le *G. repens* R. Br. nous ont révélé que le développement embryonnaire de cette espèce était identique à celui du *Manniella* aux quatre premières générations cellulaires : tétrade (fig. 293), stade des quadrants (fig. 294), stade des octants (fig. 298). A maturité (fig. 310), l'embryon comprend un étage *l* à cellules de petites dimensions et relativement nombreuses constituant cinq assises cellulaires; l'étage *l'* représenté par deux couches de cellules de taille moyenne; les étages *m* et *n* d'une importance légèrement plus grande que chez le *Manniella* par le nombre de leurs éléments; en *n'* il n'y a que quatre cellules au maximum. Il ne se développe pas de suspenseur.

GENRE *Haemaria* LINDL.

Chez l'*H. discolor* Lindl. (= *Goodyera discolor* Ker. Gawl.), M. Treub [136] est tout de suite frappé par la présence d'un suspenseur constitué d'une seule cellule, mais qui « prend un allongement vraiment extraordinaire » et ne tarde pas à franchir le canal micropylaire. Les deux jeunes embryons qu'il a figurés semblent provenir d'une tétrade linéaire ou peut-être en A_2 . Deux autres figures représentent des proembryons plus âgés; le passage des formes jeunes aux stades plus avancés n'est pas représenté.

GENRE *Zeuxine* LINDL.

D'après la représentation que donne B. G. L. Swamy [127] de divers stades de l'embryogenèse du *Z. sulcata*, la tétrade paraît linéaire, mais nous n'assistons pas à sa formation et ne pouvons affirmer qu'elle soit réellement linéaire. Il ne semble pas qu'il se développe un suspenseur.

CONCLUSIONS

Les lois du développement chez les *Polychondreae* sont schématisées dans le tableau III. Les espèces y sont groupées et sériées suivant l'ordre d'antériorité des formes et la participation plus ou moins grande de *cb* à la construction de l'embryon proprement dit.

Toutes les espèces se rangent dans le premier groupe de la première période de la classification embryogénique; mais on peut distinguer des Proarchétypes caractérisés par leur tétrade en A_1 et des Archétypes dont la tétrade est en A_2 .

Parmi les Proarchétypes, les uns sont réguliers : *Neottia*, *Epipactis*, *Listera*; d'autres irréguliers : *Cephalanthera*.

Dans les Proarchétypes on peut décrire un grand type, celui du *Neottia*, caractérisé par un stade de troisième génération constitué de deux étages, *ca* et *cb*, de quatre cellules chacun; un stade de quatrième génération à deux étages d'octants, *l* et *l'*, deux étages en *cb* à quatre cellules chacun, formés par moitié d'éléments de *m* et de *ci*; la participation totale de l'œuf à la construction de l'embryon proprement dit.

Une variante de ce type est présentée par le *Listera* chez lequel, à la troisième génération, la paroi qui divise *ci* est toujours transversale.

Un type irrégulier, en partie superposable à celui du *Neottia*, est celui du *Spiranthes* où les quadrants affectent trois dispositions possibles et où les éléments de *cb* peuvent, outre leur disposition sur une seule assise, se répartir sur deux couches cellulaires.

Parmi les Archétypes, on peut décrire trois grands types d'après la plus ou moins grande participation de *cb* à la construction de l'embryon proprement dit.

Leur troisième génération est identique : quatre cellules quadrants en disposition circumaxiales, deux cellules juxtaposées en *m*, deux cellules superposées *n* et *n'*.

Ces types commencent à différer entre eux à partir de la troisième génération.

Première génération	Deuxième génération (stade de la tétrade)	Troisième génération (stade des quadrants)	Quatrième génération (stade des octants)	Embryon à maturité	Espèces	Sous-tribus
				ca + cb	Neottia Nigus - avis Epipactis atrorubens	Listereae Cephalanthereae
					Listera ovata	Listereae
					Spiranthes autumnalis	Spirantheae
				ca + m + n + o	Manniella Gustavi Goodyera repens	Manniellae Physaceae
	Limodorum abortivum		Cephalanthereae			
	Cephalanthera ensifolia		Cephalanthereae			
	ca + m		Vanilla fragrans		Vanilleae	

TABLEAU VIII. — Les principaux caractères embryogéniques des *Polychondreae*.

Le type du *Manniella* est, de plus, caractérisé par deux étages d'octants formés à partir de *ca*; quatre cellules circumaxiales en *m*; deux cellules juxtaposées en *n*; deux cellules juxtaposées en *n'*; la participation totale de l'œuf dans la constitution de l'embryon proprement dit.

Le type du *Limodorum* présente à la quatrième génération cellulaire :

Deux étages d'octants provenant de la segmentation des quadrants formés en *ca*, quatre cellules circumaxiales en *m*, deux cellules juxtaposées en *n*, deux cellules superposées *o* et *p*.

L'embryon proprement dit se forme aux dépens de *l*, *l'*, *m*, *n* et *o*; c'est-à-dire de *ca* et d'une partie de *cb*.

Le *Cephalanthera* constitue un type irrégulier rattaché à celui du Limodore; il présente, en effet, en plus des octants réguliers, des éléments homologues d'octants.

Le type du *Vanilla* se caractérise à la quatrième génération par deux étages d'octants originaires de *ca*; quatre cellules circumaxiales en *m*; deux cellules *n* et *n'* superposées; un embryon proprement dit formé par *l*, *l'* et *m*.

Il est assez difficile de classer les espèces de cette tribu qui ont été étudiées par d'autres chercheurs dans le tableau récapitulatif établi pour les espèces que nous avons étudiées, car les détails de leur embryogenèse y sont insuffisants. Il n'est pas toujours possible d'établir à l'aide de ces données si on est en présence de types réguliers ou non. On peut toutefois classer dans les Proarchétypes les *Epipactis* (*Cephalanthereae*) et l'*Epipogium aphyllum* (*Epipogoneae*); dans les Archétypes, le *Sobralia macrantha* (*Sobralieae*), les *Spiranthes* (*Spirantheae*), l'*Haemaria discolor*, (*Physureae*), le *Zeuxine sulcata* (*Physureae*).

Les *Epipactis* doivent répondre à un type régulier, celui du *Neottia*.

L'*Epipogium* est peut-être une espèce irrégulière qui se range de toutes façons dans le groupe du *Neottia*.

Les *Spiranthes* sont un genre probablement irrégulier : nous avons démontré que le *Spiranthe* d'automne présentait une certaine irrégularité dans son développement et l'on verra plus loin, à propos des *Epidendrum* ou des *Eulophia*, que l'irrégularité semble affecter tout un genre.

Le *Sobralia* et l'*Haemaria*, par leur suspenseur, sont exclus du type du *Manniella*; mais nous ne pouvons nous rendre compte si ces espèces trouvent leur place auprès d'espèces-types ou si elles constituent de nouveaux types bien individualisés.

Le *Zeuxine sulcata* (*Physureae*) par sa tétrade en A_2 et son embryon privé de suspenseur prend place à côté du *Manniella*, mais nous ne savons pas si l'espèce est régulière ou non.

Série des ACRANTHAE

TRIBU DES KEROSPHEREAE

Sous-tribu des Pleurothallideae

GENRE *Masdevallia* RUIZ ET PAVAN.

Le *Masdevallia Veitchiana* Reich. présente une tétrade en A_2 (fig. 313). Les quadrants sont toujours répartis sur deux étages en deux dyades superposées (fig. 315); la taille des noyaux des cellules des étages *l* et *l'* démontre bien leur origine à partir de blastomères ainsi disposés. Les octants qui résultent de la segmentation transversale des quadrants forment les deux étages *l* et *l'* (fig. 318).

Durant toute cette période, au cours de laquelle, à partir de la tétrade, se sont formés, d'abord les quadrants, ensuite les octants, les cellules *m* et *ci* sont demeurées indivises; elles vont d'ailleurs rester dans cet état jusqu'à la fin du développement embryonnaire, à quelques rares exceptions près cependant, la cellule *m* pouvant, en effet, donner parfois naissance à deux blastomères juxtaposés (fig. 324, 326); ces cellules s'accroissent toutefois au cours du développement du proembryon dont elles constituent le suspenseur *sensu lato*. Le blastomère *ci* disparaîtra ensuite au cours de la maturation de la graine.

Les premiers cloisonnements des octants supérieurs, *l*, paraissent toujours devoir être transversaux (fig. 319 à 325), si bien qu'on assiste à la séparation de *l* en deux nouveaux étages : un étage supérieur où les premières divisions sont soit transversales (fig. 327), soit tangentielles (fig. 326, 330, 331), suivies d'autres divisions transversales et longitudinales (fig. 332, 334); un étage inférieur avec segmentations transversales et longitudinales (fig. 322, 324 à 334).

Les octants inférieurs, *l'*, procèdent également par divisions longitudinales et transversales, comme le démontrent les figures 319 à 334.

Le proembryon de la figure 334 est parvenu au terme de son développement intraséminal. On y constate que les cellules de l'étage *l* sont de taille très inférieure à celle des étages sous-jacents.

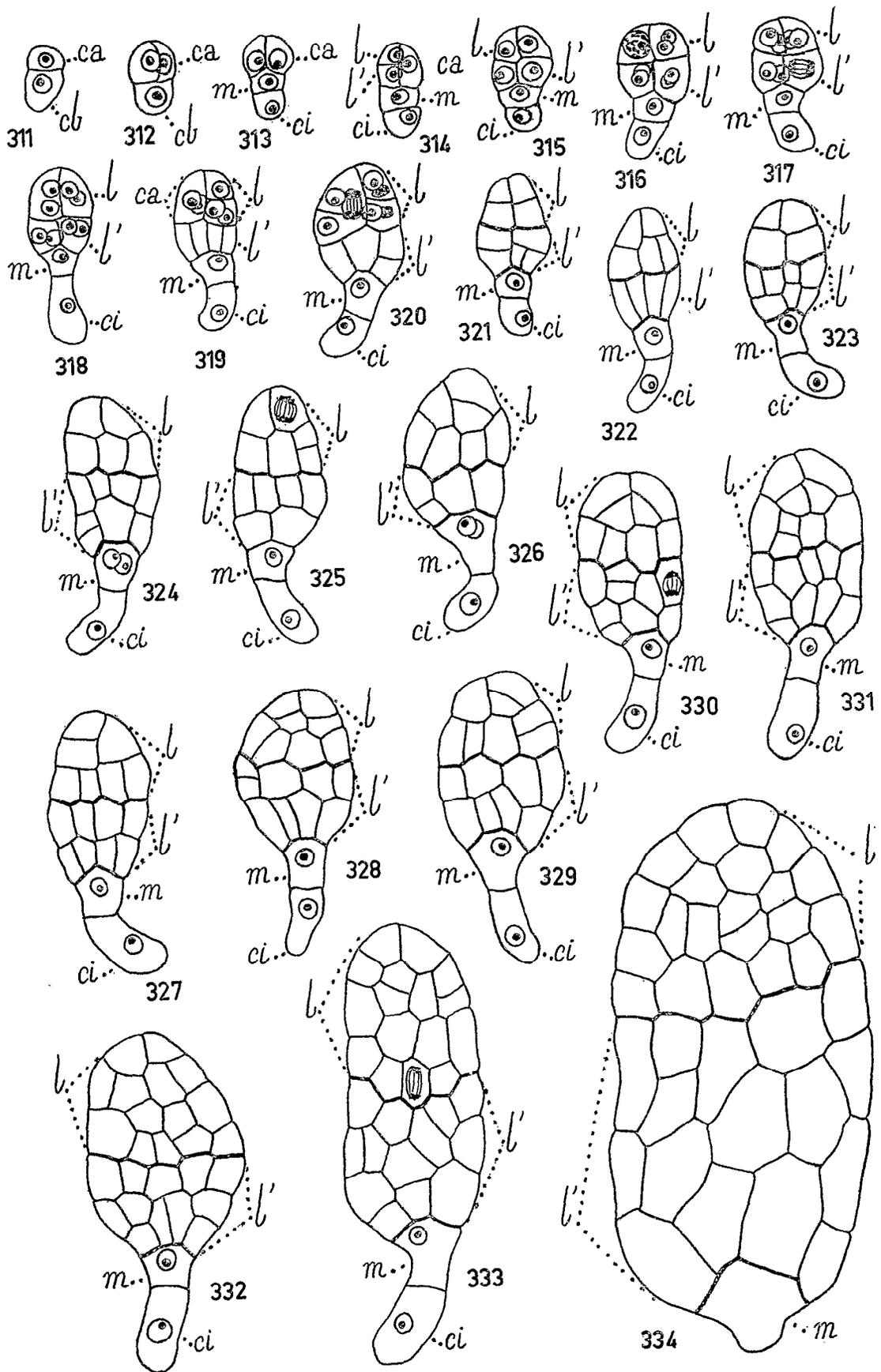


FIG. 311 à 334. — *Masdevallia Veitchiana* Reich.
 Les principaux termes du développement de l'embryon, Gr. 500 ×.

Sous-tribu des Liparideae

GENRE *Liparis* L. C. RICH.

L'embryogenèse du *L. pulverulenta* Guill. présente des caractères qui n'ont pas encore été décrits chez les *Orchidaceae*.

A partir du proembryon bicellulaire (fig. 336) il se constitue une tétrade en A_2 (fig. 339); la cellule *ca* de ce proembryon peut se segmenter avant la cellule *cb*, ou, au contraire présenter un certain retard par rapport à *cb*. Le blastomère inférieur de la tétrade, *ci*, manifeste une tendance très nette à une segmentation plus rapide que celle des blastomères *ca* et *m*; il arrive ainsi à constituer très vite un groupe de quatre cellules circumaxiales qui arrête là son développement (fig. 340 à 342).

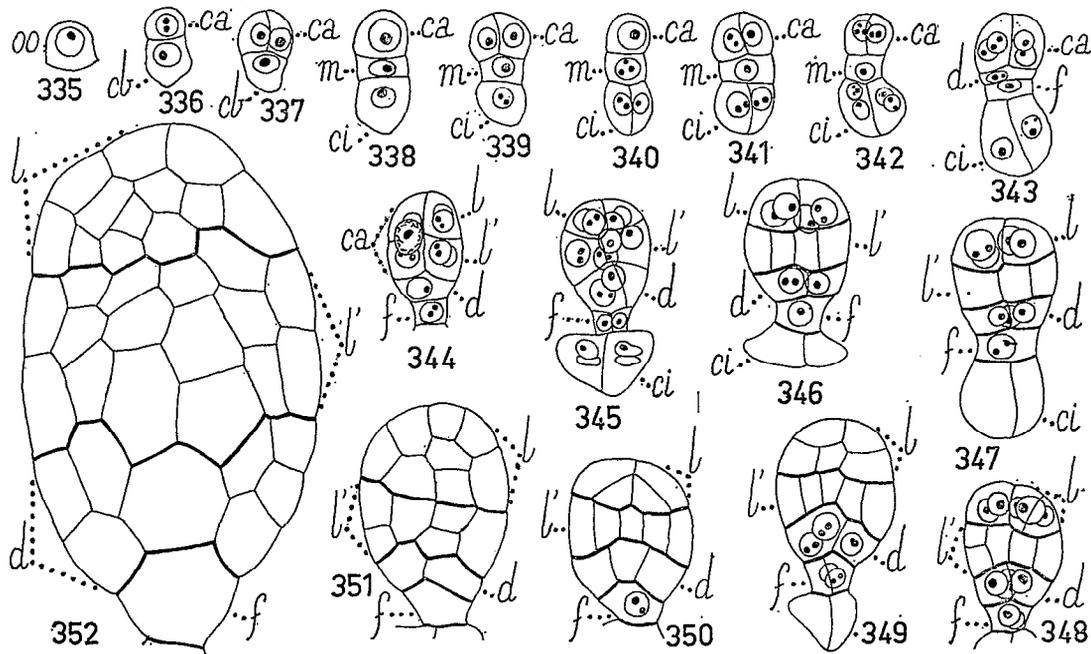


FIG. 335 à 352. — *Liparis pulverulenta* Guill.
Les principaux stades du développement de l'embryon, Gr. 500 ×.

Exceptionnellement, au stade représenté par la figure 343, l'étage *ci* est bicellulaire.

A ce stade, nous sommes donc généralement en présence de quatre cellules quadrants groupées sur un même étage *ca*, de deux éléments superposés *d* et *f* résultant de la formation d'une paroi transversale dans la cellule *m* (fig. 343), et d'un suspenseur massif originaire de la cellule inférieure de la tétrade.

A la quatrième génération les quadrants se sont cloisonnés en deux étages d'octants, *l* et *l'*; les cellules *d* et *f* se sont partagées longitudinalement; les quatre blastomères de *ci* commencent à montrer certains signes de dégénérescence (fig. 345).

La cellule *f* peut présenter un certain retard dans sa division ou peut-être même ne plus se segmenter; c'est ainsi qu'on la trouve encore indivise à des stades ultérieurs à la quatrième génération cellulaire (fig. 346, 347, 350).

Ce sont ensuite les octants inférieurs, *l'*, qui montrent les premières divisions cellulaires, longitudinales d'abord (fig. 346, 347, 349, 350), transversales ensuite (fig. 348, 351); les octants supérieurs se segmentent un peu plus tard, suivant les modalités déjà rencontrées (fig. 349 à 352).

*Sous-tribu des Coelogyneae*GENRE *Coelogyne* LINDL.

Très peu de données existent sur l'embryogénie de ce genre, puisqu'elles se limitent à la représentation d'un embryon du *C. breviscapa* par B. G. L. Swamy [133]. Ce proembryon se trouve à un stade moyen, correspondant à peu près à celui de notre figure 377 du *C. Parishii*, mais son suspenseur est constitué par une seule longue cellule.

Le *C. Parishii* Hook. présente un développement embryonnaire bien particulier. Les éléments superposés du proembryon bicellulaire prennent chacun une paroi transversale pour former une tétrade linéaire en C_2 (fig. 356), comportant les blastomères *cc*, *cd*, *m* et *ci*. Cette tétrade est une tétrade première car la cellule *cb* ne participe pas à la construction de l'embryon proprement dit, celui-ci se développant uniquement à partir de la cellule apicale. De ce fait, les lois du développement vont s'appliquer uniquement au blastomère *ca*.

Ce blastomère *ca* se divise de ce fait en deux cellules superposées *cc* et *cd*, cellules qui, se segmentant, la première longitudinalement, la seconde transversalement, constituent une tétrade seconde en A_2 , formée de trois étages, *cc*, *m* et *ci* (fig. 358).

À la troisième génération, par divisions méridiennes des deux cellules *cc*, se forment les quadrants; la cellule *m* se cloisonne en deux blastomères juxtaposés et l'élément *ci* en deux cellules superposées *n* et *n'* (fig. 362). À ce stade, l'embryon, abstraction faite de *cb*, est normalement octocellulaire et constitué de quatre étages : *cc*, *m*, *n* et *n'*.

À la quatrième génération se forment deux étages d'octants (fig. 363 à 365); les cellules issues de *m*, les blastomères *n* et *n'* demeurent indivis; à ce stade, l'embryon est ainsi composé de douze cellules réparties sur cinq étages : *l*, *l'*, *m*, *n*, *n'* et de *cb* (fig. 365).

Les divisions ultérieures des octants se font suivant les modalités rencontrées ailleurs (fig. 368 à 382). Elles ne présentent rien de particulier, si ce n'est qu'elles sont beaucoup plus nombreuses et que les octants constituent à eux seuls la majeure partie de l'embryon proprement dit; en effet l'étage *m* ne comprend, selon toute apparence, jamais plus de deux cellules et les éléments issus de *ci* et de *cb* engendrent un suspenseur *sensu stricto*.

Dans la graine mûre cet embryon est relativement important (fig. 382), les étages *l* et *l'* ayant chacun, respectivement, sept à huit et six assises cellulaires.

On peut remarquer que l'accroissement de taille des cellules de l'embryon parvenu au terme de son développement intraséminal, ne prend pas les proportions gigantesques rencontrées ailleurs chez les *Orchidaceae*.

*Sous-tribu des Laelieae*GENRE *Epidendrum* L.

Les travaux concernant le genre *Epidendrum* sont relativement nombreux.

M. Treub [136], en 1879, a représenté diverses étapes du développement du proembryon de l'*E. ciliare*. Parmi les figures qu'il en a données on remarque notamment une tétrade en A_2 ; les formes plus âgées ont un suspenseur allongé avec cellules disposées en grappe.

L. Sharp [95], en 1912, a fait quelques observations sur l'embryogenèse des *E. variegatum*, *E. verrucosum*, *E. cochleatum*. Les proembryons y sont également filamenteux.

Les travaux de B. G. L. Swamy [131], en 1948, révèlent que la tétrade est en A_2 chez *E. prismatocarpum*; l'auteur précise que la cellule que nous appelons « basale », du proembryon bicellulaire, donne naissance au suspenseur et à une faible partie de l'embryon proprement dit; la cellule apicale participe en totalité à la construction de la masse embryonnaire.

Les observations que nous avons réalisées dans ce genre ont porté sur deux espèces : les *E. vitellinum* Lindl. et *E. radicans* Pavan.

Chez l'*E. vitellinum* Lindl., la tétrade est en A_2 (fig. 384) ou en A_1 (fig. 389). Les formes provenant d'une tétrade en A_2 sont très nettement en majorité.

La suite des segmentations embryonnaires présente des irrégularités et ne peut être établie sans quelques difficultés.

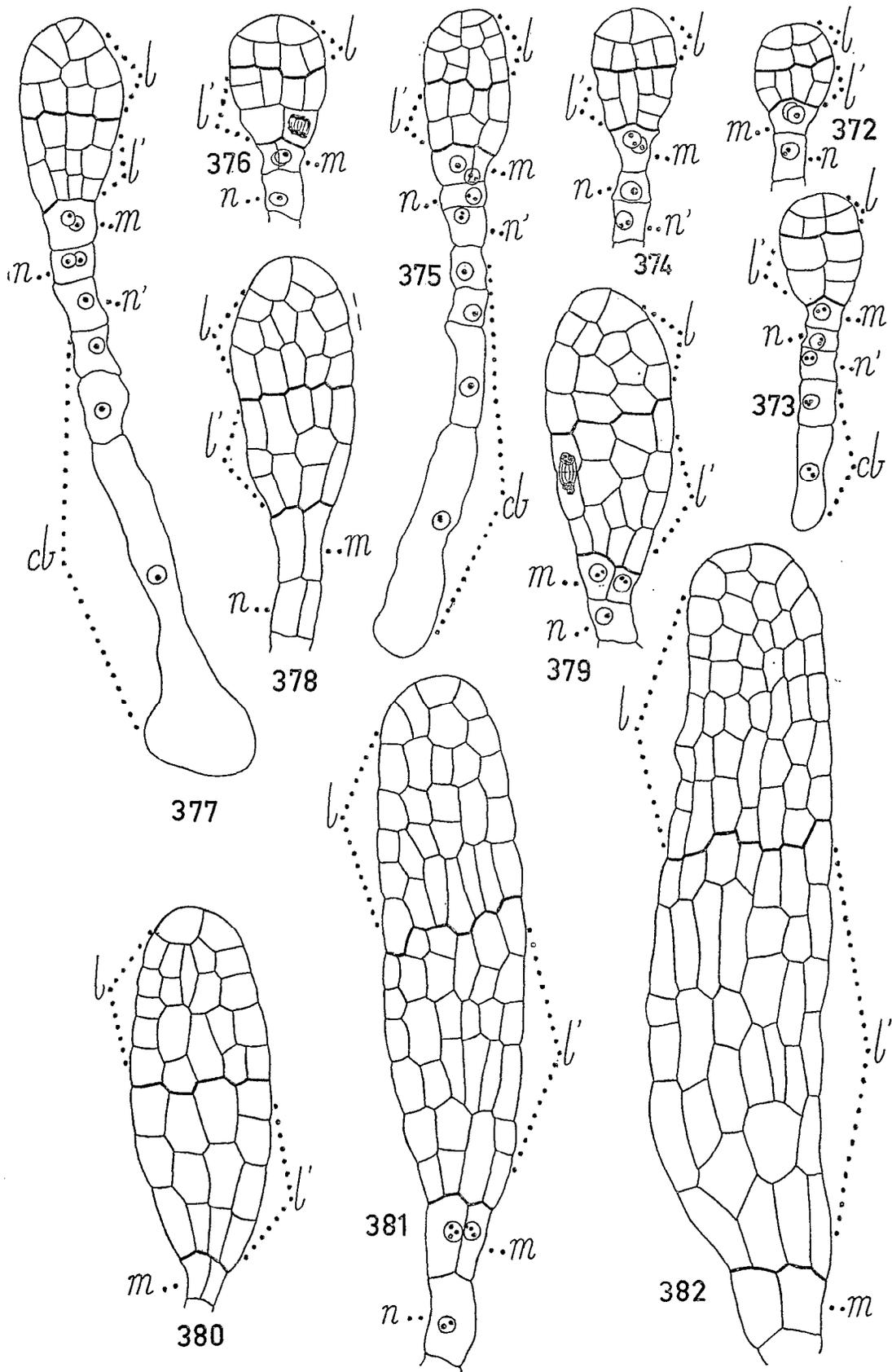


FIG. 372 à 382. — *Coelogyne Parishii* Hook.
 Les stades ultérieurs du développement de l'embryon, Gr. 500 x.

En effet, les deux éléments supérieurs de la tétrade, *ca*, peuvent engendrer quatre cellules quadrants disposées soit sur un même plan (fig. 388), soit en deux dyades superposées (fig. 387), ou encore offrir la disposition intermédiaire (fig. 391, 392, avec formes dérivées : fig. 386). La cellule *m* se segmente soit transversalement (fig. 385), soit longitudinalement (fig. 387).

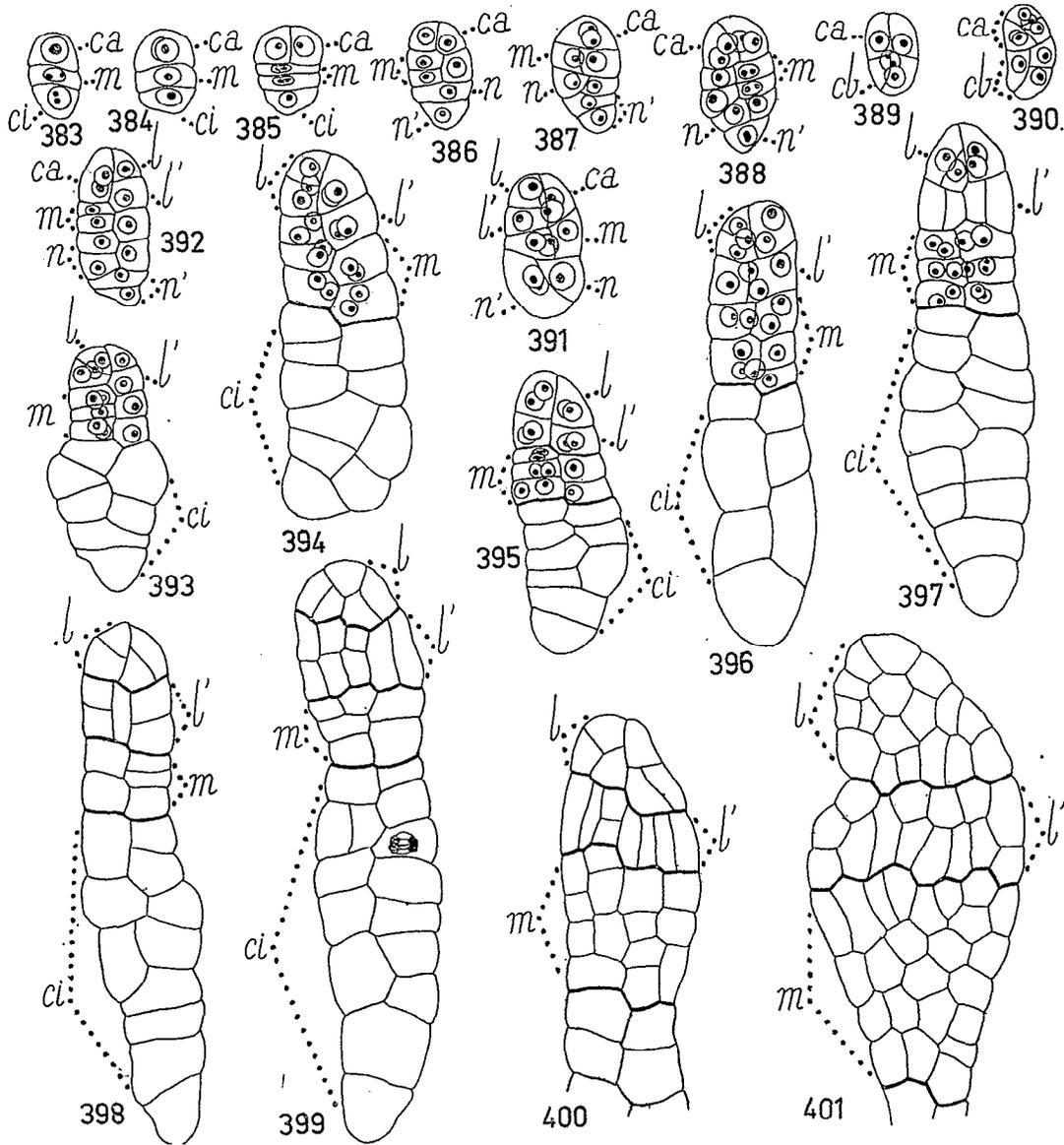


FIG. 383 à 401. — *Epidendrum vitellinum* Lindl.
Les principales étapes du développement de l'embryon, Gr. 500 x.

La cellule *ci* se divise le plus souvent par une paroi horizontale en deux éléments superposés *n* et *n'* (fig. 387), beaucoup plus rarement en deux blastomères juxtaposés (fig. 391).

Deux étages d'octants se constituent aux dépens des quadrants (fig. 391 à 394); les éléments de *m* se divisent activement, pendant ce temps, pour former une zone à deux-trois couches de cellules.

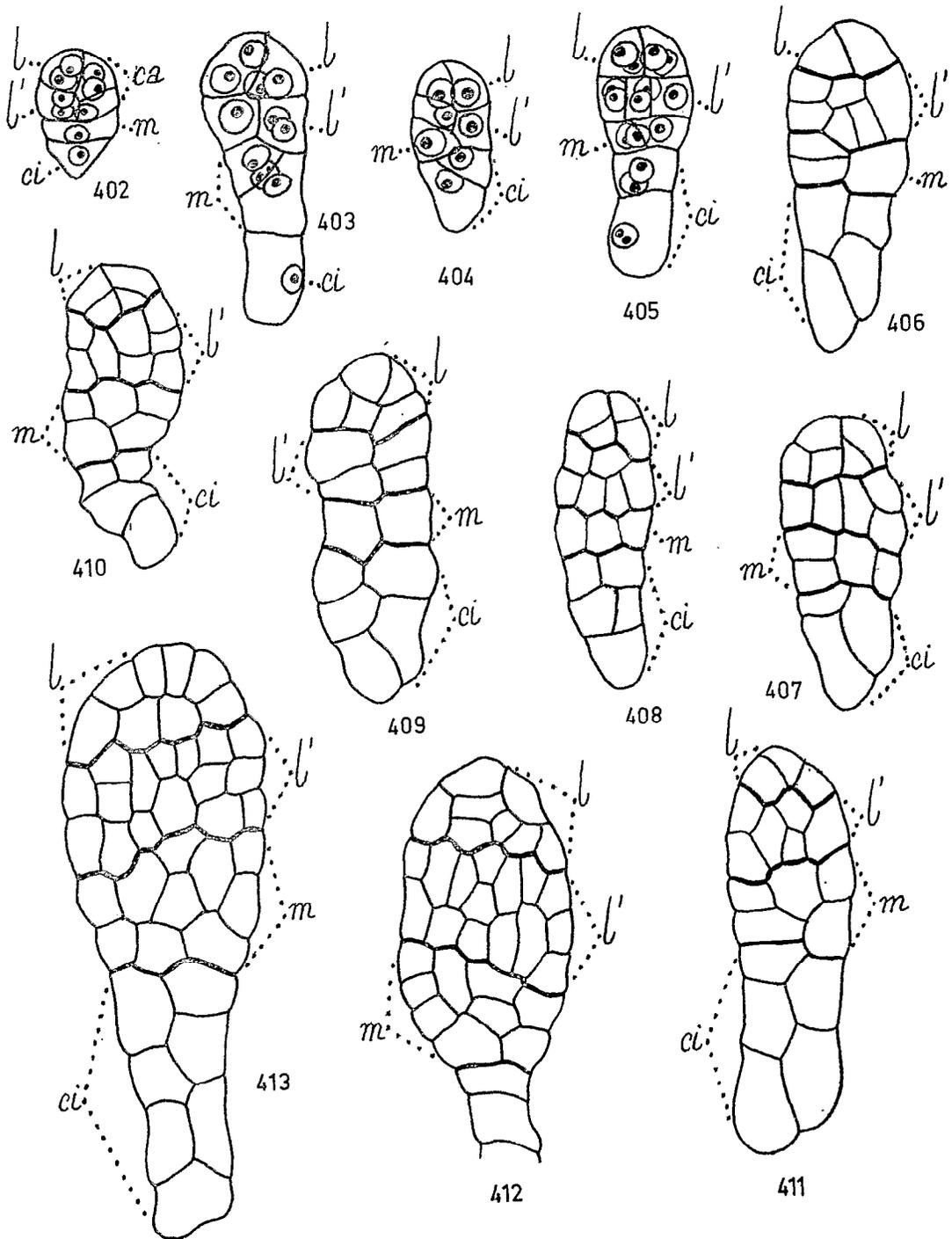
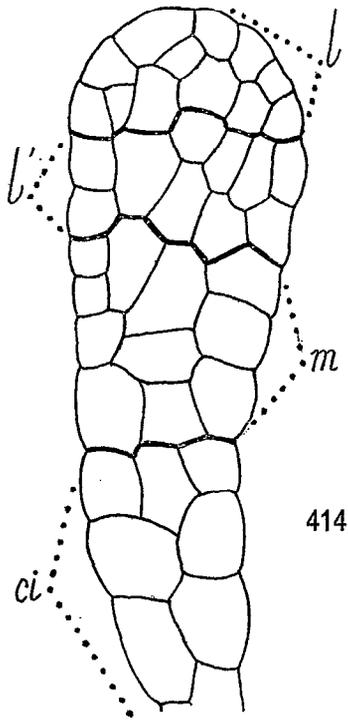
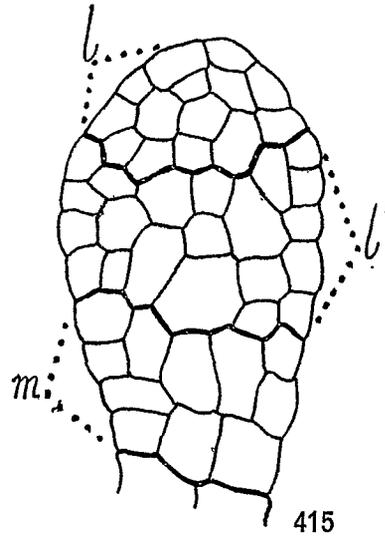


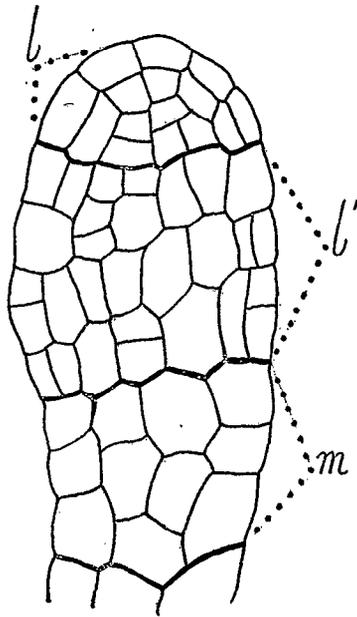
FIG. 402 à 413. — *Epidendrum radicans* Pav.
 Les premières étapes du développement de l'embryon, Gr. 500 ×.



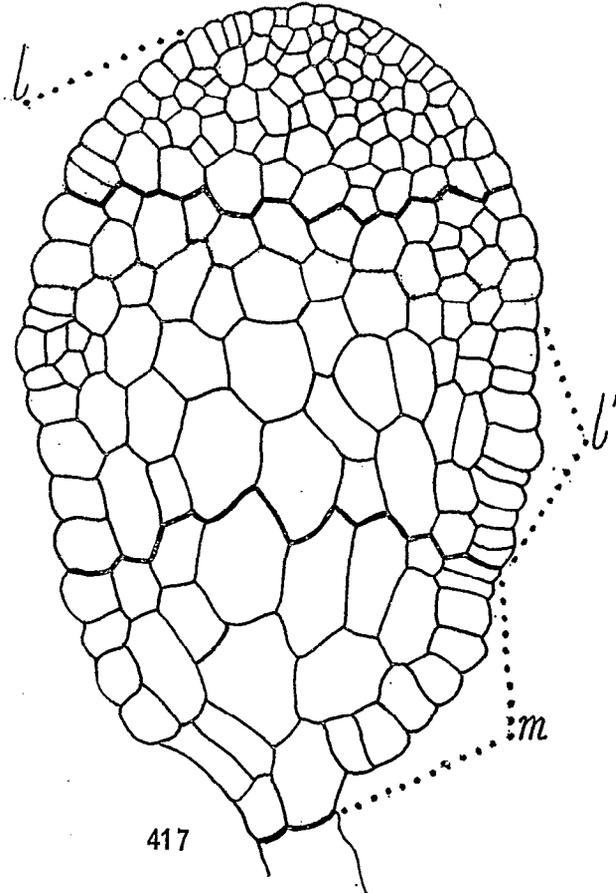
414



415



416



417

FIG. 414 à 417. — *Epidendrum radicans* Pav.

Les derniers stades du développement de l'embryon, Gr. 500 × pour les figures 414 à 416, Gr. 445 × pour la figure 417.

Les premières divisions de n et de n' sont, respectivement, longitudinales (fig. 387, 388) et transversales (fig. 387, 388, 392). Ces cellules sont à l'origine d'un suspenseur allongé, en grappe, dont la séparation entre les éléments provenant de n et ceux issus de ci , devient vite impossible à établir; la délimitation entre m et ci y est aussi assez souvent délicate à faire; nous avons uniquement représenté quelques-unes des figures dans lesquelles la limite du suspenseur proprement dit est nettement définissable.

Nous n'avons pu suivre la segmentation embryonnaire jusqu'à la maturité de la graine par suite d'insuffisance de matériel, mais nous avons pu assister à l'ébauche d'un cotylédon nettement visible (fig. 401). Ce cotylédon se différencie à partir de la totalité de l'étage l , à la suite d'un élargissement latéral des assises cellulaires sous-jacentes, c'est-à-dire de l'étage l et de la partie supérieure de l'étage m .

L'embryon de l'*E. radicans* Pavan. atteint également un état très évolué, mais celui-ci se présente sous une autre forme.

Voici quels sont, très rapidement, les principaux caractères de son embryogenèse :

D'après l'examen des jeunes formes, la tétrade serait en A_2 ; il en dériverait le proembryon de la figure 402 constitué des quatre étages, l , l' , m et ci .

La partie ci produit un suspenseur allongé, en grappe, dont le volume relatif est moindre que celui de l'*E. vitellinum* Lindl.; toutefois la limite de l'embryon proprement dit d'avec le suspenseur y est aussi délicate à établir.

Avant d'arriver au terme de son développement intraséminal, lorsque le proembryon est constitué d'environ trois couches cellulaires pour chacun des étages l , l' , m , l'activité cellulaire devient particulièrement intense; l'épiderme se différencie de plus en plus nettement, particulièrement au niveau des étages n et n' et plus tard en m (fig. 416).

Finalement, dans la graine mûre, le proembryon est assez volumineux et caractéristique : les cellules de l'étage l se sont activement divisées et les éléments cellulaires qui le composent sont de taille très petite et d'autant plus qu'ils se trouvent plus près du sommet. Leur ensemble constitue un massif méristématique très nettement individualisé. Par contre, dans les étages l' et m , les cellules les plus profondes ont acquis des dimensions importantes; les éléments de la périphérie forment un épiderme très développé.

GENRE *Cattleya* LINDL.

Nous savons seulement que, à maturité, l'embryon est pourvu d'un suspenseur semblable à celui d'un *Epidendrum*.

GENRE *Laelia* LINDL.

M. Treub [136] signale que l'évolution de l'embryon du *L. Brysiana* semble se dérouler comme chez l'*E. ciliaris*.

Sous-tribu des *Dendrobieae*

GENRE *Dendrobium* Sw.

B. G. L. Swamy [133] a fait mention de quelques caractéristiques embryologiques de plusieurs espèces de *Dendrobium* : chez le *D. barbatulum* le proembryon se développe aux dépens des deux cellules terminales du proembryon tricellulaire; la cellule inférieure constitue un volumineux suspenseur unicellulaire.

Par contre, chez les *D. microbulbon* et *D. graminifolium*, la cellule initiale du suspenseur ne prend aucun accroissement ou quelque autre modification notoire; elle persiste dans l'embryon parvenu à maturité sous forme d'une cellule distincte vacuolisée.

GENRE *Trichosma* LINDL.

Chez le *T. suavis* Lindl., P. Baranov [4] représente le proembryon tétracellulaire sous une forme en A_2 ; l'embryon adulte est pourvu d'un court suspenseur unicellulaire.

*Sous-tribu des Polystachyae*GENRE *Polystachya* JUSS.

L'espèce *P. microbambusa* Kraenzl. a fait l'objet de nos observations dans ce genre.

A partir du proembryon bicellulaire, il se développe généralement une tétrade en C_1 (fig. 422), composée de deux cellules superposées, *cc* et *cd*, issues de *ca*, et de deux cellules juxtaposées en *cb*. La suite du développement montrera qu'il s'agit en fait d'une tétrade première, une tétrade seconde s'organisant à partir des blastomères *cc* et *cd*.

Cette tétrade seconde est en A_2 (fig. 425). Il semble qu'il se constituerait également une tétrade seconde en C_2 comme le montrent les figures caractéristiques d'une telle origine, nos 427 et 428; de plus la cellule *cd* est généralement en retard dans sa première division, par rapport à *cc* (fig. 424, 426), si bien que l'on pourrait admettre que les proembryons tétracellulaires des figures 420 et 421 devraient engendrer des tétrades en C_2 . Mais le cas le plus général reste celui de la tétrade seconde en A_2 .

A partir des éléments supérieurs de *cc* se constituent des quadrants disposés soit sur un seul étage (fig. 426), soit en tétraèdre (fig. 430). Les formes issues de tétrades linéaires devraient donner des quadrants groupés en dyades superposées, mais nous n'en avons jamais rencontré, ce qui prouve, une fois de plus, la rareté de cette forme de tétrade.

A ce stade des quadrants, *m* s'est divisé en deux cellules juxtaposées (fig. 429, 430) et *ci* est demeuré indivis.

Les octants se disposent en deux étages *l* et *l'* (fig. 431, 432). L'étage *m* se trouve alors formé de quatre cellules circumaxiales et le blastomère *ci* persiste dans son état d'indivision; on le retrouve ainsi à des stades plus âgés (fig. 433, 435 à 437); il peut cependant se segmenter encore une fois (fig. 434) ou plusieurs, comme le laisse supposer l'examen de l'embryon à maturité de la graine.

Nous n'avons pu observer les stades par lesquels passe l'embryon depuis un stade moyen, semblable à celui que représente la figure 437, pour parvenir au terme de son développement. Nous avons pu toutefois délimiter les divers étages dans l'embryon mûr, tels qu'ils nous paraissent devoir l'être d'après les stades antérieurs. C'est ainsi que *ci* doit constituer un seul étage cellulaire, d'après les indications que nous fournit la figure 437, que l'étage *m* posséderait deux couches cellulaires, suivant la figure 437; l'étage *l*, deux également, d'après le proembryon représenté par la figure 435; quant à *l'*, on lui attribue le reste supérieur de l'embryon, ce qui ne paraît pas injustifié si on se rapporte à ce qui se passe le plus souvent chez les autres *Orchidaceae* où les cellules de cet étage sont plus petites et en plus grand nombre.

L'embryon parvenu au terme de son développement intraséminal (fig. 438) est particulièrement intéressant: il présente très nettement l'ébauche d'un cotylédon terminal, constitué par la totalité de *l*. Les blastomères *y* sont de petite taille et reflètent l'activité plus grande du pôle terminal.

Les cellules des parties médiane et basale de l'embryon *y* sont de taille beaucoup plus importante et traduisent la différenciation cytologique existant entre ces parties et la zone apicale. Cependant, du côté de la dépression cotylédonnaire, deux files de cellules, tout au moins les plus hautes, ont été le siège de divisions plus nombreuses; elles correspondent aux premières initiales du point végétatif de la tige.

CONCLUSIONS

De la même manière que précédemment, on peut résumer les caractères embryogéniques des *Acranthae* dans le tableau IX.

Les types *y* sont nombreux. Pour l'instant on en distingue autant que de genres examinés; les uns sont réguliers, les autres irréguliers.

Parmi les types réguliers, nous avons:

Dans le premier groupe de la classification embryogénique, deux Archétypes, celui du *Masdevallia* et celui du *Liparis*.

Le type du *Masdevallia* présente une tétrade en A_2 , deux dyades de quadrants et les cellules *m* et *ci*, demeurées encore indivises à la quatrième génération; l'embryon proprement dit est composé de *ca* + *m*.

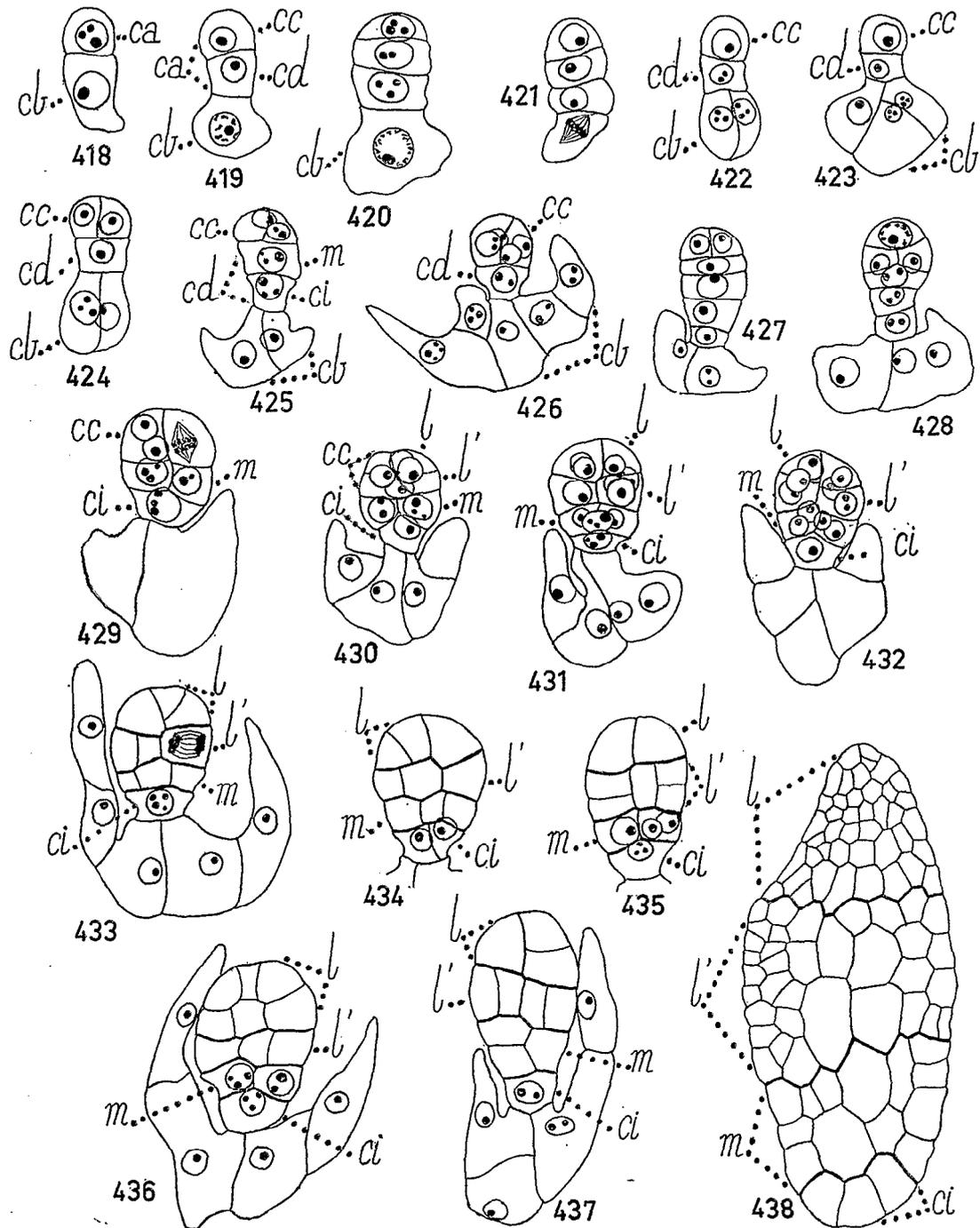


Fig. 418 à 438. — *Polystachya microbambusa* Rolfe.

Les principaux stades du développement de l'embryon, Gr. 500 × pour les figures 418 à 437, Gr. 290 × pour la figure 438.

Le type du *Liparis* offre également une tétrade en A_2 , mais la loi des nombres et celle des dispositions diffèrent aux troisième et quatrième générations cellulaires; l'embryon est, de même, composé par $ca + m$.

Dans le neuvième groupe se place le type du *Coelogyne*, avec tétrade en A_2 et embryon formé par $cc + m$.

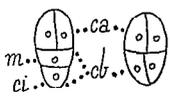
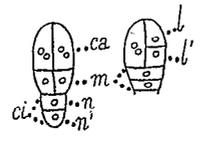
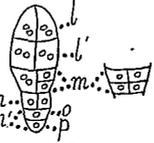
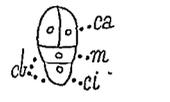
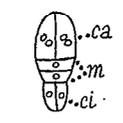
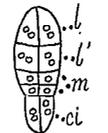
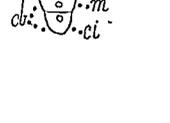
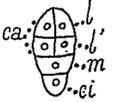
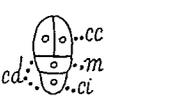
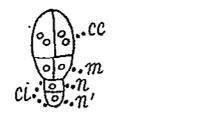
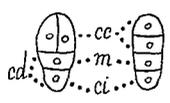
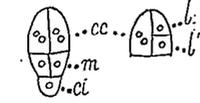
Première génération	Deuxième génération (stade de la tétrade)	Troisième génération (stade des quadrants)	Quatrième génération (stade des octants)	Embryon à maturité	Espèces	Sous tribus
				ca + m	<i>Epidendrum vitellinum</i>	Laelieae
					<i>Liparis pulverulenta</i>	Liparideae
					<i>Masdevallia Veitchiana</i>	Pleurothallideae
				cc + m	<i>Coelogyne Parishii</i>	Coelogyneae
					<i>Polystachya microbambusa</i>	Polystachyeae

TABLEAU IX. — Les principaux caractères embryogéniques des *Acranthae*.

Parmi les types irréguliers, on trouve :

Le type de l'*Epidendrum* qui se classe dans le premier groupe de la classification embryogénique et qui présente des analogies avec le *Liparis*. Ce type est irrégulier par ses deux tétrades et dans les dispositions possibles des éléments de ca et de m aux troisième et quatrième générations.

Le type du *Polystachya* dont la majorité des formes appartient au neuvième groupe et quelques-unes au seizième; ce type est, en gros, superposable ou rattachable au type régulier du *Coelogyne*.

Après avoir examiné les caractères embryogéniques de la deuxième série des *Kerosphereae*, celle des *Pleuranthae*, nous verrons s'il n'est pas possible de réduire cette hétérogénéité embryogénique. Celle-ci semble traduire dès à présent l'embarras des différents systématiciens devant l'arrangement et l'ordonnement des genres épiphytes adoptés par leurs devanciers et le besoin qu'ils ont éprouvé de les remanier.

On peut cependant remarquer que dans tous les cas l'embryon est composé de $ca + m$, qu'on arrive à cette forme à partir d'une tétrade en A_2 , sauf chez les types irréguliers où s'ajoutent quelques formes ayant des tétrades différentes.

Série des PLEURANTHEAE

GROUPE DES SYMPODIALES

Sous-tribu des *Corallorhizeae*GENRE *Aplectrum* NUTT.

R. G. Leavitt [66] signale que les embryons de l'*A. hiemale* parvenus à maturité présentent des restes de suspenseur. L'œuf ne participe donc pas en totalité à la construction de l'embryon proprement dit.

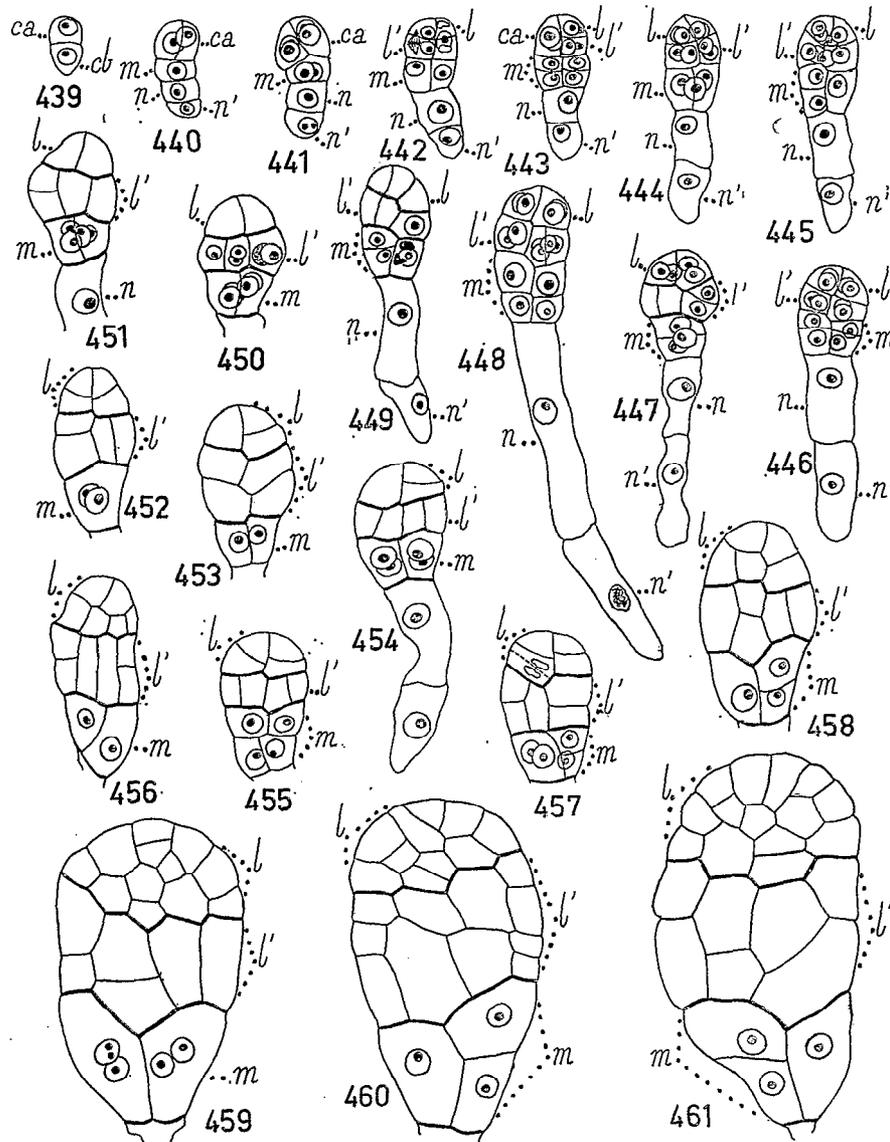


FIG. 439 à 461. — *Corallorhiza innata* R. Br.
Les principaux termes du développement de l'embryon, Gr. 300 ×.

GENRE *Corallorhiza* R. BR.

Nous retiendrons ici uniquement le travail de R. G. Leavitt [66] sur le *C. multiflora* dont l'embryon est pourvu d'un suspenseur comportant deux longues cellules.

Chez le *C. innata* R. BR., nous avons pu faire les observations suivantes :

D'après le proembryon de la figure 440, la tétrade paraît devoir être en A_2 . Les quadrants sont normalement disposés sur un seul étage (fig. 441) et les octants sur deux étages, l et l' (fig. 443 à 448).

Au stade des quadrants (fig. 441), l'étage m est composé de deux cellules juxtaposées et la cellule ci se trouve divisée en deux blastomères superposés, n et n' .

Au stade des octants, l'étage m peut être formé de deux couches de deux (fig. 446, 448), ou d'une couche de quatre cellules (fig. 450, 451); plus rarement ces éléments se disposent en tétraèdre (fig. 449, 456); n et n' constituent un suspenseur qui ne se segmentera plus par la suite, mais prendra un allongement extraordinaire. Dans la graine, l'embryon se trouve constitué par les étages l et l' , d'importance sensiblement égale, mais avec des éléments cellulaires variant énormément en nombre et en dimensions : ceux-ci sont en effet restés peu nombreux en l' , mais leurs dimensions sont devenues gigantesques. La même chose se passe également en m dont la composition ne paraît pas dépasser quatre cellules (fig. 461).

Sous-tribu des PhajaeGENRE *Calanthe* R. BR.

D'après les observations que nous avons pu effectuer chez le *C. madagascariensis* Rolfe, il semblerait qu'il y ait deux sortes de tétrade, en A_2 (fig. 466) et en C_2 (fig. 467). Il ne nous a pas été permis de suivre la segmentation embryonnaire présidant à la différenciation des quadrants et des octants. On peut toutefois identifier très nettement les divers blastomères du proembryon dépassant de peu le stade des octants, représenté par la figure 469, si on admet que les octants se forment normalement et se répartissent sur deux étages. A cet état du développement, le proembryon est composé d'une partie embryonnaire proprement dite avec trois couches de cellules correspondant aux trois étages, l , l' , m et de la cellule n ; la cellule n' commence à acquérir les caractères d'un haustorium.

Par la suite, l'étage l présente un certain retard dans ses premières divisions par rapport à l' , mais ce retard est bientôt rattrapé et même dépassé, car les divisions de l sont peu nombreuses.

L'embryon, dans la graine, est particulièrement rudimentaire; il n'offre même pas quelque différenciation histologique (fig. 474).

GENRE *Phajus* LOUR.

M. Treub [136] signale la présence d'un suspenseur unicellulaire en forme d'un « large boyau » chez le *P. Wallichii*.

D'après les renseignements tirés du travail de L. W. Sharp [95], il y aurait également un suspenseur haustorial unicellulaire chez le *P. grandifolius* Lour. La tétrade pourrait être en A_2 ou en C_2 .

GENRE *Blettia* R. BR.

On sait très peu de choses sur l'embryogenèse du genre *Blettia*. Dans le *B. Shepherdii* Hook., L. W. Sharp [95] indique que les premières divisions sont transversales; il se forme ainsi un embryon filamenteux que l'auteur figure par six cellules superposées. La tétrade à l'origine de cette forme serait en C_2 .

GENRE *Spathoglottis* BL.

B. G. L. Swamy [133] a pu observer différents états du proembryon du *S. plicata* en cours de développement. La tétrade pourrait être en C_2 , d'après les représentations qu'il en donne. Une seule cellule évolue en suspenseur volumineux, de forme tubulaire.

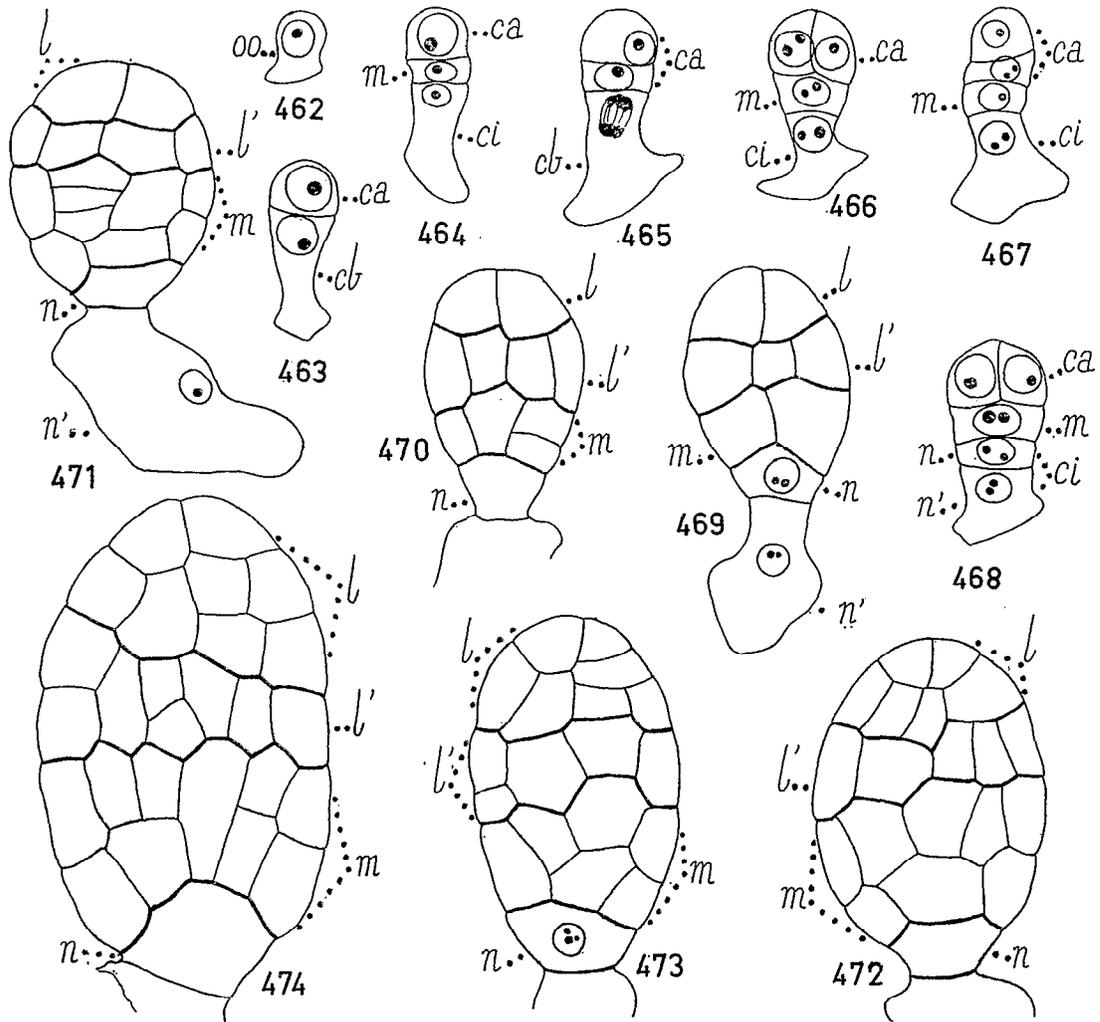


FIG. 462 à 474. — *Calanthe madagascariensis* Rolfe.
Les principaux stades du développement de l'embryon, Gr. 500 ×.

Sous-tribu des *Bulbophylleae*

GENRE *Bulbophyllum* THOU.

Dans ses derniers travaux sur l'embryogénie des *Orchidaceae*, B. G. L. Swamy [133] mentionne que l'embryon du *B. mysorensis* est pourvu d'un suspenseur se présentant sous la forme d'une longue cellule tubulaire. Ce fait d'une seule et volumineuse cellule faisant fonction de suspenseur, s'est déjà rencontré chez les *Phajeeae* avec le *Calanthe madagascariensis* Rolfe, les *Phajus*, le *Spathoglottis plicata*; mais dans ces deux derniers genres nous ne connaissons pas son origine.

Le *B. oreonastes* Reich. offre également un suspenseur haustorial unicellulaire. Il était intéressant de connaître si les modalités de la segmentation embryonnaire étaient analogues à celles connues des espèces sus-citées.

Le proembryon de première génération est formé des deux éléments superposés *ca* et *cb* (fig. 475). La tétrade est en A_2 (fig. 477). A la troisième génération par bipartition plus ou moins simultanée de ses éléments, cette tétrade produit un embryon octocellulaire comportant quatre cellules quadrants disposées sur un plan horizontal, deux cellules juxtaposées en *m* et deux éléments superposés *n* et *n'*, engendrés par *ci* (fig. 480).

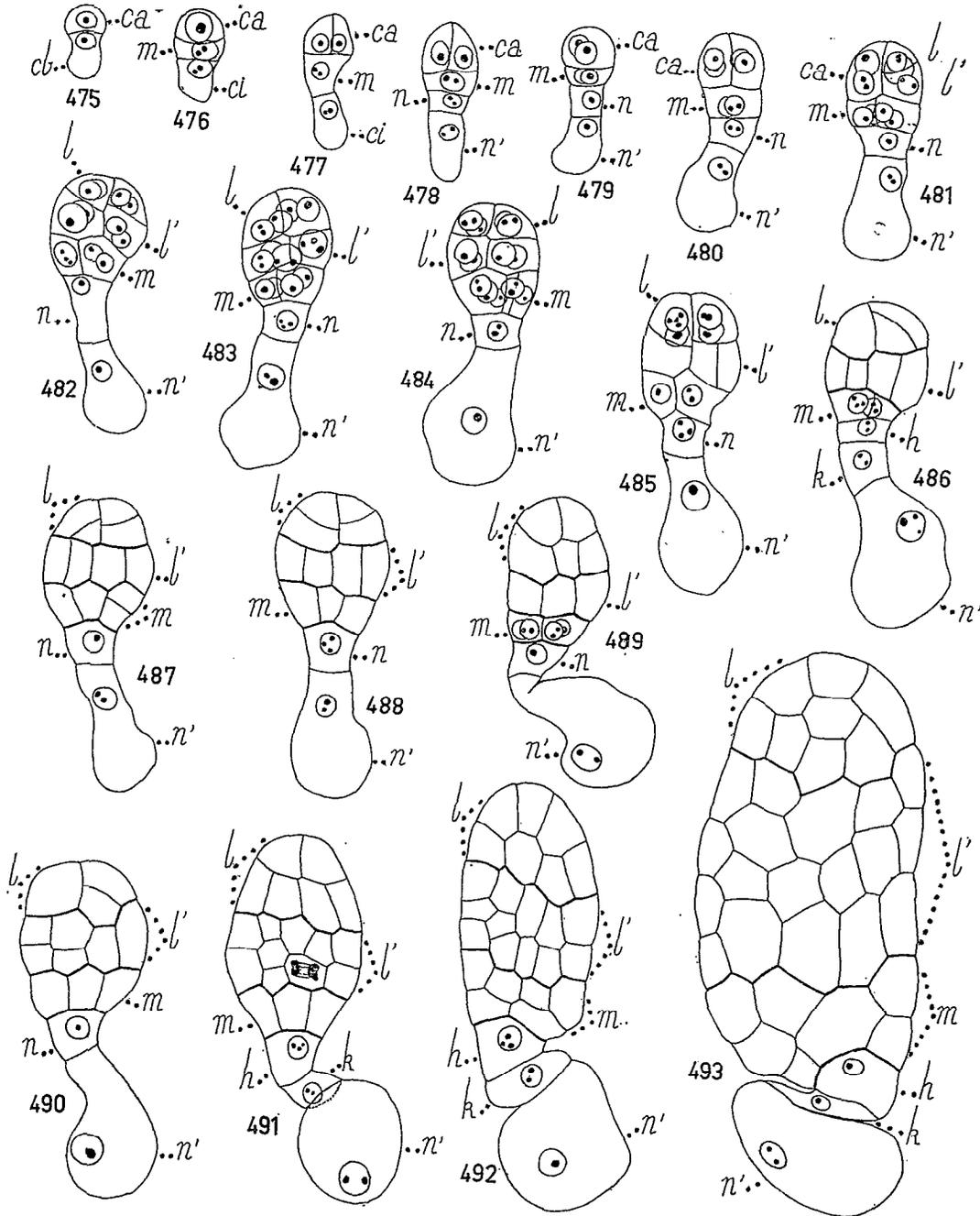


FIG. 475 à 493. — *Bulbophyllum oreonastes* Reich. f.
Les principaux stades du développement de l'embryon, Gr. 500 ×.

Par formation de cloisons anticlines à direction horizontale dans les quadrants, deux étages d'octants, *l* et *l'*, prennent naissance (fig. 481 à 483). En même temps la bipartition des éléments issus de *m* engendre quatre cellules circumaxiales (fig. 483); alors que les blastomères *n* et *n'* demeurent indivis, si bien que, à la quatrième génération, le proembryon est constitué de quatorze cellules réparties dans les cinq étages, *l*, *l'*, *m*, *n* et *n'* (fig. 483). La cellule *n'* s'est fortement accrue pendant ce temps. Les octants supérieurs, *l*, se segmentent un petit nombre de fois, suivant des modalités tout à fait classiques (fig. 486 à 493).

Quant aux octants inférieurs, *l'*, les divisions y sont un peu plus fréquentes, mais elles ne forment cependant guère plus de trois couches cellulaires au moment de la maturité des semences (fig. 493).

La segmentation de *m* engendre un groupe de quelques cellules se disposant en deux couches superposées, au maximum (fig. 487, 488, 490 à 493).

La cellule *n* qui, dès la quatrième génération, ne manifestait pas une puissance de division égale à celle des autres blastomères, ne se segmente plus qu'une seule fois, de manière transversale, le plus souvent tardivement, pour donner les deux éléments superposés *h* et *k* (fig. 486, 491 à 493). Quant à la cellule *n'*, elle ne se segmentera plus mais se transformera assez vite en une énorme vésicule haustoriale qui s'appliquera étroitement contre la paroi du sac embryonnaire.

Les cellules *k* et *n'* forment un suspenseur *sensu stricto*. L'embryon au terme de son développement n'a pu franchir un stade très rudimentaire : outre son petit nombre de cellules, celles-ci se sont fortement accrues et l'on ne rencontre pas cette certaine activité apicale constatée généralement chez les espèces de cette famille.

Sous-tribu des Cyrtopodieae

GENRE *Geodorum* JACKS.

B. G. L. Swamy [133] a constaté qu'après une première division transversale du zygote du *G. densiflorum*, le proembryon se segmentait irrégulièrement pour former une masse de quatre à dix cellules. Les cellules micropylaires acquièrent une structure tubulaire et fonctionnent comme suspenseur; le proembryon se forme à partir d'une cellule qui ne s'est pas allongée. Le jeune proembryon est filamenteux et la représentation qu'en donne l'auteur fait penser qu'il proviendrait d'une tétrade seconde en C_2 .

GENRE *Eulophia* R. BR.

Le genre a fait l'objet de quelques investigations embryologiques de la part de B. G. L. Swamy [124]. Ces recherches nous font connaître une des modalités de la polyembryonie chez les *Orchidaceae*, mais elles sont insuffisantes pour donner une idée exacte de l'embryogenèse du genre. Toutefois, elles montrent que chez les *E. epidendracea* et *E. nuda*, la cellule basale du proembryon bicellulaire engendre une série de cellules superposées (sept à dix) dont les deux-trois supérieures sont à l'origine de l'embryon proprement dit. Apparemment cette espèce semble se situer dans la deuxième période de la classification embryogénique.

Nous avons pu constater que, chez l'*E. oedoplectron* Summ., la première cloison de l'œuf est transversale et engendre les cellules superposées *ca* et *cb* (fig. 494). Chacune de ces cellules se segmente ensuite transversalement pour constituer une tétrade linéaire en C_2 , formée d'une file de quatre blastomères, *cc*, *cd*, *m* et *ci* (fig. 497). Cependant il nous est arrivé de rencontrer une tétrade en A_2 (fig. 496), mais c'est là une exception, la forme linéaire étant la plus générale. La construction de la majorité des formes s'explique, en effet, en partant d'une tétrade en C_2 .

C'est aux dépens des éléments *cc* et *cd* de cette tétrade que se constituent, par divisions longitudinales, quatre cellules quadrants disposées en deux dyades superposées (fig. 499, 501, 502).

Dans le cas de la tétrade en A_2 , les deux éléments supérieurs, juxtaposés, se partagent par une paroi verticale, méridienne, donnant naissance aux quadrants disposés dans un même plan horizontal (fig. 504); ou bien encore, l'un de ces deux éléments peut se diviser par une cloison verticale, l'autre prendre une paroi horizontale, laissant apparaître quatre quadrants disposés en tétraèdre (fig. 503, 505).

La cellule *m* se divise longitudinalement (fig. 501 à 504, 506, 508, 511, 512, 516, 517, 520 522, 523, 525), plus rarement transversalement (fig. 507, 512) tandis que la cellule *ci* engendre les deux éléments superposés *n* et *n'* (fig. 500 à 503, 507, 510, 512, 513, 515, 517, 522, 524 à 527).

C'est ainsi que l'embryon, à la troisième génération, se montre constitué de huit cellules réparties dans les étages *cc*, *cd*, *m*, *n* et *n'* (fig. 501 et 502), lorsque la tétrade est linéaire. Les autres configurations de l'embryon à la troisième génération sont représentées par les figures 503 et 504.

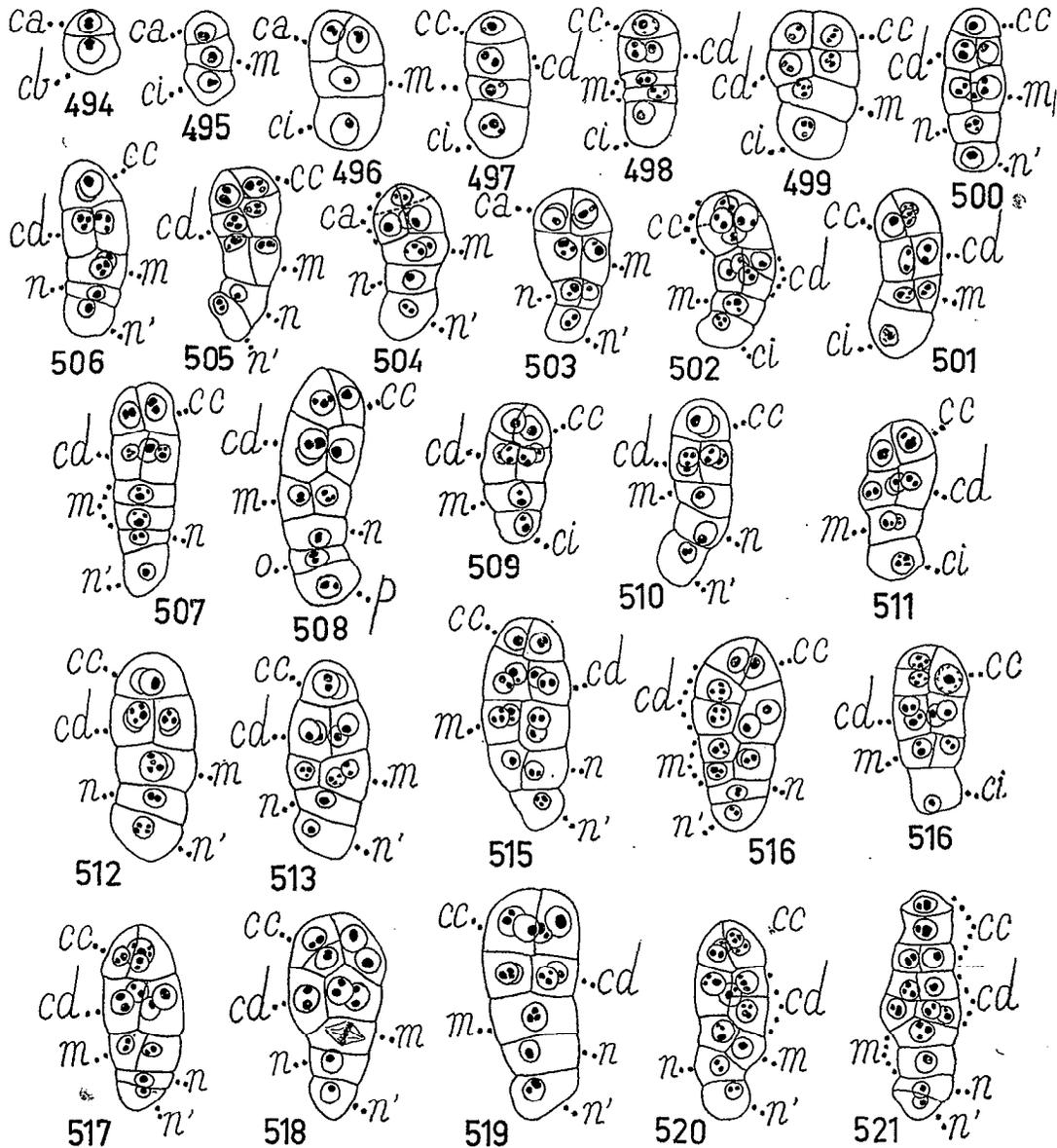


FIG. 494 à 521. — *Eulophia oedoplectron* Summ.
 Les principales étapes du développement de l'embryon, Gr. 500 x.

Les octants supérieurs peuvent être réunis sur un seul étage (fig. 419, 520, 522, à 525) ou en tétraèdre (fig. 505); de même les octants inférieurs peuvent être situés sur un seul étage (fig. 509 à 514, 516, 517, 519) ou être groupés en tétraèdre (fig. 505, 515, 520).

Quant aux cellules filles de *m*, elles peuvent demeurer indivises à ce stade des octants, ou se montrer partagées en quatre cellules circumaxiales (fig. 514) ou encore réparties en tétraèdre (fig. 515).

A ce même stade les cellules *n* et *n'* demeurent indivises.

Nous avons rencontré une forme très aberrante de quatrième génération, représentée par la figure 521. Dans ce proembryon, les octants supérieurs sont répartis sur trois étages et les octants inférieurs (l'un d'eux s'étant déjà divisé) sur deux étages comprenant chacun deux blastomères; l'étage *m* comporte deux éléments juxtaposés.

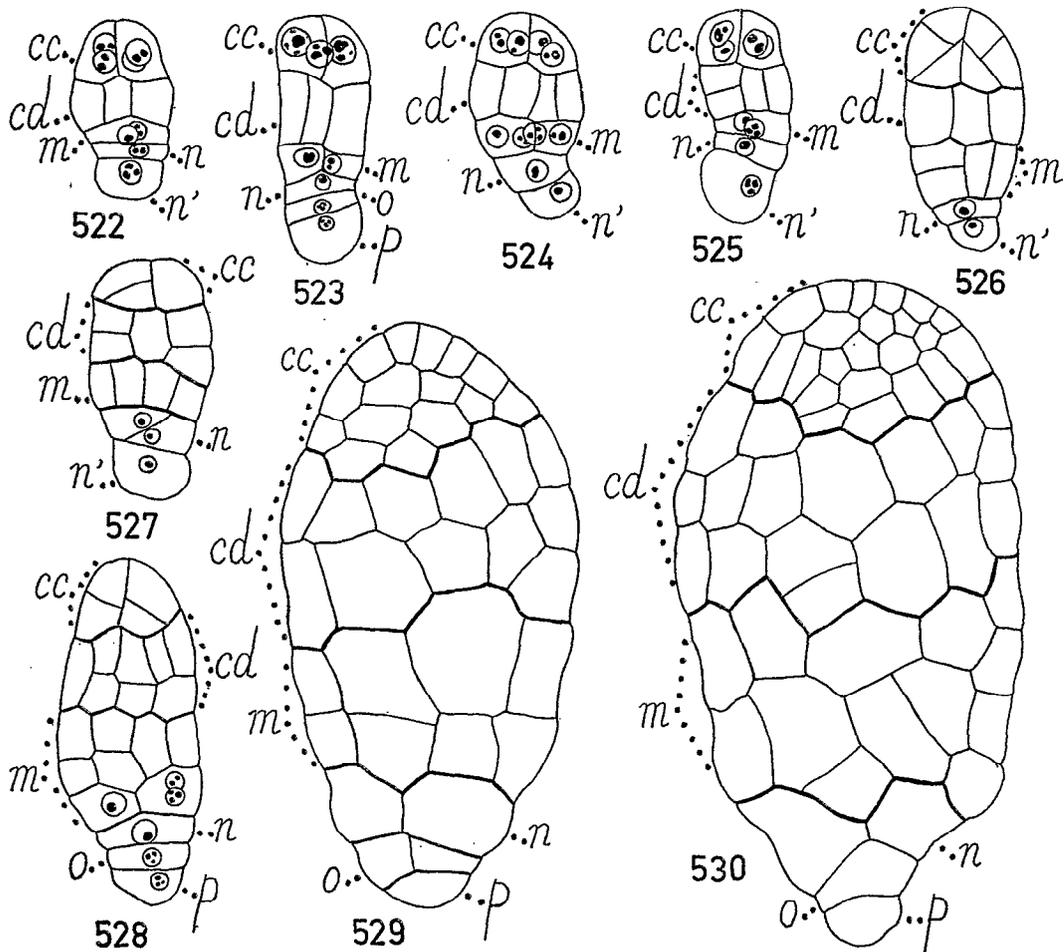


FIG. 522 à 530. — *Eulophia oedoplectron* Summ.
Les stades ultérieurs du développement de l'embryon, Gr. 500 ×.

Après la quatrième génération, la suite des segmentations est tout à fait classique et l'étage *l* se trouve composé de cellules plus nombreuses et de plus petites dimensions que celles du reste du proembryon (fig. 522 à 530).

La cellule n finit par engendrer plus ou moins tard, deux éléments juxtaposés (fig. 523, 527) et la cellule n' , les deux blastomères superposés o et p (fig. 528).

La cellule o peut parfois se segmenter longitudinalement (fig. 529).

L'ensemble de ces cellules persiste à la maturité des semences; les éléments o et p constituent un suspenseur *sensu lato*.

Chez l'*E. cucculata* Lindl., il ne nous a pas été possible, par suite d'insuffisance de matériel, de connaître comment se développait le jeune proembryon. Nous n'avons pu observer que quelques stades assez âgés seulement (fig. 531 à 533), mais ils montrent combien les caractères embryologiques peuvent différer de ceux de l'espèce précédente. En effet le suspenseur se présente, dans cette espèce, sous une forme totalement différente de celle qu'il offre chez l'*E. oedoplectron* Summ. Ce suspenseur est profondément ramifié en longs boyaux, semblables à ceux qui ont été rencontrés par B. G. L. Swamy chez les *E. epidendracea* et *E. nuda*. Ces formes font tout de suite penser à leur appartenance à la deuxième période du système embryogénique par analogie avec le *Polystachya*, mais le fait reste à démontrer.

L'embryon proprement dit semble présenter des irrégularités, principalement dans la disposition des blastomères inférieurs.

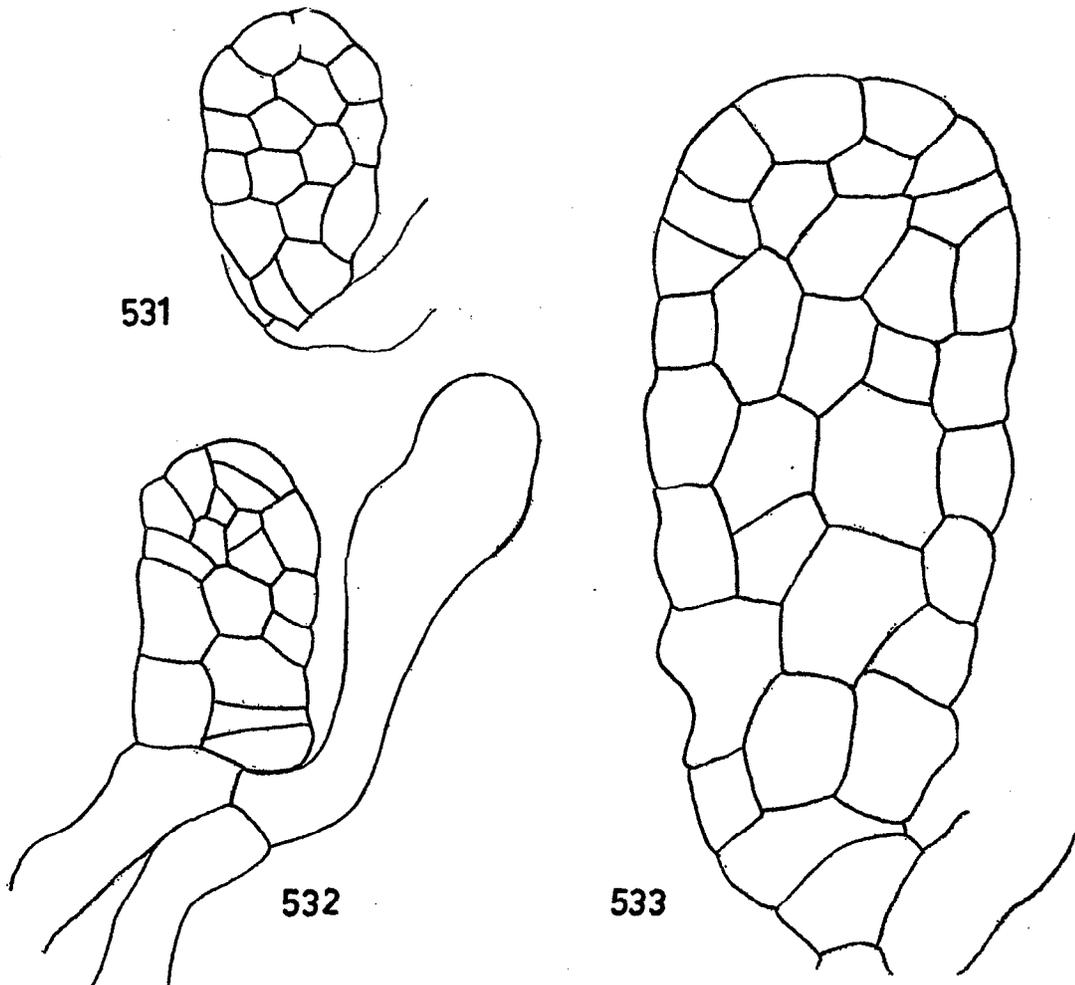


FIG. 531 à 533. — *Eulophia cucculata* Lindl.
Quelques stades caractéristiques du développement de l'embryon, Gr. 500 ×.

Sous-tribu des CymbidieaeGENRE *Cymbidium* SW.

D'après B. G. L. Swamy [126], la cellule basale de l'embryon bicellulaire du *C. bicolor* donne naissance à une masse de cinq à sept cellules qui évoluent en tubes embryonnaires. Cette espèce semble se situer dans la deuxième période de la classification embryogénique; la tétrade seconde pourrait être en A_2 ou en C_2 .

Sous-tribu des GongoreaeGENRE *Peristeria* HOOK.

Les observations de B. G. L. Swamy [133] relatives au *P. elata* soulignent la ressemblance du mode de construction de l'embryon de cette espèce avec celui d'autres Sympodiales : *Spathoglottis*, *Bulbophyllum*, *Dendrobium*, en ce sens que, des trois cellules superposées formées au cours des premières segmentations de l'œuf, la cellule inférieure que nous appelons *ci*, est l'initiale d'un suspenseur qui restera unicellulaire, mais acquerra une augmentation de taille considérable.

GENRE *Stanhopea* FROST.

Les figures qui illustrent le travail de M. Treub [136] sur le *S. oculata* font tout de suite penser à une espèce appartenant à la deuxième période de la classification embryogénique. La tétrade première serait en A_1 et la tétrade seconde en A_2 ou en A_1 .

D'après l'auteur, lorsque le proembryon est formé d'un amas d'une quinzaine de cellules, « toutes ces cellules, sauf une, s'allongent et prennent la forme de longs boyaux ou tubes; la cellule qui ne s'allonge pas se divise transversalement, elle constitue la cellule mère de l'embryon proprement dit ».

Nous avons pu examiner quelques proembryons du *S. costaricensis* Reich. f.; la cloison en *cd* s'y présente d'une manière fortement oblique, si bien que, suivant l'orientation des proem-

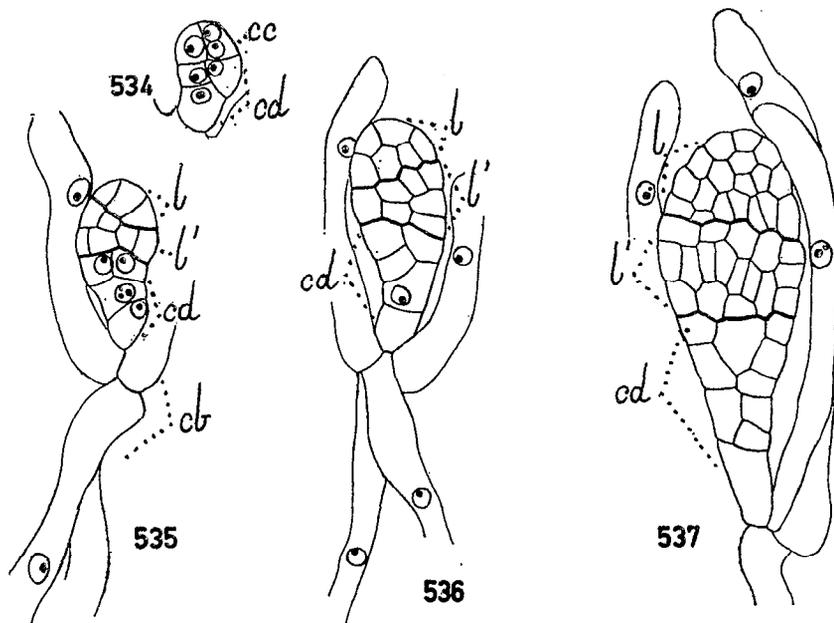


FIG. 534 à 537. — *Stanhopea costaricensis* Reich. f.
Quelques stades du développement de l'embryon, Gr. 500 ×.

bryons, la confusion devient possible avec une paroi transversale. Cela expliquerait que M. Treub ait signalé les deux formes d'embryons tétracellulaires. Le plus jeune stade que nous ayons observé dans cette espèce est une forme seconde (fig. 534), composée de l'étage *cc* et d'un ensemble de trois cellules en *cd* dont la première cloison est fortement oblique. Nous avons rencontré également quelques stades ultérieurs jusqu'à un développement maximum du proembryon (fig. 535 à 537). Bien que nous n'ayons pu suivre la filiation des blastomères, il nous a paru légitime de délimiter le proembryon de la figure 535 en deux étages, *l* et *l'*, qui seraient issus de *cc*, la partie basale constituant *cd*.

A partir de cette figure, les formes 536 et 537 s'expliquent aisément.

Sous-tribu des Zygotaleae

GENRE *Zygotaleum* HOOK.

Dans un travail sur la polyembryonie des *Orchidaceae*, V. A. Poddubnaja-Arnol'di [83] représente des embryons de *Z. Mackayi*; ils sont pourvus d'un suspenseur.

Dans une étude sur la pseudogamie, K. Suessenguth [120] figure de jeunes proembryons de la même espèce, qui révèlent l'état filamenteux de la tétrade.

Ce sont les seules données que nous possédons sur le genre *Zygotaleum*.

Sous-tribu des Maxillarieae

GENRE *Maxillaria* RUIZ et PAVAN.

Quelques examens effectués au sujet du *M. variabilis* Batem. nous ont appris que les quadrants étaient formés par deux dyades superposées (fig. 538), alors que les blastomères *m* et *ci* demeuraient indivis à ce stade. D'après cette même figure, la tétrade serait linéaire, sans pouvoir préciser davantage.

Au stade des octants, ceux-ci forment deux étages, *l* et *l'*, la cellule *m* se montre segmentée en deux nouveaux éléments juxtaposés et le blastomère *ci* a engendré deux cellules superposées, *n* et *n'* (fig. 540). Ces deux cellules sont à l'origine d'un suspenseur filamenteux composé de trois éléments au maximum (fig. 545).

Le proembryon dans la graine est peu développé; les cellules qui le constituent y sont de taille sensiblement égale; le suspenseur persiste (fig. 544).

CONCLUSIONS

Comme pour les *Kerosphereae-Acranthae*, chaque espèce étudiée correspond à un type bien particulier.

On trouve deux types réguliers, celui du *Bulbophyllum* et celui du *Maxillaria*, qui sont des Archétypes du premier groupe, mais différents par les lois à la troisième et à la quatrième génération cellulaire et dans la participation plus ou moins importante de *cb* dans la composition de l'embryon proprement dit, si bien qu'on peut les décrire comme deux types différents.

Les autres types sont irréguliers :

Le type du *Corallorhiza* est un Archétype du premier groupe, irrégulier seulement par les trois dispositions possibles des quatre cellules de *m* à la quatrième génération cellulaire, dont certaines formes sont identiques à celles du *Bulbophyllum*.

Le type du *Calanthe* est connu seulement par les deux premières générations cellulaires. Il se montre irrégulier par les deux formes de tétrade, A_2 et C_2 , qui le situent à la fois dans le premier et dans le neuvième groupe.

L'*Eulophia* se situe également à la fois dans le premier et dans le neuvième groupe. Il est

irrégulier depuis la deuxième génération par ses deux formes de tétrade et ensuite aux deuxième et troisième générations cellulaires par diverses dispositions possibles des quadrants et des octants.

Certains genres, dont on connaît peu de choses de leur embryogenèse, peuvent être rapprochés d'après la composition de l'embryon adulte ou d'après leur appartenance à une période donnée.

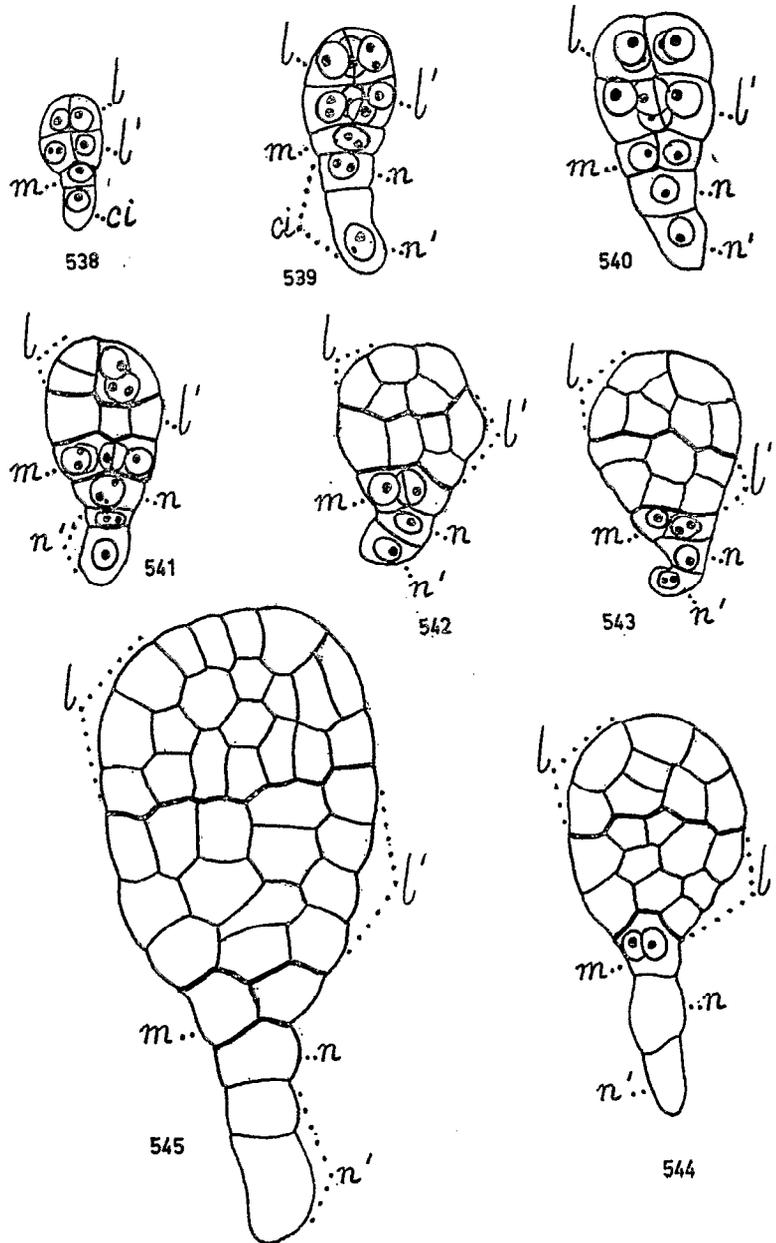


FIG. 538 à 545. — *Maxillaria variabilis* Batem.
Les principaux stades du développement de l'embryon, Gr. 500 X.

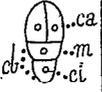
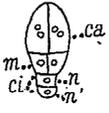
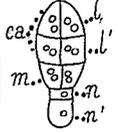
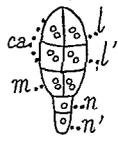
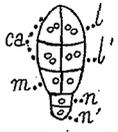
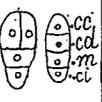
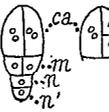
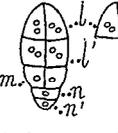
Première génération	Deuxième génération (stade de la tétrade)	Troisième génération (stade des quadrants)	Quatrième génération (stade des octants)	Embryon à maturité	Espèces	Sous-tribus
				1 + l' + m + h	<i>Bulbophyllum oreonastes</i>	Bulbophylleae
				1 + l' + m	<i>Corallorhiza innata</i>	Corallorhizeae
					<i>Maxillaria variabilis</i>	Maxillarieae
				1 + l' + m + n + o	<i>Eulophia oedoplectron</i>	Cyrtopodieae

TABLEAU X. — Les principaux caractères embryogéniques des *Sympdiales*.

C'est ainsi que les genres *Maxillaria*, *Corallorhiza*, *Peristeria*, *Spathoglottis* ont en commun un embryon proprement dit formé par l, l' et m, tandis que ci est à l'origine d'un suspenseur uni ou bi-cellulaire; tous ces types appartiennent à la première période, de même que, à peu près sûrement, les genres *Zygopetalum*, *Phajus*, *Blettia*, *Aplectrum*; appartiendraient à une période autre que la première, des espèces des genres *Stanhopea*, *Eulophia*, *Cymbidium* et *Geodorum*.

GROUPES DES MONOPODIALES

Sous-tribu des *Sarcantheae*

GENRE *Phalenopsis* BL.

M. Treub [136] a montré que l'embryogenèse des *P. grandiflora*, *P. Schilleriana* et d'un *P. sp.* était identique. La première division, transversale, du zygote, isole une cellule supérieure qui est la cellule mère de l'embryon. La cellule inférieure est à l'origine d'une petite « couronne » de quatre cellules qui, par accroissement et par cloisons longitudinales, forment un appareil filamenteux. La cellule supérieure est à l'origine d'une tétrade qui nous paraît être en A₁. « La première cloison transversale de l'oeuf reste très longtemps visible, cela tient en partie, à ce que dans la moitié supérieure de l'embryon les cellules restent plus grandes. » (Les anciens embryologistes appelaient « partie supérieure », la partie voisine du micropyle.)

GENRE *Vanda* R. BR.

M. Treub [136] a constaté que l'embryogenèse du *V. tricolor* répondait au même type que celui des *Phalenopsis*, avec toutefois des différences secondaires, car l'appareil filamenteux y est plus simple, les filaments y sont plus longs.

GENRE *Angraecum* THOU.

Nos premières observations sur l'*A. distichum* Lindl. [150] ont fait l'objet d'une publication en 1958, dans laquelle nous n'avions pas précisé la période du système embryogénique où devait se situer cette espèce; un complément de recherches nous a révélé qu'elle appartenait à la deuxième période.

La première division de l'œuf engendre les deux cellules *ca* et *cb* (fig. 546). A la deuxième génération, *ca* prend une cloison transversale et *cb* une cloison longitudinale; la tétrade première est ainsi en C_1 (fig. 548). Les deux éléments supérieurs superposés de cette tétrade vont être à l'origine de la tétrade seconde. Quant aux blastomères inférieurs, juxtaposés, de la tétrade première, ils paraissent se diviser encore quelques fois, tout en augmentant considérablement de volume et les éléments qu'ils engendrent tendent à se disposer en rosette à la base de l'embryon proprement dit. Il devient très vite difficile de préciser l'origine de ces éléments et de les limiter; ils constituent un suspenseur qui disparaît très tôt, avant que ne soit achevée l'édification totale de l'embryon.

L'embryon proprement dit tire donc son origine de la cellule apicale seule.

La première division de *ca* engendre deux cellules superposées *cc* et *cd* (fig. 548), à partir desquelles se forme la tétrade seconde en A_1 (fig. 550).

Le proembryon de troisième génération présente trois modalités différentes de construction suivant le mode de division des deux éléments issus de *cc*. Ces blastomères peuvent se diviser suivant des parois verticales méridiennes (fig. 551), les quadrants qui en résultent se disposent sur un seul étage et le proembryon est constitué des deux étages *cc* et *cd*; les deux cellules de l'étage *cc* peuvent encore se segmenter transversalement et engendrer ainsi des quadrants formant deux dyades superposées (fig. 553); dans ce cas, le proembryon sera formé de trois étages, *l*, *l'* et *cd*; on peut également rencontrer une troisième forme de troisième génération, intermédiaire entre les deux précédentes, lorsque l'un des blastomères de l'étage *cc* se partage transversalement, l'autre longitudinalement (fig. 552). A ce stade des quadrants, les deux cellules de l'étage *cd* demeurent indivises et l'embryon est composé de seize cellules.

La forme représentant des quadrants en dyades superposées semble être la plus fréquente; nous l'avons rencontrée plus souvent que les autres formes de même âge et elle se reconnaît fréquemment dans des stades plus avancés (fig. 554, 556, 557).

Les deux cellules quadrants de l'étage *l'* se divisent ensuite les premières et d'une manière longitudinale (fig. 554); plus tard, celles de l'étage *l* se segmentent suivant des parois méridiennes, tandis que les deux cellules produites par *cd* sont encore indivises (fig. 555). Le proembryon, à la quatrième génération, est ainsi constitué de deux étages d'octants et de l'étage *cd* demeuré à l'état bicellulaire.

Il peut arriver que les deux quadrants de l'étage *l* se cloisonnent très tard, alors que les octants inférieurs ont déjà commencé à se diviser (fig. 557).

De même que les deux quadrants qui leur ont donné naissance, les octants inférieurs continuent à se segmenter plus rapidement; le plus souvent, ils procèdent par cloisons longitudinales (fig. 557 à 561), puis transversales (fig. 562 à gauche). Dans la graine, ils n'engendreront pas plus de deux assises cellulaires (fig. 564).

Les octants supérieurs se cloisonnent suivant des parois anticlines à direction générale horizontale (fig. 559, 561 à gauche) ou tangentielles (fig. 559, 561 à droite). Après quelques divisions, ils forment dans la graine mûre, un massif paucicellulaire constitué au maximum de trois couches de cellules.

Quant aux deux cellules de *cd*, leur première division est le plus souvent transversale (fig. 556, 558, 560), assez rarement, tangentielle (fig. 557 à gauche). Quelques segmentations se produisent ensuite qui constituent un petit massif conique de deux-trois assises cellulaires.

GENRE *Saccolabium* BL.

Nos connaissances embryologiques sur le genre *Saccolabium* sont à peu près nulles, puisqu'on ne connaît que la forme bicellulaire de *S. ampulaceum* Lindl. par les travaux de P. Baranov [4].

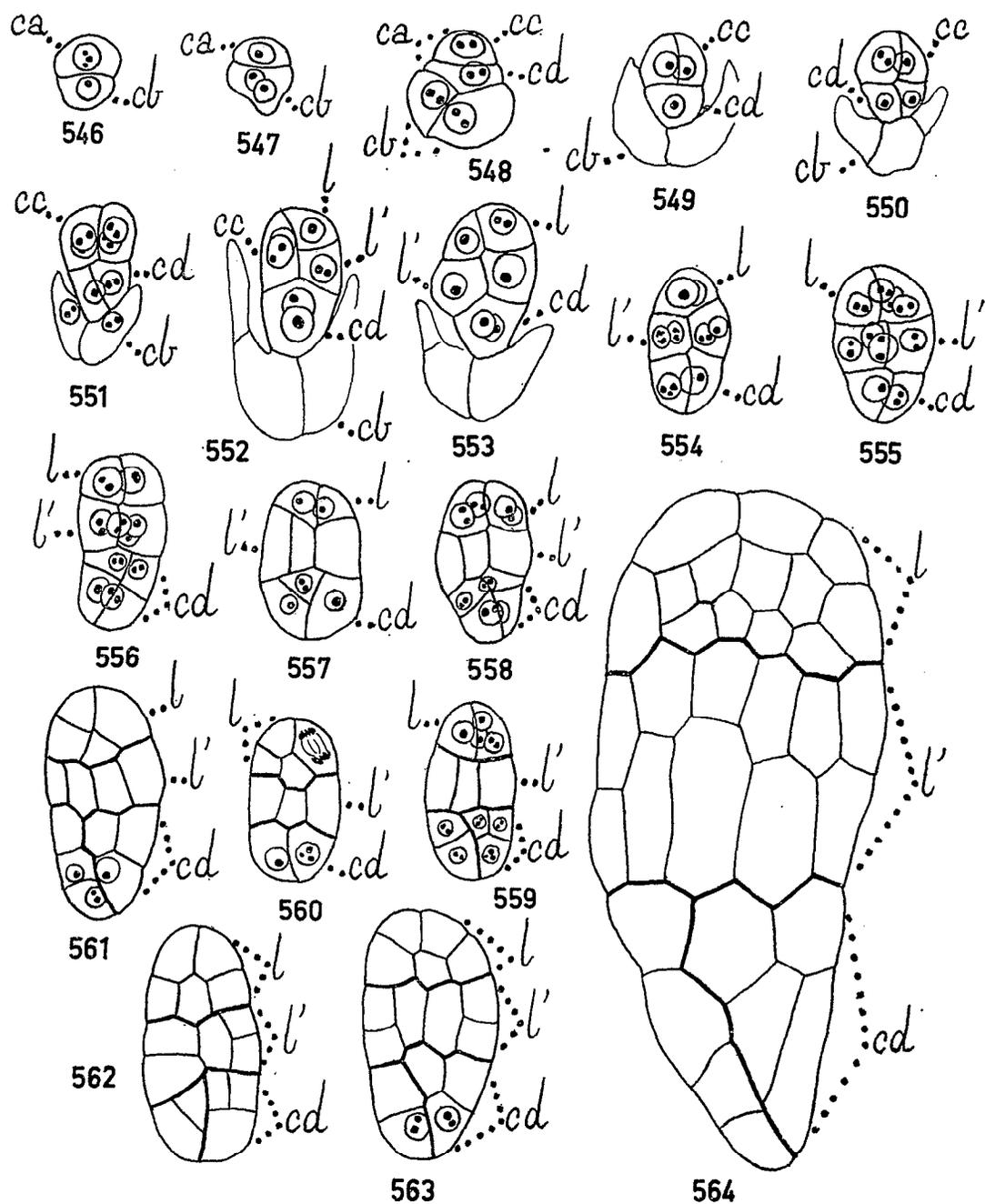


FIG. 546 à 564. — *Angraecum distichum* Lindl.
Les principales étapes du développement de l'embryon, Gr. 700 ×.

GENRE *Acampe* LINDL.

L'embryogenèse de l'*A. Reinschiana* Reich. f. est étroitement semblable à celle de l'*A. distichum*. Cette espèce se situe également dans la deuxième période de la classification embryo-

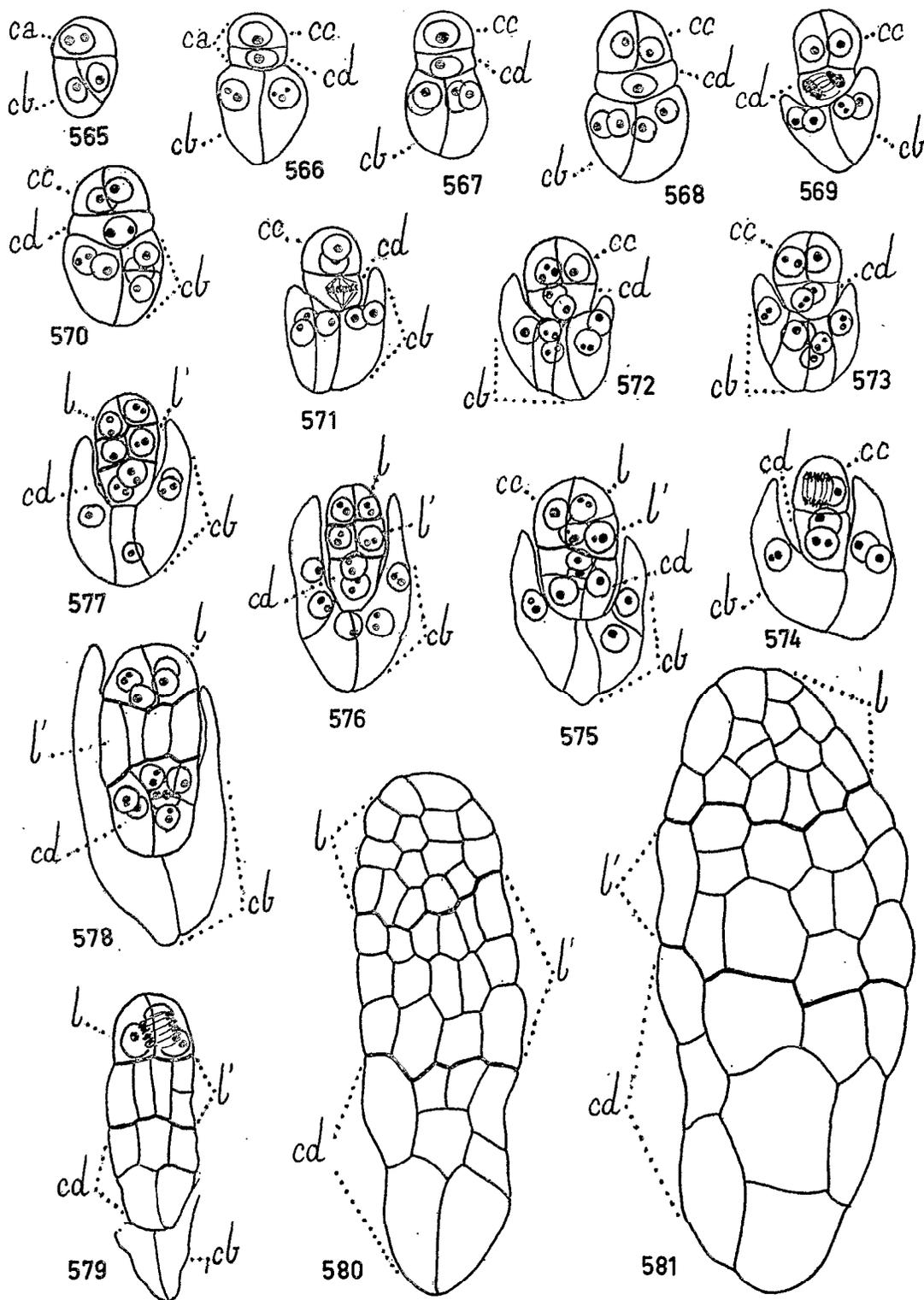


FIG. 565 à 581. — *Acampe Reinschiana* Reich.
Les principaux stades du développement de l'embryon, Gr. 700 ×.

génique, sa tétrade première est en C_1 (fig. 566), sa tétrade seconde est en A_1 (fig. 572). Nous n'avons cependant rencontré que deux dispositions des quadrants : la forme représentée par deux dyades superposées (fig. 574, 575) qui semble également la plus fréquente, et la forme en tétraèdre (fig. 576). A la troisième génération, on constate le même retard dans la division de cd (fig. 599), mais uniquement lorsque les quadrants sont disposés en deux dyades superposées (fig. 574, 575), (à moins que ce ne soit là une coïncidence). Nous avons en effet constaté une segmentation normale de cd pour la disposition des quadrants en tétraèdre. Bien que nous n'ayons pas eu l'occasion d'observer des stades de quatrième génération, ce retard dans la segmentation des deux blastomères de cd , doit s'y retrouver, comme chez l'*Angraecum distichum*, mais sans doute avec moins de régularité.

Par la suite, on constate également que la segmentation des éléments de l'étage l' précède celle des éléments de l'étage l (fig. 578, 579).

L'embryon dans la graine mûre présente un aspect identique à celui de l'*A. distichum*.

Nous n'avons pu assister aux segmentations qui aboutissent à la formation de l'embryon dans la graine, depuis les premières divisions des octants (fig. 579). Mais le zygote parvenu au terme de son développement séminal présente un aspect identique à celui de l'*Angraecum distichum* (fig. 561), aussi paraît-il possible, sans risque d'erreur, de limiter les différents étages de la manière dont nous l'avons fait pour les figures 580 et 581.

Les deux éléments inférieurs de la tétrade première constituent également un suspenseur dont les cellules s'accroissent énormément, se segmentent peu et entourent plus ou moins le proembryon au cours du développement.

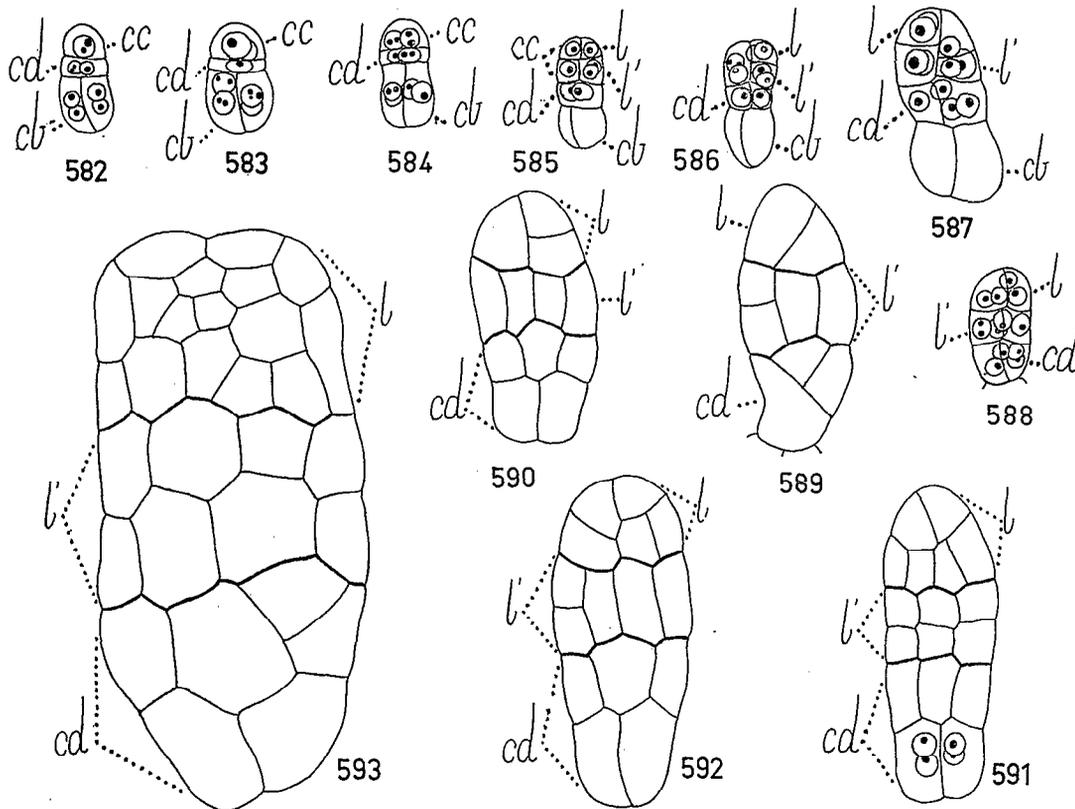


FIG. 582 à 593. — *Rangaeris muscicola* Summ.
Les principaux termes du développement de l'embryon, Gr. 700 ×.

GENRE *Diplocentrum* LINDL.

Le développement embryonnaire du *D. conjestrum*, dont B. G. L. Swamy [133] a observé différents stades, est celui classique d'une *Sarcantheae*. Mais parmi les figures que donne cet auteur, aucune ne correspond à des stades d'octants, qui auraient pu nous indiquer si on retrouvait, chez cette espèce et à ce stade, l'irrégularité rencontrée chez l'*Angraecum* ou l'*Acampe*.

GENRE *Rangaeris* SUMM.

Nous avons constaté chez le *R. muscicola* Summ. de nombreuses analogies avec les espèces précédentes des *Sarcantheae* :

Son appartenance à la deuxième période de la classification embryogénique, donc, ses deux formes de tétrade, première en C_4 (comme l'indique la figure 582), seconde en A_1 (fig. 584); les quadrants s'y disposent en deux dyades superposées comme le laisse penser la figure 585, où l'un des quadrants inférieurs est déjà divisé; ils doivent également pouvoir s'organiser en tétraèdre comme le suggèrent les figures 586 et 587.

A la quatrième génération, on retrouve la disposition des octants en deux étages et le retard de division des deux éléments inférieurs de la tétrade, d'une génération cellulaire (fig. 588).

A partir de ce moment, la taille des cellules commence à croître d'une manière importante. La segmentation est toujours un peu plus active dans l'étage *l* qui se trouve finalement composé

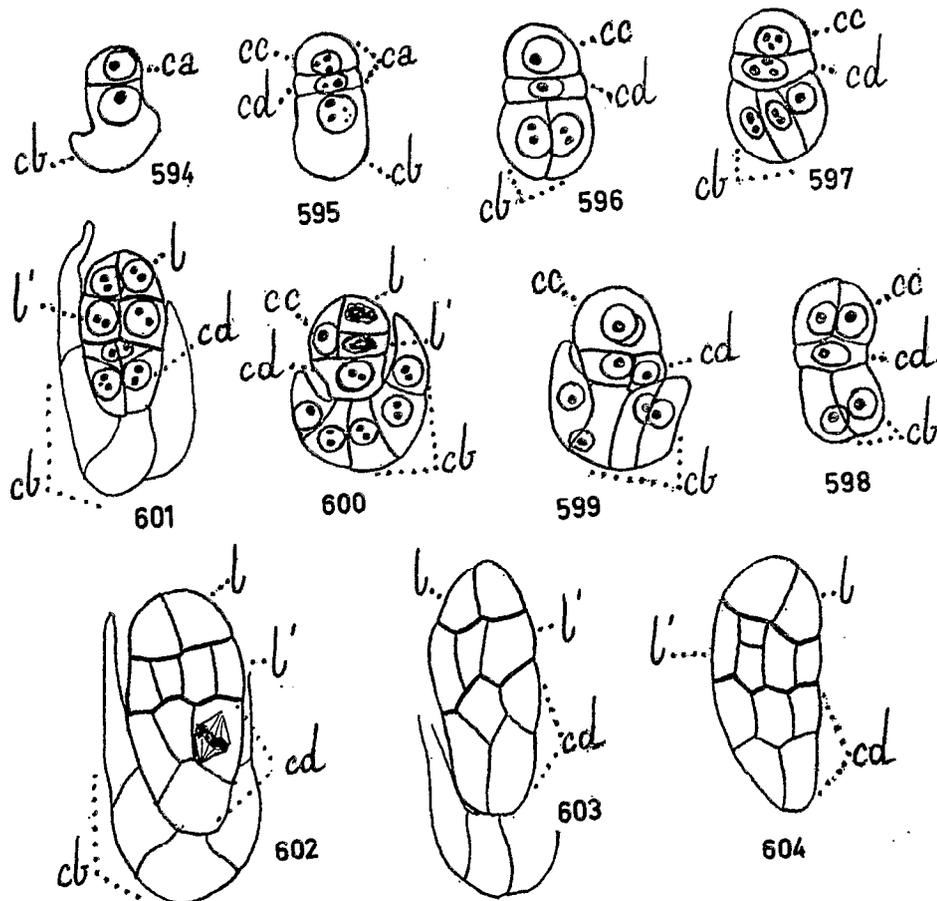


FIG. 594 à 604. — *Cyrtorchis Sedeni* Schlechter.
Les principales étapes du développement de l'embryon, Gr. 700 ×.

de trois-quatre assises cellulaires, alors que *l'* n'en possédera pas plus de deux et *cd* deux-trois (fig. 593).

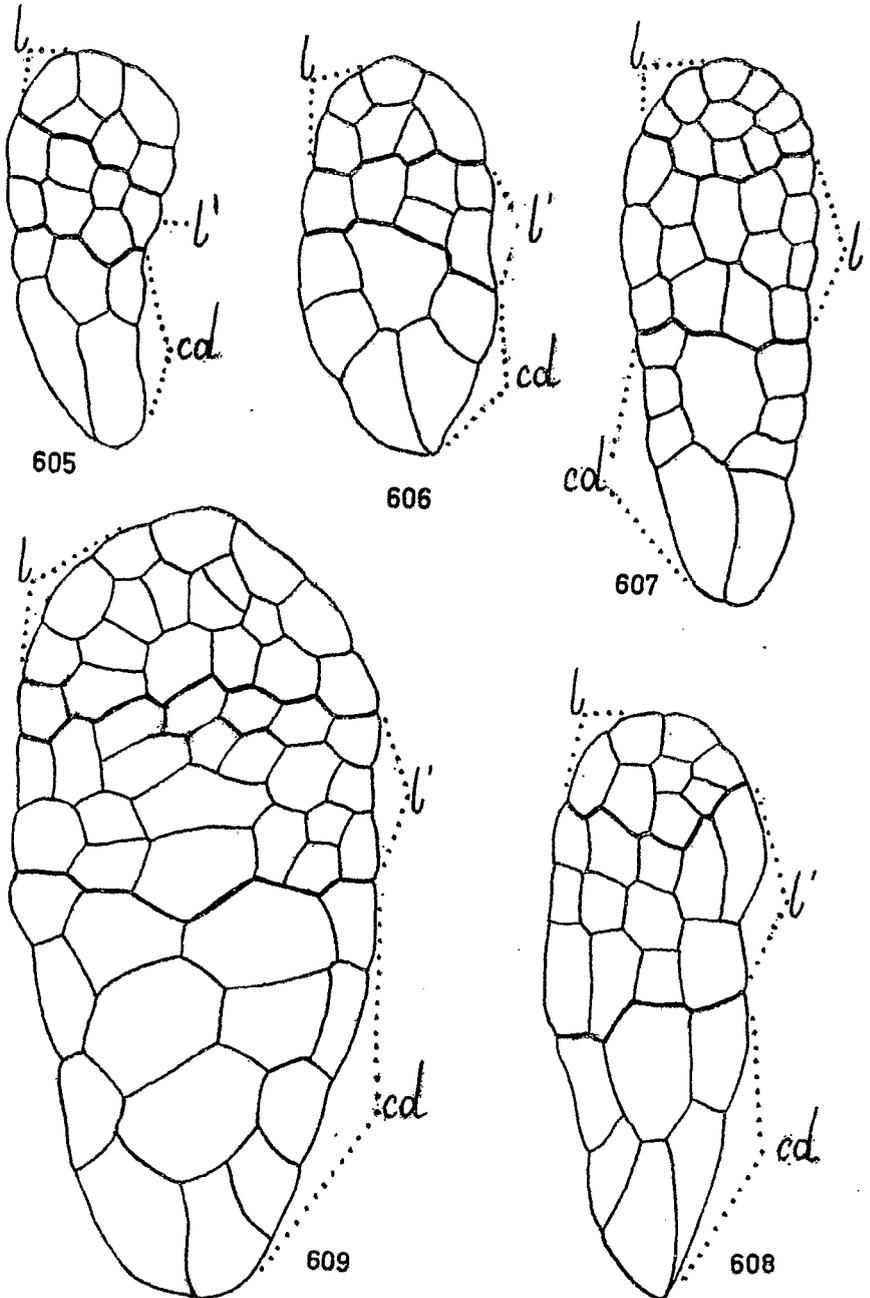


FIG. 605 à 609. — *Cyrtorchis Sedeni* Schlechter.
Les derniers stades du développement de l'embryon, Gr. 700 ×.

GENRE *Cyrtorchis* SCHLECHTER.

L'espèce que nous avons étudiée dans ce genre est le *C. Sedeni* Schlechter. Comme chez les espèces précédentes on retrouve les deux sortes de tétrades : première en C_1 (fig. 596), seconde en A_2 (fig. 599); mais nous n'avons pu observer qu'une seule disposition des quadrants, la plus fréquente d'ailleurs, celle en deux dyades superposées (fig. 601). L'embryon de troisième génération est normalement octocellulaire, *cd* ne présentant pas de retard dans sa division (fig. 601).

Nous n'avons pas rencontré de stade de quatrième génération, mais les étages auxquels ont donné naissance les octants supérieurs, *l*, les octants inférieurs, *l'* et les cellules de l'étage *cd*, s'identifient très facilement, si bien que l'on peut suivre leur devenir jusque dans l'embryon ayant atteint sa maturité (fig. 609); la segmentation s'y fait d'une manière analogue à celle qui est présentée par l'*Angraecum distichum*.

Les deux cellules de la tétrade première en *cb*, se divisent un petit nombre de fois (une ou deux) pour constituer un suspenseur classique de Sarcanthée.

L'embryon proprement dit est plus important que chez les deux espèces précédentes de la sous-tribu, les segmentations y étant un peu plus nombreuses dans chacun des étages.

CONCLUSIONS

Les *Monopodiales* sont caractérisées par une embryogénie qui est essentiellement la même chez les divers représentants examinés. Les lois de leur développement sont récapitulées dans le tableau XI. Elles se rangent dans un type irrégulier de la deuxième période de la classification embryogénique, appartenant au neuvième groupe.

Ce type est représenté par :

- une tétrade première en C_1 ,
- une tétrade seconde en A_1 ,
- une disposition variable des quadrants, soit en deux dyades superposées, soit en tétraèdre, soit enfin suivant un arrangement circumaxial,
- des octants répartis sur deux étages.

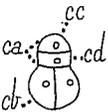
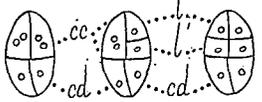
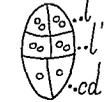
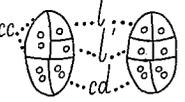
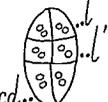
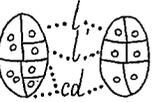
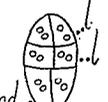
Première génération	Deuxième génération (stade de la tétrade)	Troisième génération (stade des quadrants)	Quatrième génération (stade des octants)	Embryon à maturité	Espèces	Sous-tribus
				cc + cd	<i>Angraecum distichum</i>	Sarcanthéae
					<i>Rangaeris muscicola</i>	
					<i>Acampe Reinschiana</i>	
					<i>Cyrtorchis Sedeni</i>	

TABLEAU XI. — Les principaux caractères embryogéniques des *Monopodiales*.

Au point de vue caractères embryogéniques secondaires, on peut noter un certain retard de division dans les deux éléments de *cd*, après la formation de la tétrade seconde, ainsi qu'un état particulièrement rudimentaire de l'embryon.

Les espèces suivant un tel développement embryonnaire seront dites appartenir au type des *Sarcantheae*, en attendant de rencontrer une espèce régulière qui donnera son nom au type.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES SUR LES KEROSPHEREAE

Nous avons réuni dans le tableau XII les principales caractéristiques des espèces de cette tribu. On peut en tirer les remarques suivantes :

Cette tribu présente une importante hétérogénéité embryogénique, puisque l'on y trouve des types se rangeant dans la première période, d'autres dans la deuxième période de la classification embryogénique.

Tétrade	Première période		Deuxième période	
	Types réguliers	Types irréguliers	Types réguliers	Types irréguliers
A ₁		<i>Epidendrum</i> (A)		<i>Sarcantheae</i> (M)
A ₂	<i>Bulbophyllum</i> (S) <i>Liparis</i> (A) <i>Maxillaria</i> (S) <i>Masdevallia</i> (A)	<i>Epidendrum</i> (A) <i>Corallhoriza</i> (S) <i>Calanthe</i> (S) <i>Eulophia</i> (S)	<i>Coelogyne</i> (A)	<i>Polystachya</i> (A)
	(sans précisions) <i>Laelia</i> (A) <i>Dendrobium</i> (A) <i>Trichosma</i> (A) <i>Cattleya</i> (A)		(sans précisions) <i>Eulophia</i> (S) <i>Cymbidium</i> (S) <i>Geodorum</i> (S) <i>Stanhopea</i> (S) <i>Polystachya</i> (A)	
C ₂		<i>Calanthe</i> (S) <i>Eulophia</i> (S)		
Filamenteuse sans précisions	<i>Aplectrum</i> (S) <i>Peristeria</i> (S) <i>Zygopetalum</i> (S) <i>Phajus</i> (S) <i>Blettia</i> (S) <i>Spathoglottis</i> (S)			

TABLEAU XII. — Répartition des *Kerosphereae* suivant des caractères embryogéniques généraux.

Les Monopodiales sont nettement distinctes des autres groupes et bien individualisées embryogéniquement.

En ce qui concerne les *Acranthae* et les *Pleuranthae* Sympodiales, la répartition des types ne s'accorde pas avec la classification systématique de Schlechter.

Il nous paraît maintenant intéressant de confronter les résultats fournis par l'embryogénie aux données des systématiciens.

CONFRONTATION DES DONNÉES DE L'EMBRYOGÉNIE DES ORCHIDACEAE-MONANDRAE AVEC LES CLASSIFICATIONS SYSTÉMATIQUES

Il est à peu près impossible de trouver des caractéristiques embryogéniques et morphologiques se correspondant étroitement, mais les divers arrangements des genres, des tribus ou leur position peuvent facilement se discuter.

Les *Ophrydoideae* forment un groupe homogène avec leur appartenance à la première période de la classification embryogénique, leur tétrade en A_2 et leur embryon composé des étages *ca*, *m* et *h'*.

Du point de vue floral, elles s'opposent nettement aux autres *Monandrae* par la position de l'étamine par rapport au rostellum.

Les *Polychondreae* présentent quatre types principaux d'embryogenèse, mais à l'exception du genre *Vanilla*, elles sont toutes moins évoluées que les *Ophrydoideae* du point de vue embryogénique.

Ces résultats sont en accord avec les vues de Pfitzer [80] qui considérait les *Ophrydoeae* comme étant plus évoluées que les *Neottieae*, à cause de la présence d'un appareil pollinaire plus compliqué chez les premières. Pfitzer pensait que le contact de l'extrémité de l'anthere avec le sommet du rostellum (cas des *Neottieae*) est une modalité plus ancienne que celle présentée par les *Ophrydoideae* où les pollinies développent un caudicule vers la base de l'anthere.

Dans les *Polychondreae* elles-mêmes, on trouve des types plus anciens comme le révèle leur tétrade en A_1 et des types plus évolués avec tétrade en A_2 .

Le type le plus ancien se trouve chez les *Listereae* (*Listera*, *Neottia*) et peut-être les *Epipogoneae* (*Epipogium*) si on peut confirmer que la tétrade est en A_1 .

Les types les plus évolués se rencontrent chez les *Mannielleae*, *Physureae*, *Cephalanthereae*, *Vanilleae*.

Les *Spirantheae* sont voisines des *Listereae* par la composition de l'embryon, mais des irrégularités se montrent dans le genre en ce qui concerne la forme de la tétrade. Ce type d'embryon peut donc être considéré comme dérivé de celui des *Listereae* et faisant par conséquent transition avec un type plus évolué possédant une tétrade en A_2 et un embryon composé par *ca* + *cb*, comme chez les *Mannielleae* et les *Physureae*.

Chez les *Cephalanthereae* on rencontre deux types d'embryons très différents puisque chez les *Epipactis* la tétrade est en A_1 et l'embryon composé de *ca* + *cb*, tandis que chez le *Cephalanthera* et le *Limodorum*, la tétrade est en A_2 et l'embryon composé de *ca* et d'une partie plus ou moins importante de *cb*.

Au point de vue embryogénique la place donnée par Bentham et par Pfitzer au genre *Spiranthes*, à côté des genres *Listera* et *Neottia* dans la sous-tribu des *Spirantheae* se trouve entièrement justifiée.

La sous-tribu des *Spirantheae* de Schlechter exclue les genres *Listera* et *Neottia* qui à eux deux constituent la sous-tribu des *Listereae*. Ces deux tribus sont par ailleurs assez éloignées l'une de l'autre et par des sous-tribus comme les *Cephalanthereae* et les *Mannielleae*, embryogéniquement très différentes.

En ce qui concerne le genre *Epipactis*, sa position par Lindley dans les *Listerideae*, deuxième division de la tribu des *Neottieae*, à côté des genres *Neottia* et *Listera* paraît préférable à celle attribuée par Pfitzer et Schlechter chez les *Cephalanthereae* à côté des genres *Cephalanthera* et *Limodorum* et par Bentham à côté des mêmes genres mais dans une tribu qu'il appelle des *Limodoreae*. Ces deux derniers genres sont réunis par Lindley dans la division des *Euarethuseae* de la tribu des *Arethuseae*; donc cet auteur sépare très nettement le genre *Epipactis* des genres *Cephalanthera* et *Limodorum* puisque le premier est situé dans une tribu différente de celle des deux autres.

Quant au genre *Epipogium*, il paraît mal placé dans les *Cephalanthereae* de Pfitzer donc avec les genres *Cephalanthera* et *Limodorum* qui sont pourvus d'un suspenseur.

Lindley et Bentham ont préféré, le premier, le réunir à des genres différents, dans la division des *Gastrodieae*, de la tribu des *Arethuseae*, où il est le seul genre dont on connaisse quelques détails de l'embryogenèse; le second, dans le même groupe de plantes dont il fait la sous-tribu des *Arethuseae* et qui correspond aux *Gastrodieae* de Lindley.

Schlechter situe de même ce genre à part dans la petite sous-tribu des *Epipogoneae* représentée par deux genres seulement, le deuxième étant le genre *Stereosandra* dont on ne sait rien au point de vue embryologique.

Le genre *Haemaria* paraît mal placé par tous ces auteurs puisque Lindley le situe dans les *Physuridae* à côté des genres *Zypopetalum* et *Goodyera* dont les embryons sont dépourvus de suspenseur, Bentham dans les *Spirantheae* qui réunissent plusieurs divisions des *Neotteae* de Lindley, Pfitzer dans les *Physureae* qui correspondent à une partie des *Spirantheae* de Bentham, Schlechter dans les *Spirantheae* qui ne sont qu'une partie des *Physureae* de Pfitzer; en tous les cas dans des groupes dont les représentants connus sont privés d'un suspenseur.

Par contre, le genre *Vanilla* est unanimement placé à part dans la sous-tribu des *Vanilleae*, mais dans des tribus différentes avec les auteurs. Pour Lindley, dans les *Arethuseae*, voisines des *Euarethuseae* avec lesquelles elles présentent quelques ressemblances embryogéniques; pour Bentham dans les *Neottieae*, situées à l'opposé des *Limodoreae*; quant à Pfitzer il les fait voisiner également avec les *Cephalanthereae*, mais il faut noter que ces genres sont classés dans les *Acranthae*, donc avec des genres bien séparés généralement, tels que *Coelogyne*, *Liparis*, *Laelia*, *Sobralia*. Schlechter les situe dans les *Polychondreae*, à côté des *Cephalanthereae*.

Les Vanilles sont d'ailleurs un peu différentes des autres *Polychondreae* par leur port qui les rapproche des *Kerosphereae*. Elles ont de plus un pollen aux grains simples réunis par une matière visqueuse et non par des fils élastiques. Ce type d'embryon du *Vanilla* se retrouve préférentiellement chez les *Kerosphereae*, *Acranthae* et *Pleuranthae-Sympodiales*.

Chez les *Acranthae*, nous avons constamment rencontré le type $ca + m$ ou $cc + m$, provenant d'une tétrade en A_2 , première ou seconde, avec de rares exceptions qui consistent en la présence d'une tétrade supplémentaire et rare, en A_1 chez l'*Epidendrum radicans* Pav., en C_2 pour le *Polystachya microbambusa* Kraenzl.

Chez les *Pleuranthae-Sympodiales*, le type $ca + m$ est le plus fréquent, mais l'embryon proprement dit est formé chez certaines espèces par une partie plus ou moins importante de cb . Cependant le genre *Eulophia* semble offrir des formes de première et de deuxième période suivant les espèces. On peut alors remarquer que l'embryogenèse est irrégulière et que cette irrégularité paraît se retrouver dans tout le genre.

Finalement le type des *Kerosphereae* de port sympodial serait un embryon composé de $ca + m$, toutes les formes qui s'en écartent étant d'une embryogenèse irrégulière en elle-même.

Le fait qui paraît le plus important à discuter au sujet des genres de ces groupes, et à confronter aux systèmes morphologiques, est donc celui de la période. A ce sujet on peut utilement se reporter au tableau XII.

Dans la classification de Lindley, il est intéressant de remarquer que les genres *Coelogyne* et *Polystachya* sont réunis dans la même tribu des *Malaxideae* mais à côté de genres appartenant à la première période :

Le *Coelogyne* avec les genres *Malaxis* et *Liparis* dans les *Pleurothalleae*; le *Polystachya* avec les genres *Bulbophyllum*, *Dendrobium*, *Eria*, dans les *Dendrobieae*.

Bentham donne la même place que Lindley au genre *Coelogyne* mais il situe, avec raison, d'ailleurs, les *Polystachya* dans les *Vandaeae*, (Lindley ne devait pas avoir reconnu les caractères de l'appareil pollinaire des *Polystachya*).

Dans les classifications de Pfitzer et de Schlechter, les genres *Coelogyne* et *Polystachya* sont seuls connus embryogéniquement de leurs groupes, mais Schlechter les oppose par l'origine de la matière visqueuse du pollinaire, laquelle est formée à partir des pollinies chez les *Coelogyne* et par le rostellum chez les *Polystachya*.

Les *Sympodiales* des genres *Eulophia*, *Cymbidium*, *Geodorum*, *Stanhopea*, sont des *Vandae* au sens premier du terme, introduit par Lindley. Ce groupe a été maintenu par Bentham. Mais à côté de ces genres on en trouve d'autres qui appartiennent à la première période, tels que *Masdevallia*, *Maxillaria*, *Zygopetalum*.

Dans les remaniements des *Vandae* par Pfitzer et par Schlechter, ces genres se trouvent également voisiner avec des espèces de la première période.

Avec les *Pleurantheae-Monopodiales*, nous retrouvons une très grande régularité dans la formule embryogénique puisque toutes les espèces examinées de ce groupe répondent à un type, bien qu'irrégulier, de deuxième période avec tétrade en A_1 et embryon formé par $cc + cd$. Il faut noter que les *Monopodiales* sont des Vandées au sens du terme de Lindley, et que la constitution de leur appareil pollinaire les fait considérer par les Systématiciens comme étant les plus évoluées des *Orchidaceae*.

La présence d'un type commun aux *Acrantheae* et aux *Pleurantheae Sympodiales* et d'un type différent et constant chez les *Pleurantheae-Monopodiales* nous paraît suffisante pour rapprocher les deux premiers groupes ou mieux pour séparer nettement les *Monopodiales* au sein des *Kerosphereae*.

Dans l'ensemble, la classification embryogénique est toutefois en accord avec les classifications systématiques, puisque l'on passe des *Orchidaceae* les plus primitives comme les *Neottiae*, et dans une moindre mesure les *Ophrydoideae*, aux épiphytes à port sympodial puis monopodial. L'évolution se fait donc du port terrestre au port épiphyte, de l'état pulvérulent à l'état solide des pollinies, du port d'un caudicule à celui d'un stipe par les pollinies.

R. L. Dressler et C. H. Dodson [29] ont récemment proposé une classification apportant quelques modifications par rapport à celle de R. Schlechter, notamment dans la délimitation des *Polychondreae* et des *Kerosphereae*. La nomenclature des tribus et sous-tribus est également revue. C'est ainsi que les termes de *Polychondreae*, *Ophrydoideae*, *Kerosphereae*, sont respectivement remplacés par ceux de *Neottiae*, *Orchideae*, *Epidendreae*. De plus les sous-tribus des *Epidendreae* ne sont plus groupées en divisions ou en séries.

Des *Polychondreae* sont exclues : les *Epipogoneae*, *Vanilleae*, *Nervillieae*, *Gastrodieae*, *Sobralieae*, *Arethuseae*, *Bletillineae*. Les *Epipogoneae* sont placées dans les *Orchideae*; les autres sous-tribus, dans les *Epidendreae*, en raison de la consistance de leurs pollinies et des affinités plus certaines avec les *Epidendreae*.

Malgré ces modifications les Auteurs doutent cependant que les *Neottiae* arrivent à constituer un groupe naturel et étroitement uni.

La position du *Vanilla* en dehors des *Polychondreae* et chez les *Epidendreae* se trouve entièrement justifiée du point de vue embryogénique. Quant au sujet du rapprochement des genres *Bletilla* et *Sobralia* du genre *Epidendrum*, il est intéressant de remarquer que ces genres possèdent un cotylédon en commun. Quant au genre *Epipogium*, il nous semblait mieux placé dans les *Polychondreae* dont il possède des caractères embryogéniques essentiels.

R. L. Dressler et C. H. Dodson ont également représenté l'arrangement des sous-tribus des *Epidendreae* sous forme d'un diagramme particulièrement suggestif. Celui-ci établit de proches relations entre *Sarcanthineae*, *Cymbidiinae*, *Cyrtopodiinae*, qui, du point de vue embryogénique se situent dans la deuxième période de la classification embryogénique.

CHAPITRE II

BLASTOGÉNIE DES ORCHIDACEAE-MONANDRAE

L'embryon dans les semences des *Orchidaceae* étant morphologiquement indifférencié, ou présentant, dans des cas exceptionnels, à peine l'ébauche d'un cotylédon, la quatrième des lois de l'embryogénie, celle des destinées, ne pouvait pas être déterminée au cours du développement embryonnaire intraséminal. Il était donc indispensable d'obtenir des germinations de leurs semences.

D'autre part, la différenciation s'est révélée présenter des caractères si particuliers qu'il nous a paru intéressant de poursuivre cette étude jusqu'à la formation de la plantule.

Nous rappellerons tout d'abord, dans ce chapitre, les conditions nécessaires à la germination des *Orchidaceae* et indiquerons les méthodes que nous avons utilisées pour l'obtention des germinations; ensuite, nous traiterons de la différenciation des protocormes et de leur devenir : la plantule; finalement nous établirons les différences de ces phénomènes avec ceux rencontrés ailleurs chez les Monocotylédones et les Dicotylédones.

Après avoir comparé les données fournies par l'embryogénie et la blastogénie, nous tâcherons d'en déduire des considérations générales sur l'embryon des *Orchidaceae-Monandrae*.

LES CONDITIONS PARTICULIÈRES NÉCESSAIRES A LA GERMINATION DES SEMENCES DES ORCHIDACEAE

Jusqu'à ce que R. A. Salisbury [90] ait montré, en 1804, que les graines des *Orchidaceae* pouvaient germer, les semences de ces plantes étaient considérées comme étant stériles. De toutes façons, la germination des *Orchidaceae* était tenue pour une opération extrêmement difficile à réussir, tant que N. Bernard [8] n'eut découvert en 1899, les conditions particulières nécessaires à la levée et au développement des semences de ces plantes.

N. Bernard, en observant des germinations du *Neottia Nidus-avis*, constata la présence de cellules à mycélium dans leur protocorme et pensa que ce fait était en relation avec le développement des embryons. Il isola ce champignon par la suite [13] et le compara avec le *Rhizoctonia violaceum*. Ces deux espèces offraient de nombreuses analogies, notamment dans les modes de végétation aux différentes périodes de leur développement. La proche parenté de ces espèces étant évidente, N. Bernard classa l'endophyte de la Neottie dans le genre *Rhizoctonia*.

Chez les *Monopodiales* : *Angraecum distichum* Lindl.
Acampe Reinschiana Reich. f.
Doritis pulcherrima Lindl.

Par contre, quelques *Orchidaceae* tropicales telles que le *Platycoryne paludosa* Rolfe, chez les *Ophrydoideae*, le *Vanilla fragrans* (Salisb.) Ames, chez les *Polychondreae*, ne germent pas sur ce milieu, de même que toutes les *Orchidaceae* de France avec lesquelles nous avons fait la tentative : *Ophrys*, *Orchis*, *Platanthera*, *Herminium*, *Limodorum*, *Spiranthes*, *Epipactis*, *Cephalanthera*, *Epipogium*, *Corallorhiza*, *Goodyera*.

La germination du *Platycoryne paludosa* Rolfe est cependant possible sur ce milieu de Knudson modifié, privé de l'azote minéral. Les plantules que nous avons obtenues de cette manière sont toutefois déficientes en chlorophylle.

Les protocormes et les jeunes plantules ont été fixés au liquide de Navaschine. Leur inclusion dans la paraffine présentait deux difficultés : l'une due à la petitesse de leur taille (entre 0,1 et 0,3 mm pour l'étude de la différenciation; 1 à 2 mm pour l'étude de la plantule); l'autre à leur forme en toupie au début de la différenciation morphologique.

Afin d'orienter convenablement les jeunes germinations et de ne pas risquer de perdre ce matériel au cours des nombreuses manipulations nécessitées par l'enrobage dans la paraffine, il a été indispensable de faire des inclusions préalables dans une solution de gélose à 3 % amenée à une température convenable. Les blocs de gélose sont ensuite enrobés dans la paraffine suivant les procédés habituels.

III

COMPARAISON DES PLANTULES GERMÉES AVEC ET SANS CHAMPIGNONS

Afin de savoir si la différenciation se faisait de la même manière chez les plantules germées naturellement et celles dont la germination était provoquée *in vitro*, donc pour savoir si notre matériel était valable pour une étude de la différenciation, il était nécessaire de comparer les germinations ayant eu lieu dans les différentes conditions. En conséquence nous avons consulté la littérature sur ce sujet et réuni toutes les observations que nous avons pu relever. Nous y avons ajouté les nôtres.

Voici comment ces phénomènes se présentent :

La germination des semences des *Orchidaceae* s'accompagne de phénomènes généraux communs à toutes les espèces. L'action du champignon ou d'un milieu de culture convenable, entraîne la formation d'un tubercule embryonnaire. Ce phénomène n'est pas spécial aux *Orchidaceae*; on le rencontre partout dans le règne végétal, là où il y a infestation.

Au début de la germination, l'embryon augmente de volume, verdit et développe des rhizoïdes sur environ les deux-tiers de sa partie basale. L'accroissement est plus important vers son sommet, si bien que le globule embryonnaire finit par acquérir une forme en toupie caractéristique. Le sommet de cette formation est aplati en un disque en général légèrement déprimé au centre. Cette zone est toujours indemne de poils absorbants; la plumule naît en son milieu.

La racine ne se développe pas et la première racine apparaît assez tard, alors que plusieurs feuilles se sont déjà formées.

Ces phénomènes offrent cependant des variations, mais celles-ci paraissent se faire généralement dans une même direction pour un groupe donné.

C'est ce que nous allons examiner en faisant l'étude morphologique de ces plantules.

OPHRYDOIDEAE

Les premières représentations de la germination de semences d'*Orchidaceae* sont dues à R. A. Salisbury [90]. En 1804, cet auteur a représenté les premiers stades de la germination de l'*Orchis Morio* jusqu'à l'apparition des premières feuilles et racines sur la plantule. Les figures concernant les très jeunes protocormes ne nous paraissent toutefois pas suffisamment nettes pour que l'on puisse les interpréter.

Beaucoup plus tard, Th. Irmisch [58] a observé des plantules d'*Orchis militaris*, également germées dans leur milieu naturel. Les quelques figures qu'il en donne sont en forme de toupie un peu allongée (pl. I, fig. 1 à 5).

D'après A. Fuchs et H. Ziegenspeck [40], la germination des *Orchis sambucinus*, *O. masculus*, *O. papilionaceus*, offre des modalités semblables à celle de l'*O. Morio*.

Par contre le protocorme des *Orchis ustulatus* et *O. pallens* est très différent puisqu'il est constitué par une succession d'entre-nœuds (jusqu'à huit) dont l'ensemble peut atteindre 20 à 30 mm (pl. I, fig. 7 à 11).

Les protocormes des *Ophrys apifera*, observés par J. H. Fabre [35] (pl. I, fig. 12 et 13) et *O. arachnites*, observés par A. Fuchs et H. Ziegenspeck [40] évoluent selon la manière classique.

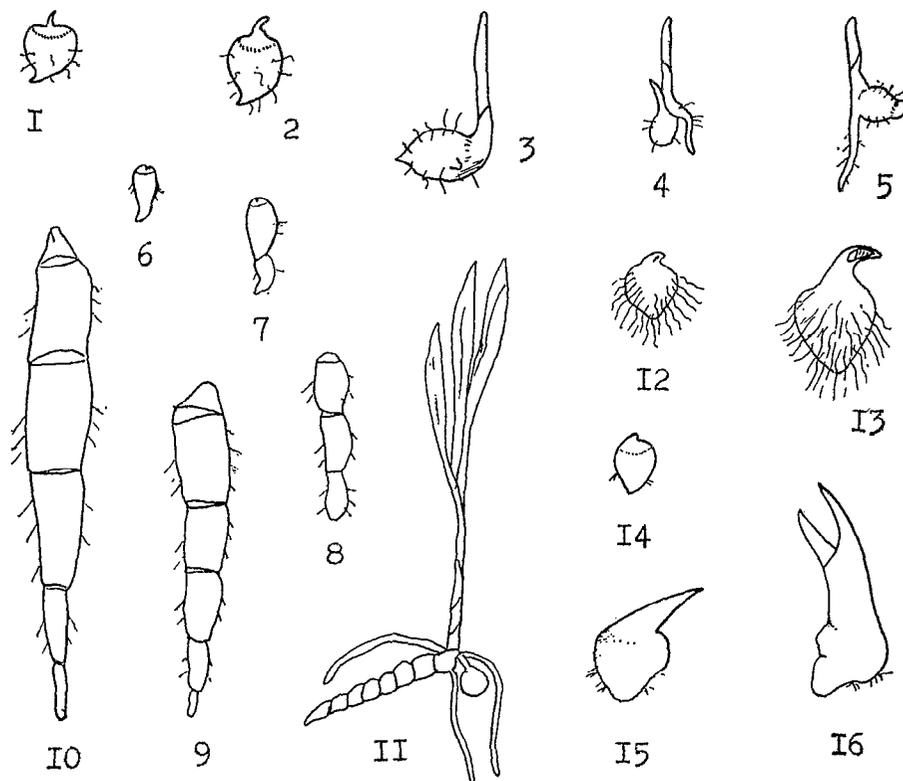


PLANCHE I. — Germination des *Ophrydoideae*.

FIG. 1 à 5 : *Orchis militaris*, d'après Th. IRMISCH.

FIG. 7 à 11 : *Orchis ustulatus*, d'après A. FUCHS et H. ZIEGENSPECK.

FIG. 12 et 13 : *Ophrys apifera*, d'après J.-H. FABRE.

FIG. 14 à 16 : *Platycoryne paludosa* Rolfe, original, Gr. 10 ×.

Ces derniers auteurs ont également constaté que les genres *Coeloglossum*, *Platanthera*, *Gymnadenia*, *Himantoglossum*, *Aceras* offraient ce même type de protocorme, tandis que chez les genres *Anacamptis* et *Serapias* le protocorme peut être respectivement composé de un à trois et de un ou deux entre-nœuds.

Les protocormes que nous avons obtenus à partir de graines du *Platycoryne paludosa* Rolfe, mises à germer sur milieu asymbiotique, sont du type classique de l'*Orchis militaris* (pl. I, fig. 14 à 16).

POLYCHONDREAE

A. Fuchs et H. Ziegenspeck [38] ont montré que chez le *Listera ovata*, le protocorme était ovoïde et que les racines se formaient très précocement (pl. II, fig. 1 à 3).

Les protocormes du *Neottia Nidus-avis* que N. Bernard [12] a eu l'occasion de rencontrer dans leurs stations naturelles, sont relativement allongés et leur pointe est recourbée, mais ils présentent toujours cet élargissement apical sur lequel naissent les premières feuilles (pl. II, fig. 4 et 5).

D'après A. Fuchs et H. Ziegenspeck [37] la germination des *Epipactis atropurpurea* et *E. microphylla* est très semblable à celle du *Listera ovata* (pl. II, fig. 6 et 7); celle du *Limodorum* est du même type (pl. II, fig. 8 à 10).

Les protocormes du *Vanilla fragrans* germés asymbiotiquement, offrent également, d'après G. Bouriquet [16] ou L. Knudson [62], ce même genre de forme; cependant l'extrémité apicale de ces protocormes est peu ou n'est pas élargie, si bien que les premières feuilles naissent dans le prolongement du protocorme.

J. P. Tonnier [135] a comparé des semis naturels du *Vanilla madagascariensis* (pl. II, fig. 11 à 14) à ceux qu'il a obtenus au laboratoire. Les formes de germination de ces espèces sont analogues.

D'après H. Burgeff [21], le *Galeola* semble présenter une forme de germination différente de celle des *Polychondreae* précédentes, puisqu'elle est assez trapue, comme le montre la figure 15 de la planche II; mais on peut faire remarquer que cette plantule est pourvue de deux bourgeons, ce qui peut la déformer.

Chez le *Bletilla hyacinthina*, N. Bernard [13] montre que la rapidité du développement et la force des plantules est en relation avec la présence des champignons endophytes et l'activité de ces derniers; mais ces plantules ont toujours la même allure générale et un protocorme peu épaissi (pl. II, fig. 16).

Le protocorme du *Nervillia crispata*, d'après les figures qu'en donne H. Burgeff [20] est peu et régulièrement épaissi. Sa pointe est généralement recourbée (pl. II, fig. 16).

L'*Epipogium aphyllum* possède, selon Th. Irmsch [58] un protocorme conique dont la pointe est recourbée comme chez la Neottie. Des bourgeons latéraux se développent très tôt, de telle sorte que le protocorme, se trouvant ramifié, prend l'aspect d'une griffe coralloïde, caractéristique de l'espèce (pl. II, fig. 18 à 21).

Nous connaissons les modalités de la germination du *Didymoplexis minor* J. J. S. grâce aux observations de H. Burgeff [21]. Les jeunes protocormes de cette plante saprophyte sont relativement étroits, mais ils ne tardent pas à s'élargir à un point tel qu'ils deviennent considérablement plus larges que longs. Cet élargissement est en rapport avec une ramification particulière du tubercule (Pl. II, fig. 14 à 16). Le même phénomène se constate chez le *D. pallens* [20].

Les différents stades de la germination des *Spiranthes spiralis* et *S. aestivalis* ont été suivis par A. Fuchs et H. Ziegenspeck [40]. Les protocormes sont nettement allongés et peu élargis à leur sommet (pl. II, fig. 17 à 21).

Les jeunes protocormes que nous avons obtenus à partir de semences du *Manniella Gustavi* Reich. f. s'allongent rapidement et sont à peu près régulièrement épaissis comme dans la Vanille (pl. II, fig. 22 à 27).

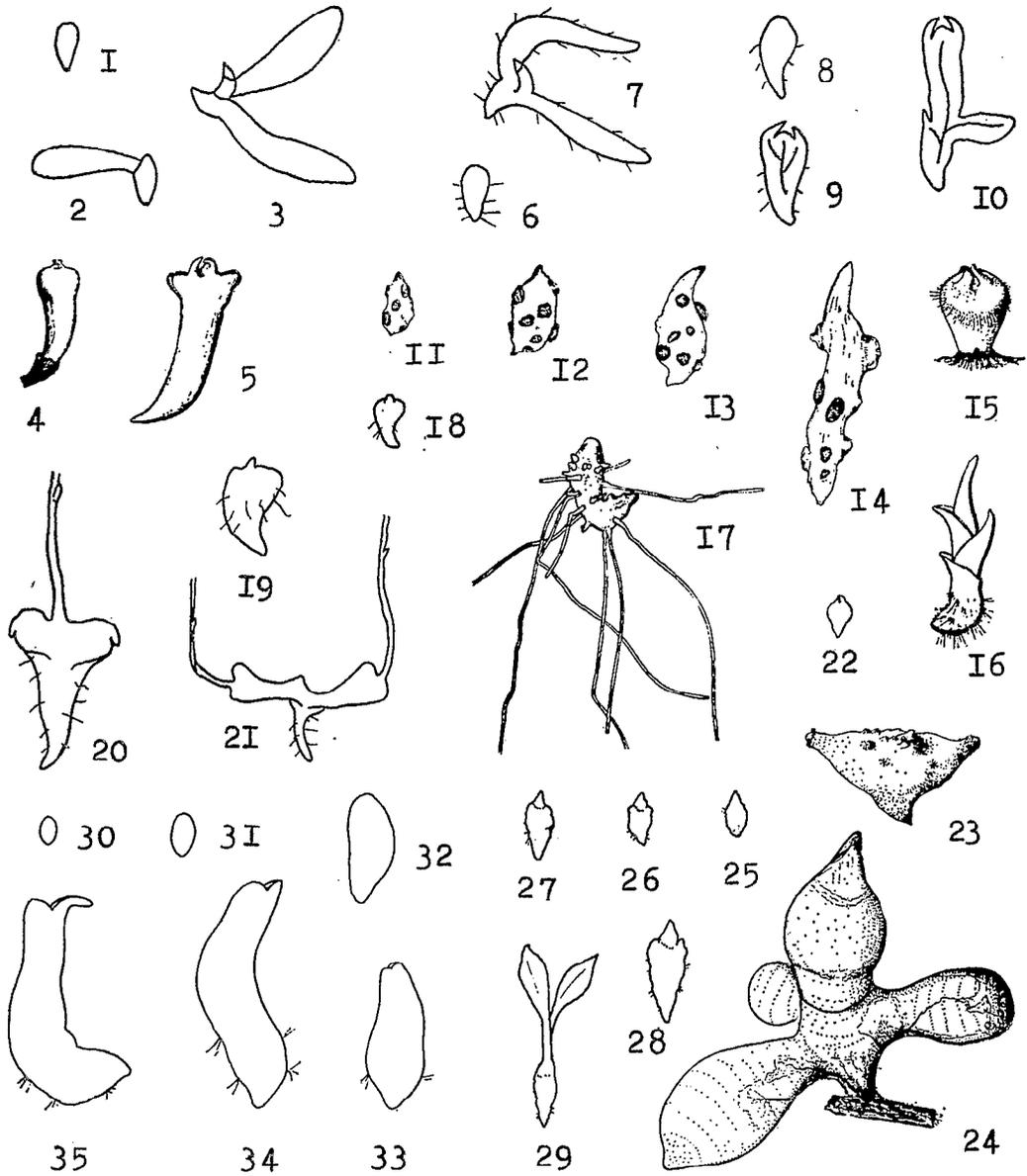


PLANCHE II. — Germination des Polychondreae.

- FIG. 1 à 3 : *Listeria ovata*, d'après A. FUCHS et H. ZIEGENSPECK.
 FIG. 4 et 5 : *Neottia Nidus-avis*, d'après N. BERNARD, Gr. 5 ×.
 FIG. 6 et 7 : *Epipactis atropurpurea* (= *Helleborine atropurpurea*) d'après A. FUCHS et H. ZIEGENSPECK.
 FIG. 8 à 10 : *Limodorum* (coupes longitudinales), d'après A. FUCHS et H. ZIEGENSPECK.
 FIG. 11 à 14 : *Vanilla madagascariensis*, d'après J.-P. TONNIER.
 FIG. 15 : *Galeola*, d'après H. BURGEFF, Gr. 5 ×.
 FIG. 16 : Jeune plantule de *Bletilla hyacinthina*, d'après N. BERNARD, Gr. 5 ×.
 FIG. 17 : *Nervilla crispata*, d'après H. BURGEFF, Gr. 20 ×.
 FIG. 18 à 21 : *Epipogium aphyllum*, d'après Th. IRMISCH.
 FIG. 22 à 24 : *Didymoplexis minor*, d'après H. BURGEFF, Gr. 5 ×.
 FIG. 25 à 29 : *Spiranthes spiralis*, d'après A. FUCHS et H. ZIEGENSPECK.
 FIG. 30 à 35 : *Manniella Gustavi* Reich. f., original, Gr. 15 ×.

ACRANTHAE

Les représentations de différents stades de la germination dans le groupe des *Acranthae* par A. Fuchs et H. Ziegenspeck [39] nous font connaître que chez le *Malaxis paludosa*, les protocormes sont en forme de toupie (pl. III, fig. 1 et 2).

Par contre chez le *Microstylis* (= *Acroanthus*), ils sont d'abord ovoïdes puis s'allongent en formant une succession de plusieurs entre-nœuds (pl. II, fig. 3 à 6).

Chez le *Liparis Loeselii*, le jeune protocorme est cylindrique, il prend ensuite une forme en massue avant de constituer plusieurs entre-nœuds (pl. III, fig. 7 à 11).

La jeune plantule de l'*Epidendrum ciliare* germée naturellement et représentée par E. Pfitzer [79] est d'aspect identique à celles de même développement que nous avons obtenues sur milieu asymbiotique à partir de semences des *E. radicans* Pav. et *E. nocturnum* Jacq. (pl. III, fig. 12 à 15). Chez ces deux espèces le protocorme est conique, en toupie, avec un disque légèrement déprimé en son centre.

Les germinations des *Cattleya* (pl. III, fig. 16 à 19) et des *Laelia* (pl. II, fig. 20 à 24) obtenues sur milieu symbiotique par N. Bernard [13] ressemblent à celles des *Epidendrum* et sont identiques à celles du *Cattleya* hybride 32-64 Vach. Lec. (pl. III, fig. 25 à 32) que nous avons observées sur milieu asymbiotique.

Le *Polystachya leonensis* Reich. f. présente des formes de protocorme semblables à celles des espèces précédentes, *in vitro* et en l'absence de champignons (pl. III, fig. 33 et 34).

SYMPODIALES

D'après A. Fuchs et H. Ziegenspeck [40], les protocormes du *Corallorhiza* sont allongés et conservent cette forme en se ramifiant (pl. IV, fig. 1 à 4).

Les protocormes du *Bulbophyllum Bufo* Reich. f. que nous avons élevés sur milieu asymbiotique se développent suivant des modalités très semblables à celles présentées par un *Epidendrum*.

Grâce aux observations d'Ed. Prillieux et A. Rivière [84] sur la germination de l'*Eulophidium maculatum* (pl. IV, fig. 13 à 14), on sait que, chez cette espèce, le protocorme d'abord conique s'élargit considérablement par la suite et que plusieurs bourgeons, deux ou trois, se développent à peu près en même temps au sommet du disque. Ces bourgeons se tubérisent sans que leurs feuilles s'accroissent notablement et la jeune plantule prend ainsi l'aspect d'une griffe coralloïde. C'est un bourgeon de cette griffe qui donnera plus tard une pousse normale.

Chez l'*Eulophia maculata* Reich. f. (pl. IV, fig. 5 à 8), nous avons constaté, en milieu asymbiotique, qu'une première feuille commence à se différencier sur le protocorme conique et qu'ensuite il se produit un élargissement important du protocorme, suivi de la formation de plusieurs autres bourgeons. Le nombre de ces bourgeons est parfois si élevé que les protocormes prennent un aspect fortement tuméfié. Ces plantules croissent extrêmement lentement, et nous n'avons pu les élever suffisamment longtemps pour assister à une différenciation plus poussée.

D'après les observations de N. Bernard [13] sur les germinations du *Cymbidium giganteum*, obtenues sur milieu symbiotique (pl. IV, fig. 19 à 23), après la formation du bourgeon terminal sur le protocorme conique, la tubérisation s'étend jusqu'à la base du bourgeon. Il en résulte un écartement des deux premières feuilles et l'acquisition par le protocorme d'une forme de poire,

Chez le *Cymbidium* étudié par H. Burgeff [21], plusieurs points végétatifs apparaissent sur un protocorme considérablement élargi, mais le premier bourgeon formé se développe plus rapidement que les autres et semble être souvent le seul à donner une plantule (pl. IV, fig. 24 à 30).

H. Burgeff [21] a également représenté plusieurs stades du développement d'un protocorme d'un *Catasetum* (pl. V, fig. 1 à 4). Ce protocorme est en forme de toupie classique.

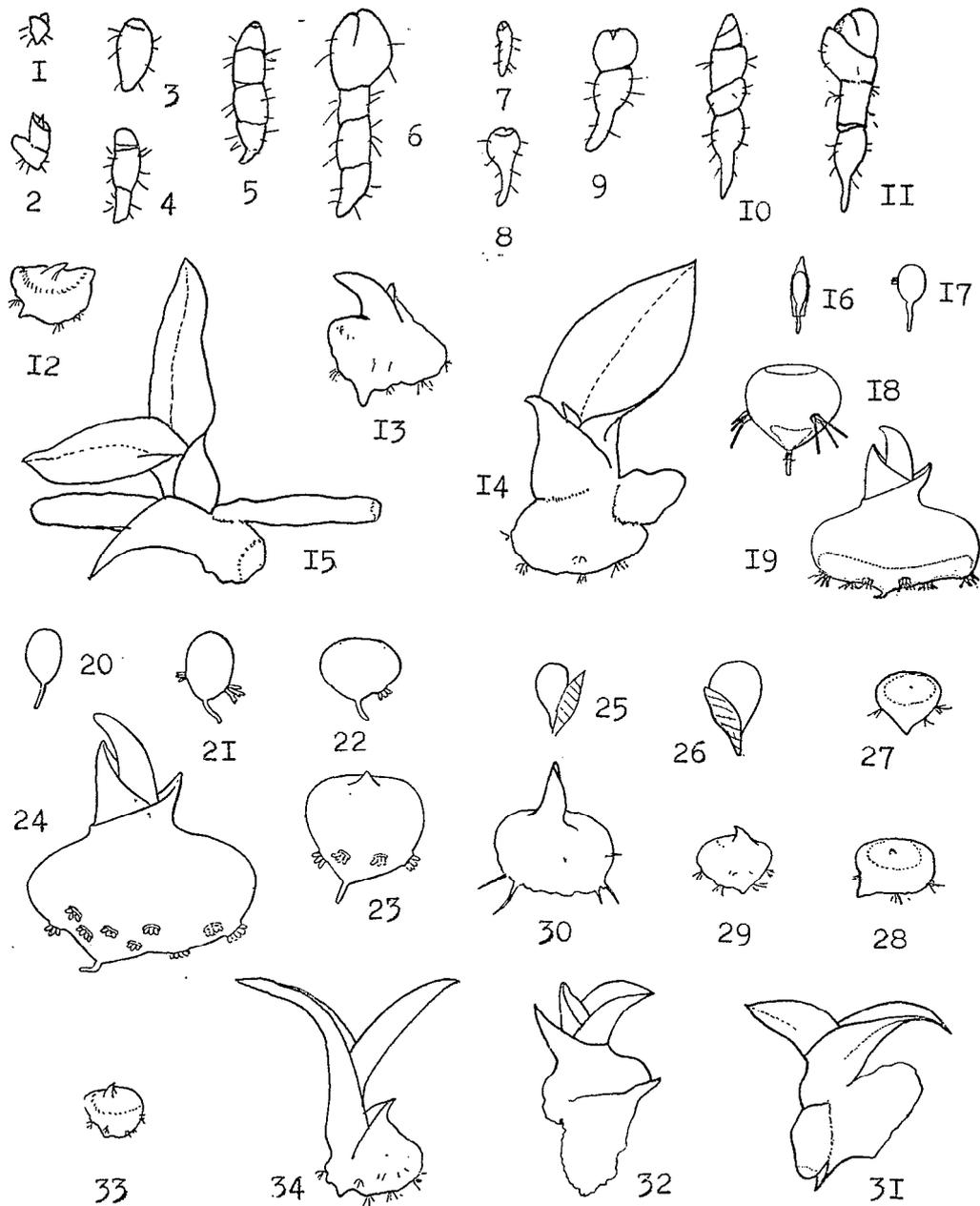


PLANCHE III. — Germination des Acranthae.

- FIG. 1 et 2 : *Malaxis paludosa*, d'après A. FUCHS et H. ZIEGENSPECK.
 FIG. 3 à 6 : *Microstylis* (= *Acroanthus*), d'après A. FUCHS et H. ZIEGENSPECK.
 FIG. 7 à 11 : *Liparis Loeselii*, d'après A. FUCHS et H. ZIEGENSPECK.
 FIG. 12 à 15 : *Epidendrum nocturnum* Jacq., original, Gr. 15 ×.
 FIG. 16 à 19 : *Cattleya*, d'après N. BERNARD, Gr. 20 ×.
 FIG. 20 à 24 : *Laelia*, d'après N. BERNARD, Gr. 20 ×.
 FIG. 25 à 32 : *Cattleya hybride* 32-64 Vach. Lec., original, Gr. 5 ×.
 FIG. 33 et 34 : *Polystachya leonensis* Reich. f., original, Gr. 5 ×.

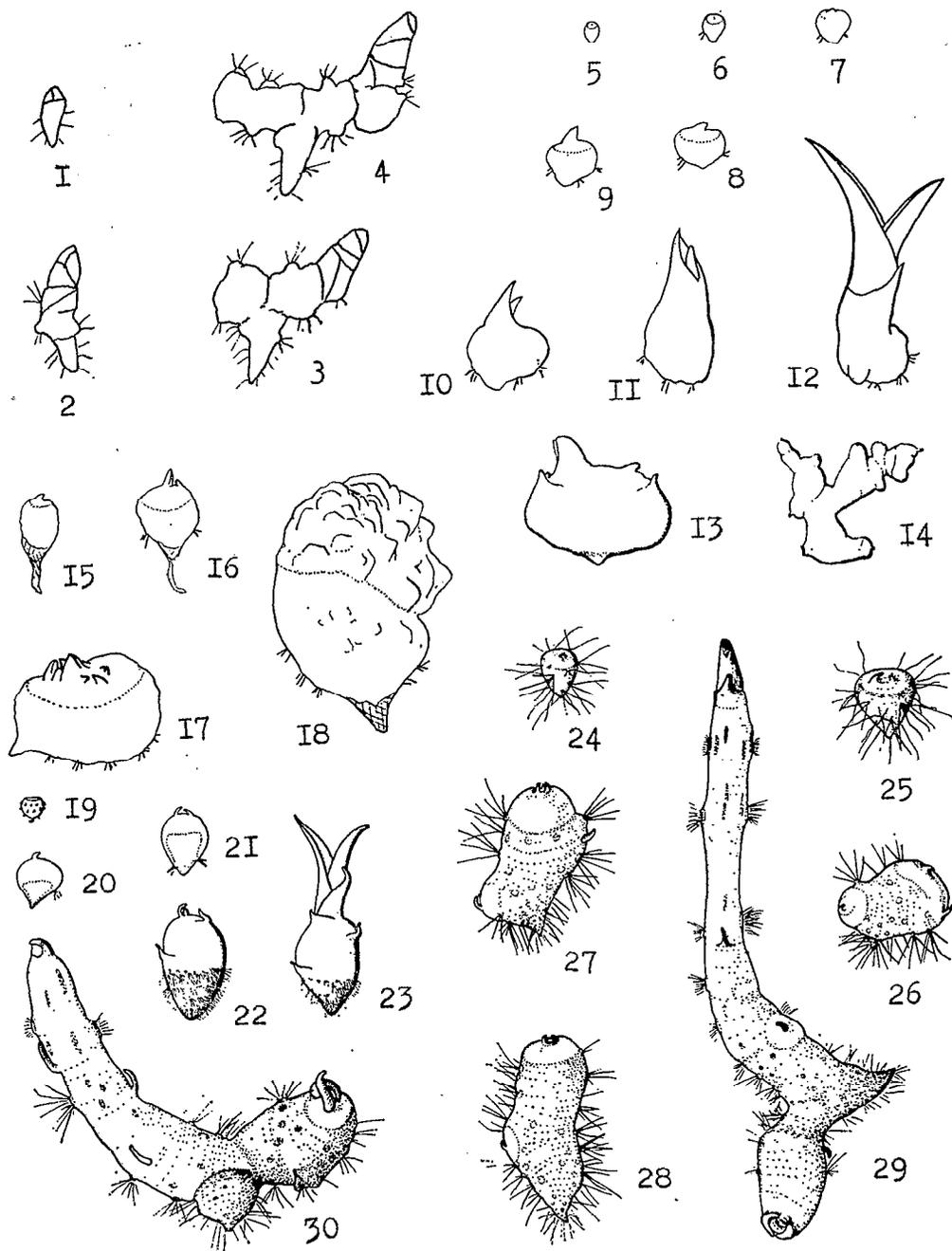


PLANCHE IV. — Germination des *Sympodiales*.

FIG. 1 à 4 : *Corallorhiza innata*, d'après A. FUCHS et H. ZIEGENSPECK.

FIG. 5 à 12 : *Bulbophyllum Bufo* Reich. f., original, Gr. 10 ×.

FIG. 13 et 14 : *Eulophidium maculatum*, d'après Ed. PRILLIEUX et A. RIVIÈRE. (La figure 14 réunit les indications de deux des figures originales, selon N. BERNARD.)

FIG. 15 à 18 : *Eulophia maculata* Reich. f., original, Gr. 10 ×.

FIG. 19 à 23 : *Cymbidium giganteum*, d'après N. BERNARD, Gr. 10 ×.

FIG. 24 à 30 : *Cymbidium*, d'après H. BURGEFF, Gr. 10 ×.

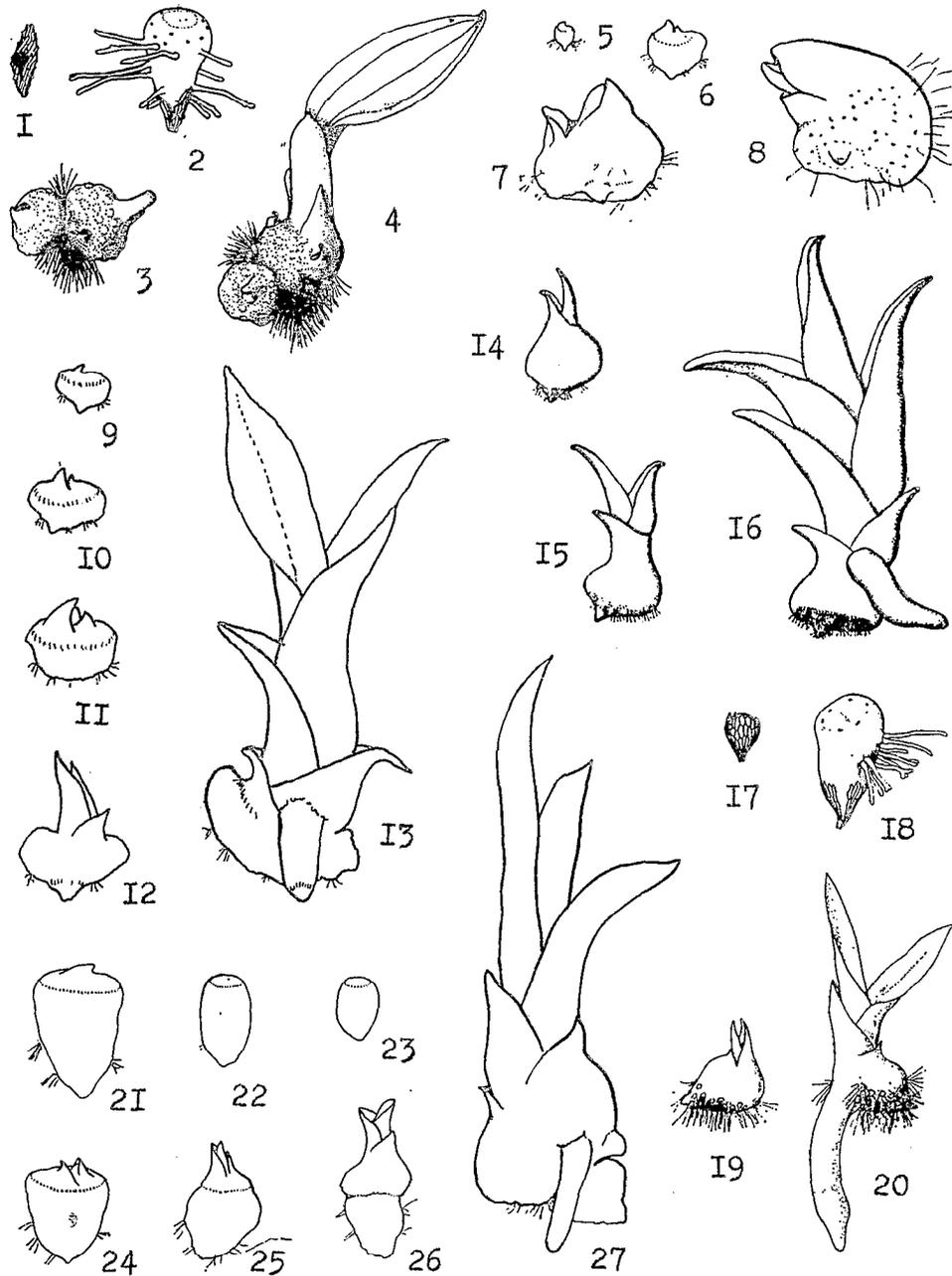
PLANCHE V. — Germination des *Sympodiales* (suite).

FIG. 1 à 4 : *Catasetum*, d'après H. BURGEFF, Gr. 15 × pour les figures 1 et 2, Gr. 5 × pour les figures 3 et 4.

FIG. 5 à 8 : *Stanhopea costaricensis* Reich. f., original, Gr. 15 ×.

FIG. 9 à 13 : *Maxillaria variabilis* Batem., original, Gr. 15 ×.

FIG. 14 à 16 : *Odontoglossum Pescatorei* × *O. triumphans*, d'après N. BERNARD, Gr. 5 ×.

FIG. 17 à 20 : *Odontoglossum*, d'après H. BURGEFF, Gr. 15 × pour les figures 17 et 18, 5 × pour les figures 19 et 20.

FIG. 21 à 27 : *Odontoglossum pulchellum* Batem., original, Gr. 15 × pour les figures 21 à 23, Gr. 10 × pour les figures 24 à 27.

Le *Stanhopea costaricensis* Reich. f. présente des modalités semblables (pl. V, fig. 5 à 8), de même que le *Maxillaria variabilis* Batem. (pl. V, fig. 9 à 13).

La germination de ces deux espèces a été obtenue sur milieu B de Knudson.

N. Bernard [13] a montré que les protocormes de l'*Odontoglossum Pescatorei* × *O. triumphans* (pl. V, fig. 14 à 16) sont coniques au début de leur développement et qu'ils s'élargissent par la suite en acquérant une dorsiventralité plus ou moins nette suivant les plantules.

Cette dorsiventralité paraîtrait également exister chez les protocormes de l'*Odontoglossum* figurés par H. Burgeff [21] (pl. V, fig. 17 à 20).

Nous-même avons pu faire germer des semences de l'*Odontoglossum pulchellum* Batem. sur milieu asymbiotique (pl. V, fig. 21 à 27), mais ces phénomènes de dorsiventralité ne nous sont pas apparus. Par contre de nombreuses plantules présentent plusieurs branches. Nous examinerons ces formes dans un chapitre réservé à cette question.

En ce qui concerne le *Miltonia spectabilis*, on sait, d'après les observations faites par Ed. Prillieux et A. Rivière [84], que, au début de leur développement, les protocormes offrent également un état dorsiventral.

MONOPODIALES

H. Burgeff [21] a pu observer de jeunes plantules de *Thrixspermum arachnites* germées naturellement (pl. VI, fig. 1 et 2). Leur protocorme est fortement dorsiventral et intimement plaqué à leur support.

D'après les descriptions de F. Müller [74] concernant l'*Aerides minimum*, les protocormes de cette espèce seraient du même type que ceux du *Thrixspermum arachnites*.

Chez le *Doritis pulcherrima* Lindl., les jeunes protocormes qui sont élevés sur milieu asymbiotique, ont une forme ventrue, nettement dorsiventrale au moment de l'apparition de la première feuille; le protocorme s'élargit ensuite en forme de sabot; la première feuille reste rudimentaire (pl. VI, fig. 3 à 7).

Les plantules du *Phalenopsis amabilis* × *P. rosea* obtenues par N. Bernard [13] sur milieu ensemencé de Rhizoctones, présentent un protocorme ovoïde qui s'épaissit au sommet et s'incurve de telle sorte qu'il arrive à prendre la forme d'un cornichon (pl. VI, fig. 8 à 12).

Ces formes sont identiques à celles décrites par M. Raciborski [86] dans leurs stations naturelles.

Les germinations des *Vanda* sont très semblables à celles des *Phalenopsis* d'après M. Raciborski [86] et N. Bernard [13], mais dans ce genre la crête dorsale est moins aiguë. Les figures 13 et 14 de la planche VI représentent de jeunes plantules de *V. tricolor* d'après N. Bernard.

La germination des semences d'un *Vanda* × *Vandopsis* représentée par H. Burgeff [21] offre une grande similitude avec celle d'un *Vanda*, cependant la pointe du protocorme ne se recourbe pas ou peu et tardivement (pl. VI, fig. 15 à 19).

Ed. Prillieux et A. Rivière [85] ont décrit, chez l'*Angraecum maculatum*, un développement classique du protocorme à ses débuts; il est en effet en forme de toupie, mais son sommet s'élargit rapidement et plusieurs bourgeons, généralement deux-trois, apparaissent. Ces bourgeons se trouvent souvent à une grande distance du point supposé situé à l'extrémité de l'axe primaire, dont aucun ne continuerait la direction. Tous ces bourgeons sont considérés comme étant adventifs. Leur tubérisation est précoce et donne au protocorme l'aspect d'une griffe ressemblant à celle des *Epipogium* (pl. VII, fig. 1).

Les protocormes d'un *Angraecum* examinés par H. Burgeff [21] sont assez allongés au début; ils s'élargissent par la suite tout en acquérant un état dorsiventral (pl. VII, fig. 2 à 6).

Chez l'*Angraecum distichum* Lindl., (pl. VII, fig. 7 à 13), nous avons constaté que sur milieu asymbiotique, le protocorme commence par présenter une forme conique classique, mais le phénomène de dorsiventralité ne tarde pas à se révéler par le rejet latéral de l'ébauche de la plumule. La différenciation y est particulièrement lente. Nous n'avons pas pu observer des stades plus avancés que celui représenté par la figure 13 par insuffisance de matériel, si bien que

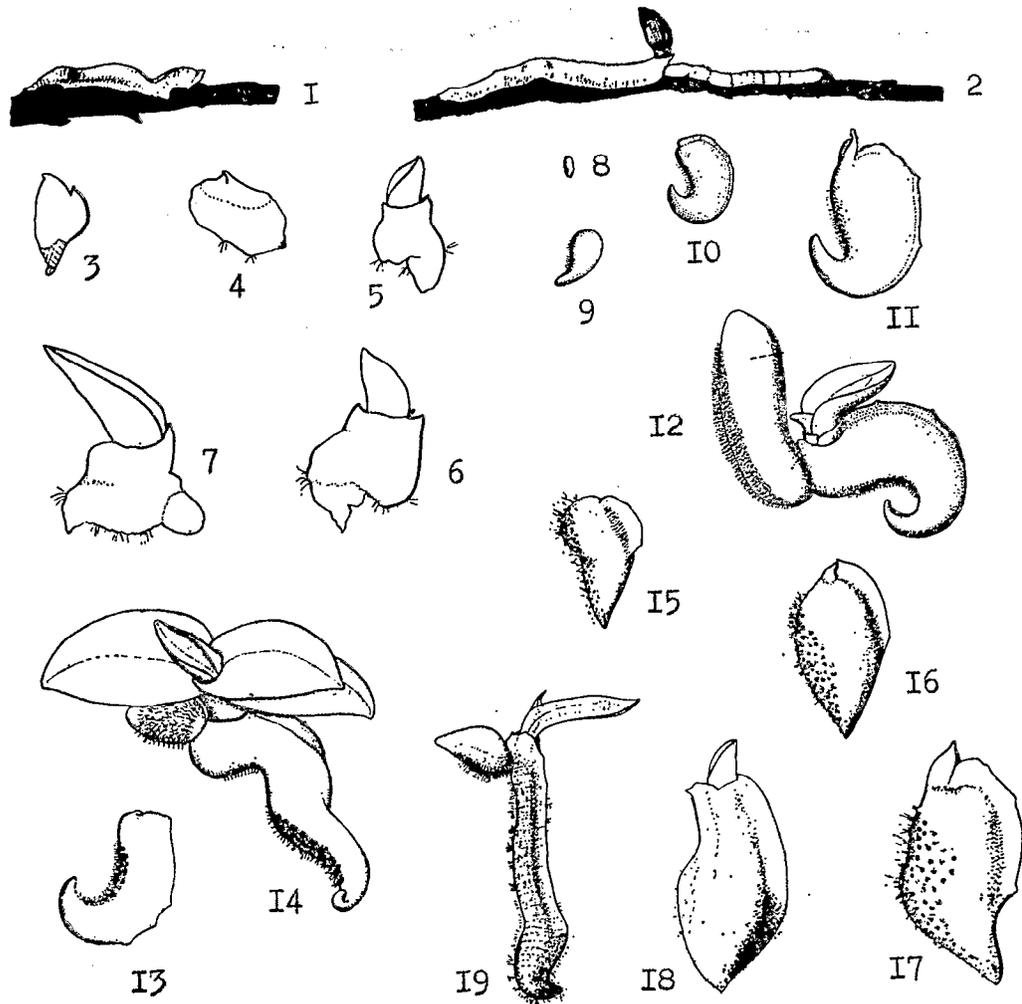


PLANCHE VI. — Germination des *Monopodiales*.

FIG. 1 et 2 : *Thrixspermum arachnites*, d'après H. BURGEFF, Gr. 2 ×.

FIG. 3 à 7 : *Doritis pulcherrima* Lindl., original, Gr. 10 ×.

FIG. 8 à 12 : *Phalenopsis amabilis* × *P. rosea*, d'après N. BERNARD, Gr. 5 ×.

FIG. 13 et 14 : *Vanda tricolor*, d'après N. BERNARD, Gr. 5 ×.

FIG. 15 à 19 : *Vanda* × *Vandopsis*, d'après H. BURGEFF, Gr. 5 × pour les figures 15 à 18, Gr. 2 × pour la figure 19.

nous ne savons pas si les protocormes auraient pris l'aspect de la griffe décrite par Ed. Prillieux et A. Rivière.

La dorsiventralité de l'*Acampe Reinschiana* Reich. f. nous est apparue très nettement dès le début de la différenciation des protocormes; ceux-ci prennent ensuite la forme de sabot déjà rencontrée chez le *Doritis pulcherrima*. (Pl. VII, fig. 13 à 18).

Le développement des protocormes du *Taeniophyllum Zollingeri* est connu par les observations de K. Goebel [45] et de N. Bernard [13] faites sur des plantules récoltées dans leurs stations naturelles. Le protocorme y est également de type dorsiventral mais il est extrêmement aplati

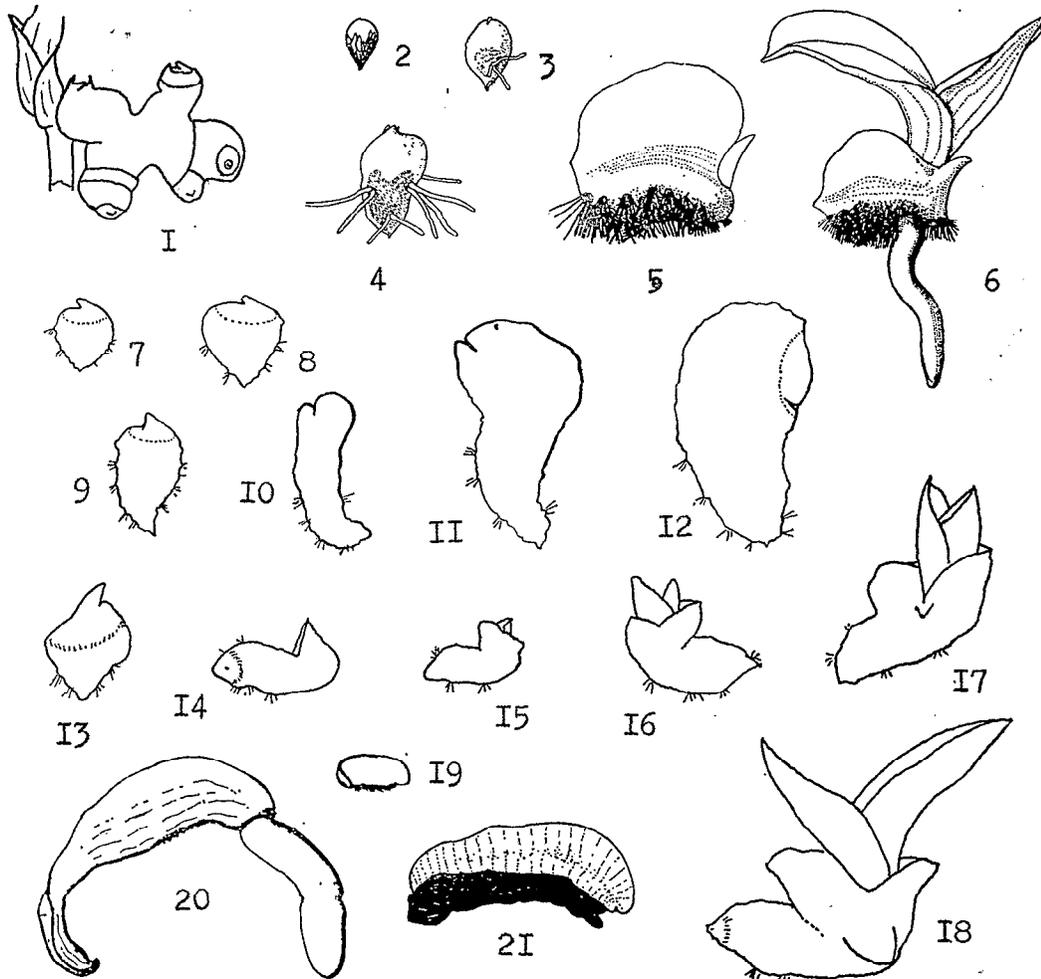


PLANCHE VII. — Germination des *Monopodiales* (suite).

FIG. 1 : *Angraecum maculatum*, d'après Ed. PRILLIEUX et A. RIVIÈRE.

FIG. 2 à 6 : *Angraecum*, d'après H. BURGEFF, Gr. 15 ×.

FIG. 7 à 12 : *Angraecum distichum* Lindl., Gr. 15 ×.

FIG. 13 à 18 : *Acampe Reinschiana* Reich. f., Gr. 15 ×.

FIG. 19 et 20 : *Taeniophyllum Zollingeri*, d'après N. BERNARD, Gr. 5 ×.

FIG. 21 : *Taeniophyllum tjibodasanum*, d'après H. BURGEFF, Gr. 5 ×.

dans son plan de symétrie, puisque N. Bernard signale que l'on peut l'observer entre lame et lamelle sans l'écraser (pl. VII, fig. 23 et 24).

D'après H. Burgeff [21], le *T. tjibodasanum* J. J. S. présente des formes semblables de germination; le protocorme adhère intimement à son support (pl. VII, fig. 21).

A propos de dorsiventralité, il nous faut préciser qu'il s'agit d'un phénomène réel, lorsqu'il apparaît très tôt, au début de la différenciation des protocormes. Il est certain que lorsque la plantule a atteint un certain développement, cette plantule est sujette, d'une part à des tropismes qui peuvent modifier sa forme suivant sa position sur le milieu de culture, et d'autre part à des

modifications internes provoquées par la naissance des racines qui bouleversent la position du protocorme par rapport à la plumule; ce fait est très net chez le *Cattleya* hybride 32-64 Vach.-Lec. où les énormes racines rejettent le protocorme sur le côté (pl. III, fig. 21).

C'est sans doute pour les mêmes raisons que N. Bernard signalait que chez l'*Odontoglossum*, la dorsiventralité était plus ou moins nette suivant les plantules; et que dans les dessins de H. Burgeff concernant une espèce de ce même genre, la présence des rhizoïdes est localisée à peu près uniquement sur le grand côté des protocormes dorsiventraux, ce qui indique nettement que les protocormes étaient plus ou moins couchés sur le substrat et qu'ils se sont irrégulièrement étirés pour se redresser.

Ce phénomène de dorsiventralité paraît ainsi, uniquement caractéristique des *Kerosphereae-Monopodiales*.

La comparaison des protocormes de même espèce ou de même genre élevés symbiotiquement ou non, ou germés naturellement, ne s'est pas révélée toujours possible. Cependant, on constate qu'il y a des modes préférentiels de développement dans chacun des grands groupes de la classification adoptée. C'est ainsi que, d'une manière générale, le protocorme est en forme de toupie moyennement allongée, chez les *Ophrydoideae*, il est en forme de toupie très longue et à disque plus ou moins marqué chez les *Polychondreae*; il se présente en toupie courte chez les *Acranthae* et les *Sympodiales*; il se caractérise enfin par l'acquisition d'un état dorsiventral chez les *Monopodiales*.

D'autre part, et dans tous les cas, la zone où se formera le bourgeon est constituée de petites cellules d'aspect méristématique, tandis que le reste du protocorme est formé de cellules volumineuses.

Les protocormes germés asymbiotiquement ne doivent donc pas présenter de différences sensibles, morphologiques et histologiques, avec des protocormes germés dans des conditions naturelles. L'étude de la différenciation peut ainsi se faire valablement sur les protocormes obtenus *in vitro* en l'absence de rhizoctones.

IV

LA DIFFÉRENCIATION DES PROTOCORMES

Nous avons vu que l'embryon, au moment de la maturité des semences, pouvait se présenter sous deux formes différentes :

Dans quelques cas d'espèce, exceptionnels, l'embryon possède l'ébauche d'un cotylédon; mais dans la majorité des cas l'embryon est morphologiquement indifférencié.

Premier cas :

Possèdent un cotylédon, les embryons du *Sobralia macrantha*, (M. Treub [136]) et du *Bletilla hyacinthina* (N. Bernard [13]) chez les *Polychondreae*, ceux de l'*Epidendrum vitellinum* Lindl. et du *Polystachya microbambusa* Kraenzl. chez les *Acranthae*.

Nous n'avons pu obtenir des germinations de ces espèces, soit par défaut de semences, soit par insuccès des semis. Nous connaissons cependant quelques stades de la germination du *Bletilla hyacinthina*, par les figures qu'en a données N. Bernard dans son mémoire sur l'évolution dans la symbiose [13]. Ces figures sont reproduites dans la planche VIII.

La partie supérieure, « cotylée », est certainement constituée par l'étage « l », comme nous l'avons démontré pour l'*Epidendrum vitellinum* Lindl. et le *Polystachya microbambusa* Kraenzl. Le cotylédon représente donc la partie supérieure, terminale du proembryon. Ce cotylédon se trouve déjeté sur un des côtés par suite de l'épaississement unilatéral des assises cellulaires sous-

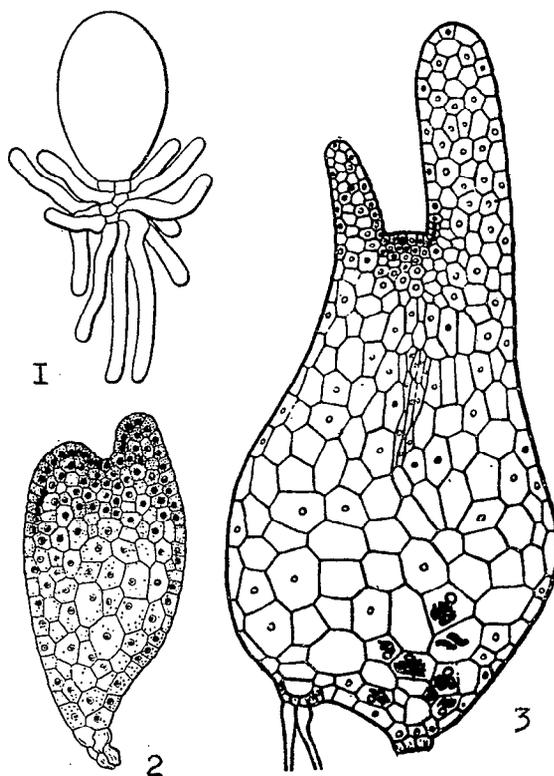


PLANCHE VIII. — Différenciation du protocorme du *Bletilla hyacinthina*, d'après N. BERNARD.

FIG. 1 : embryon en cours de développement intraséminal.

FIG. 2 : coupe longitudinale dans un embryon d'une graine mûre.

FIG. 3 : coupe longitudinale dans une jeune plantule, montrant la formation de la première feuille. Gr. 100 ×.

jaçentes. Au sommet de la protubérance cotylédonnaire, et dès le début de la germination, un membre foliacé se différencie vers l'extérieur, qui limite, vers l'intérieur, le point végétatif de la tige.

Dans la suite du développement, le « cotylédon » et le premier membre foliacé prennent la forme de petites feuilles engaînantes.

Deuxième cas :

Le plus souvent l'embryon ne présente aucune différenciation morphologique.

Des germinations du *Stanhopea costaricensis* Reich. f. et du *Bulbophyllum Bufo* Reich. f. nous ont permis d'assister aux processus de la différenciation de leur protocorme.

Les embryons du *Stanhopea costaricensis* Reich. f. se présentent sous un état plus ou moins développé au moment de la déhiscence du fruit, mais ils n'offrent jamais la moindre ébauche cotylédonnaire. L'embryon que nous avons représenté dans la planche IX à la figure 1, correspondant à la figure 537 de la partie « Embryogénie », a atteint un développement maximum; il est formé des étages *l* et *l'*, originaires de *cc*, et d'un massif conique, *cd*. L'ensemble provient de *ca*, cellule apicale du proembryon bicellulaire (voir plus haut, pp. 60, 61).

La germination (pl. IX, fig. 2 à 9) s'accompagne d'un accroissement cellulaire général, notamment en *l'* et dans la partie supérieure de *cd*, et dans une moindre mesure dans les couches infé-

rieures de *l*. Il est cependant peu sensible dans les couches supérieures de *l*. Dans l'ensemble les divisions cellulaires sont rares; nous en avons très peu souvent observé, mais si l'on compare les embryons des figures 1 et 5, par exemple, on se rend compte que l'élargissement de l'embryon est dû, en plus de l'accroissement cellulaire constaté, à une augmentation du nombre des cellules, par suite de divisions longitudinales, principalement dans la couche *l'*; en *l*, la division cellulaire est toutefois plus intense. Les cellules inférieures de *cd* commencent à dégénérer de très bonne heure.

L'accroissement plus important des couches cellulaires situées au-dessous de *l* aboutit à la formation d'un protocorme en forme de toupie (fig. 6). A ce moment l'accroissement cellulaire est maximum; la zone supérieure présente un aspect nettement méristématique. Elle fonctionne comme point végétatif de la masse embryonnaire.

Une première protubérance ne tarde pas à se former à partir de cette zone, mais uniquement aux dépens d'une de ses moitiés (fig. 7). Le protocorme continue à s'élargir; en même temps, cette protubérance se développe en membre foliacé et un nouveau membre foliacé apparaît à l'opposé du premier, à une certaine distance de celui-ci (fig. 8). La zone comprise entre ces deux premiers membres correspond au point végétatif de la tige. Il y a eu formation d'un bourgeon avec deux préfeuilles, homologue à la plumule des Monocotylédones et non pas adventif, comme le pensaient Ed. Prillieux et A. Rivière [85] et, plus tard, Van Thieghem [138], ce bourgeon occupant toujours une position déterminée sur le protocorme, en prolongement de l'axe embryonnaire. Il n'y a pas formation de colytédon.

Cette différenciation du deuxième membre foliacé est bien visible chez le *Bulbophyllum Bufo* Reich. f. (pl. X).

L'embryon du *Bulbophyllum Bufo* Reich. f., dans la graine mûre, est comparable à celui du *B. oreonastes* Reich., dont nous avons suivi le développement (pp. 54, 56). Il est cependant encore davantage paucicellulaire, mais vraisemblablement composé, comme lui, des étages *l*, *l'*, *m* et *h'*.

Le protocorme de la figure 2 présente à son sommet un premier membre foliacé très net; le deuxième membre foliacé se trouve à peine ébauché sous la forme d'un petit mamelon situé à l'opposé du premier. Son emplacement limite l'emplacement du point végétatif de la tige.

Ces deux premiers membres foliacés ont par conséquent même origine; tous deux proviennent de l'étage *l*, représentant la partie supérieure, terminale, de l'embryon, dont la zone centrale fonctionne en méristème.

Le premier membre foliacé est d'aspect identique quelle que soit sa nature, cotylédonnaire ou plumulaire. Si nous n'avions pas assisté à la différenciation des protocormes du *Stanhopea* ou du *Bulbophyllum*, nous ne pourrions faire la différence entre la feuille cotylédonnaire d'un *Bletilla* et la véritable feuille, première, d'une *Orchidaceae* acotylée.

La différenciation de la racine est toujours incomplète. Dans la partie centrale du protocorme des files axiales de cellules s'organisent en éléments conducteurs (pl. X, fig. 3 à 5). Il est difficile d'assigner une limite inférieure exacte à cette stèle car elle ne s'individualise jamais entièrement. On ne peut cependant pas lui attribuer la totalité de la partie inférieure du protocorme, car, dans le cas du *Stanhopea costaricensis* Reich. f., la partie inférieure de *cd* dégénère très tôt. Aucune organisation ne s'y étant faite par ailleurs, on ne peut savoir si, par exemple, la partie dégénérée ne correspondait pas à une coiffe non encore différenciée.

Chez les *Gramineae*, la présence de poils absorbants sur la coléorhize a été signalée à plusieurs reprises. G. D. Pachkov [76] a été le premier à en déduire que cet organe devait représenter la racine embryonnaire.

H. Jacques-Félix [60] a ensuite confirmé cette opinion en faisant remarquer que, d'après leur insertion profonde sur le nœud de l'hypocotyle, les racines séminales du *Coix Lacrima Jobi* étaient de nature adventive et ne pouvaient constituer la racine vraie. « La précédente opinion trouve une confirmation solide dans l'existence de racines embryonnaires ayant conservé une velléité fonctionnelle. » Tel est le cas du *Phalaris canariensis* dont la coléorhize se couvre de nombreux poils absorbants au cours de la germination.

Chez les *Orchidaceae* également, la présence de poils absorbants sur le protocorme traduit sa nature exacte : le protocorme est la racine embryonnaire qui évolue précocement en tubercule.

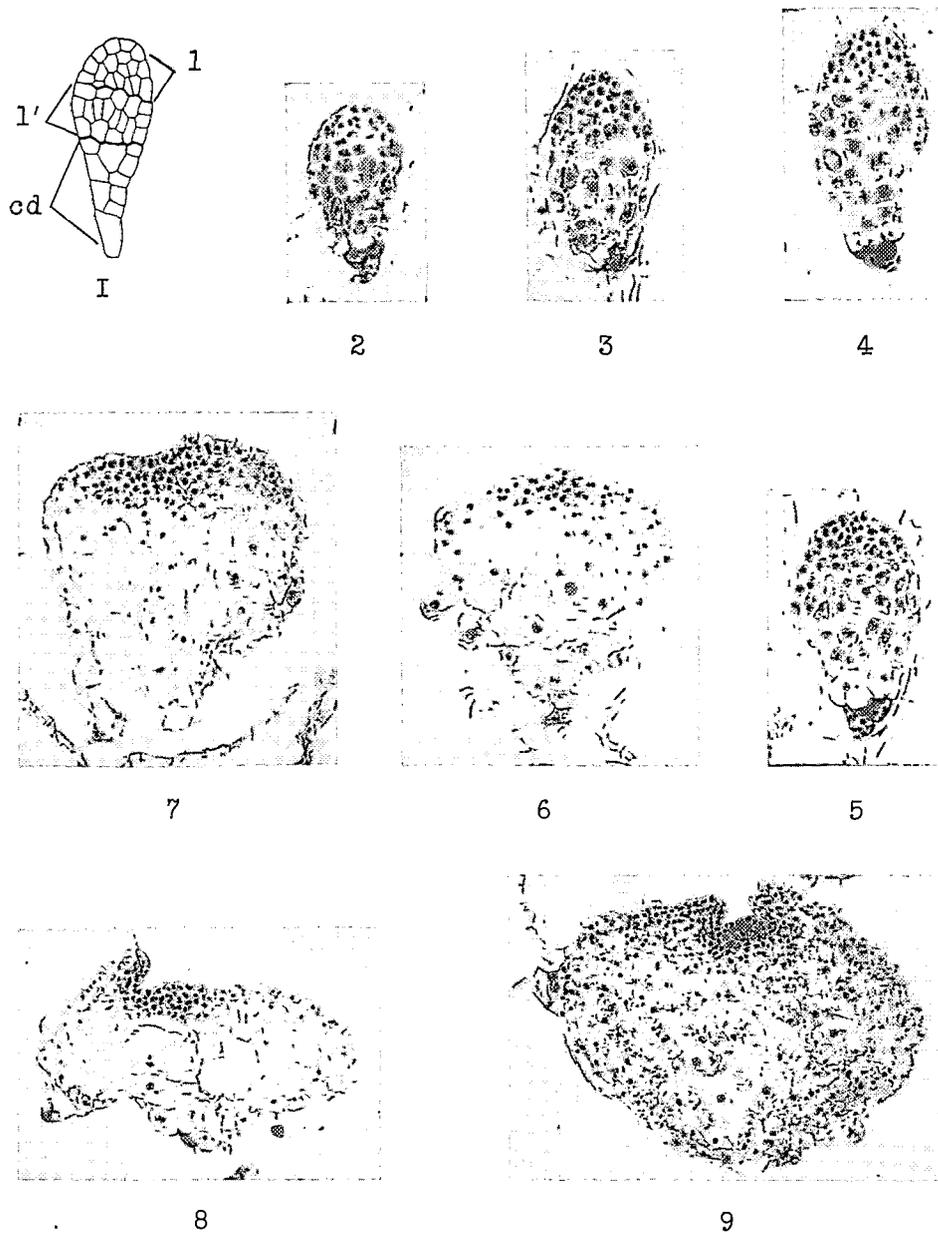


PLANCHE IX. — Germination du *Stanhopea costaricensis* Reich.

FIG. 1 : coupe longitudinale dans un embryon d'une graine mûre.

FIG. 2 à 9 : coupes longitudinales dans de jeunes protocormes, montrant la différenciation du point végétatif de la tige et l'apparition des deux premiers membres foliacés.

Gr. 150 × pour les fig. 1 à 7, 100 × pour les fig. 8 et 9.

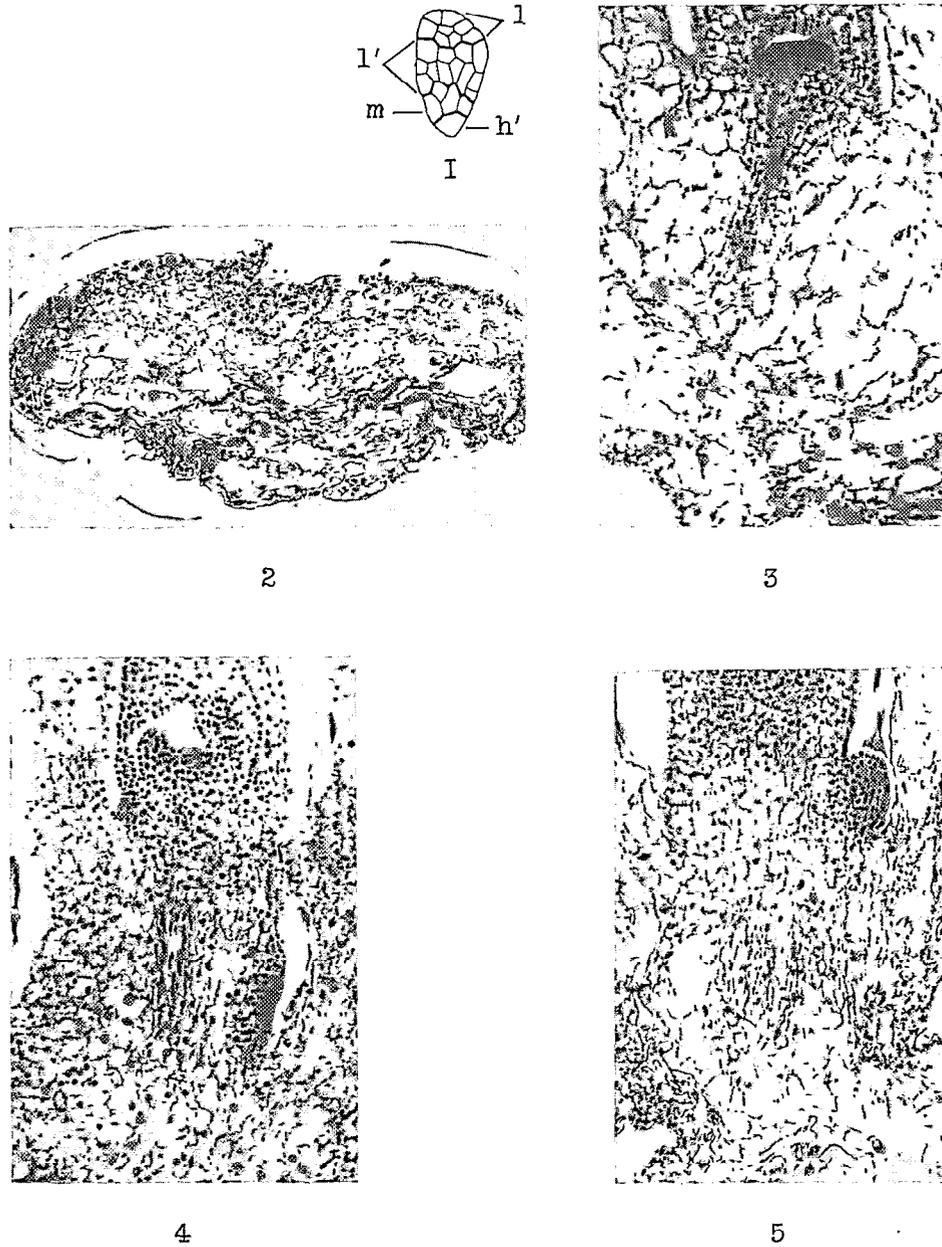


PLANCHE X. — Germination du *Bulbophyllum Bufo* Reich. f.

FIG. 1 : coupe longitudinale dans un embryon d'une graine mûre.

FIG. 2 : coupe longitudinale d'un jeune protocorme, montrant la différenciation du point végétatif de la tige et l'apparition du premier membre foliacé.

FIG. 3 à 5 : coupes longitudinales dans de jeunes plantules, montrant la différenciation de la stèle et, en 4 et 5 seulement, la formation de bourgeons axillaires. Gr. 100 ×.

R. A. Salisbury [90] est le premier à avoir reconnu la nature radicaire du protocorme des *Orchidaceae*, puisqu'il écrivait en 1804, à propos de la germination de l'*Orchis Morio*, « *radicula mox in tuber intumescens* ».

N. Bernard fait également remarquer que « chez les Orchidées à rhizome le protocorme est le début de cet organe et, chez les Orchidées à bulbes, le protocorme tubérisé mérite d'être considéré comme le premier des bulbes produits par la plante » ([13], p. 10).

L'étude anatomique de la différenciation du protocorme des *Orchidaceae* confirme pleinement cette manière de voir.

V

LA PLANTULE

Les différents bourgeons.

Nous avons vu, au cours de la différenciation des protocormes, que la plumule occupait une position bien déterminée sur le protocorme, en rapport avec la présence ou non d'un cotylédon.

Assez souvent, et avec une fréquence variable suivant les espèces, des bourgeons adventifs se forment sur le protocorme, qui vont être à l'origine de plantules adventives.

Le protocorme de ces bourgeons adventifs peut être commun avec le protocorme initial; N. Bernard [13] l'a observé une seule fois dans un semis de *Laelia* (pl. XII, fig. 8); nous l'avons constaté quelquefois chez le *Bulbophyllum Bufo* Reich. f. (pl. XII, fig. 6) et, exceptionnellement, chez l'*Odontoglossum pulchellum* Batem. (pl. XII, fig. 13).

En général, les bourgeons adventifs possèdent leur protocorme propre élaboré à partir du protocorme initial, comme le montrent nettement les figures 1 et 5 de la planche XII, concernant le *Bulbophyllum Bufo* et la figure 14 de la même planche représentant une plantule d'*Odontoglossum pulchellum*.

Chez le *Bulbophyllum Bufo*, il peut également y avoir formation de plusieurs bourgeons adventifs dont certains seulement seront pourvus d'un protocorme propre (pl. XII, fig. 5).

Chez cette espèce, les bourgeons adventifs apparaissent à l'œil nu sous forme d'une petite tache arrondie intensément colorée en vert. On peut en compter jusqu'à huit.

L'observation microscopique nous révèle que ces protocormes adventifs semblent évoluer de la même manière que le protocorme initial (pl. XI, fig. 3).

Chez l'*Eulophia maculata* Reich. f., les bourgeons adventifs sont si nombreux que la surface du protocorme arrive à en être presque entièrement tuméfiée (pl. IV, fig. 18). Mais on peut généralement distinguer le véritable bourgeon et les bourgeons adventifs (pour N. Bernard [13], un bourgeon terminal et des bourgeons de second ordre).

Nous ne pensons pas, en effet, qu'il s'agit de polyembryonie véritable, comme le suggère V. A. Poddubnaja-Arnol'di [83] à propos du *Calanthe Veitchii*, où c'est par bourgeonnement d'une structure déjà différenciée que sont engendrés deux ou trois points de croissance.

Par contre, les « fascies » observées par N. Bernard [13] nous semblent être des cas de polyembryonie véritable. En effet, en inoculant des semis de *Vanda tricolor* avec du *Rhizoctonia lanuginosa*, alors que l'endophyte normal est le *R. mucoroides*, N. Bernard a observé, parmi les plantules qui ont survécu, plusieurs fascies (pl. XII, fig. 15 à 17) dont les protocormes « devaient présenter précocement plusieurs îlots méristématiques distincts » ([13], p. 136).

La plantule du *Bulbophyllum Bufo* représentée dans la planche XII (fig. 2) et celle de l'*Odontoglossum pulchellum* de la même planche (fig. 9) semblent également être des fascies à deux bourgeons seulement.

Nous avons pu réaliser des coupes longitudinales médianes d'un protocorme de *Stanhopea costariensis* Reich. f., présentant deux bourgeons apicaux de développement équivalent. L'observation microscopique révèle nettement que ces deux bourgeons sont issus d'un point végétatif commun (pl. XII, fig. 7).

Par contre chez des plantes comme l'*Epipogium*, le *Didymoplexis*, le *Corallorhiza*, ce bourgeonnement est normal et caractéristique.

Les bourgeons axillaires que l'on trouve dès la première feuille des protocormes provenant des embryons acotylés ne se développent généralement pas au stade plantule. Cependant, N. Bernard [13] a décrit plusieurs formes « anormales » (anormales car elles sont rares) de plantules ramifiées qu'il attribue à une activité particulière des champignons à leur égard. C'est ainsi qu'en inoculant des semis de *Cymbidium* (genre qui héberge normalement le *Rhizoctonia repens*) avec le *R. mucoroïdes*, il s'est formé une plantule parmi les autres, normales, dont les deux premiers bourgeons axillaires se sont rapidement développés et tubérisés ensuite (pl. XII, fig. 18).

Les racines qui sont nodales, adventives, apparaissent généralement beaucoup plus tard que les bourgeons, alors que plusieurs feuilles se sont déjà formées.

La première racine perce à la base du premier ou du deuxième membre foliacé; son origine est endogène, profonde, chez le *Bulbophyllum Bufo*. La figure 4 de la planche XI montre la première racine qui ne tardera pas à apparaître au-dessous de la deuxième feuille de la plantule.

Chez certaines espèces parmi les *Polychondreae*, les racines seraient d'origine exogène. Ce serait le cas pour le *Neottia Nidus-avis*, d'après les dessins de N. Bernard [13], le *Vanilla fragrans*, d'après ceux de G. Bouriquet [17], le *Listera cordata*, d'après les renseignements recueillis par L. Emberger [33].

Le protocorme.

Lorsqu'il nous a été possible de conduire suffisamment longtemps nos germinations, nous avons constaté que le protocorme et le premier membre foliacé finissaient par dégénérer. Tel est le cas pour l'*Epidendrum nocturnum* Jacq. et le *Cattleya* hybride 32-64 Vach.-Lec. Nous pensons que chez ces espèces, le protocorme est lésé et isolé par la naissance des premières racines dont l'origine est profonde et l'épaisseur relativement beaucoup plus importante que dans la suite du développement.

Ed. Prillieux [84] signalait également que le tubercule embryonnaire de l'*Angraecum maculatum* disparaissait après que la tige se soit renflée en tubercule et enracinée dans le sol.

Th. Irmisch [58] a représenté un cas où le protocorme persistait, celui de l'*Epipogium aphyllum*, A. Fuchs et H. Ziegenspeck [40], celui du *Corallorhiza innata*, du *Listera ovata*, du *Limodorum*, N. Bernard [13], celui du *Neottia Nidus-avis*. Mais chez l'*Epipogium* et la *Corallorhiza*, il ne se forme jamais de racines, et chez la *Neottia* ou la *Listera*, les premières racines ayant une origine exogène ne peuvent pas léser le protocorme comme le font celles dont l'origine est profonde.

Ce ne sera que plus tard, lorsque les matériaux de réserve accumulés dans le protocorme auront été épuisés que celui-ci pourra se désorganiser et qu'il disparaîtra.

Il ne faut donc pas essayer de voir dans ce phénomène un caractère particulier. Il n'est que la conséquence d'un mode de développement du système racinaire, qui, lui, est caractéristique.

Lorsque la plantule des Monopodiales a atteint un certain développement, le protocorme semble se comporter comme une racine en adhérant intimement à son support comme le font les racines aériennes de ces épiphytes. Les formes dorsiventrals des jeunes protocormes sembleraient donc être la première manifestation tendant à l'établissement du port, de l'habitus adulte.

Les griffes qui se développent à partir des protocormes d'*Epipogium*, de *Didymoplexis*, d'*Eulophidium* ou de *Corallorhiza* ont la même signification. Il est beaucoup plus surprenant de rencontrer une telle griffe chez une Monopodiale, l'*Angraecum maculatum*, observée par Ed. Prillieux et A. Rivière [80]. Serait-on là en présence d'un caractère ancestral qui se présenterait en témoin au cours de l'ontogenèse, ou d'un fait provoqué par un déséquilibre physiologique ?

Le caractère commun de ces plantules est la suppression, par rapport aux autres Monocotylédones, du développement de structures embryonnaires ou de formes intermédiaires qui précèdent la forme définitive. Tandis que dans la majorité des plantes les rhizomes ou les tuber-



I



2



3



4

PLANCHE XI. — Coupes longitudinales de jeunes plantules de *Bulbophyllum Bufo* Reich. f.

FIG. 1 et 2 : formation de bourgeons axillaires.

FIG. 3 : différenciation d'un bourgeon adventif sur le protocorme.

FIG. 4 : différenciation de la première racine.

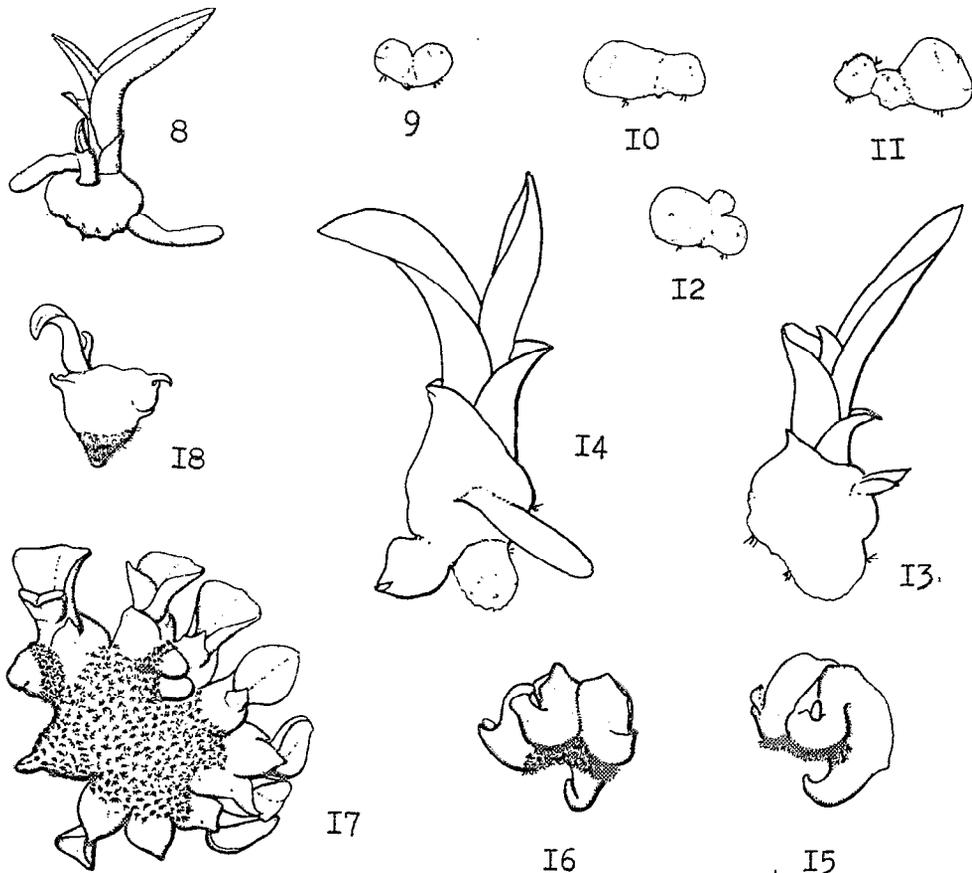
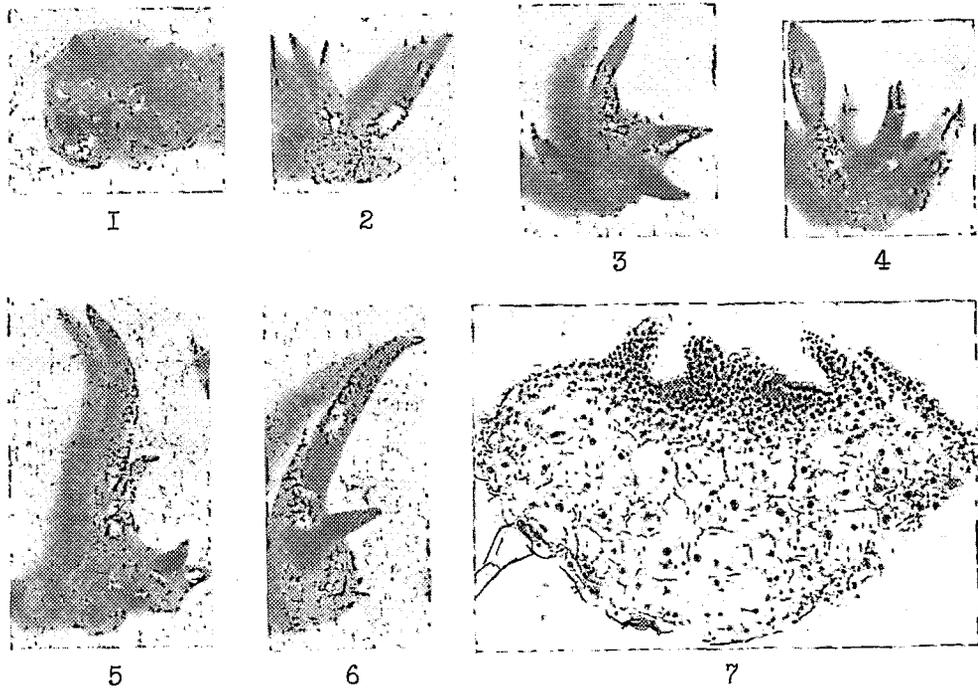


PLANCHE XII. — Plantules à plusieurs branches.

FIG. 1 à 6 : plantules de *Bulbophyllum Bufo* Reich. f., présentant des branches d'origines et de modes de développement différents, Gr. 10 ×.

FIG. 7 : coupe longitudinale dans un protocorme à deux bourgeons de *Stanhopea costaricensis* Reich. f., Gr. 100 ×.

FIG. 8 : plantule de *Laelia* présentant un bourgeon adventif directement développé sur le protocorme initial, d'après N. BERNARD, Gr. 5 ×.

FIG. 9 à 14 : protocormes et plantules d'*Odontoglossum pulchellum* Batem., dont chaque branche possède en propre un protocorme, sauf en 13, original, Gr. 10 ×.

FIG. 15 à 17 : fascies de *Vanda tricolor*, d'après N. BERNARD, Gr. 5 ×.

FIG. 18 : plantule à deux branches de *Cymbidium*, d'après N. BERNARD, Gr. 5 ×.

cules apparaissent tardivement, chez les *Orchidaceae*, le premier tubercule ou le premier article du rhizome se trouve déjà ébauché dans la graine mûre. Les *Orchidaceae* paraissent, de ce fait, les plus évoluées des Monocotylédones.

Les caractères blastogéniques des *Orchidaceae* sont cependant trop généraux pour qu'ils puissent nous permettre une confrontation étroite avec les données embryogéniques. Mais il est intéressant de noter que les *Polychondreae*, les plus primitives des *Orchidaceae*, à la fois par leurs caractères floraux et ceux de leurs embryons, présentent également des formes particulières de protocormes.

Quant aux *Acranthae* et aux *Pleuranthae-Sympodiales*, elles offrent un même type de protocorme classique, « cattléen ». Par contre, les *Pleuranthae-Monopodiales* se caractérisent par une forme de protocorme dorsiventrals. Cette différence, conjointement aux caractères embryogéniques, sépare nettement les *Monopodiales* des autres *Kerosphereae*, c'est-à-dire les espèces à végétation monopodiale de celles à végétation sympodiale.

CHAPITRE III

CONSIDÉRATIONS D'ENSEMBLE SUR L'EMBRYON DES ORCHIDACEAE-MONANDRAE

ASPECT HISTOLOGIQUE

La première caractéristique des embryons des *Orchidaceae* est leur état rudimentaire ou plutôt leur indifférenciation morphologique presque générale, puisque seules quelques espèces possèdent l'ébauche d'un cotylédon.

Cependant, par l'examen de coupes longitudinales de ces embryons, nous avons vu qu'il existait une différenciation histologique très nette suivant l'axe de polarisation; si bien que l'on pouvait très généralement distinguer une zone apicale à petites cellules, le reste de l'embryon étant formé de cellules volumineuses gorgées de substances de réserves.

Très vite après les premières générations cellulaires, les blastomères des étages inférieurs du proembryon acquièrent des dimensions considérables; les divisions cellulaires y sont rares sauf en général dans les éléments qui constitueront l'épiderme. Nous avons vu que cette zone inférieure à grosses cellules correspondait à la radicule. Cette radicule est immédiatement différenciée en organe de réserve. On peut voir là une des principales causes à la non-différenciation de l'embryon et conclure que la différenciation physiologique s'oppose à la différenciation morphologique. La preuve en est fournie par l'embryon de l'*Epidendrum vitellinum*, où le cran cotylédonnaire se dessine très tôt, comme chez les autres Monocotylédones, et où tous les blastomères sont sensiblement équivalents.

Il existe donc une différenciation embryonnaire chez les *Orchidaceae*, mais elle est particulière.

L'absence d'albumen est également un phénomène général dans cette famille de plantes. S. Navaschine [75] a montré que l'albumen ne s'y formait pas car il n'y avait pas fusion du deuxième anthérozoïde avec les noyaux polaires; depuis, on a constaté que chez certaines espèces la double fécondation a lieu, mais que le noyau de l'albumen dégénère immédiatement après sa formation dans la majorité des cas.

La double fécondation paraît fréquente chez les *Polychondreae*. La présence d'un albumen, quoique rudimentaire, dans ce groupe, est en rapport avec son ancienneté.

Chez les rares espèces où la segmentation du noyau de l'albumen a lieu, celle-ci n'aboutit jamais à la production d'un albumen bien important puisque chez le *Chamaeorchis alpina* il ne forme que deux noyaux (K. Afzélius [1]), quelques-uns chez le *Cephalanthera Damasonium* et le *C. longifolia* (O. Hagerup [51]), huit chez le *Vanilla planifolia* (B. G. L. Swamy [131]). L'embryon est cependant beaucoup plus développé chez d'autres espèces dont l'albumen est nul. On ne peut, en conséquence, attribuer à une lacune en albumen l'état rudimentaire de l'embryon et voir dans ce phénomène une relation directe et grossière de cause à effet. Cet état de l'embryon

paraît plutôt, tout simplement, faire partie des caractéristiques de ces plantes. Une preuve supplémentaire en est donnée par les cas de polyembryonie où les embryons d'un même sac arrivent à atteindre une importance égale, ou à peu près, et une différenciation comparable à celles des embryons uniques. K. Suessenguth [120] a représenté plusieurs cas de polyembryonie chez le *Zygopetalum Mackayi* où, dans un même ovule, peuvent se développer jusqu'à huit embryons. Le volume de la totalité des embryons d'une même graine croît avec le nombre des embryons. La figure 1 de la planche XIII montre un ensemble de graines de *Goodyera repens* R. Br. dont deux renferment des embryons jumelés.

Comment est alors assurée la nutrition de l'embryon en l'absence d'albumen ?

M. Treub [136] a attribué ce rôle au suspenseur ou, en l'absence de suspenseur, à l'étroit contact du sac embryonnaire et de l'embryon.

Certains groupes, comme les *Ophrydoideae*, possèdent en effet un suspenseur allongé, pluricellulaire, qui peut sortir du sac et s'insinuer le long des placentas à la recherche de substances nutritives. Ce suspenseur se trouve même ramifié chez les *Habenaria* ce qui accroît son efficacité.

Chez le *Coelogyne Parishii* Hook., on retrouve un suspenseur filamenteux allongé, mais il est flanqué à sa base des deux synergides qui n'ont pas dégénéré (pl. XIII, fig. 2). Les noyaux polaires persistent également chez cette espèce, mais ils paraissent beaucoup moins actifs que les deux synergides. Dans ce cas l'embryon est particulièrement développé.

Le suspenseur peut encore être profondément ramifié, dès sa base, en longs boyaux entourant l'embryon, comme chez les *Sarcantheae*, et appliqué étroitement contre lui lorsque la cavité embryonnaire est par trop exigüe.

Il se développe en une énorme vésicule haustoriale chez le *Bulbophyllum oreonastes* Reich. f. ou le *Calanthe madagascariensis* Rolfe, dont le rôle nourricier paraît évident.

Mais le suspenseur peut encore être court et l'embryon ne pas être appliqué étroitement contre les parois de la cavité embryonnaire; c'est le cas, par exemple, du *Cephalanthera ensifolia* Rich. ou du *Masdevallia Veitchiana* Reich.; et pourtant l'embryon de ces espèces n'est pas plus développé que ceux des *Ophrydoideae*. L'embryon du *Limodorum abortivum* Sw. est aussi muni d'un court suspenseur mais il possède, de plus, quelques noyaux d'albumen volumineux (pl. XIII, fig. 3 et 4), dont le protoplasme est particulièrement dense et dont l'activité paraît certaine dans un rôle d'haustorium. L'embryon du Limodore est, par ailleurs, de bonne taille, mais il ne présente aucune différenciation morphologique.

Par contre, l'embryon de l'*Epidendrum radicans* Pav. atteint une taille et une différenciation histologique exceptionnelles, et aucun noyau du sac n'a pu être mis en évidence au cours de l'embryogenèse. Chez les *Epidendrum*, le suspenseur est une abondante grappe cellulaire.

Lorsqu'il n'y a pas de suspenseur, le contact sac embryonnaire-embryon est étroit chez le *Listera ovata* R. Br., le *Neottia Nidus-avis* Rich., le *Manniella Gustavi* Reich. f., le *Goodyera repens* R. Br., lâche chez les *Epipactis* et pourtant le développement de l'embryon de la Listère ou de la Neottie n'est pas plus abondant que celui de l'Epipacte.

L'influence de structures assimilatrices telles que noyaux du sac ou suspenseur, et de rapports de proximité entre l'embryon et les parois de la cavité embryonnaire, n'apparaît donc pas nettement liée à un meilleur développement ou à quelque différenciation morphologique de l'embryon.

Ces faits confirment le caractère spécifique de l'état des embryons à maturité des semences.

II

ASPECT EMBRYOGÉNIQUE

Nous avons vu, en conclusion de chacun des chapitres traitant de l'embryogénie descriptive des différents groupes des *Orchidaceae-Monandrae*, qu'un type d'embryon, plusieurs dans le cas des *Polychondrae*, pouvaient, dans une certaine mesure, caractériser ces différents groupes.



PLANCHE XIII.

- FIG. 1 : semences du *Goodyera repens* R. Br. dont deux renferment des embryons jumelés, Gr. 50 ×.
 FIG. 2 : sac embryonnaire du *Coelogyne Parishii* Hook. montrant la persistance des synergides et d'un noyau antipodial, au cours du développement de l'embryon, Gr. 500 ×.
 FIG. 3 et 4 : l'albumen chez le *Limodorum abortivum* Sw., Gr. 500 ×.

Au stade séminal, l'embryon ne peut être défini que par les lois des origines, des dispositions et des nombres. En tenant compte de la loi primordiale des origines et de la participation de *cb* dans la composition de l'embryon proprement dit, puisque c'est cette dernière qui est finalement utilisée dans la définition des mégarchétypes, nous pouvons considérer qu'il y a pour l'instant, chez les *Monandreae*, huit types fondamentaux.

Ce sont, suivant leur ancienneté, les types du *Neottia*,
 — du *Manniella*,
 — du *Limodorum*,
 — de l'*Ophrys*,
 — du *Bulbophyllum*,
 — du *Liparis*,
 — des *Sarcandreae*,
 — du *Coelogyne*.

Le type du *Neottia* se retrouve dans l'*Epipactis atrorubens* Schult. Il est sous une forme dérivée dans le *Listera ovata* R. Br. et le *Spiranthes autumnalis* Rich., mais certains *Spiranthes* paraîtraient se ranger préférentiellement sous le type du *Manniella*.

Sans précision d'appartenance au type du *Neottia* lui-même ou à un type dérivé donné, nous trouvons l'*Epipogium aphyllum*, le *Zeuxine sulcata*, le *Prescottia micrantha* Lindl.

Le type du *Manniella* se retrouve dans le *Goodyera repens* R. Br.

Le type du *Limodorum* est dérivé dans le *Cephalanthera ensifolia* Rich.

Au type de l'*Ophrys* appartiennent les *Serapias longipetala* Poll., *Orchis longibracteata* Biv., *O. laxiflora* Lam.

Le *Platycoryne paludosa* Rolfe représente un type dérivé de celui de l'*Ophrys*.

Quant aux espèces des genres *Himantoglossum*, *Gymnadenia*, *Herminium*, *Habenaria*, *Satyrium*, qui ont fait l'objet de quelques investigations embryologiques, elles se classent, sans aucun doute, auprès du type de l'*Ophrys*, mais nous ne savons pas si leur embryogenèse est celle du type ou d'un type dérivé.

Le type du *Bulbophyllum* a été uniquement rencontré chez le *Bulbophyllum oreonastes* Reich. f.

Le type du *Liparis* se rencontre sous des formes diversement dérivées dans le *Masdevallia Veitchiana* Reich., le *Corallorhiza innata* R. Br., le *Maxillaria variabilis* Batem., le *Vanilla fragrans* (Salis.) Ames, et sans doute dans les genres *Laelia* et *Dendrobium*. L'*Epidendrum vitellinum* Lindl. y est également rattaché mais il constitue une forme irrégulière.

Le type du *Coelogyne* est dérivé dans le *Polystachya microbambusa* Kraenzl.

Le type des *Sarcandreae* réunit plusieurs types dérivés en attendant qu'une forme régulière soit connue qui préciserait le nom du type.

Quant aux autres genres dont nous possédons quelques données relatives à leur embryogenèse, celles-ci sont toutefois insuffisantes pour que nous puissions ranger ces genres auprès d'un type donné.

En ce qui concerne l'*Eulophia oedoplectron* Summ., son embryogenèse étant fortement irrégulière, nous ne pouvons actuellement envisager sa place auprès d'un type régulier. De même pour le *Calanthe madagascariensis* Rolfe, à cause de son irrégularité et de l'absence de données concernant les troisième et quatrième générations cellulaires.

Nous avons vu également que, suivant que l'embryon est cotylé ou non, le point végétatif de la tige sera latéral ou terminal, que la radicule ne s'individualise jamais entièrement, si bien qu'on ne peut lui assigner une limite inférieure exacte. Il n'est donc pas possible de déterminer les Mégarchétypes d'après le rôle joué par la cellule basale du proembryon bicellulaire. La seule chose que nous connaissions avec certitude est l'origine du cotylédon chez les espèces cotylées et celle du point végétatif de la tige chez les espèces acotylées. D'où les deux formules simplifiées :

espèces cotylées : $l = cot$,

espèces acotylées : $l = pvt$.

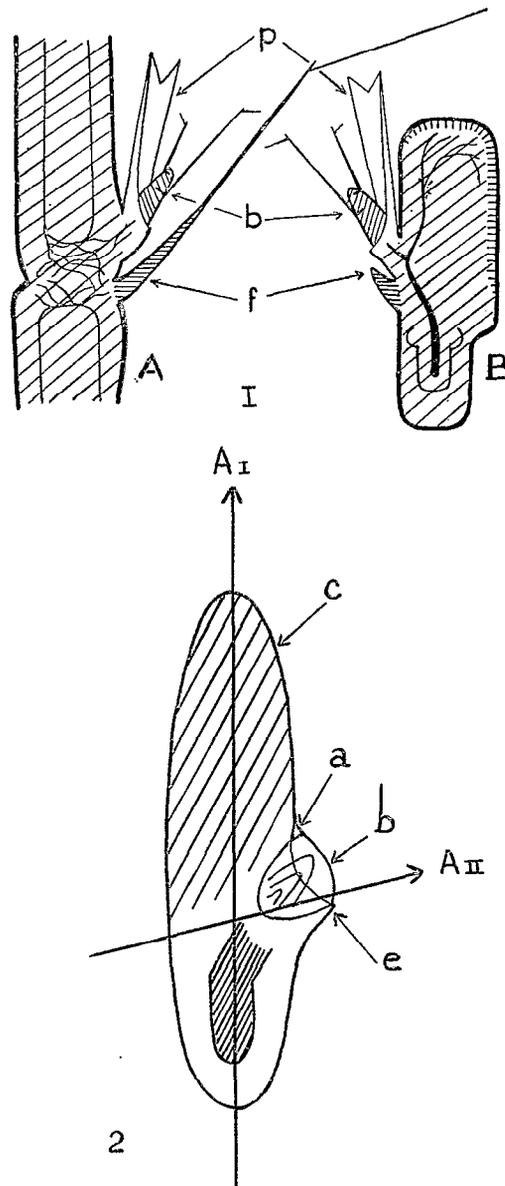


PLANCHE XIV. — Interprétation de l'embryon des *Gramineae*.

FIG. 1, d'après H. JACQUES-FÉLIX; A : Schéma d'une tige de Graminée au niveau d'un nœud, montrant l'insertion d'un bourgeon (*b*) avec sa préfeuille (*p*) et la feuille axillante (*f*); B : schéma d'un embryon de Graminée montrant les analogies entre : la piléole (*p*) et la préfeuille, la « gemmule » (*b*) et le bourgeon, l'épiblaste (*f*) et la feuille axillante.

FIG. 2, d'après M. CHADEFAUD (inédit; reproduit avec l'autorisation de l'auteur); schéma d'un embryon de Graminée; AI : axe primaire, AII : axe secondaire (hypothétique), *a* : fossette située à l'aisselle du cotylédon (*c*) montrant que celui-ci peut être interprété comme première feuille sur l'axe secondaire, *b* : plumule, interprétée comme bourgeon axillaire du cotylédon, *e* : épiblaste, représentant la base engainante du cotylédon.

La répartition de ces formules au sein des *Monandrae* n'a rien de caractéristique d'un groupe ou même d'un genre, puisque chez le genre *Epidendrum*, les deux cas se présentent. C'est ainsi que pour l'*E. radicans* Pav., *l* = *pot* et que pour l'*E. vitellinum* Lindl., *l* = *cot*.

Faudrait-il pour cette raison mettre la loi des destinées en défaut ? Nous ne le pensons pas, car, dans le cas des *Epidendrum*, nous avons vu que l'embryogenèse était particulièrement irrégulière, révélant ainsi une origine hybride, à partir de genres certainement assez éloignés, cause des anomalies rencontrées.

Ce phénomène de terminalité du point végétatif de la tige paraît bien spécial aux *Orchidaceae* parmi les Monocotylédones. Il y a quelques années, R. Souèges a démontré d'une manière définitive, en suivant rigoureusement la segmentation embryonnaire, que certaines Monocotylédones telles que le *Potamogeton natans* L. [111] ou les *Commelinaceae* [112, 113], dont certains considéraient que l'origine de la tige était apicale, se comportaient en réalité comme les autres Monocotylédones à ce point de vue.

R. Souèges pensait toutefois qu'il pouvait y avoir des termes de passage entre les Mono- et les Di-cotylédones et qu'il pouvait « fort bien exister des cas où une portion, également de q , la plus grande, produit le cotylédon et une autre portion, plus petite, se différenciant sur un plan inférieur ou en position latérale, engendre le point végétatif de la tige » ([111] p. 19). Ce qui pourrait être le cas pour le *Zannichellia palustris* L. [22].

Dans ce cas, le cotylédon est encore terminal, mais le point végétatif de la tige est également terminal. Tous deux sont des formations d'origine homologue dont les blastomères initiaux étaient des cellules sœurs.

Chez la majorité des *Orchidaceae* ce stade est cependant dépassé, puisque le point végétatif est seul et strictement terminal.

Par ailleurs, le rapprochement de deux formules établies plus haut est tout à fait suggestif; il évoque à nouveau la question d'axe et de cotylédon, et, par là, celle des rapports entre Monocotylédones et Dicotylédones.

III

AXE ET COTYLÉDON

C. L. Gatin, dans son Dictionnaire de Botanique [41], définit le cotylédon, comme étant « la première feuille, de forme généralement simple se développant à partir de l'embryon ».

Cette formule souligne l'origine embryonnaire de cette formation mais elle ne précise pas ce qu'elle représente.

Dans le cas des Dicotylédones, les cotylédons apparaissent très nettement comme étant des appendices de l'axe, différenciés à partir de la masse embryonnaire, avant que ne soit individualisé le point végétatif de la tige, équivalents par l'homologie d'origine de leurs blastomères initiaux.

Par contre, chez les Monocotylédones, la valeur du cotylédon prête davantage à réflexion.

R. Souèges, en 1931, au sujet du *Sagittaria sagittifolia*, expliquait que chez les Monocotylédones, « l'axe principal avorte en donnant le cotylédon terminal, tandis que se différencie un nouvel axe de croissance qui se comporte comme le premier » ([102] p. 387). Cette disposition rappelle la végétation sympodiale presque générale des Monocotylédones.

Récemment, H. Jacques-Félix [59], à la suite d'observations uniquement morphologiques et topographiques, conclut que chez les *Gramineae*, le scutellum est l'axe embryonnaire et l'épiblaste, le cotylédon. La piléole est en effet adossée au scutellum et fait face à l'épiblaste, de la même manière que la préfeuille d'un bourgeon de chaume est adossée à l'axe et fait face à la feuille axillante. La plumule est le bourgeon axillaire de l'épiblaste.

Quant à J. L. Guignard, ses recherches sur l'embryogénie des *Gramineae* l'autorisent à penser que « le scutellum est le cotylédon différencié en suçoir et prolongé à sa base par une excroissance de l'hypocotyle » ([47] p. 594).

M. Chadefaud nous a enfin suggéré une hypothèse de « changement de polarité ». Le schéma qu'il nous a communiqué et que nous reproduisons, planche XIV est ainsi interprété :

A l'axe primaire, AI, se substitue un axe secondaire, AII. L'axe primaire est transformé en « cotylédon » qui serait la première feuille de l'axe secondaire. Une fossette située à l'aisselle du cotylédon souligne l'état foliaire de celui-ci. La partie externe de la base engainante du cotylédon est représentée par l'épiblaste. La plumule est alors considérée comme étant le bourgeon axillaire du cotylédon.

D'après les données de l'embryogénie, le point végétatif de la tige se déplace chez les Monocotylédones. Il est en effet très bas chez les *Liliaceae* [25], [26], [27], [96], [100], [101], [104], les *Dioscoreaceae* [48], les *Commelinaceae* [112], [113], les Helobiales [102], [115], puisqu'il s'y différencie à partir de *m*; il arrive en *l'* chez les *Jonaceae* [97], [105], les *Cyperaceae* [45], les *Typhaceae* [99], les *Gramineae* [47], les Palmiers [46]. On le trouve finalement en *l* chez le *Zannichellia palustris* L. (*Potamogetonaceae*) [22], mais il n'atteint la zone centrale de *l* que chez les *Orchidaceae*, à quelques exceptions près.

IV

RAPPORTS ENTRE MONOCOTYLÉDONES ET DICOTYLÉDONES

D'après A. Engler [34], Monocotylédones et Dicotylédones sont constituées par des phylums indépendants, issus d'un stock ancestral commun, le groupe hypothétique des Proangiospermes. A partir de cette souche se seraient formés des phylums monocotylés (à point végétatif latéral) et des phylums dicotylés (à point végétatif terminal).

D'après J. Hutchinson [56], les Monocotylédones sont issues des Dicotylédones au travers d'un groupe renonculacéen.

La première théorie conduit à considérer l'état monocotylé comme un « simple accident » (Souèges [115] p. 49).

La seconde fait admettre, en conséquence, que la terminalité du point végétatif est antérieure à une disposition latérale. Les faits, cependant, révèlent que, du point de vue morphologique, la présence d'un cotylédon chez les *Orchidaceae* apparaît comme un caractère ancestral, témoin du passé, qui se maintiendrait chez quelques espèces. En effet, on a trouvé un cotylédon chez le *Bletilla hyacinthina* qui est une *Polychondreae*, donc une espèce ancienne, chez un *Epidendrum*, l'*E. vitellinum* Lindl., dont l'embryogenèse est particulièrement irrégulière et dont certaines formes de tétrade en A_2 révèlent un état archaïque.

Par ailleurs, les *Orchidaceae* sont manifestement les plus évoluées des Monocotylédones par leur organisation florale et elles le sont plus que certaines Dicotylédones.

La persistance de l'axe primaire chez les *Orchidaceae* n'entraîne pas de modifications concernant les caractères distinctifs classiques apparents entre les deux classes d'Angiospermes. Les caractères qui séparent ces deux classes paraissent de ce fait beaucoup plus réels et les hypothèses émises au sujet de formes intermédiaires qui se manifesteraient chez certaines Dicotylédones par de la monocotylie (par syncotylie d'ailleurs) ou de l'hétérocotylie, perdent beaucoup de leur intérêt.

L'état cotylé de certaines *Orchidaceae* est l'indication de cette caractéristique essentielle, originelle, des Monocotylédones, l'état acotylé paraissant être la conséquence d'une différenciation histologique précoce du proembryon.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1. Plusieurs types embryogéniques ont été décrits chez les *Orchidaceae*. Certains sont uniques et caractéristiques d'une tribu ou d'un groupe (*Ophrydoideae* et *Monopodiales*).

Il y en a plusieurs chez les *Polychondreae*, les *Acranthae* et les *Sympodiales*.

2. Le protocorme des *Acranthae* et des *Sympodiales* est du type classique en toupie, « cattléen ». Celui des *Ophrydoideae* est peu différent. Mais les *Polychondreae* et les *Monopodiales* présentent chacune des formes de protocormes particulières. Ils sont en effet à peu près régulièrement épaissis chez les *Polychondreae* et dorsiventraux chez les *Monopodiales*.

3. Les blastophytes des *Orchidaceae* ont cependant une caractéristique commune. Elle réside dans la suppression du développement de structures embryonnaires ou de formes intermédiaires qui précèdent la forme définitive.

4. L'état ancien ou évolué de l'embryon va en général de pair avec les perfectionnements du gynostème et avec les classifications systématiques générales.

5. L'embryon, bien que rudimentaire, présente généralement une différenciation histologique précoce avec limitation d'un massif apical dont les blastomères sont de petite taille et d'où naîtra le point végétatif de la tige. La zone sous-jacente à ce massif correspond à la radicule.

6. L'état morphologiquement indifférencié de l'embryon des *Orchidaceae-Monandrae* ne paraît pas lié à l'absence d'albumen ou à son faible développement lorsqu'il s'en forme un. Il serait une caractéristique propre de cette famille.

7. Dans la majorité des cas l'embryon, dans la graine mûre, est acotylé. La différenciation morphologique se fait au cours de la germination des semences. Le point végétatif de la tige se forme alors terminalement comme chez les Dicotylédones, mais aucun cotylédon ne se développe.

8. D'où les deux formules générales :

chez les espèces cotylées, $l = cot$,
chez les espèces acotylées, $l = pvt$.

9. Le point végétatif de la tige se situe à des niveaux différents de l'embryon des Monocotylédones. La situation de ce massif au sommet de l'embryon des *Orchidaceae* correspond à la fois avec les données de l'embryogénie, qui considère comme plus évolué l'embryon dont les potentialités constructives sont attachées à une zone située le plus loin possible du pôle végétatif, et avec les critères morphologiques de phylogénie : concrescence, réduction, perfectionnement.

10. La terminalité du point végétatif de la tige des *Orchidaceae* n'est pas une raison pour considérer cette famille comme étant intermédiaire entre Mono- et Di-cotylédones. La présence d'un cotylédon chez de rares espèces rappellerait l'origine initiale, ancienne, des *Orchidaceae* à partir d'un phylum monocotylé.

11. La présence d'un point végétatif de la tige, terminal et axial chez les *Orchidaceae* est le terme final du déplacement de ce point végétatif sur le massif embryonnaire, au sein des Monocotylédones.

BIBLIOGRAPHIE

- 1 — AFZÉLIUS (K.). — Zur Embryosackentwicklung der Orchideen; *Svensk Bot. Tidskr.*, 1916, B, 10, 183-227.
- 2 — AMICI (G. B.). — Ueber die Befruchtung der Orchideen; *Bot. Zeit.*, 1847, 5, 364-70 et 381-6.
- 3 — BARANOV (P.). — Recherches sur le développement du sac embryonnaire chez les *Spiranthes australis* Lindl. et *Serapias pseudocordigera* Moric.; *Bull. Soc. imp. Nat. Moscou*, 1915, N. S. 29, 74-92.
- 4 — BARANOV (P.). — Contributions à l'étude de l'embryologie des Orchidées; *J. Soc. Bot. Russe*, 1917, 2, 20-9.
- 5 — BARANOV (P.). — Contributions à l'étude de l'embryologie des Orchidées. II *Herminium monorchis* R. Br.; *J. Soc. Bot. Russe*, 1924, 9, 5-9.
- 6 — BARANOV (P.). — Sur la réduction de la génération féminine sexuelle dans la famille des Orchidées; *Bull. Un. Asie Centrale*, 1925, 10, 181-95.
- 7 — BENTHAM (G.). — *Orchideae*, dans Bentham et Hooker : *Genera Plantarum*, Londres, 1883.
- 8 — BERNARD (N.). — Sur la germination du *Neottia Nidus-avis*; *C. R. Acad. Sc. France*, 1899, 128, 1253-5.
- 9 — BERNARD (N.). — Sur quelques germinations difficiles; *Rev. gén. Bot.*, 1900, 12, 108-20.
- 10 — BERNARD (N.). — Études sur la tubérisation; Thèse Doct. Sc. nat., Paul Dupont Éd., Paris, 1902.
- 11 — BERNARD (N.). — La germination des Orchidées; *C. R. Acad. Sc. France*, 1903, 137, 483-5.
- 12 — BERNARD (N.). — Recherches expérimentales sur les Orchidées; *Rev. gén. Bot.*, 1904, 16, 405-51, 458-76.
- 13 — BERNARD (N.). — L'évolution dans la symbiose. Les Orchidées et leurs champignons commensaux; *Ann. Sc. nat. Bot.*, 9^e sér., 1909, 1-196.
- 14 — BOUREAU (Ed.). — Anatomie végétale, t. III, *Presses universitaires*, Paris, 1957.
- 15 — BOURIQUET (G.) et BOTTEAU (P.). — La germination asymbiotique des graines de Vanillier (*Vanilla planifolia* And.); *Bull. Acad. Malgache*, 1937, N. S. 20, 115-7.
- 16 — BOURIQUET (G.). — Sur la germination des graines de Vanillier (*Vanilla planifolia* And.); *Agron. trop.*, 1947, 3-4, 150-64.
- 17 — BOURIQUET (G.) et coll. — Le Vanillier et la Vanille dans le monde; *Lechevallier Éd.*, Paris, 1954.
- 18 — BROWN (R.). — *Prodomus Florae Novae Hollandiae et Insulae Van-Diemen* (Australia and New-Zealand); 1810.
- 19 — BURGEFF (H.). — Die Anzucht tropischer Orchideen aus Samen; *Iéna*, 1911.
- 20 — BURGEFF (H.). — Saprophytismus und Symbiose. Studien an tropischer Orchideen; *Fischer Éd.*, Iéna, 1932.
- 21 — BURGEFF (H.). — Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen; *Fischer Éd.*, Iéna, 1936.
- 22 — CAMPBELL (D. H.). — A morphological study of *Naias* and *Zanichellia*; *Proceed. Califor. Acad. Sc.*, 3rd ser. *Bot.*, 1897, 1, 1-67.
- 23 — CHARDARD (R.). — Contribution à l'étude cytotoxinomique des Orchidées; *Rev. Cytol. et Biol. végét.*, 1963, 26, 1, 1-58.
- 24 — COSTANTIN (J.). — La vie des Orchidées; *Flammarion Éd.*, Paris, 1917.
- 25 — CRÉTÉ (P.). — Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez le *Scilla autumnalis* L.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1952, 235, 313-5.
- 26 — CRÉTÉ (P.). — Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez le *Gasteria verrucosa* Duval; *C. R. Acad. Sc. France*, 1952, 235, 1421-3.
- 27 — CRÉTÉ (P.). — Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez l'*Endymion nutans* Dumort.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1954, 238, 380-2.
- 28 — CRÉTÉ (P.). — Précis de Botanique, t. II; Paris, 1959.
- 29 — DARWIN (Ch.). — De la fécondation des Orchidées par les Insectes et des bons résultats du croisement; *Reinwald et C^{ie} Éd.* Paris, 1870 (Trad. Rérolle).
- 30 — DRESSLER (R. L.) et DODSON (C. H.). — Classification and phylogeny in the *Orchidaceae*; *Ann. Missouri bot. Gard.*, 1960, 47, 25-68.
- 31 — DUMÉE (P.). — Quelques observations sur l'embryon des Orchidées; *Bull. Soc. Bot. France*, 1910, 57, 83-7.
- 32 — DUNCAN (R. E.) et CURTIS (J. T.). — Intermittent growth of *Phalenopsis*. A correlation of the growth phases of an Orchid fruit with internal development; *Bull. Torrey bot. Club*, 1942, 69, 167-83.
- 33 — EMBERGER (L.). — Traité de Botanique II. Les végétaux vasculaires; *Masson Éd.*, Paris, 1960.
- 34 — ENGLER (A.). — Introduction to Angiosperms, dans ENGLER (A.) et PRANTL (K.): *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2^e éd., Leipzig, 1926.
- 35 — FABRE (J. H.). — De la germination des Ophrydées et de la nature de leurs tubercules; *Ann. Sc. nat. Bot.*, 4^e sér., 1856, 5, 163-86.
- 36 — FLEISCHER (E.). — Beiträge zur Embryologie der Monokotylen und Dikotylen; *Flora*, 1874, 57.
- 37 — FUCHS (A.) et ZIEGENSPECK (H.). — Die Entwicklungsgeschichte der Axen der einheimischen Orchideen und ihre Physiologie und Biologie. I. Teil. *Cypripedium*, *Helleborine*, *Limodorum*, *Cephalanthera*; *Bot. Arch.*, 1926, 14, 165-260.
- 38 — Id — II. Teil. *Listera*, *Neottia*, *Goodyera*; *Bot. Arch.*, 1926, 16, 360-413.

- 39 — FUCHS (A.) et ZIEGENSPECK (H.). — Die Entwicklungsgeschichte der einheimischen Orchideen und der Bau ihrer Axen. III; *Bot. Arch.*, 1927, **18**, 378-475.
- 40 — FUCHS (A.) et ZIEGENSPECK (H.). — Entwicklung, Axen, und Blätter einheimischer Orchideen, IV. Teil.; *Bot. Arch.*, 1927, **20**, 275-422.
- 41 — GATIN (C. L.). — Dictionnaire de Botanique; *Lechevalier Éd.*, Paris, 1924.
- 42 — GEILTNER (L.). — Zur Fortpflanzungsbiologie, -embryologie und mechanischen Deutung der Embryogenese von *Epipogium aphyllum*; *Oester. Bot. Zeitsch.*, 1956, **103**, 312-35.
- 43 — GOEBEL (K.). — Pflanzen biologische Schilderungen; *Ester teil.*, 1889.
- 44 — GUIGNARD (L.). — Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées; *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1886, **4**, 202-40.
- 45 — GUIGNARD (J. L.). — Cypéracées. Développement de l'embryon chez le *Cyperus vegetus* Willd.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1961, **108**, 212-7.
- 46 — GUIGNARD (J. L.). — Embryogénie des Palmiers. Développement de l'embryon chez le *Chamaerops humilis* L.; *C. R. Acad. Sc.*, 1961, **253**, 1834-6.
- 47 — GUIGNARD (J. L.). — Recherches sur l'embryogénie des Graminées. Rapports des Graminées avec les autres Monocotylédones; *Ann. Sc. nat. Bot.*, 12^e sér., 1961, **2**, 491-610.
- 48 — GUIGNARD (J. L.). — Embryogénie des Dioscoréacées. Développement de l'embryon chez le *Tamus communis* L.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1963, **256**, 3172-5.
- 49 — HAECKEL (E.). — Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere; *Jenaische Zeitsch. für Naturwiss.*, 1875, **9**, 402.
- 50 — HAGERUP (O.). — On fertilisation, polyploidy and haploidy in *Orchis maculatus* L. *sensu lato*; *Dansk Bot. Arkiv*, 1944, **11**, 1-25.
- 51 — HAGERUP (O.). — The spontaneous formation of haploid, polyploid and aneuploid embryos in some Orchids; *Det Kgl. Dansk Videns. Selsk.*, 1947, **20**, 9, 1-22.
- 52 — HEUSSER (K.). — Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum* Spr. (= *Loroglossum hircinum* Rich.); *Beih. Bot. Centralt. Abt.*, 1915, **12**, 218-77.
- 53 — HILDEBRAND (F.). — Die Fruchtbildung der Orchideen, ein Beweis für doppelte Wirkung des Pollens; *Bot. Zeit.*, 1863, **21**, 329-43.
- 54 — HOFMEISTER (W.). — Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen; Leipzig, 1849.
- 55 — HOFMEISTER (W.). — Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II Monocotyledonen; *Abh. Sächs. Ges. Wiss.*, 1861, **7**, 629-760.
- 56 — HUTCHINSON (J.). — The families of flowering plants. II Monocotyledons; Londres, 1934.
- 57 — HUTCHINSON (J.) et DALZIEL (J. M.). — Flora of West tropical Africa; 1936, II, 2.
- 58 — IRMISCH (Th.). — Beiträge zur Morphologie und Biologie der Orchideen; Leipzig, 1853.
- 59 — JACQUES-FÉLIX (H.). — Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminées. La nature axillaire de la gemmule; *C. R. Acad. Sc. France*, 1957, **245**, 1260-3.
- 60 — JACQUES-FÉLIX (H.). — Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminées. La nature adventive des racines séminales; *C. R. Acad. Sc. France*, 1957, **245**, 2085-8.
- 61 — JOHANSEN (D. A.). — Plant embryology. Embryogeny of the Spermatophyta; *Chron. Bot. Ed.*, Waltham, Mass., 1950.
- 62 — KNUDSON (L.). — Germination of seeds of *Vanilla*; *Amer. J. Bot.*, 1950, **37**, 3, 241-7.
- 63 — KRUPKO (S.), ISRAELSTAM (G. F.) et MARTINOVIC (B.). — Embryosac development and chromosome number in *Vanilla Roscheri* from Inhaca Island; *South African J. Sci.*, 1954, **51**, 4, 115-7.
- 64 — KUSANO (S.). — Experimental studies on the embryological development in an Angiosperm; *J. Coll. Agric. Univ. Tokyo*, 1915, **6**, 7-120.
- 65 — LEAVITT (R. G.). — Polyembryony in *Spiranthes cernua*; *Rhodora*, 1900, **2**, 227-8.
- 66 — LEAVITT (R. G.). — Notes on the embryology of some New England Orchids; *Rhodora*, 1901, **3**, 61-3 et 202-5.
- 67 — LINDLEY (J.). — The genera and species of Orchidaceous plants; 1830-1840.
- 68 — MAHESWARI (P.). — An introduction to the embryology of Angiosperms; *Mac Graw-Hill Ed.*, New York, 1950.
- 69 — MAHESWARI (P.) et NARAYANASWAMI (S.). — Parthenogenetic development of the egg in *Spiranthes australis* Lindl.; *Curr. Sci., India*, 1950, **19**, 8, 249-50.
- 70 — MAHESWARI (P.) et NARAYANASWAMI (S.). — Embryological studies on *Spiranthes australis* Lindl.; *Transac. Lin. Soc. London*, 1952, **53**, 474-86.
- 71 — MARIAT (F.). — Recherches sur la physiologie des embryons d'Orchidées; *Rev. gén. Bot.*, 1952, **59**, 324-77.
- 72 — MOHL (H.). — Ueber die Entwicklung des Embryo von *Orchis Morio*; *Bot. Zeit.*, 1847 et *Ann. Sc. nat. Bot.*, 3^e sér., 1848, **9**, 24.
- 73 — MONTÉVERDÉ (M.). — Recherches embryologiques sur l'*Orchis maculata*; *Bull. Acad. Sci. St-Petersbourg*, 1880, **26**, 326-35.
- 74 — MÜLLER (K.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Pflanzen-Embryos; *Bot. Zeit.*, 1847, **5**, 737-742 et 769-78.
- 75 — NAVASCHIN (S.). — Sur la fécondation chez les Composées et les Orchidées; *Bull. Acad. Sci. St-Petersbourg*, 1900, **13**, 335-40.
- 76 — PACHKOV (G. D.). — Des caractères morphologiques de la coléorhize chez les Graminées; *Botanicheskij Zhurnal, SSSR*, 1951, **36**, 597-606.
- 77 — PASTRANA (M. D.) et SANTOS (J. K.). — A contribution to the life history of *Dendrobium anosmum* Lindl.; *Nat. and appl. Sci. Bull. Philippines Univ.*, 1931, **1**, 133-44.

- 78 — PFITZER (E.). — Beobachtungen über Bau und Entwicklung der Orchideen. 5. Zur Embryoentwicklung und Keimung der Orchideen; *Verh. Nat. Ver. Heidelberg Bd II*, 1877, 23-30.
- 79 — PFITZER (E.). — *Orchidaceae*, dans ENGLER et PRANTL : Die Natürlichen Pflanzenfamilien; Leipzig, 1889.
- 80 — PFITZER (E.). — On the phylogeny of Orchids; Report of the third international conference on genetics, *Royal horticultural Soc. Ed.*, Londres, 1906, 476-81.
- 81 — PODDUBNAJA-ARNOL'DI (V. A.). — En Russe : Étude du processus de la fécondation chez certaines Angiospermes, sur du matériel vivant; *Bot. Zh. SSSR*, 1958, 43, 2, 178-93.
- 82 — PODDUBNAJA-ARNOL'DI (V. A.). — En Russe : Culture des ovules de quelques Orchidées sur milieu synthétique; *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, 1959, 125, 1, 223-6.
- 83 — PODDUBNAJA-ARNOL'DI (V. A.). — En Russe : La polyembryonie chez les Orchidées; *Bjull. Glavn. Bot. Sada*, 1960, 36, 56-61.
- 84 — PRILLIEUX (Ed.). — Observations sur la germination du *Miltonia spectabilis* et de diverses autres Orchidées; *Ann. Sc. nat.*, 4^e sér., Bot., 1860, 13, 288-96.
- 85 — PRILLIEUX (Ed.) et RIVIÈRE (A.). — Observations sur la germination et le développement d'une Orchidée (*Angraecum maculatum*); *Ann. Sc. nat. Bot.*, 4^e sér., 1856, 5, 119-36.
- 86 — RAGIBORSKI (M.). — Biologische Mittheilungen aus Java; *Flora*, 1898, 85, 325-61.
- 87 — RAZMOLOGOV (V. P.). — En Russe : Étude embryologique de l'Orchidée *Phalenopsis Schilleriana*; *Bjull. glavn. Bot. Sada, SSSR*, 1958, 32, 67-72.
- 88 — ROLFE (R. A.). — The evolution of the *Orchidaceae*; *Orchid Rev.*, 1909, 1910, 17-18.
- 89 — SCHACHT (H.). — Entwicklungsgeschichte der Pflanzen-embryon; Amsterdam, 1850.
- 90 — SALISBURY (R. A.). — On the germination of the seeds of *Orchideae*; *Trans. Linn. Soc.*, 1804, 7, 29-32.
- 91 — SCHLECHTER (R.). — Das System der Orchidaceen; *Not. Bot. gart. Mus. Berlin-Dahlem*, 1926, 9, 88, 563-91.
- 92 — SCHNARF (K.). — Vergleichende Embryologie der Angiospermen; Berlin, 1931.
- 93 — SESHAGIRIAH (K. N.). — Development of the female gametophyte and embryo in *Spiranthes australis* Lindl.; *Curr. Sc.*, 1932, 13, 102.
- 94 — SESHAGIRIAH (K. N.). — Morphological studies in *Orchidaceae*. I *Zeuxine sulcata* Lindl.; *J. Indian Bot. Soc.*, 1941, 20, 357-65.
- 95 — SHARP (L.). — The Orchid embryo-sac; *Bot. Gaz.*, 1912, 54, 372-84.
- 96 — SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez l'*Anthericum ramosum* L.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1918, 167, 34-8.
- 97 — SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Joncacées. Développement de l'embryon chez le *Luzula Forsteri* D. C.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1923, 177, 705-8.
- 98 — SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Graminées. Développement de l'embryon chez le *Poa annua* L.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1924, 178, 860-2.
- 99 — SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Typhacées. Développement de l'embryon chez le *Sparganium simplex* L.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1924, 179, 198-200.
- 100 — SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez l'*Allium ursinum* L.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1926, 182, 1344-6.
- 101 — SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez le *Muscari comosum* L.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1926, 183, 233-5.
- 102 — SOUÈGES (R.). — L'embryon chez le *Sagittaria sagittifolia* L. — Le cône végétatif de la tige et l'extrémité racinaire chez les Monocotylédones; *Ann. Sc. nat. Bot.*, 10^e sér., 1931, 13, 353-402.
- 103 — SOUÈGES (R.). — Les méthodes de travail en embryologie végétale; *Bull. Soc. fr. Microscopie*, 1932, 93, 88-104.
- 104 — SOUÈGES (R.). — Recherches sur l'embryogénie des Liliacées; *Bull. Soc. bot. France*, 1931, 78, 662-81 et 1932, 79, 11-23.
- 105 — SOUÈGES (R.). — Recherches sur l'embryogénie des Joncacées; *Bull. Soc. bot. France*, 1933, 80, 51-69.
- 106 — SOUÈGES (R.). — Exposés d'embryologie et de morphologie végétale; *Hermann et C^{ie} Éd.*, Paris, IV — La segmentation — Les blastomères, 1936.
- 107 — SOUÈGES (R.). — VIII — Les lois du développement, 1937.
- 108 — SOUÈGES (R.). — IX — Embryogénie et classification. L'espèce et les classifications actuelles, 1938.
- 109 — SOUÈGES (R.). — X — Embryogénie et classification. Essai d'un système embryogénique, 1939.
- 110 — SOUÈGES (R.). — La vie végétale. La cinématique de la vie; *Flammarion Éd.*, Paris 1954.
- 111 — SOUÈGES (R.). — L'origine du cône végétatif de la tige et la question de la « terminalité » du cotylédon des Monocotylédones; *Ann. Sc. nat. Bot.*, 11^e sér., 1954, 1-20.
- 112 — SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Commelinacées. Développement de l'embryon chez le *Commelina communis* L.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1958, 246, 2082-6.
- 113 — SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Commelinacées. Développement de l'embryon chez le *Rhoeo discolor* Hance; *C. R. Acad. Sc. France*, 1958, 246, 2436-40.
- 114 — SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Lemnacées. Développement de l'embryon chez le *Lemna minor* L.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1959, 248, 1896-900.
- 115 — SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Hydrocharitacées. Développement de l'embryon chez l'*Hydrocharis morsus-ranae* L.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1959, 248, 45-9.
- 116 — SOUÈGES (R.). — Proarchétypes, Archétypes et sous-Archétypes en embryogénie. I. Les Proarchétypes dans la première période du système embryogénique; *C. R. Acad. Sc. France*, 1961, 252, 1536-41.
- 117 — SOUÈGES (R.). — Proarchétypes, Archétypes et sous-Archétypes en embryogénie. III. Les sous-Archétypes; *C. R. Acad. Sc. France*, 1961, 252, 2481-6.

- 118 — SOUÈGES (R.) et CRÉTÉ (P.). — Les acquisitions les plus récentes de l'embryogénie des Angiospermes (1947-1951); *Ann. Biol.*, 1952, **28**, 9-45.
- 119 — STRASSBURGER (E.). — Über Befruchtung und Zellteilung; *Jenaische Zeitschr.*, 1877, **11**, 435-536.
- 120 — SUESSENGUTH (K.). — Über Pseudogamie bei *Zygopetalum Mackayi* Hook.; *Ber. deutsch bot. Gesell.*, 1923, **41**, 16-23.
- 121 — SUMMERHAYES (V. S.). — African Orchids : VIII; *Kew Bull.*, 1936, **1**, 221-33.
- 122 — SWAMY (B. G. L.). — Female gametophyte and embryogeny in *Cymbidium bicolor* Lindl.; *Proc. Indian Acad. Sc. B.*, 1942, **15**, 194-201.
- 123 — SWAMY (B. G. L.). — Embryology of *Orchidaceae*; *Curr. Sc.*, 1943, **12**, 13-7.
- 124 — SWAMY (B. G. L.). — Gametogenesis and embryogeny of *Eulophia epidendracea* Fischer; *Proc. nat. Inst. Sc. India*, 1943, **9**, **1**, 59-65.
- 125 — SWAMY (B. G. L.). — The embryo-sac and the embryo of *Satyrium nepalense* Don.; *J. Ind. Bot. Soc.*, 1944, **23**, 56-70.
- 126 — SWAMY (B. G. L.). — Some notes on the embryo of *Cymbidium bicolor* Lindl.; *Curr. Sc.* 1946, **15**, 139-40.
- 127 — SWAMY (B. G. L.). — The embryology of *Zeuxine sulcata* Lindl.; *J. Ind. Bot. Soc.*, 1946, **20**, 357-65.
- 128 — SWAMY (B. G. L.). — Embryology of *Habenaria*; *Proc. nat. Inst. Sc. India*, 1946, **12**, **8**, 413,26.
- 129 — SWAMY (B. G. L.). — On the history of *Vanilla planifolia*; *Bot. Gaz.*, 1947, **108**, 449-56.
- 130 — SWAMY (B. G. L.). — Agamospermy in *Spiranthes cernua*, *Lloydia*, 1948, **11**, 149-62.
- 131 — SWAMY (B. G. L.). — The embryology of *Epidendrum prismatocarpum*; *Bull. Torrey bot. Club.*, 1948, **75**, 245-9.
- 132 — SWAMY (B. G. L.). — Embryological studies in the *Orchidaceae*. I Gametophytes; *Amer. Midl. Nat.*, 1949, **41**, 184-201.
- 133 — SWAMY (B. G. L.). — Embryological studies in the *Orchidaceae*. II Embryogeny; *Amer. Midl. Nat.*, 1949, **41**, 202-32.
- 134 — SWARTZ (O.). — Afhandling om Orchidernes Slagter och deras Systematiska indelning; *Kongl. Vetenskaps Academiens Nya Handlingar*, 1800, **21**, 115-138, 202-254.
- 135 — TONNIER (J. P.). — Le Vanillier; *Recherche agron. Madagascar, C. R.* **1**, 1952, 55-9.
- 136 — TREUB (M.). — Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées; *Naturk. Verh. Koninkl. Akad. Amsterdam*, 1879, **19**, 1-50, pl. I à VIII.
- 137 — TREUB (M.). — Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule; *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 1883, **3**, 76-87, pl. XII.
- 138 — VAN TIEGHEM (Ph.) et COSTANTIN (J.). — *Eléments de Botanique*; Paris 1918.
- 139 — VEITCH (H.). — Hybridisation of Orchids; *J. hort.*, 1885, **14**, 388-92.
- 140 — VEYRET (Y.). — Embryogénie des Orchidacées. Développement de l'embryon chez le *Vanilla fragrans* (Salis.) Ames; *C. R. Acad. Sc. France*, 1955, **241**, 1409-11.
- 141 — VEYRET (Y.). — Embryogénie des Orchidacées. Développement de l'embryon chez l'*Orchis longibracteata* Biv.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1955, **241**, 1828-31.
- 142 — VEYRET (Y.). — Embryogénie des Orchidacées. Développement de l'embryon chez l'*Orchis laxiflora* Lam.; *Bull. Soc. Bot. France*, 1955, **102**, 3-4, 120-6.
- 143 — VEYRET (Y.). — Embryogénie des Orchidacées. Développement de l'embryon chez le *Limodorum abortivum* Sw.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1956, **242**, 545-7.
- 144 — VEYRET (Y.). — Embryogénie des Orchidacées. Développement de l'embryon chez le *Goodyera repens* R. Br.; *Bull. Soc. Bot. France*, 1956, **103**, 9-10, 577-81.
- 145 — VEYRET (Y.). — Embryogénie des Orchidacées. Les lois du développement chez le *Neottia Nidus-avis* Rich.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1956, **243**, 1549-51.
- 146 — VEYRET (Y.). — Embryogénie des Orchidacées. Développement de l'embryon chez le *Cephalanthera ensifolia* Rich.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1957, **244**, 930-3.
- 147 — VEYRET (Y.). — Embryogénie des Orchidacées. Les lois du développement chez l'*Eulophia oedoplectron* Summ.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1957, **244**, 2017-20.
- 148 — VEYRET (Y.). — Embryogénie des Orchidacées. Développement de l'embryon chez le *Bulbophyllum oreonastes* Reich. f.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1957, **244**, 2838-41.
- 149 — VEYRET (Y.). — Embryogénie des Orchidacées. Développement de l'embryon chez le *Coelogyne Parishii* Hook.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1958, **247**, 656-9.
- 150 — VEYRET (Y.). — Embryogénie des Orchidacées. Développement de l'embryon chez l'*Angraecum distichum* Lindl.; *Bull. Soc. Bot. France*, 1958, **105**, 5-6, 227-30.
- 151 — VEYRET (Y.). — Embryogénie des Orchidacées. Développement de l'embryon chez le *Masdevallia Veitchiana* Reich.; *C. R. Acad. Sc. France*, 1961, **253**, 2580-2.
- 152 — VEYRET (Y.). — Embryogénie des Orchidacées. Développement de l'embryon chez le *Platycoryne paludosa* Rolfe; *C. R. Acad. Sc. France*, 1961, **253**, 1116-8.
- 153 — WARD (H. M.). — On the embryo-sac and development of *Gymnadenia conopsea*; *Quart. J. Microsc. Soc.*, 1880, **10**, 1-18.
- 154 — WARDLAW (C. W.). — *Embryogenesis in plants*; *Methuen Éd.*, Londres, 1955.
- 155 — WITHNER (C. L.). — *The Orchids. A scientific survey*; New York, 1959.

IMPRIMERIE LAHURE,
9, rue de Fleurus, Paris-6°.

O. R. S. T. O. M.

Direction Générale :

24, rue Bayard, PARIS-8^e

Service Central de Documentation :

70 à 74, route d'Aulnay, BONDY (Seine)