

ÉTUDES COMPARÉES

SUR

LES TUBES CRIBREUX

ÉTUDES COMPARÉES

SUR

LES TUBES CRIBREUX

PAR

Mr. Ed. de JANCZEWSKI,

Professeur à l'Université de Cracovie.



CHERBOURG

IMPRIMERIE CH. SYFFERT, RUE DE LA DUCHÉE, 12 ET 14

—
1881.

ÉTUDES COMPARÉES
SUR
LES TUBES CRIBREUX

PAR
M. Ed. de JANCZEWSKI,
Professeur à l'Université de Cracovie.

Le tissu qui fait l'objet de notre mémoire, a été découvert par M. Hartig dès 1837 (1). Cependant bien des années se sont écoulées avant qu'on ait reconnu les tubes cribreux comme éléments essentiels des faisceaux libériens, que l'on ait étudié leur organisation et que l'on soit parvenu à faire certaines suppositions sur le rôle physiologique que joue ce tissu dans les plantes vasculaires. Les travaux de Th. Hartig, H. de Mohl, Hanstein et surtout ceux de MM. Nägeli et De Bary, auxquels il faut ajouter celui de M. Wilhelm publié tout récemment, ont beaucoup avancé nos connaissances à cet égard ; mais il nous reste encore une foule de questions à élucider avant de savoir quelque chose de positif sur les fonctions de ce tissu. On ne peut douter qu'elles ne

(1) TH. HARTIG. *Untersuchungen über die Organisation des Stammes einheimischer Waldbäume.* « Fortschritte der Forstwissenschaft, » 1837, p. 125.

soient très importantes, car ces tubes ne manquent dans aucune plante vasculaire ; cependant jusqu'à ce jour aucun physiologiste ne pourrait se flatter d'avoir deviné cette énigme.

Pour arriver à une conclusion sur le rôle d'un organe ou d'un tissu, il faut d'abord en connaître la structure, le développement, en un mot toute son histoire. Il est loin d'en être ainsi en ce qui concerne les tubes cribreux ; leur étude, l'une des questions les plus difficiles de l'anatomie végétale, est encore par trop incomplète pour qu'elle puisse servir à faire résoudre ce problème physiologique, assurément l'un des plus compliqués en physiologie végétale.

Nous savons, il est vrai, que ces tubes possèdent une membrane mince et jamais lignifiée, que leurs parois contiennent des cribles perforés, que ces cribles sont, à certaines époques de l'année, fermés par une formation toute spéciale appelée *callus*, que ces tubes contiennent des substances albuminées et quelquefois de la fécule, et qu'ils ne manquent dans aucun faisceau libéro-ligneux ; à toutes ces connaissances nous ajoutons encore cette supposition que ces tubes sont des conduits où se meuvent les substances assimilées, ou tout au moins les substances albuminées, supposition qui n'est rien moins que prouvée. Mais tout ceci ne peut satisfaire au désir de connaître la vérité et de deviner leur destination, d'autant plus que les moyens dont la science dispose aujourd'hui sont plus puissants que ne sont complètes nos connaissances sur ce tissu.

Ces motifs nous ont engagé à faire une nouvelle tentative dans cette voie, à rassembler quelques matériaux relatifs aux tubes cribreux, afin de combler certaines lacunes dans les connaissances sur lesquelles doit être basée la physiologie de ce tissu.

Les résultats essentiels de nos recherches ont été publiés en 1878 dans les Comptes-Rendus de l'Académie des sciences (1). Depuis, nous avons beaucoup complété nos études sur ce sujet, et inséré un mémoire accompagné des planches nécessaires, dans le Comptes-Rendu de l'Académie de Cracovie, vol. VII, VIII et IX.

Nous en présentons aujourd'hui une rédaction française, tout en avouant que les résultats de nos recherches sont de trop peu d'importance eu égard au but dans lequel nous avons travaillé et au tempe que nous y avons consacré. Nous croyons, malgré tout, devoir ne pas tarder davantage et remettre à une publication ultérieure les autres questions concernant le même sujet.

PREMIÈRE PARTIE.

ARCHÉGONIÉES VASCULAIRES.

La découverte des tubes cribreux fut longtemps trop peu appréciée des botanistes, dont elle n'attira l'attention qu'une vingtaine d'années plus tard. C'est pourquoi on ignorait, jusqu'en 1864, si les archégoniées vasculaires possèdent ce tissu dans leurs faisceaux libéro-ligneux, et quelles en sont la forme et la structure. M. Dippel fut le premier à traiter cette question et à en rendre compte au Congrès des Naturalistes allemands tenu à Giessen

(1) Séance du 22 juillet.

en 1864 (1). Il démontra que non seulement les tubes cribreux ne manquent pas dans les faisceaux de ces plantes, mais que leurs éléments sont absolument semblables à ceux des angiospermes par leur forme et par leur structure.

La similitude de structure dépend, au dire de M. Dippel, de ce que leurs cribles sont réellement perforés et que la membrane du crible est plus mince que la membrane générale du tube; la ressemblance de la forme est occasionnée par la cloison terminale qui est tantôt oblique et contient plusieurs cribles (Fougères), tantôt presque horizontale et ne constitue qu'un crible unique (Prêles).

Dans son mémoire sur les cryptogames vasculaires (2), M. Russow donna quelques détails sur la forme et la structure de leurs tubes cribreux. Il distingua les deux formes qu'avait déjà indiquées M. Dippel : *a.* prismes coupés en biseau par des cloisons obliques contenant plusieurs cribles; M. Russow les qualifie de *tubes cribreux* (Siebröhren); — *b.* prismes terminés par des cloisons plus ou moins horizontales, recouvertes de plaques calleuses (Callusplatten); M. Russow les nomme *vaisseaux cribreux* (Siebgefässe). Les cribles des tubes du premier type ne possèdent pas de callus, sauf dans le *Pteris aquilina* où M. Russow les a vus se colorer en jaune par l'iode, ce qu'il attribue à leur imprégnation par les substances albuminées.

Les données de M. Russow ont cependant peu contribué à la connaissance de notre tissu; il fallait la sagacité

(1) DIPPEL. « Bericht der 39. Naturforscherversammlung zu Giessen, 1864 ».

(2) RUSSOW. *Vergleichende Untersuchungen über Leitbündel-Kryptogamen*. 1872, p. 118.

de M. de Bary pour bien formuler la question de la structure et de l'homologie de ce tissu. M. de Bary supposait encore, il est vrai, une véritable perforation dans les cribles des gros tubes de ces plantes, mais il mettait déjà en doute la présence de vrais cribles dans les tubes plus minces dont l'homologie avec les premiers lui paraissait incontestable (1). Enfin, M. de Bary a le grand mérite d'avoir fixé son attention sur le contenu des tubes cribreux, et démontré que celui-ci est partout le même, toujours réduit à une mince couche pariétale de protoplasma, à laquelle adhèrent des globules réfringents plus ou moins nombreux.

Les recherches que nous avons entreprises sur la structure des cribles dans les tubes des Archégoniées vasculaires nous ont donné un résultat tout contraire à l'opinion accréditée dans la science ; ce résultat a été déjà annoncé en 1877. Nous allons maintenant les exposer d'une façon plus détaillée, et nous essayerons ensuite d'en déduire quelques faits généraux, quelques traits qui caractérisent les éléments de notre tissu dans cet embranchement du règne végétal.

FILICINÉES.

M. Dippel reconnaissait dans les tubes cribreux des Fougères, deux modifications plus ou moins distinctes (2).

L'une est représentée par les tubes du *Pteris aquilina*, qui sont terminés par des cloisons fortement obliques.

(1) DE BARY. *Vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farne*. 1877, p. 189, 190.

(2) DIPPÉL. « Bericht », p. 144-147. *Das Mikroskop, II. Theil*, p. 132, 199, 200.

Ces cloisons ressemblent à un réseau dont les mailles seraient occupées par des cribles. Les parois latérales sont lisses, si elles touchent aux éléments hétérogènes ; elles sont au contraire munies de cribles, si elles séparent deux tubes juxtaposés. Le contenu des tubes est finement granuleux en été ; en hiver on y trouve une couche pariétale jaunâtre.

La seconde modification est représentée par les tubes immenses des *Cyathea incana*, *squamosa*, dont le diamètre ne diffère pas sensiblement du parenchyme environnant, comme cela a lieu dans les genres *Polystichum*, *Asplenium*, *Polypodium* et *Blechnum*. Elle est caractérisée par des cloisons terminales beaucoup moins inclinées et ne contenant par conséquent qu'un, deux ou plusieurs cribles.

L'attention de M. Russow (1) était portée plutôt sur la disposition des tissus dans le faisceau que sur leur structure ; c'est pourquoi nous trouvons, dans son mémoire, bien peu de chose sur notre tissu. D'après ce savant, il est très rare de trouver dans les Polypodiées, sauf dans le *Pteris aquilina*, des tubes larges qui se distingueraient du protophloème ; dans les faisceaux plus pauvres ils semblent être remplacés par les cellules du cambiforme. En outre, M. Russow trouve dans l'*Onychium japonicum* et dans quelques espèces des genres *Pteris* et *Adiantum*, des tubes cribreux ou plutôt des cellules de cambiforme étroites, à parois très épaisses. La membrane de ces éléments qui touchent à la gaine vasculaire ou aux trachéides eux-mêmes, se colore par le chlorure de zinc iodé, d'une façon bien plus intense que la lamelle médiane qui les sépare.

(1) Russow, l. c. p. 101, 102.

M. de Bary (1) nous apprend que les tubes cribreux constituent dans le liber des fougères tantôt une couche simple, doublée de place en place; tantôt elles s'y groupent en petits faisceaux formant une zone.

Comme les tubes des fougères ne sont pas toujours apparents, M. de Bary pose la question de savoir s'il ne faudrait pas envisager dans ce cas le protophloème de M. Russow comme un tissu cribreux, au lieu de le considérer comme un tissu spécial. Enfin M. de Bary nous rapporte (2) que les tubes fusiformes des fougères sont dépourvus de callus sur leur cribles. « Leur pores, dit-il, dans les cas où leur présence a été reconnue, sont très étroits, arrondis, très nombreux dans un champ (d'après Russow) chez le *Marsilea*, peu nombreux et relativement éloignés dans les cas que j'ai examinés (*Pteris aquilina*, *Cyathea*, *Alsophila*, *Osmunda*). »

Cyatheacées.

Dicksonia rubiginosa.

Une coupe transversale des longs entre-nœuds du rhizome nous fait voir une zone libéro-ligneuse continue, entourée d'écorce à l'extérieur et enveloppant à son tour la moëlle dont le centre est occupé par un faisceau axile. La structure du rhizome dans le *Dicksonia* se présente comme suit :

Le tissu sclérenchymatique coloré en brun forme sous l'épiderme une zone continue composée de plusieurs couches. Le même tissu se trouve aussi dans le voisinage immédiat de l'anneau libéro-ligneux et constitue deux zones,

(1) DE BARY, l. c. p. 338.

(2) DE BARY, l. c. p. 189.

l'une extérieure, l'autre intérieure à l'égard de cet anneau qui en est séparé par l'endoderme. La zone intérieure est mieux développée, plus colorée et plus lignifiée que l'extérieure dont la sclérose est plus tardive, plus faible, et la coloration moins intense et seulement partielle. Le faisceau axile possède aussi une gaine composée de sclérenchyme bien développé.

Ces zones sclérenchymatiques ne sont cependant pas homogènes ; elles contiennent aussi des cellules parenchymatiques entremêlées au sclérenchyme, qui se groupent en plus grand nombre dans le voisinage de l'endoderme et forment quelquefois des séries radiales incolores traversant toute l'épaisseur du tissu lignifié et coloré.

L'endoderme des faisceaux n'est jamais sujet à la sclérose. A côté de lui, vers l'anneau vasculaire, on voit une zone composée généralement de deux couches de cellules assez grandes, parenchymatiques, ayant une origine commune avec l'endoderme ; l'agencement des cellules dans ces deux tissus voisins indique très nettement cette communauté. Plus loin, vient une zone composée d'une ou de deux couches de cellules petites et irrégulièrement disposées : c'est le protophloème de M. Russow. La zone suivante est constituée par les tubes cribreux qui forment une couche unique, dédoublée de place en place. Dans ce dernier cas le diamètre des tubes externes est beaucoup plus faible que celui des tubes rapprochés de l'anneau vasculaire ; en général, ce diamètre est presque aussi grand que dans le *Pteris aquilina*. La zone des tubes cribreux ne touche jamais à l'anneau vasculaire, elle en est séparée par une couche de cellules parenchymatiques de petites dimensions.

Telle est la structure de la partie libérienne (externe et interne) de l'anneau libéro-ligneux et celle du liber

dans le faisceau axile. Ce faisceau présente la forme d'un biscuit (en coupe transversale), car il n'est nullement simple et renferme deux groupes vasculaires séparés par une bande contenant les tubes cribreux. Ce sont plutôt deux faisceaux confluant par leurs parties libériennes et notamment par leurs zones cribreuses.

Le *Dicksonia* n'étant pas le point de départ de nos recherches sur les tubes cribreux, le lecteur ne trouve ici qu'une description toute superficielle de ce tissu ; nous le ferons connaître d'une manière plus spéciale en parlant du *Pteris aquilina* et de *l'Equisetum Telmateja*. Les tubes du *Dicksonia* sont d'un diamètre très considérable ; leurs cloisons terminales sont peu inclinées, et les parois en général beaucoup plus minces dans les *Pteris*. Les parois terminales et latérales sont munies de pores nombreux, larges, arrondis ou transversalement elliptiques ; elles deviennent réticulées si ces pores sont très rapprochés, et ressemblent alors aux cloisons terminales du *Pteris aquilina* (Pl. IV, fig. 6, 7). Un examen approfondi de la structure de ces pores est rendu impossible par les globules luisants qui adhèrent à la membrane du tube, s'accumulent surtout dans les pores et masquent complètement leur structure.

Le *Dicksonia davallioides* (*nitidula*) possède un rhizome dont l'aspect et la structure sont absolument les mêmes que dans l'espèce précédente, sauf que le faisceau axile fait ici complètement défaut.

Polypodiacées.

Polypodium vulgare.

Les faisceaux du rhizome de cette fougère sont tantôt ronds, tantôt elliptiques en coupe transversale. Dans l'un

ou l'autre cas, la partie vasculaire est elliptique et sa forme est toujours plus allongée que celle du contour extérieur du faisceau; elle est séparée de la zone cribreuse par quelques couches de parenchyme amylofère. Les tubes cribreux sont aisément reconnaissables dans une coupe transversale parce qu'ils ne contiennent jamais de fécule; leur protoplasme est réduit à une mince couche pariétale contenant des granules brillants. La zone des tubes cribreux, entremêlés d'une certaine quantité de cellules parenchymatiques, est généralement composée de deux couches de ces éléments; elle est toujours largement interrompue aux deux pôles de l'ellipse vasculaire, à l'endroit où le liber est notablement plus mince qu'ailleurs. Le parenchyme périvasculaire conflue donc dans ces points avec le parenchyme qui sépare la zone cribreuse de l'endoderme, et qui forme plusieurs assises de cellules moins riches en amidon. Si nous considérons les tubes cribreux comme un tissu uniquement caractéristique du liber, il n'y a pas lieu de voir dans le *Polypodium* des faisceaux réellement concentriques dans l'acception de M. de Bary; il les faut plutôt classer dans la catégorie des faisceaux bicollatéraux ayant un liber externe, l'autre interne par rapport au xylème et à l'axe de rhizome.

De tout le faisceau, les trachéides sont les éléments les plus larges; les cellules de la zone qui sépare les tubes d'avec l'endoderme, ont avec ce dernier une origine commune et sont déjà bien plus étroites. Le diamètre des tubes cribreux est à peu près le même; il est encore moindre dans les cellules du parenchyme périvasculaire. Enfin nous trouvons les plus faibles dimensions dans les cellules de la couche qui sépare la zone cribreuse d'avec le parenchyme sousendodermique; cette couche est le protophloème de M. Russow.

Les tubes cribreux du *Polypodium vulgare* sont beaucoup trop petits pour que l'on puisse étudier plus profondément leur structure. Ils ont la forme de prismes coupés dans un sens très oblique; leurs parois latérales, de même que leurs parois terminales inclinées, sont munies de pores assez petits. Leur contenu est, comme nous l'avons déjà mentionné, semblable à celui des plantes congénères.

5
Aspidium Filix Mas.

Les faisceaux du rhizome de cette plante ont une forme arrondie ou elliptique en coupe transversale; leur structure rappelle beaucoup la disposition des tissus dans le cylindre central d'une racine di- ou triarchique. Lorsque le faisceau est arrondi, ses trachéides forment généralement une espèce d'étoile à trois rayons raccourcis; le reste de l'espace circulaire (les angles de l'étoile) est occupé par trois fascicules de tubes cribreux. Lorsque le faisceau est elliptique, les fascicules cribreux, de forme allongée, se trouvent sur les deux côtés du groupe vasculaire. L'un de ces deux fascicules cribreux est quelquefois remplacé par deux fascicules plus petits, séparés par les trachéides, mais disposés du même côté de la lame vasculaire; c'est là une transition de l'ordre diarchique au triarchique. En tout cas, la structure du faisceau libéro-ligneux reste essentiellement semblable: chaque fascicule cribreux est composé de gros tubes cribreux auxquels est entremêlée une certaine quantité de cellules parenchymatiques; un fascicule pareil est relié à la partie vasculaire à l'aide de deux ou trois couches de cellules parenchymatiques, plus minces que les tubes et pauvres en fécule.

Le faisceau libéro-ligneux tout entier est entouré d'une

zone parenchymateuse constituée de quatre à six couches de cellules riches en fécule. Les tubes cribreux, plus larges que ces cellules voisines, ont la forme de prismes irréguliers et si courts que leur longueur n'est souvent que le quadruple ou le quintuple de leur largeur. Ces tubes ont les cloisons terminales peu inclinées, quelquefois presque horizontales; leur structure ne diffère pas de celles des parois latérales. Les unes comme les autres sont munies de pores nombreux, arrondis ou allongés dans le sens transversal. La proximité de ces pores est quelquefois si grande que la membrane du tube finit par ressembler à un réseau dont les mailles correspondent aux pores. Le contenu des tubes ne diffère en rien de celui des congénères, car il est réduit à une mince couche pariétale de protoplasma auquel adhèrent des globules brillants, accumulés auprès des cloisons terminales en plus grande quantité que sur les parois latérales.

Pteris aquilina.

De toutes les Archégoniées vasculaires, cette fougère a été le plus fréquemment étudiée au point de vue des tubes cribreux qui y atteignent des dimensions considérables. Et cependant les détails les plus subtils de leur structure ont échappé jusqu'à présent, probablement parce que les questions les plus délicates ne peuvent être résolues qu'à l'aide de préparations plus fines, assez difficiles à exécuter. De toutes les archégoniées, c'est pourtant presque la seule plante où les dimensions des tubes permettent d'approfondir le mieux la structure du crible présumé et de reconnaître qu'elle n'est nullement aussi simple que dans d'autres congénères, ni même qu'elle le paraît ici sous un faible grossissement.

Les nombreuses analyses du rhizome du *Pteris* pour-

raient nous dispenser totalement de l'examen de ce sujet, si notre attention n'était fixée sur certains détails peu précisés jusqu'à présent. L'un d'eux consiste dans l'observation que tous les faisceaux du rhizome, axiles et périphériques, ne sont nullement concentriques dans l'acception précise de ce terme, car la zone des tubes cribreux — le vrai liber — est interrompue en face des deux pôles de la lame vasculaire. C'est donc la même disposition que nous avons vue dans le *Polypodium* et qui n'a pas manqué d'être aperçue par M. Sachs, comme le prouve une belle figure donnée dans son Manuel (1). Le faisceau du *Pteris* devrait être plutôt envisagé comme bicollatéral que comme réellement concentrique ; il posséderait un arc libérien externe, l'autre interne. Un arc libérien semblable renferme une couche de tubes cribreux tantôt simple, tantôt double ; elle est simple dans les arcs externes des faisceaux axiles et dans les arcs internes des faisceaux périphériques ; dans les autres arcs, elle est double et alors les tubes les plus rapprochés de la lame vasculaire sont de beaucoup plus larges que ceux de la couche plus éloignée. Le même rapport a été déjà signalé pour le *Dicksonia*.

Sur la périphérie du faisceau, entre la couche de parenchyme amylicifère (sousendodermique) et l'arc des tubes cribreux, on trouve une zone de cellules très étroites que M. Dippel considère comme des fibres libériennes, tandis que M. Russow les qualifie de protophloème. Ces cellules sont en effet très longues et fusiformes, et leur membrane est fortement épaissie par rapport à leur diamètre. Leur contenu est, il est vrai, dépourvu de fécule, mais il renferme toujours un nucléus ellipsoïde ou ar-

(1) SACHS. *Lehrbuch der Botanik*, III. Auflage, fig. 264.

rondi. Ce tissu (le protophloème du *Pteris*) n'a donc rien de commun avec les tubes cribreux primaires, d'autant plus que la membrane de ses éléments est totalement lisse. La couche du parenchyme amylicifère, ci-dessus mentionnée, possède une origine commune avec l'endoderme et constitue avec lui une partie intégrante du faisceau. Une autre couche (périvasculaire) également amylicifère, sépare les arcs des tubes cribreux d'avec la lame vasculaire. En un mot, chaque tube doit toucher à trois, ou tout au moins à deux éléments différents, savoir : un tube voisin, le protophloème et le parenchyme périvasculaire.

La longueur des tubes cribreux, isolés par la macération, oscille entre 1, 5 et 2, 5 millimètres. Leur forme est celle d'un prisme coupé par une surface très oblique, ou quelquefois taillée en biseau par deux surfaces très inclinées.

Les cloisons terminales, inclinées et par conséquent allongées, contiennent toujours des pores larges et si nombreux, si rapprochés, que la membrane du tube, notablement épaissie, y est réduite à des bandes étroites, dirigées transversalement ou obliquement et reliées en un véritable réseau (Pl. IV, fig. 6, 7).

Les parois latérales des tubes sont également munies de pores qui sont arrondis ou elliptiques et généralement beaucoup moins nombreux. Ils sont plus rares et moins apparents dans les parois qui séparent un tube cribreux d'avec un élément hétérogène. Dans une cloison séparant deux tubes voisins, les pores peuvent être très espacés ou tout aussi rapprochés que dans les cloisons terminales. Dans le dernier cas, la membrane normale est réduite à des bandes horizontales ou un peu inclinées, quelquefois même reliées en réseau lorsque la cloison est suffisamment large (Pl. IV, fig. 9).

Il n'y a que peu de chose à dire sur la structure intime et les propriétés de la membrane normale des tubes. Si dans cette membrane on reconnaît quelques couches de densités différentes lorsqu'elle se gonfle sous l'influence de la potasse caustique, dans l'eau elle paraît presque homogène, car une couche intérieure, ou plutôt périphérique, ne se distingue que rarement par sa réfringence d'avec la masse générale. La lamelle médiane est toujours parfaitement visible et reflète, sous l'influence du chlorure de zinc iodé, une lumière brunâtre, tandis que la membrane propre est colorée en bleu par ce réactif (Pl. IV, fig. 5).

Le contenu des tubes du *Pteris aquilina* est aussi pauvre que celui des autres archégoniées vasculaires; le protoplasma y est réduit à une couche pariétale très mince, tandis que tout l'intérieur du tube est rempli d'un fluide aqueux. A la couche pariétale adhèrent des globules brillants, de différentes grandeurs (Pl. IV, fig. 2); ces globules, assez rares près de la membrane normale, sont accumulés en nombre considérable dans le fond de chaque pore, masquent sa structure et la rendent trop souvent impossible à deviner. Ces globules n'atteignent jamais ici le volume que nous leur verrons dans l'*Equisetum Telmateja*; ils se colorent par le carmin en rose tendre, en brun par les solutions iodées, ce qui nous fait supposer qu'elles se composent essentiellement de substances protéiques.

Mais la chose principale qu'il nous a été donné de reconnaître dans les tubes du *Pteris*, c'est la structure de leurs pores, en un mot, de ces parties qui sont homologues aux vrais cribles des phanérogames. On pourrait, peut-être, trouver de semblables détails de structure dans les pores des autres archégoniées, du moins des autres fougères, si nos moyens optiques et nos méthodes de pré-

paration étaient plus parfaites qu'elles ne le sont aujourd'hui.

Lorsque l'on examine avec soin et sous un grossissement considérable la membrane intacte d'un des pores latéraux du tube, si ce pore n'est pas masqué par les globules brillants, s'il est suffisamment large et appartient à la catégorie des pores espacés, il est souvent aisé de reconnaître dans ce cas, que la membrane du pore n'est nullement homogène, mais qu'elle contient des anneaux plus réfringents que le reste (Pl. IV, fig. 4, 4). Ces anneaux sont isolés ou confluent les uns avec les autres, s'ils sont plus accumulés dans le pore. Leur nombre est très variable et dépend plus ou moins de la largeur du pore lui-même. La macération des tubes cribreux les rend complètement invisibles (Pl. IV, fig. 8). La substance entourée par l'anneau réfringent paraît posséder les mêmes propriétés optiques que la substance qui relie les anneaux eux-mêmes; cependant, leurs propriétés chimiques sont totalement différentes. Le chlorure de zinc iodé colore l'intérieur des anneaux en brun, tandis que tout le reste du pore ne se colore pas, ou acquiert une teinte légèrement bleuâtre (Pl. IV, fig. 4 a). En chassant le réactif par l'eau distillée, on voit les anneaux et toute la structure primitive reparaître sans aucun changement (Pl. IV, fig. 4). Nous avons répété bien des fois cette expérience sur la membrane du même pore toujours avec le même succès, ce qui prouve que cette membrane n'est homogène ni au point de vue optique, ni au point de vue chimique.

La substance spéciale, circonscrite par les anneaux, paraît se dissoudre par la potasse caustique, car, après l'avoir traitée par ce réactif, nous voyons que l'intérieur des anneaux produit l'effet optique d'un trou, et bien que le réactif soit chassé au moyen de l'acide

acétique, l'addition du chlorure de zinc iodé ne provoque plus de coloration brune dans l'intérieur des anneaux : la substance qui les remplissait a été évidemment détruite par la potasse caustique. Les propriétés de cette substance ressemblent donc à tous égards à celles de la substance calleuse qui recouvre les cribles des tubes dans les phanérogames.

Cette structure compliquée de la membrane des pores ne peut être discernée que sur des coupes d'une grande ténuité. Examinées dans de l'eau distillée, elles montrent que la surface de cette membrane est un peu ondulée, et que dans la ligne médiane (prolongement de la lamelle médiane) on y trouve deux, trois, quatre (rarement plus) granules brillants dont le diamètre égale plus ou moins l'épaisseur de la lamelle médiane (Pl. IV, fig. 2, 3). Ces granules semblent être la continuation de la lamelle médiane interrompue de place en place ; ce ne sont en réalité que les coupes de ces anneaux réfringents dont nous avons remarqué la présence et la disposition en examinant les pores par leur surface. Ces granules ne sont en aucune relation avec les inégalités de la membrane du pore ; leur nombre dépend, plus ou moins, de la largeur du pore.

En faisant agir le chlorure de zinc iodé sur une préparation de ce genre, on voit la membrane du pore rester incolore, sauf dans les particules qui sont renfermées entre deux granules voisins et qui traversent toute l'épaisseur de la membrane. Ces particules se gonflent un peu sous l'influence du réactif et se colorent en brun foncé. (Pl. IV, fig. 3 a). Lorsqu'on chasse le réactif par l'eau distillée, chaque particule colorée se contracte et se décolore ; ses contours latéraux s'effacent totalement sauf dans le plan médian où elle a été rétrécie par les glo-

bules réfringents, ou plutôt par l'anneau dont ces globules ne sont qu'une section. Quand on remet la préparation dans le chlorure de zinc iodé, la coloration brune de ces mêmes particules revient aussitôt et ainsi de suite.

La réaction de la potasse caustique sur une préparation semblable, fait dissoudre totalement les particules qui se coloraient en brun par les réactifs iodés ; une nouvelle addition de chlorure de zinc iodé n'en fait plus découvrir aucun vestige. La partie calleuse une fois dissoute, il reste un vide à sa place, mais ce vide ne possède plus la forme de la substance disparue, car la potasse faisant gonfler la membrane du pore, produit cet effet que le vide semble diminuer beaucoup en diamètre et acquiert l'aspect d'une fente mince, traversant toute l'épaisseur de la membrane et ayant partout la même largeur.

Ces dernières observations concordent parfaitement et expliquent les faits constatés par l'examen de la structure du pore intact.

Nous apprenons de cette manière que la membrane du pore simule, dans le *Pteris aquilina*, un vrai crible dont les trous seraient remplis d'une substance spéciale et limitée par des anneaux réfringents. Que cette substance n'est nullement du protoplasma perçant la membrane en travers, cela est prouvé par le carmin et même par un examen attentif de la préparation dans l'eau distillée. Le chlorure de zinc colore cette substance bien plus intensivement que les globules protéiques voisins. On ne peut envisager cette substance particulière autrement que comme une transformation de la cellulose en substance calleuse. Ainsi la structure du pore dans les tubes du *Pteris aquilina* est parfaitement semblable à celle du jeune crible dans certaines phanérogames avant sa perforation,

mais cela n'aboutit jamais à une communication immédiate du contenu des deux tubes voisins. Du moins, nos recherches n'ont toujours donné qu'une réponse négative à cette question.

Après avoir étudié la structure des pores latéraux, passons maintenant aux larges pores des cloisons terminales, ou aux pores des cloisons latérales réticulées comme ces dernières (Pl. IV, fig. 6, 7, 9). Notons d'abord que les recherches deviennent ici très difficiles à cause de la ténuité de la membrane des pores. Cette membrane examinée en surface (lorsqu'elle est débarrassée des granules brillants et du protoplasma qui y adhère) et sous un fort grossissement, présente un aspect marbré ou plutôt elle produit l'effet d'une couche de bactéries accolées les unes aux autres. En traitant la préparation par le chlorure de zinc iodé, on voit les veines qui représentent le fond, rester sans aucun changement, tandis que les îlots irrégulièrement agencés se colorent en brun clair. En remplaçant le réactif par l'eau distillée, on fait disparaître la coloration et revenir le dessin primitif sans aucun changement, et ainsi de suite.

Une coupe verticale de la membrane d'un pore semblable (Pl. IV, fig. 5), nous démontre que celle-ci ne possède qu'une faible épaisseur et se compose d'une série de particules, dont les unes sont plus réfringentes et indifférentes à l'action du chlorure de zinc iodé, tandis que les autres sont moins réfringentes et se colorent en brun par ce réactif. En un mot, la membrane de ce pore est percée par la substance calleuse, qui y forme de petits îlots ; à cet égard, sa structure rappelle beaucoup celle que nous avons trouvée dans les pores latéraux.

L'analyse des tubes cribreux du *Pteris aquilina*, que nous venons d'exposer, a été un peu trop longue peut-

être, mais nous l'avons jugée indispensable, parce que cette fougère a été la seule parmi les archégoniées vasculaires dans laquelle nous ayons pu examiner notre tissu d'une façon plus précise, trouver certains détails intéressants et reconnaître quelques ressemblances avec les tubes des phanérogames. Toutefois, il n'y a ici ni perforation des cribles, ni enveloppe calleuse recouvrant les cribles, ni influence de la saison sur la structure des cribles, comme nous le verrons plus tard dans les tubes des phanérogames.

Osmundacées

Osmunda regalis.

Sauf quelques remarques de M. Dippel sur les tubes de l'*Osmunda* (1), nous ne trouvons d'autres observations sur la structure intime de cette plante que les analyses de M. de Bary (2).

D'après ce botaniste, les tubes cribreux constituent dans l'*Osmunda*, une zone presque ininterrompue dans le liber qui entoure et relie les faisceaux vasculaires. Cette zone reste simple en face des faisceaux ; elle s'épaissit alternativement, et s'enfonce dans les rayons médullaires. Le genre *Todea* ne diffère en rien du genre *Osmunda* à l'égard du système libéro-ligneux.

En ce qui concerne la disposition des tubes dans la tige de l'*Osmunda regalis*, nous n'avons rien à ajouter à la description si concise et en même temps si exacte de M. de Bary, ce petit détail excepté, qu'on trouve constamment dans les rayons médullaires quelques tubes épars qui ne sont pas rattachés aux proliférations radiales de la zone des tubes.

(1) DIPPEL. Bericht. pag. 144.

(2) DE BARY, l. c. pag. 360, 361.

Les tubes cribreux de l'*Osmunda* possèdent la forme d'un prisme terminé par deux surfaces obliques, souvent très inclinées. Ils sont toujours plus larges que les cellules voisines du parenchyme libérien et s'en distinguent aussi par l'épaisseur, la réfringence et par la structure de leur membrane.

Les cloisons terminales sont parsemées de pores arrondis quoique très rapprochés les uns des autres. Le diamètre de ces pores est assez considérable lorsque la cloison est fortement oblique; il diminue de beaucoup si la cloison est moins inclinée et par conséquent plus courte. Toutefois la structure de la membrane des pores est assez particulière; elle consiste en ce que la membrane n'est pas lisse mais épaissie de place en place (Pl. IV, fig. 11). Ces épaississements forment de petites nodosités dont le nombre est proportionnel au diamètre du pore. Malgré cette particularité, les plus forts grossissements ne nous ont ici révélé rien de semblable à ce que nous venons de voir dans le *Pteris aquilina*; la membrane du pore nous a toujours paru homogène, sans aucune trace de substance calleuse.

La membrane épaissie de la cloison elle-même possède une structure plus compliquée que dans le *Pteris*; elle est composée de cinq couches dont les deux extérieures et la lamelle médiane sont plus réfringentes que les deux couches intermédiaires.

Les parois latérales, séparant deux tubes voisins, ressemblent entièrement aux parois terminales et ne diffèrent que par le nombre et la densité de leurs pores dont le diamètre est certainement très variable, mais dont la forme et la structure sont absolument les mêmes (Pl. IV, fig. 10).

Le contenu des tubes cribreux est tout-à-fait semblable à celui des plantes congénères; les globules protéiques

sont assez nombreux dans le fond des pores et plus accumulés auprès des cloisons terminales qu'autre part. Leur diamètre varie considérablement; lorsqu'ils sont plus volumineux, on peut reconnaître, plus distinctement qu'ailleurs, que leur couche périphérique est plus réfringente et plus dense que leur masse intérieure.

Ophioglossées.

D'après M. Russow, les faisceaux libéro-ligneux de ces plantes, sauf dans le rhizome de l'*Ophioglossum vulgatum*, contiennent du protophloème dont les cellules se distinguent par une membrane très épaissie et par un diamètre considérable surtout dans le *Botrychium*.

Entre ce protophloème et le tissu vasculaire, M. Russow prétend trouver des cellules courtes, dont les cloisons horizontales sont recouvertes de substance calleuse, et se colorent en jaune par le chlorure de zinc iodé, tandis que leur contenu acquiert auprès de ces cloisons une teinte violacée ou rouge brique. Pour ce motif, M. Russow voudrait considérer ces cellules comme des tubes cribreux, quoi qu'il n'ait pu trouver de cribles dans leurs parois latérales (1).

A propos du rhizome de *Botrychium rutæfolium*, M. Russow nous apprend que le protophloème y forme une zone continue de cellules très larges, ayant une membrane épaissie et munie de pores nombreux; cette zone est séparée de l'endoderme par une couche de cellules riches en amidon (2). Il en est tout autrement dans le rhizome de l'*O. vulgatum*, où les faisceaux ne manifestent pas la présence du protophloème.

(1) Russow, l. c. pag. 118.

(2) Ibid. pag. 120, fig. 137.

A ce propos M. Russow distingue deux types de tubes cribreux dans les Archégoniées vasculaires : *les vaisseaux cribreux*, (Siebgefässe) caractérisés par les cloisons horizontales, recouvertes de substance calleuse et probablement perforées et *les tubes cribreux* (Siebröhren) caractérisés par leurs bouts effilés et par la présence des cribles dans leurs parois latérales. Les Prêles et les Ophioglossées doivent servir d'exemple du premier type, les Fougères du second.

Enfin M. de Bary n'a pas manqué de reconnaître l'insuffisance des observations de M. Russow et de provoquer de nouvelles recherches sur ces « tubes présumés » (1).

Botrychium Lunaria.

L'examen des tissus libériens, dans le rhizome de cette plante, nous a donné des résultats tout différents de ceux de M. Russow. Nous avons trouvé que le liber, contenu entre l'endoderme et l'anneau vasculaire, se compose des trois tissus suivants. Le premier est le parenchyme sousendodermique qui forme une couche simple et interrompue de place en place (2). Le deuxième, qualifié de protophloème par M. Russow, n'est rien autre chose qu'une couche de tubes cribreux. Le troisième enfin touche à la zone vasculaire et se compose de cellules parenchymatiques.

Les tubes cribreux du *Botrychium* ont la forme de prismes terminés par des cloisons plus ou moins obliques et munies de pores. Ces pores ne manquent pas non plus dans les parois latérales des tubes, mais ils y sont beaucoup moins nombreux. Le diamètre des pores varie sen-

(1) DE BARY, l. c. p. 360.

(2) Russow, l. c. fig. 157 à droite.

siblement, leur forme est toujours arrondie ou elliptique. La membrane des pores est assez mince et contient des épaissements semblables à ceux que nous venons de voir dans l'*Osmunda*. La membrane générale des tubes est bien plus épaisse et plus réfringente que celle des cellules parenchymatiques voisines ; sa structure est cependant tout aussi simple que dans le *Pteris*. Elle est constituée de trois couches seulement, dont deux sont assez épaisses et la troisième — la lamelle médiane — est bien plus mince, mais plus dense en même temps.

Le contenu des tubes cribreux est composé d'un liquide aqueux et d'une couche mince de protoplasma pariétal à laquelle sont accolés de nombreux petits globules luisants. Ces globules sont rassemblés dans le fond des pores et surtout autour des cloisons terminales où ils forment des groupes plus nombreux d'un côté que de l'autre.

Ophioglossum vulgatum.

Nous n'avons pas étudié les tubes et les faisceaux de cette plante d'une manière spéciale, mais nos observations nous ont suffi pour pouvoir déterminer le liber des faisceaux collatéraux du rhizome et du pétiole comme étant un mélange de parenchyme et de tubes cribreux disséminés sans aucun ordre apparent. Les tubes cribreux y ont le même aspect que dans le *Botrychium* ; leurs cloisons terminales sont obliques ou à peu près horizontales. Le diamètre des tubes est généralement un peu plus fort que celui des cellules parenchymatiques ; leur membrane est aussi épaisse que dans celles-ci, mais elle se gonfle dans l'eau beaucoup plus aisément et se colore en bleu verdâtre par le chlorure de zinc iodé. Les globules

luisants, contenus dans les tubes, sont nombreux, mais petits et presque égaux en diamètre.

Lycopodiacées.

La structure des faisceaux de ces plantes a été spécialement étudiée par M. Dippel (1) et M. Russow (2), mais rien de positif n'a été dit par ces observateurs sur la question des tubes cribreux. C'est à M. De Bary que nous devons les détails les plus précis sur la forme et l'organisation de ce tissu dans les *Lycopodium clavatum* et *annotinum* (3). D'après M. de Bary, les tubes de ces plantes ont la forme de prismes tellement longs qu'il est très difficile de rencontrer leurs cloisons terminales toujours très inclinées ; leur membrane ne contient pas de cribles apparents et est munie de pores isolés ou rassemblés en groupes. Dans les espèces plus petites, on trouve aussi des éléments semblables au point de vue de leur forme et de leur contenu, mais absolument dépourvus de cribles distincts.

Lycopodium.

De toutes les espèces appartenant à ce genre, nous avons pu examiner les *L. clavatum*, *annotinum* et *complanatum*, où la structure et l'agencement des tubes sont absolument semblables. Tout le liber se colore en bleu par l'iode, les tubes cribreux quelquefois plus fortement que le parenchyme environnant (*L. complanatum*). En général la membrane de tout le liber se gonfle beaucoup dans l'eau, la glycérine et même dans l'acétate de potasse;

(1) *Bericht*, p. 143; *Mikroskop*, p. 196, 354.

(2) l. c. p. 129.

(3) DE BARY, l. c. pag. 190.

cette circonstance rend les recherches sur la structure des tubes assez difficiles et les préparations microscopiques impropres à conserver.

La disposition des tubes cribreux est suffisamment connu pour les Lycopodes; les éléments de ce tissu sont tantôt dispersés dans le parenchyme du cylindre central: tantôt réuni en lames alternant avec les lames vasculaires. Ils ont toujours la forme de prismes tellement longs qu'il est difficile d'observer leurs sommets effilés. Leur membrane est assez épaisse et munie de pores qui se trouvent dans les parois séparant deux tubes voisins et deviennent invisibles si la membrane vient à se gonfler. Les pores sont arrondis ou elliptiques et rassemblés en groupes plus ou moins distincts (Pl. IV, fig. 16); on remarque dans leur fond ces granules luisants qui font toujours partie du contenu des tubes cribreux, mais qui sont ici moins riches qu'ailleurs.

Equisetacées.

L'existence des tubes cribreux dans les Prêles a été, comme dans d'autres archégoniées, reconnue pour la première fois par M. Dippel. Cet observateur a figuré les tubes de l'*Equisetum arvense* et les a décrits comme des éléments plus larges que les cellules voisines, ayant les cloisons transversales percées de petites ouvertures et entourées de substance muqueuse (1). Dans un ouvrage plus récent (2), M. Dippel cite les Prêles comme un exemple de tubes à crible simple et horizontal et figure les tubes de l'*E. hyemale*.

D'après M. Russow (3), les cloisons terminales des tubes

(1) DIPPEL. *Bericht*, p. 146, fig. 19.

(2) DIPPEL. *Mikroskop*, p. 192, 193, fig. 97, 206, 207.

(3) l. c. p. 141, 142, fig. 154.

des Prêles sont recouvertes de plaques calleuses se colorant en jaune par le chlorure de zinc iodé, tandis que les parois latérales sont complètement lisses. La figure de M. Russow représentant une section transversale du faisceau libéro-ligneux de l'*E. Limosum* n'est pas suffisamment correcte.

D'ailleurs, personne n'a étudié les tubes des Prêles, l'attention ne s'étant toujours portée que sur leur disposition dans le faisceau libéro-ligneux (4).

Equisetum Telmateja.

La tige de cette espèce contient une couche d'endoderme contre laquelle s'appuyent des faisceaux plus larges que dans d'autres Prêles. Si l'on réunissait par des lignes droites les deux groupes vasculaires latéraux et le centre du méat intercellulaire dans un faisceau, on obtiendrait un triangle équilatéral, dont la base est parallèle à la périphérie de l'organe et plus longue que les deux côtes. La surface de ce triangle est presque entièrement occupée par le tissu libérien qui forme un croissant dont la concavité regarde la périphérie de la tige. Cette concavité provient de ce que la couche de parenchyme sousendodermique, séparant les tissus du faisceau de l'endoderme, se dédouble vis-à-vis du méat intercellulaire. Tout le croissant est composé de trois (plus ou moins) couches de tubes cribreux entremêlés de cellules parenchymatiques. La disposition de ces deux tissus n'offre ici aucune régularité et leur diamètre ne présente pas de différence notable, sauf dans plusieurs tubes plus larges que tous les autres éléments du groupe libérien. En tout cas jamais un tube ne touche immédiatement à un trachéide.

(4) DE BARY, l. c. p. 342.

Les tubes cribreux de l'*E. Telmateja* ont la forme de prismes rangés en séries longitudinales très régulières. Les cloisons qui séparent les éléments du tube sont dirigées dans un sens oblique (Pl. IV. fig. 42); plus rarement elles sont horizontales ou fortement inclinées (Pl. IV, fig. 43). La longueur de chaque article oscille entre 1 et 1 1/2 millimètres.

Les cloisons terminales sont toujours aussi épaisses que les parois latérales et ne possèdent jamais cette enveloppe calleuse que leur attribue M. Russow. Malgré leur ténuité, on reconnaît à l'aide de forts grossissements, qu'elles ne sont pas homogènes, mais composées de cinq couches différemment réfringentes (Pl. IV, fig. 43), comme cela a lieu dans l'*Osmunda*.

En outre, ces cloisons sont creusées de pores arrondis dont les contours ne sont jamais aussi tranchants que dans le *Pteris*, parce que le passage de la membrane générale à celle des pores n'est pas brusque, mais assez lent et graduel.

Les parois latérales, séparant deux tubes adjacents, possèdent la même épaisseur et la même structure (Pl. IV, fig. 44) que les cloisons terminales, mais les pores y sont de beaucoup moins nombreux (Pl. IV, fig. 45). Si la paroi sépare le tube d'avec une cellule parenchymatique, les pores y sont moins profonds de ce côté.

Les tubes cribreux de l'*E. Telmateja* contiennent, comme ceux des autres plantes congénères, une mince couche de protoplasma pariétal et de globules luisants qui y adhèrent. Le diamètre de ces globules est plus fort ici qu'ailleurs, ce qui les rend plus accessibles aux recherches sur leur nature et leur organisation (Pl. IV, fig. 43). Sous un fort grossissement, on reconnaît que ces globules sont composés d'une substance homogène, plus dense et

plus réfringente à la périphérie qu'à l'intérieur du globe. Le chlorure de zinc iodé les colore en jaune brun, le sucre avec l'acide sulfurique en rouge, ce qui prouve leur nature protéique. L'acide osmique ne les change en aucune façon et semble prouver l'absence de substances grasses. Le diamètre de ces globules varie beaucoup ; il est tantôt très petit, tantôt assez considérable, mais ne dépasse jamais 0,0045 de millimètre.

La disposition de ces globules ne présente rien de caractéristique; ils sont toujours plus nombreux au fond des pores qu'auprès de la membrane générale (Pl. IV, fig. 15). Comme dans le *Botrychium*, nous voyons ces globules s'accumuler en nombre plus considérable auprès des cloisons terminales et former un amas souvent beaucoup plus riche d'un côté de la cloison que de l'autre (Pl. IV, fig. 12).

Equisetum limosum.

Les faisceaux libéro-ligneux de cette espèce possèdent la forme d'une ellipse allongée dans le sens du rayon de la tige; ils ont la même structure que nous leur connaissons dans d'autres Prêles et chacun d'eux est entouré d'une couche endodermique. Si l'on réunit les deux groupes vasculaires latéraux par une ligne un peu convexe vers le centre de la tige, le faisceau sera partagé en deux moitiés dont l'extérieur sera constitué par le liber, et l'intérieur contiendra le méat intercellulaire provenant de la désorganisation du groupe vasculaire médian.

Le tissu libérien est plus ou moins circulaire en coupe transversale; il ne touche jamais à l'endoderme, car une couche de parenchyme sous-endodermique vient s'interposer entre l'endoderme et tous les tissus du faisceau. Le liber contient une dizaine ou une quinzaine de tubes cri-

breux, dont les plus larges, au nombre de trois ou quatre, occupent le centre du groupe libérien; vers la périphérie du groupe, les tubes diminuent graduellement en largeur et y sont entremêlés de cellules parenchymatiques.

La forme et la structure des tubes sont absolument les mêmes que dans l'espèce précédente, mais leur largeur est moindre et la longueur dépasse rarement 4 millimètre. La membrane est plus tenue et le contenu moins riche en globules protéiques.

La structure et l'inclinaison des cloisons terminales sont les mêmes que dans l'*E. Telmateja*, mais les parois longitudinales des gros tubes de l'*E. limosum* sont munies de pores tantôt rares, tantôt si nombreux qu'elles acquièrent une apparence réticulée. En tous cas, les pores sont arrondis ou elliptiques et ne possèdent pas de contours bien arrêtés, ce qui dépend de la même cause que dans l'espèce précédente.

Marsileacées.

Les tubes cribreux de ces plantes ont été étudiés par les deux observateurs si souvent mentionnés. M. Dippel nous a donné la description et la figure de ce tissu dans le *Marsilea quadrifolia* (1). D'après lui, les tubes sont dispersés dans le parenchyme amylofère du liber des faisceaux. Ils sont semblables à ceux des Prêles; leurs cloisons terminales, plus ou moins inclinées, sont percées de petits trous à la façon d'un crible, tandis que les parois longitudinales sont lisses et ne contiennent pas de cribles sauf dans des cas exceptionnels.

La disposition des tubes est tout autre d'après M. Russow (2); ils ne sont pas disséminés dans le parenchyme li-

(1) DIPPEL. *Mikroskop*, p. 203, 339, fig. 101, 213.

(2) RUSSOW. l. c. p. 4, 5.

bérien, mais rangés en une zone interrompue en deux ou trois endroits, là où l'anneau vasculaire possède la moindre épaisseur. Dans chacun de ces arcs, les tubes larges occupent le centre et diminuent en diamètre vers les deux extrémités. La longueur des tubes est très grande et, d'après M. Russow, égale celle de l'entrenœud. Leur membrane est assez épaisse et contient des cribles plus nombreux aux extrémités des tubes qu'ailleurs. Les cribles sont allongés dans le sens transversal, finement ponctués et se colorent en violet par le chlorure de zinc iodé, quoique plus faiblement que le reste de la membrane. Dans leur état adulte, les tubes sont totalement dépourvus de contenu et ne renferment que très rarement une substance brune, résineuse et mélangée de tannin. Le protophloème ne diffère en rien des tubes cribreux.

Quant aux racines du *Marsilea*, M. Russow n'y trouve que quatre tubes touchant immédiatement aux trachéides.

Marsilea Drummondii.

En étudiant la structure de la tige de cette plante, nous avons trouvé que les tubes y sont disposés de la manière indiquée par M. Russow. Ce tissu forme réellement deux anneaux concentriques dont l'un est extérieur et l'autre intérieur par rapport à la zone vasculaire.

Ces deux anneaux sont interrompus dans deux ou trois endroits, faisant face aux parties étroites de la zone vasculaire. Le diamètre des tubes cribreux est en général un peu moindre dans l'anneau intérieur que dans l'extérieur ; il diminue aussi en allant du centre vers les extrémités dans chacun des arcs qui composent l'anneau des tubes cribreux.

Les tubes du *Marsilea* possèdent la forme de prismes

à terminaison oblique. Leurs cloisons terminales sont fortement inclinées et munies de pores nombreux qui peuvent former un réseau, comme dans le *Pteris* (Pl. V, fig. 7). La membrane de ces cloisons est épaisse et se compose de trois couches dont l'une — la lamelle médiane — est de beaucoup plus mince que les deux autres (Pl. V, fig. 8). Les contours des pores sont aussi tranchés que dans le *Pteris* ; leur membrane permet aussi d'y reconnaître les mêmes couches que dans les parties épaisses de la cloison.

Les parois latérales séparant deux tubes adjacents possèdent la même épaisseur et la même structure que les cloisons terminales ; les pores y sont seulement beaucoup plus rares, quelquefois très éloignés les uns des autres, arrondis ou elliptiques (Pl. V, fig. 6). Il en est un peu autrement dans les cloisons qui séparent un tube cribreux d'avec une cellule de parenchyme ; la lamelle médiane n'y est plus symétrique, mais elle se rapproche plutôt de l'intérieur de la cellule parenchymatique (Pl. V, fig. 8).

Les pores ne se rencontrent pas dans la couche d'épaississement qui est plus mince et appartient à la cellule parenchymatique ; ils ne manquent pas dans la couche plus épaisse qui se rapporte au tube cribreux, mais ils y sont petits, peu nombreux et peu apparents. Le chlorure de zinc iodé colore la membrane des tubes en violet bleuâtre. Le contenu des tubes du *Marsilea* n'est pas nul, comme le prétendait M. Russow. Ces éléments contiennent au contraire une couche très mince de protoplasma pariétal et de globules luisants qui sont accumulés dans le fond des pores (Pl. V, fig. 6, 7, 8) et surtout auprès de la cloison terminale.

SALVINIACÉES.

Un demi-siècle s'est écoulé depuis que Bischoff a tenté de faire l'analyse du faisceau axile dans le *Salvinia natans*, et semblait reconnaître que ce faisceau était uniquement constitué de tubes brunâtres, obliquement terminés et ayant un contenu granuleux ; aussi n'ayant pu trouver de vaisseaux dans son tissu, il l'assimila au liber des plantes supérieures (1).

Les recherches de M. Strasburger sur les *Azolla* ont donné un résultat tout différent (2). Il a trouvé que le faisceau libéroligneux de l'*A. filiculoides* est composé de vaisseaux spiralés, très variables à l'égard de leur diamètre et réunis au centre du faisceau, ainsi que de cellules parenchymatiques allongées et formant une zone autour du groupe vasculaire. M. Strasburger attribue la simplicité du faisceau au genre de vie des *Azolla* (3) et assimile sa structure à celle des Fougères. Dans l'*A. nilotica* dont la tige est bien plus épaisse, M. Strasburger (4) a trouvé, en outre, des vaisseaux annelés, mais pas de vaisseaux scalariformes ; les grands vaisseaux s'y sont concentrés dans la partie inférieure de la tige horizontale et forment un demi-cercle dont les bouts regardent en haut. Tout le reste du faisceau est composé de cellules à parois minces et de petits vaisseaux qui y sont disséminés ; une couche de cellules semblables au péricambium enveloppe la totalité du faisceau. La couche corticale interne est lignifiée dans les vieilles tiges comme dans les fougères ; ses cellules sont brunes et épaissies en fer à

(1) BISCHOFF. *Zur Naturgeschichte der Salvinia*, 1826, p. 67.

(2) STRASSBURGER. *Ueber Azolla*, 1873.

(3) Ibid. p. 28.

(4) Ibid. p. 30, 31.

cheval, plus fortement vers le centre de la tige qu'à l'extérieur.

Salvinia natans.

Le manque absolu de connaissances sur la structure des faisceaux libéro-ligneux de cette plante nous a obligé à porter notre attention non-seulement sur l'organisation des tubes cribreux, mais aussi sur les autres tissus et leur disposition dans le faisceau axile de la tige.

Si la forme du faisceau de la tige du *Salvinia rotundifolia* est celle d'un fer à cheval (1), elle est régulièrement cylindrique dans notre espèce. L'écorce qui entoure le faisceau est rendue caverneuse par les grandes lacunes aériennes et se compose des tissus suivants :

a. Couche extérieure, épidermique.

b. Rayons cellulaires séparant les lacunes et reliant l'épiderme avec les tissus intérieurs. Chaque rayon est constitué de 4 à 6 cellules disposées en une série radiale.

c. Couche compacte de cellules dont les parois intérieures (par rapport à l'axe de l'organe) sont fortement épaissies (Pl. V, fig. 4).

d. Deux couches de cellules plus petites provenant de la division d'une couche primaire. Cette division peut faire défaut dans quelques cellules qui relient ces deux couches en une seule. L'intérieur de ces couches affecte tous les caractères de l'endoderme ; ses cellules contiennent du protoplasma et un nucléus. Le même contenu se trouve aussi dans les cellules de la couche extérieure dont le rapport avec l'endoderme est complètement le même que dans les faisceaux des Fougères et des Marsileacées (2). Les cellules communes aux

(1) DE BARY, l. c. p. 294.

(2) Comparer : RUSLOW, l. c. 195 et DE BARY, l. c. p. 339.

deux couches appartiennent par leurs caractères à l'endoderme et touchent immédiatement aux tissus du faisceau.

Le faisceau libéro-ligneux ne contient que trois tissus, savoir : les trachéides, les tubes cribreux et le parenchyme.

a. Les trachéides sont spiralés et annelés, les premiers généralement plus larges que les autres. Les trachéides scalariformes font complètement défaut, exactement comme dans les *Azolla*, d'après M. Strasburger. Le diamètre des trachéides est excessivement petit dans les entrenœuds de la tige, un peu plus grand dans les nœuds mêmes. La membrane de ces éléments est toujours très délicate et si peu épaissie que les anneaux ou les spires y sont quelquefois à peine visibles; ces épaississements se colorent en brun par le chlorure de zinc iodé et deviennent plus apparents dans les trachéides plus larges se trouvant dans les nœuds de la tige. La ténuité de la membrane des trachéides ne permettrait pas de les reconnaître dans les coupes transversales de la tige, si la pression des cellules voisines exercée sur les trachéides ne venait à notre aide. A cause de cette pression, les parois des trachéides deviennent un peu concaves, ce qui ne se voit jamais dans les autres éléments du faisceau (Pl. V, fig. 4).

A l'aide de ce moyen nous avons reconnu que les trachéides, au nombre de 7 ou 8, sont disposés en un croissant dont le centre contient des éléments plus larges que les deux extrémités. Quelquefois le croissant peut être interrompu par le parenchyme interposé dans la série vasculaire (Pl. V, fig. 4). En tous cas, les trachéides du croissant, les seuls qui existent, sont séparés de l'endoderme par les autres tissus qui les environnent de tous côtés et entendent le faisceau du *Salvinia* réellement concentrique.

b. Le parenchyme est entremêlé de tubes cribreux sans aucun ordre apparent; ses éléments prédominent autour du croissant vasculaire, mais en général ils sont moins nombreux que les tubes. Leur forme est très allongée, car la longueur est d'une dizaine de fois plus considérable que la largeur.

c. Les tubes cribreux sont généralement un peu plus larges que les cellules du parenchyme; leur longueur est très considérable et égale à peu près la longueur de l'entre-nœud. Les cloisons terminales sont plus ou moins obliques (Pl. V, fig. 2); parfois, mais plus rarement, elles sont horizontales ou bien tellement inclinées qu'elles forment un angle de 20° avec les parois latérales.

Le faisceau axile du *Salvinia* est trop mince et délicat pour pouvoir être étudié sur des coupes longitudinales, qui sont cependant indispensables au contrôle des résultats obtenus par une méthode différente. Le procédé que nous avons employé à cette fin, consistait à chauffer un instant la tige dans une faible solution de potasse caustique et à en dissocier les tissus à l'aide d'aiguilles. Cette méthode nous a donné des résultats très satisfaisants, car elle attaquait fort peu les membranes et le contenu des éléments du faisceau. La ténuité des tissus a été toujours l'obstacle le plus sérieux dans nos recherches.

La chose la plus facile à reconnaître, c'est la présence des granules brillants dans les tubes cribreux; ces globules adhèrent aux cloisons terminales et empêchent par leur éclat de reconnaître la structure de cette cloison et de discerner la présence des pores. Cette question peut être plus aisément résolue par l'examen des parois longitudinales vues de profil ou en surface; on reconnaît alors que les globules sont réunis en groupes et siègent dans le fond des pores qui sont assez larges mais peu profonds

et difficilement reconnaissables (Pl. V, fig. 3). Toutefois, les contours de la membrane du pore sont presque invisibles à cause de la réfringence des globules voisins.

Les tubes cribreux sont aisément reconnaissables dans des coupes transversales, parce qu'ils se distinguent des cellules parenchymatiques par leur membrane toujours incolore et par leur contenu qui semble être réduit aux globules brillants, dont les réactions microchimiques sont les mêmes que dans les tubes des plantes congénères. Les caractères des tubes cribreux du *Salvinia* nous permettent de les considérer comme un tissu parfaitement analogue aux tubes des Prêles, des Fougères, etc.; il est encore à remarquer que le faisceau du *Salvinia* contient un liber bien développé et très riche en tubes cribreux, tandis que son tissu vasculaire se trouve ainsi dégradé comme dans d'autres plantes aquatiques.

SELAGINELLACÉES.

Les tubes cribreux du *Selaginella arborea* sont dispersés, d'après M. Dippel (1), dans le parenchyme libérien; plus rarement ils sont réunis en petits groupes composés de deux ou trois éléments. Leur diamètre est un peu plus fort que celui des cellules voisines, leur contenu finement granuleux. Leurs parois latérales sont tantôt lisses, tantôt munies de pores qui peuvent être petits et rares ou plus grands et disposés en réseau.

M. Russow considère les cellules qui traversent le méat aérien comme étant analogues à l'endoderme et trouve que le liber du faisceau est composé d'une couche de protophloème et d'une gaine de deux ou trois couches cellulaires. Le protophloème, séparé du bois par une ou deux

(1) *Bericht*, p. 143.

couches de cellules-compagnes (Geleitzellen), est très peu apparent dans les faisceaux développés (1).

Enfin M. de Bary nous apprend (2) que les faisceaux des *Selaginella* sont dépourvus d'endoderme et que leur liber est entouré d'une couche de petites cellules parenchymatiques. Il fait aussi mention qu'il y a dans le liber des *Selaginella*, des éléments prenant la place des tubes cribreux, qui en possèdent la forme, la structure de la membrane et le contenu, mais qui sont dépourvus de cribles distincts.

Selaginella Martensii.

L'analogie des faisceaux de cette espèce avec ceux des Fougères est complète, il est vrai; mais pour faire mieux comprendre la structure de leur liber, nous nous proposons d'analyser tous les tissus qui participent à la formation du faisceau axile.

a. Le tissu vasculaire est réuni en une lame centrale qui ne contient que des trachéïdes; les petits trachéïdes spiralés et annelés occupent les deux bouts de cette lame, tandis que les grands trachéïdes scalariformes en constituent la partie centrale.

b. La lame vasculaire est entourée par une zone de petites cellules parenchymatiques, dont les parois sont minces et le contenu est assez riche en protoplasma granuleux, mais dépourvu de fécule et de chlorophylle. La disposition de ces cellules n'offre aucune régularité; leur forme est allongée. On ne trouve pas de pores, ni dans leurs parois longitudinales, ni dans leurs parois transversales (Pl. V, fig. 4).

(1) Russow, l. c. p. 134.

(2) l. c. p. 190.

c. L'anneau des tubes cribreux succède immédiatement à la zone parenchymatique et se compose généralement de deux couches d'éléments qui ont le diamètre et la longueur plus considérables et la membrane un peu plus épaisse (Pl. V, fig. 4). Les coupes longitudinales nous apprennent que les tubes cribreux forment des séries longitudinales plus ou moins régulières et se terminent par des cloisons plus ou moins obliques. Leur membrane, malgré toute sa ténuité, est parsemée de pores arrondis, qui sont plus nombreux dans la cloison terminale que dans les parois latérales. Les petites dimensions des tubes cribreux nous ont toujours empêché de reconnaître dans leur intérieur autre chose que des granules brillants accolés aux parois. (Pl. V, fig. 5).

Dans l'anneau des tubes cribreux nous avons remarqué une certaine quantité d'éléments dont la longueur est plus grande et la membrane un peu plus épaisse que dans les tubes eux-mêmes. Ces éléments sont dispersés sur la limite extérieure de l'anneau et touchent à la gaine du faisceau; on les reconnaît dans une coupe transversale par leur forme arrondie ou elliptique, par leur diamètre un peu plus faible que celui des tubes voisins qui sont quelquefois disposés en éventail. (Pl. V, fig. 4). La signification de ces éléments et leur structure sont toujours restées obscures.

Nous avons considéré jusqu'à présent l'anneau des tubes cribreux comme étant complet; en réalité il est toujours interrompu en face des bouts de la lame vasculaire, comme cela a lieu dans les Fougères. Dans ces endroits, la zone parenchymatique périvasculaire touche immédiatement à la gaine du faisceau, quoique sur leur limite on rencontre un certain nombre de tubes isolés.

d. La gaine du faisceau entoure de toutes parts l'anneau

des tubes et le sépare du méat aérien circulaire. Elle est composée de deux couches cellulaires qui confluent en une seule en face des bouts de la lame vasculaire dans le même endroit où s'interrompt l'anneau des tubes. Les cellules de cette gaine sont plus larges, mais en même temps plus courtes que les tubes; leurs parois sont plus épaisses que ceux des tubes, mais moins riches en pores arrondis. Les cloisons terminales sont dirigées en sens plus ou moins oblique. Le contenu se compose de protoplasme et de grains de chlorophylle qui contiennent de petits granules d'amidon.

Il nous est encore impossible de comparer cette gaine à l'endoderme et à la couche sousendodermique que nous voyons toujours dans les faisceaux des fougères; cette analogie ne pourra être définitivement reconnue que quand nous aurons une idée plus exacte du développement des faisceaux dans le *Selaginella*. Maintenant nous avons seulement voulu faire quelques remarques sur la structure de ces faisceaux si semblables à ceux des fougères et c'est par recours au lois de l'homologie que nous avons pu attribuer le rôle de tubes cribreux à des éléments dont la ténuité ne nous permettait pas de connaître l'organisation d'une manière précise.

ISOÉTACÉES.

Dans la tige de ces plantes le liber est représenté d'après M. Russow, par une zone qui entoure le xylème central et forme la continuation immédiate du liber des faisceaux foliaires. Les cellules de cette zone ont la forme de prismes courts et aplatis et ressemblent, en coupe transversale, aux tubes cribreux des Conifères; leur membrane est assez épaisse et finement ponctuée. M. Rus-

sow attribue à ces éléments la fonction de tubes cribreux et déduit leur forme exceptionnelle de l'organisation et de l'accroissement si caractéristique de la tige de ces plantes (1).

Les faisceaux foliaires sont collatéraux et organisés d'après le type des Prêles et des Ophioglossées (2). Les trachéides primaires semblent occuper le centre du faisceau, tandis que le protophloème se trouve sur la périphérie du liber. Leur xylème est constitué de trachéides annelés, spiralés et réticulés et de cellules-compagnes (Geleitzellen). En outre le faisceau de l'*Isoètes lacustris* contient une lacune aérifère qui ne paraît pas résulter de la désorganisation des trachéides primaires.

« Le faisceau foliaire de l'*I. Engelmanni* contient généralement trois lacunes qui siègent, comme la lacune unique de l'*I. lacustris*, entre le liber et les trachéides primaires (Protoxylemzellen); elles sont entourées de cellules dont les cloisons radiales sont ondulées et résistent à l'action de l'acide sulfurique, comme celles de l'endoderme. Je m'en suis convaincu par l'analyse supplémentaire des exemplaires vivants, cultivés au Jardin de Berlin, dans l'été 1874 » (3).

M. de Bary adopte l'opinion de M. Russow lorsqu'il considère la zone indiquée comme une dégradation du tissu cribreux du faisceau axile et attribue à ses cellules aplaties un contenu clair et une membrane réfringente munie de pores, quoique dépourvue de vrais cribles (4). En ce qui concerne les faisceaux foliaires, M. de Bary nous apprend que les trachéides s'y développent selon le même

(1) l. c. p. 139.

(2) *ibid.* p. 140.

(3) *ibid.* p. 140. Remarque.

(4) DE BARY, l. c. p. 361.

ordre que nous voyons dans le Cycas et que leur liber ne contient pas de tubes cribreux distincts. La partie intérieure du liber est composée d'éléments prismatiques à membrane mince, tandis que la partie extérieure est formée d'éléments à membrane épaisse qui se transforment en fibres tenaces dans les espèces terrestres (1). Enfin M. de Bary ajoute que les faisceaux foliaires ne possèdent pas d'endoderme et contiennent des canaux d'origine douteuse, entourés de cellules dont la structure ressemble à celle de l'endoderme.

Isoëtes Durieui.

Malgré tout notre intérêt pour l'étude des tubes cribreux dans la tige de cette plante, nous ne pouvons rien ajouter aux résultats de M. Russow et de M. de Bary, car les matériaux dont nous avons pu disposer sont loin d'être suffisants pour ce genre de recherches. Pour cette raison nous nous sommes borné à exposer seulement quelques détails concernant les faisceaux foliaires et dignes d'être notés.

La partie basale de la feuille est toujours beaucoup moins dure que son sommet et se laisse mieux couper en sens transversal ou longitudinal. En profitant de cette circonstance, nous avons fait toutes nos recherches sur cette partie de la feuille tantôt développée, tantôt jeune encore.

Le faisceau foliaire développé possède la forme d'un trapèze, dont la base est indiquée par une série de trachéides qui ne se touchent jamais et sont disséminés dans le parenchyme amylofère (Pl. V, fig. 10). Les trachéides sont annelés ou spiro-annelés. Le sommet du

(1) DE BARY, l. c. p. 331.

trapèze ne contient pas d'éléments caractéristiques et forme un passage insensible entre le tissu du faisceau et le parenchyme voisin.

Les deux côtés latéraux du trapèze sont occupés par deux arcs libériens qui se caractérisent par la petitesse de leurs éléments et par l'épaisseur des membranes ; c'est le protophloème de M. Russow.

Les cellules qui constituent les deux groupes libériens, possèdent la forme de prismes terminés par des cloisons horizontales ; leur contenu est réduit à un petit nombre de globules brillants qui adhèrent aux parois (Pl. V, fig. 11). Elles ne contiennent jamais ni nucléus ni amidon, ce qui semblerait indiquer qu'elles ne sont autre chose que des tubes cribreux encore plus dégradés que ceux du *Salvinia* et des *Selaginella*. Nous n'osons cependant leur attribuer ce rôle d'une manière positive, d'autant plus qu'elles ne sont pas les seuls éléments du liber dépourvus de nucléus et de fécule. En réalité, on voit, à l'extérieur de chaque groupe libérien, quelques cellules à parois constamment minces et ayant le même contenu (Pl. V, fig. 10) ; mais il est excessivement difficile de retrouver ces cellules dans des coupes longitudinales et de reconnaître combien elles ressemblent aux tubes cribreux des autres Archégoniées vasculaires.

Au milieu du faisceau foliaire se trouvent toujours trois canaux aérifères symétriquement disposés ; le canal central est un peu plus large que les deux latéraux. Chacun de ces canaux est entouré d'un anneau de cellules ayant tous les caractères de l'endoderme et ne renferme pas d'autre contenu, sauf quelques petits granules. Les cellules endodermiques et les autres cellules parenchymatiques du faisceau renferment non seulement du protoplasma, mais aussi de la fécule.

La membrane de tous les éléments du faisceau se colore

en bleu par le chlorure de zinc iodé, sauf la membrane des trachéides et celle des cellules endodermiques qui se colorent en brun. Les parois radiales des cellules endodermiques sont aussi plissées que ceux d'un vrai endoderme (Pl. V, fig. 10).

Outre les trois canaux qui se trouvent dans le faisceau foliaire, il y en a d'autres encore qui sont extérieurs par rapport à ses tissus. De chaque côté du faisceau on distingue en effet trois ou quatre méats intercellulaires disposés en face des groupes libériens et entourés de cellules parenchymatiques tout-à-fait normales (Pl. V, fig. 10). Evidemment ces méats n'ont rien de commun avec les trois canaux intérieurs.

Pour se rendre compte de la signification de ces canaux problématiques, il faut absolument recourir à l'étude de leur origine. Cette étude nous apprend que ces canaux ne sont pas autre chose que des trachéides primaires dont la désorganisation a commencé de très bonne heure, au moment où les trachéides secondaires n'ont pas encore commencé leur évolution (Pl. V, fig. 9). A cette époque, il est aisé de retrouver dans ces canaux les débris de leurs épaississements spiro-annelés; plus tard cela n'est plus possible, non seulement sur des coupes transversales, mais aussi dans les coupes longitudinales.

De tout ce qui a été dit précédemment, il résulte que le faisceau foliaire de l'*Isoëtes Durieui* présente quelques particularités remarquables, notamment : *a.* Evolution centrifuge des trachéides, *b.* Résorption des trachéides primaires, *c.* Transformation des cellules voisines en endoderme, *d.* Dédoublément du liber ou plutôt sa séparation en deux groupes distincts (1), *e.* Dégradation des tissus libériens.

(1) Comparer : DIPPEL, *Mikroskop*, fig. 110 (*Calamus Rotang*).

Considérations générales.

La revue de la structure et de la disposition des tubes cribreux dans les Archégoniées vasculaires que nous venons d'achever, nous conduit d'abord à ce résultat que le liber des faisceaux de la tige contient toujours un tissu spécial et le seul qui peut caractériser le liber comme le tissu vasculaire caractérise le bois du faisceau. Nous avons retrouvé ce tissu dans toutes les classes de ce groupe du règne végétal, et qui plus est, dans tous les genres et espèces que nous avons étudiés. Le genre *Isoëtes* est le seul qui nous ait laissé quelques doutes à cet égard ; mais il faut supposer que des recherches plus spéciales feront rentrer cette plante si singulière dans la loi générale. Nous espérons aussi que des études embrassant un champ plus vaste que le nôtre, ne feront que confirmer la présence de ce tissu dans toutes les archégoniées vasculaires, car si nous avons dû exclure certains types du domaine de nos observations (*Azolla*, *Pilularia*, *Psilotum*, *Marattia*, etc.), les types congénères devraient donner une idée suffisante sur l'organisation de leurs faisceaux (*Salvinia*, *Marsilea*, *Lycopodium*, *Osmunda*, etc.).

Ce tissu si caractéristique pour le liber des archégoniées vasculaires est complètement homologue aux tubes cribreux des phanérogames, quoiqu'il en diffère à certains égards. Cependant nous n'hésitons pas à lui conserver le nom de tubes cribreux, quoique ses éléments ne possèdent jamais de pores réellement perforés.

L'homologie indiquée trouve sa confirmation dans cette circonstance que les tubes cribreux forment le point central du liber et que, sauf le parenchyme libérien, ils sont souvent les seuls éléments qui constituent cette partie du faisceau libéro-ligneux. En effet, les tubes cribreux sont

rarement dispersés dans le parenchyme libérien (*Ophioglossum*), plus souvent un groupe de tubes larges occupe le centre du liber (*Equisetum limosum*), mais généralement les tubes sont disposés en une couche qui est séparée de l'endoderme et du groupe vasculaire par le tissu parenchymatique auquel viennent se joindre quelquefois d'autres tissus spéciaux.

Les tubes cribreux des archégoniées vasculaires sont constitués d'éléments prismatiques se terminant par des cloisons tantôt horizontales ou un peu obliques (*Equisetum*, *Ophioglossum*, *Aspidium*), tantôt fortement inclinées et allongées (*Lycopodium*, *Marsilea*, *Pteris*). Toutefois ces cloisons terminales séparent toujours deux éléments de ce même tissu et ne touchent jamais aux cellules hétérogènes.

Généralement la membrane est plus épaisse dans les tubes cribreux que dans les cellules du parenchyme libérien ; le chlorure de zinc iodé la colore en bleu, parfois avec une nuance violacée ou olivâtre. Dans les tubes de faible dimension (*Salvinia*, *Selaginella*), elle paraît être homogène, même sous les plus forts grossissements. Dans la membrane des tubes plus larges, on reconnaît des couches différant entre elles par leur densité et leur réfringence. La cloison qui sépare deux tubes voisins est généralement composée de trois couches, dont deux sont plus molles et plus épaisses, tandis que la troisième — la lamelle médiane — est plus dense, plus réfringente, mais en même temps plus mince. Quelquefois cependant on y reconnaît cinq couches distinctes (*Equisetum*, *Osmunda*), dont les deux superficielles et la lamelle médiane sont plus denses, tandis que les deux intermédiaires sont plus molles et moins réfringentes.

Malgré les différences d'épaisseur et de structure, la

membrane des tubes cribreux est toujours, l'*Isoëtes* excepté, plus ou moins richement munie de pores qui correspondent tantôt aux cribles des phanérogames, tantôt aux perforations de ces cribles, mais qui ne sont jamais réellement perforés. La disposition des pores dans les cloisons terminales peut être ramenée à deux types principaux entre lesquels se trouvent toutes les transitions, suivant que ces cloisons sont plus ou moins inclinées. Si la cloison est assez courte en raison de sa position horizontale ou peu oblique, dans ce cas ses pores sont assez petits, arrondis ou elliptiques (*Equisetum*) ; elle ressemble alors au crible solitaire du *Cucurbita* dont les perforations seraient remplacées par des pores fermés. Si cette cloison est au contraire fortement inclinée, et par conséquent allongée, ses pores deviennent si larges et si rapprochés que la membrane normale se réduit à des bandes étroites et reliées en réseau ; une cloison semblable peut être comparée à la cloison terminale des tubes du *Vitis*, dont les cribles seraient remplacés par de simples pores.

La disposition des pores dans les parois latérales rappelle aussi les tubes cribreux des phanérogames. Ils sont petits, rares, ou même ils font totalement défaut dans ces cloisons qui séparent les tubes d'avec les cellules parenchymatiques, tandis que dans les parois qui séparent deux tubes voisins, ils peuvent aussi être rares et petits, mais quelquefois ils atteignent des dimensions considérables et forment un réseau semblable à celui qu'on observe dans les cloisons terminales allongées.

Le passage de la membrane épaissie du tube dans la membrane du pore est insensible (comme dans les Prêles) ou brusque (comme dans les Fougères), et c'est pour cette raison que les pores peuvent être bien accentués ou

à peine reconnaissables lorsqu'on les examine dans une membrane étalée en surface.

La membrane qui forme le fond du pore peut être très mince, complètement homogène et aussi dense que la jamelle médiane; lorsqu'elle est plus épaisse elle peut avoir une structure plus compliquée, analogue à la structure de la membrane générale (*Marsilea*) ou totalement différente (*Pteris*). Dans cette fougère (*Pteris aquilina*), la membrane du pore est composée de deux substances différentes, dont l'une (la cellulose) forme un crible, tandis que l'autre (la substance calleuse) bouche toutes les ouvertures de ce crible. Cette organisation est tout exceptionnelle pour les archégoniées vasculaires et rappelle déjà les phanérogames. En tous cas les pores des tubes cribreux sont toujours fermés, même dans le *Pteris*.

En outre, les tubes cribreux des archégoniées vasculaires possèdent un contenu bien différent de celui des angiospermes. On n'y trouve jamais ni nucléus ni fécule, qui abonde dans les cellules voisines; leur intérieur est rempli d'un liquide aqueux, outre lequel on distingue encore une mince couche de protoplasma pariétal et une quantité plus ou moins grande de globules brillants, qui adhèrent à cette couche protoplasmique. Le diamètre de ces globules varie beaucoup et atteint les plus grandes dimensions dans l'*Equisetum Telmateja*; leur substance est éminemment albuminée, indifférente à la lumière polarisée, et plus dense à la surface du globule qu'à l'intérieur. Auprès des parois latérales des tubes, ces globules sont peu nombreux; ils s'accumulent dans le fond des pores et se rassemblent surtout auprès des cloisons terminales. Cette dernière circonstance nous semble indiquer leur analogie avec la substance muqueuse des tubes des dicotylédones, d'autant plus que les globules sont

souvent de beaucoup plus nombreux d'un côté de la cloison terminale que de l'autre.

En somme, les résultats de nos recherches sur les tubes cribreux des archégoniées vasculaires peuvent être résumés en ces termes :

Les tubes cribreux sont le seul tissu caractéristique du liber, dont ils constituent toujours une partie intégrante ; ils sont totalement homologues aux tubes cribreux des phanérogames quoiqu'ils en diffèrent par leur contenu et par le manque de vrais cribles qui y sont remplacés par des pores toujours fermés et disposés dans leurs parois terminales et latérales.

DEUXIÈME PARTIE.

GYMNOSPERMES.

Si T. Hartig, à qui revient le mérite d'avoir découvert les tubes cribreux, niait leur existence dans les Gymnospermes (1), H. de Mohl fut le premier à annoncer que ce tissu fait partie du liber de ces plantes et à indiquer sa disposition dans leur écorce secondaire (2). Ce botaniste éminent constata que dans les Taxinées et les Cupressinées les tubes cribreux constituent des couches parfaitement régulières et alternantes avec les couches des

(1) HARTIG. *Die Entwicklung des Jahrringes*. Botanische Zeitung, 1833, p. 371.

(2) MOHL. *Einige Andeutungen über den Bau des Bastes*. Bot. Zeit. 1835. p. 891.

fibres et les couches du parenchyme libérien et que dans le *Pinus* l'écorce secondaire est dépourvue de fibres libériennes, se compose essentiellement de tubes cribreux et ne contient qu'un nombre assez restreint d'éléments parenchymatiques rangés en couches concentriques, assez irrégulières. En ce qui concerne les tubes eux-mêmes, ils possèdent, d'après Mohl, une forme prosenchymatique ; leurs parois sont minces, non lignifiées, et les cloisons radiales munies de pores réticulés. Quant au contenu des tubes cribreux, Mohl mentionne seulement que la fécule y fait toujours défaut.

Schacht n'a pas beaucoup avancé ces notions lorsqu'il distingua trois types de tubes cribreux dans les phanérogames, savoir : (a) tubes transversalement coupés par des cribles simples ; (b) tubes terminés par des cloisons obliques et munies de plusieurs cribles ; (c) tubes fusiformes contenant des cribles dans leurs parois radiales. Les tubes cribreux des gymnospermes rentrent dans le troisième type, d'après Schacht (1), quoique cet observateur n'eût pu reconnaître de cribles dans les tubes de l'If et ne fit que confirmer les données de Mohl sur la disposition de ce tissu dans les Taxinées et les Cupressinées (2). Schacht n'a pu trouver de fibres libériennes dans les parties jeunes de l'écorce des Abietinées, mais il nota dans l'écorce de l'*Abies pectinata* et du *Picea vulgaris*, âgée de six, huit ou dix ans, la présence de cellules lignifiées occupant la place des tubes cribreux et fit la supposition que ces cellules ne sont autre chose que des tubes cribreux ainsi transformés (3). Cette métamorphose ne peut

(1) SCHACHT. *Der Baum*, II^{te} Antrage, 1860, p. 208.

(2) Ibid. pag. 213.

(3) Ibid. pag. 209, 210, 212.

avoir lieu dans le *Pinus sylvestris* parce que les tubes cribreux s'y dessèchent de bonne heure à cause de la formation précoce du rhytidome (1).

M. Franck n'a pu trouver de cribles dans les tubes de l'If (2). M. Dippel a enrichi la science en figurant les coupes transversales et longitudinales de l'écorce des *Pinus sylvestris*, *Juniperus communis*, *Taxus baccata*, *Larix europæa*, *Dion edule* et *Ephedra monostachya* et ajouta encore cette observation que leurs tubes cribreux sont terminés par des cloisons obliques, également pourvues de cribles comme le sont les cloisons radiales (3).

Enfin M. de Bary fait la remarque que les tubes cribreux des gymnospermes ne contiennent qu'un liquide aqueux, que leurs cribles sont perforés, selon toute probabilité, et que la formation du callus n'y a été jamais observée, sauf un cas douteux concernant l'*Abies pectinata* (4). D'après M. de Bary, les tubes des gymnospermes sont allongés et terminés par des cloisons obliques par rapport au plan radial; les cribles sont insérés dans les cloisons radiales et terminales et y forment une série longitudinale, simple ou double.

Toutes ces connaissances se rapportent, comme on le voit, à la forme et à la disposition des tubes dans les gymnospermes; leur structure intime, leur développement et leur sort ultérieur ont été absolument inconnus jusqu'à ce jour.

(1) SCHACHT. Ibid. pag. 213.

(2) FRANCK : *Ein Beitrag zur Kenntnis der Gefässbündel*. Bot. Zeitg. 1864, p. 159.

(3) DIPPEL, *Das Mikroskop*, II^{ter} Theil p. 132, fig. 54, 150, 151, 152, 153, 154, 155.

(4) DE BARY, *Vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farrne*. 1877, p. 188.

Pinus sylvestris.

L'écorce secondaire de la tige du pin est composée d'éléments agencés ainsi que nous le voyons dans d'autres conifères et dans les dicotylédones. La zone cambiale qui engendre cette écorce, contient deux formes de cellules génératrices : les unes sont courtes et régénèrent les rayons médullaires, tandis que les autres, longues et terminées en biseau, servent de point de départ pour tous les autres tissus corticaux.

Outre les rayons médullaires qui traversent l'écorce en sens radial et la divisent en fragments, nous pouvons distinguer dans une écorce développée trois tissus différents : le parenchyme libérien, les utricules à cristaux et les tubes cribreux.

Il y a deux espèces de rayons médullaires. Les uns sont étroits et composés, en coupe transversale, d'une seule série de cellules contenant du protoplasma, de l'amidon et un nucléus; à mesure que leurs cellules s'éloignent de la zone cambiale, elles deviennent plus larges et plus riches en amidon. Les autres, beaucoup plus rares que les premiers, sont plus larges et plus hauts et contiennent un canal résineux dirigé dans le sens radial. Quelquefois les rayons de la deuxième espèce sont encore plus hauts parce qu'ils contiennent deux canaux résineux superposés; en coupe tangentielle ils présentent alors la forme d'un biscuit, dont les deux portions élargies renferment chacune un canal résineux.

Le parenchyme libérien est engendré, comme dans les autres plantes, par les cellules du cambium qui se divisent à cette fin par des cloisons horizontales ou un peu obliques. Ses éléments sont par conséquent disposés en des séries longitudinales dont chacune est formée de plusieurs cel-

lules superposées ; les deux cellules terminales sont coniques ou cunéiformes, tandis que les cellules intermédiaires sont cylindriques ou plutôt prismatiques. La membrane de ces cellules est d'abord lisse et incolore, mais avec le temps elle s'épaissit un peu, devient ponctuée et se colore plus tard en jaune brun. Leur contenu est composé d'un nucléus, de protoplasma et de granules d'amidon qui grossissent et se multiplient à mesure que les cellules s'éloignent de la zone cambiale et augmentent leurs dimensions.

Les utricules à cristaux dérivent immédiatement des cellules cambiales et leur ressemblent plus ou moins, par la forme, le diamètre et la longueur. Ils sont tantôt complètement éparpillés parmi les autres tissus de l'écorce, tantôt ils forment de petites séries longitudinales composées de deux ou trois éléments qui se touchent par leurs sommets un peu pointus. Mais cette forme et cette disposition des utricules à cristaux ne sont pas les seules qu'on puisse trouver ; au contraire, on les voit souvent très courts et intercalés dans la série du parenchyme libérien. Dans ce cas, ces utricules ne sont rien autre que des cellules parenchymatiques métamorphosées et non le produit immédiat des cellules cambiales ; toutefois leur structure ne change en aucune façon. La membrane des utricules est toujours lisse, et non lignifiée ; leur contenu est composé de cristaux prismatiques d'oxalate de chaux et d'une substance muqueuse, homogène, colorée en brun, et riche en tannin.

Les tubes cribreux sont plus nombreux que les trois éléments précédents de l'écorce secondaire ; ils dérivent immédiatement des cellules cambiales et en possèdent la disposition, la forme et le volume. Leurs séries radiales seraient interminables si les utricules à cristaux et les

cellules parenchymatiques ne venaient les interrompre de place en place ; leurs zones concentriques sont aussi interrompues par les rayons médullaires, qui coupent toute l'écorce en portions plus ou moins régulières. La structure et le développement de ce tissu seront exposés plus tard, car ils ont été l'objet spécial de nos études.

En attendant, nous nous proposons de compléter notre description de l'écorce du pin, et nous rappellerons d'abord que si les utricules à cristaux étaient irrégulièrement disposés dans l'écorce, il n'en sera pas de même pour le parenchyme libérien. Ainsi que le mentionnent H. de Mohl et M. Dippel, les éléments de ce tissu forment des couches concentriques plus ou moins régulières et alternant avec les couches multiples des tubes cribreux. Cependant, nos observations portent à croire, que ces couches parenchymatiques sont plus éloignées l'une de l'autre que ne le figure M. Dippel (1), et qu'outre ces couches, il y a encore bon nombre d'éléments dispersés sans aucun ordre apparent parmi les tubes cribreux. Il nous paraît même vraisemblable que la production annuelle de l'écorce finit par cette couche parenchymatique développée en automne, et que, par conséquent, ces couches constitueraient ainsi les limites des zones annuelles de l'écorce. Toutefois, l'alternance de ces couches parenchymatiques avec les zones épaisses des tubes cribreux ne dure pas plus de deux ou trois ans, et s'efface bientôt par l'accroissement ultérieur des tissus parenchymatiques et par la dislocation de leurs éléments ; c'est pourquoi, dans une branche âgée de plusieurs années, on ne peut plus reconnaître le nombre des zones primitives de l'écorce et discerner si ces zones sont réellement

(1) l. c. fig. 133.

annuelles. Dès le moment où les tubes cribreux se sont complètement développés, l'aspect et la disposition des éléments récemment formés dans l'écorce secondaire changent beaucoup, parce que les tissus encore plus récents exercent une pression contre leurs devanciers et les distendent dans le sens tangentiel. Néanmoins les cellules du parenchyme libérien et celles des rayons médullaires sont aussi douées d'un accroissement spontané, indépendant, parce qu'avec le temps elles augmentent de volume et arrondissent leurs contours ; les tubes cribreux ayant perdu leur vitalité, ne peuvent nullement suivre cette voie et sont, au contraire, comprimés en sens radial et distendus en sens tangentiel. Ce changement dans la forme des tubes cribreux, leur destruction graduelle pour ainsi dire, semble être plus rapide dans les tiges jeunes, recouvertes de périderme, que dans les tiges plus âgées où la tension des tissus a été diminuée par la production du rhytidome.

L'accroissement des cellules du parenchyme et des rayons continue toujours et aboutit à ce point que, de dispersées et séparées par le tissu des tubes cribreux qu'elles étaient auparavant, elles parviennent à se toucher immédiatement et commencent à se diviser par des cloisons radiales. En même temps, les tubes cribreux qui constituaient la partie la plus considérable de l'écorce, deviennent de plus en plus comprimés et aplatis et ne remplissent ensuite, avec les utricules à cristaux, que les méats intercellulaires entre les grandes cellules arrondies des tissus ci-devant mentionnés.

Avant de revenir à notre thèse principale, voyons encore quelle est la forme et la structure des tubes cribreux complètement développés.

Dans une coupe transversale les tubes ont générale-

ment la forme quadrangulaire et sont limités par deux cloisons tangentielles et deux radiales par rapport à l'axe de la tige (Pl. VI, fig. 14). Les coupes longitudinales nous en donnent une idée plus exacte et nous apprennent que les tubes cribreux ont, comme les cellules cambiales, la forme de prismes terminés en biseau; le sommet du prisme est tantôt coupé par une cloison oblique regardant le plan radial de la tige, tantôt taillé en coin aigu par deux cloisons obliques également inclinées vers le plan radial. Les procédés de macération ont trop d'influence sur la forme générale du tube pour pouvoir en donner une idée réelle; les tubes isolés de cette façon se sont gonflés, arrondis et deviennent fusiformes. (Pl. VI, f. 17).

Les coupes pratiquées dans les trois directions de l'espace et l'isolation des tubes macérés nous démontrent que la disposition des cribles dans les parois est absolument la même que celles des pores aréolés dans les trachéides. Les cribles ne sont à trouver, par conséquent, que dans les cloisons terminales et les parois radiales qui séparent deux tubes voisins. Leur nombre diffère suivant que nous examinons une paroi vraiment radiale ou une cloison terminale inclinée. Celle-ci est toujours très richement munie de cribles qui y sont disposés en une série longitudinale et tellement rapprochés les uns des autres, que la membrane normale de la cloison se trouve réduite à des cadres plus étroits que les cribles eux-mêmes (Pl. VI, fig. 9, 10, 16). Tout le contraire dans les parois radiales, où les cribles sont aussi alignés en une série longitudinale, mais tellement éloignés l'un de l'autre, qu'en somme ils y sont moins nombreux que dans les cloisons terminales, de beaucoup plus courtes (Pl. VI, fig. 17). S'il arrive quelquefois de voir une portion de la paroi radiale très riche en cribles, c'est parce que la cloison terminale d'un autre

tube vient se confondre ici ; le trajet irrégulier des tubes dans le voisinage d'un rayon médullaire en est toujours la cause.

La membrane des tubes cribreux est colorée par le chlorure de zinc iodé en gris-olivâtre, lorsque le réactif est très concentré ; quand on dilue le réactif, cette couleur change complètement et devient d'un beau bleu violacé.

La paroi séparant l'intérieur de deux tubes voisins, est composée de cinq couches dont la médiane et les deux extérieures (intérieures par rapport à chaque tube pris séparément) sont plus réfringentes et tenues, tandis que les deux intermédiaires sont beaucoup plus molles et moins réfringentes. (Pl. VI, fig. 14). Cette structure de la membrane a pour résultat que les tubes cribreux coupés en sens transversal se dissocient très aisément, même lorsque la coupe a été effectuée à l'aide d'un rasoir très tranchant. C'est que les couches molles se déchirent alors tantôt toutes les deux — ce qui fait isoler les couches plus denses, — tantôt l'une d'elles se déchire seulement, ce qui fait que la lamelle médiane tient à l'un des tubes voisins.

La lamelle médiane, qui se colore plus fortement par la métylaniline que les autres couches de la membrane, est dédoublée aux points de contact de trois ou quatre tubes, par un prisme composé d'une substance plus molle et moins réfringente que la lamelle elle-même. (Pl. VI, fig. 14). La même structure se voit aussi autour de chaque crible où la membrane est un peu plus épaisse qu'ailleurs (Pl. VI, fig. 9, 16).

Le crible lui-même possède l'épaisseur, la densité et les autres caractères de la lamelle médiane et semble en être la continuation immédiate. Il ne s'en détache pas

lorsque la membrane se déchire en couches séparées et se colore en violet par la métylaniline et en bleu clair par le chlorure de zinc iodé. L'épaisseur du crible est un peu plus grande dans le centre qu'à la circonférence. Les mailles du crible (Pl. VI, fig. 15) sont autant de trous qui traversent toute son épaisseur et établissent une communication directe entre l'intérieur des deux tubes voisins, exactement comme cela a lieu dans les tubes des angiospermes. Cette perforation est cependant bien difficile à être mise en évidence, parce que les tubes totalement développés ne contiennent pas de substances protéiques que l'on aurait pu colorer pour faciliter ainsi la solution du problème; néanmoins elle est claire dans des préparations très minces. Quoiqu'il en soit, pour nous mettre à l'abri de toute illusion d'optique, nous avons examiné des préparations très délicates dans une solution de carmin très concentrée qui remplaçait ainsi dans les cribles leur injection naturelle — le protoplasma; dans cette occasion, nous avons pu voir que les trous du crible étaient entièrement remplis de liquide rouge sans aucune interruption, tandis que la membrane du crible lui-même restait parfaitement incolore et transparente.

Les tubes complètement développés ne contiennent ni protoplasma ni amidon et ne sont remplis que d'un liquide aqueux (1).

Après avoir acquis la forme et la structure que nous venons d'exposer, les tubes cribreux commencent à subir les conséquences de l'activité du cambium; les tissus plus récents exercent sur eux une pression radiale et une traction tangentielle et les aplatissent de plus en plus. Les parois radiales des tubes dévient de leur direction

(1) DE BARY, l. c. pag. 188.

primitive, leur structure ne peut plus être étudiée avec succès sur des coupes tangentielles seulement sur les tranches transversales de l'écorce. D'ailleurs, on ne voit s'opérer aucun grave changement dans les tubes qui s'atrophient et deviennent totalement mutilés par les cellules parenchymatiques qui augmentent leur diamètre. En hiver comme en été, on ne voit jamais de callus se former sur les cribles qui sont à tout jamais dépourvus de leur enveloppe calleuse. Le seul changement qui a lieu dans ces tubes inertes, se réduit à la diminution de l'épaisseur de la membrane qui résulte probablement de la perte de l'eau organique.

Evidemment, les tubes cribreux du pin sont tout autres que ceux des archégoniées vasculaires ; ils diffèrent aussi de ceux des angiospermes, comme nous le verrons tout à l'heure en étudiant leur développement d'une manière plus spéciale.

Nous avons déjà mentionné que les tubes cribreux et les trachéides du pin se ressemblent par la forme et par la disposition des cribles et des pores aréolés. Cette ressemblance provient de ce que les éléments de ces deux tissus sont les produits immédiats des cellules allongées engendrées par les cellules cambiales et ayant au début la même forme et la même structure. Ces cellules contiennent d'abord du protoplasma granuleux et un nucléus elliptique ; leurs parois tangentielles et radiales diffèrent beaucoup en épaisseur et en structure. Les cloisons tangentielles sont toujours minces et homogènes parce qu'elles sont récemment formées (Pl. VI, fig. 2) ; les parois radiales et les terminales sont, au contraire, assez épaisses et composées de trois couches (Pl. VI, fig. 1), dont deux sont denses et réfringentes, et la troisième, la couche médiane, est beaucoup plus molle

et se colore plus faiblement par la métylaniline. En outre, les parois radiales et terminales sont munies de pores simples, assez larges, mais peu profonds et disposés exactement de la même façon que le sont les cribles dans les tubes, et les pores aréolés dans les trachéides. Ces pores sont donc beaucoup plus serrés et nombreux dans les cloisons terminales, que dans les parois radiales et deviendront le point de départ des cribles ou des pores aréolés (Pl. VI, fig. 1, 2). Si une cellule semblable produite dans la zone cambiale passe dans l'écorce secondaire et va engendrer un tube cribreux, elle ne se divise plus et ne produit pas de cellules-compagnes (Geleitzellen) comme cela a lieu dans les angiospermes (1), mais elle se transforme directement en un tube cribreux. A cette fin, sa membrane devient plus épaisse à cause des nouvelles couches qui viennent s'appliquer à l'intérieur des couches anciennes et qui sont généralement au nombre de deux. La couche intérieure, touchant au contenu du tube, est toujours plus dense, plus réfringente que l'autre qui la relie aux couches anciennes (Pl. VI, fig. 2). Il semblerait que dès ce moment la paroi radiale séparant deux tubes voisins, devrait contenir sept couches, parce que de chaque côté des trois couches primaires deux nouvelles se sont adjointes. Il en est réellement ainsi autour des cribles et dans les angles où se touchent trois ou quatre tubes (Pl. VI, fig. 2, 13, 14), comme nous l'avons déjà dit auparavant; mais ailleurs les cloisons radiales ne contiennent que cinq couches et ressemblent en cela aux parois tangentielles. Cette diminution du nombre des couches provient de ce que la couche molle

(1) WILHELM. *Siebröhrenapparat Dicotyler Pflanzen*, 1880, pag. 15.

intérieure que nous avons vue dans les cellules cambiales, disparaît (sauf autour des cribles et dans les angles) et permet aux couches denses voisines de se rapprocher et se confondre en une seule qui deviendra désormais la lamelle médiane.

Une structure plus compliquée n'a pu être trouvée dans la membrane des jeunes tubes cribreux, excepté dans quelques préparations effectuées en hiver, où les couches intérieures de cette membrane se gonflaient considérablement et se résolvaient en couches plus nombreuses, mais en même temps très minces.

Voyons à présent quels sont les phénomènes qui accompagnent la transformation des pores des jeunes tubes en cribles réels.

Au début, lorsque la membrane des tubes futurs devient plus épaisse par l'adjonction des couches nouvelles, la membrane de leurs pores n'est pas changée d'une manière appréciable; mais bientôt elle se gonfle un peu et cesse d'être lisse et homogène. Dans une coupe tangentielle, la membrane du pore paraît alors être composée de particules dont les unes sont plus réfringentes et font saillie à l'extérieur, les autres plus courtes et moins réfringentes alternent avec les premières. (Pl. VI, fig. 3).

Dans un état plus avancé, la structure du jeune crible qui provient de la transformation de la membrane du pore, ne peut être cependant bien discernée qu'à l'aide du chlorure de zinc iodé. Ce réactif colore en brun les parties du jeune crible transformées en substance calleuse, tandis que les parties conservant leurs qualités antérieures restent totalement incolores ou acquièrent une teinte bleuâtre. On reconnaît ainsi à l'aide du réactif que le jeune crible est constitué d'une lame de cellulose recouverte de mamelons calleux tout-à-fait symétriques sur

les deux faces (Pl. IV, fig. 4). Evidemment les particules réfringentes que nous avons notées dans l'état antérieur, se sont gonflées et changées en substance calleuse aux deux bouts, tandis que dans la partie médiane elle ont conservé leurs qualités primitives.

Bientôt le jeune crible acquiert une structure plus caractéristique et plus facile à trouver que les deux états que nous venons d'analyser. Il paraît être constitué maintenant de cylindres verticaux reliés entre eux par des interstices assez étroits et moins réfringents; en outre, dans le plan médian de chaque cylindre on aperçoit un granule allongé ou plutôt une lentille ayant des propriétés optiques différentes de celles du cylindre lui-même (Pl. VI, fig. 5). Le chlorure de zinc iodé colore les cylindres en brun, ce qui indique qu'ils sont composés de substance calleuse; ce réactif ne provoque, au contraire, aucune coloration dans la substance intersticielle et dans les petites lentilles que contiennent les cylindres, et c'est à peine que l'on peut entrevoir quelquefois une teinte gris bleuâtre ou verdâtre dans la substance intersticielle.

Si nous comparons cet état du jeune crible avec le précédent, nous serons amenés à ce résultat que la transformation de certaines parties du crible en substance calleuse a déjà fait un pas en avant, que chaque paire de mamelons calleux s'est soudée en un cylindre calleux au centre duquel on n'aperçoit qu'un débris de cellulose.

L'examen des cribles étalés en surface complète nos connaissances sur leur structure à ce moment. Nous reconnaissons de cette manière que le crible est alors constitué d'ilots fortement réfringents et reliés par une substance peu réfringente, remplissant les interstices et formant un réseau entre ces ilots (Pl. VI, fig. 6). Le chlorure de zinc iodé provoque la même coloration que dans

les cribles coupés en sens vertical; les ilots réfringents se colorent en brun, et leurs interstices restent tantôt incolores, tantôt ils acquièrent une légère teinte gris-bleuâtre.

Dans les cribles des tubes encore plus avancés, on trouve la différence entre les cylindres calleux et le réseau cellulosique encore mieux accentuée. Le réseau cellulosique possède maintenant des contours bien arrêtés, tandis qu'autrefois ils étaient presque insaisissables; il nous semble même que ce réseau, par suite d'une certaine contraction, s'est solidifié et est devenu plus mince qu'auparavant (Pl. VI, fig. 7). Les cylindres calleux qui bouchent maintenant toutes les mailles du réseau ont une hauteur très considérable par rapport à la ténuité du réseau; ils se sont un peu gonflés en biscuit et ne contiennent plus ces débris de cellulose qu'on y voyait autrefois et qui évidemment, après s'être transformés en substance calleuse, ont par conséquent disparu.

Depuis ce moment, les cylindres calleux bouchant les mailles du réseau cellulosique, commencent à se gonfler encore davantage et à se souder autour de ce réseau; ils confluent si bien que peu à peu ils parviennent à former un callus verruqueux au milieu duquel on reconnaît toujours le jeune crible sous la forme du réseau cellulosique (Pl. VI, fig. 8, 9, 13). Les proéminences de la surface du callus sont les vestiges des cylindres soudés en une seule masse et elles correspondent par conséquent aux trous des cribles. Elles s'effacent cependant à mesure que le callus se gonfle davantage et finit par devenir plus épais que la membrane normale du tube (Pl. VI, fig. 9, 10).

A cette époque, les tubes cribreux du *Pin* ressemblent beaucoup aux tubes du *Vitis* dans leur état hivernal; dans les deux cas, leurs cribles constitués de cellulose sont fermés par des callus qui se colorent en brun par les

réactifs iodés. Il arrive même quelquefois que les callus de deux ou de plusieurs cribles voisins se joignent en un callus commun qui embrasse les cribles et les bandes intermédiaires de la membrane normale. Ce phénomène qu'on observe quelquefois dans le *Vitis* (1) et assez souvent dans les tubes du *Juglans regia*, provient du gonflement et de la soudure des callus très rapprochés, comme ceux-ci proviennent de la soudure des cylindres calleux isolés à leur origine. Il en est du moins ainsi dans le pin.

La dissolution des callus commence bientôt après leur développement complet. Elle est provoquée par une cause inconnue, agissant pour chaque tube séparément. En effet, toutes les parties calleuses qui font saillie à l'intérieur d'un élément donné de ce tissu, se dissolvent simultanément sans que les autres parties des mêmes callus, appartenant à d'autres tubes voisins, soient notablement changées (Pl. VI, fig. 40); celles-ci se dissolvent aussi lorsque viendra le tour des éléments dont elles dépendent. Il en résulte que les deux moitiés du même callus, enveloppant un crible donné, sont indépendantes l'une de l'autre pendant leur destruction, tandis que pendant leur développement, elles se comportaient toujours de la même manière et étaient totalement symétriques.

Avant de se dissoudre, le callus se gonfle et se ramollit surtout auprès de sa surface extérieure qui était jusqu'à présent sa partie la plus réfringente; ses contours extérieurs deviennent un peu onduleux et de moins en moins arrêtés. Dans la substance même du callus on voit

(1) WILHELM. *Das Siebröhrenapparat Dicotyler Pflanzen*, 1880, pag. 32.

tantôt des rayures radiales plus ou moins régulièrement disséminées (Pl. VI, fig. 41), tantôt quelque chose comme de petites vacuoles arrondies ou elliptiques (Pl. VI, fig. 42), ce qui semblerait indiquer que la dissolution de la substance du callus n'est pas exclusivement superficielle, mais en même temps intérieure. Quoi qu'il en soit, le callus diminue de plus en plus de volume et perd sa réfringence, ses contours deviennent de moins en moins réguliers et arrêtés, et il finit par se dissoudre sans laisser aucun vestige.

Les tubes cribreux dont les cribles ont déjà perdu leur callus ne sont plus propres à aucun changement ultérieur; ils sont arrivés à un état définitif, que nous pouvons désigner comme *état passif* de ces tubes. Désormais, leurs cribles seront toujours ouverts et dépourvus de substance calleuse, leur contenu sera exclusivement aqueux et leurs membranes ne subiront qu'une diminution en épaisseur; peu à peu ces tubes seront comprimés et subiront le sort que nous avons signalé précédemment.

Après avoir ainsi exposé le développement des tubes cribreux du pin, il nous reste maintenant quelque chose à dire sur leur contenu, ce dont nous avons fait abstraction jusqu'ici.

Un jeune tube cribreux récemment produit par l'activité de la zone cambiale, contient, comme toute autre jeune cellule, une certaine quantité de protoplasma granuleux et un nucléus assez considérable. Ce dernier se désorganise de bonne heure, exactement comme on le voit dans les tubes des autres plantes vasculaires; il disparaît à l'époque où les jeunes cribles se composent déjà de cylindres distincts (Pl. VI, fig. 5). Le protoplasma diminue aussi en quantité et se réduit bientôt à une mince couche pariétale; cette couche contient un certain nombre de pe-

tits granules brillants qui sont surtout nombreux auprès des jeunes cribles où ils semblent confluer en plaques plus ou moins homogènes et réfringentes (Pl. VI, fig. 10). Ces plaques plus épaisses et plus brillantes que tout le protoplasma pariétal, correspondent d'un côté à ces agglomérations de granules brillants que nous avons vus au fond des pores dans les tubes des Archégoniées vasculaires; de l'autre, elles paraissent être analogues à la substance muqueuse qui est accumulée auprès des cribles dans les tubes des Dicolytédones.

Cette disposition du protoplasma dans les tubes cribreux est conservée jusqu'au moment où les cribles se seront délivrés de leur callus. A cette époque, le protoplasma disparaît complètement et les tubes cribreux ne contiendront plus qu'un liquide aqueux, ce qui indique que leur vitalité est totalement épuisée et que les éléments de ce tissu ont atteint l'état passif.

Ayant reconnu la coïncidence entre la dissolution du callus et la disparition du protoplasma dans les tubes du pin, nous avons supposé qu'il pourrait y avoir un moment où les tubes contiendraient encore du protoplasma, bien que leurs cribles se fussent déjà ouverts. Les observations concernant les tubes parvenus à cet état de développement nous ont cependant toujours donné un résultat négatif, de sorte que nous pouvons considérer les tubes du pin comme entièrement fermés jusqu'à l'époque où, en perdant leur contenu protoplasmique, ils passent à l'état passif.

Il nous semble presque inutile d'ajouter que le développement des tubes cribreux du pin doit être étudié en été, quand la couche cambiale est le plus active, car en hiver on ne trouve entre le cambium et la zone des tubes cribreux passifs qu'une petite quantité de tubes, arrêtés dans leur évolution par la saison rigoureuse.

Autres Conifères.

Nous venons de donner une analyse détaillée du développement, de la structure et du sort des tubes cribreux dans le *Pinus sylvestris*, parce que c'est sur cette plante que nos recherches ont été le plus complètes. Toutefois nous avons tâché de reconnaître si les autres plantes du même groupe se comportent de la même manière à l'égard de notre tissu.

Ainsi, le *Pinus Laricio* ne diffère en rien du *Pinus sylvestris* ; le développement et la structure des tubes cribreux y sont absolument identiques, comme le prouve la figure 5 tirée de cette espèce.

Dans l'*Abies pectinata* les tubes sont tout-à-fait semblables; leurs cribles possèdent le même aspect et la même disposition que ceux du *Pinus*, avec cette différence que dans l'*Abies* (Pl. VI, fig. 8), la lamelle médiane de la cloison générale ne se dédouble pas auprès du crible, comme cela a toujours lieu dans le pin. Les différents états du crible jeune que nous avons rencontrés dans cette plante prouvent qu'on développement s'effectue de la même manière que dans le pin. Le callus du crible se soude souvent avec les callus voisins, devient distinctement poreux avant sa dissolution, tout comme celui du pin; il disparaît enfin dans le même ordre que ce dernier.

Le *Ginko biloba* représente le deuxième type des tubes cribreux des Conifères, que caractérise une forme différente des cribles. Ceux-ci sont transversalement elliptiques et plus nombreux sur les parois radiales qu'il n'en était dans le pin; leurs contours sont bien moins arrêtés que dans le pin et le sapin, parce que la membrane normale du tube est plus mince et passe dans le crible sans arrêt brusque. Il y a sans doute une certaine relation

entre cet affaiblissement des contours des cribles et leur forme moins constante et moins définie, car à côté de cribles simples et régulièrement elliptiques, on rencontre aussi des cribles divisés par des bandes étroites en plusieurs parties formant un crible pour ainsi dire complexe. Les cloisons terminales des tubes sont aussi obliques que celles du pin, et contiennent des cribles très serrés et plus allongés en sens transversal que ceux des parois radiales; ces cribles sont tantôt simples, tantôt partagés en plusieurs portions par des bandes assez étroites et dans ce dernier cas ils forment un réseau semblable à celui que nous avons vu dans le *Pteris aquilina*. Dans les tubes jeunes, les cribles sont recouverts de callus, ce qui fait présumer que leur développement est analogue à celui du pin; le diamètre des tubes développés est bien plus considérable ici que dans le pin et dans d'autres gymnospermes.

GNETACÉES.

Quoique les matériaux dont nous nous sommes servi pour l'étude des tubes cribreux dans cette tribu aient été bien peu suffisants, nous avons cependant pu constater que ce tissu est analogue à tous égards à ce que nous venons de voir dans le pin.

Ainsi, dans l'*Ephedra altissima*, examiné dans l'état hivernal, nous avons vu les tubes cribreux adultes totalement semblables à ceux du *Ginko biloba*, avec cette différence que les cribles nous paraissaient beaucoup moins nombreux dans les parois radiales.

Dans le *Gnetum Gnemon*, les tubes ont la même forme et la même structure. En outre l'étude du développement de ce tissu nous a appris que l'évolution des cribles y est accompagnée de phénomènes complètement identi-

ques à ceux que nous avons constatés dans le pin; un jeune crible contient des cylindres de substance calleuse qui se soudent ensuite en une masse générale, en un callus, au milieu duquel se trouve le crible constitué de cellulose. La dissolution des callus s'effectue ici dans le même ordre que dans le pin; on voit bien souvent que d'un côté de la cloison les callus (ou plutôt leurs moitiés) ont totalement disparu, tandis que de l'autre côté ils n'ont pas encore commencé à se dissoudre. En un mot les choses se passent exactement comme dans le pin et le sapin.

CYCADÉES.

Les tubes cribreux du *Cycas revoluta* ressemblent par la forme et la disposition des cribles aux tubes du *Ginkgo biloba*. Leur membrane générale est très mince et à peine deux fois plus forte que l'épaisseur du crible. Le crible lui-même est un peu plus épais au centre qu'à la circonférence; sa perforation est évidente dans de bonnes préparations examinées sous un grossissement suffisant. Le développement des cribles n'a pu être étudié à cause de la petitesse de l'objet, mais rien ne s'oppose à admettre qu'il s'effectue de la même façon que dans les Conifères proprement dits.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

L'examen du liber dans les gymnospermes nous apprend que, comme dans les archégoniées vasculaires, les tubes cribreux y sont toujours présents, souvent même plus nombreux que les autres éléments de l'écorce secondaire, et qu'ils sont homologues aux tubes cribreux des angiospermes.

Les tubes cribreux des gymnospermes ont la forme de prismes plus ou moins rectangulaires, terminés en biseau. Leurs parois tangentielles sont complètement dépourvues de cribles; les parois radiales en sont plus ou moins abondamment recouvertes; les cloisons terminales (obliques) contiennent des cribles si rapprochés l'un de l'autre, que la membrane elle-même ne forme entre eux que des bandes transversales ou reliées en réseau.

Les cribles ont la forme arrondie et les contours bien tranchés lorsque la membrane générale du tube est épaisse et passe brusquement dans la membrane mince du crible (*Pinus*, *Abies*). Si la différence entre l'épaisseur du crible et de la membrane générale est moins sensible, ce qui a lieu lorsque cette membrane est plus mince, dans ce cas, la transition est bien plus lente, les contours du crible bien moins arrêtés et la forme du crible sujette à des variations notables. Ces variations consistent en ce que le crible est divisé par des bandes étroites de membrane normale en plusieurs cribles plus ou moins individualisés (*Ginkgo*, *Gnetum*, *Ephedra*, *Cycas*).

Les cribles des tubes développés sont perforés comme dans les angiospermes, mais totalement dépourvus d'enveloppe calleuse; ils sont donc uniquement constitués de cellulose, comme les cribles des tubes passifs dans les angiospermes.

Le contenu des tubes adultes est éminemment aqueux, on n'y découvre aucune trace de protoplasma ou d'autre substance organisée, exactement comme dans les tubes passifs des angiospermes.

Le développement des tubes cribreux est un peu autre dans les gymnospermes que dans les angiospermes, car les cellules produites par la zone cambiale se transforment immédiatement en tubes cribreux et ne produisent

pas en même temps des cellules-compagnes (*Geleitzellen*) ou du parenchyme libérien (cambiforme), comme cela a lieu dans les angiospermes.

Les cribles dérivent des pores qui garnissent les parois des cellules produites par le cambium. A cette fin la membrane du pore se transforme partiellement en substance calleuse qui se gonfle et parvient à envelopper le jeune crible de toutes parts; après quoi la substance calleuse se dissout sans laisser aucun vestige, met à nu le crible, dès lors perforé, et établit ainsi une communication immédiate entre l'intérieur des tubes voisins.

Le contenu de la cellule cambiale qui se transforme en tube cribreux diminue à mesure qu'elle s'approche de sa structure définitive; le nucléus disparaît le premier, tandis qu'une mince couche de protoplasma pariétal est encore conservée jusqu'au moment de la dissolution des callus, mais finit par ne laisser non plus aucune trace dans les tubes dont les cribles se sont déjà ouverts,

Au point de vue physiologique, la vie des tubes cribreux des gymnospermes peut être divisée en deux époques, l'une *évolutive*, l'autre *passive*. Pendant la première, les tubes cribreux sont en voie de développement et contiennent du protoplasma; mais leur contenu ne peut entrer en communication immédiate, parce que les cribles y sont encore fermés. Pendant la deuxième, les tubes sont d'abord stationnaires, et puis oblitérés par suite de la pression exercée sur eux par le parenchyme libérien; leur contenu, totalement limpide et dépourvu de substances organisées, communique à travers les cribles complètement débarrassés de substance calleuse. La première, l'époque évolutive, paraît correspondre, au point de vue physiologique, aux tubes cribreux des archégoniées vasculaires; la deuxième, l'époque passive,

est au contraire totalement analogue à l'époque passive qui achève la vie des tubes cribreux dans les angiospermes.

TROISIÈME PARTIE.

MONOCOTYLÉDONÉES.

De toutes les plantes monocotylédonées, nous ne pourrions citer qu'un très petit nombre dont les tubes cribreux soient tant soit peu étudiés. Nous savons, il est vrai, que les tubes cribreux des monocotylédones sont complètement homologues et analogues à ceux des dicotylédones, que leurs cloisons terminales sont tantôt horizontales et changées en cribles solitaires, tantôt obliques et contiennent plusieurs cribles (1), mais nous ne connaissons pas jusqu'à ce jour quel est le développement de ce tissu et nous ignorons si la saison de l'année exerce sur ses éléments une influence semblable à celle qui se manifeste dans certaines plantes dicotylédones (2).

Cette insuffisance d'observations à cet égard doit être attribuée à deux causes : aux faibles dimensions des tubes cribreux et à la flore de notre climat, dans laquelle nous

(1) DIPPÉL. *Das Mikroskop*, II^{er} Theil, p. 213. DE BARY. *Vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farrne*, p. 180.

(2) DE BARY. *ibid.* p. 184.

ne trouvons aucune plante monocotylédone douée d'une tige aérienne vivace. C'est pour la même raison que nos observations récentes ont dû être réduites à un très petit nombre d'exemples concernant exclusivement les tiges souterraines vivaces des plantes de notre pays. Les plantes exotiques, telles que les Palmiers, Pandanées, Aroidées, etc. qui ne sont cultivées que dans les serres, ont dû par conséquent être exclues du domaine de nos recherches, car elles se trouvent dans des conditions anormales et sont soustraites aux changements périodiques des saisons de l'année.

Phragmites communis.

Nous avons choisi cette plante comme point de repère pour nos observations sur les tubes cribreux des monocotylédones, parce que les dimensions des éléments de ce tissu, du moins dans les rhizomes plus forts, sont encore assez considérables pour que leur structure et leur développement puissent être mieux approfondis. D'ailleurs, le *Phragmites* a été la première plante où nous ayons reconnu que la communication du contenu des deux éléments superposés, interrompue en hiver par la formation d'un callus sur le crible, peut être rétablie au printemps par la destruction de ce même callus (1).

La forme, la structure et le développement des faisceaux libéro-ligneux dans cette plante sont absolument semblables à ce que l'on observe dans d'autres Graminées (2). Les tubes cribreux y sont entremêlés de cellules cambi-

(1) JANCZEWSKI. *Sur la structure des tubes cribreux*. Comptes rendus, 1878, 22 juillet.

(2) SACHS. *Lehrbuch der Botanik*. III Auflage, fig. 81. DE BARY, l. c. p. 337.

formes bien plus courtes que ceux-ci; ces deux tissus ont une origine commune, et l'ordre de leur développement est régulièrement centripète. Les minces tubes primaires sont situés à l'extérieur du groupe libérien, tandis que les tubes plus larges et plus récents s'approchent le plus des vaisseaux.

Il ne nous a pas été donné de reconnaître le mode de développement des tubes primaires qui se forment aux dépens des cellules procambiales. En ce qui concerne les tubes les plus récents, ils ne dérivent jamais immédiatement des cellules procambiales; celles-ci se divisent au contraire par des cloisons plus ou moins parallèles à la surface de la tige, en deux cellules ayant les dimensions et la destination différentes (Pl. VII, fig. 4). L'une d'elles, c'est-à-dire celle qui regarde la périphérie de la tige, perd la faculté de se diviser et se transforme ensuite en un élément du tube cribreux, tandis que la deuxième, plus petite, conserve cette faculté et donne naissance à plusieurs cellules cambiformes. A cette fin, elle se coupe transversalement en quatre à huit cellules qui, tantôt continueront encore quelque temps la même division, et tantôt seront coupées chacune dans le sens longitudinal pour reprendre de nouveau la division transversale. Ainsi, chaque cellule-mère du cambiforme peut donner naissance à une seule ou à deux séries de cellules cambiformes. Il nous reste encore à faire cette remarque, que la cellule procambiale répète quelquefois sa division longitudinale et engendre, à côté du tube cribreux, deux cellules-mères du cambiforme au lieu d'une seule. (Pl. VII, fig. 4).

En tout cas, le cambiforme accompagnant les tubes cribreux dans le *Phragmites* présente beaucoup d'analogie avec ces cellules particulières (Geleitzellen) qui accompa-

gnent les tubes dans les dicotylédones et surtout avec celles qui ont la faculté de se diviser en sens transversal, comme cela a lieu dans les *Cucurbita* et *Lagenaria* (1).

Un tube cribreux, à peine ébauché, ne diffère des cellules cambiformes ou procambiales que par ses dimensions et par le manque de la faculté de division. La structure de ses cloisons comme son contenu ne présentent au début rien de caractéristique, mais ils changent au fur et à mesure que l'entrenœud qui le renferme se développe, et parviennent enfin à devenir tels qu'ils doivent l'être dans un tube adulte. Ces changements, sur lesquels nous avons porté notre attention, doivent être étudiés dans des entrenœuds successifs, car c'est par ce moyen seulement que l'on parvient à relier les divers états de développement en une série correspondant aux changements successifs qui ont lieu dans la nature.

Dans un entrenœud très jeune, où les deux gros vaisseaux ponctués de chaque faisceau libéro-ligneux n'ont pas encore commencé à se lignifier et se composent seulement de grosses cellules isodiamétriques, les tubes cribreux sont divisés en éléments superposés par des cloisons horizontales qui ont déjà acquis une structure toute particulière. En coupe verticale (Pl. VII, fig. 2), une cloison de ce genre paraît être composée de particules intermittentes, dont les unes sont plus réfringentes et plus épaisses que les autres ; on pourrait la prendre pour un crible achevé, si l'on ne prêtait l'attention nécessaire à sa structure. Les réactifs iodés prouvent d'une manière efficace que cette cloison n'est alors nullement perforée et qu'elle est constituée de pure cellulose.

Les coupes transversales du même entrenœud nous

(1) WILHELM. *Die Siebröhren dicotyler Pflanzen*, p. 42.

donnent le moyen d'examiner ces cloisons par leur surface. Nous reconnaissons alors que les particules réfringentes constituent des îlots assez régulièrement disséminés dans la substance générale de la cloison, moins réfringente et formant un réseau (Pl. VII, fig. 3). Les réactifs iodés nous apprennent qu'à cette époque toute la cloison est uniquement formée de cellulose.

Les parois latérales des mêmes tubes sont à ce moment sensiblement plus épaisses que dans les cellules cambiformes voisines et contiennent des pores allongés en sens transversal, mais n'ayant pas de contours bien arrêtés (Pl. VII, fig. 2).

Le contenu de ces tubes ne diffère pas beaucoup de celui des cellules procambiales ou des cambiformes voisines; le protoplasma y a seulement diminué et ne constitue qu'une mince couche pariétale, tandis que le nucléus y est encore resté intact.

Dans un entrenœud un peu plus âgé, dans les faisceaux duquel les gros vaisseaux ponctués se sont déjà lignifiés sans avoir encore perdu les cloisons transversales, nous voyons les tubes cribreux plus avancés dans leur développement, et leurs cloisons transversales — les cribles futurs — ayant une structure plus compliquée que jusqu'alors. Lorsque nous examinons ces cloisons étalées en surface, dans des coupes transversales de la tige, nous apercevons que les îlots réfringents se sont accrus, rapprochés les uns des autres, et ont adopté une forme plus ou moins polygonale (Pl. IV, fig. 4); maintenant ils se colorent en brun par le chlorure de zinc iodé, tandis que le réseau intermédiaire acquiert une teinte bleue violacée. Le réseau est donc constitué de cellulose, comme au début, tandis que ses mailles — les îlots — se sont transformés en substance calleuse. Cette transfor-

mation n'est cependant pas complète, comme le prouvent les coupes longitudinales dans lesquelles on ne peut rien voir de positif sans les avoir traités par le chlorure de zinc iodé. A l'aide de ce réactif, on reconnaît que la cloison constituée de cellulose est recouverte de mamelons calleux, se correspondant sur les deux faces (Pl. VII, fig. 5), et que cette cloison est mince dans les endroits recouverts de mamelons et plus épaisse dans les endroits libres, qui sont la section du réseau cellulosique (Pl. VII, fig. 4). La potasse caustique dissout totalement les mamelons calleux et laisse à nu la cloison cellulosique qui n'est pas encore perforée à ce moment (Pl. VII, fig. 6).

Dans les tubes cribreux qui démontrent déjà cette structure de leurs cribles futurs, le contenu est sensiblement changé; le nucléus en a totalement disparu et le protoplasma pariétal commence à s'accumuler autour du crible futur, formant un amas plus considérable d'un côté de cette cloison que de l'autre.

Dans un entrecœud encore plus avancé, les cribles des tubes ont une structure plus aisément reconnaissable et pour ainsi dire, plus simple. Ils sont composés de deux parties, à savoir: d'un réseau cellulosique très délicat, et de bouchons calleux, qui en remplissent les mailles (Pl. VII, fig. 7). Ces bouchons sont très hauts en comparaison de l'épaisseur du réseau et proviennent évidemment de la soudure des mamelons qui se correspondaient et que séparaient auparavant des lamelles de cellulose, métamorphosées maintenant en substance calleuse.

Plus tard, les bouchons calleux se gonflent un peu et se soudent pour former un callus général, entourant le réseau cellulosique de toutes parts; cette soudure peut commencer sur les bords de la cloison et avancer en sens centripète (Pl. VII, fig. 8); elle peut suivre aussi l'ordre

inverse, centrifuge. En tous cas, la cloison sera maintenant constituée d'un réseau délicat et d'un callus plus ou moins massif (Pl. VII, fig. 9), qui diminue ensuite en épaisseur (Pl. VII, fig. 10), plutôt par contraction et par solidification de la substance calleuse que par sa dissolution partielle. La solidification du callus nous paraît être plus que vraisemblable, parce que, dans les cloisons plus minces et plus âgées, la différence entre la réfringence du réseau et de son enveloppe calleuse devient de moins en moins accentuée et le réseau lui-même plus difficilement reconnaissable, à moins qu'on n'ait recours à la solution de potasse caustique.

Cet état des cloisons transversales — les cribles futurs — dure assez longtemps et peut être trouvé dans plusieurs entrenœuds successifs. Il précède immédiatement la perforation du crible, phénomène qui lui fait acquérir sa structure et son aspect définitif. Ce phénomène n'a pu être directement observé, mais nul doute que le protoplasma d'un des éléments séparés par la cloison n'y intervienne et n'opère cette perforation à l'aide des proliférations qui s'enfoncent dans la cloison et finissent par la percer dans toute son épaisseur. Il est cependant certain que les ouvertures ainsi opérées correspondent aux mailles du réseau cellulosique, qui reste enveloppé d'une mince couche de substance calleuse ayant probablement subi une nouvelle contraction.

Un tube cribreux adulte (Pl. VII, fig. 11) du *Phragmites* est coupé en éléments superposés à l'aide de cribles simples, horizontaux ou plus ou moins inclinés. Il n'est cependant pas rare de trouver, dans les nœuds de la tige, des tubes dont les éléments sont terminés en coin et communiquent, chacun, avec deux éléments superposés à l'aide de deux cribles inclinés dans le sens contraire. La

structure du crible lui-même est toujours difficile à reconnaître à cause de sa ténuité, même dans les plus gros tubes. Sa perforation se voit très aisément lorsqu'on colore le protoplasma avec du carmin, mais sa constitution ne peut être examinée que sur des coupes très délicates (Pl. VIII, fig. 8). Ces coupes, ainsi que le traitement des cribles intacts par le chlorure de zinc iodé, nous ont appris que ces cribles sont composés, comme dans les autres angiospermes, d'un réseau de cellulose et d'une mince enveloppe calleuse recouvrant la surface de tout le réseau.

Les parois longitudinales des tubes adultes contiennent aussi une certaine quantité de petits cribles qui semblent se développer et se comporter à la manière des cribles terminaux. Il nous est arrivé une fois seulement de trouver dans la paroi latérale un crible aussi grand et aussi visiblement perforé que le sont les cribles terminaux.

Les tubes cribreux du *Phragmites* arrivés à cet état de développement, que nous pouvons désigner comme leur *état actif*, possèdent un contenu protoplasmique bien pauvre et réduit à une mince couche pariétale, qui devient un peu plus épaisse autour du crible et plus riche d'un côté du crible que de l'autre (Pl. VII, fig. 41). Tout l'intérieur de chaque élément est rempli d'un liquide aqueux ; on n'y voit jamais ni amidon, ni ce mucus protéique qu'on trouve si souvent dans les tubes cribreux des plantes dicotylédones.

Après avoir exposé ainsi le développement des tubes du *Phragmites* jusqu'à l'époque où ils ont atteint leur état actif, nous allons examiner maintenant leur sort ultérieur et les changements auxquels ils sont sujets durant leur existence.

Une difficulté essentielle se présentera au début des recherches dirigées dans cette voie, c'est l'organi-

sation de la tige souterraine, qui n'offre aucune indication sur l'âge d'un entrenœud donné et de ses tubes cribreux. Pour cette raison, toutes les considérations sur la vie des tubes cribreux dans le *Phragmites* doivent rester plus ou moins vraisemblables et ne peuvent atteindre cette certitude qu'elles acquièrent pour les plantes dicotylédones.

De toutes les questions concernant la vie ultérieure des tubes cribreux, la plus intéressante est sans doute la question du rapport entre la structure des tubes et la saison de l'année. L'étude des vieux entrenœuds pendant la saison d'hiver devrait nous donner une réponse positive, car dans ces entrenœuds on est sûr d'avoir affaire aux tubes qui ont été actifs et possédaient, l'année précédente, des cribles développés et réellement perforés. Les entre-nœuds de cette catégorie sont précisément les plus difficiles à avoir, surtout en hiver, quand tout est gelé.

Il y a certains indices qui caractérisent l'âge avancé du rhizome du *Phragmites*, savoir : la coloration brunâtre de la surface, l'épaississement et la lignification totale des membranes dans presque tous ses tissus, et enfin l'apparition de globules protéiques autour du nucléus de toutes ses cellules parenchymatiques. Ces globules sont assez gros et généralement si nombreux qu'ils masquent la présence du nucléus ; ils se colorent aisément en rouge par les solutions carminées.

Dans des rhizomes de cet âge, les cribles des tubes sont fermés pendant l'hiver (Pl. VII, fig. 43) par des callus plus ou moins volumineux, contenant le crible cellulosique. Il en résulte que les cribles des tubes actifs ont adopté, en automne, la même structure qu'ils possédaient avant leur perforation. Cette influence de la saison ne se manifeste que sur les cribles des tubes, leur contenu n'ayant pas subi de changement notable depuis l'époque où le tube a passé à l'état actif.

Dans les mêmes faisceaux de ce vieux rhizome on rencontre aussi des tubes dont les callus sont plus épais sur les bords qu'au centre, et, qui plus est, on trouve aussi des tubes dont les callus ont à peine commencé à se former et permettent d'étudier le parcours de ce phénomène. On reconnaît dans ce cas, que le gonflement de l'enveloppe calleuse du crible et par conséquent la disparition de ses perforations ne sont pas simultanés sur toute la surface du crible, comme cela aurait lieu dans les tubes de *Cucurbita*, *Lagenaria*, etc., mais qu'ils commencent sur les bords du crible pour atteindre peu à peu son centre (Pl. VII, fig. 12). Il nous a été donné de voir, plus d'une fois, des cribles qui étaient encore perforés dans le centre, gonflés et fermés vers la périphérie et recouverts d'un callus épais sur les bords. Cette formation centripète du callus nous fait à présent comprendre pourquoi l'on trouve si souvent des callus biconcaves et pourquoi ces callus n'adoptent leur forme typique qu'avec le temps.

Ces observations, et surtout la dernière, nous ont prouvé d'une manière très positive que les tubes actifs du *Phragmites* ferment leurs cribles à l'approche de l'hiver; elles ont fait aussi naître la supposition qu'un phénomène inverse doit avoir lieu au printemps, et que la communication entre le contenu des éléments voisins, interrompue durant l'hiver, se rétablit pendant le réveil de la végétation.

Ce n'est cependant pas dans tous les vieux rhizomes que nous avons trouvé les tubes cribreux fermés en hiver; il y en avait au contraire où tous les tubes possédaient des cribles ouverts et non calleux. Cette exception se laisse pourtant facilement expliquer, car ces tubes impassibles à l'influence de la saison ne renfermaient plus de protoplasma, ainsi que les cellules cambiformes voisines, et

étaient déjà parvenus à un état que nous désignerons désormais comme *état passif* des tubes cribreux. Ils sont réellement inertes, ainsi que les cellules voisines du cambiforme.

Ce fait de la dissolution du callus à l'approche du printemps, nous l'avons reconnu dans les tubes des entrenœuds bien jeunes encore; ces tubes possédaient, il est vrai, des callus bien développés sur leurs cribles; mais, selon toute vraisemblance, ils n'avaient pas encore atteint l'état actif et n'étaient pas ouverts avant la saison rigoureuse. Dans de semblables entrenœuds, les tubes cribreux avaient, pour la plupart, des cribles fermés par des callus volumineux, ces callus étaient généralement plus épais au centre et avaient la surface lisse ou plus ou moins ondulée (Pl. VIII, fig. 3). Chaque callus contenait dans son plan médian un réseau délicat de cellulose; les petits cribles insérés dans les parois latérales des tubes avaient aussi la même structure. Le contenu des tubes était constitué d'un liquide aqueux et d'une mince couche pariétale de protoplasma finement granuleux.

Les tubes cribreux conservaient cet état jusqu'au printemps. Les rhizomes du *Phragmites* déterrés à la mi-mars et cultivés ensuite dans une chambre chauffée, nous ont présenté le phénomène de la dissolution des callus dès le 2 avril lorsque nous avons repris l'examen de ce tissu. Bientôt après, le 8 avril, les tubes des mêmes entrenœuds ou des entrenœuds analogues ne possédaient que des cribles ouverts, totalement débarrassés de callus ou ne conservant que leurs vestiges très rares et insignifiants. Cette expérience nous a montré que la destruction des callus est très rapide et simultanée dans tous les tubes dont les cribles ont été fermés durant l'hiver par des callus complets.

Le mode de destruction du callus dans les tubes du *Phragmites* est tout particulier, car chaque moitié du même callus se comporte d'une manière différente. L'une d'elles est plus promptement attaquée par le protoplasma voisin et reste homogène pendant sa désorganisation, qui commence par le centre de la cloison et avance jusqu'au bord où le callus s'oppose le plus longtemps à ce phénomène destructeur (Pl. VIII, fig. 4, 5, 6). La seconde moitié commence à se dissoudre un peu plus tard et adopte une structure toute particulière, en devenant striée dans le sens vertical ; ces stries sont, les unes, plus denses et plus réfringentes que les autres qui semblent constituer la masse fondamentale de cette partie du callus. La dissolution de cette moitié commence aussi par le centre et se propage vers les bords du crible ; il semble même que la substance fondamentale, moins réfringente, disparaît la première et que les bâtonnets plus réfringents se tiennent encore quelque temps sur le crible et rappellent alors les bâtonnets de cire sur l'épiderme de la Canne à sucre.

C'est ainsi que le crible est délivré du callus qui l'enveloppait de toutes parts et remplissait ses mailles. Le protoplasma pénètre ensuite dans ces mailles et établit une communication directe entre le contenu des éléments séparés par le crible (Pl. VIII, fig. 7). En ce qui concerne la structure du crible lui-même, sa ténuité ne nous a pas permis de décider d'une manière définitive si, après la dissolution du callus, le crible est réduit à un réseau de cellulose ou s'il contient, en outre une mince enveloppe calleuse qui serait le résidu unique du callus autrefois si épais (Pl. VIII, fig. 8).

La destruction du callus présente toujours les phénomènes que nous venons de décrire, et les exceptions à la règle générale doivent être des plus rares, car il ne nous

est arrivé qu'une seule fois de voir une certaine modification de ce phénomène; elle consistait en ce que la moitié du callus, qui reste ordinairement homogène pendant sa dissolution, était recouverte d'une couche striée ainsi que l'était l'autre moitié du callus (Pl. VIII, fig. 5). Ce cas exceptionnel ne touche nullement la règle générale qui exige que les deux moitiés du même callus se désorganisent d'une manière différente, à quoi il faudrait encore ajouter cette observation que les moitiés supérieures des callus d'un tube donné se dissolvent toujours de la même manière, et les moitiés inférieures d'une autre façon.

Nous avons déjà mentionné que malgré toute la ressemblance de l'état hivernal des tubes cribreux qui ont été ouverts autrefois et l'état hivernal des tubes dont les callus se dissolvaient, pour ainsi dire, sous nos yeux, nous ne pouvons les identifier et les considérer comme étant réellement analogues. Nous l'aurions fait volontiers et nos recherches sur les tubes du *Phragmites* en seraient beaucoup plus complètes, mais nous serions entré en conflit avec le fait que, dans les mêmes faisceaux, à côté des tubes fermés par les callus complets, il y en a d'autres encore qui se sont arrêtés dans leur développement et qui s'opposent à ce rapprochement.

Dans un vieux rhizome, les tubes cribreux retardés ont été en train de former leur callus par le gonflement du crible (Pl. VII, fig. 42), comme cela a lieu dans les tubes du *Cucurbita* par exemple. Dans un rhizome plus jeune, où nous avons été témoin de la destruction du callus, les tubes retardés contenaient au contraire des cribles ayant absolument la même structure que celle que nous avons observée pendant leur développement. Dans les plus jeunes de ces derniers, les moins avancés, les cribles étaient souvent composés d'un réseau de cellulose et de bouchons

calleux remplissant ses mailles (Pl. VIII, fig. 1). On y voyait aussi toutes les transitions entre cet état primitif du crible et son état hivernal, et on pouvait reconnaître que les bouchons calleux se gonflent et se soudent dans l'ordre centrifuge en un callus complet enveloppant le réseau cellulosique de toutes parts (Pl. VIII, fig. 2).

Ces observations nous ont appris deux choses, c'est à savoir que, dans le *Phragmites*, les tubes cribreux développés se ferment par des callus à l'approche de l'hiver, et que les tubes plus jeunes, qui n'ont pas encore été ouverts, peuvent aussi passer à l'état hivernal et s'ouvrir au printemps par la destruction de leurs callus. En outre, nos observations semblent indiquer que le développement des entrenœuds souterrains est très lent et que leurs tubes cribreux n'atteignent pas l'état actif pendant la première année de leur existence, comme cela a lieu dans les tiges aériennes, mais qu'ils ouvrent pour la première fois leurs cribles (par la désorganisation des callus) au printemps de l'année suivante.

En somme, nous venons de voir qu'il y a beaucoup d'analogie entre le développement des cribles dans les tubes du *Phragmites* et des gymnospermes, que les tubes du *Phragmites* avant de passer à l'état passif restent un certain temps à l'état actif, et que les cribles des tubes actifs se ferment en automne pour se réouvrir au printemps.

Typha latifolia.

Les rhizomes de cette plante contiennent des tubes cribreux beaucoup plus petits que ceux du *Phragmites* et par conséquent beaucoup plus difficiles à étudier plus exactement. C'est pour cette raison que nous n'avons pu

vérifier si le développement des tubes et de leurs cribles s'effectue ici de la même manière que dans la plante précédente; cependant rien ne s'oppose à ce qu'on admette une complète analogie de ces phénomènes, et les Dicotylédones viendront à l'appui de notre supposition.

Une autre question d'un certain intérêt n'a pu également être résolue: c'est le sort des tubes cribreux. Nous n'avons pu constater si les tubes du *Typha* peuvent perdre leur contenu et atteindre l'état passif avant la mort du rhizome qui les renferme.

Enfin la question de l'influence de la saison sur l'état des tubes cribreux actifs, nous a donné une réponse positive, analogue à celle que nous avons tirée de nos études sur le *Phragmites*.

Les tubes cribreux du *Typha* ressemblent complètement à ceux du *Phragmites* par leur forme et leur structure, si nous les comparons à l'état estival. Leurs cloisons transverses sont transformées en cribles dont les perforations servent à établir une communication immédiate entre le contenu des éléments voisins. Les parois longitudinales sont très minces et munies de petits cribles, comme dans le *Phragmites*.

Le contenu protoplasmique de ces tubes actifs est toujours réduit à une mince couche pariétale; la substance muqueuse, si commune dans les tubes des Dicotylédones, fait ici défaut, comme dans le *Phragmites*; elle est pour ainsi dire remplacée par le protoplasma fortement réfringent qui est accumulé d'un côté du crible et qui remplit ses mailles (Pl. VIII, fig. 42).

Tout autre est l'aspect de ces tubes en hiver. A cette époque, leurs cribles sont fermés par des callus assez épais et homogènes (Pl. VIII, fig. 9). Cette règle générale est cependant sujette à des exceptions qui consistent en

ce que, à côté des tubes fermés, on en trouve d'autres ayant des cribles également épais, mais encore ouverts. Ces derniers ont été évidemment arrêtés dans leur métamorphose et servent de preuve que les tubes réellement fermés en hiver étaient totalement développés et ouverts l'été précédent. D'ailleurs, nous nous sommes toujours servi, pendant ces recherches, de rhizomes vieux, âgés de deux ans tout au moins.

Pendant la saison hivernale, les tubes cribreux du *Typha* contiennent aussi une mince couche pariétale de protoplasma dans lequel on aperçoit un certain nombre de granules brillants; ces globules sont de nature protéique et plus nombreux d'un côté du crible fermé, que de l'autre (Pl. VIII, fig. 9). Ils paraissent remplacer en quelque sorte ce protoplasma réfringent que nous avons vu auprès du crible en été.

La seule comparaison des tubes cribreux adultes dans les deux saisons suffit pour faire supposer que leurs cribles possèdent la faculté de se fermer pour l'hiver et de se réouvrir au printemps. Cette supposition a été pleinement confirmée par une expérience directe qui en outre nous a appris la manière d'être de ce phénomène.

Les rhizomes du *Typha* ont été retirés le 26 mars d'un étang recouvert de glace en partie et ils contenaient alors des tubes cribreux fermés par des callus; depuis ce moment ils ont été cultivés dans une chambre chauffée. En voyant les feuilles se développer dans les bourgeons des rhizomes, le 8 avril, nous avons procédé à un nouvel examen des tubes cribreux et trouvé que dans les uns les tubes commençaient à se réouvrir, tandis que dans les autres ils étaient déjà revenus pour la plupart à l'état estival. Enfin, le 21 avril, tous les tubes sans exception, ont reconquis leur aspect estival.

Les changements qu'on voit s'accomplir dans les tubes au printemps sont le contraire de ceux qui ont eu lieu en automne et qui ont abouti à fermer leurs cribles. Dans un callus homogène en hiver, on voit apparaître des stries verticales très délicates (Pl. VIII, fig. 40), indiquant les voies des perforations futures ; ces stries correspondent chacune au centre d'une maille du réseau cellulosique siégeant dans le callus. Bientôt après, tout le callus diminue en épaisseur et devient plus dense, tandis que les stries s'y changent en canaux étroits remplis de protoplasma et établissant ainsi une communication directe entre le contenu des deux éléments voisins (Pl. VIII, fig. 41). Cette communication une fois restituée, il ne reste au crible qu'à se contracter et élargir un peu ses mailles, pour reconquérir l'aspect estival, ce qui ne tarde pas à arriver (Pl. VIII, fig. 42).

La diminution de la substance calleuse qui se manifeste d'une manière si efficace pendant le passage du crible de l'état hivernal à l'état estival, pourrait être envisagée de deux manières, soit comme perte de cette substance (dissolution partielle), ou comme une condensation résultant de la perte d'une partie de son eau organique. La première supposition pourrait être vraisemblable si la surface des callus n'était pas aussi lisse qu'elle l'est toujours et si la substance paraissait plus ou moins distinctement poreuse ; la deuxième est au contraire de beaucoup plus probable et correspond aux phénomènes observés en automne. Ainsi envisagé, le phénomène printanier fait naître la supposition que les saisons de l'année, l'automne et le printemps, influent sur l'enveloppe calleuse du crible d'une façon inverse, qu'en automne la substance calleuse devient plus avide deau, qu'elle en absorbe beaucoup plus à cette époque,

se gonfle et ferme les mailles du crible, et qu'au printemps, au contraire, elle rejette ce superflu de l'eau de constitution, se condense, se contracte, rétablit la perforation du crible et lui rend son épaisseur et sa structure primitives.

Le *Phragmites* et le *Typha* ont été les seules plantes monocotylédones qui ont pu nous servir à une étude plus approfondie des tubes cribreux. Les observations portées sur le *Sparganium ramosum* au mois d'avril nous indiquent que les tubes cribreux de cette plante ont une structure semblable à celle du *Typha* et se comportent à l'égard des saisons de l'année de la même manière. Les tubes du *Chamaedorea Karwinskyana* possèdent déjà une structure différente, car leurs cloisons terminales sont plus ou moins inclinées et contiennent toujours plus d'un crible; ils paraissent être ouverts aussi bien en hiver qu'en été. Toutefois les tubes du *Sparganium* et du *Chamaedorea* sont aussi pauvres en protoplasma que les tubes du *Phragmites* et du *Typha*, et ne contiennent jamais ni fécule ni substance muqueuse.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Les études des tubes cribreux des plantes monocotylédones que nous venons d'achever concernent il est vrai un très petit nombre d'espèces, mais elles permettent déjà de conclure que le développement et le sort ultérieur des éléments de ce tissu sont bien différents de ce que nous avons reconnu pour les gymnospermes. Nous avons notamment constaté que les cellules procambiales ne se convertissent pas directement en tubes cribreux, comme les cellules cambiales des gymnospermes, mais qu'elles se divisent dans le sens longitudinal en deux cellules inégales, dont la plus large se transforme immédiatement en

un élément du tube cribreux, tandis que l'autre, de beaucoup plus étroite, se coupe en travers et engendre toute une série de cellules cambiformes.

L'évolution du crible est accompagnée de phénomènes semblables à ceux que nous avons notés dans le *Pinus*, mais sa perforation s'effectue d'une manière toute différente, non par la dissolution totale du callus, mais par sa condensation et parce que le protoplasma perce la substance calleuse dans toute son épaisseur.

Enfin la différence essentielle entre les tubes des gymnospermes et ceux des monocotylédones consiste en ce que les premiers sont absolument inertes et passifs depuis que leurs cribles ont été ouverts, tandis les seconds entrent alors dans la phase active, contiennent une certaine quantité de protoplasma pariétal, subissent l'influence des saisons de l'année, et ne passent à l'état passif que quand l'organe de la plante touche lui-même à sa fin. Cette différence si importante ne provient pas de ce que la tige des monocotylédones est dépourvue de la faculté de croître en diamètre, elle résulte plutôt de la place qu'occupent les monocotylédones et les gymnospermes dans le système du règne végétal.

La vie des tubes cribreux dans les monocotylédones peut être divisée en trois époques. Pendant la première, *l'époque évolutive*, le tube se développe et forme son crible; pendant la deuxième, *l'époque active*, il remplit sa fonction en fermant son crible en automne et le réouvrant au printemps; pendant la troisième, *l'époque passive*, il est absolument inerte. L'état évolutif ne dure que quelques semaines, un an tout au plus (rhizome du *Phragmites*); l'état actif dure pendant toute la vie de l'organe, et l'état passif n'est que momentané et devance probablement de peu la mort de l'organe lui-même.

QUATRIÈME PARTIE



DICOTYLÉDONES.

La structure des tubes cribreux a été étudiée bien plus souvent dans les plantes dicotylédones que dans les autres plantes vasculaires et par conséquent elle est de beaucoup la mieux connue. Les résultats des recherches antérieures ont été résumées par M. de Bary dans son anatomie végétale (1) et augmentées d'observations nouvelles et très importantes; M. de Bary porte son attention non seulement sur la structure des éléments de ce tissu, et sur leur disposition dans le liber primaire et secondaire, mais aussi sur le sort du tissu dans les couches anciennes de l'écorce.

Le résumé des observations sur notre tissu, donné par M. de Bary, nous permet de passer sous silence toute la littérature de ce sujet, en exceptant toutefois le travail tout récent de M. Wilhelm (2) sur les tubes cribreux de la vigne, de la citrouille, de la gourde. M. Wilhelm a étudié le développement, la structure et le contenu des éléments de ce tissu et enrichi la science par son excel-

(1) DE BARY. *Vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farrne* 1877, p. 179-188, 337, 536-540, 557.

(2) WILHELM. *Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates Dicotyler Pflanzen.* 1880.

lent mémoire, sans être cependant parvenu à résoudre certains problèmes bien dignes d'intérêt.

Ce sont justement ces problèmes qui ont attiré notre attention et nous avons cherché à y répondre d'une manière plus positive que cela n'a été fait jusqu'à présent. Le développement des tubes cribreux, l'influence des saisons de l'année et la relation entre l'état du tube et son âge, ont été autant de questions que nous avons tâché d'élucider dans le cours de nos recherches. Les faits acquis par nos observations seront ainsi disposés : nous ferons d'abord l'analyse de notre tissu dans les plantes où nous avons pu l'étudier d'une manière plus complète, ensuite nous dirons quelques mots sur les autres plantes dicotylédones.

Aristolochia Sipho.

L'écorce primaire de la tige de cette plante contient un anneau de sclérenchyme qui la divise en deux zones, extérieure et intérieure. L'écorce secondaire est au contraire dépourvue de ce sclérenchyme (1), qui pourrait servir à indiquer les limites des zones annuelles. Si cependant ces limites deviennent reconnaissables, c'est que chaque zone annuelle est composée de deux couches, dont l'une est très mince, l'autre assez large. La première paraît être produite au printemps et se compose de cellules parenchymatiques qui se sont disposées en une ou deux assises, conservent longtemps, plusieurs années du moins, leur contenu protoplasmique et se gorgent de fécule pour l'hiver. La deuxième couche est constituée de tubes cribreux et de cellules parenchymatiques ; ces dernières sont peu durables et perdent leur contenu

(1) DE BARY. l. c. p. 435, 558.

protoplasmatique quelques mois ou un an après leur naissance. Le contraste que présentent les deux couches de la zone annuelle, nous donne le seul moyen de déterminer l'âge de la zone voulue et par conséquent l'âge des tissus dont elle est formée.

Le parenchyme de l'écorce secondaire n'est pas le seul tissu dont les cellules perdent leur protoplasma d'aussi bonne heure, le même phénomène se répète également dans les rayons médullaires (4) et dans l'écorce primaire. Dans ce dernier cas, il y a cependant une partie des cellules qui conservent plus longtemps leur protoplasma: elles sont disposées en séries irrégulières et reliées en réseau (Pl. IX, fig. 16).

Les tubes cribreux de l'*Aristolochia Sipo* ont un diamètre si considérable qu'ils pourraient servir à résoudre certaines questions concernant leur organisation, si leurs cribles n'étaient pas inclinés et généralement courbés par la pression qu'exercent les tissus voisins sur les éléments du tissu cribreux. En tout cas, la relation entre les tubes cribreux et les cellules cambiales qui leur donnent naissance, est assez facile à déterminer, parce qu'on trouve toujours bon nombre de tubes jeunes tout près de la zone cambiale. En effet, les coupes transversales, radiales et tangentielles nous apprennent que les cellules engendrées par le cambium donnent naissance, les unes aux tubes cribreux, et les autres aux cellules du parenchyme libérien. Quand c'est le parenchyme qui va être formé, la cellule cambiale se coupe en sens transversal en deux cellules dont chacune peut se diviser à son tour; la cellule cambiale, en un mot, produit deux, trois ou quatre cellules parenchymatiques disposées en série longitudinale. Si

(4) DE BARY. l. c. pag. 302.

au contraire un tube cribreux va prendre naissance, la cellule cambiale se divise en sens longitudinal, parallèlement à la périphérie de l'organe (Pl. IX, fig. 4). Des deux cellules issues de cette division, l'extérieure, de beaucoup plus large, se transforme immédiatement en un élément de tissu cribreux; elle ne paraît jamais se diviser en sens transversal et engendrer plus d'un élément comme cela arrive dans le Tilleul et la Vigne. La seconde cellule, plus mince et en même temps intérieure, a une destinée toute différente; elle se coupe transversalement en deux, trois ou quatre cellules qui possèdent tous les caractères du parenchyme libérien, mais elles en diffèrent par leur origine et leurs dimensions, et rappellent plutôt les cellules-compagnes (*Geleitzellen*) du Tilleul, ou mieux encore le tissu cambiforme des *Phragmites*, *Typha*, etc.

Telle est l'origine des éléments qui se rangent en séries longitudinales et forment les tubes cribreux. Leurs transformations ultérieures, — c'est encore une de ces questions que nous avons tâché de résoudre. A cette fin, nous avons étudié l'écorce de l'*Aristolochia* pendant l'été, quand la zone cambiale est le plus active et quand les états jeunes des tubes cribreux sont le plus faciles à trouver.

Par suite de la genèse que nous venons d'exposer, les tubes cribreux voisins ne peuvent se toucher que par leurs parois radiales qui sont, pour cette raison, les seules munies de petits cribles latéraux. Le développement de ces petits cribles et leurs changements ultérieurs nous ont paru correspondre aux phénomènes de même nature que nous avons observés pour les cribles terminaux; c'est pourquoi nous ne voulons pas nous arrêter sur ce sujet et nous ferons encore seulement cette remarque que les parois tangentielles des tubes sont toujours dépourvues

de cribles latéraux parce qu'elles séparent les tubes d'avec les éléments parenchymateux.

Les cribles terminaux divisant le tube en éléments superposés sont toujours dirigés en sens plus ou moins oblique; ils proviennent de la transformation des cloisons qui terminent les cellules du cambium et qui ont la même direction. Comme il était à prévoir, ces cloisons sont d'abord totalement lisses et composées uniquement de cellulose; elles se changent ensuite en cribles et manifestent des phénomènes semblables à ceux que nous avons trouvés dans les gymnospermes et les monocotylédones. Premièrement, la cloison qui va devenir crible, se couvre de petits mamelons réfringents (Pl. X, fig. 2) qui augmentent bientôt leurs dimensions et se rapprochent par conséquent les uns des autres (Pl. X, fig. 3). Ces mamelons se colorent en brun par le chlorure de zinc iodé, ce qui prouve qu'ils sont constitués d'une substance particulière qui est la substance calleuse; la cloison elle-même se colore au contraire en bleu clair, et conserve la constitution chimique qu'elle possédait auparavant.

Les coupes longitudinales des tubes en cet état de développement nous révèlent la structure de la cloison terminale ou plutôt celle du jeune crible à cette époque. Elles nous apprennent que la cloison cellulosique est épaissie de manière qu'on y distingue un réseau plus épais que ses mailles; la membrane des mailles est en outre recouverte des deux côtés par des mamelons volumineux, composés de substance calleuse (Pl. IX, fig. 4) et se colorant en brun par les réactifs iodés. Ces mamelons calleux ne traversent donc pas toute l'épaisseur de la cloison, ils y sont seulement accolés sur les deux faces et proviennent évidemment de ce que certaines parties de la membrane — les mailles du réseau — se sont gonflées et modifiées à leur surface.

En s'éloignant de la zone cambiale, on trouve des tubes cribreux bien plus pauvres en protoplasma et dépourvus de nucléus; leurs cribles sont aussi considérablement changés. Les mailles des jeunes cribles sont maintenant très peu réfringents par rapport au réseau (Pl. IX, fig. 5); elles contiennent chacune un granule brillant, central, et se colorent facilement en jaune brunâtre par le chlorure de zinc iodé, tandis que le réseau lui-même se colore toujours en bleu. La structure du crible en cet état est assez difficile à comprendre; mais son analogie avec les autres plantes semble indiquer que le réseau cellulosique est recouvert, à ce moment, d'une couche de substance calleuse si mince que les réactifs ne peuvent encore révéler sa présence. Les mamelons calleux qui recouvraient autrefois les mailles du réseau, sont déjà dissous et laissent ces mailles à découvert; il paraît que les granules brillants se trouvant dans leurs centres ne sont autre chose que les derniers vestiges des mamelons calleux.

Cet état que nous venons de décrire se laisse difficilement apercevoir et ne peut être étudié d'une manière plus approfondie, parce que le crible se développe très vite et acquiert en peu de temps sa structure caractéristique. Il se perfore dans les points qui étaient recouverts au début par les mamelons calleux, et donne lieu à une communication immédiate du contenu des deux éléments qu'il séparait jusqu'à présent (Pl. IX, fig. 6).

Cette communication une fois établie, le contenu des tubes se compose d'une couche très mince de protoplasma adhérent aux parois et d'une substance bien plus réfringente qui remplit les perforations du crible et recouvre ses deux faces. Cette substance paraît être analogue à la substance muqueuse qu'on voit dans les tubes de la

citrouille, de la vigne, etc. Mais elle ne se trouve qu'en petite quantité, seulement autour du crible; elle se confond en outre avec le protoplasma pariétal, et ne semble être que du protoplasma condensé et homogène. L'amidon fait toujours défaut dans les tubes de l'*Aristolochia*, qui par conséquent peuvent être classés parmi les tubes très pauvres en substances organisées et contenant, en revanche, une grande quantité d'un liquide aqueux.

Le crible d'un tube développé n'est plus de la cellulose pure, car il se colore en brun par le chlorure de zinc iodé (1). En réalité il est composé de deux parties : d'un réseau délicat constitué de cellulose, et d'une enveloppe calleuse qui recouvre ce réseau de toutes parts et contribue à donner au crible une épaisseur bien plus considérable que celle des parois longitudinales du tube. Cette enveloppe calleuse peut être totalement dissoute par la solution de potasse caustique et laisser ainsi à nu le réseau cellulosique (Pl. IX, fig. 6, 7).

L'état que nous venons maintenant d'analyser doit être considéré comme le moment où le tube cribreux, arrivé au plus haut degré de son développement, remplit la fonction physiologique à laquelle il est destiné. A partir de ce moment, le tube commence à subir des modifications si profondes, qu'il devient incapable de toute autre chose que de servir de conduit pour les liquides aqueux.

Ces changements concernent premièrement l'enveloppe calleuse du crible qui se gonfle de plus en plus et rétrécit ses perforations (Pl. IX, fig. 8, 9, 9 a); le gonflement de la substance calleuse ne s'arrête que lorsque toutes les perforations ont été totalement fermées et que cette substance a formé un callus homogène enveloppant le réseau

(1) Comparer : WILHELM, l. c. pag. 9, 43.

cellulosique (Pl. IX, fig. 10, 11). Ce callus est homogène, volumineux et ne passe jamais sur les parois longitudinales du tube; il interrompt toute communication entre le contenu des deux éléments superposés, qui ont perdu presque complètement leur protoplasma et ne renferment qu'un liquide aqueux.

Ce n'est pas là, cependant, que s'arrêtent les changements de la structure des tubes cribreux; leurs éléments sont fermés à cette époque et ne pourraient même pas servir de conduit aux liquides aqueux. A cette fin, les callus qui enveloppent les cribles cellulosiques et qui en bouchent les mailles, doivent être écartés; ils se détruisent réellement par une dissolution graduelle (Pl. IX, fig. 12, 13, 14) et finissent par ne laisser aucun vestige sur le crible cellulosique qui forme le squelette du crible ancien (Pl. IX, fig. 15).

Quoiqu'il soit souvent très difficile de définir si un certain élément contient de l'air ou de l'eau, il nous a cependant paru que les tubes cribreux de l'*Aristolochia*, ouverts par la destruction des callus sur les cribles, renferment un liquide aqueux et servent encore longtemps de conduit à ce liquide. Cette fonction, si peu importante qu'elle soit, devra cependant cesser dans quelques années, lorsque les tubes cribreux et les autres tissus de la même zone libérienne seront comprimés par la pression des zones plus récentes contre l'écorce primaire.

D'après ce qui a été dit précédemment, la vie des tubes cribreux peut être divisée en trois époques essentielles, correspondant à celles que nous avons distinguées dans les monocotylédones et notamment dans le *Phragmites*, savoir : les époques *évolutive*, *active* et *passive*. La première époque commence au moment où le tube cribreux vient d'être engendré par le cambium et durera jusqu'à la

perforation de ses cribles (Pl. IX, fig. 2, 3, 4, 5); la deuxième correspond à la période dans laquelle le tube contient du protoplasma qui communique à travers les perforations du crible (Pl. IX, fig. 6, 8, 9); la troisième enfin embrasse les tubes n'ayant d'autre contenu qu'un liquide aqueux pouvant circuler à travers les cribles totalement dépourvus de leur enveloppe calleuse (Pl. IX, fig. 15). On pourrait encore distinguer une époque *transitoire*, intermédiaire entre l'époque active et l'époque passive; dans cette période intermédiaire le tube cribreux ne renfermerait plus de quantités notables de protoplasma et posséderait des cribles totalement fermés par les callus ou plus ou moins délivrés de cette enveloppe par sa dissolution graduelle (Pl. IX, fig. 10, 11, 12, 13, 14).

En examinant le développement, la structure et le sort ultérieur des tubes cribreux, nous avons passé sous silence leur âge et leur rapport aux saisons de l'année qui influaient d'une manière si efficace sur les tubes actifs du *Phragmites*. Nous allons maintenant compléter nos connaissances sur ces points et voir si les tubes de l'*Aristolochia* rappellent à cet égard les tubes du *Phragmites* et du *Typha*.

Une tige annuelle de l'*Aristolochia* examinée en hiver, après la première période de végétation, contient, dans son écorce secondaire, les tissus libériens à tous les degrés possibles de leur développement. À côté de la couche cambiale, ces tissus sont tout jeunes, à peine ébauchés; sur la limite de l'écorce primaire ils sont complètement vieillis et plus ou moins comprimés. Entre ces deux extrêmes, on trouve tous les intermédiaires. Ainsi à côté du cambium on verra les tubes cribreux à peine ébauchés, dans l'état évolutif; un peu plus loin on trouvera

une certaine quantité de tubes actifs également arrêtés par la saison rigoureuse; viendront ensuite des tubes dont les cribles sont fermés par des callus, puis ceux où les callus se désorganisent, et enfin, tout auprès de l'écorce primaire, on trouvera des tubes passifs sans aucun vestige de callus sur leurs cribles.

L'analyse de l'écorce secondaire que nous venons de faire dans une tige annuelle, nous apprend qu'il n'existe aucune relation entre l'état des tubes cribreux et la saison de l'année, que cet état résulte uniquement de leur âge. Il est vrai que les tubes actifs y sont peu nombreux par rapport aux tubes dont les callus se trouvent à l'état de décomposition, mais il faut se rappeler que le cambium devient de moins en moins actif en automne et que la plupart des tubes fut engendrée au printemps et en été.

L'analyse de l'écorce secondaire dans une tige âgée de plusieurs années confirme pleinement les conclusions que nous venons d'exposer. Lorsqu'on l'examine en hiver, on trouve, dans la zone corticale produite l'année précédente, les tubes cribreux dans tous les états de développement. A côté du cambium, ils sont encore rudimentaires ou actifs, plus loin on voit leurs cribles fermés par des callus, et enfin, dans la partie extérieure de la zone annuelle, ils sont devenus passifs et contiennent quelquefois des débris de callus sur leurs cribles. Dans toutes les autres zones corticales qui ont été produites les années précédentes, les tubes cribreux sont tous en l'état passif; certains tubes produits l'avant-dernière année et qui ont encore conservé quelques débris de callus auprès de leurs cribles, y font quelques rares exceptions. Evidemment, la dissolution du callus n'est pas toujours aussi rapide et

régulière que nous devrions le conclure de l'examen d'une tige annuelle, mais elle peut être bien plus lente et se prolonger toute une année ou même plus encore.

Il est facile de prévoir le résultat de l'analyse d'une écorce semblable pendant l'époque de végétation intense, au mois de juin par exemple. Les zones corticales formées les années précédentes ne contiendront que des tubes cribreux totalement passifs. La zone corticale produite tout récemment servira, au contraire, à l'étude de ces phénomènes qui se passent dans les tubes avant que ceux-ci soient arrivés à l'état passif. Dans le voisinage de la couche cambiale, les tubes seront à l'état d'évolution, un peu plus loin ils seront développés et actifs, et enfin, sur la limite de la zone produite l'année dernière ils auront leurs cribles fermés par des callus. Avant l'hiver, les premiers atteindront l'état actif, les deuxièmes fermeront leurs cribles et les troisièmes parviendront à l'état passif lorsque les callus se seront désorganisés autour de leurs cribles.

Tilia parvifolia.

T. Hartig a fait voir, il y a déjà longtemps, que la production annuelle de l'écorce du Tilleul contient régulièrement deux zones de faisceaux fibreux, les deux premières années exceptées, lorsque cette production est un peu plus riche (1). Cette observation que nous pouvons pleinement confirmer, nous donne un excellent moyen pour déterminer l'âge de chaque zone corticale du tilleul et des tissus dont elle est composée ; c'est pourquoi nous avons choisi cette plante dans le but d'y chercher le rapport qui pourrait exister entre l'état des tubes cribreux et leur âge ou la saison de l'année.

(1) T. HARTIG. *Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen*, 1832, pag. 561.

Les zones concentriques qui constituent l'écorce secondaire du tilleul se composent, comme le montre l'excellente figure donnée par M. de Bary (1), de plusieurs tissus différents.

La limite des deux zones voisines est formée par une couche du parenchyme libérien qui constitue probablement la partie la plus jeune de chaque zone, parce qu'en hiver elle sépare le cambium d'avec la zone libérienne la plus récente. Les cellules parenchymatiques sont disposées dans cette couche en une ou en deux, rarement en trois, assises; elles sont aplaties dans le sens radial (Pl. X, fig. 4). En coupe longitudinale, on reconnaît que ces cellules sont rangées en séries, dont chacune correspond à une cellule cambiale qui s'est divisée transversalement en plusieurs cellules assez courtes. Les éléments de ce tissu renferment du protoplasma, de la fécule et quelquefois de grosses gouttes d'une substance muqueuse.

A l'extérieur de cette couche parenchymatique on distingue une assise de cellules plus larges, dépourvues de protoplasma; leur membrane est mince, mais parsemée de petits pores. Au point du contact avec les rayons médullaires, cette assise se dédouble généralement; ses éléments ne sont plus vides ici, mais ils contiennent des cristaux que le rasoir brise ou emporte pendant la préparation.

Cette assise de cellules inertes est suivie à l'extérieur de fibres libériennes qui se disposent en une couche épaisse et plus ou moins régulière, ou bien en fer à cheval dont les bras regardent la périphérie de l'organe et touchent à la couche parenchymatique de la zone suivante (Pl. X, fig. 4).

(1) l. c. pag. 538, fig. [212.

Les tubes cribreux et leurs cellules-compagnes forment tantôt un groupe entre les deux bras du fer à cheval, tantôt une couche plus ou moins régulière si les fibres libériennes étaient aussi groupées en couche concentrique.

D'ailleurs, la forme du groupe cribreux et du groupe fibreux et l'espace relatif qu'ils occupent dans la zone libérienne, sont bien variables et dépendent constamment de l'âge de la tige elle-même. Mais nous ne pouvons entrer ici dans ces détails pour ne pas perdre de vue notre objet spécial.

La génèse des tubes cribreux du tilleul est assez différente de ce que nous avons vu dans l'*Aristolochia*; la cellule cambiale du tilleul est généralement coupée par deux cloisons dirigées en sens plus ou moins radial, en trois cellules (Pl. X, fig. 9), dont les deux latérales sont plus étroites, et la troisième, centrale, un peu plus large et en même temps un peu repoussée vers la périphérie de l'écorce. La cellule centrale sera ensuite transformée en un élément du tube cribreux, tandis que les deux latérales deviendront ses cellules-compagnes. Cette génèse des tubes cribreux ne peut être reconnue qu'au premier moment de leur formation, car ensuite les tissus se déplacent considérablement et ne permettent plus de distinguer leurs relations antérieures.

La différence entre le tube cribreux et ses cellules-compagnes est peu accentuée au commencement, mais elle augmente de plus en plus avec le temps, car le tube cribreux dépasse de beaucoup les cellules-compagnes par sa largeur. Les éléments de ces deux espèces ne se diviseront plus dans aucune direction et conserveront toujours la même longueur, égalant celle de leur cellule-mère qui fut une cellule cambiale.

Bien qu'ils ne dérivent pas directement des cellules cambiales, les éléments des tubes cribreux en auront cependant conservé la forme ; leurs cloisons terminales devront donc être aussi fortement inclinées dans le plan radial et seront munies de plusieurs cribles, de deux tout-au-moins. Cette règle n'est cependant pas absolue et souffre des exceptions, qui consistent en ce que les éléments du tube cribreux sont plus courts que les cellules cambiales et sont parfois séparés par des cloisons complètement horizontales, transformées en un crible unique. La cause de ces exceptions est pourtant facile à trouver. La cellule cambiale se divise d'abord par une cloison horizontale en deux cellules dont chacune engendre ensuite les deux cellules-compagnes et l'élément du tube cribreux ; quelquefois, elle se coupe en trois ou en quatre cellules superposées qui donnent alors naissance à autant d'éléments fraternels toujours séparés par des cribles simples et horizontaux.

Les dimensions des tubes cribreux du tilleul sont trop petites pour qu'il soit possible d'étudier avec succès le développement de leurs cribles ; nos efforts ont donc échoué à cet égard.

Le contenu d'un tube cribreux récemment développé se compose de deux substances différentes, dont l'une est le protoplasma granuleux formant une mince couche pariétale, et l'autre une substance muqueuse protéique, qui abonde auprès de la cloison terminale et traverse ses cribles. La fécule y fait toujours défaut, mais on y reconnaît quelquefois des gouttes d'une substance muqueuse (Pl. X, fig. 8), semblable à celle qui se voit dans les cellules du parenchyme libérien et des rayons médullaires.

Dans les tubes récemment formés, les cribles sont sensiblement plus minces que la membrane de la cloison terminale qui les encadre ; toutefois, ils sont composés d'un

réseau très délicat, formé de cellulose, et d'une enveloppe calleuse revêtant ce réseau (Pl. X, fig. 8). Les perforations du crible sont remplies de substance muqueuse protéique qui joint ainsi le contenu des éléments superposés.

A mesure que le tube cribreux devient plus âgé, l'enveloppe calleuse de ses cribles se gonfle de plus en plus et rend ces cribles plus épais que la membrane de la cloison terminale (Pl. X, fig. 1, 2). Cependant, les cribles restent encore longtemps perforés, en été comme en hiver, et l'état actif des tubes dure quelques années de suite, comme nous allons bientôt le démontrer. Mais après ce délai, l'enveloppe calleuse des cribles se gonfle plus encore et conflue en un callus homogène qui ferme toutes les perforations du crible et acquiert une forme plus ou moins sphéroïdale (Pl. X, fig. 3, 4). La substance muqueuse protéique a pendant ce temps disparu et les tubes ne contiennent plus que du protoplasma formant une mince couche pariétale.

Ce dernier état des tubes cribreux du tilleul est tout aussi indépendant des saisons de l'année et aussi peu durable qu'il l'était dans l'*Aristolochia*. Lorsque le protoplasma pariétal a disparu dans les tubes, les callus commencent à se désorganiser de la même façon que dans l'*Aristolochia* (Pl. X, fig. 5) et finissent par disparaître jusqu'aux derniers vestiges: le squelette du crible primitif — le réseau cellulosique — est alors délivré de son enveloppe et la communication entre l'intérieur des éléments voisins est rétablie. Mais la dissolution des deux moitiés du même callus n'est pas toujours simultanée; bien plus souvent on voit une cloison terminale dont les cribles sont d'un côté tous recouverts de callus hémisphériques, et de l'autre ils sont tous déjà débarras-

sés de cette enveloppe. En un mot, ce phénomène nous rappelle entièrement ce que nous avons vu dans le *Pinus*, où la dissolution des deux moitiés du même callus n'était pas symétrique, et attaquait au contraire, à un moment donné, toutes les moitiés qui rentraient dans l'intérieur du même élément. L'impulsion de ce phénomène ne part donc pas du crible, mais du centre de l'élément lui-même.

Quand les callus se sont désorganisés, le tube cribreux devient passif et conserve cet état durant de longues années parce que les fibres libériennes le protègent contre la pression exercée par les tissus plus récents. Les tubes passifs ne contiennent aucune substance organisée et sont probablement remplis d'un liquide aqueux qui peut circuler librement à travers leurs cribles délicats, dépourvus d'enveloppe calleuse (Pl. X, fig. 7). Toutefois, ce n'est qu'une supposition, car il nous a été impossible (ainsi que dans l'*Aristolochia*) de définir d'une manière positive si le contenu de ces tubes est réellement liquide ou bien gazeux.

Après avoir étudié la structure des tubes cribreux et les changements qui se manifestent pendant leur existence, il faut porter notre attention sur le rapport de l'état du tube avec son âge ou avec la saison de l'année. A cet effet, les coupes transversales de l'écorce, faites à diverses époques de l'année, nous rendront toujours les meilleurs services; elles doivent passer juste à travers les cribles pour en révéler l'état et la structure.

Un petit nombre d'exemples que nous allons examiner, suffiront pour trancher la question.

Dans une branche de tilleul, coupée au mois de juin, dans sa sixième année, l'écorce secondaire était composée de treize zones libériennes, sans compter la quatorzième qui venait de se former auprès du cambium. De ces treize

zones, les deux intérieures contenaient des tubes cribreux actifs; dans les deux zones suivantes les tubes étaient à l'état transitoire, c'est-à-dire que les uns avaient des cribles fermés par les callus, tandis que dans les autres les callus étaient plus ou moins désorganisés. Dans les neuf zones extérieures, tous les tubes étaient à l'état passif. Si on admet que des deux zones contenant des tubes actifs, l'intérieure fut produite cette année, la seconde doit provenir de l'année passée; par conséquent les tubes cribreux conservent leur état actif une année tout entière.

Dans une branche coupée au mois d'août, dans sa neuvième année, nous avons trouvé vingt-et-une zones libériennes dans l'écorce secondaire. Les tubes actifs siégeaient dans les cinq zones intérieures, les tubes à l'état transitoire occupaient une ou deux zones suivantes, les tubes passifs se trouvaient dans toutes les autres zones.

Une branche de dix ans, coupée en hiver, contenait dans son écorce vingt-cinq zones libériennes. Les tubes actifs étaient renfermés dans les six zones intérieures, les tubes transitoires dans une ou deux zones suivantes, et les tubes passifs dans toutes les zones extérieures.

Une branche de vingt ans environ, coupée en hiver, contenait des tubes actifs dans les huit zones libériennes intérieures; les deux zones suivantes avaient des tubes à l'état transitoire, et les trente deux zones extérieures étaient munies de tubes passifs.

Pour tous ces exemples, il n'y a qu'à diviser le nombre des zones qui contiennent des tubes actifs, par le chiffre de deux (nombre des zones libériennes produites dans un an), pour obtenir le nombre des années pendant lesquelles les tubes du tilleul conservent leur état actif. Il en résultera que cet état dure plus longtemps pour le tilleul

que pour l'*Aristolochia*, que sa durée peut remonter jusqu'à quatre ans et probablement plus encore, et que cette durée est en relation constante avec l'âge de la tige. En effet, les tubes formés dans une branche jeune conservent l'état actif pendant une année seulement ; à mesure que la branche devient plus âgée, elle produit des tubes cribreux qui conservent cet état pendant des années de plus en plus nombreuses.

Les exemples que nous venons de citer nous apprennent encore une chose, c'est : que les saisons de l'année n'ont aucune influence sur les tubes cribreux. L'état actif dure quelques années de suite sans éprouver la plus légère modification à la suite des changements de saison. L'état transitoire se laisse voir aussi bien au mois de juin (Pl. X, fig. 6), qu'au mois de janvier (Pl. X, fig. 5) et dépend uniquement de l'âge de la zone libérienne ; il dure beaucoup moins longtemps que l'état actif, quoique, dans des cas exceptionnels, on trouve çà et là dans les zones bien plus âgées, un tube dont les cribles ont encore conservé quelques débris de callus. Il paraît donc que la dissolution du callus peut être quelquefois bien plus lente que ne l'exigerait la règle générale et à cet égard le tilleul ne fait que suivre l'exemple donné par l'*Aristolochia Sipho*.

Vitis vinifera.

Les tubes cribreux de la vigne ont été étudiés par beaucoup d'observateurs éminents qui ont fait connaître leur structure et leur développement. Cette circonstance nous aurait dispensé de reprendre le même sujet, si le dernier travail de M. Wilhelm n'avait laissé sans réponse certaines questions qui nous ont paru dignes d'intérêt.

La structure de l'écorce secondaire et des tubes cri-

breux de la vigne étant bien connue, nous pouvons nous dispenser d'en faire une nouvelle description ; nous nous bornerons simplement à la revue de ces détails, qui serviront à compléter nos connaissances sur les tubes cribreux de cette plante.

En ce qui concerne la forme générale des tubes de la vigne, nous devons rappeler que M. de Bary (1) et M. Wilhelm (2) avaient déjà parfois observé des éléments terminés par des cloisons presque horizontales au lieu d'être fortement inclinées. Le nombre des cribles contenus dans ces cloisons était beaucoup plus restreint que dans les cloisons terminales obliques et diminuait même quelquefois jusqu'au nombre de deux. M. Wilhelm (3) nota en outre plusieurs cas, qu'il considère comme très rares, où les éléments des tubes cribreux étaient séparés par des cloisons horizontales transformées en un crible unique. Pour nous, au contraire, nous trouvons ce dernier cas assez fréquent ; nous l'avons constaté bien des fois, à l'aide des coupes longitudinales et surtout à l'aide des coupes transversales, décisives à cet égard.

Cette position et cette structure exceptionnelles des cloisons terminales ont pourtant une raison bien simple, c'est qu'ici la cellule cambiale ne donne pas comme à l'ordinaire naissance à un seul élément du tube cribreux, mais elle se coupe en deux, trois ou quatre cellules plus courtes qui engendrent autant d'éléments de ce tissu. Les cloisons horizontales qui ont opéré cette division se transforment elles-mêmes en cribles simples qui ressemblent à ceux des tubes des *Cucurbita*, *Phragmites* ou *Aristol*

(1) l. c. pag. 184.

(2) l. c. pag. 7, 8, fig. 17, 84.

(3) ibid. pag. 8, fig. 81.

chia. Nous venons de voir dans le Tilleul des cas entièrement analogues.

La deuxième observation que nous avons pu faire dans les tubes de la vigne concerne le développement de leurs cribles.

La membrane du crible futur est au commencement homogène et unie, mais sans beaucoup tarder elle se recouvre de mamelons calleux qui indiquent les points où le crible sera perforé plus tard (Pl. X, fig. 40). M. Wilhelm fut le premier à faire cette observation, mais il échoua dans la recherche des intermédiaires entre cet état primitif du crible et un crible totalement développé (1) et ne put reconnaître la structure intime de ce crible futur. Cette structure n'est point aussi simple qu'on pourrait le supposer en examinant superficiellement le jeune crible ; les coupes bien dirigées offrent le seul moyen de l'étudier ; elles nous apprennent que les mamelons calleux ne sont que des excroissances superficielles, symétriques sur les deux faces du jeune crible (Pl. X, fig. 41). Lorsque ces mamelons se sont développés jusqu'à un certain point, on aperçoit que la membrane cellulosique qui les a produits n'est plus unie comme auparavant ; elle se compose maintenant d'un réseau plus épais et de mailles plus minces. Dans les mailles, la membrane cellulosique sépare les mamelons calleux qui se correspondent et qui la recouvrent des deux côtés ; le réseau remplit, au contraire, les interstices qui restent entre les mamelons calleux (Pl. X, fig. 44). La structure de ce jeune crible rappelle exactement ce que nous avons observé dans d'autres phanérogames.

Bientôt après, les mamelons calleux se gonflent et se

(1) l. c. pag. 16.

soudent en un callus commun qui enveloppe le jeune crible de toutes parts et remplit ses mailles. Dans celles-ci, les lamelles cellulosiques ont totalement disparu ; qu'elles se soient transformées en substance calleuse et contribuent ainsi à la soudure des deux moitiés du callus, il n'y a pas à en douter. Le jeune crible est maintenant prêt à être perforé et ce moment arrive promptement. La substance muqueuse qui est amassée auprès de la cloison terminale, émet de petites proliférations qui s'enfoncent dans la substance calleuse du crible, la percent dans toute son épaisseur et viennent toucher le contenu de l'élément voisin (Pl. XI, fig. 1). C'est ainsi que le tube cribreux passe de l'état évolutif à l'état actif qui, lui, ne se modifie plus jusqu'à l'automne suivant. Les cribles tout récemment perforés, se composent donc d'un réseau cellulosique très délicat et d'une enveloppe calleuse qui revêt ce réseau de toutes parts.

La troisième question qui nous intéressait, c'était l'influence des saisons de l'année sur les tubes de la vigne.

Il est bien connu que l'écorce secondaire de la vigne est toujours mince, parce que ses parties les plus anciennes se détachent chaque automne sous forme de rhytidome (1). La production annuelle de l'écorce contient de deux à cinq zones libériennes ayant une existence bisannuelle, car le périoderme formé en automne sépare les zones produites l'année passée d'avec les zones de l'année récente (2). Ainsi l'écorce de la vigne contient en été la production des deux ans consécutifs ; en hiver, elle est au contraire réduite à la production de l'année précédente.

Cette règle n'est pas aussi absolue, qu'on le pense

(1) HANSTEIN. Baumrinde, pag. 70.

(2) DE BARY. l. c. pag. 547, 548.

généralement. Le périderme se formant en automne épargne le plus souvent une partie de la production de l'année passée et conserve une, deux ou trois zones libériennes pour la troisième année. Que ces zones appartiennent réellement à la production de l'année précédente, cela est prouvé par l'état passif de leurs tubes et plus positivement par les rayons médullaires voisins. En effet, les limites des productions annuelles de l'écorce se reconnaissent aisément dans les rayons, parce qu'elles y sont signalées par des cellules plus courtes et un peu plus faibles que les autres.

Avant de revenir à l'examen des tubes cribreux actifs de la vigne, nous nous croyons obligé de rappeler que M. de Bary fut le premier à observer que les tubes de la vigne ont des cribles ouverts en été et fermés en hiver (1). Bientôt après, nous avons reconnu que la communication du contenu des tubes voisins, interrompue durant l'hiver, peut être rétablie au printemps et que les tubes de la vigne qui ont adopté la structure hivernale peuvent reconquérir l'état estival. Ces observations, celle de M. de Bary et la nôtre ont été confirmées par les belles recherches de M. Wilhelm (3).

En voyant tous les tubes de la vigne fermés en hiver et ouverts en été, il faut en déduire nécessairement que les tubes produits l'année précédente ont repris au printemps leur état estival. Notre déduction trouve son appui dans les faits observés à cette époque de l'année.

En hiver, les cribles des tubes actifs sont fermés et se composent d'un callus homogène assez volumineux et

(1) DE BARY. l. c. pag. 184.

(2) Comptes-rendus, 22 juillet 1878.

(3) l. c. pag. 37.

d'un réseau cellulosique très délicat occupant le plan médian du callus. Cette structure hivernale du crible se conserve dans notre élément jusqu'à la mi-avril sans éprouver aucun changement sensible. A ce moment on voit apparaître dans le callus des stries verticales qui traversent toute son épaisseur et correspondent au centre des mailles du réseau cellulosique intérieur (Pl. XI, fig. 4). Ces stries sont moins réfringentes que la masse totale du callus et commencent à se former avant la date indiquée. Ainsi, le 9 avril, parmi les callus encore homogènes, nous en avons observé un petit nombre où les stries commençaient déjà à être reconnaissables et se dirigeaient de la périphérie du callus vers son plan médian (Pl. XI, fig. 3).

Jusqu'au 20 avril, la structure des callus a changé plus considérablement encore. Les stries sont maintenant remplacées par des canaux qui percent le callus en travers et ne renferment aucune substance organisée (Pl. XI, fig. 5). Les contours extérieurs du callus ainsi perforé, sont assez irréguliers, comme s'ils étaient rongés; il paraît donc que la substance du callus a non seulement été dissoute dans les canaux, mais aussi un peu désorganisée sur toute la surface extérieure.

Le 26 avril, la plupart des tubes possédaient des cribles dont les canaux étaient encore vides; mais à côté de ceux-ci, il y en avait d'autres dont les cribles avaient déjà été injectés par la substance muqueuse protéique rétablissant la communication du contenu des éléments voisins (Pl. XI, fig. 6). C'est donc à cette date que les tubes de la vigne commencent à échanger définitivement leur état hivernal contre un état qui ne diffère pas essentiellement de l'état estival.

En comparant, le 26 avril, deux cribles perforés, dont l'un aurait des canaux vides encore, et l'autre des canaux injectés de substance muqueuse protéique (Pl. XI, fig. 5, 6), on reconnaîtra aisément que l'épaisseur du premier dépasse de beaucoup l'épaisseur du second. Cette différence résulte évidemment de ce que la substance calleuse a diminué, ou plutôt qu'elle s'est solidifiée en perdant une certaine quantité de l'eau dont elle était imbibée en hiver. Mais le crible est encore à ce moment beaucoup plus épais qu'en été; il faut donc que la substance calleuse se condense et se contracte encore, pour rendre au crible son aspect estival. Cela ne tarde pas à arriver; au mois de juin, le crible d'un tube bisannuel (Pl. XI, fig. 2) ne diffère plus en rien du crible d'un tube tout récemment formé.

D'après ce que nous venons d'exposer, l'influence des saisons de l'année sur les cribles des tubes actifs est très manifeste. Il en est tout autrement du contenu de ces tubes qui ne souffre aucun changement sensible, quantitatif ou qualitatif, depuis l'évolution du tube jusqu'à l'automne de l'année suivante.

Abordons enfin la dernière question qui nous occupait dans les tubes de la vigne — la question de leur état passif et de leur sort.

Nous avons déjà mentionné que la vigne rejette chaque automne une partie de son écorce en forme de rhytidome circulaire. Dans ce rhytidome, composé de zones libériennes bisannuelles, les tubes cribreux ont été atrophiés après avoir adopté l'état passif; leurs cribles sont totalement dépourvus d'enveloppe calleuse, et le contenu desséché ne renferme plus de fécule. Evidemment ces tubes devaient passer par toute une série de transformations lorsqu'ils ont changé leur état actif en état passif, avant d'être incorporés au rhytidome. Il en est de même dans les zones

libériennes qui sont conservées vivantes pour la troisième année; leurs tubes se trouvent être passifs lorsqu'on les examine dans l'hiver qui est le deuxième depuis leur naissance, ou plus tard encore, au printemps et pendant l'été de l'année suivante. Tout cela nous prouve que pendant l'automne de la deuxième année, les tubes de la vigne cessent d'être actifs et passent par l'état transitoire pour devenir bientôt totalement passifs.

Cette déduction n'a pu être confirmée avec la précision nécessaire, car nous avons négligé de récolter les tiges de la vigne des mois de septembre et octobre. Cependant un examen des branches provenant du mois d'août nous apporte déjà des preuves suffisantes pour notre déduction.

A cette époque, la plupart des zones libériennes bisannuelles ne contiennent, il est vrai, que des tubes qui ont très peu changé; mais dans la plus ancienne des zones bisannuelles, qui touche par conséquent à une zone de l'avant-dernière année, les tubes cribreux ont déjà subi des modifications très essentielles. Les uns ont perdu le protoplasma et l'amidon et ne contiennent plus qu'une certaine quantité de substance muqueuse; leurs cribles se sont fermés, en attendant, par des callus massifs (Pl. XI, fig. 7). Les autres sont encore plus avancés et plus rapprochés de l'état passif, car les callus ont commencé à se dissoudre; comme dans le pin et le tilleul, les callus se dissolvent d'un côté de la cloison terminale bien plus tôt que de l'autre, car l'impulsion de ce phénomène part du centre des éléments et non des cribles eux-mêmes (Pl. XI, fig. 8). Tout cela semble suffisamment prouver qu'en automne, à la fin de la deuxième année de leur existence, les tubes cribreux perdent la plupart de leur contenu, ferment leurs cribles pour peu de temps et les ouvrent ensuite pour toujours, par la dissolution totale

de la substance calleuse. Quelques-uns de ces tubes, devenus passifs avant l'hiver, se retrouveront dans le rhytidome ; les autres, au contraire, seront conservés auprès de l'écorce vivante pour toute une année encore.

Les tubes passifs de la vigne présentent quelques anomalies que nous n'avons vues dans aucune autre plante phanérogame. Ils ne contiennent plus ni le protoplasma ni l'amidon qu'on y trouvait à l'époque active ; mais la substance muqueuse y est encore conservée (Pl. XI, fig. 7), ce qui n'a jamais eu lieu dans les tubes passifs du tilleul ou de l'*Aristolochia*. Les coupes transversales des zones libériennes bisannuelles (Pl. XI, fig. 40), permettent de reconnaître ce contenu des tubes passifs et nous apprennent en outre que ces tubes sont tantôt presque totalement comprimés par les cellules parenchymatiques voisines, tantôt qu'ils souffrent bien peu de leur pression. Cette différence apparente ne peut être expliquée que par l'analyse des coupes longitudinales, qui nous révèle une chose très anormale, c'est-à-dire la présence des *thylles* dans les tubes passifs (Pl. XI, fig. 9).

Ces thylles sont produits par les cellules parenchymatiques voisines, comme cela a lieu pour les thylles vasculaires qui ont été les seuls connus jusqu'à présent. Leur membrane est la continuation immédiate de la membrane des cellules-mères, mais elle est de beaucoup plus mince et indique que les thylles ne sont autre chose que des excroissances latérales des cellules parenchymatiques. En effet, aucune cloison n'apparaît dans l'étranglement qui réunit le thylle à la cellule-mère et ne vient séparer leur contenu, où le nucléus commun est ordinairement facile à apercevoir. Le développement de ces thylles commence d'assez bonne heure ; on les voit se former dans les tubes à l'époque transitoire, lorsque les callus sont prêts à se

dissoudre ou lorsqu'ils sont déjà plus ou moins désorganisés (Pl. XI, fig. 7, 8).

Dans les tubes passifs, les thylls sont déjà formés, et tantôt si nombreux qu'ils se touchent l'un l'autre pour former toute une série de cellules cylindroïdes dans l'intérieur de l'élément; tantôt ils sont moins abondants et séparés dans ce cas par des espaces plus ou moins considérables, remplis de substance muqueuse (Pl. XI, fig. 9). Si la coupe transversale passe par un thyll, le tube semblera totalement comprimé; si au contraire elle passe par l'interstice de deux thylls, le tube paraîtra rempli de mucus et sa forme ne sera que peu changée par la pression des cellules voisines (Pl. XI, fig. 10).

La formation des thylls dans les tubes passifs de la vigne fournit une nouvelle preuve de l'homologie morphologique des tubes cribreux avec les vaisseaux. La vigne nous en a donné encore une deuxième, c'est la présence des vaisseaux et des tubes cribreux dans les rayons médullaires du bois et de l'écorce. Les tubes cribreux des rayons de l'écorce ont été découverts et décrits par M. Wilhelm (1), quant aux vaisseaux des rayons du bois, il paraît qu'ils n'ont pas été reconnus jusqu'à présent. Nous ne pouvons cependant entrer dans les détails de leur structure et de leur trajet; nous indiquerons seulement qu'ils sont solitaires, se composent d'éléments très courts, traversent les rayons médullaires en sens plus ou moins horizontal et ressemblent aux tubes cribreux à tous ces égards.

Autres Dicotylédones.

En étudiant les tubes cribreux des plantes qui n'étaient pas l'objet spécial de nos recherches, nous avons porté

(1) l. c. pag. 3, 30.

notre attention sur le développement et la forme des éléments de ce tissu, et tâché de reconnaître l'influence que pourraient exercer les saisons de l'année. Maintenant il nous faut comparer toutes ces observations aux faits démontrés par l'étude des tubes de l'*Aristolochia*, du tilleul et de la vigne, et grouper ainsi les connaissances disparates autour des points les plus lucides.

A l'exemple de ses prédécesseurs, M. de Bary (1) distingue deux formes essentielles des tubes cribreux, dont l'une est représentée par les tubes du *Cucurbita*, et l'autre par ceux de la vigne. Entre ces deux formes nous avons reconnu des transitions notables. Ainsi, les tubes du Hêtre (*Fagus sylvatica*) et du Rosier (*Rosa canina*) s'écartent du type représenté par le potiron, en ce que les cloisons terminales des tubes y sont inclinées et allongées et encadrent un crible central, quelquefois même deux cribles situés l'un au-dessus de l'autre.

Les tubes du *Tecoma radicans* et du *T. jasminoides*, appartenant au type de la vigne et du tilleul, contiennent quelquefois un seul crible dans leurs cloisons terminales, tandis que le nombre normal y est de deux à quatre. Toutefois il ne faut pas confondre les cloisons terminales encadrant un crible unique avec les cloisons totalement transformées en un crible horizontal ou un peu oblique; ce dernier cas se rencontre dans le *Tecoma jasminoides* et provient de ce que, comme dans la vigne et le tilleul, la cellule cambiale se coupe en deux ou quatre cellules superposées, et engendre ainsi ce nombre d'éléments du tube cribreux.

En ce qui concerne la forme générale des tubes cribreux, nous pouvons encore citer les tubes du *Nuphar*

(1) DE BARY, l. c. pag. 180.

luteum qui appartiennent au type du Potiron. Nous n'avons vu nulle part de perforations aussi minimes et en même temps aussi nombreuses que dans les cribles de cette plante.

Dans les Dicotylédones, les tubes cribreux sont engendrés par les cellules cambiales de deux manières différentes qui influent sur la disposition des tissus dans l'écorce secondaire.

Le premier type consiste en ce que la cellule cambiale procède immédiatement à la formation d'un élément du tube et de ses cellules-compagnes (*Geleitzellen*), et se coupe à cette fin en sens plus ou moins radial (Pl. X, fig. 9). Il en résulte que les cellules-compagnes sont latérales par rapport aux tubes cribreux et ne les empêchent pas de se toucher par les cloisons tangentielles et de se réunir en séries radiales; elles mettront plutôt un obstacle à la disposition des tubes en assises concentriques, et à leur contact par l'intermédiaire des cloisons radiales. C'est d'après ce type que se développent les tubes des plantes suivantes: *Tilia parvifolia*, *Vitis vinifera* (1), *Tecoma radicans*, *T. jasminoides*, *Bignonia echinata*, *Carica Papaya*, *Vasconcella hastæfolia*, *Ricinus communis*, *Fagus sylvatica*, etc.

Le deuxième type consiste en ce que la cellule cambiale se divise premièrement en sens tangentiel et engendre deux cellules inégales: l'une, intérieure par rapport au plan radial de la tige, plus mince, et l'autre, extérieure, plus volumineuse (Pl. IX, fig. 4). La cellule intérieure se coupe ensuite en sens transversal et produit toute une série de cellules parenchymatiques, tandis que la cellule extérieure a une destination toute différente et se transforme tantôt im-

(1) *Comparer* WILHELM, l. c. pag. 3, 15.

médiatement en un élément de tube cribreux, comme cela a lieu dans l'*Aristolochia Siphon*, et tantôt elle forme, à côté de lui, encore une ou deux cellules-compagnes, assez petites généralement et, par conséquent, n'ayant pas d'influence sur la disposition des tubes dans l'écorce. Il résulte de ce mode d'évolution que les tubes cribreux ne peuvent se toucher par leurs parois tangentielles et former des séries radiales ininterrompues, mais en revanche ils peuvent se réunir en assises concentriques, plus ou moins régulières, comme cela se voit dans le *Pyrus communis* par exemple. Cependant, il faut avouer que la division tangentielle peut manquer dans les cellules cambiales, ce qui fait que deux ou trois tubes se suivront en sens radial, comme cela arrive souvent dans le *Pyrus communis*. Toutefois ce type a été reconnu dans les tubes des espèces suivantes : *Aristolochia Siphon*, *A. Clematitis*, *Pyrus communis*, *Populus macrophylla*, *Clematis Viti-cella*, etc.

Les cellules-compagnes se développent, ainsi que les éléments des tubes cribreux, aux dépens des cellules cambiales (1) et peuvent faire défaut dans certaines plantes (*Aristolochia*). Elles se laissent aisément reconnaître dans les coupes transversales de l'écorce, lorsque leur longueur égale la longueur des éléments du tube (*Tilia parvifolia*, *Tecoma jasminoides*), et bien plus difficilement si elles sont plus courtes (*Vitis vinifera*, *Cucurbita Pepo*). Une fois ébauchées, les cellules-compagnes ne se divisent plus ordinairement dans aucune direction (*Tilia parvifolia*, *Tecoma jasminoides*, *Vitis vinifera*); quelquefois cependant elles se coupent une ou

(1) C. NÆGELI, *Siebröhren von Cucurbita. Sitzungsberichte d. Münchener Akad. Feb. 1861*, pag. 214; et WILHELM, l. c. pag. 15.

plusieurs fois en sens transversal (*Cucurbita Pepo*, *Lagenaria vulgaris*) (1).

La vie des tubes cribreux peut être divisée, comme dans les Monocotylédones en trois époques essentielles, savoir les époques *évolutive*, *active* et *passive*, que nous n'avons plus besoin de caractériser. A ces trois époques il faudrait encore ajouter une *période transitoire*, pendant laquelle les tubes cribreux perdent leur contenu, leurs cribles se fermant par des callus qui se détruisent peu à peu; cette période sert d'introduction à l'époque passive, comme l'époque évolutive à l'époque active.

Ces époques de la vie des tubes cribreux sont, dans l'*Aristolochia Siphon* et le *Tilia parvifolia*, absolument indépendantes des saisons de l'année; la saison n'y exerce même pas d'influence notable sur les tubes actifs. Il en est de même pour les tubes actifs du *Fagus sylvatica* et du *Rosa canina*; ils ont des cribles ouverts en hiver comme en été. L'époque active dure, dans le Rosier, deux ans tout au moins; dans le Hêtre elle paraît être bien plus longue et dure une dizaine d'années peut-être. La période transitoire survient sans aucune influence de la saison; elle dépend uniquement de l'âge des tubes cribreux et amène bientôt l'état passif, comme cela a été démontré pour le *Tilia* et l'*Aristolochia*.

Dans le Poirier, les époques de la vie des tubes cribreux sont, au contraire, en relation intime avec les saisons de l'année. L'écorce du poirier produit chaque année une seule zone libérienne; cette zone est composée de deux couches, l'une sclérenchymatique, fibreuse, et l'autre parenchymatique, contenant les tubes cribreux (2). En

(1) WILHELM, l. c. pag. 93, 101.

(2) H. V. MOHL. *Einige Andeutungen über d. Bau des Barles*. Bot. Zeitung, 1855, pag. 880.

été, la zone récemment formée est la seule qui possède des tubes actifs; dans les zones plus âgées, les tubes sont tous passifs. En hiver, dans la zone récente, les tubes ont un contenu appauvri, et leurs cribles sont fermés par des callus. En comparant ces deux observations, il faut en conclure que les tubes du Poirier sont actifs seulement pendant la première année de leur existence, qu'en automne ils passent à l'état transitoire, et deviennent enfin passifs au printemps de l'année suivante.

Dans les tubes cribreux de la vigne, l'état actif persiste plus longtemps que dans ceux du poirier. Pendant l'automne de la deuxième année, les tubes de la vigne passent à l'état transitoire et finissent par gagner l'état passif encore avant l'hiver suivant. Mais ce n'est pas là le seul effet de l'influence des saisons, il y en a un autre encore et très palpable. Les tubes actifs de la vigne se ferment en automne et se réouvrent au printemps, sans éprouver aucun changement dans leur contenu; les cribles y sont les seules parties qui subissent l'influence de la saison. Il faut bien se garder de confondre l'état hivernal des tubes actifs, avec leur état transitoire; dans les deux cas, les cribles sont fermés par des callus, mais le contenu des éléments et la manière dont se rétablit leur communication, sont totalement différents.

Il paraît que dans bon nombre de plantes arborescentes de notre climat, les tubes cribreux subissent l'influence des saisons de l'année et suivent en cela l'exemple de la vigne ou du poirier, savoir : les *Populus macrophylla*, *Juglans regia*, *Tecoma radicans*, etc. Examinée en hiver, l'écorce de ces plantes ne contient dans les zones extérieures que des tubes passifs; dans les zones intérieures (dans le voisinage du cambium) les tubes sont au contraire fermés par des callus, mais sont-ce là des tubes actifs fermés pour l'hiver ou des tubes transitoires, voilà

ce que nous n'avons pu résoudre d'une manière positive, ne possédant pas des matériaux récoltés à diverses époques de l'année. Il se peut donc que les tubes cribreux du peuplier et du noyer se comportent comme ceux du poirier et ne restent actifs que pendant quelques mois seulement, mais les tubes du *Tecoma* sont si riches en substances protéiques et en fécule pendant l'hiver, qu'on ne peut leur attribuer l'état transitoire; il faut au contraire supposer qu'ils sont encore actifs et rétabliront, au printemps, la communication entre le contenu de leurs éléments. En un mot, les tubes du *Tecoma* conservent, selon toute probabilité, leur état actif pendant plus d'une année et subissent, sous l'influence des saisons de l'année, les mêmes modifications, que nous avons démontrées pour les tubes actifs des *Vitis*, *Typha* et *Phragmites*.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Les recherches portées sur les tubes cribreux des plantes Dicotylédones nous ont fourni ce résultat essentiel que les éléments du tissu en question ressemblent à tous égards à ceux des Monocotylédones. Ils ne sont jamais le produit immédiat des cellules cambiales, comme nous l'avons vu dans les Gymnospermes; ils n'en dérivent que d'une manière indirecte, exactement comme dans les Monocotylédones. A cette fin, la cellule cambiale se coupe en sens longitudinal et engendre, non-seulement un élément du tube cribreux, mais aussi un ou plusieurs éléments parenchymatiques, tels que parenchyme libérien, cambi-forme, ou cellules-compagnes (*Geleitzellen*). Dans des cas exceptionnels, elle peut aussi se couper d'abord en sens transversal en deux ou quatre cellules superposées, et engendrer de cette manière le même nombre d'éléments du tube cribreux, plus courts qu'à l'ordinaire.

Pendant l'époque *évolutive* du tube, le nucléus disparaît de ses éléments et les cribles se développent absolument comme dans le *Phragmites*. La membrane du crible futur se couvre de mamelons calleux, symétriques sur les deux faces; ces mamelons se gonflent ensuite et se soudent en un callus, à l'intérieur duquel on retrouve la membrane primaire en forme d'un réseau délicat, constitué de cellulose. Bientôt après, le protoplasma touchant au callus, vient le percer dans les points qui correspondent aux centres des mailles du réseau cellulosique intérieur, et communiquer avec le protoplasma de l'élément voisin.

L'époque *active* des tubes commence au moment de la perforation de leurs cribles et dure quelques mois ou quelques années; elle n'a pas besoin d'être aussi illimitée que dans les Monocotylédones, car les tubes oblitérés sont remplacés par des tubes nouveaux, engendrés par l'activité du cambium. A cette époque, les éléments des tubes contiennent une couche pariétale de protoplasma et souvent aussi une substance muqueuse, protéique, quelquefois même des granules d'amidon. Les cribles sont constitués de deux parties, d'un réseau de cellulose et d'une enveloppe recouvrant ce réseau et composée de substance calleuse; ils sont tantôt ouverts à toutes les saisons de l'année, tantôt ils se ferment en automne et se réouvrent au printemps.

L'époque *transitoire* sert d'intermédiaire entre les époques active et passive; sa durée est généralement courte. Elle consiste en ce que les éléments des tubes cribreux perdent peu à peu les substances organisées contenues dans leur intérieur et ferment leurs cribles pour les réouvrir plus ou moins vite. Cependant, la réouverture des cribles ne s'opère point par la contraction de leur enve-

loppe calleuse, mais bien par la dissolution totale du callus et par la réduction du crible à son squelette, au réseau cellulosique.

Pendant l'époque *passive*, les éléments des tubes ne contiennent aucune substance organisée, mais seulement un liquide aqueux; la vigne fait une exception à cet égard, car les tubes passifs de cette plante renferment une substance muqueuse. Les tubes passifs ne peuvent donc en général servir à autre chose qu'à faire circuler l'eau d'un élément à l'autre, à travers les cribles dépourvus d'enveloppe calleuse et par conséquent ouverts à tout jamais. Dans beaucoup de plantes, les tubes passifs sont bientôt rejetés, comme les autres tissus de l'écorce, avec le rhytidome (*Vitis*, *Clematis*); dans d'autres, ils sont comprimés par les tissus environnants (*Aristolochia*, *Fagus*), ou conservés sans perdre leur forme durant des années bien longues (*Tilia*, *Populus*, etc).

RÉCAPITULATION.

Après avoir donné un aperçu de la structure et du développement des tubes cribreux dans toutes les classes des plantes vasculaires, nous croyons la première partie de notre travail achevée. Elle nous a occupé pendant trois ans de suite et nous a fourni les bases sur lesquelles reposeront ensuite les études sur la fonction de ce tissu. Nous connaissons maintenant, plus précisément qu'autrefois, la structure, le développement, la vie et le sort des éléments qui constituent les tubes cribreux; nous savons en outre que l'organisation de ce tissu n'est guère la même dans toutes les plantes vasculaires, mais qu'elle varie selon le rang qu'occupe la plante donnée dans le système naturel des végétaux.

Nous ne voulons pas faire ici un résumé des faits acquis

par nos recherches ou énoncer des suppositions sur le rôle physiologique des tubes cribreux ; nous nous proposons seulement de comparer l'organisation de ce tissu dans les diverses classes des plantes vasculaires et d'en rappeler les caractères généraux et les différences essentielles.

Les éléments des tubes cribreux ont toujours la forme de prismes plus ou moins allongés et coupés dans le sens transversal ou oblique. Leurs parois ne sont jamais lignifiées et se composent de cellulose pure ; elles contiennent toujours des pores plus ou moins nombreux qui conservent leur structure à toutes les époques de la vie (Archégoniées vasculaires), ou qui se perforent bientôt et se changent ainsi en vrais cribles (Phanérogames). Le contenu des éléments développés est tantôt nul (Gymnospermes), tantôt composé d'une couche pariétale de protoplasma granuleux (Archégoniées vasculaires, Angiospermes) ; le nucléus cellulaire y fait toujours défaut.

Tels sont les caractères généraux des éléments de notre tissu.

Voyons maintenant les différences qui résultent du rang occupé par la plante dans le système du règne végétal.

Dans les *Archégoniées vasculaires* qui occupent le bas de l'échelle des plantes vasculaires, les éléments des tubes cribreux ne s'éloignent pas trop des éléments du tissu parenchymateux. Ils sont dépourvus de nucléus et contiennent des globules protéiques, adhérents au protoplasma pariétal et rassemblés au fond des pores. Leurs parois, latérales et terminales, sont munies de pores plus ou moins nombreux. La membrane de ces pores n'est jamais perforée et met un obstacle à la communication du contenu des éléments voisins ; généralement homo-

gène et composée de cellulose seulement, elle est quelquefois percée de cylindres calleux (*Pteris aquilina*). Les saisons de l'année n'exercent aucune influence sur les tubes cribreux qui se conservent dans le même état pendant toute leur durée.

Dans les *Gymnospermes*, la vie des tubes cribreux peut être divisée en deux époques : évolutive et passive. Pendant la première, les pores situés dans les parois du jeune tube, produisent de la substance calleuse et se transforment en cribles recouverts et fermés par des callus ; les éléments des tubes contiennent, à cette époque, du protoplasma pariétal et rappellent en cela les tubes des Archégoniées vasculaires. Pendant la deuxième époque, les tubes sont totalement dépourvus de protoplasma et par conséquent inertes ; mais en revanche il y a communication immédiate entre l'intérieur des éléments voisins, parce que les cribles perdent leurs callus au moment où l'époque évolutive touche à sa fin.

Dans les *Dicotylédonées*, ces choses sont encore plus compliquées, car la vie des tubes cribreux y peut être divisée en quatre époques : *évolutive, active, transitoire* et *passive*. Pendant la première époque qui sert d'introduction à la deuxième, la cellule cambiale ne se transforme pas immédiatement en un élément du tube, comme cela a lieu dans les gymnospermes, mais elle se coupe toujours en sens longitudinal et produit d'un côté un élément du tube, et de l'autre une cellule-mère du parenchyme libérien, ou des cellules-compagnes au nombre de deux pour la plupart. Dans ces éléments ainsi ébauchés, les pores des parois, ou les cloisons horizontales en entier, se recouvrent de substance calleuse, se perforent et deviennent de vrais cribles constitués d'un réseau délicat de cellulose et d'une enveloppe calleuse. Dès ce moment,

les tubes sont entrés dans l'époque active, caractérisée par la structure des cribles et par la communication du contenu protoplasmique des éléments voisins ; cette époque dure quelques mois ou quelques années de suite. Il est des tubes qui, durant cette période, ne subissent pas l'influence des saisons de l'année (*Aristolochia Siphon*, *Tilia*, *Rosa*, *Fagus*) ; d'autres en souffrent d'une manière très notable (*Vitis*, *Tecoma*) : dans ce dernier cas, leurs cribles se ferment avant l'hiver et se réouvrent au printemps, parce que la substance calleuse qui le revêt se gonfle en automne et se contracte au printemps. Pendant toute l'époque active, les tubes contiennent du protoplasma, une quantité plus ou moins considérable de substance muqueuse protéique (*Tilia*, *Vitis*, *Fagus*, etc.) et quelquefois de la fécule (*Vitis*, *Tecoma*, *Fagus*).

L'époque transitoire sert d'introduction à l'époque passive et généralement ne dure que peu. Elle est tantôt indépendante des saisons de l'année ; tantôt elle commence en automne (*Vitis*, *Pyrus*). Elle consiste en ce que les éléments des tubes perdent peu à peu leur contenu ; à ce moment, leurs cribles se ferment par des callus et se réouvrent ensuite par la dissolution complète de la substance calleuse. Dès ce moment, les tubes sont entrés dans l'époque passive ; ils sont totalement inertes, dépourvus de matières organisées. La saison de l'année ne peut y exercer aucune influence, car leurs cribles sont alors totalement privés d'enveloppe calleuse et réduits au réseau délicat constitué de cellulose.

Dans les *Monocotylédones*, les tubes cribreux se développent et se comportent absolument comme dans les *Dicotylédones* ; leur vie pourrait être divisée en quatre époques aussi. Mais, dans les *Monocotylédones*, les faisceaux libéro-ligneux sont fermés et ne possèdent pas de

zone cambiale, qui aurait pu produire des tubes nouveaux en remplacement des tubes devenus passifs. Pour cette raison l'époque active doit durer, dans les Monocotylédones comme dans les Archégoniées vasculaires, tout aussi longtemps que l'exige la vie de l'organe contenant les tubes cribreux. Et en effet, l'époque passive ne se manifeste que dans des rhizomes très vieux qui vont probablement mourir bientôt (*Phragmites*). Dans les plantes de notre climat, les tubes actifs possèdent, comme ceux du *Vitis*, la faculté de fermer leurs cribles en automne et de les réouvrir au printemps. Les éléments des tubes actifs sont dépourvus d'amidon et de substance muqueuse et ne contiennent, dans leur protoplasma pariétal, que des globules protéiques, qui paraissent se dissoudre au printemps et contribuer à la densité et à la réfringence de leur protoplasma.

En définitif, la méthode comparée que nous avons suivie dans notre mémoire, nous a appris que les tubes cribreux n'ont pas la même organisation dans toutes les plantes vasculaires, mais que leur organisation devient de plus en plus compliquée, de plus en plus caractéristique et de mieux en mieux adaptée à un rôle physiologique qui est encore une énigme, à mesure que la plante dont ils sont l'attribut, occupe un rang plus distingué dans l'échelle du règne végétal.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Toutes les figures ont été copiées d'après nature à l'aide d'une chambre claire. Les préparations figurées ont été généralement exécutées d'après des matériaux conservés dans l'alcool.

PLANCHE IV.

Pteris aquilina.

FIG. 1. Paroi latérale d'un tube cribreux, vue par la surface; elle est munie de pores espacés qui contiennent des anneaux réfringents. Grossissement 1163 diamètres.

FIG. 2. Coupe longitudinale d'une paroi semblable. La membrane des pores contient des globules réfringents qui ne sont autre chose que les coupes des anneaux de la figure précédente. Les granules protéiques sont accumulés au fond des pores et adhèrent à la couche très mince du protoplasma pariétal. Gr. 1163.

FIG. 3. Coupe longitudinale d'une paroi semblable contenant un pore de la structure indiquée. Gr. 1163.

FIG. 3, a. La même préparation traitée par le chlorure de zinc iodé. La particule de la membrane du pore, limitée par les deux globules brillants, est colorée en brun; elle est donc composée de substance calleuse.

FIG. 4. Paroi latérale d'un tube cribreux, vue par la surface. Dans la membrane des deux pores, on reconnaît les anneaux réfringents; quelques granules protéiques adhèrent à la membrane des pores. Gr. 1163.

FIG. 4, a. La même préparation traitée par le chlorure de zinc iodé. La membrane générale du tube est colorée en bleu. Dans les pores, les particules circonscrites par les anneaux réfringents sont devenues brunes, tandis que le reste de la membrane des pores est presque incolore.

FIG. 5. Coupe transversale de deux tubes cribreux. La membrane qui les sépare forme un des gros pores de la cloison terminale; elle est très mince et se compose de particules dont les unes sont plus luisantes et constituées de cellulose, les autres moins luisantes et constituées de substance calleuse. Gr. 1163.

FIG. 6. Tube cribreux isolé par le procédé de macération.

Sommet de la cloison terminale où les pores sont disposés en réseau et possèdent la structure indiquée par la figure précédente. Gr. 400.

FIG. 7. Partie d'une cloison terminale, obtenue dans une section longitudinale du faisceau libéro-ligneux. Gr. 400.

FIG. 8. Tube isolé, le même que celui de la figure 6. Les parois latérales sont en partie couvertes de pores; les côtes de ces parois ont disparu par suite du procédé de macération. Gr. 400.

FIG. 9. Paroi latérale d'un tube vue par la surface; elle est munie de pores aussi larges et aussi rapprochés que cela a lieu dans la cloison terminale. Gr. 300.

Osmunda regalis.

FIG. 10. Partie moyenne d'un tube cribreux coupé en deux moitiés. Les parois latérales sont munies de pores auprès desquels se trouvent les granules protéiques. Gr. 625.

FIG. 11. Coupe longitudinale d'une paroi latérale d'un tube. La membrane des pores n'est pas lisse, mais un peu renflée de place en place. Les granules protéiques sont accumulés auprès des pores. Gr. 1165.

Equisetum Telmateja.

FIG. 12. Coupe longitudinale d'un tube cribreux. Les globules protéiques sont accumulés auprès de la cloison transversale. Gr. 800.

FIG. 13. Cloison transversale, fortement inclinée et s'insérant sur la paroi latérale. Coupe très mince permettant de reconnaître la structure intime de la paroi et de ses pores. Les globules protéiques n'ont été conservés, dans cette préparation, que d'un côté de la cloison terminale. Gr. 1165.

FIG. 14. Coupe longitudinale d'une paroi latérale du tube. Gr. 1165.

FIG. 15. Partie moyenne d'un tube coupé en deux moitiés. Les globules protéiques forment des amas qui recouvrent les pores et masquent plus ou moins leur présence. Gr. 800.

Lycopodium annotinum.

FIG. 16. Partie moyenne d'un tube coupé en deux moitiés. Les pores des parois latérales sont disposés en groupes plus ou moins distincts. Gr. 1165.

PLANCHE V.

Salvinia natans.

FIG. 1. Coupe transversale du faisceau axile ; on y reconnaît aisément la disposition des tissus. Les cellules du parenchyme contiennent du protoplasma pariétal et les tubes des globules brillants. On a donné des contours doubles aux trachéides pour les rendre ainsi plus facilement reconnaissables. Gr. 625.

FIG. 2. Tube cribreux avec sa cloison terminale oblique, à laquelle adhèrent les globules protéiques. A côté, une cellule parenchymatique. Préparation prise d'un tissu macéré. Gr. 1165.

FIG. 3. Coupe optique de la paroi latérale d'un tube. Les globules protéiques sont rassemblés au fond des pores. Préparation prise d'un tissu macéré. Gr. 1165.

Selaginella Martensii.

FIG. 4. Petite portion d'une coupe transversale du faisceau axile ; elle a été prise sur le côté latéral de la lame vasculaire. A gauche, les trachéides ; vient ensuite le parenchyme périvasculaire ; plus loin on distingue deux couches de tubes cribreux ; enfin, à droite, il y a deux couches parenchymatiques formant la gaine du faisceau et touchant au méat aérien circulaire. Les cellules de la gaine contiennent des grains de chlorophylle. Parmi les tubes on reconnaît trois cellules elliptiques dont la signification est douteuse (protophloème ?) Gr. 320.

FIG. 5. Coupe longitudinale d'un tube cribreux. La cloison terminale est plus riche en pores que les parois latérales. Gr. 1165.

Marsilea Drummondii.

FIG. 6. Partie médiane d'un tube étroit coupé en deux moitiés. Les globules protéiques adhèrent aux parois et sont le plus nombreux au fond des pores. Gr. 800.

FIG. 7. Partie d'une cloison terminale, vue par la surface. Pores formant un réseau, comme dans le *Pteris*. Gr. 800.

FIG. 8. Coupe longitudinale d'un tube. La cloison terminale oblique est creusée de pores profonds et insérée sur la paroi latérale qui sépare l'intérieur du tube d'avec l'intérieur d'une cellule parenchymatique. Gr. 1165.

Isoëtes Durieui.

FIG. 9. Coupe transversale du faisceau d'une jeune feuille. Les canaux aërifères, indiqués par des contours doubles, sont totalement développés. Dans un des trois canaux internes, provenant de la destruction des trachéides primaires, on voit le reste d'une spire ou d'un anneau. Les trachéides postérieures ne sont pas encore développées. La membrane des éléments libériens a déjà commencé à se rendre plus épaisse, excepté dans les cellules, désignées par le contenu protoplasmatique, qui se distingueront toujours par la ténuité de la membrane. Gr. 280.

FIG. 10. Coupe transversale du faisceau d'une feuille adulte. Les trachéides de formation postérieure occupent la base du trapèze. Les cellules entourant les trois trachéides primaires ont déjà acquis toutes les qualités de cellules endodermiques. Les éléments libériens ont tous des parois très épaisses, sauf les éléments extérieurs dans chacun des deux groupes. Les canaux aërifères sont désignés par des contours doubles. Gr. 280.

FIG. 11. Coupe longitudinale d'un des éléments libériens. Les globules protéiques se trouvent auprès des parois latérales, ainsi qu'auprès de la cloison transversale. Gr. 1163.

PLANCHE VI.

Pinus sylvestris.

FIG. 1. Paroi radiale d'une cellule récemment produite par l'activité du cambium et allant se transformer en tube cribreux. Coupe tangentielle. Gr. 1163.

FIG. 2. Deux tubes très jeunes, coupés en sens transversal. Les parois radiales du côté gauche sont minces, parce que la section a passé par leurs pores. Gr. 1163.

FIG. 3. Cloison terminale d'un tube très jeune. La membrane des pores est constituée de particules, les unes plus, les autres moins réfringentes. Coupe tangentielle. Gr. 1163.

FIG. 4. Deux jeunes tubes séparés par un crible futur. Coupe transversale colorée par le chlorure de zinc iodé. Le crible est recouvert des deux côtés par des mamelons symétriques, colorés en brun; la membrane normale est colorée en bleu. Gr. 1163.

FIG. 5. Cloison terminale d'un jeune tube du *Pinus Laricio*.

Les cribles futurs sont constitués de cylindres calleux reliés par de minces interstices composés de cellulose ; en outre, chaque cylindre calleux contient encore un granule de cellulose. Coupe tangentielle. Gr. 1163.

FIG. 6. Paroi radiale d'un jeune tube, vue par la surface. Le crible futur est composé de cylindres calleux remplissant les mailles d'un réseau cellulosique. Coupe radiale. Gr. 1165.

FIG. 7. Cloison terminale d'un jeune tube. Les cribles futurs sont composés d'un réseau cellulosique très mince et de cylindres calleux ayant la forme d'un biscuit et bouchant les mailles du réseau. Coupe tangentielle. Gr. 1163.

FIG. 8. Cloison radiale d'un tube un peu plus avancé. Les cylindres calleux se sont soudés d'un côté du réseau cellulosique, tandis que de l'autre ils sont encore distincts. Coupe tangentielle. Gr. 1163.

FIG. 9. Cloison terminale d'un tube s'insérant sur la paroi radiale. Les pores de la cloison terminale sont remplis de callus verruqueux au milieu desquels on voit toujours le réseau cellulosique ; dans le pore de la paroi radiale, le callus est totalement lisse et arrondi. Coupe tangentielle. Gr. 1165.

FIG. 10. Cloison terminale dont les cribles sont à l'état transitoire. Toutes les moitiés droites des callus sont totalement dissoutes, tandis que les gauches sont encore intactes et touchent au protoplasma pariétal, conservé dans le tube de la gauche. Coupe tangentielle. Gr. 1163.

FIG. 11. Cloison terminale dont les cribles se trouvent dans l'état de la figure précédente. Les moitiés gauches des callus ont acquis une apparence striée; les moitiés droites sont dissoutes et à leur place on voit encore quelques vestiges de protoplasma pariétal. Coupe tangentielle. Gr. 1165.

FIG. 12. Cloison radiale dont les cribles sont dans l'état précédent. Les moitiés des callus conservées ont une apparence un peu poreuse. Coupe tangentielle. Gr. 1165.

FIG. 13. Coupe transversale des tubes dont elle a atteint les cribles recouverts de callus. A gauche, les callus sont moins volumineux et développés, parce que le cambium se trouvait de ce côté de la préparation. Gr. 1165.

FIG. 14. Coupe transversale de quatre tubes totalement passifs et un peu comprimés dans le sens radial. La coupe a passé par deux cribles entièrement débarrassés de callus. Gr. 1165.

FIG. 15. Paroi radiale contenant deux cribles totalement dépourvus de callus. Coupe radiale. Gr. 1165.

FIG. 16. Cloison terminale d'un tube entièrement développé et passif. Coupe tangentielle. Gr. 1165.

FIG. 17. Tube cribreux isolé par le procédé de macération. Les cribles y abondent dans les deux bouts et sont assez rares dans la partie médiane. Gr. 160.

Abies pectinata.

FIG. 28. Cloison terminale d'un tube adulte et passif. Coupe tangentielle. Gr. 1165.

PLANCHE VII.

Phragmites communis.

FIG. 1. Coupe transversale d'un faisceau libéro-ligneux, prise d'un très jeune entrenœud. En haut, on reconnaît un groupe de cellules à membrane assez épaisse : ce sont les tubes cribreux primaires. Vers le centre du faisceau, les cellules procambiales deviennent de plus en plus larges et se divisent chacune en un tube cribreux et une ou deux cellules-mères du cambiforme. Entre les deux gros vaisseaux on distingue deux vaisseaux spiro-annelés totalement développés. Gr. 400.

FIG. 2. Coupe longitudinale d'un tube jeune. La cloison transversale, le crible futur, est encore constituée de cellulose pure et se compose de particules dont les unes sont plus réfringentes et plus épaisses que les autres. Gr. 1165.

FIG. 3. Cloison transversale du tube cribreux, vue par la surface et constituée de cellulose pure. Coupe transversale prise du même entrenœud que la préparation précédente. Gr. 800.

FIG. 4. Petite portion d'un crible futur vu par la surface et traité par le chlorure de zinc iodé. Le réseau était coloré en bleu, et ses mailles remplies de substance calleuse, en brun. Entrenœud un peu plus âgé. Gr. 1165.

FIG. 5. Petite portion d'un crible futur, couvert de mamelons calleux qui se correspondent sur ses deux faces. Coupe longitudinale traitée par le chlorure de zinc iodé. Gr. 1165.

FIG. 6. Préparation prise du même entrenœud et traitée par la potasse caustique. Les mamelons calleux ont été dissous; les portions du crible conservées sont constituées de cellulose. Gr. 1165.

FIG. 7. Coupe longitudinale d'un tube prise dans un entrenœud encore plus âgé. Le jeune crible se compose d'un réseau

cellulosique très délicat et de bouchons calleux qui en bouchent les mailles et atteignent une hauteur assez sensible. Gr. 1163.

FIG. 8. Coupe longitudinale d'un tube encore plus avancé. Les bouchons calleux, outre celui du centre, sont déjà soudés en un callus onduleux sur ses faces. Gr. 1163.

FIG. 9. Coupe longitudinale d'un tube, dont le crible est composé d'un réseau cellulosique et d'un callus homogène et lisse. Gr. 1163.

FIG. 10. Préparation semblable à la précédente. Le callus est devenu plus mince par suite d'une contraction. Gr. 1163.

FIG. 11. Tube cribreux dont le crible vient d'être percé par le protoplasma. Gr. 1163.

FIG. 12. Tube pris d'un rhizome vieux et lignifié, déterré au mois de janvier. Le crible y est encore ouvert dans la partie centrale et déjà fermé sur les bords; le gonflement de l'enveloppe calleuse du crible et la formation du callus s'effectuent ici graduellement et se propagent dans l'ordre centripète. Gr. 800.

FIG. 13. Tube cribreux pris dans le même rhizome et dans le même entrenœud que la figure précédente. Le crible est à l'état hivernal; il est fermé par un callus un peu plus épais sur les bords qu'au centre même. Gr. 800.

PLANCHE VIII.

Phragmites communis.

FIG. 1. Crible constitué d'un réseau cellulosique et de bouchons calleux. La préparation a été prise, le 30 avril, d'un rhizome dont la plupart des tubes possédaient des cribles ouverts par la destruction des callus qui les fermaient en hiver. Gr. 1163.

FIG. 2. Tube cribreux d'un rhizome assez jeune, déterré au mois de février, dont les tubes étaient pour la plupart à l'état indiqué par la figure suivante. La cloison transversale se compose d'un réseau cellulosique et de bouchons calleux qui ont commencé à se souder dans l'ordre centrifuge. Gr. 1163.

FIG. 3. Tube dont le crible transversal et le petit crible latéral sont couverts de callus. Le même entrenœud que dans la figure précédente. Gr. 800.

FIG. 4. Tube cribreux au moment de la dissolution du callus, le 2 du mois d'avril. La moitié supérieure du callus est striée

dans le sens vertical et peu désorganisée encore ; l'inférieure est presque totalement détruite, il n'en reste que deux morceaux, situés auprès des parois latérales. Gr. 800.

FIG. 5. Tube cribreux du même entrenœud que dans la figure précédente, le 2 avril. La couche superficielle d'un des morceaux qui restent de la partie inférieure du callus, est striée comme la partie supérieure. Gr. 1165.

FIG. 6. Tube cribreux dans le même état et à la même époque. Gr. 800.

FIG. 7. Tube cribreux du même entrenœud que dans la figure précédente, pris quelques jours plus tard, le 8 avril. Le callus a été totalement dissous et le contenu des éléments voisins communique à travers le crible. Gr. 880.

FIG. 8. Coupe très mince d'un crible qui fut débarrassé de son callus au commencement du mois d'avril. Même rhizome. Préparation faite le 30 avril. Gr. 1165.

Typha latifolia.

FIG. 9. Tube cribreux à l'état hivernal. Le crible est fermé par un callus homogène et le protoplasma pariétal, contracté par l'alcool, contient des globules protéiques. 3 novembre. Gr. 1165.

FIG. 10. Tube cribreux sortant de l'état hivernal. On reconnaît dans le callus, des stries verticales indiquant les points dans lesquels il sera bientôt perforé. Préparation, faite le 8 avril, d'un rhizome qui était cultivé dans une chambre chauffée depuis le 26 mars. Gr. 1165.

FIG. 11. Tube cribreux venant de sortir de l'état hivernal. Le callus est devenu plus mince à cause de sa contraction; les stries qu'on y voyait dans la figure précédente, sont déjà remplacées par des canaux étroits, remplis de protoplasma et servant à rétablir la communication entre le contenu des éléments voisins. Préparation du même rhizome, faite le 8 avril. Gr. 1165.

FIG. 12. Tube cribreux ayant adopté l'état estival. Le crible est devenu mince à cause de la contraction de son enveloppe calleuse; ses perforations se sont élargies pour la même raison. Le protoplasma dense et réfringent, qui est accumulé au dessus du crible, émet des excroissances qui passent par les mailles du crible sans se confondre avec le protoplasma de l'élément inférieur. Préparation faite le 22 avril, du même rhizome cultivé depuis le 26 mars. Gr. 1165.

PLANCHE IX.

Aristolochia Sipho.

FIG. 1. Coupe transversale d'une tige âgée d'un an, et cueillie au mois de décembre. Au-dessus de la zone cambiale, on voit une petite portion du bois; au-dessous, une portion de l'écorce secondaire. Le contenu des tubes cribreux est tombé pendant la préparation. La coupe a passé à travers deux cribles couverts de callus. Les tubes inférieurs sont totalement passifs et plus ou moins comprimés. Gr. 320.

FIG. 2. Tube cribreux très jeune. La cloison terminale, vue par la surface, est composée de cellulose (pure) et recouverte de mamelons calleux. Gr. 800.

FIG. 3. — Tube un peu plus âgé, traité par le chlorure de zinc iodé. Les mamelons calleux colorés en brun, ont déjà acquis un volume bien plus considérable. Gr. 800.

FIG. 4. Coupe longitudinale d'un tube dont le crible se trouve dans l'état de la figure précédente. Le crible est composé d'une lamelle cellulosique renflée de place en place, et de mamelons calleux qui en recouvrent les parties minces et sont symétriques sur les deux faces. La préparation a été traitée par l'aniline (rouge) qui colore la cellulose plus fortement que la substance calleuse. Gr. 800.

FIG. 5. Tube cribreux plus avancé, traité par le chlorure de zinc iodé. Le crible a été coloré en bleu, ses mailles en jaune. Au milieu de chaque maille on voit un point brillant. Gr. 800.

FIG. 6. Tube cribreux entièrement développé. Coupe tangentielle. Gr. 400.

FIG. 7. Petite portion d'un crible composé d'un réseau de cellulose et d'une enveloppe calleuse. Préparation traitée par le chlorure de zinc iodé. Gr. 800.

FIG. 8. Coupe longitudinale (tangentielle) d'un crible dont l'enveloppe calleuse a commencé à se gonfler. Gr. 800.

FIG. 9. Coupe longitudinale d'un tube dont le crible a acquis une épaisseur très considérable à cause du gonflement de son enveloppe calleuse. Gr. 800.

FIG. 9. a. Petite portion d'un crible se trouvant dans l'état de la figure précédente et coloré par le chlorure de zinc iodé. Le microscope a été fixé sur le réseau cellulosique dont les mailles paraissent être remplies de substance calleuse et vide au centre. Gr. 800.

(Les fig. 2-9 ont été faites d'après des tiges récoltées au mois de juin).

FIG. 10. Coupe longitudinale d'un tube dont le crible est fermé par un callus volumineux. Décembre. Gr. 590.

FIG. 11. Tube cribreux intact. Le crible cellulosique se laisse à peine entrevoir dans la masse calleuse qui l'enveloppe de toutes parts. La cloison longitudinale qui sépare deux tubes adjacents contient trois petits cribles fermés par des callus. Décembre. Gr. 590.

FIG. 12. Tube cribreux à l'état transitoire. Le callus est en grande partie dissous. Mai. Gr. 590.

FIG. 13. Tubes cribreux et parenchyme libérien. Les callus sont fortement désorganisés; il n'en reste plus grand chose. Décembre. Gr. 530.

FIG. 14. Tube cribreux avec un tout petit vestige de callus auprès de son crible. Mai. Gr. 590.

FIG. 15. Tube cribreux entièrement passif. Le crible est constitué de cellulose pure sans aucune trace d'enveloppe calleuse. Mai. Gr. 590.

FIG. 16. Coupe transversale d'une tige âgée de cinq ans. On voit en haut le bois avec ses gros vaisseaux et ses rayons médullaires. Le liber est visiblement divisé en zones annuelles. L'écorce primaire est toute composée de cellules vivantes disposées en réseau (la couleur grise indique ce réseau dans notre figure) et de cellules inertes, vides, remplissant les mailles de ce réseau; elle contient quatre faisceaux fibreux (vestiges de l'anneau sclérenchymatique et fibreux) et est recouverte, à l'extérieur, par le périoderme. Gr. 11.

PLANCHE X.

Tilia parvifolia.

FIG. 1. Coupe transversale de l'écorce secondaire. A droite et à gauche on voit les rayons médullaires. Les parties fibreuses sont en fer à cheval et embrassent les groupes des tubes cribreux. La section a traversé les cribles dans les tubes. Janvier. Gr. 590.

FIG. 2. Tube cribreux actif. La cloison terminale est munie de deux cribles seulement. Coupe tangentielle. Janvier. Gr. 800.

FIG. 3. Coupe longitudinale (tangentielle) d'un tube cribreux qui vient de passer à l'état transitoire. Son contenu est déjà

pauvre et les cribles fermés par des callus. Janvier. Gr. 800.

FIG. 4. Coupe transversale ayant passé par deux cribles fermés. Les deux moitiés du callus se sont détachées de l'un des cribles, ce qui est une lésion artificielle. Janvier. Gr. 800.

FIG. 5. Coupe transversale ayant passé par deux cribles dont les callus se sont en partie désorganisés. Janvier. Gr. 800.

FIG. 6. Petite portion d'une cloison terminale, renfermant deux cribles avec les vestiges de leurs callus. Juin. Gr. 1163.

FIG. 7. Coupe longitudinale (tangentielle) d'un tube passif. La cloison terminale renferme cinq cribles dépourvus d'enveloppe calleuse. Janvier. Gr. 800.

FIG. 9. Coupe transversale d'un groupe de tubes très jeunes, situés dans le voisinage immédiat du cambium. On y voit que les cellules cambiales se divisent, chacune, en trois cellules; les deux cellules latérales sont plus petites et deviendront des cellules-compagnes; la cellule médiane, toujours plus large, formera un élément du tube cribreux. Juin. Gr. 400.

Vitis vinifera.

FIG. 10. Petite portion de la cloison terminale d'un très jeune tube cribreux. Les cribles sont encore formés d'une membrane de cellulose, couverte de mamelons calleux. Août. Gr. 800.

FIG. 11. Coupe longitudinale (tangentielle) d'un tube très jeune. Les cribles sont composés d'une lamelle de cellulose et de mamelons calleux qui sont bien plus volumineux et plus serrés que dans la figure précédente. Août. Gr. 800.

PLANCHE XI.

Vitis vinifera.

FIG. 1. Coupe longitudinale (tangentielle) d'un jeune tube cribreux. Les mamelons calleux des jeunes cribles sont déjà soudés en callus embrassant les cribles; ces callus commencent déjà à être perforés par la substance protéique émanant de l'élément supérieur. Le contenu de l'élément inférieur a été écarté pendant la préparation; celui de l'élément supérieur est assez riche en globules d'amidon. Août. Gr. 800.

FIG. 2 Coupe transversale ayant passé par le crible d'un tube actif, formé l'année dernière. La substance protéique d'un élément passe dans l'autre à travers le crible. Juin. Gr. 800.

FIG. 3. Coupe transversale des tubes actifs formés l'année dernière; elle passe par leurs cribles couverts de callus. Dans ces callus qui étaient entièrement homogènes durant l'hiver, on voit apparaître les stries verticales. 9 avril. Gr. 800.

FIG. 4. Coupe semblable à la précédente. Tout le callus est muni de stries verticales qui alternent avec les particules du réseau cellulosique. 17 Avril. Gr. 800.

FIG. 5. Coupe transversale d'un crible dont le callus est percé de canaux vides encore à cette époque. 26 Avril. Gr. 800.

FIG. 6. Coupe longitudinale (tangentielle) d'un tube formé l'année dernière. La cloison terminale contient dix cribles percés par la substance protéique de l'élément inférieur. Les cribles sont encore très épais, mais ils le sont déjà bien moins que dans la figure précédente. 26 avril. Gr. 800.

FIG. 7. Tube cribreux achevant la deuxième année de son existence. Le contenu de ses éléments est réduit à la substance muqueuse, protéique; la fécule et le protoplasma pariétal en ont disparu. Les callus fermant les cribles commencent à se dissoudre dans leurs moitiés supérieures qui sont, pour cette raison, moins volumineuses que les moitiés inférieures. Une cellule parenchymatique voisine fait un peu saillie vers l'intérieur du tube : elle est en train de former un thylle. Août. Gr. 800.

FIG. 8. Tube achevant la deuxième année de sa vie. La cloison terminale contient quatre cribles; les moitiés supérieures de leurs callus sont devenues poreuses; les moitiés inférieures se sont totalement dissoutes. Toute la partie supérieure de l'élément inférieur est remplie par un thylle qui fut produit par une cellule parenchymatique située au delà du tube. Août. Gr. 800.

FIG. 9. Tube cribreux dans la troisième année de son existence. Son intérieur contient des thyilles (th) produits par les cellules parenchymatiques voisines. La cloison terminale est aussi couverte de thyilles; on n'en voit que deux cribles (cr.). L'intérieur du tube contient, entre les thyilles, une substance muqueuse, brunâtre. Avril. Gr. 320.

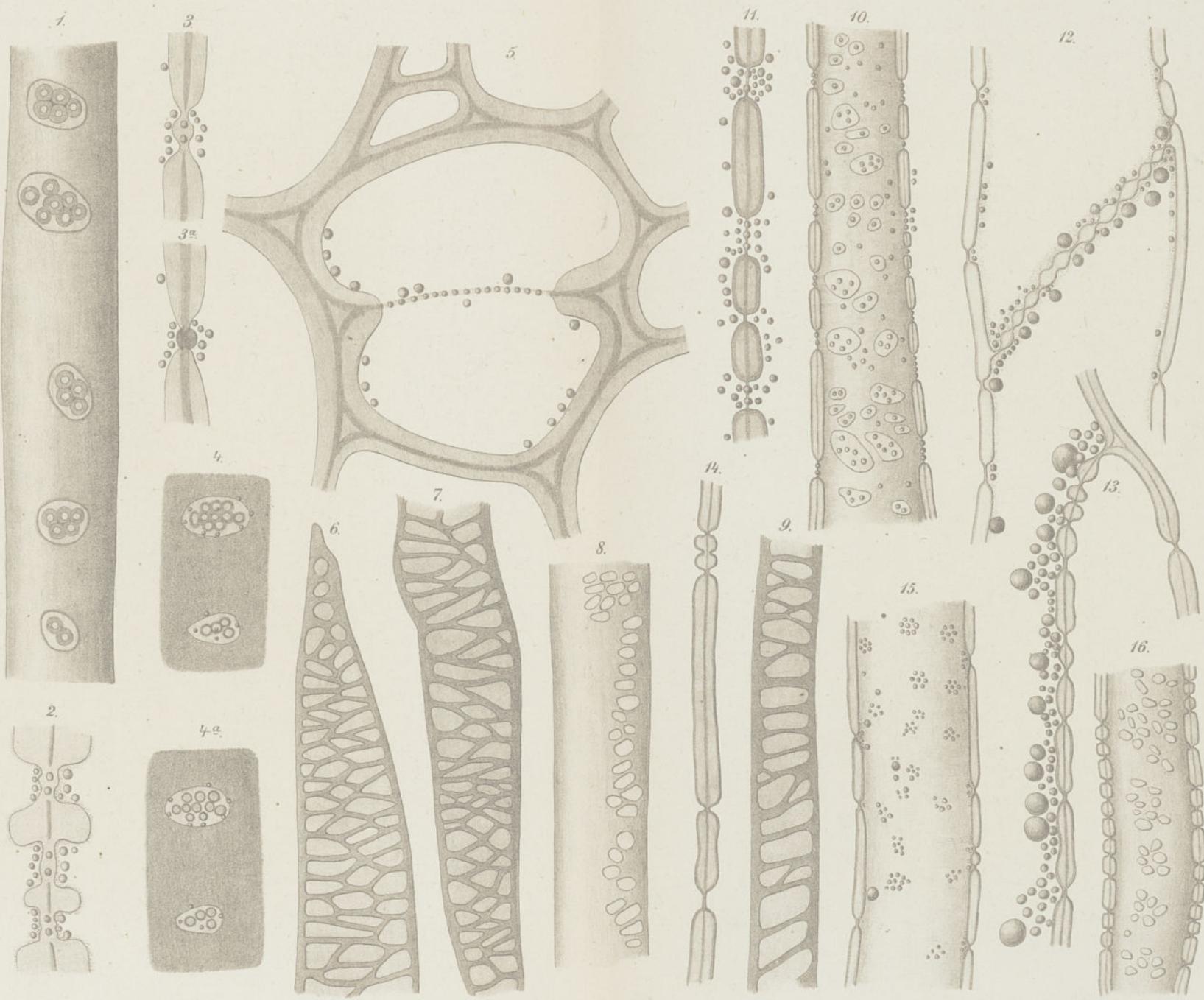
FIG. 10. Coupe transversale d'une zone libérienne dans la troisième année de son existence. Les cellules parenchymatiques contiennent du protoplasma et de la fécule; les tubes cribreux sont à l'état passif et renferment une substance muqueuse, brunâtre. La coupe a passé par deux cribles (cr.). Avril. Gr. 320.

NOTE ADDITIONNELLE.

Au moment où se termine l'impression de ce mémoire, nous apprenons, par l'intermédiaire du *Botanische Zeitung*, que M. Russow a communiqué à la Société des Naturalistes de Dorpat un mémoire sur les plaques calleuses des tubes cribreux. Il ne nous a pas été possible de vérifier les résultats obtenus par ce savant et de les comparer aux nôtres, d'autant plus que nous ne connaissons son mémoire que par l'extrait inséré dans le *Botanische Zeitung*, 1881, pag. 723. Cependant nous ne pouvons nous dispenser de faire cette remarque que le meilleur des réactifs qui colorent la substance calleuse est l'acide rosolique additionné d'un peu d'ammoniaque ou de carbonate de soude, découverte qui a été faite dans notre laboratoire par le docteur J. Szszyłowicz. Ce réactif colore diverses substances gélatineuses et mucilagineuses d'une manière tout-à-fait semblable et prouve ainsi que la substance calleuse n'est autre chose que de la cellulose transformée en substance gélatineuse.

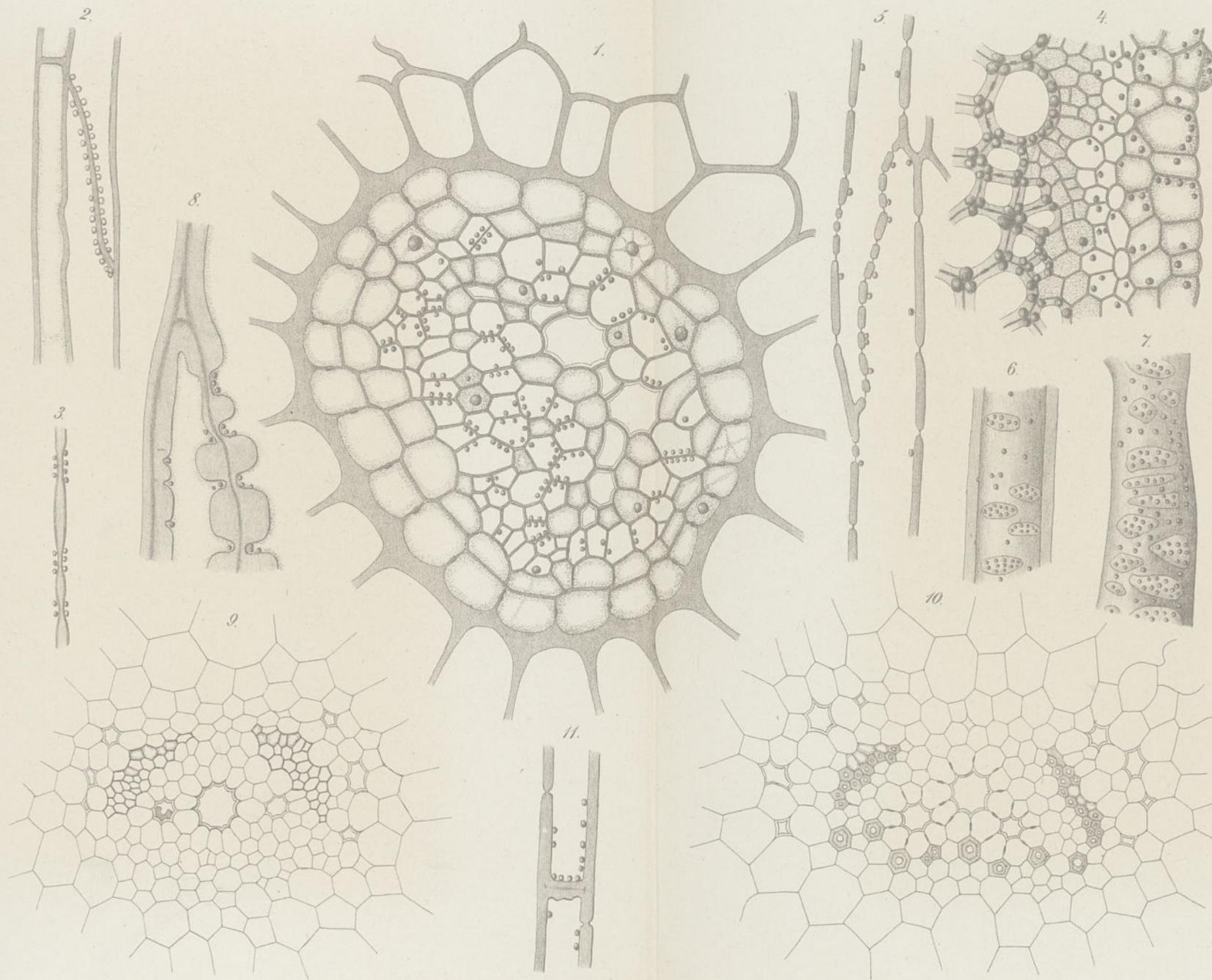
Cracovie, le 8 décembre 1881.

(Extrait des Mémoires de la Société nationale des Sciences
naturelles et mathématiques de Cherbourg, T. XXIII, 1881.)



D^e Ed. Janczewski, del.

Lith. M. Sallé à Cracovie.



D^r Ed. Janczewski, del.

Lith. M. Sallé à Cracovie.

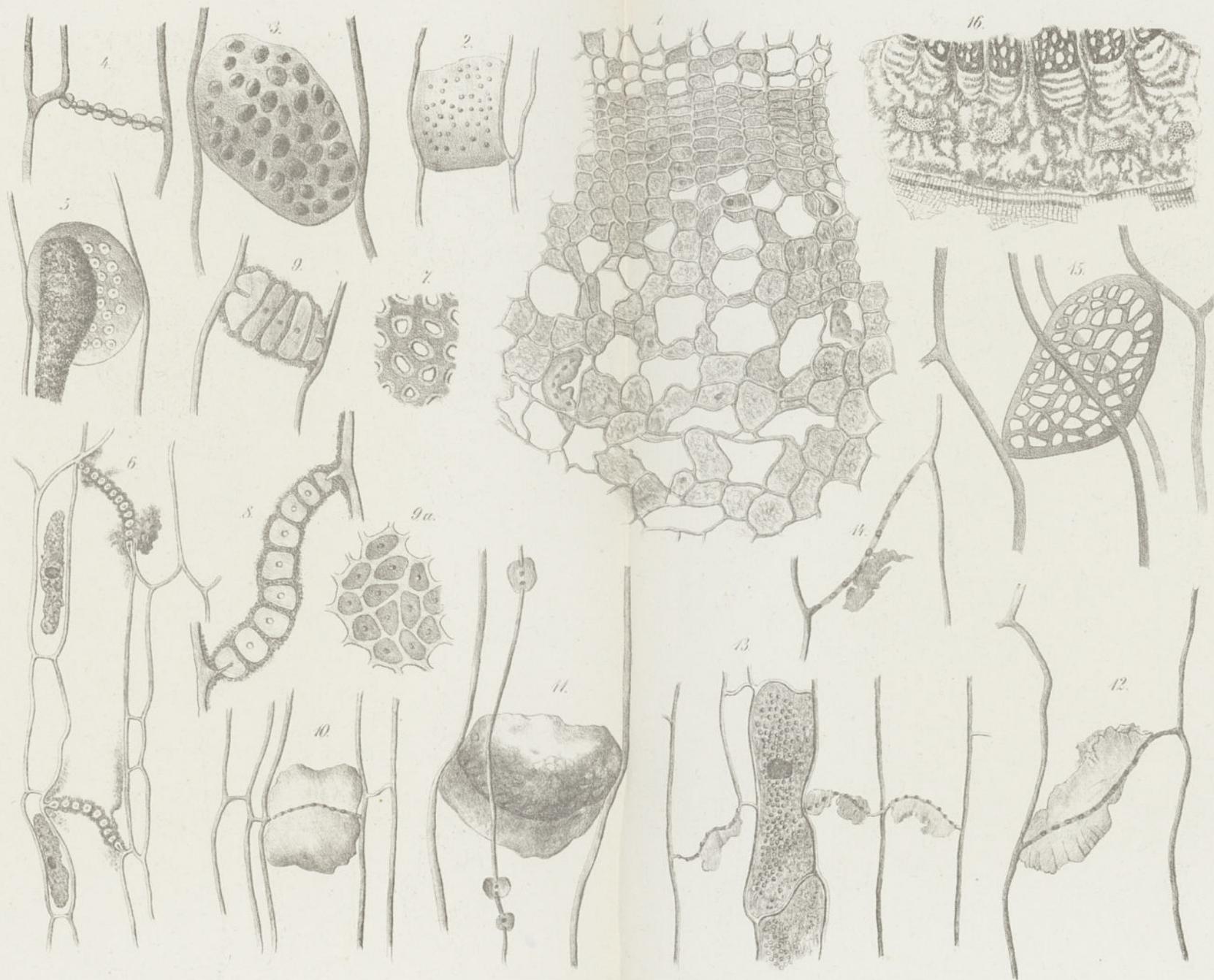
1-3. *Salvinia*, 4-5. *Selaginella*, 6-8. *Marsilea*, 9-11. *Isoetes*.





D^r Ed. Janczewski, del.

Lith. M. Saib. à Cracovie.



D^r Ed. Janczewski, del.

1-16. *Aristolochia Siphon*.

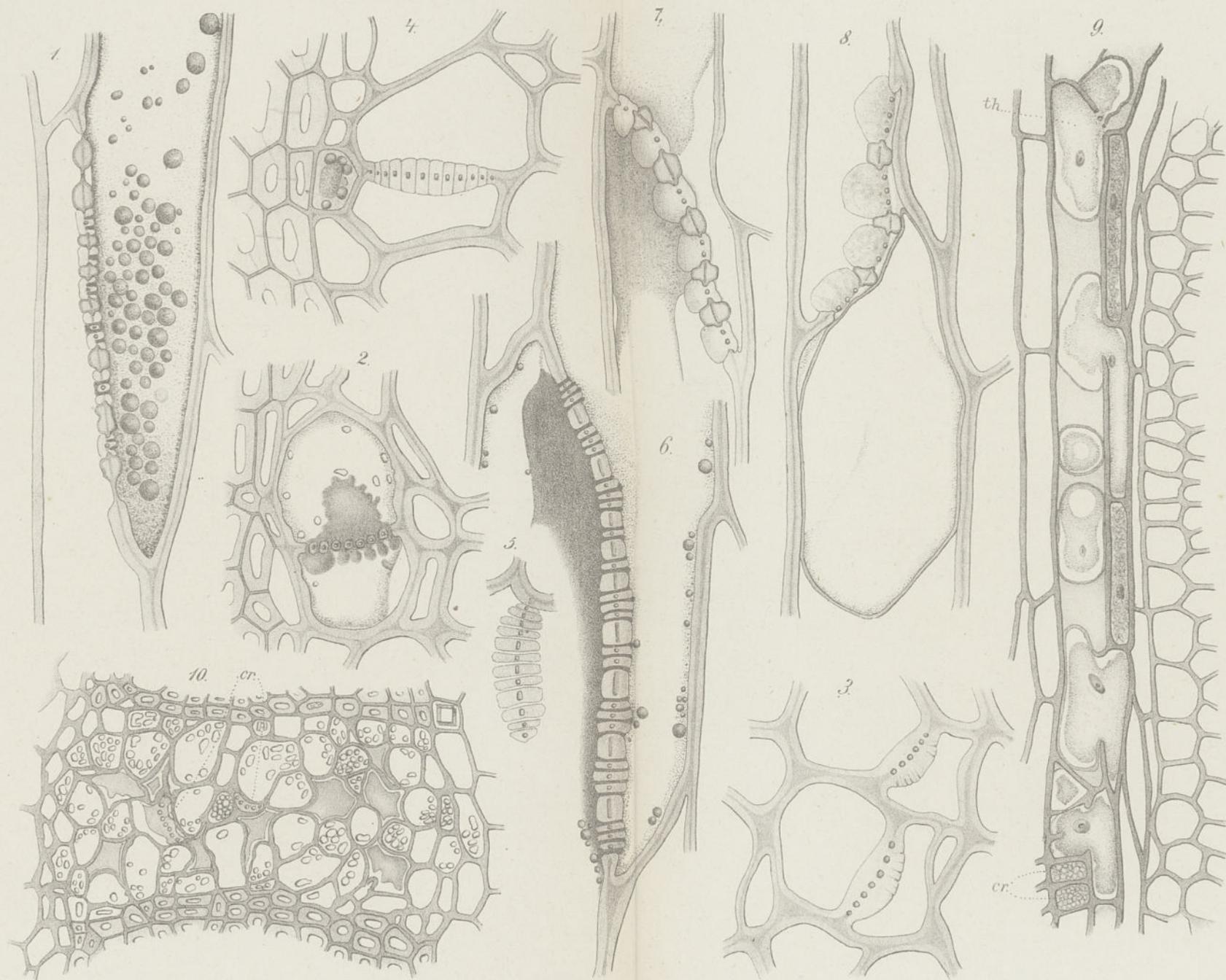
Lith. M. Sallé à Cracovie.



DE Ed. Janczewski, del.

1-9. *Tilia*, 10-11. *Vitis*.

Lith. M. Sath à Cracovie.



D^r Ed. Janczewski, del.

Lith. M. Sall à Cracovie.

1 - 10. Vitis.