

Bibliothèque numérique

medic @

**Barrois, Théodore. - Rôle des insectes
dans la fécondation des végétaux**

1886.

Paris : Octave Doin, éditeur

Cote : 90975

CONCOURS D'AGRÉGATION

SECTION D'ANATOMIE, DE PHYSIOLOGIE ET D'HISTOIRE NATURELLE

Membres du Jury :

Président : M. BÉCLARD, *Doyen de la Faculté.*

Juges : MM. SAPPEY.

CORNIL.

MATHIAS DUVAL.

PLANCHON, de Montpellier.

BOUCHARD, de Bordeaux.

TOURNEUX, de Lille.

MAREY, de l'Académie de Médecine.

Ch. RICHEL, *Secrétaire.*

Candidats :

ANATOMIE, PHYSIOLOGIE

ASSAKY.

FERRÉ.

GILIS.

GUINARD.

JABOULAY.

NICOLAS.

POIRIER.

PRINCETEAU.

QUENU.

RENÉ.

RODET.

TAPIE.

VARIOT.

HISTOIRE NATURELLE

BARROIS.

NABIAS.

CONCOURS D'AGRÉGATION

SECTION D'ANATOMIE, DE PHYSIOLOGIE ET D'HISTOIRE NATURELLE

ROLE DES INSECTES

DANS LA

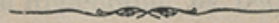
FÉCONDATION DES VÉGÉTAUX

PAR

LE D^r THÉODORE BARROIS

Docteur ès-sciences

Maitre de conférences à la Faculté de médecine de Lille



PARIS

OCTAVE DOIN, ÉDITEUR

8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1886



CONCOURS D'AGRICULTURE

SECTION D'AGRICULTURE DE PRODUITS ANIMAUX ET VÉGÉTAUX

ROLE DES INSECTES

PAR M. L. DE LAURENT

PARIS, 1884

PARIS, 1884

FÉCONDATION DES VÉGÉTAUX

L. D. LAURENT, BARON

DE LAURENT

PRÉFACE

Le rôle que jouent les insectes dans la fécondation des végétaux est d'une importance considérable; c'est à eux qu'est dévolue, dans la grande majorité des cas, la mission de transporter le pollen d'une plante sur le stigmate d'une autre plante et d'assurer ainsi la fécondation croisée, but suprême auquel la nature tend de toutes ses forces. Par suite de cette raison, les plantes et les insectes se sont réciproquement adaptés de la façon la plus étroite.

Entrevues par Sprengel, mises en pleine lumière par le génie profond de Darwin, les lois de la *théorie florale* sont maintenant établies d'une façon définitive, grâce aux travaux classiques d'Hildebrand, de Delpino, d'Hermann et Fritz Müller, etc. Mais dans des questions relativement aussi neuves, et dont le champ d'observation s'étend à l'infini, il reste toujours quelque point de détail à élucider, quelque fait nouveau à découvrir; aussi ne s'étonnera-t-on point lorsque je dirai que la littérature de la *théorie florale* est l'une des plus chargées que l'on connaisse. Tous les jours surgissent de nouvelles publications, et, malgré tous mes efforts, il m'a été malheureusement impossible de tenir compte des innombrables notes parues sur le sujet: les étroites limites de temps qui m'étaient fixées

ne me l'ont point permis. Néanmoins j'ai cherché à rendre cette étude aussi complète que possible et à y faire rentrer tous les faits de quelque importance qui ont été signalés dans ces dernières années et qui gagneront en intérêt à être ainsi groupés, au lieu de demeurer éparpillés dans tous les recueils.

Dans le premier chapitre j'ai exposé rapidement l'histoire de la théorie florale en montrant par quels liens étroits elle se rattache aux grandes doctrines philosophiques de l'évolution naturelle.

Le second chapitre est réservé à l'étude des diverses dispositions florales acquises par les plantes pour forcer les insectes à opérer la fécondation croisée.

L'adaptation des insectes à ces dispositions florales a été étudiée dans le troisième chapitre.

Dans le dernier, enfin, j'ai mis en lumière tous les moyens d'attraction que font entrer en jeu les végétaux pour attirer les insectes; en dehors des nectaires et du pollen, dont la prépondérance est indéniable, j'ai successivement examiné l'influence relative de la grandeur, de la coloration et du parfum des fleurs sur les visites des insectes fécondateurs.

Quant aux conclusions, elles se déduisent d'elles-mêmes, et il faudrait être bien aveugle pour se refuser à voir par quelle suite d'intéressantes modifications les insectes et les végétaux se sont mutuellement adaptés.

CHAPITRE PREMIER

EXPOSÉ HISTORIQUE DE LA THÉORIE FLORALE

C'est vers la fin du siècle dernier seulement que les diverses particularités de l'organisation de la fleur — forme, couleur, odeur et groupements spéciaux — ainsi que leur importance capitale au point de vue de la vie de la plante, furent pleinement mises en lumière par un savant naturaliste, doublé d'un penseur profond : Christian Conrad Sprengel.

Le titre sous lequel il réunit ses nombreuses observations : *Révélation des mystères de la Nature touchant la structure et la reproduction des fleurs* (1) montre à quel haut prix l'auteur mettait ses découvertes. Dans l'Introduction de son ouvrage, le vieux botaniste nous retrace les étapes successives qu'il a parcourues dans la recherche de la vérité. Il est trop intéressant de voir comment Sprengel, qui se maintient sur un terrain purement téléologique, est arrivé à une conception exacte des phénomènes du monde floral, pour que nous n'insistions pas un peu sur le sujet.

Dès 1795, Sprengel, persuadé que « le sage auteur de la nature n'aurait pas voulu créer un seul poil inutile » étudia, avec grand soin, les poils qui garnissent la partie inférieure des pétales du

(1) Sprengel, *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Baue und Befruchtung der Blumen*, Berlin, 1793.

Geranium silvaticum et fut amené à conclure qu'ils avaient pour but de protéger les quelques gouttes de nectar placées au fond de la corolle. Poursuivant ses recherches il découvrit que, chez la plupart des fleurs nectarifères, les liquides sucrés, très accessibles aux insectes, étaient, malgré cela, disposés de façon à n'avoir point à souffrir de la pluie. De là à admettre que le nectar était sécrété en vue des insectes, il n'y avait qu'un pas : Sprengel le franchit sans hésiter.

L'été suivant, Sprengel cherchait à se rendre compte de la raison d'être de l'anneau jaune qui, dans le *Myosotis palustris*, environne l'orifice du tube corollaire et qui tranche sur la coloration bleue du reste de la fleur, quand il conçut l'idée que cet anneau voyant pourrait bien n'être qu'un signe directeur, destiné à guider les insectes vers le nectaire. Un rôle identique appartenait donc aux stries, aux taches, aux autres dessins plus ou moins analogues qui existent généralement à l'entrée des nectaires.

Toutes ces observations de Sprengel l'avaient conduit à reconnaître dans l'organisation des fleurs, ce que cette organisation a de profitable pour les insectes. Mais, en 1789, l'examen de quelques Iris lui montra nettement que ces fleurs ne peuvent être fécondées sans l'intervention des insectes. Avec la perspicacité qui le caractérise, il conclut que la sécrétion du nectar, la coloration de la corolle qui attire les insectes et les stries directrices qui les guident vers le liquide sucré, constituent autant de dispositions au moins aussi utiles à la plante qu'au visiteur, car leur véritable but est d'assurer la fécondation.

Dès lors se trouvaient établis les premiers principes relatifs à la théorie des fleurs nectarifères, que Sprengel formula en ces termes :

1° Les fleurs nectarifères sont fécondées tantôt par une seule espèce d'insectes, tantôt par plusieurs.

2° Les insectes, en aspirant le nectar, font tomber le pollen des anthères sur leurs corps, généralement sur une partie couverte de poils, et le transportent ainsi sur le stigmate.

Si l'on ajoute « sur le stigmate d'une autre fleur », ces deux lois sont encore aussi vraies aujourd'hui qu'il y a un siècle, et l'on voit que c'est pure justice de regarder Sprengel comme le père de la *théorie florale*.

D'autre part, on ne saisit point comment cet esprit sagacé, après avoir reconnu dans nombre de cas la nécessité du transport du pollen sur le stigmate d'une autre fleur, n'a pas compris que, dans ce fait même, résidait toute l'importance de la visite des insectes. Sprengel a vu, chez beaucoup d'espèces, les organes sexuels arriver à maturité l'un après l'autre, et c'est lui qui créa pour désigner ce phénomène le nom de *di-hogamie*.

Bien plus, précurseur de Knight et de Darwin, il constate que « la nature semble répugner à ce qu'une fleur complète se féconde au moyen de son propre pollen », et démontre la stérilité de l'*Hemerocallis fulva*, quand il se trouve dans ces conditions. Mais, aveuglé par sa conception téléologique de la nature, le patient observateur ne comprit point toute la portée des faits qu'il avait constatés et n'en tira point les conclusions qui en découlaient.

C'est sans doute à cause de ce manque d'esprit philosophique, que l'ouvrage de Sprengel, malgré sa valeur indiscutable, n'obtint pas le succès qu'il méritait et tomba rapidement dans l'oubli, jusqu'au jour où les admirables recherches de Darwin vinrent l'en tirer.

Quelques années après la publication de l'ouvrage de Sprengel, Andrew Knight (1), s'appuyant sur des expériences comparatives d'autofécondation et de fécondation croisée chez le Pois (*pisum sativum*) établit cette loi : « aucune plante ne peut se féconder elle-même pendant un nombre illimité de générations. » D'après lui, « la nature veut que des rapports sexuels s'établissent entre des plantes voisines de la même espèce. » Mais sa doctrine n'eut guère d'écho.

(1) Andrew Knight, An Account of some Experiments on the Fecundation of Vegetables (*Phil. Trans.*, 1799, p. 193-204).

Pourtant en 1837, Herbert, après avoir fait de nombreuses expériences sur la valeur comparative des pollens, se prononça en faveur du croisement : « Je suis porté à penser, dit-il, qu'il y a plus d'avantage, lorsqu'on veut obtenir beaucoup de graines, à opérer la fécondation au moyen du pollen d'un autre individu de la même variété et même avec le pollen d'une autre fleur de la même plante, qu'avec le pollen de la fleur elle-même (1). »

Quelques années plus tard, Gärtner arrivait aux mêmes conclusions (2) en expérimentant sur une série de plantes appartenant aux groupes les plus divers : *Passiflora*, *Lobelia*, *Fuchsia*, etc.

Mais tous ces travaux passèrent inaperçus.

Sprengel et Knight paraissaient oubliés à tout jamais, lorsqu'en 1859 parut l'immortel ouvrage de Darwin (3) sur l'*Origine des espèces*. Le grand naturaliste reprit, en l'étendant et en l'appuyant d'exemples indiscutables, la loi de Knight qu'il rattacha de la manière la plus étroite à sa doctrine de la sélection naturelle.

Voici sous quelle forme définitive il l'énonça : « C'est une loi générale de la nature, quelque ignorants d'ailleurs que nous soyons sur le pourquoi d'une telle loi, que nul être organisé ne peut se féconder lui-même pendant un nombre infini de générations, mais qu'un croisement avec un autre individu est indispensable de temps à autre, quoique parfois à de très longs intervalles (4). »

Froissé du reproche qu'on lui avait fait de n'avoir appuyé sa théorie que sur des raisons générales, Darwin, comme il le dit lui-même (5) « désira montrer qu'il n'avait pas parlé sans avoir étudié les détails. » De là l'origine de son grand ouvrage sur la

(1) Herbert. — *Amaryllidaceae, with a Treatise on-Cross-bred vegetables*, 1837.

(2) Gärtner. — *Beiträge zur Kenntniss der Befruchtung*, Stuttgart, 1844, et aussi *Versuche über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich*, Stuttgart, 1849.

(3) Darwin. — *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature*, trad. franç., Paris 1867.

(4) Darwin. — *Origine des espèces*, etc... p. 143.

(5) Darwin. — *De la fécondation des Orchidées par les insectes, et du bon résultat du croisement*, trad. franç., Paris, 1870.

Fécondation des Orchidées par les insectes, véritable monument élevé à la doctrine de la sélection naturelle et dont l'apparition consacre définitivement la valeur de la théorie florale. Dans ce travail, fruit de longues et patientes observations dont on ne saurait trop louer et admirer la sagacité, Darwin démontre que presque toutes les fleurs des Orchidées sont si bien adaptées, jusque dans leurs moindres détails de structure, à la visite des insectes, que ceux-ci ne peuvent manquer d'opérer la fécondation croisée.

La majeure partie des Orchidées sont sous la dépendance absolue des insectes au point de vue de la fécondation. Dans les cas très rares où l'autofécondation est la règle (1), les combinaisons ordinaires de structure existent toujours, non pas à l'état rudimentaire, mais manifestement propres à assurer le transport du pollen d'une fleur à l'autre.

Le travail de Darwin eut un contre-coup retentissant, et sous son impulsion, un grand nombre de naturalistes se mirent à étudier les rapports étroits qui existent entre les fleurs et les insectes. La théorie était neuve, le champ d'observation infini : aussi la récolte fut-elle abondante.

Darwin lui-même, après nous avoir montré d'une façon indéniable que, dans le cas particulier des Orchidées, la fécondation croisée était de beaucoup la plus commune, résolut de généraliser les résultats qu'il avait obtenus, et de vérifier leur application sur l'ensemble du règne végétal. Ce fut sous cette inspiration qu'il publia son grand travail sur *les effets de la fécondation croisée et de la fécondation directe dans le règne végétal* (2), qui n'est, à proprement parler, que la suite et le complément de son étude sur les Orchidées.

Ces nouvelles recherches de Darwin ont trait aux différences

(1) La fécondation directe a été observée plus spécialement chez les genres : *Ophrys*, *Neotinea*, *Gymnadenia*, *Platanthera*, *Epipactis*, *Cephalanthera*, *Neottia*, etc

(2) Darwin. — *Des effets de la fécondation croisée et de la fécondation directe dans le règne végétal*, trad. franç., Paris, 1877.

d'action qu'exerce sur une même fleur un pollen étranger, ou son pollen propre. Des expériences très délicates et très minutieuses, entreprises sur la *Linaria vulgaris*, et le *Dianthus caryophyllus* d'abord, le *Mimulus luteus* et l'*Ipomœa purpurea* ensuite, lui donnèrent des résultats qui ne laissaient aucun doute sur la supériorité du pollen étranger. Les semis autofécondés avaient, comme taille et comme vigueur, une infériorité marquée sur les semis croisés. Un fait non moins important se trouvait vérifié : le rendement en graines était beaucoup plus considérable pour les seconds que pour les premiers. Une fois de plus cette loi que « la nature a horreur des perpétuelles autofécondations », était démontrée. Pendant plus de onze années, Darwin répéta ses expériences sur un grand nombre de plantes, appartenant à diverses familles, et, dans la plus grande majorité des cas, la supériorité des plantes obtenues par la fécondation croisée demeura évidente. C'est ce que l'auteur résuma en disant que « lorsque des plantes provenant d'une autofécondation sont opposées, dans la lutte pour l'existence, à des individus résultant d'une fécondation croisée, ces derniers ont un avantage marqué ». Cette loi trouvait d'ailleurs sa confirmation dans ce fait, signalé depuis longtemps par Sprengel et Knight que certaines espèces de plantes, dites *plantes autostériles* (1), sont incapables de toute reproduction si on les féconde avec leur propre pollen. Enfin, comme dernier argument, Darwin démontra la prépondérance évidente d'un pollen étranger sur le pollen propre de la fleur, alors même que ce dernier aurait été déposé sur le stigmate quelques heures avant le premier (2).

Poursuivant toujours le même but, avec une rectitude de jugement et une puissance de déduction qu'on ne saurait trop admirer, le grand naturaliste entreprit une troisième série de recherches sur les plantes hétérostylées dimorphes et trimor-

(1). Darwin. — *Fécondation croisée, etc.*, p. 334-332.

(2). Darwin. — *Fécondation croisée, etc.*, p. 400-408.

phes (1). Ici encore, toutes ses observations confirmèrent avec éclat la loi du croisement et démontrèrent que les unions les plus fécondes étaient celles qui s'opéraient, par l'intermédiaire des insectes, entre organes sexuels situés à la même hauteur et appartenant en conséquence à des plantes différentes.

L'œuvre colossale de Darwin peut (en ce qui concerne seulement la théorie florale, cela s'entend), comme toutes les grandes idées philosophiques, se résumer en quelques mots : nécessité du croisement pour les plantes afin de sortir victorieuses de la lutte pour l'existence ; réalisation de ce croisement, opérée en général par les insectes, grâce à l'adaptation réciproque des végétaux et des animaux.

Ces deux propositions dont les autres ne sont que des corollaires, dominant toute la théorie florale, et c'est pour cette raison que, sans me renfermer dans les limites d'un ordre rigoureusement chronologique, j'ai tenu à exposer, sans interruption gênante, la doctrine philosophique du grand naturaliste anglais.

En effet, dès la publication du travail sur la *Fécondation des Orchidées* de nombreux observateurs s'étaient résolument engagés dans la voie que Darwin leur avait si brillamment tracée. La bibliographie relative à la fécondation des végétaux par les insectes exigerait à elle seule un volume ; qu'on en juge : d'Arcy W. Thompson (2), relevant avec un soin minutieux les publications qui ont paru sur ce sujet jusqu'en 1883, est arrivé au chiffre incroyable de huit cent vingt-cinq ! On atteindrait aujourd'hui le chiffre rond de mille sans difficulté.

Nous ne nous arrêterons naturellement qu'aux plus importants,

1. Darwin. — *Des différentes formes de fleurs dans les plantes de la même espèce*, trad. franç., Paris 1878.

2. Ce précieux relevé, véritable travail de bénédictin, est inséré à la suite de la traduction anglaise que M. d'Arcy Thompson a donnée du travail de H. Müller sous le titre de : *Fertilization of Flowers*, Londres, 1883.

Comme cette traduction récente contient beaucoup de faits nouveaux qui ne sont point dans l'original allemand, c'est d'elle que je me suis servi de préférence, et que je désigne dans tous mes renvois bibliographiques.

à ceux dont les recherches suivies ont étendu et agrandi le cadre tracé d'abord par Darwin. Parmi ceux-là Hildebrand, F. Delpino, Axell, Fritz Müller et surtout Hermann Müller méritent une mention spéciale.

Hildebrand, dans une longue série de publications (1) dont plusieurs de longue haleine, démontre que certains appareils floraux, considérés par Sprengel comme propres à l'autofécondation, n'étaient, au contraire, que d'indéniables adaptations à la fécondation croisée : tel est, par exemple, le cas de l'Aristoloché que nous décrivons plus loin. Le patient observateur augmente la liste des plantes dimorphes et trimorphes, et répète sur la *Primula sinensis*, la *Pulmonaria officinalis* et plusieurs espèces d'*Oxalis*, les expériences de Darwin qu'il confirme pleinement. Il démontre, par d'autres expériences faites sur le *Corydalis cava*, que l'autofécondation, qui se produit spontanément chez cette espèce, est absolument stérile; que le croisement entre fleurs d'un même pied provoque une fécondité incomplète et que seul le croisement entre fleurs de plantes séparées donne des résultats parfaits. Comme couronnement de son œuvre, Hildebrand (2) a essayé de classer les Phanérogames, suivant que leurs dispositions florales leur permettent ou non de réaliser la fécondation croisée.

Cette classification, résumée sous forme de tableau, touche de trop près à notre sujet pour que nous ne la reproduisions pas.

On y verra en effet, par un simple coup d'œil, le rôle important dévolu aux insectes dans la fécondation croisée.

1. On en trouvera une énumération complète dans la bibliographie de M. d'Arcy Thompson; l'ouvrage le plus important de Hildebrand, celui dans lequel il a condensé en grande partie ses idées est intitulé : *Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen*, Leipzig, 1867.

(2) Hildebrand. — *Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen*, Leipzig, 1867.

A. ORGANES MALE ET FEMELLE SUR DES FLEURS DIFFÉRENTES (*Dictinie*).

Croisement assuré et effectué par les insectes ou par le vent: *Cannabis*.

B. ORGANES MALE ET FEMELLE SUR LA MÊME FLEUR (*Monoclinie*).

1. Anthères et pistil non développés en même temps (*Dichogamie*).

a) *Protérandrie*: androcée plus précoce que le gynécée.

b) *Protérogynie*: gynécée plus précoce que l'androcée.

Autofécondation généralement prévenue par la fécondation croisée opérée par les insectes.

2. Organes des deux sexes développés en même temps (*Homogamie*).

a) Fleurs ouvertes (*Chasmogamie*, Axell).

I. Anthères éloignées du stigmate.

a. Styles de longueur différente sur des plantes de même espèce (*Hétérostylie*: *dimorphisme* et *trimorphisme*).

Autofécondation possible, mais avantages reconnus du croisement par les insectes.

b. Styles de même longueur dans toutes les fleurs (*Homostylie*).

* Organes reproducteurs changeant leur position relative durant la floraison: *Anoda hastata*.

Autofécondation évitée; croisement par les insectes.

** Organes reproducteurs demeurant à la même place durant toute la floraison.

‡ Aide des insectes nécessaire (*Orchidées*, *Asclépiadées*).

†† Aide des insectes pas indispensable.

Autofécondation possible, mais croisement opéré ordinairement par les insectes.

II. Anthères situées contre le stigmate (autofécondation inévitable).

* Stérile malgré cela, si le croisement n'est pas opéré par les insectes: *Corydalis cava*.

** Autofécondation fertile, mais croisement par les insectes néanmoins possible.

b) Fleurs fermées (*Cleistogamie*, Kuhn (1).)

Autofécondation seule possible et croisement irréalisable. Mais la plante porte d'autres fleurs ouvertes et susceptibles d'être fécondées par les insectes.

(1) On donne le nom de *cleistogames* à certaines petites fleurs fermées, à peine visibles, et dont les organes floraux sont presque rudimentaires. Ces fleurs, qu'on rencontre chez la *Viola canina*, le *Lamium amplexicaule*, l'*Oxalis* le *Trifolium subterraneum*, etc., produisent un grand nombre de graines, bien qu'elles soient soustraites sûrement à tous les bénéfices de la fécondation croisée. Nous verrons plus loin comment Axell explique leur origine.

Comme toutes les classifications artificielles, celle-ci n'a qu'une valeur relative; on rencontre d'ailleurs des formes de passage entre toutes les divisions, comme le fait remarquer Hildebrand lui-même.

Delpino a également publié un grand nombre d'observations, et il a décrit avec un soin minutieux la structure florale des plantes les plus diverses, en montrant d'une manière claire leur adaptation à la fécondation croisée. Il a noté avec soin, sinon l'espèce au moins le genre, des visiteurs, et montré que l'eau, le vent, les mollusques, les oiseaux de paradis peuvent, tout comme les insectes jouer un rôle très important dans le transport du pollen. De même que Hildebrand, Delpino a résumé sa doctrine philosophique sous forme de classification générale des plantes et s'est appuyé, cette fois, sur le mode de transport du pollen.

Je l'ai résumée dans le tableau ci-dessous; mais j'ai eu soin de donner quelques développements aux seuls groupes qui nous offrent un intérêt spécial.

I. PLANTES DONT LES ÉLÉMENTS REPRODUCTEURS
SONT DOUÉS DE MOTILITÉ (*Zoogames*).

Fucacées, Characées, Mousses, etc.....

II. PLANTES DONT LES ÉLÉMENTS REPRODUCTEURS
NE PEUVENT ÊTRE TRANSPORTÉS QU'AU MOYEN D'UN AGENT EXTÉRIEUR
(*Diamesogames*).

A. PLANTES FÉCONDÉES PAR L'INTERMÉDIAIRE DE L'EAU (*Hydrophiles*).

1. Fécondation s'opérant sous l'eau : *Posidonia*, *Zostera*, *Cymodocea*, etc.
2. Fécondation s'opérant à la surface de l'eau : *Ruppia*, *Vallisneria*.

B. PLANTES FÉCONDÉES PAR L'INTERMÉDIAIRE DU VENT (*Anémophiles*).

1. Tous les Gymnospermes.
2. Un grand nombre d'Angiospermes.

C. PLANTES FÉCONDÉES PAR L'INTERMÉDIAIRE DES ANIMAUX (*Zoïdiophiles*).

1. Ornithophiles.
2. Entomophiles.
3. Malacophiles.

Si cette classification n'est pas à l'abri de tout reproche, elle a néanmoins l'immense avantage de nous faire embrasser d'un coup d'œil l'histoire des divers modes de reproduction chez les végétaux, et cela d'une façon très claire et très nette (1). Aussi ne s'explique-t-on guère le dédaigneux silence que garde M. G. Bonnier sur la classification de Delpino, sous le prétexte assez obscur qu'elle est « fondée sur ces hypothèses sans nombre, dont les mots nouveaux, qui impliquent eux-mêmes les hypothèses, ne lui semblent pas devoir être utiles (2) ».

Fritz Müller, dans une série de notes qui se rapportent pour la plupart aux plantes du Brésil, est venu confirmer d'une façon éclatante les expériences de Darwin relatives soit à la fécondation croisée, soit à l'hétérostylie (3). Chez certaines Orchidées, il a montré que non seulement le propre pollen de la fleur produit des unions stériles, mais encore qu'il agit comme un véritable poison, lorsqu'on le dépose sur le stigmate. Ce fait, qui est d'un si haut intérêt pour la théorie florale, prouve bien l'importance du croisement.

Severin Axell (4), qu'on a voulu faire passer pour un adversaire des lois de Darwin, admet, au contraire, tous les avantages du croisement. Comme conclusion de ses recherches sur la fécondation des Orchidées, Darwin avait avancé que « la nature abhorre les perpétuelles autofécondations ». Entraînés un peu trop loin par

(1) Delpino. — Voir surtout: *Sugli apparecchi della fecondazione nelle piante antocarpee*, Firenze, 1867. Consulter aussi de nombreuses notes et *passim* dans: *Atti della Soc. ital. Scienz. nat.*, de 1868 à 1875.

Delpino est le seul jusqu'à ce jour qui ait eu l'occasion d'observer des plantes malacophiles. Leurs fleurs sont si serrées les unes contre les autres que les limaces en rampant frôlent les anthères et les stigmates. Ces plantes sont protégées contre la voracité de leurs hôtes soit par une sécrétion acide (*Alocasia odorata*), soit par la métamorphose du périanthe en un tissu charnu qui suffit à l'appétit des limaces (*Rhodea japonica*).

(2) Gaston Bonnier. — *Les nectaires*, étude critique, anatomique et physiologique (*Ann. scien. nat.*, Botanique, 6^e série, t. VIII 1879, p. 18).

(3) Ces notes, dont on trouvera l'énumération complète dans d'Arcy Thompson, ont été publiées pour la plupart dans la *Botanische Zeitung* et la *Jenaische Zeitschrift*, de 1866 à 1873, et dans *Kosmos* et *Nature*, de 1873 à 1883.

(4) Severin Axell. — Om anordningarna för fanerogama växternas befruktning Stockholm, 1869.

leur enthousiasme, Hildebrand et Delpino ont dépassé le but quand ils ont supprimé le mot *perpétuelles*, et affirmé que « la nature a horreur des autofécondations ». Cette proposition défigure complètement, en effet, la pensée de Darwin et leur valut les justes critiques d'Axell. Le savant suédois leur fait remarquer que si la fécondation croisée est plus profitable que l'autofécondation, et c'est l'avis de l'auteur, l'autofécondation est néanmoins préférable à la stérilité. Il invoque, en outre, l'exemple des fleurs cléistogames qui sont autofécondées, et néanmoins très fertiles (1). Il suffit de se reporter à l'analyse que nous avons faite plus haut de l'œuvre philosophique de Darwin pour se convaincre qu'aucune des lois formulées par le grand naturaliste, avec une circonspection qui doit être un exemple pour tous, n'est atteinte par les rectifications d'Axell. On peut d'ailleurs reprocher à cet auteur d'avoir imité, en sens contraire, l'exemple d'Hildebrand et de Delpino, car il se laisse évidemment entraîner trop loin quand il veut prouver que les phanérogames les plus différenciées sont celles qui se fécondent elles-mêmes.

S'il est un nom qu'on ne peut séparer de celui de Darwin dans l'histoire de la théorie florale, c'est certainement celui d'Hermann Müller. Depuis 1868, cet infatigable observateur a consacré ses forces et son temps à étudier la fécondation des végétaux par les insectes, et ses publications sur le sujet sont innombrables. Partisan absolu et éclairé des opinions darwiniennes, il a réuni par centaines tous les faits qui pouvaient servir à confirmer ses idées; mais dans toutes ses déductions, il ne s'est jamais départi d'une prudence que les précédents auteurs, emportés par leur ardeur généralisatrice, n'avaient point toujours gardée. Il ne s'est pas contenté d'étudier et de décrire en détail un grand nombre de dispositions florales, de montrer leur adaptation évidente à la fé-

(1) Axell attribue l'existence des fleurs cléistogames chez le *Lamium amplexicaule*, partie à la basse température, qui s'opposerait au développement des fleurs ordinaires, partie à l'absence des insectes qui, dans les circonstances normales, effectuent la fécondation croisée.

condation par les insectes, mais encore il a noté avec soin le genre et l'espèce de tous les visiteurs et il a cherché, autant que possible, à les surprendre dans leur intéressante besogne. Son traité sur *la Fécondation des fleurs par les insectes* (1) est un véritable monument, tant par le nombre des observations qu'il y rassemble, que par la netteté avec laquelle il les expose. C'est le livre classique par excellence, auquel le naturaliste qui s'occupe de ces questions est toujours obligé de revenir. Hermann Müller a cherché, en outre, à définir nettement les relations directes qui existent entre les diverses particularités florales, grandeur, couleur, etc., et les visites des insectes. Il a posé en principe, appuyant son opinion de nombreux exemples, que « plus les fleurs ont une corolle grande et colorée, dans un même genre, plus elles sont fréquentées par les insectes ».

L'ouvrage de Müller eut un grand retentissement. M. Lubbock (2) le résuma en anglais et y ajouta un certain nombre de faits personnels destinés à confirmer la théorie du savant allemand.

Presque au même moment, deux naturalistes belges, MM. Errera et Gevaert (3) exposaient dans un travail très bien fait, l'état précis des connaissances auxquelles on était arrivé à cette date (1878) sur les rapports des insectes et des fleurs. Ils y joignaient quelques observations nouvelles tirées de l'étude de la Flore belge, et qui portaient spécialement sur le résultat des croisements entre fleurs du même pied ainsi que sur la valeur des fleurs cléistogames. Les deux auteurs consacrent, eux aussi, un chapitre intéressant à l'influence des couleurs et des odeurs des fleurs sur les visites des insectes.

(1) Hermann Müller. — *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten*, Leipzig, 1873. Ainsi que je l'ai dit plus haut, je me suis servi de la traduction anglaise de ce ouvrage par d'Arcy W. Thompson, car elle est beaucoup plus complète que l'original allemand.

(2) Lubbock. — *British wild Flowers in relation to insects*, Londres, 1875 (traduit en français sous le titre de : *Les insectes et les fleurs sauvages, leurs rapports réciproques*, Paris, 1879).

(3) Errera et Gevaert. — Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs et en particulier sur l'hétérostylie du *Primula elatior* (*Bull. de la Soc. Roy. de Bot. de Belgique*, année 1878).

En Allemagne comme en Angleterre, en Italie comme en Belgique, la théorie florale de Darwin-Müller avait reçu l'accueil le plus flatteur et tous les naturalistes qui s'étaient occupés de la question, Ogle (1), Kerner (2), Kuntze (3), Behrens (4), pour ne citer que les plus importants, avaient été unanimes à confirmer cette doctrine. Chaque jour, de nouveaux faits, s'ajoutant à la liste déjà si considérable des faits accumulés, venaient assurer la solidité de l'admirable édifice dont les premières pierres avaient été posées par Sprengel et Darwin.

C'est sur ces entrefaites que parut le travail de M. Gaston Bonnier (5) sur les nectaires. L'auteur, après une analyse critique des différentes lois de la théorie florale, arrive à ces conclusions « qu'on ne peut admettre qu'il y ait adaptation réciproque entre les fleurs et les insectes » et « qu'un très grand nombre de dispositions florales facilitent l'autofécondation »; à l'appui de sa thèse, l'auteur rapporte plusieurs séries d'expériences instituées en vue de vérifier les lois de la théorie florale, et qui toutes lui ont fourni des résultats négatifs. Le cas était grave, comme on le voit, car c'était le renversement absolu des principes établis par Sprengel, Darwin, Hildebrand, Delpino, Hermann et Fritz Müller et *tutti quanti*. Ce fut Hermann Müller qui répondit, et dans des termes tellement vifs que nous ne pouvons les reproduire (6). Il reprit une à une les observations de M. Bonnier, montrant leur insuffisance et leurs côtés faibles, avec une logique extrêmement serrée.

(1) Ogle. — Diverses notes dans *Pop. scient. rev.*, années 1869-70.

(2) Kerner. — *Die Schutzmittel der Pollens gegen die Nachtheile vor zeitiger Dislocation und gegen die Nachtheile vor zeitiger Befruchtung*, Innsbruck, 1873.

(3) Kuntze. — *Die Schutzmittel der Pflanzen gegen Thiere und Wetterungunst, und die Frage von einem salzfreien Urmeere (Beilage zur Bot. Zeit, t. XXXV, Leipzig, 1877)*.

(4) Behrens. — *Beiträge zur Geschichte der Bestäubungstheorie (Prog. der könig. Gewerbschule zu Elberfeld, 1877-78)*.

Voyez aussi le chapitre de *Blumen und Insekten* dans *Methodisches Lehrbuch der Botanik*, Braunschweig 1882, traduit en anglais sous le titre de *Text-book of general botany*, Londres, 1885.

(5) Gaston Bonnier. — Les nectaires, étude critique, anatomique et physiologique (*Ann. scienc. nat. Bot.*, 6^e série, vol. VIII, 1879).

(6) La traduction française de cette réponse a paru dans la *Revue internationale des sciences biologiques*, t. VII, année 1884, p. 450 à 465, sous le titre de *Prétendue réfutation de la théorie des fleurs*, par Gaston Bonnier.

Dans bien des cas, les expériences de M. Bonnier avaient été un peu trop hâtives, car ses huit années de recherches sont peu si l'on se rappelle qu'il a fallu à Darwin trente-sept années pour édifier sa théorie. C'est à la précipitation du travail qu'il faut sans doute attribuer certaines erreurs, d'autant plus regrettables que M. Bonnier a voulu y voir des arguments contre l'adaptation réciproque des végétaux et des insectes à la fécondation croisée. La question est trop importante pour que nous n'insistions pas quelque peu sur ce point.

Parmi les objections les plus sérieuses soulevées par M. Bonnier (1) contre la théorie de Darwin-Müller, se trouve celle-ci : « On ne voit jamais aucun insecte sur la mélisse des bois (*Melittis melissophyllum*) qui semble toute disposée par sa jolie corolle, par son parfum, par ses taches indicatrices, à recevoir un grand nombre de visiteurs. L'explication de ce fait est toute simple : la mélisse des bois ne produit point de nectar. » Ainsi que le remarque judicieusement M. Dodel-Port (2), ces faits seraient-ils vrais qu'ils n'infirmeraient en rien la théorie florale, mais M. Bonnier a commis à ce sujet une double erreur et pris, par conséquent, un point de départ faux comme base de ses raisonnements (3). Je laisse la parole au botaniste suisse : « Les allégations de M. Bonnier au sujet du *Melittis melissophyllum* sont complètement erronées. Cette plante, qui croit aux environs de Zurich, a été étudiée au point de vue nectarifère par Mme Carolina Dodel-Port, durant l'été de 1880. Il résulte de ses recherches, contrairement aux assertions de M. Bonnier, que non seulement la mélisse des bois est visitée et fécondée par les insectes, mais encore qu'elle possède un anneau nectarifère parfaitement développé. »

(1) Outre le travail sur les nectaires, voir aussi : *Insectes et Fleurs*, lecture faite à l'association scientifique de France (*Revue scientifique* du 2 avril 1881).

(2) Arnold Dodel-Port. *Illustrirtes Pflanzenleben*, Zurich, 1883, p. 325.

(3) M. Bonnier s'est aussi à diverses reprises escrimé contre des propositions que nul n'avait songé à affirmer, ce qui lui a attiré, de la part de H. Müller. (Voyez *Revue internationale des Sciences*, *loc. cit.*, p. 462-463), le reproche quelque peu légitime, de s'être battu contre des moulins à vent.

Quoique cet argument de M. Bonnier soit loin d'être le seul qui ait donné prise à une critique aussi sévère, nous ne pouvons entrer ici dans tous les détails de cette polémique. Dans le courant de cette étude, lorsque l'occasion s'en présentera, nous reproduirons les autres objections de M. Bonnier et nous en examinerons la valeur.

Cette protestation n'eut guère d'écho et la théorie florale, en dépit des attaques dont elle a été l'objet, voit s'accroître incessamment le nombre de ses partisans. Les grandes lois qui la régissent sont aujourd'hui nettement établies, mais il reste encore bien des faits de détail à observer et de nombreux travailleurs apportent chaque jour, pour ainsi dire, une nouvelle pierre à l'édifice qui s'élève toujours de plus en plus stable sur ses bases.

Une mention toute spéciale est due au livre de M. Dodel-Port (1), travail d'assez longue haleine, dans lequel l'auteur non content de résumer d'une manière très claire les principes de la théorie florale, a encore fourni à l'appui un certain nombre de faits nouveaux.

Löw (2) a inauguré une intéressante série de recherches pour savoir comment se comportaient les insectes indigènes vis-à-vis des plantes exotiques du jardin botanique de Berlin. Ses observations très importantes (578 espèces de plantes cultivées en liberté et visitées par 200 espèces d'insectes) l'ont conduit à accepter dans toutes ses conclusions la théorie de Müller.

Nous ne pouvons songer à analyser les nombreuses publications qui ont paru dans ces dernières années et qui, pour la plupart, n'ont trait qu'à certains points particuliers. Nous nous bornerons à les signaler dans l'index bibliographique, nous réservant toutefois de décrire dans la seconde partie de ce travail les cas curieux ou peu connus d'adaptation que ces notes pourraient contenir.

(1) Dodel-Port. — *Illustrierte Pflanzenleben*, Zurich, 1883.

(2) Löw. — *Beobachtungen über den Blumenbesuch von Insekten an Freilandpflanzen des botanischen Garten, zu Berlin (Jahrb. des Königl. Bot. Gartens zu Berlin, Bd. III, 1884)*.

CHAPITRE II

ADAPTATION DES PLANTES ENTOMOPHILES

A LA FÉCONDATION CROISÉE

L'ensemble de la théorie florale se dégage assez clairement de cet exposé historique pour que nous n'ayons qu'à en rappeler les grandes lignes.

Si l'autofécondation est préférable à la stérilité, le croisement est de beaucoup supérieur à l'autofécondation et confère aux plantes des avantages indéniables dans la lutte pour l'existence. L'adaptation à cette fécondation croisée doit donc être, dans la plupart des cas, la tendance de toutes les fleurs.

Pour réaliser ce but, les végétaux ont besoin d'agents extérieurs qui se chargeront de transporter le pollen d'une fleur sur le stigmate d'une autre fleur.

Ces agents extérieurs, ainsi que Delpino l'a parfaitement établi, peuvent être multiples: ce sera tantôt l'eau (*Plantes hydrophiles*), tantôt le vent (*Plantes anémophiles*), tantôt enfin les animaux (*Plantes zoïdiophiles*). Parmi ces derniers, le rôle le plus important de beaucoup est dévolu aux insectes, et les plantes *entomophiles* sont excessivement nombreuses; c'est d'elles seulement que nous nous occuperons.

C'est une véritable merveille de voir avec quelle ingéniosité, avec quelle variété infinie de combinaisons, tendant en dernier ressort au même but, certaines plantes se sont adaptées à la fécondation croisée.

Nous nous proposons, dans cette seconde partie, de décrire un certain nombre des cas d'adaptation, les plus intéressants et les plus

instructifs qu'on ait observés jusqu'à ce jour, montrant ainsi sur quelles bases solides s'appuie la conception de la théorie florale.

La plupart des dispositions destinées à favoriser le croisement et à empêcher l'autofécondation peuvent se rattacher à l'une des trois catégories suivantes :

1° *Diclînie* : les sexes sont séparés et dès lors la fécondation croisée devient la règle absolue et nécessaire.

2° *Dichogamie* : les organes reproducteurs ne se développent pas en même temps, condition qui rend le croisement nécessaire dans la plupart des cas.

3° *Hétérostylie* : les fleurs diffèrent profondément au point de vue de la situation relative des étamines et du pistil ; ces organes sont disposés de façon à favoriser la fécondation croisée par l'intermédiaire des insectes.

Un chapitre spécial sera consacré à l'étude de chacun de ces trois procédés.

Nous réserverons pour un quatrième paragraphe la description de toute une série de plantes, très ingénieusement adaptées à la fécondation croisée, mais que leurs dispositions anatomiques ne permettent point de placer d'une manière suffisamment exacte dans l'une des trois catégories précitées. Telles sont par exemple, les Orchidées, les Asclépiadées, les Sauges, etc.

I. — DICLINIE

Lorsque les étamines et le pistil ne sont point réunis sur la même fleur, on donne aux plantes ainsi construites le nom de *plantes diclines*. Les espèces diclines sont dites *monoïques* quand les fleurs mâles et les fleurs femelles se trouvent situées sur un même individu ; elles sont appelées *dioïques* quand les fleurs mâles et les fleurs femelles sont portées par des individus différents.

Il est bien évident que ces conditions sont exceptionnellement favorables à la fécondation croisée, et que la pollinisation ne peut

être accomplie que par l'intervention des agents extérieurs. C'est généralement le vent qui se charge de cette besogne et la majeure partie des plantes diclines sont anémophiles ; telles sont les Amentacées, les Palmiers, les Conifères, etc... Il en est pourtant qui sont nettement entomophiles et qui méritent de nous arrêter un instant.

Chez les saules (*Salix cinerea*, *S. caprea*, *S. aurita*), le pollen est régulièrement transporté des fleurs mâles aux fleurs femelles par un grand nombre d'insectes ; Hermann Müller (1) en a compté jusqu'à 86 espèces, dont 54 appartenaient aux hyménoptères, 26 aux diptères, 2 aux coléoptères, 3 aux lépidoptères, enfin 1 aux hémiptères.

Ce même observateur explique par les raisons suivantes ce chiffre considérable de visiteurs :

- 1° La réunion d'un grand nombre de fleurs en inflorescences relativement volumineuses, ce qui les rend plus visibles ;
- 2° Le développement précoce des fleurs, avant les feuilles, qui attire sur elles toute l'attention des insectes ;
- 3° La grande quantité de pollen et de miel que les visiteurs y trouvent à leur disposition ;
- 4° Enfin, et par dessus tout, la floraison hâtive des saules qui permet aux abeilles de trouver une nourriture pour leurs larves, alors que les autres fleurs n'ont point encore fait leur apparition.

Ces plantes (2), on le voit, n'ont négligé aucune des conditions favorables qui pouvaient leur servir à assurer la fécondation croisée.

L'*Asparagus officinalis* (3) nous offre un intéressant passage entre la monœcie et la dicœcie.

(1) Il est intéressant de rappeler ici, que d'après H. Müller, la diclinie des *Salix* aurait une origine toute spéciale : « Beaucoup de plantes diclines entomophiles semblent l'être devenues par dégradation de leur forme hermaphrodite, mais le saule paraît avoir hérité sa condition dicline directement des premiers phanérogames, qui étaient diclines et anémophiles. »

(2) H. Müller. — *Loc. cit.*, p. 524-525.

(3) H. Müller. — *Loc. cit.*, p. 548-49

Les fleurs des individus mâles possèdent un rudiment de pistil, et on retrouve chez les individus femelles des vestiges d'anthères, stériles, mais très nets. Leur couleur verte les rend peu visibles à une certaine distance, mais elles émettent un parfum agréable et sécrètent une assez forte quantité de nectar. Détail intéressant à noter, et dont nous apprécierons plus loin l'importance, les fleurs mâles, longues de six millimètres, sont juste le double des fleurs femelles qui n'en ont que trois.

Je citerai enfin comme dernier exemple, celui du *Lychnis vespertina* (*dioica* L.), dont la fleur d'un blanc pur ne possède aucune strie directrice (1), mais répand le soir un parfum intense d'une grande suavité : les deux formes, mâle et femelle, sécrètent en outre un abondant nectar. Ce nectar, profondément situé, n'est accessible qu'aux insectes doués d'une trompe longue et mince : aussi sont-ce les papillons crépusculaires qui sont chargés d'assurer la fécondation croisée. Ce fait est en rapport direct avec les odeurs attirantes qu'exhalent les fleurs du *Lychnis* à la tombée du jour. A maintes reprises H. Müller (2) a vu le *Sphinx porcellus* visitant et fécondant ces fleurs.

Nous ne pouvons clore ce chapitre sans dire quelques mots de la loi de Sprengel relative à l'ordre dans lequel les insectes visitent les plantes dielines nectarifères. D'après le vieil auteur, dont H. Müller a confirmé les conclusions, les fleurs mâles sont plus visibles que les fleurs femelles, aussi sont-elles généralement visitées les premières, de préférence aux fleurs femelles. Ces conditions, on le comprend sans peine, sont extrêmement favorables au croisement.

Il est aisé, dans un grand nombre de cas, de vérifier l'exactitude de ces assertions. Ainsi, les fleurs mâles des saules sont beaucoup plus visibles que les fleurs femelles, grâce à la couleur, d'un jaune éclatant, de leurs anthères. Dans d'autres espèces chez lesquelles

(1) Ce fait a une grande importance si l'on tient compte de ce que la fleur est crépusculaire et qu'elle est fécondée par les papillons nocturnes.

(2) H. Müller. — *Loc. cit.*, p. 131.

les anthères sont peu visibles, les fleurs mâles conservent leur avantage, grâce à une augmentation de taille qui les rend beaucoup plus apparentes. Chez l'Asperge officinale, par exemple, les fleurs mâles sont deux fois plus grandes que les fleurs femelles. D'autres fois, les fleurs en elles-mêmes n'offrent point de différences de taille, mais elles sont réunies en touffes beaucoup plus denses sur les pieds mâles que sur les pieds femelles ; telles sont les *Valeriana dioïca*, *Sagittaria sagittifolia*, etc. (1).

Nous pouvons donc conclure avec Sprengel et H. Müller que dans la plupart des cas, chez les espèces diclines nectarifères, les fleurs mâles sont plus visibles que les fleurs femelles et sont, pour cette raison, visitées les premières.

Dans l'espoir quelque peu chimérique de renverser jusqu'à la moindre loi de la théorie florale, M. Gaston Bonnier a institué une série d'expériences faites sur les abeilles seulement (2), à la suite desquelles il a cru pouvoir conclure « que les abeilles ne vont pas d'abord sur les fleurs mâles, puis ensuite sur les fleurs femelles, et que la plus grande visibilité des fleurs mâles est indifférente » (3). Il suffit de lire le résultat de ces observations pour voir que l'auteur est arrivé justement à prouver ce qu'il prétendait combattre.

II. — DICHOGAMIE

Dès 1790, Sprengel en examinant avec soin divers pieds d'*Epilobium angustifolium* reconnut que les anthères arrivent à maturité bien avant les stigmates, phénomène dont il comprit toute l'importance au point de vue de la fécondation des insectes, et qu'il nomma *dichogamie*.

(1) Voir Errera et Gevaert. — Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs et en particulier sur l'hétérostylie du *Primula elatior* (*Bull. de la Soc. roy. de Botan. de Belgique*, année 1878 ; p. 144).

(2) M. Bonnier paraît avoir oublié complètement que 86 espèces d'insectes visitent les fleurs de saules.

(3) G. Bonnier, *Les Nectaires, etc.*, loc. cit., p. 49-51.

Depuis lors, les exemples se sont multipliés, et ils augmentent tous les jours, au fur et à mesure qu'on étudie davantage le mode de fécondation des végétaux phanérogames. On connaît maintenant nombre des plantes chez lesquelles les organes sexuels ne mûrissent point en même temps, et auxquelles on a conservé, d'une façon générale, le nom de *plantes dichogames*. Toutefois cette dichogamie peut se rencontrer sous deux formes bien distinctes : dans la première, qu'on appelle *Protérandrie*, les étamines se développent avant le stigmate ; dans la seconde, au contraire, qu'on désigne par le mot de *Protérogynie*, le stigmate acquiert sa maturité sexuelle avant les étamines.

A. — PROTÉRANDRIE.

Les fleurs protérandrées sont en nombre considérable, et H. Müller en a signalé beaucoup d'exemples. Nous en choisirons quelques-uns des plus nets et des plus instructifs.

Le *Stellaria graminea*, de la famille des Caryophyllées, possède un androcée composé de dix étamines (*a*) disposées sur deux verticilles de cinq, et un gynécée surmonté de trois branches stylaires (*st*). A la base des cinq étamines extérieures se trouvent des glandes nectarifères (*n*).

Au moment où la fleur s'ouvre (A), les trois styles sont enroulés sur eux-mêmes et les papilles stigmatiques n'apparaissent point encore ; pourtant, dès cette époque, les cinq étamines du rang externe sont arrivées à maturité, et se recourbent vers le centre de la fleur. Puis vient une seconde phase, pendant laquelle les cinq étamines du rang interne mûrissent à leur tour et se comportent exactement comme les premières ; durant toute cette période, la fleur est restée mâle. Mais bientôt toutes les étamines se raccourcissent, se flétrissent peu à peu ; en même temps, les styles s'allongent (B, *st*), et se couvrent de papilles stigmatiques : c'est la troisième phase, durant laquelle la fleur est femelle.

Il est bien évident que, dans ces conditions, la fécondation croisée est presque inévitable; les insectes se couvrent de pollen sur les jeunes fleurs (A) où les étamines seules sont arrivées à maturité, et vont le déposer sur le pistil des fleurs plus âgées (B). Si



FIG. 1. — Fleurs protérandrées de *Stellaria graminea*: A, état mâle; B, état femelle; a, étamines; st, stigmates; n, nectaires (d'après H. Müller).

les insectes ne visitent point la fleur, cette dernière peut alors se féconder elle-même, car avant que les étamines ne soient complètement fanées, les stigmates se recourbent et viennent se mettre en contact avec les anthères : dans l'un et l'autre cas, la reproduction est assurée.

Le *Conium maculatum* est bâti sur le type ordinaire des Om-
bellifères (fig. 2).

La figure A représente une jeune fleur qui vient de s'ouvrir ;
les ovaires (*ov*) ne portent pas encore de stigmates, mais les cinq
étamines (*a*) sont déjà plus ou moins développées : cet état cor-
respond au début de la période mâle.

La fleur grandissant, toutes les étamines arrivent à maturité et
l'on voit poindre les rudiments des deux stigmates (*st*) : c'est ce
que représente la figure B. Puis les étamines se fanent, tombent
complètement ; les styles acquièrent leur taille normale et se



FIG. 2. — Fleurs protérandrées de *Conium maculatum* : A, état mâle ;
B, état intermédiaire ; C, état femelle ; *ov*, ovaires ; *st*, stigmates ; *a*, éta-
mines (d'après H. Muller).

couvrent de papilles stigmatiques : la fleur est alors dans sa pé-
riode femelle (C).

Si nous comparons ce cas au précédent, nous nous convainçons
aisément que le *Conium maculatum* est disposé d'une façon plus
avantageuse encore que le *Stellaria graminea*, au point de vue
de la fécondation croisée. L'autofécondation est impossible, puis-
que les étamines sont tombées au moment où les stigmates arri-
vent à maturité ; l'intervention des insectes est donc indispen-
sable pour assurer la reproduction de l'espèce.

Bien que le *Conium maculatum* soit une plante très vénéneuse,
les insectes de toute espèce la visitent en grand nombre, à cause
de certaines dispositions qu'il est intéressant de rapporter.

En premier lieu, ces fleurs sécrètent du nectar sur une sorte

de disque plat, situé au milieu de la fleur, et accessible à tous les insectes, même à ceux dont la langue est très courte.

Puis, les fleurs réunies en grand nombre sont plus voyantes et offrent aux visiteurs, en raison de leur groupement même, une nourriture abondante et facile à recueillir tout à la fois.

C'est la réunion de toutes ces conditions avantageuses qui assure la fécondation croisée.

Le dernier exemple que je veuille citer est celui de la Ger-

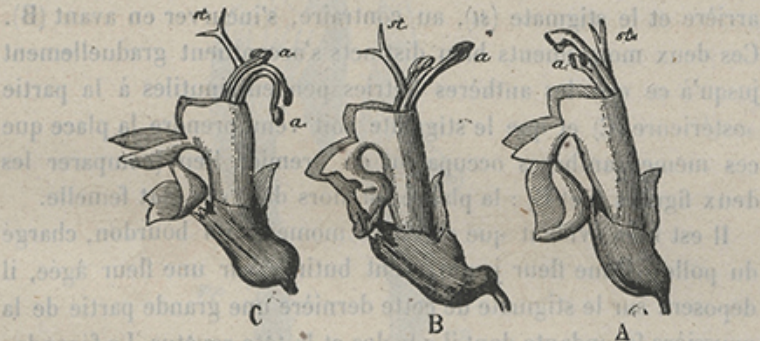


FIG. 3. — Fleurs protérandrées du *Teucrium scorodonia* : A, état mâle; B, état intermédiaire; C, état femelle; a, étamines; st, stigmate (d'après H. Müller).

mandrée (*Teucrium scorodonia*), plante excessivement commune, de la famille des Labiées.

Contrairement à ce qu'on observe chez la plupart des espèces de ce groupe, la lèvre supérieure de la corolle du *Teucrium scorodonia*, au lieu de s'étendre en une sorte de voûte protectrice au-dessus de l'androcée, est brusquement tronquée vers le haut, et laisse échapper le faisceau formé par la réunion des étamines et du style.

Au début de la floraison (A), le stigmate (*st*), qui n'est d'ailleurs point encore arrivé à maturité, est manifestement rejeté en arrière; les étamines (*a*), au contraire, sont couvertes de pollen et s'inclinent légèrement en avant. On sait que généralement, chez les

Labiées, le nectar s'amasse dans la partie inférieure du tube de la corolle. Qu'un insecte (c'est d'ordinaire un bourdon) vienne se poser sur la lèvre inférieure de la Germandrée pour procéder à sa récolte, il sera forcé, pour atteindre le nectar avec sa trompe, d'appuyer la partie supérieure de la tête sur les anthères qui le couvriront de pollen. Il s'agit maintenant de montrer comment ce pollen pourra être déposé sur le stigmate d'une autre fleur.

La Germandrée ne reste point longtemps à l'état mâle représenté par la figure A; on voit bientôt les étamines (*a*) s'infléchir en arrière et le stigmate (*st*), au contraire, s'incurver en avant (B). Ces deux mouvements bien distincts s'accroissent graduellement jusqu'à ce que les anthères flétries pendent inutiles à la partie postérieure (C) et que le stigmate soit venu prendre la place que ces mêmes anthères occupaient en premier lieu (comparer les deux figures A et C) : la plante est alors dans son état femelle.

Il est bien évident que si, en ce moment, un bourdon, chargé du pollen d'une fleur jeune, vient butiner sur une fleur âgée, il déposera sur le stigmate de cette dernière une grande partie de la poussière fécondante dont il a le dos et la tête revêtus. La fécondation croisée est, pour ainsi dire, forcée, car l'androcée et le stigmate occupent mathématiquement la même place, l'un après l'autre.

Bien que peu visibles, les fleurs du *Teucrium scorodonia* attirent un grand nombre d'insectes, en particulier des bourdons et des anthophores; ce fait s'explique suffisamment par la réunion en épis d'un grand nombre de fleurs, par l'abondance du nectar que les Germandrées fournissent à leurs visiteurs, et enfin par leur parfum intense, d'après Errera et Gevaert (1).

Ces exemples, qu'il serait facile de multiplier, nous paraissent montrer, d'une façon suffisamment claire, le rôle important joué par la protérandrie dans la fécondation croisée chez les plantes entomophiles.

(1) Errera et Gevaert. — Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs, et en particulier sur l'hétérostylie du *Primula elatior* (*Bull. la Soc. roy. de bot. de Belgique*, année 1878, p. 127).

II. — PROTÉROGYNIE.

Dans toutes les plantes que nous venons de passer en revue, les étamines arrivent toujours à maturité avant les stigmates; mais il est une seconde forme de la dichogamie, dans laquelle le gynécée est plus précoce que l'androcée : on la nomme *protérogynie*.



FIG. 4. — Fleurs protérogynes d'*Aristolochia clematitis* : A, état femelle, B, état mâle ; a, étamines ; st, stigmate ; pp, poils (d'après Dodel-Port).

Si les cas de protérandrie sont fréquents dans la nature et si nous n'avons eu que l'embarras du choix pour en citer quelques exemples frappants, il n'en est pas de même pour la protérogynie. Cette dernière, en effet, se rencontre plus ordinairement chez les plantes anémophiles, et on ne l'observe que rarement chez les plantes entomophiles.

(1) Sprengel. — *Loc. cit.*, p. 418.

L'*Aristolochia clematidis* est une des fleurs qui nous permettront le mieux de suivre et d'étudier les diverses phases du phénomène.

Le périanthe, formé d'une seule pièce dilatée à sa base, resserrée, au contraire, au-dessus du gynandre, se termine par une expansion spathiforme et irrégulière. Dans toute la partie rétrécie qui ressemble au col d'un entonnoir, on observe, lorsque la fleur est jeune, une assez grande quantité de poils raides et obliques (*pp*), inclinés d'une façon constante vers le fond du périanthe : cette disposition, qui rappelle complètement celle de certaines nasses à prendre le poisson, permet aux insectes de pénétrer facilement dans la partie inférieure de la fleur, mais leur oppose une infranchissable barrière lorsqu'ils veulent en sortir. Nous verrons tout à l'heure quel est le rôle de ce véritable piège, et alors seulement nous en apprécierons toute l'importance.

Au milieu de l'espèce de chambre formée par la dilatation basilaire du périanthe se trouve le gynandre, résultant de l'union intime de l'androcée et du gynécée. Durant toute la période femelle (fig. 4, *À*), il est disposé de telle façon que sa partie supérieure porte les papilles stigmatiques (*st.*) et recouvre complètement les étamines sessiles (*a*), rendant ainsi toute fécondation absolument impossible sans l'intervention d'un agent extérieur.

Déjà Sprengel avait constaté ce fait, et ses patientes observations l'avaient amené à reconnaître en grande partie la vérité. « Cette fleur, dit-il dans un langage poétique et enthousiaste, est la plus belle de toutes celles dont j'ai réussi à percer le mystère, tant par la simplicité de sa structure, que par l'industrie toute spéciale que la nature a déployée dans les dispositions destinées à amener la fécondation. »

Le savant botaniste vit un grand nombre de petits insectes, des diptères pour la plupart, attirés sans doute par l'odeur particulière que répand l'Aristolochie, pénétrer dans le tube de la corolle, en gagnant le fond et y demeurer prisonniers, à cause des poils raides qui leur fermaient toute issue. Dans leurs efforts inutiles

pour s'échapper, les bestioles s'agitaient en tous sens, retombaient jusqu'au fond du périanthe, se frottant ainsi contre les étamines et s'y couvrant de pollen qu'elles déposaient ensuite sur le stigmate. Ainsi se trouvait assurée la reproduction, qui eût été impossible sans le concours des insectes.

Sprengel admettait forcément l'autofécondation de la plante car, pour lui, les insectes étaient condamnés à mourir sans avoir recouvré la liberté. Hildebrand le premier (1) montra que le cas était plus compliqué et que la fécondation croisée était la règle pour l'aristoloche comme pour la plupart des plantes entomophiles. Cette fécondation croisée est réalisée grâce à deux dispositions qui avaient échappé à Sprengel : en premier lieu, la plante est dichogame ; en outre, à un moment donné les diptères peuvent s'échapper, grâce à un ingénieux mécanisme que nous allons décrire.

Chez l'*Aristolochia clematitis*, en effet, les stigmates arrivent à maturité bien avant les étamines : c'est à ce moment que les insectes pénètrent dans la fleur et y demeurent pris au piège. Au bout de quelque temps, la fleur, qui a été fécondée par le pollen que les insectes lui ont apporté d'une autre plante, devient mâle à son tour ; les anthères mûrissent et couvrent à nouveau de pollen les prisonniers ailés. En même temps, les poils qui fermaient l'issue se flétrissent, tombent et permettent aux petits diptères de s'échapper. A peine mis en liberté, Hildebrand les a vus se précipiter, tout couverts de pollen, dans la corolle d'une autre fleur d'Aristolochie, à l'état femelle, et y déposer sur le stigmate le pollen dont ils étaient chargés.

Aussitôt fécondée, la fleur est le siège d'un mouvement remarquable. M. van Tieghem décrit ainsi ce phénomène, en faisant nettement ressortir la merveilleuse adaptation qui existe entre la fleur et l'insecte chargé d'assurer la reproduction : « Aussi long-

(1) Hildebrand. — Ueber die Befruchtung von *Aristolochia clematitis* (Bot. Jahresbericht von Pringsheim, 1867, p. 343 et suiv.).

temps que le stigmate est vierge, le pédicelle floral est dressé, le périanthe béant vers le ciel et les mouches qui arrivent trouvent largement ouverte une porte hospitalière ; mais aussitôt la pollinisation opérée, le pédicelle se recourbe brusquement vers le bas, et quand la mouche s'est envolée avec sa nouvelle charge de pollen, le lobe en forme d'étendard se replie sur la bouche du calice et en défend l'entrée aux autres mouches, qui n'ont plus rien à y faire désormais (1). »

En résumé, la fécondation croisée se trouve assurée, tant par la protérogynie que par les curieuses dispositions anatomiques que nous venons d'étudier.

Chez les *Arum*, qui sont également protérogynes et dont la structure rappelle celle des *Aristoloches*, on observe des faits absolument semblables. Voici en quels termes Darwin résume ses recherches à ce sujet : « Afin de savoir si les diptères vivant au fond d'une spathe d'*Arum maculatum* pourraient s'échapper et transporter le pollen à une autre plante, je serrai fortement, durant le printemps de 1842, un sac de fine mousseline autour d'une spathe, et quand j'y retournai, une heure après, je vis plusieurs petites mouches grimant sur la face inférieure du sac. Je cueillis alors la spathe, soufflai très fort dans son intérieur, et plusieurs mouches en sortirent aussitôt : toutes, sans exception, étaient recouvertes du pollen de l'*Arum*. Ces insectes s'enfuirent promptement et je vis distinctement trois d'entre eux voler à une plante distante d'un mètre environ ; elles s'abattirent sur la face concave de la spathe et pénétrèrent ensuite dans sa profondeur. J'ouvris alors la fleur, et quoique pas une seule anthère ne fût en déhiscence, je trouvai dans le fond plusieurs grains de pollen qui durent avoir été apportés d'une autre plante par l'une de ces mouches ou par quelques autres insectes. Dans une autre fleur, de petites mouches grouillaient et je les vis abandonnant du pollen sur les stigmates (2). »

(1) Van Tieghem. — *Traité de botanique*, Paris, 1884, p. 438.

(2) Darwin. — *Des effets de la fécondation croisée et de la fécondation directe dans le règne végétal*, trad. franç., Paris, 1877, p. 428.

Les choses se passent d'une façon moins compliquée chez le *Scrofularia nodosa* (figure 5), comme nous allons le voir.

Dans la plupart des Labiées et des Personées, la disposition des anthères est telle que le pollen est déversé sur le dos de l'insecte visiteur ; c'est tout le contraire chez les Scrofulaires. Le style, d'abord, puisque la plante est protérogyne (A, *st.*), les étamines ensuite (B, *a.*) viennent faire saillie à la partie inférieure de la corolle et se mettent en rapport avec la face ventrale de l'insecte. La cinquième étamine (*c.*) qui, chez les Scrofulaires, persiste à un

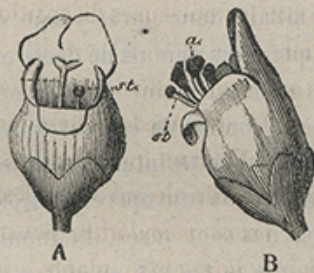


FIG. 5. — Fleurs protérogynes de *Scrofularia nodosa* : A, état femelle ; B, état mâle ; *a.*, étamines ; *c.*, étamine rudimentaire ; *st.*, stigmate (d'après H. Müller).

état plus ou moins rudimentaire, reste appliquée contre la lèvre supérieure de la corolle, et ne gêne en rien la fécondation.

Sprengel (1) dont nous aurons tant de fois à admirer la perspicacité, et H. Müller (2), qui n'a guère fait que vérifier ici les assertions du vieux savant, nous ont donné une excellente description de la façon dont les Guêpes, visiteurs ordinaires des *Scrofularia*, s'y prennent pour opérer la fécondation. Cramponnées par leurs pattes à la surface externe de la corolle, le thorax appuyé contre la lèvre inférieure, ces insectes introduisent la tête entre la lèvre supérieure et les lobes latéraux du périanthe, afin de pouvoir aller puiser, avec leur trompe, deux grosses gouttes de

(1) Sprengel. — *Loc. cit.*, p. 383.

(2) H. Müller. — *Loc. cit.*, p. 454, fig. 146.

miel situées à la base de l'ovaire, du côté supérieur de la fleur. Or, en exécutant ce mouvement, les guêpes touchent le stigmate chez les jeunes fleurs (A) et les anthères chez les fleurs vieilles (B) avec la face inférieure non seulement de la tête, mais encore du pro- et du mésothorax; fertilisant ainsi régulièrement les fleurs en condition femelle avec le pollen des fleurs en condition mâle.

Les observations minutieuses de Sprengel et de H. Müller ne peuvent laisser aucun doute à cet égard. Bien souvent ces deux naturalistes ont trouvé des fleurs de *Scrofularia* dont le stigmate était couvert de pollen bien que les anthères ne fussent point encore mûres: il fallait donc qu'il y eût été apporté par les guêpes de la façon que nous venons de décrire. Toutefois, l'intervention des insectes n'est point absolument nécessaire pour assurer la fécondation, comme le croyait Sprengel: H. Müller a en effet remarqué que, si cette intervention manque, les anthères mûrissent à temps pour pouvoir opérer l'autofécondation.

Les fleurs protérogynes sont rares, du moins parmi les plantes entomophiles, ainsi que je l'ai dit au début de ce paragraphe: l'Aristolochie, l'Arum et le Scrofulaire en sont les exemples les plus nets. Quelques *Plantago* et le *Saxifraga seguieri* présenteraient la même particularité, d'après H. Müller (1).

Første dit en avoir observé un cas chez une ombellifère (2), et M. Ed. Hekel, le savant traducteur de Darwin, assure que les genres *Bignonia* et *Tecoma* sont protérogynes, en dépit des assertions contraires de Delpino et de H. Müller (3).

Si nous ajoutons à cette liste les noms des *Veronica longifolia*, *Gagea spathacea* et *Prunus lauro-cerasus*, cités par MM. Errera et Gevaert (4), nous aurons énuméré, je pense, la plus grande partie des exemples signalés.

(1) H. Müller. — Loc. cit. p. 504 et 244.

(2) Förste. — Dichogamy of Umbellifera (*Bot. Gazette*, vol. VII, 1882, p. 70).

(3) Hekel. — Note du traducteur, dans: Darwin, *des effets de la fécond. croisée et de la fécond. directe*, etc., p. 65.

(4) Errera et Gevaert. — Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs et en particulier sur l'hétérostylie du *Primula elatior*. (*Bull. de la Soc. roy. de Bot. de Belgique*, année 1878).

Si nous comparons la protérogynie à la protérandrie nous n'aurons pas de peine à nous convaincre que ces deux phénomènes sont des variantes d'un même procédé physique, destinées, dans l'un et l'autre cas, à assurer la fécondation croisée. La dichogamie est un des premiers pas faits par les plantes pour se soustraire à la débilitante influence des perpétuelles autofécondations. Les chapitres suivants nous montreront par quelle série de merveilleuses adaptations, parfois très compliquées, d'autres formes sont également arrivées à ce but suprême.

III. — HÉTÉROSTYLIE

On donne, dans l'état actuel de la science, le nom d'*hétérostylie* à certaines plantes, chez lesquelles on trouve tantôt deux, tantôt trois formes, qui diffèrent l'une de l'autre par la longueur de leur style et de leurs étamines.

Le fait était déjà connu depuis longtemps, car Persoon et Sprengel l'avaient observé vers la fin du siècle dernier; mais il était néanmoins resté sans explication satisfaisante jusqu'au moment où Darwin (1) publia le résultat de ses patientes et admirables recherches sur l'hétéromorphisme floral, et en montra toute l'importance au point de vue de la fécondation croisée (2).

(1) Darwin. *Des différentes formes de fleurs dans les plantes de la même espèce*, trad. franç., Paris, 1878.

(2) Il est juste pourtant de mentionner le travail de M. J.-E. Planchon sur la famille des Linées (London, *Journal of Botany*, vol. III; 1848, p. 177), dans lequel l'auteur entrevit l'importance de l'hétérostylie au point de vue de la reproduction. Voici, en effet, comment il s'exprime en parlant des *Linum perenne* et *L. sa-so.oides*. « La variation la plus remarquable peut-être, celle de la longueur relative des étamines et des styles, s'observe chez presque toutes les formes de la plante, et mérite toute l'attention des botanistes, parce qu'elle cache sans doute un petit mystère dont l'observation de la plante vivante peut dévoiler le secret. Les fleurs à styles courts mûrissent leurs fruits, et paraissent avoir du pollen, comme celles à styles allongés. Mais ce caractère n'est-il pas lié à quelques particularités physiologiques des organes floraux? N'influe-t-il pas sur le mode de fécondation? Se transmet-il de la plante à celles qui pro-

Dans la généralité des cas d'hétérostylie, on peut distinguer deux formes bien nettes: l'une dolichostylée, dans laquelle le style est beaucoup plus long que les étamines, l'autre brachystylée, dans laquelle au contraire le style est notablement plus court que les étamines.

Il existe pourtant quelques plantes, assez rares d'ailleurs, chez lesquelles on rencontre une troisième forme, intermédiaire entre les deux que nous venons de signaler: cette forme est dite mésostylée. Il résulte de la présence de cette troisième forme qu'on peut grouper les plantes hétérostylées en deux catégories distinctes: les plantes hétérostylées *dimorphes* et les plantes hétérostylées *trimorphes*.

HÉTÉROSTYLÉES DIMORPHES

Le cas des *Primula* est devenu, pour ainsi dire, classique depuis les consciencieuses recherches de Darwin (1); nous ne pouvons donc mieux faire que de résumer ici les conclusions de cet incomparable observateur. Bien que se ressemblant beaucoup au premier abord, les deux formes de fleur de la *Primula veris* offrent néanmoins de notables différences en plusieurs points importants de leur structure anatomique, ainsi que l'on peut facilement le vérifier.

Dans la forme dolichostylée (fig. 6, A) le pistil (*st*) est presque deux fois aussi long que dans la forme brachystylée (fig. 6, B). Il domine de beaucoup les anthères (*a*) qui sont placées vers le milieu de la longueur du tube; dans la forme brachystylée, au contraire,

viennent de ses graines? Voilà des questions que je ne puis résoudre, ni au mois d'octobre, ni dans les environs de Kew où ne croît aucune espèce de *Lin*, mais que je recommande à l'attention des botanistes, qui pourraient avoir à leur portée ou le *L. perenne*, ou le *L. salsoloïdes* chez lesquels la même variation paraît avoir lieu. »

(1) Darwin. — *Formes de fleurs*, p. 13 et suivantes.

les anthères, attachées au niveau de l'ouverture de la corolle, se trouvent notablement au-dessus du stigmate.

Il existe d'ailleurs d'autres différences très importantes entre les organes reproducteurs de ces deux formes. Le stigmate, dans la forme dolichostylée, est globulaire; dans la forme brachystylée, il est déprimé par le sommet. Les papilles stigmatiques sont deux ou trois fois aussi longues dans la forme dolichostylée que dans la forme brachystylée.

Dans les fleurs à court style, les grains de pollen sont sensible-

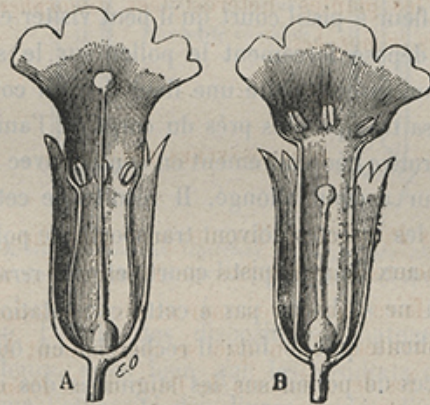


FIG. 6. — *Primula veris* : A, forme dolichostylée; B, forme brachystylée; a, étamines; st, stigmates (d'après Dodel-Port).

ment plus grands et plus arrondis que dans les fleurs à long style.

Enfin, les plantes dolichostylées fleurissent plus tôt que les autres, mais fournissent un moins grand nombre de semences.

Tous ces caractères différentiels étant bien établis, il s'agissait d'expliquer leur origine et leur destination. C'est ce que Darwin fit avec sa sagacité habituelle.

Par une série d'expériences habilement conduites et qu'il serait beaucoup trop long de rapporter ici, le savant naturaliste fut amené à conclure que les visites des insectes étaient absolument nécessaires à la fécondation normale des primevères. Les plantes

soustraites à l'action des insectes au moyen d'une gaze protectrice, n'étaient pas toujours d'une stérilité complète, mais leur rendement en graines était de beaucoup inférieur.

Ce sont généralement les *Bombus* et parfois, mais rarement, les papillons, qui se chargent d'assurer la fécondation croisée, et cela d'une façon complètement mécanique, en raison même des dispositions anatomiques que nous avons exposées. « Quand un insecte visite la fleur d'une primevère ayant un pistil allongé, dit Lubbock (1), le pollen des étamines se dépose sur sa trompe à un endroit qui se trouve nécessairement en contact avec le sommet du pistil d'une fleur à pistil court qu'il peut visiter ensuite, et par conséquent il dépose forcément le pollen sur le stigmate. Par contre, quand un insecte visite une fleur à pistil court, le pollen se dépose sur sa trompe plus près du corps de l'animal et à un endroit qui se trouve nécessairement en contact avec le sommet du pistil d'une fleur à pistil allongé. Il résulte de cette admirable disposition que les insectes doivent transporter le pollen des fleurs à pistil allongé aux fleurs à pistil court, et *vice versa*. »

Mais Darwin ne se borna pas à cette constatation, si intéressante et si explicite qu'elle fût; il rechercha en outre les effets des deux espèces de pollen sur les stigmates des deux formes. Quatre unions essentiellement différentes sont possibles; ce sont : 1° la fécondation du stigmate de la forme dolichostylée par son propre pollen et 2° par celui de la forme brachystylée; 3° la fécondation du stigmate de la forme brachystylée par son propre pollen et 4° par celui de la forme dolichostylée. Darwin a réservé le nom d'*union légitime* à la fécondation de chaque forme opérée avec le pollen de l'autre, appelant *union illégitime* la fécondation de chaque forme réalisée par son propre pollen.

De nombreuses expériences, conduites avec les plus grandes précautions et débarrassées autant que possible de toutes les causes d'erreur, lui ont prouvé l'énorme supériorité des unions

(1) Lubbock. — *Insectes et fleurs*, traduction française. Paris, 1877, p. 42.

légitimes sur les unions illégitimes au point de vue du rendement des graines (1).

C'est ce qui est clairement exprimé dans le schéma suivant :

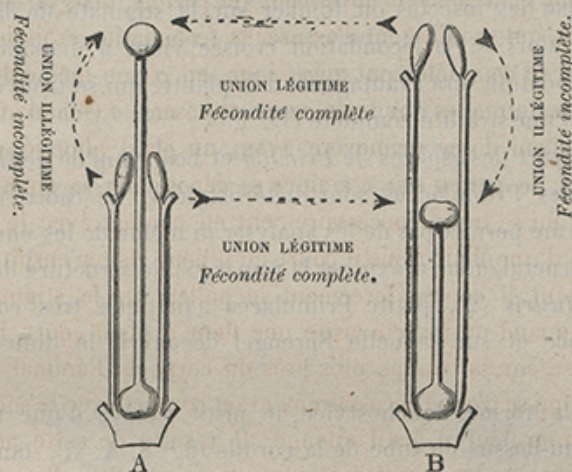


FIG. 7. — Schéma des unions légitimes et illégitimes chez les *Primula* : A, forme dolichostylée; B, forme brachystylée (d'après Darwin).

En somme, l'étude des dispositions anatomiques des deux formes de fleurs, aussi bien que les résultats des expériences entreprises sur l'efficacité des divers modes d'union, tendent à prouver la nécessité plus ou moins complète de l'intervention des insectes dans la fécondation.

Les bons effets de la fécondation croisée sont indéniables et, en raison même de leur structure, les plantes hétérostylées se trouvent sous ce rapport dans des conditions exceptionnellement favorables. C'est ce que Darwin a nettement résumé dans ces quelques lignes : « Le bénéfice que les plantes hétérostylées dimorphes tirent de l'existence de deux formes est suffisamment évident; il consiste en ce que l'entrecroisement des plantes distinctes se trouve ainsi assuré. Pour atteindre ce but, aucune adaptation

(1) Il est assez curieux de remarquer que des quatre modes d'union, celui qui consiste dans la fécondation illégitime des fleurs à court style par leur propre pollen, semble être le plus stérile de tous.

ne peut être mieux faite que les positions relatives des anthères et des stigmates dans les deux formes.

« Il n'y a pas de doute que le pollen doive accidentellement être déposé par les insectes ou tomber sur le stigmate de la même fleur, et alors, si la fécondation croisée vient à manquer, cette autofécondation sera avantageuse à la plante, qui se trouvera ainsi à l'abri d'une stérilité complète (1). »

La plupart des espèces de *Primula* et beaucoup de genres de la famille des Primulacées sont hétérostylées. Le cadre de cette étude ne me permet pas de les analyser ni même de les énumérer; je me bornerai donc à exposer la remarquable structure de l'*Hottonia palustris* (2), petite Primulacée aquatique très commune en France et sur laquelle Sprengel découvrit le dimorphisme floral.

Dans la forme dolichostylée, le pistil s'élève d'une manière notable au-dessus du tube de la corolle (fig. 8, A, *st*), tandis que dans la forme brachystylée il atteint à peine ce niveau (fig. 8, B, *st*); de plus, les papilles stigmatifères sont beaucoup plus longues dans le premier cas que dans le second.

Les anthères presque sessiles et insérées sur la gorge de la corolle dans la forme dolichostylée (fig. 8, A, *a*), sont, au contraire, pourvues d'un assez long filet dans la forme brachystylée (fig. 8, B, *a*) et s'élèvent à un niveau correspondant à celui du stigmate dans les fleurs à long style. Les grains de pollen offrent également quelque différence : ceux de la forme brachystylée sont plus grands que ceux de la forme dolichostylée. Tout ceci, comme on le voit, répond bien à ce que nous avons décrit chez la primevère.

Au point de vue de la fécondation croisée, les résultats sont d'ailleurs complètement concordants, et les expériences de Scott d'abord (3) et de H. Müller (4) ensuite n'ont fait que confirmer les

(1) Darwin. — *Formes de fleurs*, p. 32.

(2) H. Müller. — *Loc. cit.*, p. 386, fig. 427.

(3) John Scott. — Observations on the fonctions and structure of the productive organs in *Primulaceæ* (*Journ. Linn. Soc., Bot.*, vol. VIII, 1865, p. 79.)

(4) H. Müller. — *Loc. cit.*, p. 388.

énoncés de Darwin au sujet de la fécondité complète ou incomplète des unions légitimes ou illégitimes. C'est surtout à ce point de vue que le cas de *Hottonia palustris* méritait d'être rapporté.

D'après H. Müller, ce sont surtout des diptères, en particulier les *Empis* et les *Eristalis*, qui sont chargés d'assurer la fécondation croisée de cette charmante Primulacée aquatique.

Mais le dimorphisme stylaire est loin d'être restreint à la famille des primulacées ; on le rencontre également chez un grand nombre de genres, appartenant à toutes les familles possibles. Tels sont

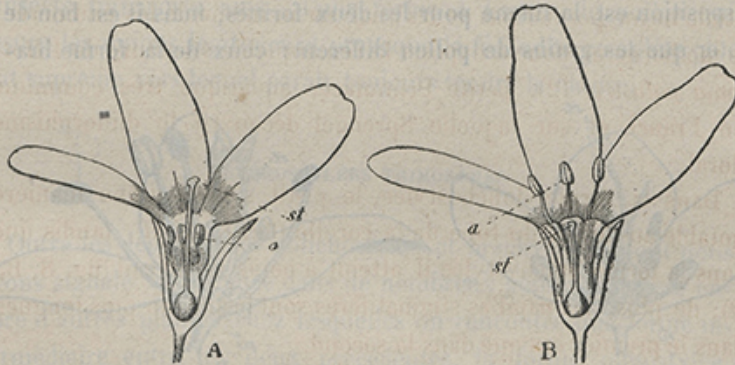


FIG. 8. — Dimorphisme stylaire de *Hottonia palustris* : A, forme dolichostylée ; B, forme brachystylée ; a, étamines ; st, stigmate (d'après H. Müller).

les : *Linum*, *Pulmonaria*, *Cinchona*, *Plantago*, *Rhamnus*, *Meyanthes*, *Polygonum*, etc.

Je renvoie le lecteur qui désirerait des renseignements détaillés sur chacun de ces genres, à l'excellent travail de H. Müller ; je me contenterai de décrire ici un seul cas auquel il sera facile de rattacher tous les autres.

Le *Polygonum fagopyrum* (sarrazin, blé noir), est un des meilleurs exemples que l'on puisse choisir tant à cause de la netteté de ses caractères dimorphiques que parce qu'il est extrêmement commun et qu'il est ainsi facile à tous d'observer les faits intéressants que je vais exposer (1).

(1) H. Müller. — *Loc. cit.*, p. 509, fig. 172.

Le gynécée du *Polygonum fagopyrum* est surmonté de trois styles dont la longueur peut varier notablement suivant que la fleur est dolichostylée (A) ou brachystylée (B), mais dont la structure intime n'offre aucune de ces différences que nous avons signalées chez les primulacées.

Les étamines (a) sont beaucoup plus intéressantes à étudier; elles sont au nombre de huit, disposées en deux séries, l'une interne, composée de trois étamines à anthères extrorses, l'autre externe, composée de cinq étamines à anthères introrses. Cette disposition est la même pour les deux formes, mais il est bon de noter que les grains de pollen diffèrent: ceux de la forme bra-



FIG. 9. — Dimorphisme du *Polygonum fagopyrum*: A, forme dolichostylée; B, forme brachystylée; a étamines; st, stigmates (d'après H. Müller).

chystylée sont, en diamètre, à ceux de la forme opposée, comme 100 est à 82, d'après les mensurations de Darwin.

A la base des étamines, entre le rang externe et le rang interne, se trouvent huit glandes jaunes (n), qui sécrètent un abondant nectar.

Cette nourriture copieuse et facile à atteindre, même par les insectes pourvus d'une courte trompe, la couleur très visible de la fleur, ainsi que son parfum prononcé, attirent un grand nombre de visiteurs; H. Müller a observé sur cette plante jusqu'à quarante et une espèces d'insectes, appartenant à tous les groupes, mais principalement à celui des diptères.

Pour arriver à s'emparer du nectar, les insectes sont obligés de

s'insinuer, pour ainsi dire, entre les deux rangées d'étamines, et, grâce à l'ingénieuse disposition de ces dernières dont les unes sont extrorses et les autres introrses, se couvrent d'une forte quantité de pollen aussi bien sur la face supérieure que sur la face inférieure. En raison de ces conditions, le mécanisme de la fécondation croisée tombe sous le sens. Dans les fleurs dolichostylées, la plupart des visiteurs touchent les anthères avec leur tête, et les stigmates avec la surface latérale ou ventrale du thorax et de l'abdomen; le contraire a lieu dans les fleurs brachystylées et l'insecte transporte ainsi, d'une forme à l'autre, le pollen qui assure les unions légitimes et provoque la fécondité complète (1), but suprême vers lequel paraît toujours tendre la nature.

HÉTÉROSTYLÉES TRIMORPHES

Outre les deux formes dolichostylée et brachystylée dont nous avons signalé la présence dans de nombreux genres, il existe encore d'autres plantes chez lesquelles on rencontre une forme intermédiaire entre les deux précédentes, la forme mésostylée. Toutefois, ces cas sont beaucoup plus rares que les précédents, et l'énumération des espèces dites *hétérostylées trimorphes* ne serait pas bien longue à faire.

L'exemple du *Lythrum salicaria* est devenu aussi classique que celui des *Primula*; son importance est telle, au point de vue de la théorie florale, que nous ne pouvons faire autrement que de rapporter d'une façon détaillée les admirables recherches de Darwin à ce sujet (2).

(1) Il est évident que rien, dans toutes ces dispositions anatomiques ne s'oppose à l'autofécondation; mais les insectes visitent ces fleurs en si grand nombre qu'ils ne peuvent manquer de déposer quelques grains de pollen étranger sur les stigmates. Or, Darwin a démontré, d'une façon qui ne peut laisser aucun doute, la prépondérance du pollen étranger sur le pollen propre de la fleur. Cette possibilité d'autofécondation n'est donc, pour ainsi dire, qu'une sécurité au cas, bien improbable, où les visites des insectes viendraient à manquer.

(2) Darwin. — *Formes de fleurs*, p. 142 à 170.

Dans la forme dolichostylée (1), le pistil (A, *st*) est d'un tiers plus long que dans la forme mésostylée (B) et plus de trois fois aussi long que dans la forme brachystylée (C) : il domine les deux séries d'étamines. Le stigmate, plus grand que celui des deux autres formes, porte des papilles plus prononcées. Les six étamines moyennes (A, *a'*) arrivent jusqu'aux deux tiers du pistil environ, proéminent hors de la corolle, et correspondent en longueur avec



FIG. 10. — Trimorphisme stylaire du *Lythrum salicaria* : A, forme dolichostylée; C, forme brachystylée; D, aspect général d'une fleur mésostylée; *a*, étamines longues; *a'*, étamines moyennes; *a''*, étamines courtes; *st*, stigmate (d'après H. Müller).

le pistil de la forme mésostylée (B, *st*); les six étamines courtes (A, *a'''*) restent cachées dans le calice et ont les anthères un peu plus petites. Le pollen produit par ces deux séries d'étamines est jaune; ses grains sont respectivement plus petits que ceux des deux autres formes, d'après le tableau des mensurations donné par H. Müller (2). Par contre, les graines sont plus fortes dans la

(1) L'existence des trois formes du *Lythrum salicaria* avait été constatée dès 1841 par Vaucher (*Hist. phys. des plantes d'Europe*, t. II, p. 371), mais ce botaniste n'en soupçonna point l'importance.

(2) H. Müller. — *Loc. cit.*, p. 257.

forme longistylée que dans les deux autres; d'après Darwin, en effet, cent graines de la forme à long style équivalent à cent vingt et une graines de la forme à style moyen et à cent quarante-deux de la forme à style court.

Dans la seconde forme (B), le pistil (*st*) est situé entre les deux séries d'étamines; il occupe la place que les étamines moyennes (*a'*) occupaient dans la forme dolichostylée (A). Par contre, les longues étamines (*a*) correspondent exactement, en longueur, au pistil de la première fleur; les filets sont d'un rose brillant et les anthères produisent un pollen d'un beau vert : ces étamines longues (*B, a*) diffèrent donc des étamines moyennes (A, *a'*). Les six étamines courtes sont enfermées dans le calice, comme les étamines correspondantes de la forme dolichostylée, dont elles ont d'ailleurs tous les caractères. Les grains de pollen sont un peu plus gros que ceux de la forme dolichostylée, mais un peu moins gros que ceux de la forme brachystylée. Les graines, nous l'avons vu plus haut, sont également intermédiaires.

La forme brachystylée (C) se déduit rigoureusement des deux premières. Le pistil (*st*), très court, est situé au-dessous des deux séries d'étamines; il est caché dans le calice et occupe la place réservée aux étamines courtes (*a''*) dans les formes dolicho- et mésostylées. Les six grandes étamines (*a*) possèdent des filets roses et du pollen vert, tandis que les six étamines moyennes (*a'*) ont des filets incolores et du pollen jaune. Il faut enfin rappeler, comme caractères différentiels, le volume plus considérable des grains de pollen et la taille tout à fait inférieure des semences.

Ces dispositions anatomiques si curieuses bien comprises, il est aisé de se rendre compte de l'intervention des insectes dans la fécondation du *Lythrum salicaria* : « Quand les abeilles sucent les fleurs, les anthères des plus longues étamines pourvues de grains polliniques verdâtres sont portées contre l'abdomen et contre les côtés internes des pattes postérieures et il en arrive de même au stigmate de la forme dolichostylée. Les anthères des étamines moyennes, et le stigmate de la forme mésostylée, sont frottés

contre la surface inférieure du thorax et entre la paire de pattes antérieures. Enfin, les anthères des plus courtes étamines et le stigmate de la forme brachystylée sont frottés contre la trompe et le menton (1). »

En somme, les faits dans leur essence sont tout à fait comparables à ce que nous avons décrit chez les fleurs dimorphes, telles que les primevères, mais seulement le phénomène s'est compliqué par l'adjonction d'une troisième forme, et les combinaisons possibles entre les diverses séries d'étamines et les stigmates, ce que Darwin appelle les unions, ont augmenté dans une proportion considérable.

Tandis que chez la *Primula veris* on ne pouvait réaliser que quatre unions différentes, deux légitimes et deux illégitimes, le *Lythrum salicaria* se prête à dix-huit unions bien distinctes, dont six légitimes et douze illégitimes. Ce chiffre paraît exagéré au premier abord, mais on vérifiera son exactitude si l'on parcourt le tableau suivant :

FORME DOLICHOSTYLÉE, peut être fécondée par.....	} Ses propres anthères. Les anthères de la forme mésostylée. Les anthères de la forme brachystylée.	} moyennes..... petites..... longues..... petites..... longues..... moyennes.....	} illégitime. illégitime. légitime. illégitime. légitime. illégitime.								
				FORME MÉSOSTYLÉE, peut être fécondée par.....	} Ses propres anthères. Les anthères de la forme dolichostylée. Les anthères de la forme brachystylée.	} longues..... petites..... moyennes..... petites..... longues..... moyennes.....	} illégitime. illégitime. légitime. illégitime. illégitime. légitime.				
								FORME BRACHYSTYLÉE, peut être fécondée par.....	} Ses propres anthères. Les anthères de la forme mésostylée. Les anthères de la forme dolichostylée.	} longues..... moyennes..... longues..... petites..... moyennes..... petites.....	} illégitime. illégitime. illégitime. légitime. illégitime. légitime.

(1) Darwin. — *Formes de fleurs*, p. 152-153.

Darwin, dans une série d'expériences, conduites comme toujours avec un soin minutieux, a montré que, pour assurer la fécondité complète, les divers stigmates devaient être fécondés par un pollen provenant d'étamines situées à la même hauteur qu'eux. C'est la loi déjà formulée pour les plantes dimorphes. Cette loi se compliquant ici par ce fait qu'à chaque stigmate correspond, non plus un, mais deux groupes d'étamines, il s'ensuit que chaque fleur peut contracter deux unions légitimes au lieu d'une. L'analogie reste complète dans tous ses détails, car, dans le cas de trimorphisme, les unions illégitimes ne sont pas non plus forcément stériles, mais la fécondité est incomplète, c'est-à-dire que le nombre des graines produites est moindre (1).

Hildebrand (2), qui s'est beaucoup occupé de l'étude des espèces d'*Oxalis* trimorphes, est arrivé exactement aux mêmes conclusions que Darwin sur le *Lythrum salicaria*, et ses expériences peuvent se résumer en ces quelques lignes : la production des graines est d'autant plus difficile à obtenir que les deux parties employées à la fécondation sont plus distantes. C'est, sous une autre forme, l'expression exacte de la loi énoncée par Darwin.

Le cas des *Pontederia*, découvert par Fritz Müller (3) mérite de nous arrêter un peu plus longuement ; il est moins connu d'abord que les précédents, et l'irrégularité de la fleur lui donne un intérêt tout particulier (4). Enfin l'hétérostylie est très rare chez les monocotylédones, si rare même que Darwin citait l'exemple des *Pontederia* comme unique (5).

Les *Pontederia* sont des plantes aquatiques voisines des Lilia-

(1) Il est assez curieux de faire remarquer que, d'après le relevé des tableaux de Darwin, la forme mésostylée possède une capacité générale de fécondation beaucoup plus accentuée que les deux autres formes.

(2) Hildebrand. — Ueber den Trimorphismus in der Gattung *Oxalis* (*Monatsbericht der Königl. Akad. der Wissensch.*, Berlin, 1866, p. 352 et suiv.).

(3) Fritz Müller. — Ueber den Trimorphismus der *Pontederien* (*Jenaische Zeitschr.* t. VI, 1871, p. 74 et suiv.).

(4) On sait, en effet, que l'hétérostylie s'observe habituellement chez les plantes à fleurs régulières ; elle est très rare chez les phanérogames à fleurs irrégulières.

(5) Darwin. — *Formes de fleurs*, p. 190.

cées ; elles habitent les bords des rivières et des étangs du Brésil.

Tout d'abord, Fritz Müller ne rencontra que des formes brachystylées et dolichostylées, bien que certains caractères très nets lui fissent pressentir une forme mésostylée. Les *Pontederia*, en effet, possèdent six étamines disposées en deux séries ; or, si l'on com-

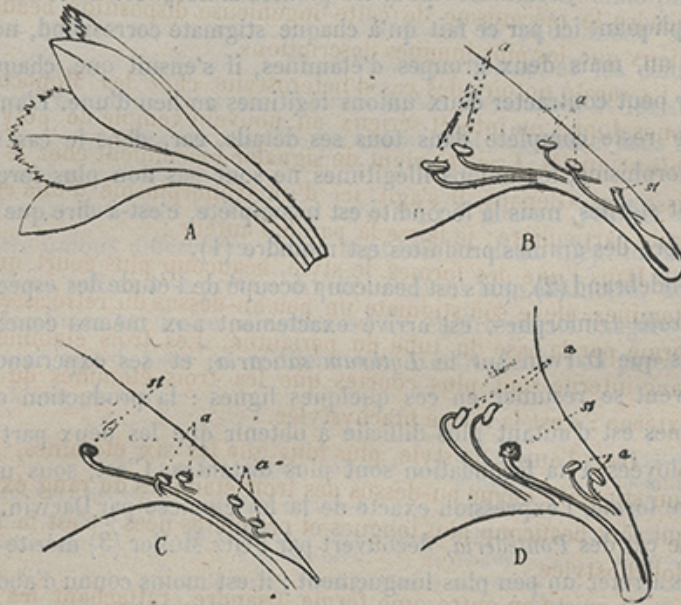


FIG. 11. — Trimorphisme stylaire du *Pontederia* : A, vue latérale du périanthe ; B, forme brachystylée ; C, forme dolichostylée ; D, forme mésostylée ; st, stigmate ; a, longue étamine ; a', moyennes étamines ; a'', courtes étamines (d'après Fritz Müller).

prenait facilement la fonction des étamines longues (a) dans la forme brachystylée (B), et celle des étamines courtes (a'') dans la forme dolichostylée (C), il était impossible de concevoir l'utilité des étamines moyennes (a') dans ces deux formes, à moins d'admettre l'existence d'une troisième forme mésostylée (1). La suite

(1) Il est intéressant de signaler la différence de coloration qu'on observe chez les deux formes brachystylée et dolichostylée : dans la première, la corolle est d'un bleu foncé, tandis qu'elle se rapproche du violet dans la seconde. Darwin, qui rapporte cette observation de Fritz Müller, fait remarquer qu'elle est la seule de ce genre.

des événements prouva que ce raisonnement était juste, car Fritz Müller ne tarda point à trouver une autre espèce de *Pontederia* qui présentait les trois formes végétant côte à côte.

La structure de ces fleurs trimorphes rappelle assez, au moins dans ses grandes lignes, celle que nous avons décrite minutieusement chez le *Lythrum salicaria*, pour que nous n'insistions pas sur ce sujet. Un simple coup d'œil sur la figure 11 fera comprendre le mécanisme de cette ingénieuse disposition beaucoup mieux que les plus longues descriptions.

La rareté notoire des cas d'hétérostylie chez les Monocotylédones donne un intérêt sérieux au nouvel exemple de polymorphisme que M. Crié (1) vient de signaler récemment chez le Narcisse des Glénans. Il s'agit ici d'un trimorphisme d'une espèce toute particulière ; je laisse la parole l'auteur :

« Dans l'une des formes, le style, beaucoup plus court que les étamines, élève son stigmate un peu au-dessus du rétrécissement formé par la base du tube du périanthe. Les trois étamines du rang interne sont plus courtes que les trois étamines du rang externe : c'est la forme brachystylée.

« Dans l'autre, le style, plus long que les six étamines, élève son stigmate même au-dessus des trois étamines du rang externe qui sont beaucoup plus longues et premières nées : c'est la forme dolichostylée.

« Il existe en outre une forme triandre, rattachant les Amaryllidées aux Iridées.

« Le *Narcissus reflexus* présente donc aux Glénans trois formes remarquables : 1° une forme à style long et à étamines plus courtes (forme dolichostylée) ; 2° une forme à style court et à étamines plus longues (forme brachystylée) ; 3° une forme triandre, par suite de l'avortement des trois étamines internes. »

Tenons compte de la disposition des étamines sur deux rangs, et appliquons à ce cas un raisonnement analogue à celui de Fritz

(1) L. Crié. — Sur le polymorphisme floral du Narcisse des Iles Glénans, (*C. R. Acad. sc.*, t. XCVIII, 1884, p. 1600).

Müller au sujet des premiers *Pontederia* qu'il a rencontrés. Nous concluons alors à l'existence d'une troisième forme mésostylée dont le pistil serait fécondé par le pollen des étamines moyennes : autrement, ces dernières n'auraient aucune raison d'être. Peut-être la forme triandre correspond-elle justement à cette forme mésostylée? C'est ce qu'un examen attentif de la hauteur du style comparée avec celle des étamines moyennes dans les deux autres formes pourrait peut-être apprendre (1).

C'est également à M. Crie que nous devons la connaissance d'un autre cas de trimorphisme d'un haut intérêt, car c'est le seul qu'on ait signalé jusqu'à présent chez une plante *dicline dioïque*. Il s'agit du *Lychnis vespertina* (*dioica* L.). Voici le tableau synoptique, dressé par l'auteur, qui résume les différents caractères des trois formes :

FLEUR FEMELLE

1° Forme *dolichostylée*.

Styles dépassant la coronule.

2° Forme *mésostylée*.

Styles égalant la coronule.

3° Forme *brachystylée*.

Styles plus courtes que la coronule.

FLEUR MALE

1° Forme *dolichostaminée*.

Les plus longues étamines dépassant la coronule.

2° Forme *mésostaminée*.

Les plus longues étamines égalant la coronule.

3° Forme *brachystaminée*.

Étamines plus courtes que la coronule.

Outre les papillons qui sont les agents ordinaires de la fécondation croisée chez le *Lychnis vespertina*, comme nous l'avons vu

(1) En réponse à la lettre que je lui avais adressée à ce sujet, M. Crie a bien voulu m'écrire qu'il avait trouvé tous les passages entre les deux formes brachy et dolichostylée; mais qu'il ne peut affirmer que la forme triandre corresponde à la forme mésostylée.

en traitant des plantes diclines entomophiles (1), M. Crié a pu constater que les *Thrips*, en particulier le *Thrips atrata*, recherchent avidement le pollen et le sucre de cette fleur et jouent également au rôle dans le croisement (2).

Les grands avantages que les plantes retirent de l'hétérostylie, au point de vue de la fécondation croisée se dégagent de l'étude même des faits et s'imposent forcément à l'esprit. Le bénéfice est plus considérable encore pour les plantes trimorphes que pour les plantes dimorphes, et nous ne pouvons mieux faire pour clore cet intéressant chapitre que de rapporter quelques phrases de Darwin, qui résumant toutes ses théories à ce sujet :

« Les espèces trimorphes ont un léger avantage sur les dimorphes, car s'il arrive à deux individus d'une espèce dimorphe de croître côte à côte dans un lieu isolé, les chances étant pour qu'ils appartiennent l'un et l'autre à la même forme, ils ne donneront point naissance à la quantité voulue de semis vigoureux et féconds, et, de plus, ceux-ci auront une forte tendance à appartenir comme leurs parents à la même forme. D'un autre côté, si deux plants de la même espèce trimorphe croissent dans un lieu isolé, ils ont deux chances contre une de ne pas appartenir à la même forme, et alors ils se féconderont légitimement l'un l'autre : dans ces conditions ils donneront la totalité de leur descendance et elle sera vigoureuse (3). »

IV. — DISPOSITIONS MÉCANIQUES

Nous avons vu, dans les précédents paragraphes, par quels moyens ingénieux, toute une série de plantes réalisaient leur croisement. Ces moyens, nous les avons groupés sous trois chefs distincts : *Diclinie*, *Dichogamie* et *Hétérostylie*. Mais les ressources

(1) Voir page 26.

(2) L. Crié. — Sur le polymorphisme floral et la pollinisation du *Lychnis dioica* (*Comptes rendus Acad. des sciences*, novembre 1884).

(3) Darwin. — *Formes de fleurs*, p. 266-267.

de la nature sont inépuisables et il existe, en dehors des catégories précitées, un grand nombre de végétaux qui, par d'ingénieux mécanismes, se sont merveilleusement adaptés à la fécondation par les insectes. Il est bien difficile de les classer systématiquement et de faire entrer la plupart des cas dans des cadres nettement délimités. Pour les uns, les Orchidées, par exemple, le transport du pollen d'une fleur à l'autre s'opère d'une façon toute mécanique; de plus, comme nous le verrons plus loin, l'autofécondation est matériellement impossible la plupart du temps. Pour d'autres, au contraire, à cet acte purement mécanique vient s'ajouter un phénomène physiologique; c'est ainsi que, chez les Sauges, nous aurons à étudier non seulement le curieux mouvement de bascule des étamines, mais encore la protérogynie qui joue également un rôle essentiel dans le croisement. Un assez grand nombre de ces plantes ont, en outre, gardé la propriété de se féconder elles-mêmes.

Ce chapitre sera, en somme, une énumération choisie des plantes entomophiles les plus ingénieusement adaptées à la visite des insectes, et que leur structure anatomique écarte plus ou moins des précédentes catégories telles que nous avons cru devoir les établir pour la netteté des faits.

1° ORCHIDÉES.

Par la perfection et la variété des dispositions florales qu'elle présente en vue de bénéficier des avantages du croisement, cette famille mérite un intérêt tout spécial, qui ne pourra que s'augmenter si l'on rappelle qu'elle fut le point de départ des belles recherches de Darwin sur la théorie florale. Sprengel, avec sa perspicacité ordinaire, avait déjà reconnu la nécessité de l'intervention des insectes dans la fécondation des Orchidées (1); mais

(1) Sprengel. — *Loc. cit.*, p. 402 et suiv.

il négligea l'étude de beaucoup de faits curieux, dominé qu'il était par l'idée de l'autofécondation des plantes.

Il était réservé à l'incomparable talent d'observation de Darwin de dévoiler l'organisation merveilleuse des Orchidées, et à son profond génie philosophique de tirer de cette étude les importantes

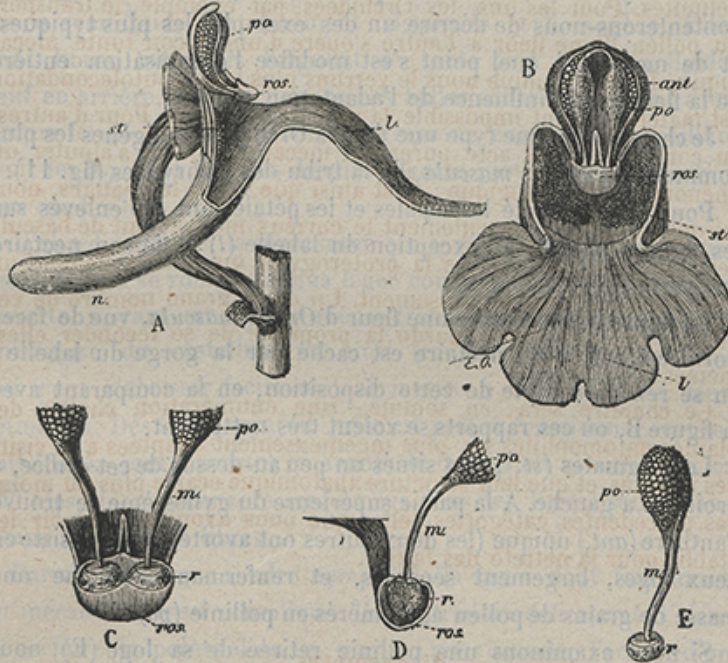


FIG. 12. — Structure des organes reproducteurs de l'*Orchis mascula* : A, fleur vue de face ; B, fleur vue de profil (dans ces deux figures tous les sépales et les pétales ont été enlevés à l'exception du labelle) ; C, vue de face du rostellum et des pollinies ; D, coupe du même ; E, pollinie isolée ; l, labelle ; st, stigmate, ros, rostellum ; ant, anthère ; po, pollinie ; n, nectaire ; m, caudicule ; r, réticaculé (d'après Darwin).

déductions qui ont fait faire un si grand pas à la doctrine de l'évolution.

Dans son ouvrage sur la *Fécondation des Orchidées par les insectes* (1), le grand naturaliste passe en revue les principales espèces

(1) Darwin. — *De la fécondation des Orchidées par les insectes et des bons résultats du croisement*, trad. franç., Paris, 1870.

indigènes et exotiques, et expose, avec une sagacité de vues et une profondeur d'observations admirables, les mécanismes et les appareils que la nature a mis en jeu pour assurer la fécondation croisée par l'intermédiaire des insectes.

Nous ne pouvons suivre ici Darwin dans ses études minutieuses, tout attrayante et instructive que serait l'excursion. Aussi nous contenterons-nous de décrire un des exemples les plus typiques, et de montrer à quel point s'est modifiée l'organisation entière de la fleur sous l'influence de l'adaptation.

Je choisirai comme type une de nos Orchidées indigènes les plus communes, l'*Orchis mascula*, de la tribu des Ophrydées (fig. 11).

Pour plus de clarté les sépales et les pétales ont été enlevés sur les figures A et B, à l'exception du labelle (*l*) et de son nectaire en éperon (*n*).

La figure A représente une fleur d'*Orchis mascula*, vue de face; l'orifice d'entrée du nectaire est caché par la gorge du labelle: on se rendra compte de cette disposition, en la comparant avec la figure B, où ces rapports se voient très nettement.

Les stigmates (*st.*), sont situés un peu au-dessus de cet orifice, à droite et à gauche. A la partie supérieure du gynostème se trouve l'anthere (*ant.*) unique (les deux autres ont avorté), qui consiste en deux loges, largement séparées, et renfermant chacune une masse de grains de pollen agglomérés en pollinie (*po*).

Si nous examinons une pollinie retirée de sa loge (E), nous verrons qu'elle est formée d'une énorme quantité de grains de pollen, groupés en paquets cunéiformes, et reliés entre eux par des fils minces et élastiques: c'est la masse pollinique proprement dite (*po*). Ces fils, en se réunissant à la partie inférieure, forment une sorte de pédicelle qu'on nomme *caudicule* (*m*). Le caudicule s'insère d'autre part sur une sorte de pièce membraneuse, à contour ovalaire, dont la face inférieure porte une balle de substance visqueuse: on donne à cet ensemble le nom de *rétinacle* (*r*).

Chacune des deux pollinies possède, dans l'espèce présente, son rétinacle propre, dont les balles de matière visqueuse sont enfer-

mées dans une sorte de sac particulier qu'on appelle le *rostellum* (*ros*) et que nous allons étudier en détail (1). Ce *rostellum* (*ros*) forme une légère saillie au-dessus des deux stigmates, et en même temps au-dessus de l'entrée du tube nectarifère (*fig. A et B*). Au début, le *rostellum* se compose d'un amas de cellules polygonales qui ne tardent pas à se fondre en deux balles d'une substance semi-fluide, extrêmement visqueuse et homogène. Elles sont libres car elles baignent de toute part dans un fluide, sauf en arrière, où chacune de ces balles adhère fortement à un disque formé aux dépens de la membrane externe du *rostellum* (voir les *fig. C et D*). Ces disques d'autre part donnent insertion aux caudicules.

D'abord continue, la membrane qui revêt la surface extérieure du *rostellum* se rompt au plus léger contact, dès que la fleur est ouverte, suivant une ligne sinueuse transversale (*fig. C*). La partie antérieure du *rostellum* est ainsi transformée en une lèvre qui peut s'abaisser facilement et mettre à découvert les deux rétinacles. Dès lors l'appareil mâle est prêt à fonctionner, car les anthères se sont ouvertes en avant, de la base au sommet, et les pollinies, bien qu'encore renfermées dans les loges, sont néanmoins absolument libres.

Darwin a voulu se rendre compte de la façon dont fonctionne un mécanisme aussi compliqué. Il a introduit délicatement dans le nectaire la pointe d'un fin crayon, pour simuler l'action d'un insecte qui cherche à s'emparer du nectar. Le *rostellum*, nous l'avons fait remarquer, fait tellement saillie au-dessus de l'entrée du nectaire, qu'il est presque impossible d'y pénétrer sans le heurter. La membrane extérieure se rompt alors, la lèvre s'abaisse, et l'une ou l'autre des deux balles, sinon les deux, sont mises en contact avec le crayon. Grâce au disque visqueux, elles s'y fixent très solidement, car la matière agglutinante est douée de la propriété de se durcir à l'air au bout de très peu de temps.

(1) Au point de vue morphologique ce *rostellum* représente un troisième lobe stigmatique transformé.

et devient une sorte de ciment fort résistant. Si l'on retire ensuite le crayon, les pollinies suivront, en raison même du mode de déhiscence des anthères (voir la figure 12, A). C'est ce que représente le dessin A de la figure 13.

Si les choses restaient en cet état, le crayon introduit dans une autre fleur ne ferait que repousser les pollinies dans une position identique à celle qu'elles occupaient auparavant : toute fécondation serait donc impossible. Mais la nature a paré à cet inconvénient d'une façon fort ingénieuse. Le petit disque membraneux qui surmonte la pelote visqueuse est doué d'un remarquable pou-

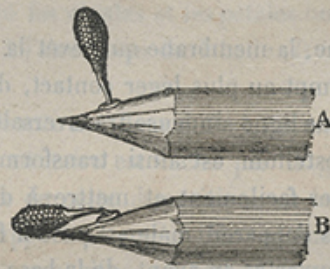


FIG. 13. — Pollinies d'*Orchis mascula* fixées sur un crayon A avant le mouvement d'abaissement; B, après ce même mouvement (d'après Darwin).

voir de contraction (1), grâce auquel la pollinie s'abaisse en décrivant un arc de cercle de 90°, toujours dans la même direction, c'est-à-dire vers la pointe du crayon (fig. 13, B). Ce mouvement est des plus faciles à constater et il est à la portée de tout observateur de répéter ces curieuses expériences. Je l'ai fait pour ma part à maintes reprises, sur une vingtaine d'espèces d'Orchidées exotiques, qu'un ami complaisant avait bien voulu mettre à ma disposition. En général, ce mouvement est terminé dans un espace de trente à cinquante secondes. Si dans ces conditions on introduit le crayon dans une autre fleur, voici ce

(1) Cet abaissement des pollinies paraît être un simple phénomène hygrométrique, car les pollinies plongées dans l'eau reprennent leur position première, pour se contracter de nouveau et toujours dans le même sens, dès que l'eau s'est derechef évaporée.

qui se passe : les pollinies glissent au-dessous du rostellum et viennent directement buter contre les deux stigmates qu'elles couvrent de pollen, et dont elles opèrent ainsi la fécondation croisée.

L'expérience faite au moyen du crayon nous représente exactement ce qui se passe dans la nature. Qu'un insecte cherche à sucer le nectar (1) d'un Orchis, il appuiera forcément la tête

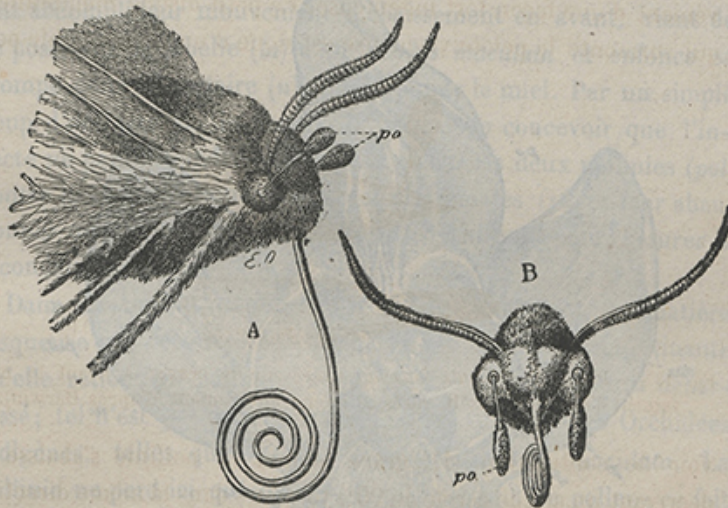


FIG. 14. — Tête de *Sphinx drupiferarum* sur les yeux duquel se sont fixés deux pollinies (po) de *Platanthera orbiculare* : A, vue de profil, avant le mouvement d'abaissement des pollinies ; B, vue de face, après ce même mouvement (d'après Gray).

contre le rostellum et l'une des pollinies, sinon les deux, viendront se fixer sur la partie de l'animal qui sera en rapport avec ce même rostellum : c'est généralement sur les yeux que s'attachent les pelotes visqueuses. L'insecte, sa récolte terminée, s'envole avec les deux pollinies qui, d'abord droites (fig. 14, A),

(1) L'éperon des Orchis ne contient pas, à proprement parler, de nectar, mais Darwin a reconnu que le tissu cellulaire très épais compris entre la membrane externe et la membrane interne est gorgé d'un liquide sucré. Comme l'épiderme interne de l'éperon est très mince, les insectes n'ont aucune peine à le perforer et à parvenir ainsi jusqu'au nectar.

ne tardent pas à s'abaisser, ainsi qu'il a été dit, en opérant leur mouvement toujours du côté de la tête de l'animal (fig. 14, B).

Les deux dessins de la figure 14 rendent parfaitement compte du phénomène, tel qu'il se passe dans la nature; ils représentent la tête d'un papillon, le *Sphinx drupiferarum*, qui porte sur les

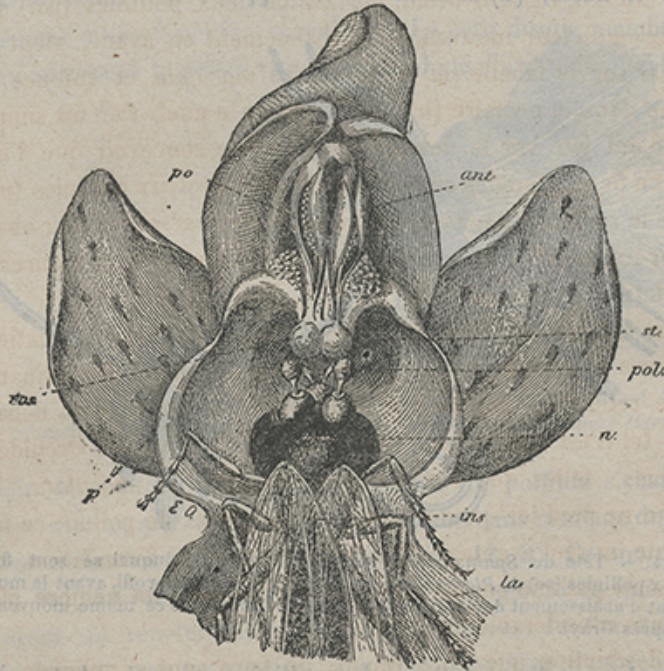


FIG. 15. — *Empis livida*, porteur de deux pollinies, venant féconder une fleur d'*Orchis maculata*: *ins*, insecte; *la*, labelle; *p*, pétales; *n*, entrée du nectaire; *pol*, pollinies fixées sur la tête de l'*Empis*; *st*, stigmates; *ros*, rostellum; *po*, pollinies de la plante même; *ant*, anthères (d'après Dodel-Port).

yeux les deux pollinies d'un *Platanthera orbiculare*, avant (A) et après (B) le mouvement d'abaissement.

L'insecte ainsi pourvu reprend son vol pour aller faire une nouvelle récolte de nectar, et ne peut manquer de féconder la première fleur qu'il visitera : l'écartement des deux pollinies est

calculé de telle façon qu'elles ne peuvent manquer de se trouver en contact avec le stigmate.

J'ai tenu à reproduire la figure suivante (fig. 15), que j'emprunte à Dodel-Port, car elle fait comprendre toutes les dispositions de cet ingénieux mécanisme d'une manière beaucoup plus claire que ne pourraient le faire les plus longues descriptions.

Un diptère, l'*Empis livida*, porteur de deux pollinies (*pol*) qui ont accompli leur mouvement d'abaissement en avant, vient de se poser sur le labelle (*la*) d'un *Orchis maculata* et enfonce sa trompe dans le nectaire (*n*) pour y puiser le miel. Par un simple coup d'œil jeté sur le dessin, il est aisé de concevoir que l'insecte ne peut atteindre ce but sans porter les deux pollinies (*pol*) contre la surface visqueuse des deux stigmates (*st*) et leur abandonner un nombre de grains de pollen suffisant pour assurer la fécondation croisée.

Dans un certain nombre d'Orchidées exotiques, la matière visqueuse qui recouvre les stigmates est tellement agglutinante qu'elle retient les pollinies dont l'insecte se trouve ainsi débarassé; tel n'est pas le cas, nous l'avons vu, pour les Orchidées indigènes, telles que l'*Orchis mascula* ou l'*O. maculata*. La pollinie ne perd ici qu'une partie de ses grains de pollen; ce fait présente un réel avantage au point de vue de la fécondation, car une même pollinie pourra ainsi servir à féconder un nombre plus ou moins considérable de fleurs.

La description que nous venons de faire peut s'appliquer, au moins dans ses parties essentielles, à beaucoup d'autres Orchidées. Pourtant, il suffira de parcourir l'intéressant ouvrage de Darwin pour voir quelle richesse de formes, quelle diversité d'inventions peut déployer la nature pour arriver à son but suprême : le croisement des individus. La simple énumération de ces merveilleuses dispositions, si intéressante qu'elle pût être, nous entraînerait trop loin. Je me contenterai donc de rapporter ici quelques-uns des artifices les plus curieux, employés par les plantes pour fixer les pollinies sur la tête ou le dos des insectes visiteurs.

Chez la *Listera ovata* (1), les pollinies, situées au-dessus du rostellum, n'offrent plus cet aspect cireux qu'elles avaient chez les *Orchis*; le pollen, au lieu d'être compact, est très friable et n'adhérerait point aux insectes si la nature n'avait paré à cet inconvénient de la façon la plus ingénieuse. Le rostellum porte une crête proéminente que le visiteur doit nécessairement rencontrer, lorsqu'il procède à sa récolte de nectar. A peine a-t-il touché cette crête, aussi légèrement que ce soit, que le rostellum laisse échapper une large goutte de fluide visqueux destiné à fixer

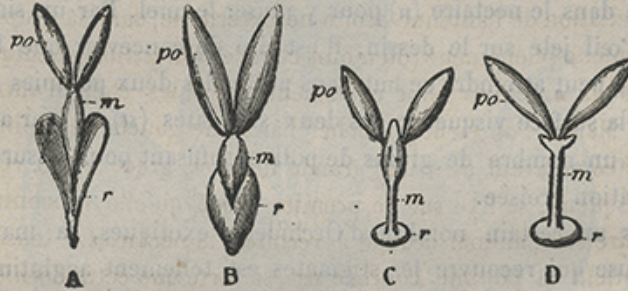


FIG. 16. — Pollinies de quelques Vandées : A, *Stanhopea insignis*; B, *Stanhopea graveolens*; C, *Oncidium Batemani*; D, *Oncidium divaricatum*; po, pollen; m, pédicelle; r, rétinacle (original).

le pollen au corps de l'animal, qui peut ainsi le transporter sûrement sur une fleur voisine.

L'immense tribu des Vandées est une de celles qui renferment les formes les plus bizarres. J'ai eu l'occasion d'étudier un certain nombre d'espèces appartenant à cette tribu et j'ai admiré l'exactitude et la fidélité des descriptions de Darwin qui ne laisse rien à glaner après lui. En général, les pollinies sont fixées sur le même pédicelle et offrent un caudicule commun. J'ai fait représenter dans la figure 16, d'après quelques croquis pris à la hâte, les pollinies les plus remarquables que j'ai rencontrées. A part ces curieuses dispositions dans les diverses parties qui constituent la

(1) Voyez surtout Darwin (*Fécondation des Orchidées*, etc., p. 139 et suiv.) et H. Müller (*The Fertilization of Flowers*, p. 529-331).

pollinie, les *Oncidium* et les *Stanhopea* se comportent exactement comme les *Orchis* dont nous avons relaté l'histoire.

Les *Catasetum*, qui appartiennent également à la tribu des Vandées, méritent une mention toute spéciale. Par suite d'une disposition anatomique particulière (1), le pédicelle de la pollinie se trouve recourbé comme un ressort flexible et maintenu dans cet état de tension considérable par une mince membrane. Le gynostème porte en outre, à droite et à gauche, une longue antenne recourbée que les insectes frôlent presque à coup sûr lorsqu'ils viennent se poser sur le labelle. Fait bizarre et inexplicable, l'excitation de l'antenne droite ne détermine, dans la plupart des cas, aucun phénomène (du moins chez le *Catasetum saccatum*, car les deux antennes sont également sensibles chez d'autres espèces). Mais si l'on vient à toucher l'antenne gauche la pollinie est projetée en avant avec une grande force et, grâce à son rétinacle visqueux, se fixe sur le premier objet qu'elle rencontre, c'est-à-dire sur l'animal occupé à récolter le nectar. La tension qui maintient la pollinie courbée est si forte que cette dernière peut être projetée par la violence de la détente jusqu'à une distance de près d'un mètre. Il est à remarquer que la pollinie est toujours lancée *le disque visqueux en avant*, de telle manière qu'elle se fixe à coup sûr.

Cette rapide revue, tout incomplète qu'elle soit, n'en donnera pas moins au lecteur une idée générale du remarquable degré de différenciation auquel sont arrivées les Orchidées dans leur adaptation à la fécondation croisée.

2° ASCLEPIAS CORNUTI (fig. 17).

Les *Asclepias* peuvent presque rivaliser avec les Orchidées, sinon pour la richesse et la variété des formes, au moins pour la complexité de leur structure et la merveilleuse adaptation de leur appareil floral aux visites des insectes.

(1) Darwin. — *Fécondation des Orchidées*, etc..., p. 209 et suivantes.

L'espèce qui nous occupe a été parfaitement étudiée par Hildebrand (1), et par H. Müller (2), dont nous n'aurons qu'à suivre les descriptions.

Les ovaires sont surmontés d'une colonne charnue, et recouverts par un disque épais portant cinq papilles stigmatiques à sa partie inférieure. La colonne charnue qui, -au point de vue morphologique, est constituée par la réunion des filets staminaux, donne insertion à son extrémité supérieure à cinq anthères. Cha-

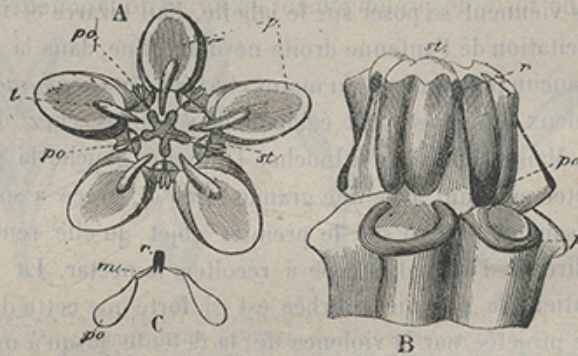


FIG. 17. — Structure de l'*Asclepias cornuti*: A, fleur dont les sépales et les pétales ont été enlevés, vue d'en haut; B, une latérale d'une fleur dont on a enlevé non-seulement les pétales et les sépales, mais encore les cornets; C, une pollinie extraite de sa loge; *st*, sommet de la colonne; *po*, pollinies; *m*, caudicule; *r*, rétinacle; *p'*, cornet; *p*, trace de l'insertion de ces mêmes cornets; *l*, languette du cornet (d'après H. Müller).

cune de ces anthères contient deux masses de pollen (*po*), enfermées dans des poches closes, dont on voit la saillie à l'extérieur (B); les cavités stigmatiques sont profondément situées vers le milieu du sillon qui sépare deux anthères (B). A la partie tout à fait supérieure de ce même sillon, on aperçoit un petit corps brillant et noir (A et B, *r*), de forme régulière, qui, à un examen plus attentif, se montre formé d'une mince lame de substance cornée

(1) Hildebrand. — Ueber die Befruchtung von *Asclepias cornuti* (*Botan. Zeit.*, XXIV, 1866, p. 376).

(2) Hermann Müller. — *loc. cit.*, p. 396-400.

très solide. A ce véritable rétinacle visqueux (1), viennent s'attacher deux caudicules (*m*), l'un à droite et l'autre à gauche, portant à leur extrémité distale une masse pollinique (*po*). Ce qu'il y a de tout à fait particulier dans cette étrange disposition, c'est que les deux masses polliniques rattachées à un même rétinacle appartiennent à deux anthères voisines.

Outre les cinq anthères, le sommet de la colonne charnue donne insertion à cinq organes foliacés (*A, p*), en forme de cornet qui sécrètent une grande quantité de nectar, et dont la partie médiane émet une sorte de prolongement en forme de languette (*A, l*).



FIG. 18. — Patte de papillon recouverte de onze rétinacles et de huit pollinies d'*Asclepias curassavica* (d'après H. Müller).

Voyons maintenant comment fonctionne cet appareil si compliqué. Les insectes, attirés en grand nombre par la couleur et l'odeur suave des fleurs d'*Asclepias* sont contraints, pour pouvoir recueillir le nectar au fond des cornets, de se poser sur le sommet de la colonne, les jambes cramponnées entre les intervalles qui séparent les anthères, puisque ces dernières sont opposées aux nectaires. Dans ce mouvement, pour ainsi dire obligatoire, les pattes rencontrent un ou plusieurs des rétinacles visqueux dont l'adhérence est extrême, et, lorsque l'insecte s'envole, il entraîne avec lui un certain nombre de pollinies fixées par leur rétinacle.

(1) Pour ne pas provoquer de confusion, j'ai pensé qu'il valait mieux appliquer aux diverses parties des pollinies d'*Asclepias*, les termes employés pour les organes correspondants des orchidées, bien que H. Müller n'ait pas cru de voir le faire.

Au bout de quelques visites, les pattes des insectes sont parfois garnies d'une foule considérable de pollinies, comme on peut le voir dans la figure 18.

J'ai eu l'occasion d'observer à plusieurs reprises, dans le jardin botanique de la Faculté de médecine de Paris, une superbe touffe d'*Asclepias cornuti*, sur laquelle venaient butiner en grand nombre les abeilles et les guêpes. Il était fort aisé de les voir accomplir leur curieux manège et la plupart d'entre elles, après avoir visité quelques fleurs, possédaient au moins une paire de pollinies à chaque patte.

Lorsqu'elles sortent des anthères, les pollinies sont d'abord très écartées l'une de l'autre, comme on peut en juger d'après la figure 17 (A). Mais, au bout de peu de temps, les caudicules se contractent de telle façon que les pollinies arrivent presque au contact l'une de l'autre et peuvent aisément pénétrer dans la chambre stigmatique. C'est ce qui ne manquera pas d'arriver lorsqu'un insecte, dont les pattes sont pourvues de pollinies (le mouvement de rapprochement étant accompli, bien entendu), ira se poser sur une autre fleur.

Après tout ce qui précède, il est à peine besoin de dire que la fécondation des *Asclepias* est absolument impossible sans l'intervention des insectes. Bien plus, le croisement est la règle, parce que les pollinies, à la sortie des anthères, sont trop écartées l'une de l'autre pour pouvoir pénétrer dans les chambres stigmatiques. Le mouvement de rapprochement, dont nous avons montré plus haut la nécessité pour que le pollen puisse se mettre en contact avec le stigmate, ne se produit qu'au bout d'un temps donné, celui que met en général une abeille ou une guêpe pour voler d'une fleur à l'autre.

3 SALVIA OFFICINALIS (fig. 19 et 20).

Comme aspect extérieur, la sauge officinale ressemble au type habituel des Labiées : la lèvre inférieure constitue une sorte de plate-forme admirablement disposée pour recevoir les insectes

durant leurs visites à la recherche du nectar, tandis que la lèvre supérieure, disposée en un véritable capuchon, recouvre et protège les étamines et le pistil (fig. 19).

Mais, tandis que chez la plupart des Labiées on trouve quatre étamines didynames, il n'en reste plus que deux chez la sauge (A, a); les deux autres sont représentées par deux organes rudi-

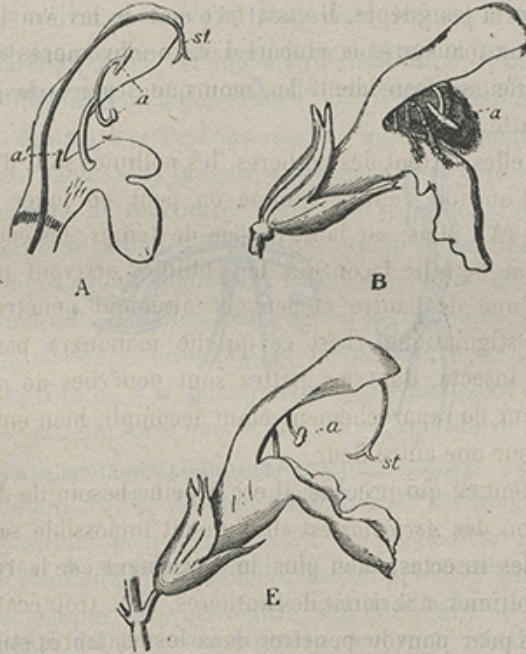


FIG. 19. — Fleurs de sauge officinale : A, coupe longitudinale d'une fleur jeune; B, abeille visitant cette même fleur, dont les étamines la couvrent de pollen; C, fleur plus âgée, à la période femelle; *st*, stigmate; *a*, étamines; *a'*, étamine avortée (d'après Lubbock).

mentaires et stériles (A, a) situés près de la gorge de la corolle.

Les deux étamines fertiles, ainsi que l'avait très bien décrit Sprengel, ont une forme toute particulière (fig. 20).

Les anthères au lieu d'être, comme à l'ordinaire, rapprochées l'une de l'autre, sont au contraire situées aux deux extrémité, d'une branche connective en forme de C très ouvert (A). En général,

les anthères supérieures seules produisent du pollen; les inférieures n'en contiennent que très peu, souvent même pas du tout. Vers l'union de son tiers inférieur avec ses deux tiers supérieurs, le connectif qui réunit les deux anthères s'articule avec le filet staminal. Ce qu'il y a de plus remarquable, c'est que ces branches sont extrêmement mobiles autour de leur point d'insertion; si l'on vient à pousser légèrement d'avant en arrière les petites anthères, tout le système exécutera un mouvement de bascule de 90 degrés environ, de telle façon que les grandes anthères

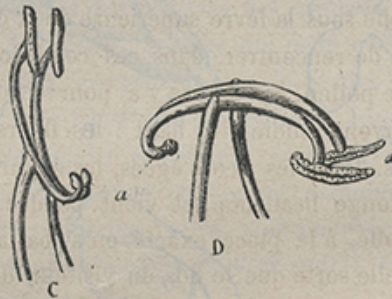


FIG. 20. — Etamines de sauge officinale: A, avant l'abaissement; B, après l'abaissement (d'après Lubbock).

seront projetées en avant et que leur grand axe, de vertical qu'il était (A), deviendra horizontal (B).

Sur la plante, dans leur situation normale, les étamines sont disposées ainsi que le représente la figure A, de telle façon que les grandes anthères sont cachées sous la lèvre supérieure, tandis que les petites viennent faire saillie à l'entrée du tube de la corolle.

Le nectar rassemblé au fond de ce tube est défendu contre la rapacité des petits insectes par une couronne de poils raides que ces derniers ne peuvent écarter; il n'est donc accessible qu'aux hyménoptères d'assez forte taille et pourvus d'une longue trompe, c'est-à-dire le *Bombus sylvarum*, l'*Anthophora æstivalis*, l'*Apis mellifica*, etc. Lorsqu'une abeille se pose sur la lèvre in-

rière d'une jeune fleur de sauge pour en sucer le nectar, sa tête ne peut manquer de rencontrer en chemin les deux petites anthères qui font saillie dans la gorge de la corolle. Elle les repousse forcément devant lui, le mouvement de bascule se produit, les deux grandes anthères s'abattent, étreignant pour ainsi dire le visiteur de chaque côté du corps (B), et lorsque l'insecte se retire, il entraîne, accroché aux poils de ses flancs, une grande quantité de pollen.

Mais si parfait que soit cet ingénieux mécanisme, il ne suffirait pas pour assurer la fécondation croisée, car, si nous jetons un coup d'œil sur les figures A et B, nous verrons que le stigmate (*st*) est complètement caché sous la lèvre supérieure de la corolle et qu'il lui est impossible de rencontrer, dans ces conditions, le dos de l'insecte chargé de pollen. La nature y a pourvu au moyen d'un artifice que nous avons étudié plus haut : les fleurs de la sauge sont protérandrées. Dans les fleurs âgées, les étamines se flétrissent, le style s'allonge beaucoup, et vient pendre au-dessus de l'entrée de la corolle, à la place exacte où s'abattaient autrefois les anthères, de telle sorte que le dos du visiteur doit nécessairement le frôler pour pouvoir s'emparer du nectar.

La fécondation croisée est donc assurée chez les sauges, grâce à deux dispositions bien distinctes : 1° un phénomène physique, purement mécanique, l'abaissement des anthères ; 2° un phénomène physiologique, la protérandrie, qui fait mûrir les anthères avant le stigmate.

Dans la plupart des sauges, *Salvia pratensis*, *S. sylvestris*, etc., le mécanisme est identique au fond et ne varie guère que dans quelques détails insignifiants dans le mode d'union des deux anthères inférieures.

Chez d'autres Labiées, les *Phlomis*, par exemple, le pollen est déposé sur le dos de l'insecte visiteur grâce à une disposition moins compliquée peut-être, mais non moins remarquable, ainsi qu'a bien voulu me le faire constater M. le professeur Baillon. A l'état ordinaire, le faisceau formé par les étamines et par le

style est enfermé sous la lèvre supérieure de la corolle; mais qu'un bourdon ou une abeille, en quête de nectar, introduise la tête entre les deux lèvres de la fleur et appuie sur la paroi posté-

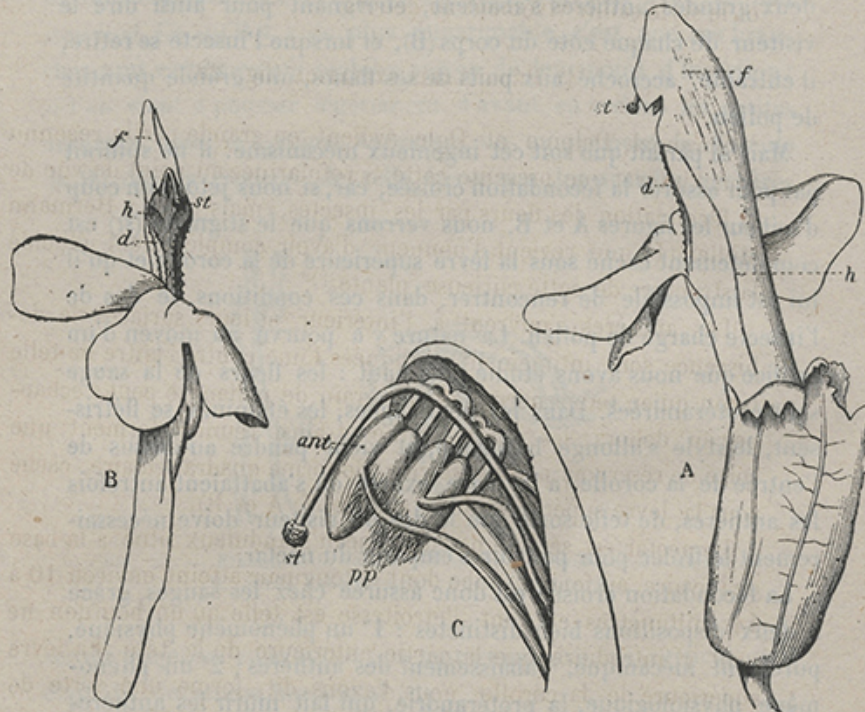


FIG. 21. — Détails d'une fleur de *Pedicularis sylvatica* : A, corolle vue de dos; B, corolle vue de face; C. détails du gynécée et de l'androcée; *st.* stigmaté; *ant.*, anthères; *pp.*, poils; *f.* lobe supérieur de la corolle en forme de capuchon renfermant les anthères; *d.* partie dentée de la lèvre supérieure; *h.* enfoncements de la paroi postérieure de la corolle, faisant saillie en avant (d'après H. Müller).

rieure de la gorge, ce qu'il doit faire forcément, et aussitôt la lèvre supérieure, rejetée en arrière, laisse échapper les anthères et le style qui, grâce à leur élasticité, viennent s'appliquer sur le dos du visiteur. Le pollen ainsi transporté d'une fleur à l'autre ne peut manquer d'assurer la fécondation croisée.

Il est aisé d'obtenir une reproduction de ce qui se passe dans la nature en introduisant un mince fêtu de bois entre les deux lèvres de la corolle; dès que l'on vient à toucher l'endroit précis où d'habitude s'appuie la tête de l'abeille, on voit les étamines et le style saillir vivement au dehors.

4° PÉDICULARIS SYLVATICA (fig. 22).

Sprengel, Delpino et Ogle avaient en grande partie reconnu tout l'intérêt que présente cette Scrofularinée au point de vue de la fécondation des fleurs par les insectes, mais c'est à Hermann Müller (1) que revient l'honneur d'avoir complètement élucidé la structure de cette curieuse plante.

Les anthères s'ouvrent à l'intérieur et leurs surfaces de déhiscence sont intimement appliquées l'une contre l'autre de telle façon qu'en temps normal aucun grain de pollen ne peut s'échapper au dehors; les quatre anthères ainsi réunies forment une sorte de réservoir pollinique clos, de forme quadrangulaire, caché sous la lèvre supérieure de la corolle (f, A et B).

Le nectar est sécrété par un anneau glanduleux situé à la base de l'ovaire, au fond du tube dont la longueur atteint environ 10 à 14 millimètres et dont l'étroitesse est telle qu'un bourdon ne peut y introduire que la partie antérieure de la tête. La lèvre supérieure de la corolle, nous l'avons dit, forme une sorte de capuchon (f, A et B) recouvrant les anthères, mais laissant passer le style (st.), qui est légèrement incliné vers le bas. La lèvre inférieure est divisée en trois lobes, et inclinée obliquement, de telle façon que le lobe droit est de 2 à 8 millimètres plus haut que le gauche: elle sert de plate-forme aux insectes lorsqu'ils se posent pour butiner.

Vue de face, l'entrée du tube de la corolle a l'aspect d'une fente de 8 à 10 millimètres de long (A), divisée en deux parties dont la supérieure (4 mill.) serait beaucoup plus large que l'infé-

(1) H. Müller — *Loc. cit.*, p. 450 et suiv. (fig. 455).

rière (1 à 2 mill.) La partie supérieure est elle-même subdivisée en deux régions par deux appendices dentiformes provenant du sommet du capuchon et se rencontrant presque sur la ligne médiane. Par le haut s'échappe le style (*st.*), tandis que le bas livrera passage à la tête de l'insecte visiteur. Dans tout le reste de leur étendue, c'est-à-dire à la partie inférieure, les bords de la fente sont enroulés en dehors et fortement denticulés (*d*, fig. A et B).

Pour compléter cette description déjà si longue et difficile à saisir sans un examen attentif des figures, nous noterons que la face postérieure de la corolle (B) porte deux enfoncements (*h*) qui viennent faire saillie en avant, dans le fond de la portion la plus large de l'orifice d'entrée (*h*, A).

Après avoir ainsi analysé avec un soin minutieux les moindres détails de cette disposition florale compliquée, sur lesquels Hildebrand et Ogle avaient passé sans insister, H. Müller en explique le fonctionnement avec une perspicacité merveilleuse.

Le bourdon, à la recherche du nectar, n'introduit pas sa trompe dans la partie inférieure de la fente, dont les dents aiguës lui interdisent l'entrée, mais bien dans la partie supérieure qui est large et dont les abords sont faciles. Dans ce mouvement, la tête de l'insecte rencontrera tout d'abord le stigmate qu'elle fécondera si, comme cela est plus que probable, il a déjà visité d'autres fleurs. Par suite de la disposition inclinée de la lèvre inférieure de la corolle, l'insecte est obligé de se poser obliquement : nous verrons tout à l'heure quelle est l'importance énorme de ce fait.

Ainsi cramponné, le bourdon, dans ses efforts pour atteindre le nectar, donne de la tête entre les deux saillies *h*, qu'il finit par écarter; comme résultat de ce mouvement, les deux parois latérales de la lèvre supérieure s'éloignent l'une de l'autre, entraînant naturellement dans leur retrait les deux appendices dentiformes. Or, ces appendices avaient pour fonction de maintenir les étamines fixées sous le capuchon dans un état de tension considérable, en raison d'une disposition particulière de leurs filets (C). A

la suite de ce véritable déclenchement, les étamines, mises en liberté, s'abattent vivement *l'une après l'autre* sur le dos de l'insecte en vertu de leur élasticité, et y déposent une certaine quantité de pollen. Des faisceaux de poils (*pp*, *C*), ingénieusement disposés sur la face externe des anthères, empêchent ce pollen de tomber à droite ou à gauche, et le maintiennent en une place telle, qu'il doit infailliblement se trouver en contact avec le stigmate de la première fleur que l'insecte visitera ensuite.

Ce cas de la pédiculaire est vraiment l'un des plus merveilleux que l'on puisse voir et la fleur s'est adaptée de la façon la plus parfaite à la fécondation croisée. Toutes ces dispositions anatomiques, dont l'étude a peut-être paru fastidieuse au lecteur au premier abord, ont leur importance réelle et n'existent que dans un but déterminé : forcer l'insecte à opérer le croisement.

Pour s'emparer du nectar, le bourdon est obligé de frôler le style d'abord, et de détendre ensuite le ressort qui maintenait les étamines dans la lèvre supérieure de la corolle. Par suite de leur mode de groupement, ces étamines ne déverseraient point le pollen sur l'insecte si elles tombaient toutes deux en même temps, puisque leurs surfaces de déhiscence sont en contact intime; il faut donc qu'elles se détendent l'une après l'autre. La nature y a pourvu de façon ingénieuse, comme toujours. En raison de la disposition inclinée du lobe gauche de la lèvre inférieure, le bourdon est posé obliquement sur son point d'appui, et c'est obliquement qu'il pousse de la tête contre les deux saillies (*h*). Il s'ensuit forcément que le déclenchement des anthères a lieu *successivement* et non *simultanément*.

5° BERBERIS VULGARIS

Si l'on irrite la base des étamines d'une fleur d'épine-vinette, plante assez commune pour que tout le monde puisse répéter l'expérience, celles-ci, qui étaient d'abord couchées le long des pétales, se redressent et viennent s'appliquer jusque sur le stigmate. C'est la reproduction exacte de ce qui se passe dans la nature

lorsque les insectes, à la recherche du nectar, produisent avec leurs pattes une irritation analogue.

Les nectaires sont effectivement disposés de telle façon que tout visiteur sera obligé de frôler la base des étamines pour pouvoir les atteindre. Cette excitation légère suffit pour que les étamines se redressent et saupoudrent, pour ainsi dire, de pollen les insectes qui se trouvent au fond de la corolle. Ce phénomène n'avait point échappé à Sprengel, qui en avait conclu à l'intervention des insectes dans la fécondation du *Berberis* ; mais, selon son habitude, il ne voulut y voir qu'un moyen d'assurer l'autofécondation.

La loi du croisement nous permet de donner une toute autre interprétation de ces faits : il s'agit évidemment là d'un mode particulier et tout mécanique d'adaptation à la fécondation croisée. M. Heckel en a d'ailleurs donné la preuve, comme nous le verrons tout à l'heure.

Le nombre chez lesquelles on a observé des mouvements staminaux est assez grand ; ces mouvements sont de deux sortes : *provoqués* et *spontanés*.

Les *Berberis*, les *Mahonia*, les *Sparmannia*, etc., ont des étamines douées de mouvements provoqués : nous venons d'en étudier le fonctionnement. Il nous reste à dire quelques mots des plantes telles que les *Ruta*, les *Saxifraga*, etc., chez lesquelles on constate également des mouvements staminaux, mais spontanés, cette fois, et en dehors de toute irritation.

Ces dernières sont évidemment beaucoup moins bien partagées que les *Berberis* au point de vue du croisement.

M. Ed. Heckel (1) a institué plusieurs séries d'expériences sur les fleurs à étamines irritables (*Berberis*, *Mahonia*) d'une part, et de l'autre sur les *Saxifraga*, les *Ruta* et le *Limnanthes rosea* qui présentent le phénomène du mouvement staminal spontané. Les *Mahonia* et les *Berberis*, conservés sous gaze, n'ont donné que de rares fruits, ce qui tend bien à prouver que le mouvement provo-

(1) Note insérée dans la traduction des *Effets de la fécondation croisée* de Darwin, p. 383.

qué, irréalisable en dehors de l'action des insectes, est au service de la fécondation croisée. Pour les plantes à mouvement staminal spontané, l'expérience a montré à M. Heckel que l'intervention des insectes n'était point nécessaire pour opérer la fécondation, car les *Saxifraga*, les *Ruta* et les *Limnanthes* mis sous gaze n'ont pas donné moins de graines ni de fruits que d'autres sujets cultivés dans les mêmes conditions en plein air.

6° POSOQUERIA (MARTHA) FRAGRANS.

Cette plante brésilienne, étudiée par Fritz Müller, nous offre un exemple d'une adaptation plus perfectionnée encore que celle des *Berberis*, dont elle se rapproche par beaucoup de points.

Cette Rubiacée, de couleur blanche, de parfum suave, est pourvue d'une longue corolle tubulaire, au fond de laquelle se trouve un abondant nectar. Les *Sphinx* seuls, dont la trompe mesure 15 centimètres de longueur, peuvent arriver jusqu'au liquide sucré.

Les cinq anthères exsertes de cette fleur sont unies en une sorte de bouton ovale contenant le pollen faiblement adhérent, qui s'échappe des loges avant l'épanouissement de la fleur. Un seul passage s'offre au papillon pour atteindre le nectaire, et en y enfonçant sa trompe il doit nécessairement toucher les étamines. Celles-ci sont extrêmement irritables, et à peine l'insecte les a-t-il frôlées qu'elles éclatent en le couvrant de pollen. Simultanément, et pour éviter sûrement toute autofécondation, les étamines ferment l'entrée du tube pendant environ douze heures. Ce temps écoulé, les étamines en se flétrissant permettent de nouveau l'accès du nectar aux insectes, dont la trompe, garnie du pollen d'une fleur voisine, ne manquera pas de féconder le stigmate, situé environ vers le milieu du tube.

7° HEMEROCALLIS FULVA

C'est à la suite de ses expériences sur cette plante que Sprengel, remarquant la stérilité qu'amenait l'autofécondation, avait émis

l'idée que « la nature semble répugner à ce qu'une fleur complète se féconde au moyen de son propre pollen ».

L'intervention des insectes paraît d'ailleurs absolument nécessaire, ainsi qu'il résulte des intéressantes recherches de M. H. Baillon sur la situation relative des organes reproducteurs au moment de leur maturité (1).

Le périanthe ouvert de ces fleurs regarde presque constamment le midi, l'axe de la fleur formant avec l'horizon un angle de 45° environ.

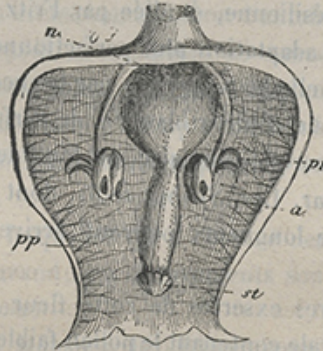


FIG. 22. — Fleur d'*Arctostaphylos uva-ursi*: *st.*, stigmate; *a*, étamines; *pr*, appendices des étamines; *n*, nectar; *pp*, poils (d'après Dodel-Port).

Dans le bouton, quelques jours avant l'anthèse, les filets staminateux se coudent légèrement vers le milieu de leur longueur et le style tend à se porter au-dessous d'eux, en même temps que les anthères se relèvent plus ou moins.

Lors de l'épanouissement, le sommet des filets, en une demi-journée, se redresse jusqu'à la verticale; telle est à peu près aussi la direction des anthères. En même temps, celles-ci portent leur face, primitivement introrses, du côté du nord, de sorte que tous les connectifs regardent du côté du midi.

C'est vers le midi que se dirige le style, croisant les étamines vers le milieu de sa hauteur. Son extrémité stigmatique, tournée

(1) H. Baillon. — Sur la direction des étamines de l'*Hemerocallis fulva* (Bull. Soc. Linn. de Paris, 1881, p. 295).

vers le sud, est donc une situation telle par rapport aux anthères, que toute fécondation directe paraît impossible.

8° ARCTOSTAPHYLOS UVA-URSI (fig. 23)

Cette gracieuse plante de la famille des Ericacées va nous offrir l'exemple d'un mode d'adaptation tout particulier et qui ne ressemble en rien à ceux que nous avons passés en revue jusqu'à présent.

Les fleurs, à corolle urcéolée, sont pendantes de telle façon que l'orifice d'entrée soit tourné vers le bas. A l'ovaire fait suite une colonne stylaire assez épaisse, disposée à peu près comme le battant d'une cloche, et se terminant au niveau de la gorge de la corolle par une sorte de bouton garni de papilles stigmatiques à sa face externe (*st.*).

Les étamines (*a*), beaucoup plus courtes que le style, sont pourvues en dehors d'un prolongement bizarre du connectif (*pr*), en forme de crochet, et dont la réunion constitue une série de rayons surmontant les anthères. Ces dernières sont à déhiscence poricide, mais les pores sont situés sur le côté, et, comme les huit étamines sont si étroitement rapprochées l'une de l'autre qu'elles entourent le style à la façon d'un véritable anneau, il s'ensuit que le pollen ne peut tomber, car chaque loge, juste à l'endroit où est placée l'ouverture, s'appuie contre la loge suivante.

Le nectar (*n*) est situé tout à fait à la base de l'ovaire, et, pour pouvoir l'atteindre, les bourdons, qui sont les visiteurs ordinaires de l'*Arctostaphylos uva-ursi*, ne peuvent manquer de toucher d'abord avec leur tête le stigmate visqueux et d'y déposer les grains de pollen dont ils se sont couverts en visitant d'autres fleurs.

En promenant sa trompe de droite et de gauche pour aspirer le nectar, le bourdon heurtera inévitablement un des prolongements crochus des anthères et disloquera ainsi toute la série des étamines. Les pores de déhiscence seront mis à découvert et les anthères, s'ouvrant toutes à la fois, répandront un véritable nuage

de pollen sur la tête de l'insecte, qui, s'envolant avec cette charge, ira féconder une fleur voisine.

9° DELPHINIUM ELATUM (fig. 24).

Cette Renonculacée mérite une mention toute spéciale à cause de la curieuse transformation de ses pétales ainsi que pour les

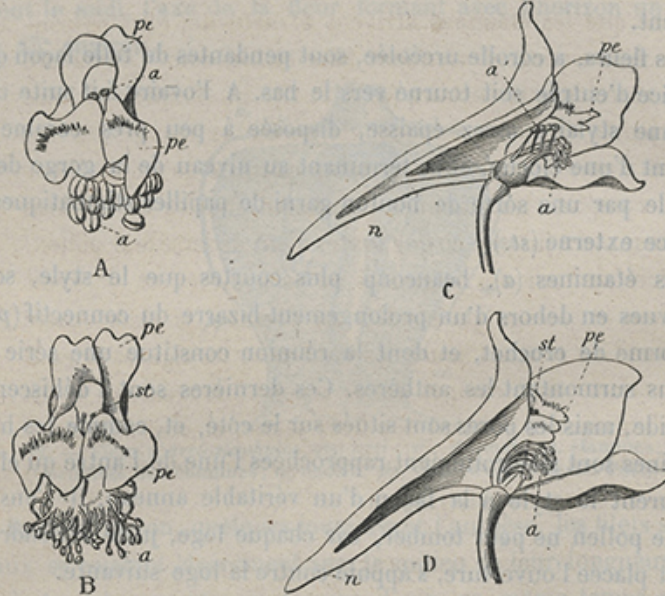


FIG. 23. — Structure du *Delphinium elatum* : a, étamines; st., stigmate; n éperon contenant le nectar; pe, pétales; A, fleur jeune vue de face; B, fleur âgée vue de face; C, fleur jeune vue en coupe longitudinale; D, fleur âgée vue en coupe longitudinale (d'après H. Müller).

mouvements successifs qu'accomplissent les étamines et les styles.

Les cinq sépales sont colorés en bleu et la vivacité de leur couleur les signale de loin aux bourdons; le sépale supérieur forme un long éperon (n) dans lequel s'amasse le nectar sécrété par les deux pétales supérieurs, qui se prolongent eux-mêmes dans l'éperon.

Les pétales supérieurs (pe) et les pétales inférieurs se réunissent

étroitement pour cacher l'entrée de l'éperon, ne laissant vers leur milieu qu'une ouverture étroite (fig. A et B) par laquelle l'insecte qui veut recueillir le nectar est forcé d'introduire sa trompe (1).

Un autre rôle est également dévolu aux pétales inférieurs, en ce sens qu'ils sont chargés de recouvrir et de protéger les étamines et le pistil.

A mesure que les étamines arrivent à maturité, elles se soulèvent successivement et viennent faire saillie dans l'ouverture qui donne accès dans le nectaire (a, A et C). Un bourdon visitant une fleur jeune, ne peut manquer de porter sa trompe sur les étamines et d'enlever ainsi une certaine quantité de pollen. Leur fonction accomplie, les étamines retombent flétries et d'autres prennent leur place jusqu'à ce que toutes aient déversé leur pollen.

C'est alors au tour des stigmates de se soulever et de venir occuper, dans le passage qui conduit au nectaire, la place exacte où nous avons vu tout à l'heure les étamines; les figures B et D rendront parfaitement compte de ce second mouvement. Il est évident qu'un insecte, quittant une fleur jeune, et dont la trompe est par conséquent couverte de pollen, fécondera nécessairement la première fleur âgée qu'il visitera.

10° LOTUS CORNICULATUS (fig. 25).

La fécondation de cette papilionacée nectarifère a été décrite brièvement par Delpino. Après lui, H. Müller l'a étudiée avec grand soin et a donné une description détaillée de la structure de ses fleurs.

Les anthères éclatent et déversent leur pollen avant que la fleur s'épanouisse et avant même que les pétales aient atteint leur complet développement. Dans la jeune fleur, les dix étamines

(1) Il faut faire remarquer pourtant que parfois, dans des conditions qui nous échappent, les bourdons percent un trou dans l'éperon des *Delphinium* et aspirent directement le liquide sucré par cet orifice artificiel. Le fait a été signalé d'ailleurs chez un certain nombre de plantes, et en particulier pour l'*Arctostaphylos uva-ursi* dont nous avons donné plus haut la description.

forment deux groupes, les cinq étamines externes étant plus longues que les cinq internes; mais lorsque les anthères ont atteint leur maturité, cette inégalité de longueur s'est effacée, et les dix anthères arrivent toutes au niveau de l'extrémité conique de la carène (voir fig. B.)

En revanche, les extrémités des cinq étamines extérieures se sont renflées, et cette différence avec les cinq autres ne fait que s'accroître davantage ultérieurement. A ce moment les anthères déversent leur contenu dans la base du cône terminal de la carène et puis se flétrissent. Par contre les cinq étamines externes s'allongent (en même temps que les pétales) et continuant également



FIG. 24. — Fleur de *Lotus corniculatus* : A, fleur vue de côté, après l'enlèvement des ailes; B, la même, après que la moitié droite de la carène a été enlevée; a, étamines; po, amas de pollen; st, stigmate (d'après H. Müller).

à se renfler à leur extrémité, elles arrivent bientôt à remplir à elles seules la partie basilaire élargie du cône apical de la carène. Quand la fleur est arrivée à maturité, le pistil, les étamines et le pollen occupent la position indiquée dans la figure 24 B.

Les cinq étamines intérieures après avoir déversé leur pollen se sont flétries et se sont enroulées dans la partie inférieure de la carène. Les cinq étamines externes, au contraire, continuent à s'appliquer par leur extrémité renflée contre la masse pollinique logée dans le cône terminal et à l'y maintenir en place; le stigmate vient à être situé un peu en dessous de l'extrémité du cône terminal, laquelle présente un étroit orifice.

Voyons maintenant comment cette structure singulière entraîne la fécondation, par l'intermédiaire des insectes visiteurs. Les

abeilles qui viennent butiner sur les fleurs du lotier se posent sur les ailes de la corolle qui leur offrent un point d'appui commode et engagent leur tête et leurs pattes antérieures sous l'étendard, pour puiser le nectar distillé à l'intérieur du tube staminal. Mais les deux ailes et la carène sont si intimement engrénés par leurs bords que l'insecte pèse également sur la carène. Ce mouvement force les extrémités des étamines à pénétrer plus avant à l'intérieur

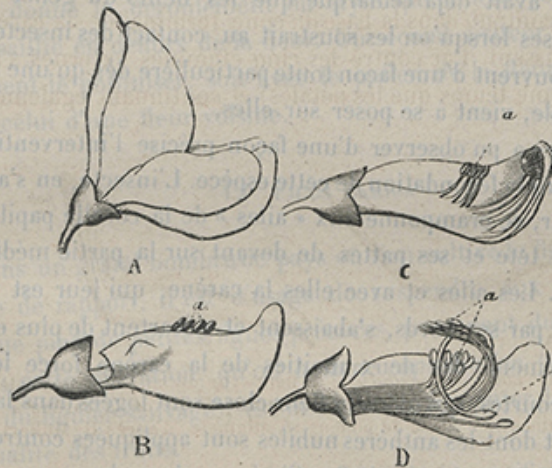


FIG. 25. — Détails d'une fleur de *Sarothamnus scoparius* : A, fleur jeune (close), vue de côté; C, situation des organes reproducteurs dans cette jeune fleur; B, fleur après la détente des étamines courtes (l'étendard et les ailes ont été enlevés); D, situation des organes reproducteurs après explosion complète: a, étamines; st., style (d'après H. Müller).

du cône apical et à chasser ainsi devant eux le pollen, qui sort en un mince ruban par l'orifice étroit dont il a été parlé. Le pollen congloméré adhérera naturellement à la face inférieure poilue de l'abdomen du visiteur. Si l'insecte continue à peser sur la carène, le stigmate à son tour sortira par l'orifice terminal et viendra s'appliquer contre le ventre de l'insecte. Celui-ci étant couvert de pollen et de la même fleur et de quantité d'autres visitées antérieurement, la pollinisation ne peut manquer de s'opérer. Il est probable qu'ici encore le pollen étranger est prépotent.

11° SAROTHAMNUS SCOPARIUS (fig. 26).

Chez cette Légumineuse, les dispositions florales qui ont pour but de réaliser la fécondation croisée sont plus compliquées encore que dans l'espèce précédente.

Darwin avait déjà remarqué que les fleurs du genêt à balai restent closes lorsqu'on les soustrait au contact des insectes, mais qu'elles s'ouvrent d'une façon toute particulière dès qu'une abeille, par exemple, vient à se poser sur elles.

H. Müller a pu observer d'une façon précise l'intervention des abeilles dans la fécondation de cette espèce. L'insecte, en s'abattant sur la fleur, se cramponne aux « ailes » de la corolle papilionacée et pose sa tête et ses pattes de devant sur la partie médiane de l'étendard. Les ailes et avec elles la carène, qui leur est intimement unie par ses bords, s'abaissent et s'écartent de plus en plus. Cet écartement des deux moitiés de la carène force les cinq étamines courtes, qui dans la fleur close sont logées dans la cavité carénale et dont les anthères nubiles sont appliquées contre l'arête médiane de la carène (voir fig. C), à se relever brusquement et à venir s'appliquer sur la face inférieure de l'insecte pour la saupoudrer de pollen. Les deux moitiés de la carène s'écartent de plus en plus, et à peine cet écartement a-t-il gagné l'extrémité de la carène qu'une seconde explosion s'opère : cette fois, c'est le style qui se détend et, libre de toute entrave s'enroule en forme de spirale au centre de la corolle (voy. fig. 25 D). L'écartement, sous le poids de l'insecte, progresse et atteint l'endroit où le style est venu prendre sa nouvelle position ; ce dernier se déroule brusquement et vient frapper de son extrémité stigmatique le dos de l'insecte visiteur. Mais dans ce nouveau mouvement, l'extrémité renflée du stigmate entraîne un flot de pollen en passant à travers les longues étamines supérieures de la fleur, et le déverse sur le dos de l'insecte ; simultanément les longues étamines supérieures

auxquelles adhèrent encore quelques grains de pollen s'enroulent et s'échappent de la corolle.

On comprendra aisément que la fécondation croisée soit normalement assurée dans cette espèce, si l'on considère que le stigmate vient toujours frapper le dos de l'insecte quelques instants avant que le pollen ne vienne s'y déverser. Et même une fleur, visitée pour la première fois et dont le stigmate n'aura pas été pollinisé a des chances sérieuses d'être fécondée dans une visite subséquente étant donné le déroulement du style qui amène le stigmate à faire saillie en dehors de la fleur. Un second visiteur pourra ainsi aisément le polliniser, soit avec le pollen de la fleur même, soit avec celui d'une fleur voisine.

12° FICUS CARICA

Dans un grand nombre de pays où l'on cultive le figuier comme arbre de rapport, il est d'usage de suspendre aux branches de chaque pied de petites figues précoces, provenant du figuier sauvage; cette opération, qu'on nomme *caprification* (de *caprificus*, nom du figuier sauvage), est destinée à augmenter la grosseur et la qualité des fruits.

Dans ces dernières années, l'histoire de la caprification a beaucoup préoccupé les naturalistes, et de nombreux travaux ont paru sur ce sujet de 1880 à 1886. Après bien des phases diverses, la question paraît être enfin résolue et l'on sait maintenant, d'une façon indéniable, que les insectes jouent un rôle considérable dans la caprification. En dehors du point de vue utilitaire, qu'il ne faut d'ailleurs point exagérer, le *Ficus carica* mérite que nous l'étudions en détail, car, avec le *Yucca*, c'est une des rares plantes qui sacrifient une partie de leurs organes reproducteurs pour assurer la fécondation croisée.

Tous ces faits sont nouveaux et peu connus encore; c'est ce qui nous a engagé à leur consacrer quelques pages.

La caprification est une opération de culture aussi ancienne que

les civilisations humaines, aussi ancienne peut-être que la palmification des dattiers signalée par Hérodote chez les peuplades africaines et asiatiques.

Les essais d'explication de cette singulière coutume ne datent point d'hier, car Théophraste décrit minutieusement la caprification par l'intervention d'une *mouche* provenant du figuier sauvage, qui pénétrerait dans la *fleur* de la figue cultivée et en élargirait l'ouverture apicale. Cette opération faciliterait l'accès de l'air qui, par ses qualités de chaleur et de fermentation, hâterait la maturation du fruit.

Cette opinion eut cours durant tout le moyen-âge, et il faut arriver jusqu'à Linné pour trouver une interprétation plus scientifique et plus vraie de la nature de la caprification. Pour le grand naturaliste, les figuiers cultivés ne portent que des fleurs femelles (Pontedera avait fait connaître que la figue était une *inflorescence* et non une *fleur*), tandis que les fleurs mâles étaient localisées sur les figuiers sauvages. Sous l'empire de ses doctrines téléologiques, il conçut l'idée que la fécondation des figuiers s'effectuait, grâce à la sage prévoyance du Créateur, par l'intermédiaire d'un insecte. Cet insecte, né dans les fruits sauvages, serait tenu, dans le but d'assurer sa substance et sa propagation, de pénétrer dans les fruits cultivés dont il opérerait ainsi la fécondation grâce au pollen dont il était recouvert.

Ces résultats furent en grande partie acceptés par Cavolini qui, à la fin du siècle dernier, publia un grand ouvrage sur la caprification. Le naturaliste italien reconnaissait parfaitement le rôle important joué par les insectes dans la fécondation, mais ses conclusions diffèrent quelque peu de celles de Linné en ce qui concerne la sexualité des deux figuiers : pour Cavolini, le figuier domestique est bien la plante femelle, mais le figuier sauvage est *androgyné*, c'est-à-dire qu'il porte à la fois des fleurs mâles et des fleurs femelles sur la même inflorescence.

Cavolini fit en outre remarquer que certains figuiers exigent la caprification tandis que d'autres s'en passent très bien.

Ces résultats furent confirmés quelques années plus tard par Galesio.

Tous les naturalistes que nous venons de citer s'étaient déclarés, sans exception, partisans de la caprification; mais deux savants français distingués, Bory de Saint-Vincent et Olivier s'élevèrent nettement contre cette opinion. Le dernier même déclare qu'« il faut considérer la caprification comme un tribut payé par l'homme à l'ignorance et aux préjugés ». Il se plait à constater que la caprification est inconnue dans la plus grande partie du Levant, en Italie, en France, en Espagne, et commence à être abandonnée dans certaines îles de l'Archipel où elle était autrefois en honneur.

Gasparrini (1), à la suite d'un travail approfondi sur la question, arrive aux mêmes conclusions que les deux naturalistes français. Son mémoire peut passer à bon droit comme résumant l'état complet de la question, surtout en ce qui concerne l'histoire de l'insecte du figuier. Toutefois ses conclusions négatives, quant au rôle de cet insecte dans la fécondation des figes, sont par trop absolues.

Nous ne ferons que signaler en passant les publications de Westwood (2) relatives à la taxonomie et à la synonymie des hyménoptères qui habitent les figes, pour arriver à Solms-Laubach (3) et à Paul Mayer (4) dont les travaux tout récents ont fixé d'une manière plus complète nos connaissances relatives à la caprification et à son agent.

D'après ces deux auteurs, dont nous résumons ci-dessous les

(1) Gasparrini : Ricerche sulla natura del Caprifico e del Fico, e sulla Caprificazione (*Rendiconto, etc., della R. Accad. della Scienze di Napoli*, vol. IV, 1845. Voir aussi *Rendiconto, etc., della R. Accad., etc.*, vol. VII, 1845).

(2) Westwood : On caprification as practised upon Figs in the South of Europe and the Levant (*Trans. Entom. Soc. Lond.*, vol. II, 1837).

(3) Solms-Laubach : Die Herkunft, Domestication, und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaumes (*Abh. kön. Gesellsch. der Wissensch, Göttingen*, 1882).

(4) Paul Mayer : Zur Naturgeschichte der Feigeninsekten (*Mittheil., aus der ool. Stat. zu Neapel*, t. III, 1882, p. 551).

observations, le Figuier cultivé et le Figuier sauvage représentent deux variétés d'une même espèce (*Ficus carica*); la première produit des fruits sucrés et savoureux, tandis que ceux de la seconde ne sont jamais comestibles. Le figuier cultivé porte dans ses jeunes fruits des fleurs exclusivement femelles, tandis que la variété *Caprificus* contient à la fois des fleurs mâles et des fleurs femelles. En outre l'ovaire, dans cette dernière variété, est presque toujours habité par un insecte sur lequel nous reviendrons tout à l'heure. Aussi les fleurs femelles du figuier sauvage arrivent-elles rarement à produire des graines, et la reproduction de l'arbre est obtenue essentiellement par des boutures.

Les inflorescences de la variété *Caprificus* présentent la forme d'une petite bouteille piriforme sur la paroi interne de laquelle sont fixées par centaines les fleurs femelles. A la partie supérieure la cavité communique avec l'extérieur par un orifice (*ostiole*) que des bractées, se recouvrant comme les tuiles d'un toit, maintiennent clos jusqu'à l'époque de la maturité. Dans le voisinage de cet orifice, et limitées à une zone très étroite, se trouvent les fleurs mâles.

La grande généralité des fleurs femelles (chez le figuier sauvage toujours) héberge en son ovule l'œuf d'un Hyménoptère particulier, qui s'y développera et occupera, à l'état adulte, la place normalement réservée à la graine. Cet insecte (1), nommé d'abord *Cynips psenes* et connu maintenant sous la désignation de *Blastophaga grossorum*, est un Hyménoptère de la famille des Chalcidiens. Les femelles sont ailées; les mâles en diffèrent tellement par leur organisation, qu'on en a fait longtemps une espèce spéciale, méconnaissant leur parenté. Ils sont aptères, pourvus d'un abdomen

1. Le *Blastophaga grossorum* n'est pas le seul insecte qu'on trouve dans les figues, mais le rôle biologique des autres espèces n'est point suffisamment élucidé pour que nous les mentionnions en cause. Pour la description de tous les parasites des figues, voir surtout : Westwood (Descriptions of the insects infesting the seeds of *Ficus sycomorus* and *carica* : *Trans. Entom. Soc. London*, 1832, p. 47-60); G. Mayr (Ueber Feigen Insekten : *Verhandl. der k-k zool. bot. Gesellsch. in Wien*, 1835, p. 147-250); Fritz Muller (Feigen) wespen : *Kosmos*, 1886, Bd. I Heft I p. 55-62).

mou, et leur appareil buccal se compose de deux énormes mandibules, les autres pièces de la mâchoire étant extrêmement réduites.

Arrivés à l'état adulte, les mâles rongent avec leurs mandibules puissantes la paroi cornée du fruit dans lequel ils sont emprisonnés et arrivent ainsi dans la cavité centrale de l'inflorescence. Par un merveilleux instinct, ils découvrent les ovaires qui recèlent les femelles, en rongent les téguments, introduisent leur abdomen par le trou qu'ils ont creusé, et effectuent ainsi la fécondation. Là s'arrête le rôle des mâles, qui meurent bientôt après.

Quant aux femelles, la fécondation opérée, elles agrandissent l'orifice commencé par le mâle, sortent ainsi de leur prison et arrivent à leur tour dans la cavité réceptaculaire. Bientôt elles se dirigent vers le sommet de l'inflorescence, atteignent l'ostiole, dont les fleurs mâles leur barrent à moitié le passage, et, dans leurs efforts pour gagner l'extérieur, se couvrent tout le corps de pollen. Aussitôt en liberté, les femelles de *Blastophaga* se mettent en quête des inflorescences de la seconde génération (1) pour y déposer leurs œufs.

Ces dispositions étant bien comprises, le mode d'action de la caprification s'explique tout naturellement. L'opération consistant à apprendre des inflorescences à maturité du *Caprificus* sur les branches du figuier cultivé, les femelles de *Blastophaga* sortiront, chargées de pollen, par l'ostiole des figues sauvages et s'empres- seront de pénétrer à l'intérieur des figues domestiques pour y effectuer leur ponte. Au milieu de leurs allées et venues dans la cavité du réceptacle, uniquement revêtu de fleurs femelles, elles ne peuvent manquer de déverser sur ces dernières les grains de

(1) A Naples, par exemple, le *Caprificus* (figuier sauvage) produit annuellement trois récoltes de figues, qu'on appelle respectivement *Mamme*, *Profichi* et *Mammoni*. Chacune d'elles donne asile à une génération d'insectes, mais c'est la seconde récolte qui fournit le pollen qui doit féconder le figuier cultivé. En effet, les fleurs mâles manquent complètement chez les *Mamme*, sont un peu plus nombreuses chez les *Mammoni* et ne sont abondantes que chez les *Profichi*. Le figuier cultivé produit également, par saison, trois récoltes de figues qu'on désigne sous les noms de *Fiore di fico*, *Pedagnuoli* et *Cimaruoli*.

pollen dont ils se sont couverts en s'échappant des *Profichi*, et d'assurer ainsi la fécondation.

Cette étude de la caprification sera complète, si nous ajoutons que Fritz Müller (1) a démontré que le figuier sauvage et le figuier cultivé n'étaient point deux variétés comme le pensait Solms-Laubach, mais deux formes sexuelles différentes d'une même espèce : les inflorescences du *Caprificus* sont androgynes, c'est-à-dire qu'elles portent des fleurs mâles et des fleurs femelles, celles du figuier domestique sont exclusivement femelles. Solms-Laubach lui-même s'est d'ailleurs rallié à cette manière de voir (2).

Quant au rôle des insectes dans la fécondation des figuiers, il est maintenant démontré de la façon la plus nette et la plus évidente.

Il ne faut pas toutefois s'exagérer, comme l'ont fait certains auteurs, le bénéfice que les figues retirent de la visite des *Blastophaga* au point de vue de la qualité et de la succulence du fruit. Certaines variétés comestibles de figues, très sucrées et très belles, s'obtiennent en dehors de toute caprification.

C'est sur ce dernier exemple de fécondation par les insectes que nous terminerons ce chapitre. La liste des cas intéressants est certes loin d'être épuisée, mais nous avons fait un choix des dispositions florales les plus variées et les plus complexes de façon à donner au lecteur un aperçu des ressources inépuisables de la nature dans ses divers modes d'adaptation au même but : la fécondation croisée des végétaux par les insectes.

(1) Fritz Müller. — *Caprificus* und Feigenbaum (*Kosmos*, août 1882).

(2) Solms-Laubach. — Die Geschlechtsdifferenzen bei den Feigenbäumen (*Bot. Zeit.*, 1885, nos 33-36).

CHAPITRE III

ADAPTATION DES INSECTES AUX FLEURS

Si l'organisation des fleurs nous présente un grand nombre de particularités que seule peut expliquer une adaptation parfaite aux visites des insectes fécondateurs, ces mêmes insectes, en revanche, se sont admirablement modifiés en vue du but qu'ils avaient à atteindre. Le rôle distinct joué par chaque ordre d'insectes, le degré d'adaptation auquel chaque groupe est arrivé sont autant de points qui méritent d'être mis en lumière et qui feront ressortir encore l'étroite relation qui existe entre les fleurs entomophiles et les insectes chargés de les féconder.

Hermann Müller (1) a traité cette question avec son autorité habituelle et c'est lui qui nous servira de guide dans cette intéressante étude (2). Nous suivrons le plan adopté par le savant allemand qui, prenant comme point de départ les groupes les moins modifiés, s'élève graduellement jusqu'aux insectes les mieux différenciés.

ORTHOPTÈRES ET NÉVROPTÈRES.

Les insectes de ces deux ordres ne visitent guère les fleurs et n'offrent pour cette raison même aucun caractère adaptatif qui mérite être signalé.

Certains névroptères jouent parfois un rôle dans la fécondation croisée, mais c'est d'une façon toute occasionnelle.

(1) Hermann Müller. — *Loc. cit.*, p. 30 à 67.

(2) J'ai également puisé d'excellents renseignements sur ce chapitre dans le livre de Behrens : *Text-book of general Botany*, London, 1885, p. 195 à 207.

HÉMIPTÈRES.

L'ordre des Hémiptères, qui ne s'est pas adapté davantage, a acquis néanmoins une importance plus grande en ce sens que de nombreux pucerons ont leur habitat sur les végétaux. Mais, ainsi que le fait remarquer H. Müller, on ne connaît aucune fleur qui soit adaptée à la visite de ces hôtes, et l'on n'a jamais vu un de ces insectes jouer un rôle dans la fécondation.

COLÉOPTÈRES.

Les Coléoptères présentent déjà quelques caractères indéniables d'adaptation. Ils ont une importance plus grande que les précédents, au point de vue de la fécondation, car outre les nombreuses espèces qui se nourrissent exclusivement aux dépens des végétaux, un grand nombre d'autres formes carnassières visitent également les fleurs.

Non seulement le nectar, le pollen, certaines parties délicates de la fleur offrent aux coléoptères une nourriture abondante et variée; mais ils trouvent encore dans les corolles un abri contre l'intempérie des saisons (Digitales et Campanules).

M. Planchon (1) a signalé l'importance de l'intervention des Coléoptères dans la fécondation du *Victoria regia*. Ces insectes (probablement des *Trichius*), qu'on rencontre parfois jusqu'au nombre de 20 à 30 dans une seule de ces magnifiques fleurs, dévorent constamment les étamines intérieures stériles, qui, soudées en une sorte de couvercle au dessus de la coupe stigmatifère, s'opposent à l'introduction du pollen.

Delpino rapporte que, dans les pays du Sud, nombre de fleurs sont habituellement fécondées par l'intermédiaire exclusif des Coléoptères (*Magnolia* par *Cetonia*, par exemple).

Ce sont généralement des espèces de petite taille, appartenant aux genres *Anthrenus*, *Meligethes*, *Malachius* qui sont les agents

(1) J. E. Planchon et van Houtte. — La *Victoria regia* au point de vue horticole et botanique (Flores des serres et des jardins de l'Europe, t. VII, 1850-51).

de la fécondation croisée, le pollen visqueux adhérent à n'importe quel point de leur revêtement chitineux et pouvant être ainsi aisément transporté d'une fleur à l'autre.

Dans d'autres espèces, certaines parties du corps se sont spécialement adaptées à la récolte du nectar : tels sont les Lepturides, parmi les Longicornes. Tête et thorax sont étroits et allongés, de façon à permettre à l'insecte de s'insinuer profondément à l'intérieur de la corolle; la lèvre inférieure est en outre très poilue et parfaitement appropriée pour recueillir le liquide sucré.

DIPTÈRES ET THYSANOPTÈRES.

Les Diptères occupent un rang de beaucoup supérieur à celui des Coléoptères dans la série des insectes destinés à provoquer la fécondation croisée. Tandis que chez ces derniers les espèces visiteuses ne constituent en somme qu'une faible minorité, étant donné les innombrables formes de cet ordre, presque toutes les espèces de Diptères sont représentées parmi les insectes fécondateurs. Ils tirent en outre un grand avantage de la vivacité de leurs mouvements, et de la rapidité avec laquelle ils peuvent visiter un grand nombre de fleurs en un court espace de temps.

Enfin l'appareil buccal, montrant à peine un commencement d'adaptation chez les Coléoptères, accuse chez les Diptères une transformation tellement profonde en rapport avec leur mode de nutrition, qu'on rencontre des difficultés réelles pour ramener les diverses pièces de leur trompe au type fondamental.

L'appareil suceur des Diptères consiste en une trompe creuse, courte et tubulaire, renflée à son extrémité libre de façon à former un disque couvert de poils et creusé de nombreux sillons : c'est au moyen de cette sorte d'épatement terminal que sont recueillis les liquides sucrés.

La brièveté de la trompe des Diptères ne leur permet de butiner que sur des fleurs à corolle épanouie : les Ombellifères sont leurs fleurs favorites ; seuls les *Empides*, les *Syrphides* ont une

trompe assez longue pour pouvoir récolter le nectar dans certaines petites fleurs à corolle tubulaire.

L'extrémité de la trompe porte deux petites pièces chitineuses constituant une sorte de languette fourchue. Dans les formes qui sucent exclusivement le nectar (*Bombylides*, *Empides*, *Conopides*), ces pièces sont absolument lisses; elles sont au contraire couvertes de crêtes chitineuses chez les espèces (*Syrphides*, *Muscides*, etc.) qui, outre le miel, se nourrissent aussi de pollen.

Les Thysanoptères (*Thrips*) entrent, grâce à leur petite taille, dans toute espèce de fleur. Il est bien certain que, dans ces conditions, ils doivent jouer un rôle non douteux dans la fécondation croisée. Ce fait a d'ailleurs été constaté à maintes reprises; d'après M. Crié, le *Thrips atrata* serait un des agents du transport du pollen dans le *Lychnis dioïca* (1).

HYMÉNOPTÈRES.

De tous les insectes, les Hyménoptères jouent le plus grand rôle dans la fécondation croisée; ils sont merveilleusement adaptés à la récolte du miel et du pollen, tant par leurs remarquables instincts que par la disposition toute spéciale de leur appareil buccal et de leurs pattes. Des innombrables espèces de cet ordre, les *Sirex* sont à peu près les seuls qu'on ne rencontre jamais sur les fleurs.

L'intéressante famille des *Apides*, dont l'intelligence est connue de tous, est celle qui fournit le plus d'insectes parmi les promoteurs de la fécondation; on connaît en effet plus de 200 *Apides indigènes* qui visitent nos fleurs. Il est à peine besoin de rapporter ici l'assiduité que les abeilles mettent à récolter le nectar; c'est un fait trop universellement connu et que l'homme a su exploiter à son profit. Mais les bourdons ne le leur cèdent en rien à ce point de vue, et ils ont même une certaine supériorité sur les abeilles, grâce à leur force et à la longueur de leur trompe.

1) Voir ci-dessus page 54.

L'appareil suceur qui sert à la récolte du nectar atteint chez la plupart des Apides une grande perfection. Chez certaines espèces, la trompe est presque aussi longue que le corps ; la langue effilée a sa face supérieure garnie de longues soies disposées en rangées obliques. Les mâchoires inférieures et une partie des palpes labiaux se sont transformées de façon à constituer autour de cette langue une sorte de gaine.

Mais ce n'est pas seulement par leur trompe admirablement constituée pour récolter le nectar de la plupart des fleurs que les Apides sont les agents par excellence de la fécondation croisée ; l'appareil collecteur du pollen, dont ces insectes sont pourvus, a une importance considérable au point de vue de la pollinisation des fleurs.

Cet appareil collecteur, merveilleusement adapté au but qu'il doit remplir, se rencontre soit à la partie postérieure de la face ventrale, soit sur les pattes. Dans le premier cas, celui des *Megachile* et des *Osmia* par exemple, la face inférieure de l'abdomen est garnie de longs poils raides retroussés, chargés de récolter le pollen, en brossant, pour ainsi dire, les étamines. Ces insectes se frottent ensuite l'abdomen avec leurs pattes et savent parfaitement en faire tomber le pollen qu'ils y ont amassé. Cette disposition des poils collecteurs est parfaitement appropriée à la récolte du pollen sur les fleurs à corolle ouverte, mais perd toute efficacité lorsque les anthères sont cachées dans des tubes profonds. Aussi voyons-nous chez les Apides les plus différenciés un appareil plus parfait remplacer celui que nous venons de décrire.

Ce n'est plus la face ventrale, mais les pattes de derrière qui servent ici à la récolte du pollen et qui sont garnies, dans ce but, de véritables brosses dont les dispositions peuvent être infinies, depuis la structure la plus simple jusqu'à l'enchevêtrement le plus compliqué. D'une façon générale, on peut constater une gradation sensible dans le perfectionnement de l'appareil collecteur, gradation qui correspond au degré d'intelligence des diverses espèces.

Chez l'*Antophora retusa*, le tibia et le tarse, larges et plats, sont

garnis d'une couche de poils très dense. Le pollen, brossé par les poils du tarse, est ensuite recueilli dans les poils du tibia où il reste jusqu'au retour de l'animal à son nid.

Chez les *Bombus*, on retrouve les mêmes dispositions, mais plus perfectionnées encore. Le tibia est glabre sur sa face externe alors que sa face interne est couverte de longs poils raides, qui constituent une sorte de petite corbeille dans laquelle l'insecte accumule le pollen en l'y chassant à l'aide des courts poils insérés sur le tarse.

Chez l'abeille, l'adaptation est plus parfaite encore; les poils du tarse sont disposés sur huit ou neuf rangées transversales, et non plus irrégulièrement comme chez les bourdons; en raison même de ce perfectionnement, le pollen est recueilli plus méthodiquement et plus sûrement. En outre les abeilles humectent de nectar les grains de pollen, et en forment par ce moyen une sorte de pâte onctueuse d'un transport plus facile qui servira ensuite à la nourriture des larves.

En général, tous les Hyménoptères sont diurnes; pourtant Fritz Müller a signalé une guêpe du Brésil méridional, *Apoica pallida*, qui demeure toute la journée dans son nid et ne se met en quête de nectar que la nuit. Ce fait est d'un grand intérêt au point de vue de la fécondation croisée des plantes à épanouissement nocturne.

LÉPIDOPTÈRES

Si les Lépidoptères ne peuvent songer à disputer la première place aux Hyménoptères comme agents fécondateurs, ce sont eux pourtant que la conformation toute spéciale de leur appareil buccal désigne comme étant les mieux adaptés à tirer leur nourriture des fleurs. Grâce à leurs grandes ailes ils se déplacent très rapidement, et leur longue trompe leur permet l'accès des nectaires les plus profondément situés, quelle que soit l'étroitesse du tube de la corolle.

Chez nos plus grands papillons, la dimension de la trompe ne

dépasse guère 3 à 7 centimètres, mais chez les espèces exotiques, elle atteint parfois jusqu'à 15 centimètres de longueur et même plus : tel est, par exemple, le *Sphinx rustica* qui seul peut féconder les fleurs du *Posoqueria fragrans* dont le tube mesure 14 centimètres.

C'est ce qui a lieu chez nous pour le chèvrefeuille (*Lonicera periclymenum*), dont les fleurs à longue corolle tubulaire contiennent un nectar hors de la portée des abeilles et même de la plupart des papillons indigènes; le *Sphinx Ligustri* seul peut opérer la fécondation croisée.

A l'état de repos, la trompe des Lépidoptères est enroulée, comme un ressort de montre, dans un plan vertical; elle est formée aux dépens des mâchoires modifiées, et toutes les autres pièces sont plus ou moins rudimentaires, à part les palpes labiaux. Ces derniers sont allongés, droits et couverts d'une couche de poils très dense; c'est, en général, à ces poils qu'adhère le pollen, et c'est par eux qu'il est transporté sur le stigmate d'une fleur voisine.

D'après Behrens, beaucoup de papillons bleus montrent une préférence marquée pour les fleurs bleues de nos prairies, tandis que, dans les Alpes, le lis écarlate et beaucoup de Composées orangées attirent surtout des Lépidoptères de même couleur.

La position que prennent ces charmants insectes pendant leurs visites aux fleurs mérite de nous arrêter un instant. Les ailes sont repliées l'une contre l'autre, par dessus le corps, dans une position tout à fait verticale et restent dans cette situation aussi longtemps que l'animal demeure posé sur la fleur. Cette attitude leur permet d'échapper à la vue de leurs ennemis (les oiseaux, par exemple), car la face inférieure des ailes qui seule est visible dans ce cas est généralement moins brillamment colorée que la face supérieure.

Cette remarque ne s'applique naturellement pas aux papillons nocturnes, tels que les phalènes, qui ne se posent point, mais voltigent et planent au-dessus des fleurs.

Nous ne pouvons clore ce chapitre sans dire quelques mots

d'un récent travail de M. Lœw (1), d'un véritable intérêt au point de vue qui nous occupe. Les observations de H. Müller avaient été faites dans l'Allemagne et sur les Alpes, sur des plantes et des insectes indigènes; il était curieux de voir comment se comporteraient les insectes indigènes vis-à-vis des plantes exotiques. Ce fut le sujet des observations de M. Lœw sur 578 plantes de toutes provenances, cultivées en plein air dans le jardin botanique de Berlin.

L'auteur confirme toutes les opinions de Müller et décrit les faits qui l'ont amené à partager cette manière de voir. Nous ne pouvons malheureusement entrer dans le détail de ces observations (1).

(1) Lœw. — Beobacht. über den Blütenbesuch von Insekten an Freilandpflanzen, etc., *loc. cit.*

(1) A propos de la visite des insectes indigènes aux fleurs étrangères, il est intéressant de rapporter le fait suivant que nous empruntons au travail du professeur H. Baillon sur les ovaires acropylés (*Bull. du Congrès internat. de botan. et d'horticulture à Saint-Petersbourg, 1884*): « Les fleurs nombreuses du *Passiflora corulea* que nous avons observées épanouies en plein air, nous ont semblé à peine attirer l'attention des insectes indigènes. Malgré le riche appareil de collerettes éclatantes que l'on connaît et qui semblerait devoir être pour les abeilles et les bourdons un puissant moyen d'attraction, ces animaux ne visitent guère, du moins dans le parterre où nous observions, l'intérieur des corolles épanouies. On pourrait supposer que cette plante est une étrangère qui ne dit rien à leur instinct. A peine arrivés vers elles, mais en petit nombre et comme par hasard, ils s'en écartaient et ne pénétraient point dans l'intérieur des fleurs; ils ne touchaient point au pollen étalé sur leurs anthères béantes. »

CHAPITRE IV

DES MOYENS EMPLOYÉS PAR LES VÉGÉTAUX

POUR ATTIRER LES INSECTES

Il est bien évident qu'en retour des grands bénéfices qu'elles retirent de la visite des insectes, les fleurs doivent leur offrir quelque avantage qui les engage à multiplier ces visites aussi fréquemment que possible.

C'est là l'origine des nectaires dans lesquels les insectes trouvent une nourriture abondante et choisie; en outre beaucoup d'insectes sont polliniphages.

Les fleurs doivent évidemment chercher à signaler leur présence soit à la vue, soit à l'odorat des insectes.

C'est dans ce but qu'elles exhalent certaines odeurs tantôt suaves, tantôt nauséabondes; c'est dans ce but que la corolle réunit les conditions de *visibilité* les plus favorables, comme taille et comme couleur.

Nous allons étudier dans ce chapitre l'influence relative de tous ces moyens d'attraction sur les visites des insectes.

GRANDEUR ET COULEUR

Les organes colorés, comme tout ce qui rend les fleurs plus visibles, attirent les insectes et jouent par là même un rôle des plus importants dans la fécondation croisée. Ce seront naturellement, à égalité de coloris, les fleurs ou encore les inflorescences les plus grandes qui solliciteront de préférence l'attention des insectes

en quête de nectar. La nature nous présente de nombreux exemples qui mettent en lumière les avantages résultant d'une visibilité plus intense.

Dans beaucoup de végétaux, les fleurs qui sont situées à la périphérie de l'inflorescence sont plus grandes et plus visibles que celles qui en occupent le centre. Tout le monde a été frappé de la différence que présentent les demi-fleurons des Composées avec les fleurs centrales de l'inflorescence. L'élargissement des corolles marginales chez certaines espèces de *Viburnum* et d'*Hydrangea* sont des exemples frappants du même ordre. Si l'on pouvait douter un instant du rôle de ces fleurs périphériques plus grandes, le fait que dans un grand nombre de cas, chez beaucoup d'Acanthacées et de Composées, chez les *Viburnum*, les *Hydrangea*, elles sont absolument stériles, suffirait à démontrer que leur présence est éminemment utile à la plante en rendant les inflorescences plus apparentes.

H. Müller a signalé un certain nombre de faits, devenus classiques, démontrant pleinement que les visites des insectes et la fécondation croisée qui en résulte sont en relation intime avec la grandeur de la corolle dans certaines espèces. La grande mauve (*Malva sylvestris*) et la petite mauve (*Malva rotundifolia*) habitent les mêmes stations et y sont presque aussi communes l'une que l'autre. Chez la grande mauve, le stigmate occupe une situation telle que l'autofécondation est absolument impossible; aussi les pétales de la corolle sont-ils grands et brillants et ne peuvent manquer d'attirer la visite des insectes fécondateurs. Chez la petite mauve, au contraire, les fleurs sont petites et le style s'enroule de telle façon autour des étamines que l'autofécondation y est inévitable.

Les *Epilobium* nous présentent un intéressant exemple du même genre. Le laurier de Saint-Antoine (*E. angustifolium*) porte de longues grappes de fleurs d'un rouge pourpre, assidûment visitées par les insectes. Leur intervention est du reste absolument indispensable à la fécondation, car les fleurs de cette plante sont pro-

térandrées. Une espèce voisine, l'*Ep. parviflorum*, ne porte au contraire que des fleurs petites et peu apparentes, rarement visitées par les insectes. Aussi, dans cette espèce, les organes reproducteurs arrivent-ils en même temps à maturité et l'autofécondation est-elle normale.

Bien plus instructif encore est l'exemple que nous fournit le genre *Géranium*. Celui-ci comprend un certain nombre d'espèces qui présentent une véritable gradation dans la grandeur de leur corolle. A ces variations de grandeur correspondent des différences des plus nettes dans le mode de reproduction. Le tableau synoptique suivant, emprunté à Lubbock (1), résume très clairement ces variations.

GÉRANIUM pratense.	GÉRANIUM pyrenaicum.	GÉRANIUM molle.	GÉRANIUM pusillum.
Fleur grande.	Fleur moyenne.	Fleur petite.	Fleur très petite.
Protérandrée.	Faiblement protérandrée.	Plus faiblement protérandrée encore.	Protérogyne.
D'abord exclusivement mâle, puis exclusivement femelle.	D'abord exclusivement mâle, puis hermaphrodite.	D'abord exclusivement mâle, puis hermaphrodite.	D'abord exclusivement femelle, puis hermaphrodite.
Ne peut se féconder elle-même.	Fécondée ordinairement par les insectes.	Se féconde souvent elle-même.	Se féconde ordinairement elle-même.

La corrélation indéniable qui existe entre les dimensions des fleurs et la fécondation par les insectes peut encore être mise en évidence par cette intéressante catégorie de plantes dont certains individus portent des fleurs grandes, adaptées à la fécondation croisée, tandis que d'autres pieds n'ont que des fleurs petites et moins belles, organisées en vue d'assurer l'autofécondation (1).

(1) Lubbock, *Insectes et Fleurs*, p. 53.

(1) Il ne faudrait pas confondre ces cas avec la cléistogamie, les fleurs cléistogames étant portées sur les mêmes plants que les fleurs épanouies.

A cette catégorie de plantes appartiennent *Viola tricolor*, *Rhinanthus cristagalli*, *Lysimachia vulgaris*, *Euphrasia officinalis*, *Calamyntha alpina*, *Alectorolophus major et minor* et aussi *Convallaria majalis* et *Erodium cicutarium* (Ludwig) où la différence de grandeur se complique d'une légère modification dans la coloration (1).

La beauté des plantes alpestres paraît être également en relation étroite avec la présence des insectes fécondateurs sur les montagnes. C'est du moins ce que tendent à prouver les observations de Musset (2) et de H. Müller. Leurs conclusions sont toutefois combattues par Heckel (3) qui attribue le développement plus considérable des corolles dans les plantes de montagne, — elles prennent souvent des dimensions doubles de celles qu'elles ont ordinairement — à une influence directe des conditions physiques, à une réflexion plus intense des rayons solaires.

Au commencement de ce chapitre nous avons posé en principe que les organes colorés comme tout ce qui rend les fleurs plus visibles, ont une grande importance pour les plantes en ce sens qu'elles amènent la visite des insectes. Bien que l'attraction des insectes par les organes colorés des fleurs soit généralement admise, il ne sera pas inutile de donner les arguments qui justifient cette manière de voir.

Tout d'abord, l'observation directe de la nature nous apprend que les insectes qui butinent sur un grand nombre de fleurs visitent de préférence celles qui présentent les teintes les plus brillantes. Un examen plus approfondi de ces végétaux nous montre que ce sont ceux-là précisément qui nécessitent l'intervention des insectes pour la fécondation. Les plantes, dont la pollinisation est assu-

(2) Ludwig. — Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nördlichen Art. (*Biolog. Centralbl.* 1884-85, p. 225).

(3) Ch. Musset. Existence simultanée des fleurs et des insectes sur les montagnes du Dauphiné (*Compt. rend. de l'Acad. des sciences*, t. XCV, p. 310).

(4) Ed. Heckel. Réponse à une note de M. Ch. Musset concernant l'existence simultanée des fleurs et des insectes sur les montagnes du Dauphiné (*Compt. rend. de l'Acad. des sciences*, t. XCV, 1882, p. 4179).

rée par le vent, les plantes anémophiles, ont au contraire des fleurs beaucoup moins voyantes que les plantes entomophiles ; il ne serait pas exact, d'affirmer, ce que personne n'a fait d'ailleurs, que les fleurs peu colorées ne sont pas visitées par les insectes. C'est une opinion que M. G. Bonnier prête tout gratuitement aux partisans de la théorie florale. La liste qu'il dresse des fleurs obscures — ainsi qu'il les appelle avec Darwin — aussi assidûment fréquentées par les apides que les fleurs voyantes, ne prouve rien si ce n'est que les abeilles sont assez intelligentes pour savoir discerner les avantages réels, nectar et pollen, d'avec les vains ornements extérieurs auxquels des insectes moins différenciés pourront se laisser tromper.

Il ne faut pas s'exagérer davantage la valeur de l'argument que M. Bonnier tire de l'existence de fleurs brillantes mais non nectarifères qui seraient à peine visitées par les insectes, ou même pas du tout. D'ailleurs il cite dans cette seconde liste les roses et les chrysanthèmes ; or H. Müller a rencontré 33 visiteurs sur les fleurs de *Rosa centifolia* et 72 sur celle du *Chrysanthemum leucanthemum* ! On voit que les observations de M. Bonnier doivent attendre confirmation.

Une observation qui vient confirmer l'importance de la coloration, c'est celle qui a trait aux fleurs nocturnes ; la fleur de la lychnide nocturne est blanche, tandis que celle de la lychnide diurne est rouge. Ceci se comprend aisément si l'on veut bien se rappeler que le blanc ou le jaune clair sont les couleurs qui tranchent le mieux dans l'ombre de la nuit. Nous verrons tout à l'heure, que pour les fleurs nocturnes, le parfum est un moyen d'attraction plus efficace encore que la coloration pâle.

Mais il est un fait d'un ordre tout à fait général qui, dans sa simplicité, nous paraît beaucoup plus décisif et plus concluant que tout le reste. Pourquoi cette richesse de coloris, cette profusion de couleurs et surtout cette variété de teintes dans les enveloppes florales, si c'est uniquement un rôle protecteur qui leur est dévolu, rôle qui n'est du reste nullement en rapport avec la

délicatesse des tissus employés? Et pourquoi cette chute immédiate de la corolle une fois la fécondation opérée? La réponse est bien simple : leur rôle d'*enseigne*, leur *fonction vexillaire*, comme disait Delpino, est terminée.

Si cet ensemble de faits ne suffisait pas pour prouver le rôle attractif de la coloration, les expériences de Darwin et de Lubbock seraient là pour enlever le dernier doute à cet égard.

Darwin remarquant que les abeilles visitaient avec assiduité les petites fleurs bleues du *Lobelia erinus* arracha tous les pétales dans plusieurs d'entre elles et seulement le pétale inférieur strié dans les autres. A partir de ce moment les abeilles ne vinrent plus butiner une seule fois sur les fleurs mutilées et alors même qu'elles s'abattaient sur elles, n'essayaient plus d'en sucer le nectar. Quant à Lubbock, il a institué une série complète d'expériences sur les abeilles, qui démontrent d'une façon péremptoire le rôle attractif des couleurs. Nous y reviendrons plus loin.

Ce rôle étant bien établi, examinons quelles sont les parties de la fleur qui attirent les insectes. En général c'est la corolle qui forme le principal organe coloré. D'autres parties cependant peuvent parfois remplir cette fonction. Les calices corolliformes d'un grand nombre de fleurs contribuent évidemment dans une large part à attirer les insectes. Le meilleur exemple de ce genre est le *Caltha palustris*; dans le *Berberis* également, le verticille interne de sépales ajoute, par sa coloration, à l'effet produit par la corolle jaune. Dans l'hellébore (*Helleborus niger*) et l'*Eranthis hiemalis*, ce sont les sépales colorés seuls qui attirent les insectes. Dans l'*Aquilgia*, le *Delphinium* et l'*Aconit* les sépales sont d'un bleu ou d'un violet intense.

Chez le *Melampyrum nemorosum* de France les belles bractées violacées contribuent pour une bonne part à l'aspect éclatant de l'inflorescence; une espèce voisine de Belgique, le *M. arvense*, a des bractées purpurines.

Les chatons mâles des saules, qui apparaissent avant le feuillage, et qui par là même sont d'autant plus visibles à distance, doivent

leur éclat à la belle couleur soufre des anthères. Dans le *Thalictrum* ce sont les étamines qui forment les parties visibles et colorées de la fleur. Il en est de même pour les fleurs de nombreuses Myrtacées d'Australie où les pétales font complètement défaut.

Enfin MM. Errera et Gevaert (1) ont appelé l'attention sur le rôle que peuvent jouer, au point de vue attractif, les pédoncules floraux de l'*Andromeda polifolia*. Les auteurs ont été frappés de la part considérable qui revient aux jolis pédicelles roses dans l'effet que produit cette charmante plante. Pareil fait s'observe également chez les *Muscari*, *Erica shannoniana*, *E. pedunculata*.

Nous avons jusqu'ici considéré le rôle attractif des organes colorés à un point de vue général et nous avons pu conclure que plus la coloration est brillante, plus l'insecte est attiré vers la fleur. Mais nous devons nous poser une autre question : celle de savoir si les insectes distinguent les couleurs, et s'ils ont des préférences pour quelques-unes d'entre elles. La chose a son importance, puisque, sélecteurs inconscients, ils détermineraient alors la couleur générale d'une flore. Déjà, en voyant les papillons comme en admiration devant la beauté de certaines fleurs, on doit se dire que les insectes éprouvent des sensations analogues aux nôtres. H. Müller a pu, à plusieurs reprises, observer deux élégants bombyliens (*Sphagina clunipes* et *Pelecocera scavoïdes*) voltiger, dans un ravissement manifeste, au-dessus de la fleur tachetée de rouge du *Saxifraga rotundifolia*, s'en approcher pour en sucer le nectar et en dévorer le pollen, puis se remettre de nouveau à planer au-dessus de la corolle, semblant se repaître de sa vue. Mais ce sont surtout les expériences de Lubbock sur les abeilles qui ont définitivement tranché cette question de la perception des couleurs par les insectes.

Ainsi s'explique l'utilité des variétés si nombreuses de la coloration des fleurs; car s'il est avantageux à la plante d'attirer les regards des insectes, il lui est encore plus avantageux de pouvoir être distinguée. Ce sont précisément ces variétés de teintes qui

(1) Errera et Gevaert. — *Loc. cit.*, passim.

permettent aux insectes fécondateurs les plus intelligents de revenir constamment aux mêmes fleurs, de garder cette fidélité spécifique (nous empruntons ce mot qui nous paraît heureux, à Errera et Gevaert) qui représente une économie de temps à la fois avantageuse pour l'insecte et pour la fleur, puisque, si elle permet au premier de réunir le plus de provisions possibles en un court espace de temps, elle multiplie les chances de fécondation de la seconde.

Les préférences des insectes pour certaines couleurs, la répugnance pour d'autres, retentissent profondément sur le caractère général des flores et il y a ainsi toujours une relation étroite entre la faune entomologique d'une station et sa flore.

Stries directrices. Outre la coloration générale des fleurs, destinée à attirer les insectes de loin, il existe dans certaines d'entre elles des particularités de coloris, des dessins spéciaux qui ont pour rôle de guider les visiteurs vers les nectaires. C'est Spengel qui, le premier, a suggéré que les veines et les bandes qui ornent tant de fleurs ont quelques rapports avec la position du nectar. Aujourd'hui il est admis généralement que ces taches et ces bandes colorées sont de véritables jalons disposés sur le chemin des nectaires. Le meilleur argument en faveur de cette opinion c'est que les taches et stries directrices, font complètement défaut dans les corolles des fleurs nocturnes (*Lychnis vespertina*, *Silene nutans*). Mais des expériences probantes sur ce sujet restent encore à faire.

Quand il y a un anneau coloré, il encadre toujours le point par où l'insecte doit insinuer sa trompe pour arriver au nectar; les stries proprement dites, quand elles existent, convergent également toutes vers ce même point. Le myosotis, la primevère ont un anneau coloré, la pensée et la mauve ont des stries; les véroniques et d'autres fleurs sont pourvues à la fois d'un anneau et de nervures convergentes.

NOURRITURE

Ainsi que le fait très judicieusement remarquer Behrens, la

nourriture abondante que les plantes offrent à leurs visiteurs constitue, pour les insectes, une attraction bien plus puissante que les dispositions purement esthétiques, telles que la grandeur et la couleur de la corolle.

Je ne citerai que pour mémoire le cas curieux observé par Riley sur le *Yucca*; certaines espèces de mites fréquentent cette plante et se nourrissent en rongant une *petite partie* de l'ovaire. Le tort causé à la fleur n'est pas bien grand, et par contre le bénéfice qu'elle retire de la présence de son hôte est énorme, car c'est lui qui sert d'intermédiaire dans le transport du pollen.

On peut rapprocher de ce fait les remarques de M. Planchon au sujet de l'intervention des Coléoptères du genre *Trichius* dans la fécondation de la *Victoria regia*. Nous avons rapporté plus haut cette observation (1).

Le labelle charnu de quelques Orchidées sert aussi d'aliment aux insectes, mais les publications incomplètes que nous possédons sur le sujet ne permettent point de conclure aux relations qui peuvent exister entre ce fait et la fécondation croisée.

Nous bornant à signaler ces faits sur lesquels l'avenir jettera sans doute plus de lumière, nous en arrivons de suite aux deux principales attractions qu'au point de vue de la nourriture les plantes offrent libéralement aux insectes, dans le but de les amener à opérer le croisement: je veux parler du pollen et du nectar.

1° Pollen.

Bien que la sécrétion du nectar soit le principal attrait que la grande majorité des plantes entomophiles offrent aux insectes, il existe néanmoins beaucoup de plantes dont les fleurs ont exclusivement fréquentées par des insectes polliniphages.

Nous pourrions citer au premier rang, parmi ces insectes, les abeilles; il suffit, par un beau soleil, d'observer un parterre de pavots par exemple, pour voir ces intelligents hyménoptères y recueillir en grande quantité le pollen avec leurs brosses, et en com-

(1) Voir page 92.

poser, en les humectant avec le nectar qu'elles ont en réserve dans leur trompe, cette pâte dont nous avons parlé. Comme pour procéder à cette récolte les abeilles sont obligées de se poser sur le dôme stigmatifère, elles ne peuvent manquer d'amener la fécondation. Les pavots ne sécrètent pas de nectar; le pollen est donc la seule nourriture que les insectes viennent chercher sur ces fleurs.

D'une manière générale, le pollen des plantes entomophiles est toujours plus cohérent que celui des plantes anémophiles et cela résulte obligatoirement de leur mode différent de transport. Chez les plantes anémophiles plus le pollen sera léger et divisé, plus il sera aisément entraîné par le vent, tandis que le pollen cohérent et souvent visqueux des plantes anémophiles a d'autant plus de chance d'être transporté par les insectes, qu'il adhère davantage à la surface de leur corps.

Fait intéressant à noter : dans les plantes que les insectes visitent pour le pollen, ce dernier est toujours produit en masses plus considérables qu'il n'est nécessaire pour la fécondation. C'est ce qui se passe également, et pour une raison toute semblable, chez les plantes anémophiles : la production exagérée du pollen est en rapport avec ce fait qu'une grande partie doit en être sacrifiée pour assurer la fécondation.

2° Nectar.

On donne le nom de nectar à certains liquides sucrés élaborés par les végétaux et qui peuvent être localisés dans toutes les parties de la plante : ces parties sont les *nectaires*.

Ce mode d'attraction est le plus puissant que possèdent les végétaux pour attirer les insectes, aussi comprend-on facilement que la plupart des plantes entomophiles sécrètent du nectar (1).

Les insectes sont très friands de ce liquide sucré et visitent en

(1) Il n'est pas sans intérêt de faire remarquer que le nectar, en sus du rôle attractif qu'il joue (rôle principal naturellement), peut aider à la fécondation croisée en maintenant le pollen collé sur la trompe de l'insecte, grâce à sa viscosité.

grand nombre les fleurs nectarifères. Ces visites sont si profitables pour la plante d'une part, et d'autre part les dispositions florales sont si habilement combinées, dans la plupart des cas, pour forcer l'insecte à opérer la fécondation croisée en recueillant le nectar, qu'on ne comprend pas bien pourquoi M. Bonnier a voulu enlever tout rôle attractif aux nectaires et les considérer simplement « qu'ils soient floraux ou extra-floraux, qu'ils émettent ou non un liquide au dehors, comme des réserves nutritives spéciales, en relation directe avec la vie de la plante ».

Singulières réserves, en tout cas, que celles que l'on expose constamment à la voracité du premier insecte venu !

La situation et la forme des nectaires varient à l'infini, on les divise communément en deux grandes catégories : les *nectaires floraux* et les *nectaires extra-floraux*.

a) *Nectaires floraux*. — On a donné le nom de nectaires floraux à ceux qui se trouvent situés sur une partie quelconque de la fleur ; calice, corolle androcée, gynécée. Ce sont de beaucoup les plus importants, et leur rôle dans l'attraction des insectes est indéniable ; ils concourent tous à assurer la fécondation croisée.

Toutes les parties de la fleur peuvent se transformer en nectaires.

Chez les Malpighiacées, la surface externe du calice sécrète un liquide sucré. Souvent aussi l'un des sépales se transforme en un long éperon creux dans lequel s'accumule le nectar produit par les pétales (*Aconitum*, *Delphinium*).

Dans de nombreuses formes, appartenant à des groupes très divers, on trouve à la base des pétales, sur la face interne, des écailles nectarifères qui sécrètent une grande quantité de miel : tels sont les *Berberis*, les *Ranunculus*, etc. Les écailles nectarifères des Fritillaires sont remarquables par leur énorme taille et leur couleur d'un blanc éclatant.

Tantôt les pétales tout entiers prennent la forme d'un véritable cornet, au fond duquel s'accumule le nectar sécrété par les parois glanduleuses (*Aquilegia*, *Helleborus viridis*).

La parnassie (*Parnassia palustris*) possède des organes nectarifères d'une structure toute spéciale, situés en face des pétales. Ils ont l'aspect d'une foliole palmatiséquée dont chacune des dix ou douze minces lanières se termineraient par un organe glanduleux, renflé en forme de bouton.

Chez les *Adenantha*, chez les *Prosopis*, c'est à la base des étamines qu'est sécrété le miel; il en est de même chez les *Viola* et, dans ce dernier cas, le liquide sucré s'amasse dans un des pétales transformé en éperon.

Très souvent les tissus nectarifères sont situés à la base de l'ovaire autour duquel ils forment tantôt un anneau complet, tantôt au contraire de petites masses glandulaires isolées (4-6 glandes nectarifères chez le radis, la giroflée, 2 chez la pervenche, 5 chez les *Sedum*).

Il nous faut enfin signaler la grande famille des *Ombellifères* dans laquelle le miel est sécrété à la surface même de l'ovaire.

Nous n'avons pas à revenir ici sur les taches et les stries directrices qui signalent généralement l'entrée des nectaires aux insectes; cette question a été traitée plus haut en même temps que les couleurs.

Tous ces nectaires floraux sont libres, c'est-à-dire que le liquide sucré est déversé à l'extérieur de l'organe qui le produit; il est d'autres cas où le sucre se produit entre deux lames d'épiderme par exemple. C'est ce qu'on observe chez certaines Orchidées, et nous avons insisté sur ce sujet en temps utile. Rappelons seulement que Darwin a parfaitement montré que les papillons savaient très bien percer la mince membrane qui revêt l'intérieur de l'éperon de ces Orchidées, et arriver ainsi à récolter le nectar.

Suivant qu'il est sécrété sur des surfaces plates ou au contraire au fond d'une longue corolle tubulaire, le nectar est destiné à servir de proie ou aux Diptères, ou aux Hyménoptères et aux Lépidoptères. Nous avons suffisamment insisté sur ce sujet dans le chapitre précédent pour n'avoir point à y revenir.

Il y aurait beaucoup à dire sur les moyens de protection, du nectar

Signalons tout d'abord la position renversée de la corolle, qu'on observe chez beaucoup de fleurs nectarifères, puis les poils qui recouvrent les nectaires et empêchent la pluie de les détériorer (*Pulmonaria*, *Géranium*). Telles sont encore les languettes accessoires de la corolle chez les Borraginées, certaines Caryophyllées, etc. Ces moyens de protection ne sont d'ailleurs pas seulement dirigés contre le dommage que causerait la pluie, mais bien encore contre la voracité de certains insectes non adaptés qui viendraient dérober le nectar sans que la plante en retirât aucun profit. Ainsi s'explique l'origine de l'anneau cilié qu'on trouve à mi-hauteur du tube de la corolle des Labiées.

b) *Nectaires extra-floraux*. — Ce sont ceux que l'on rencontre sur toute partie de la plante autre que la fleur.

Parmi ces nectaires extra-floraux, il en est dont l'utilité au point de vue de la fécondation par les insectes paraît absolument évidente. C'est le cas des *Marcgraviées*, par exemple (1), dont les bractées produisent un abondant nectar.

M. Farrer (2) a aussi montré que les fleurs de *Coronilla* sont curieusement modifiées, de façon à permettre aux abeilles de le féconder pendant qu'elles sucent la liqueur sécrétée par les parties extérieures du calice. Enfin, d'après Leighton (3), les glandes des phyllodes situées auprès des fleurs, dans l'*Acacia magnifica*, seraient en relation avec leur fécondation.

Les glandes stipulaires des *Vicia sativa*, la miellée des feuilles des chênes, tilleuls, frênes, sorbiers, ronces, épines-vinettes, etc., ne paraissent pas être en rapport direct avec la fécondation. Pour terminer ce paragraphe, nous rapporterons l'opinion de Delpino qui a tenté d'expliquer l'utilité de tous ces nectaires extra-floraux (ceux de la seconde catégorie naturellement) en disant qu'ils

(1) Voir à ce sujet : J.-E. Planchon (*Mém. de la Soc. des Scien. nat. de Cherbourg*, t. IX); Delpino (*Ult. Osserv. sulla Dichog.*, 1868-1869); Darwin, *Fécond. croisée*, p. 413-44.

(2) Farrer, *Nature*, 1874, p. 169.

(3) Leighton, *Annals and Mag. of Nat. Hist.*, vol. XVI, 1865, p. 44.

avaient pour but d'attirer les fourmis et les guêpes qui auraient pour mission de défendre la plante contre les attaques des chenilles et autres larves nuisibles.

Avec plus de raison Kerner (1) a émis l'opinion que dans bien des cas les nectaires extra-floraux les plus éloignés des fleurs (la miellée, par exemple) peuvent jouer un rôle *indirect* dans la fécondation croisée. Les fourmis trouvant du miel sur les feuilles en quantité suffisante ne s'attaquent point aux nectaires floraux, et le nectar de ces derniers reste à la disposition des insectes adaptés à la fécondation. Si les fourmis avaient sucé le liquide des nectaires floraux, les insectes fécondateurs n'auraient plus été attirés et la plante en eût souffert dans sa reproduction. C'est ainsi que Kerner a observé des centaines de fourmis (*Myrmica termitidis*) sur de nombreux pieds d'*Impatiens tricornis*, et qu'il n'en a jamais rencontré une seule aux abords des nectaires floraux.

Ce fait est d'une importance capitale au point de vue de l'explication philosophique des nectaires extra-floraux.

ODEUR.

Les insectes ont une perception très nette des odeurs, et leur appareil olfactif paraît même être beaucoup plus sensible que le nôtre. C'est là un fait connu de tous les apiculteurs et l'expérience de Nægeli est probante à cet égard. Ce botaniste attachait à des rameaux d'abord des fleurs artificielles rendues odoriférantes par l'addition d'huiles essentielles, puis des fleurs naturelles dépourvues de senteur, et les insectes étaient attirés vers les premières d'une manière indubitable (2).

Les fleurs ont donc à leur disposition un moyen d'attraction très puissant en dehors de ceux que nous avons déjà passés en revue.

Les parfums doux et délicats semblent attirer principalement les Hyménoptères, et en particulier les abeilles.

Les odeurs pénétrantes et suaves plaisent surtout aux Lépidop-

(1) Cité par Dodel-Port sans indication bibliographique.

(2) Nægeli, *Entstehung der naturhistorischen Art.*, 1865, p. 23.

tères ; ainsi l'*Hesperis matronalis* est fécondée par les *Pieris rapæ* et *P. napi*, le *Lonicera periclymenum* par le *Sphinx Ligustri*, le *Posoqueria fragrans* par le *Sphinx rustica*, le *Lychnis dioïca* par le *Sphinx porcellus*, etc.

Nous savons déjà que les fleurs nocturnes ou crépusculaires sont en général pourvues d'une large corolle d'un blanc pur ou d'un jaune très pâle, conditions qui rendent leur visibilité la plus grande possible au milieu de l'ombre; il est à remarquer en outre qu'elles émettent presque toujours un parfum très intense et très doux, et qu'elles sont habituellement fécondées par des Lépidoptères. Les mêmes exemples nous serviront encore : *Hesperis matronalis*, *Lychnis dioïca*, etc.

Les odeurs désagréables, en particulier celles qui rappellent les émanations nauséabondes de la viande pourrie, n'attirent guère que les Diptères, qui sont ainsi les agents de la fécondation chez les *Arum*, les *Dracunculus*, le *Rafflesia Arnoldi*, etc. Toutes ces plantes, et surtout les deux dernières, exhalent une véritable odeur cadavéreuse.

H. Müller a observé sur les *Stapelia*, plantes de même nature, les *Musca vomitoria* et *Sarcophaga carnaria*, deux de nos Diptères qu'on trouve communément sur toutes les viandes en putréfaction.

CONCLUSIONS

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Ainsi que je le disais dans la préface, les conclusions de cette étude ressortent d'elles-mêmes. Elles peuvent d'ailleurs tenir en quelques lignes et il n'est point besoin de phrases sonores pour les exposer dans leur éloquente simplicité.

La nature a horreur des perpétuelles autofécondations et cherche à les éviter par tous les moyens possibles, en confiant à certains agents extérieurs le soin de transporter le pollen d'une fleur à l'autre et d'effectuer ainsi le croisement.

Elle y a pourvu avec une richesse d'invention dont nous avons essayé de donner une idée, et les insectes occupent certainement la première place parmi les agents fécondateurs.

Tel est le rôle des insectes dans la fécondation des végétaux, rôle dont l'importance capitale s'impose à tout esprit philosophique, car les végétaux et les insectes se sont si étroitement adaptés, qu'on peut dire avec Dodel-Port « que cent mille espèces de végétaux disparaîtraient plus ou moins rapidement de la surface du globe si elles cessaient tout à coup de produire des fleurs colorées et nectarifères. »

CONCLUSIONS

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Ainsi que je le disais dans la préface, les conclusions de cette étude ressortent d'elles-mêmes. Elles peuvent d'ailleurs être en quelques lignes et il n'est point besoin de phrases longues pour les exposer dans leur équilibre simple.

La nature a inventé des perpétuelles autoconservations et cherche à les éviter par tous les moyens possibles; en confiant à certains agents extérieurs le soin de transporter le pollen d'une fleur à l'autre et d'effectuer ainsi le croisement.

Elle s'est pourvue avec une richesse d'invention dont nous avons essayé de donner une idée, et les insectes occupent certainement la première place parmi les agents fécondateurs.

Tel est le rôle des insectes dans la fécondation des végétaux. Rôle dont l'importance capitale s'impose à tout esprit philosophe, car les végétaux et les insectes se sont si étroitement adaptés, qu'on peut dire avec Debel-Fort « que cent mille espèces de végétaux disparaîtraient plus ou moins rapidement de la surface du globe si elles cessaient tout à coup de produire des fleurs colorées et nectarifères ».

Hedberg, H. — Les insectes et les fleurs. — Stockholm, 1881.

Hedberg, H. — Les insectes et les fleurs. — Stockholm, 1881.

Hedberg, H. — Les insectes et les fleurs. — Stockholm, 1881.

Hedberg, H. — Les insectes et les fleurs. — Stockholm, 1881.

Hedberg, H. — Les insectes et les fleurs. — Stockholm, 1881.

Hedberg, H. — Les insectes et les fleurs. — Stockholm, 1881.

Hedberg, H. — Les insectes et les fleurs. — Stockholm, 1881.

Hedberg, H. — Les insectes et les fleurs. — Stockholm, 1881.

Hedberg, H. — Les insectes et les fleurs. — Stockholm, 1881.

Hedberg, H. — Les insectes et les fleurs. — Stockholm, 1881.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

La littérature trop étendue du sujet ne nous permet pas de donner ici une bibliographie complète. Nous renvoyons le lecteur à l'excellente édition anglaise de l'ouvrage d'Herm. Müller que le traducteur, M. Thompson d'Arcy, a fait suivre d'un index des publications parues jusqu'en 1883. Nous ne consignons ici que les ouvrages cités au cours de notre travail et plus spécialement ceux dont la publication est postérieure à 1883.

S. Axell. — Om anordningarna för fanerogama växternas befruktning. Stockholm, 1869.

H. Baillon. — Sur la direction des étamines de l'*Hemerocallis fulva*. *Bullet. de la Soc. linnéenne mens. de Paris*, 1881, p. 295.

— Sur des fleurs femelles d'orchidée. *Bullet. mens. de la Soc. linn. de Paris*, 1885, p. 485.

— Recherches sur les ovaires acropylés. (*Bullet. du Congrès internat. de botan. et d'agricult. à Saint-Petersbourg*, 1884.)

Behrens. — Beiträge zur Geschichte der Bestäubungstheorie. Elberfeld, 1878.

— Text-book of general Botany. Revised by Geddes. Edinburgh, 1883.

G. Bonnier. — Les nectaires. Etude critique, anatomique et physiologique. (*Ann. sc. nat., Bot.*, 6^e sér., t. VIII, 1879.)

— Insectes et fleurs : *Revue scientifique*, 2 avril 1881.

Breitenbach. — Zur Blumentheorie. H. Müller's, Humboldt, 1883 Heft 7.

Buchenau. — Ueber den Zusammenhang des Blütenbaues mit der Insectenbefruchtung bei der Kapuzinerkresse. *Hamb. Gart. und Blumenzeitung*, 1878. p. 248.

Rob. Miller Christy. — Memoranda of Insects in their relation to Flowers. *The Entomologist*, vol. XVI. Lond., 1883, p. 143.

Vict. Coomans. — Observations de quelques faits pour servir à l'histoire de la fécondation chez les Orchidées. *C. R. des séances de la Société roy. de botanique de Belgique*, 1884, p. 125.

L. Crié. — Sur le polymorphisme floral du Narcisse des îles Glenans. *Comptes rendus Acad. des sc.*, t. XCVIII, p. 1600.

— Sur le polymorphisme floral et la pollinisation du *Lychnis dioica*, Comptes rendus, 24 nov. 1884.

— Sur le polymorphisme floral des renoncules aquatiques. Comptes rendus Ac. des sc., 16 nov. 1885.

Ch. Darwin. — L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle, ou la lutte pour l'existence dans la nature. Trad. fr. Cl. R. 1867. Deux. édit.

— De la fécondation des orchidées par les insectes et du bon résultat du croisement. Trad. franç. Paris 1870.

— Des effets de la fécondation croisée et de la fécondation directe dans le règne végétal. Trad. franç. 1877.

— Des différentes formes de fleurs dans les plantes de la même espèce. Trad. franç. 1878.

Fr. Delpino. — Sugli apparecchi della fecondazione, etc., Florence, 1867.

— Ulteriori Osservazioni nella dichogamia nel regno vegetale :

Atti della Soc. ital. sc. nat., t. XI, 1868.

— — — t. XII, 1869.

— — — t. XIII, 1870, etc., jusq. 1875.

A. Dodel-Port. — Illustrirtes Pflanzenleben, Zurich, 1883.

Errera et Gevaert. — Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs et en particulier sur l'hétérostylie du *Primula elatior*. Bull. de la Soc. roy. de bot. de Belgique, 1878.

L. Errera. — *Geranium phaeum*. Comptes rendus de la Soc. roy. de bot. de Belgique, 1879.

Farrer. — Fertilization of papilionaceous flowers (*Coronilla*). Nature, vol. X, 1874.

Foerste. — Dichogamy of Umbelliferae. Botany Gazette, vol. VII, 1882.

— The fertilization of the Mullein Foxglove (*Leymeria macrophylla*). The American Naturalist, vol. XIX, 1885.

— Why flowers blossom early. The American Naturalist, vol. XIX, 1885.

— The fertilization of *Physostegia Virginiana*. The American Naturalist., vol. XIX, 1885, p. 168.

— The fertilization of the leather flower (*Clematis viorna*). (Americ. Natur., vol. XIX, 1885, p. 397.

— The fertilization of the wild bean (*Phaseolus diversifolius*). The Americ. Natur., XIX, 1885, p. 887.

Gaertner. — Beiträge zur Kenntniss der Befruchtung. Stuttgart, 1869.

— Versuche über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart, 1849.

G. Gasparrini. — Ricerche sulla natura del Caprifico e del Fico e sulla caprificazione. Rendiconto della Acad. della Scienze di Napoli, vol. IV, 1843.

— Nuove ricerche sopra alcuni punti di anatomia e fistologia spettanti alla dottrina del fico e caprifico. Rendiconto della Acad. della scienze di Napoli, vol. VII, 1848, p. 374-417.

E. Heckel. — Réponse à une note de M. Ch. Musset concernant l'existence simultanée de fleurs et des insectes sur les montagnes du Dauphiné. Comptes rendus hebdomadaires de l'Académie des sciences, t. XCV, 1882, p. 4179.

F. Hildebrand. — Ueber die Befruchtung von *Aristolochia Clematitis*, etc. Pringsheim's Jahrbuch, vol. II, 1866, p. 343.

— Ueber die Befruchtung von *Asclepias Cornuti*. Botan. Zeit. XXIV, 1866.

— Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen, Leipzig, 1867.

— Die Verbreitungsmittel der Pflanzen, 1873.

— Ueber den Trimorphismus in der Gattung *Oxalis*. Monatsberichte der Königl. Akad. d. Wissensch. Berlin, 1866.

— Experimente und Beobachtungen an einigen trimorphen *Oxalis* arten. Bot. Zeitung, XXIX, p. 415, 1874.

Henslow. — The fertilization of the scarlet runner by humble bees. Gard. Chron. vol. X, 1878.

Herbert. — Amaryllidaceæ, with a Treatise on Cross bred Vegetables. 1837.

E. Hoffer. — Beobachtungen über blütenbesuchende Apiden. Kosmos 1885, Bd II s. 135.

Isaman. — A curious adaptation to insect fertilisation in *Trichostema*. Amer. Journ. vol. XV, 1878, p. 224.

Kerner. — Die Schutzmittel des Pollens gegen die Nachteile vorzeitiger Dislocation und gegen die Nachteile vorzeitiger Befruchtung. Innsbruck, 1873.

— Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Wien, 1876.

A. Knight. — An account of some Experiments on the fecundation of vegetables. Phil. Trans. 1799, p. 498.

O. Kuntze. — Schutzmittel der Pflanzen gegen Thiere und Wettergunst, etc. Beilage zur Bot. Zeit. XXXV. Leipzig, 1877.

Linares (de). — Intervencion de los animales en la reproduccion de las plantas. Revista de Espana, 1884, nº 403.

Lubbock. — Les insectes et les fleurs sauvages. Leurs rapports réciproques, trad. franç., 1879.

Ludwig. — Die Biologische Bedeutung des Farbenwechsels mancher Blumen. Biol. Centralbl. 1884-85, p. 196.

— Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Biolog. Centralbl. 1884-85, p. 225.

— Die Gallenblüthen der Feigen. Biol. Centralbl. 1885, p. 361.

Löw. — Beobachtungen über den Blumenbesuch von Insecten an Freilandpflanzen des Botanischen Gartens zu Berlin. Jahrb. d. Königl. Botan. Gart. z. Berlin. Bd III, 1884.

Lynch. — On the mechanism for the fertilization of *Meyenia erecta*. Journ. Linn. Soc. Lond. Vol. XVII, 1880, p. 143.

Mac-Leod. — De Onderzœkingen van Professor Hermann Muller omtrent de Bevruchting der Bloemen. Gent., 1885, met 3 platen.

— Untersuchungen über die Befruchtung einiger Phanerogamen Pflanzen der Belgischen Flora. Botan. Centralbl. n^{os} 38 et 39, 1885.

P. Mayer. — Zur Naturgeschichte der Feigeninsecten. Mittheilung. aus der Zool. Stat. z. Neapel. Tome III, 1882.

G. Mayr. — Ueber Feigeninsecten. Verhandl. d. k. k. zool. bot. Ges. in Wien, 1883.

Fritz Müller. — Ueber die Befruchtung der Martha (*Posoqueria fragrans*). Bot. Zeit. XXIV, 1866, p. 129.

— Ueber den Trimorphismus der Pontederien. Jenaische Zeitschrift, vol. VI, 1871, p. 74.

— Caprificus und Feigenbaum, Kosmos Bd. XI, août 1882.

— Nombreuses notes, *passim*.

— Feigeninsecten. Velters Kosmos XVIII, p. 53. 1886.

— Feijoa, ein Baum, der Vögeln seine Blumenblätter als Lockspeise bietet. Kosmos 1886. Bd. I S. 93.

Hermann Müller. — Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig, 1873. Traduct. angl. par Thompson d'Arcy avec index bibliogr. 1883.

— Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig, 1881.

— Gaston Bonnier's-angebliche Widerlegung der modernen Blumen-theorie, Kosmos vol. VII, 1880, p. 219. En français in Revue internation. des sciences de Lanessan, 15 mai 1881, p. 450.

— Gaston Bonnier's Stellung zur neueren Blumentheorie. Biolog. Centralbl. 1881-82, p. 131.

— Ueber die Entwicklung der Blumenfarben. Kosmos, vol. VII, p. 350. Traduit en français in Revue intern. d. sc. de Lanessan, tom. XI, 1883, p. 32-53.

— Caprificus und Feigenbaum. Biolog. Centralbl. vol. II, 1882, p. 543.

— Die biologische Bedeutung der Blumenfarben. Biolog. Centralbl. vol. III 1883-84, p. 97.

Musset, Ch. — Existence simultanée des fleurs et des insectes sur les montagnes du Dauphiné. Comp. Rend. Ac. Sc. XCV, 1882, p. 310.

Nägeli. — Entstehung der naturhistorischen Art. 1865.

Planchon. — Sur la famille des Linées. The London Journal of Botany, vol. VII, 1848, page 177.

Planchon et Van Houtte. — La *Victoria regia* au point de vue horticole et botanique. Flore des serres et jardins de l'Europe. Tome VII, 1850-51.

Planchon et Triana. — Sur les bractées des Maragraviées. Mém. de la Soc. des Sciences nat. de Cherbourg, t. IX.

J. F. Powell. — Bees and *Erica cinerea*. Journ. of Botany vol. XXII, 1884, p. 278.

J. Scott. — Observations on the fonctions and structure of productive organs in *Primulaceae*. Journal of Linn. Soc. Bot. vol. VIII, 1865.

Solms-Laubach (Von). — Die Herkunft, Domestication und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaums. Göttingen, 1882.

— Die Geschlechtsdifferenzen bei den Feigenbäumen. Bot. Zeit. 1883, n° 33-36.

Sprengel. — Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin, 1793.

W. Trelease. — On the structures which favor cross-fertilisation in several plants. Proceed. of the Bost. Soc. of Nat. Hist., vol. XXI, 15 march, 1882.

Urban. — Monographie der Familie der Turneraceen. Jahrb. d. K. bot. Gartens z. Berlin, Bd. II, 1883.

E. Paque. — Note sur les mouvements des pollinies chez les Orchidées. C. R. de S. de la Soc. Roy. de Bot. de Belg., 1885, p. 6.

— Deuxième note sur les mouvements des pollinies chez les Orchidées. C. R. des séances de la Soc. Roy. de Bot. de Belg., 1885, p. 89.

Van Tieghem. Traité de Botanique. 1884.

Alfr.-O. Walker. — Insects and flowers. Nature, vol. XXVIII, 1883, p. 388.

Westwood. — On caprifigation as practised upon Figs in South of Europe and the Levant. Trans. Ent. Soc. Lond., vol. II, 1837, p. 214.

— Descriptions of the insects infesting the seeds of *Ficus Sycomorus* and *carica*. Trans. of Entom. Soc. London, 1882.

Planchon et Van Houtte. — La France vignicole au point de vue botanique et pomologique. Flore des serres et jardins de l'Europe. Tome VII. 1830-31.

Planchon et Trévisan. — Sur les parasites des Mammifères. Mémoires de la Soc. des Sciences nat. de Chambourg, t. IX.

J. F. Powell. — Beobacht. über die Entwicklung der Keimblätter. Journ. of Botany vol. XXII. 1824, p. 278.

J. Scott. — Observations on the function and structure of prothallia organs in Fungi. Journ. of Linn. Soc. Bot. vol. VIII. 1825.

Solms-Laubach von. — Die Bekämpfung der Krankheiten und die Behandlung der gewöhnlichen Funguskrankheiten. Göttingen, 1827.

— Die Geschlechtsorgane der Fungi. Journ. of Botany, vol. XXII. n° 33-36.

Sprengel. — Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin, 1793.

W. Trevisan. — On the structure which takes place in the formation of several plants. Proceed. of the Bot. Soc. of Lond. vol. XVI. 1827.

Urban. — Monographie der Familie der Turriculaceen. Jahrb. f. K. bot. Garten u. Botan. Bst. W. 1833.

E. Vasey. — Note sur les mouvements des pollinies chez les Orchidées. C. R. de l'Acad. des Sciences, Bot. de Paris, de Belg., 1833, p. 6.

— Recherches sur les mouvements des pollinies chez les Orchidées. C. R. des séances de la Soc. Bot. de Belg., 1833, p. 89.

Van Tieghem. Traité de Botanique, 1824.

W. A. W. W. — Insects and flowers. Nature, vol. XXVIII. 1833, p. 388.

Westwood. — On capricious as produced upon trees in south of Europe and the Levant. Trans. Linn. Soc. Lond. vol. H. 1832, p. 214.

— Descriptions of the insects inhabiting the woods of Paris. Trans. Linn. Soc. Lond. 1833.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
PRÉFACE	I
CHAPITRE PREMIER. — EXPOSÉ HISTORIQUE DE LA THÉORIE FLORALE.	7
CHAPITRE SECOND. — ADAPTATION DES PLANTES ENTOMOPHILES A LA FÉCON-	
DATION CROISÉE	23
I. Diclinie	24
II. Dichogamie	27
A. — Protérandrie	28
B. — Protérogynie	33
III. Hétérostylie.	39
Hétérostylies dimorphes	40
Hétérostylies trimorphes.	47
IV. — DISPOSITIONS MÉCANIQUES	55
1° Ochidées	56
2° Asplias Cornuti	65
3° Salvia officinalis.	68
4° Pedicularis sylvatica.	73
5° Berberis vulgaris	75
6° Posoqueria fragrans.	77
7° Hemerocallis fulva.	77
8° Arctostaphylos uva-ursi	79
9° Delphinium elatum	80
10° Lotus corniculatus.	81
11° Sarothamnus scoparius	84
12° Ficus carica	85

CHAPITRE III. — ADAPTATION DES INSECTES AUX FLEURS 91
Hémiptères. 92
Coléoptères 92
Diptères et Thysanoptères. 93
Hyménoptères. 94
Lépidoptères. 96

CHAPITRE IV. — DES MOYENS EMPLOYÉS PAR LES VÉGÉTAUX POUR ATTIRER
LES INSECTES. 99
Grandeur et couleur. 99
Nourriture. 106
1° Pollen 107
2° Nectar 108
a) Nectaires floraux 109
b) Nectaires extra-floraux 111
Odeur. 112

CONCLUSIONS 115
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE. 117

117 INDEX BIBLIOGRAPHIQUE
118
119
120
121
122
123
124
125
126
127
128
129
130
131
132
133
134
135
136
137
138
139
140
141
142
143
144
145
146
147
148
149
150
151
152
153
154
155
156
157
158
159
160
161
162
163
164
165
166
167
168
169
170
171
172
173
174
175
176
177
178
179
180
181
182
183
184
185
186
187
188
189
190
191
192
193
194
195
196
197
198
199
200