

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE

DE LYON

—❧—

Année 1897

—
(NOUVELLE SÉRIE)
—

TOME QUARANTE-QUATRIÈME

LYON

H. GEORG, LIBRAIRE-ÉDITEUR

36, PASSAGE DE L'HOTEL-DIEU
MÊME MAISON A GENÈVE ET A BALE

PARIS

J.-B. BAILLIÈRE ET FILS, ÉDITEURS

19, RUE HAUTEFRUILLE

—
1898

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DE L'INFLUENCE DES CONDITIONS EXTÉRIEURES
SUR
LA MORPHOLOGIE ET L'ANATOMIE DES VÉGÉTAUX

ÉTUDE
Des Modifications Morphologiques et Anatomiques

DE THALLES DE MARCHANTIA ET DE LUNULARIA
OBTENUES EXPÉRIMENTALEMENT

PAR
J. BEAUVÉRIE

LICENCIÉ ÈS SCIENCES NATURELLES
PRÉPARATEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE LYON

Présenté à la Société Linnéenne de Lyon

On peut produire expérimentalement sur des thalles de *Marchantia* et de *Lunularia* de curieuses modifications d'ordre à la fois morphologique et anatomique.

Nous avons placé des thalles de ces plantes, dans le fond d'un récipient à bords évasés, une assiette creuse ; la terre supportant les thalles y était maintenue très humide et le tout était recouvert d'une cloche de verre pour empêcher le dessèchement. L'appareil était placé dans une étuve à la température constante de 24 degrés, orientée de telle sorte qu'elle ne reçut que peu de lumière, sans cependant que le défaut de celle-ci allât jusqu'à produire l'étiollement du végétal. Cette orientation était telle, qu'elle permettait à la lumière incidente de garder une intensité à peu près constante pendant toute la durée du jour. Au bout de quelques jours, cette culture présentait un aspect tout à fait anormal : au lieu du thalle plat et rampant qui est celui de ces Hépatiques, nous avons un grand nombre de lames étroites toutes absolument verticales, vertes, rigides et atteignant souvent plus de 3 centimètres de hauteur (fig. 1), tandis que le thalle rampant primitif présentait des

signes manifestes de désorganisation dans sa partie la plus âgée. Nous reviendrons plus loin sur les modifications morphologiques de ce thalle et surtout sur ses modifications anatomiques. Pour le moment, nous nous attacherons à rechercher les causes physiologiques qui déterminent l'élévation verticale des extrémités des dichotomies.

Cette question se rattache à l'étude difficile des phénomènes complexes qui président à la direction et aux mouvements des végétaux, étude qui a beaucoup exercé la sagacité des physiologistes¹.

Il y a lieu de considérer dans quelles proportions agissent ici les quatre agents bien étudiés qui peuvent avoir de l'influence sur



FIG. 1. — Aspect extérieur d'un thalle anormal de *Marchantia*.
Les extrémités des dichotomies se redressent en lames verticales, étroites
et en gouttière.

la direction d'un végétal, savoir : la gravitation (géotropisme), la radiation (lumière : héliotropisme et chaleur : thermotropisme) et l'humidité (hydrotropisme). Il faudra tenir compte également de

¹ J. Sachs, dans une étude générale sur les parties orthotropes et plagiotropes des plantes, s'est déjà occupé, au point de vue physiologique, du cas des *Marchantia* : Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile (*Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg*, t. II, p. 226, décembre 1878), sur le *Marchantia*, voir p. 229.

l'épinastie et de l'hyponastie de de Vries¹, forces internes, inhérentes au végétal et agissant indépendamment des forces extérieures ; l'épinastie et l'hyponastie s'ajoutant aux conditions modificatrices de la croissance ou les contrariant.

Lorsqu'un *Marchantia* ou un *Lunularia* croissent en liberté sous l'influence d'une lumière égale de tous côtés et sur un sol horizontal, les deux côtés de la lame du thalle sont fortement appliqués sur le substratum et la croissance se fait parallèlement à celui-ci. Les poils rhizoïdes qui pénètrent perpendiculairement dans le sol sont orthotropes, les supports des chapeaux mâles et femelles qui se dressent verticalement le sont aussi, mais sont antitropes par rapport aux poils rhizoïdes. Le thalle est au contraire dorsiventral et plagiotope. L'ensemble du végétal, dont les diverses parties se dirigent ainsi dans des directions différentes, est dit anisotrope.

Sachs² a étudié cette anisotropie des *Marchantia*. Faisant arriver la lumière à environ 45 degrés sur des thalles fixés sur diverses faces d'un parallépipède de tourbe, il constatait qu'au bout d'un certain temps, avec une lumière d'intensité faible, les supports des organes fructifères suivaient la direction des rayons incidents, tandis que les lèvres du thalle se plaçaient perpendiculairement aux rayons lumineux. On voit donc combien est importante l'influence de l'héliotropisme dans le cas qui nous préoccupe. Toujours d'après Sachs, les lèvres du thalle des *Marchantia* sont négativement héliotropiques³ sur le côté supérieur et positivement héliotropiques sur la face inférieure⁴ ; ce dernier héliotropisme ne se manifestant pas sous l'influence d'un éclairage direct. On peut donc admettre, comme l'a fait Wiesner⁵, que la plus forte croissance de la face supérieure et son élargissement, lorsque l'éclairage est assez intense, résultent de l'héliotropisme négatif de cette face.

Mais les phénomènes héliotropiques varient avec l'intensité de la lumière, et, dans le cas qui nous occupe, la lumière étant de très faible intensité, le thalle se comporte vis-à-vis d'elle d'une façon

¹ De Vries, *Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg*, t I, p. 223.

² *Loc. cit.*

³ Voir *Abhandlung der Sachs*, p. 236.

⁴ *Id.*, p. 237.

⁵ *Denkschriften d. Akadem. d. Wissensch. zu Wien*, 43^{me} vol., p. 55.

autre que pour l'éclairage normal : il se produit une courbure concave de la face supérieure, puis le thalle croît verticalement en se plaçant de façon à recevoir le plus de lumière possible. On expliquerait cette situation anormale en supposant que l'héliotropisme de la face supérieure disparaît, tandis que se développe dans celle-ci un héliotropisme positif ajoutant son effet à celui de la face inférieure et au géotropisme négatif de l'ensemble du thalle, dont nous allons parler.

Voyons maintenant quel est le rôle du géotropisme dans ce mode de végétation. On sait que, normalement, le thalle des *Marchantia* ne semble affecté en aucune façon par la gravitation, puisqu'il croît horizontalement. Frank¹ admet cependant que ces parties de plantes végétant horizontalement sont douées d'un géotropisme particulier, le géotropisme transversal ou plagiotropisme : ce serait une polarisation spéciale des cellules, polarisation telle que leur axe de croissance se place perpendiculairement à la lumière incidente ou à la pesanteur et il distingue des héliotropismes et des géotropismes longitudinaux et transversaux. Pour de Vries², cette distinction est inutile, le plagiotropisme pouvant s'expliquer par les mêmes géotropisme et héliotropisme que ceux des parties orthotropes ; il accorde une influence prépondérante à l'épinastie, la direction plagiotrope serait d'ailleurs la résultante de diverses forces. Les recherches de Sachs corroborent les idées de de Vries. Nous voyons, en effet, dans le cas que nous étudions, un organe primitivement plagiotrope devenir orthotrope quand on fait varier la valeur des forces composantes, qui, lorsqu'elles ont leur intensité normale, ont une résultante déterminant la plagiotropie du thalle.

Il est facile de mettre en évidence le géotropisme négatif du thalle, à l'aide d'une expérience très simple (fig. 2).

Prenons un récipient, tel qu'une carafe à goulot court et panse développée, fermée par un bouchon présentant deux ouvertures assez larges. Par l'une de ces ouvertures, nous introduisons dans la carafe le tube d'un petit entonnoir, que nous réunissons par un

¹ Frank, *Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzen-Theilen*, Leipzig, 1870, et *Grundzüge der Pflanzenphysiologie*, Hanovre, 1882.

² H. de Vries, *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, vol. I, p. 223 ; réponse de Frank, *Bot. Zeitg.*, 1873 ; réponse de de Vries, *Flora*, 1873.

tube de caoutchouc à un second appareil de verre court et d'abord cylindrique, puis fortement dilaté à son extrémité libre. Ayant rempli cette partie renflée de mousse ou de coton, nous plaçons à la face inférieure de ce substratum des thalles de *Marchantia* et de *Lunularia*. Le bouchon traversé par cet appareil étant en place, les thalles se trouvent avoir ainsi la face supérieure tournée vers le bas. La deuxième ouverture pratiquée dans le bouchon sert tout simplement à l'aération. Le tout étant placé dans les conditions d'éclairage dont nous avons parlé plus haut, on remplit l'enton-

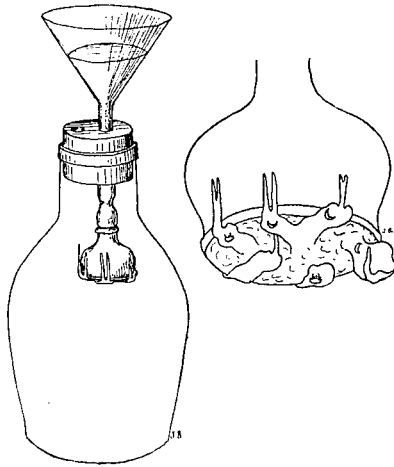


FIG. 2. — Expérience mettant en évidence le géotropisme négatif des thalles de *Marchantia* et de *Lunularia*, placés dans une demi-obscurité.

noir avec la solution nutritive de Knop, qui arrive dans la mousse ou le coton suffisamment pressés pour retenir le liquide qui maintient les thalles dans un état d'humidité constante. L'expérience durant depuis quelques jours, l'on voit le thalle se recourber en se creusant d'une concavité du côté ventral, à l'encontre de ce qui s'était produit quand le thalle végétait dans une position normale avec éclairage très faible; en même temps, les extrémités des dichotomies se relevaient en lames minces débordant le récipient vers le haut, ou s'enfonçant avec une certaine force dans le substratum, fait qui nous montre que le géotropisme négatif a une part importante dans le relèvement des thalles des Hépatiques en question.

Cette expérience prouve encore que l'hydrotropisme négatif n'a point de part dans le relèvement des thalles, puisque les lames verticales, au lieu de s'éloigner du substratum humide, s'en rapprochent.

En résumé, la direction de croissance des lèvres du thalle plagiotrope des *Marchantia* sera déterminée par le géotropisme négatif, l'héliotropisme et l'épinastie. La lumière, agissant seule, déterminera une courbure convexe du côté supérieur du thalle et cela d'autant plus qu'elle sera plus intense ; la pesanteur seule aura un résultat opposé. Les lèvres du thalle croîtront donc sans courbure lorsqu'elles seront exposées à la lumière et à la gravitation ; c'est-à-dire que dans les conditions normales, les courbures produites par la pesanteur et par la lumière se feront équilibre.

La gravitation reste forcément constante, mais on peut faire varier l'intensité lumineuse, atténuer l'héliotropisme et provoquer l'apparition des manifestations géotropiques, c'est-à-dire, dans le cas que nous étudions, produire l'allongement du thalle vers le haut, sa direction étant exactement la résultante des forces dont nous venons de parler.

Les auteurs qui se sont occupés de ces phénomènes physiologiques ne sont pas entrés, à notre connaissance du moins, dans le détail des modifications morphologiques et anatomiques qui se produisent dans le thalle de ces plantes. Elles sont cependant très curieuses et l'étude de ces modifications nous montrera une atténuation de la dorsiventralité qui peut aller quelquefois très loin.

Les lames verticales, obtenues expérimentalement, sont relativement très étroites. Si le thalle normal a un centimètre de largeur, par exemple, la lame dressée aura seulement deux ou trois millimètres ; ces lames sont plus épaisses dans leur partie médiane que sur les bords, ceux-ci étant recourbés en gouttière. Cette modification est analogue à ce que l'on observe chez ces feuilles qui, par le manque de lumière, restent minces, étroites et en gouttière. Ces lames, vertes sur les deux faces, se dichotomisent souvent à la façon des thalles normaux. Quelquefois (fig. 3 et 4) la partie relevée du thalle, d'abord relativement assez large et épaisse, se termine brusquement par un bourrelet, au-dessus duquel se développent une ou deux lames plus minces et étroites, la dichotomie s'opérant fréquemment à cette hauteur. Il en résulte finalement une apparence

particulière des lames, qui ont à leur base une partie courte, relativement épaisse, terminée en cintre, en continuité directe d'un côté avec le thalle primitif, et surmontée de l'autre côté par des

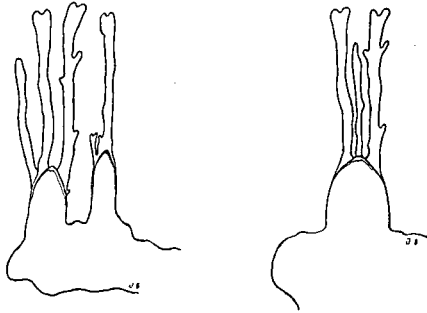


FIG. 3 et 4. — Formation de ramifications latérales.

lames plus minces, comme si la croissance inégale s'était faite en deux temps séparés par un arrêt de végétation.

Nous avons vu se produire, sur un thalle analogue, l'apparition d'un troisième rameau (fig. 3 et 4) naissant un peu au-dessous de la dichotomie et sur la face ventrale. Ce rameau apparaît d'abord



FIG. 5. — Deux lames dressées, partiellement concrescentes en une masse cylindrique.

sous la forme d'une petite émergence verte qui, en croissant, donne une nouvelle lame dressée. On a là une ramification latérale. Nous avons vu souvent d'ailleurs se produire sur les bords du thalle dressé et à différentes hauteurs, de petites émergences vertes se développant en lames, dont l'extrémité peut se dichotomiser,

64 DES MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES ET ANATOMIQUES

comme les extrémités des lames principales. Ainsi, dans le cas de cette végétation anormale, la ramification ne s'opère pas toujours exclusivement par dichotomie, mais aussi par production de rameaux latéraux, donnant à ces thalles une apparence profondément découpée.

Dans un autre cas, nous avons observé une condescence, une fusion en une masse cylindrique, de deux lames dressées, sur une longueur de six à sept millimètres; à cette hauteur, les deux lames se séparaient peu à peu, puis se libéraient complètement tenant en regard leur face dorsale (fig. 5).

La face inférieure du thalle, qui est verte, se reconnaît aisément aux dessins que tracent sur elle les feuilles rudimentaires ou

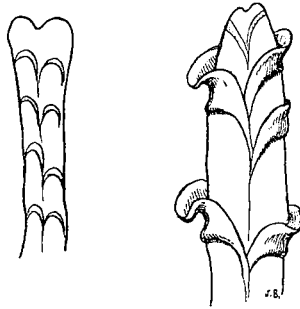


FIG. 6. — Aspect que présentent fréquemment les amphigastres à la partie ventrale du thalle dressé.

FIG. 7. — Face ventrale d'un thalle dressé, montrant des amphigastres très développés et faisant saillie en dehors des bords de celui-ci.

amphigastres, verts également, affectant la forme de croissants souvent sur deux séries (fig. 6). On peut les trouver sur un plus grand nombre de séries, mais on constate parfois leur disparition totale. Dans certains cas, notamment dans des cultures faites dans des cristallisoirs de verre, ces amphigastres prenaient un développement relativement grand (fig. 7) et, quittant le thalle, projetaient leur partie terminale hors de ce thalle en expansions membraneuses vertes dirigées normalement à celui-ci, donnant ainsi l'illusion de petites feuilles disposées en deux séries parallèles à l'axe.

Nous n'avons jamais vu les organes de la reproduction sexuée se développer complètement ; par contre nous avons observé fréquemment la germination des propagules dans leur corbeille. Le propagule reste attaché par son pédicule à la corbeille, puis du fond d'une de ses deux échancrures part une mince lame verte, se coudant dès sa base, en faisant un angle d'environ 90 degrés, puis s'élevant verticalement. Ces plantules, atteignant 5 ou 6 millimètres, portaient des poils rhizoïdes abondants et développés, surtout dans la partie inférieure, le sommet présentait l'échancrure apicale des extrémités de thalle.

Mais les modifications anatomiques sont plus curieuses encore. Une coupe transversale d'un thalle normal nous montre une structure fort différenciée (fig. 8). La masse principale est constituée par un parenchyme compact, dépourvu de chlorophylle, à cellules possédant souvent sur leur membrane des épaississements réticulés. A la face inférieure ou ventrale, se trouve un épiderme très net, à cellules à parois épaisses, portant deux sortes de poils, les poils rhizoïdes lisses et d'autres poils à épaississements cellulodiques internes. Du côté dorsal se trouve un épiderme bien différencié, percé fréquemment par les ouvertures des pseudostomates, s'ouvrant sur de vastes chambres aërières contiguës, séparées seulement par des piliers constitués par des cellules généralement unisériées en coupe transversale. Du fond de cette chambre partent de nombreux poils chlorophylliens souvent ramifiés et remplissant la chambre aërière. A la face inférieure on voit encore des feuilles rudimentaires ou amphigastres d'une coloration souvent plus ou moins violette et disposées en séries marginales, latérales et médianes.

Voyons comment peut se modifier cette structure normale. Dans les cas extrêmes, les pseudostomates et les chambres aërières disparaissent presque totalement ou sont rudimentaires ; dans tous les cas l'on n'y voit plus de poils chlorophylliens (fig. 9). Du côté de l'épiderme inférieur, on ne rencontre plus de poils rhizoïdes lisses, mais tous les poils ont des épaississements cellulodiques internes, quelquefois ces poils deviennent extrêmement rares. Les amphigastres, avons-nous dit plus haut, peuvent aussi disparaître. La distribution de la chlorophylle ne ressemble en rien à ce qu'elle est normalement : On trouve de la matière verte dans toutes les

cellules, mais surtout dans les cellules épidermiques et les couches sous-jacentes, du côté de l'épiderme inférieur comme du côté de l'épiderme supérieur. Les écailles foliaires contiennent aussi de la chlorophylle.

On a d'ailleurs des transitions entre cette structure très simplifiée et la structure complexe du thalle normal. Ainsi, l'on voit

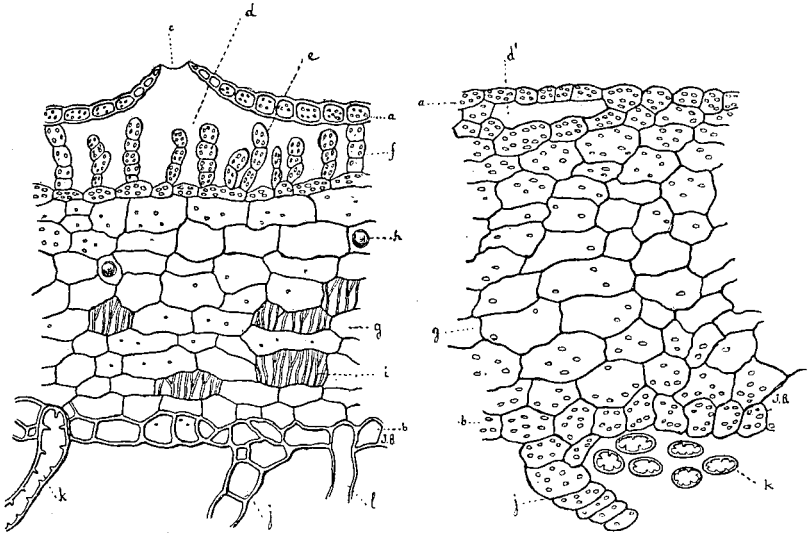


FIG. 8. — Coupe transversale d'un thalle normal de *Lunularia*, en partie d'après le Dr Nestler (*Die natürlichen Pflanzenfamilien* de A. Engler et K. Prantl, fasc. 91-92, fig. 6, p. 17).

FIG. 9. — Coupe transversale d'un thalle anormal de *Lunularia* dans la portion médiane la plus épaisse de ce thalle.

a, épiderme dorsal ; *b*, épiderme ventral ; *c*, pseudostome ; *d*, chambre aérifère ; *d'*, chambre aérifère rudimentaire ; *e*, poils chlorophylliens ; *f*, piliers limitant les chambres ; *g*, parenchyme compact ; *h*, corps huileux ; *i*, épaissements des parois des cellules du parenchyme ; *j*, amphigastres ; *k*, poils rhizoïdes à épaissements celluloseux internes ; *l*, poil rhizoïde lisse.

fréquemment l'épiderme supérieur légèrement soulevé suivant une surface losangique, au centre de laquelle se trouve un pseudostome généralement arrêté dans son développement et entouré d'un seul cercle de quatre cellules. Cette plage losangique sera séparée d'autres plages de même nature par de larges espaces où

l'épiderme s'applique immédiatement sur le parenchyme. On ne rencontre pas de poils chlorophylliens dans ces chambres aérifères; c'est à peine si, dans les cas les plus différenciés, quelques cellules du fond de la chambre s'allongent un peu dans l'intérieur de celle-ci.

L'étude anatomique de la portion du thalle présentant la forme cylindrique (fig. 5), que nous avons déjà signalée dans l'exposé des modifications morphologiques, est intéressante, cette forme s'éloignant fort du type normal à lèvres aplaties. La structure est des plus simples: en coupe transversale, on aperçoit une masse de parenchyme ordinaire compact ayant de la chlorophylle répartie uniformément, sauf vers la périphérie où elle est plus abondante. L'assise la plus externe est peu différenciée; elle laisse voir seulement quelques rares amphigastres, peu développés, qui, par leur présence, témoignent que cette assise représente bien l'épiderme inférieur. La fusion s'est opérée par les faces dorsales des deux lames du thalle au moment où leur point végétatif entrainait en activité et elles se sont développées simultanément pendant quelque temps, en restant concrescentes. Des coupes dans une portion plus élevée, voisine du point de disjonction, montrent deux demi-cercles en regard s'éloignant de plus en plus à mesure que l'on étudie une portion plus rapprochée de ce point, l'union se maintenant par un pont du tissu médian qui diminue graduellement de largeur, jusqu'au moment où les deux lames se séparent complètement. Les deux faces en regard présentent des rudiments de chambres aérifères même dans la partie où la séparation est incomplète.

Comment expliquer la disparition plus ou moins complète des pseudostomates, des chambres aérifères et des poils chlorophylliens? Il faut d'abord noter que ces trois formations sont corrélatives et n'auraient pas de raison d'exister les unes sans les autres et que cette disposition de la partie supérieure du thalle, caractéristique des Marchantiacées, a pour but d'établir une plus grande surface de contact entre les cellules du végétal et l'atmosphère.

Le thalle modifié, dressé dans l'atmosphère, met directement en contact avec le milieu ambiant, toutes proportions gardées, une plus grande étendue de surface; il n'a donc plus besoin de disposition particulière. En effet, en ce qui concerne l'assimilation du carbone, cette fonction qui, dans le thalle normal, s'opère par la

face supérieure seule, s'effectue maintenant également sur les deux faces par suite de la répartition égale de la chlorophylle; de plus, les échanges gazeux s'effectuent ici plus facilement à travers les deux épidermes à parois minces que par les cellules épaissies du thalle normal. La diminution de la surface de contact avec le milieu ambiant est donc bien réellement compensée. La fonction respiratoire profite des mêmes compensations.

La transpiration dans ce milieu saturé d'humidité est considérablement ralentie. La chlorovaporisation l'est également et d'autant plus que l'intensité lumineuse est faible. Quant aux poils rhizoïdes lisses, ils servent dans le thalle normal à la fixation de la plante et à l'absorption des substances nutritives; le thalle devenu complètement aérien, ils disparaissent avec leurs fonctions, tandis que les poils rhizoïdes à épaississements, disposés en faisceaux le long du thalle servent à lui donner une rigidité plus grande.

Ces modifications nous montrent que la dorsiventralité si nette des thalles de *Marchantia* et de *Lunularia* peut s'atténuer dans une assez grande mesure, cette dorsiventralité étant, toutefois, irrévocable, c'est-à-dire que, quelles que soient l'intensité de la lumière et l'orientation des lames par rapport à celle-ci, jamais la face ventrale ne portera de pseudostomates, ni la face dorsale de poils rhizoïdes.

Mirbel⁴ avait établi ce fait dès 1835 en étudiant des germinations de propagules. Il constatait que, si les deux faces du propagule sont en tous points semblables, anatomiquement et physiologiquement, il suffit de l'exposition à la lumière de l'une des faces du propagule durant quelques heures, l'autre face restant dans l'ombre, pour faire évanouir cette ressemblance et fixer irrévocablement l'avenir différent des deux faces qui, dès lors, se distinguent très bien en inférieure et en supérieure, malgré leur position. On peut retourner une jeune pousse, de telle sorte que sa face primitivement dorsale soit tournée du côté obscur, elle se recourbera en se retournant jusqu'à ce que son côté normalement dorsal se trouve de nouveau sous la lumière. Nous avons souvent constaté, surtout

⁴ Mirbel, Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Marchantia polymorpha* (*Mémoires de l'Académie des Sciences de l'Inst. de France*, t. XIII, 1835, p. 337 et 375).

pour les thalles profondément enfoncés dans l'étuve où nous les cultivions, que, lorsque ceux-ci étaient tournés contre la lumière, il se produisait une torsion des lames amenant la face dorsale vers la source de lumière.

Pfeffer¹ place des propagules de *Marchantia* sur l'eau contenant des substances nutritives en dissolution. Le flacon les renfermant a ses parois latérales et supérieures obscures; il fait arriver la lumière par-dessous au moyen d'un miroir. Si l'éclairement est d'une intensité suffisante, il apparaît du côté inférieur des stomates et des chambres aérifères².

Nos observations montrent que les différences morphologiques et anatomiques entre les deux faces du thalle, qui en constituent physiquement la dorsiventralité, peuvent aller en s'affaiblissant beaucoup et même, dans des cas extrêmes, disparaître complètement; mais cette dorsiventralité reste toujours latente, car si l'on vient à traiter différemment les deux faces du thalle, rendues expérimentalement semblables, l'une des deux seulement, celle qui correspondait primitivement à la face dorsale, développera des stomates, l'autre n'étant jamais apte qu'à produire des poils et des amphigastres.

¹ W. Pfeffer, Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen (*Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, vol. I, cahier 1, p. 77, 1871).

² Voir aussi: H. Leigteb, Die Keimung der Lebermoosporen (*Sitzungsberichte d. Wiener Akad.*, t. LXXIV, 1877, p. 432). — A. Zimmermann, Ueber die Einwirkung des Lichtes auf den Marchantienthallus (*Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, vol. II, cahier 4, p. 665, 1882).

La lumière exerce aussi une influence déterminante sur la dorsiventralité des Prothalles de Fougères, mais ici la dorsiventralité n'est pas irrévocable, car H. Leigteb a pu provoquer expérimentalement l'apparition d'archégonies sur l'une et l'autre face d'un prothalle de *Ceratopteris*. Voir principalement sur cette question: H. Leigteb, Studien über Entwicklung der Farne (*Sitzungsberichte der k. k. Akademie der Wissenschaften*, t. XXX, juillet 1879, p. 201-206), et K. Prantl, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bilateralität der Farnprothallien (*Bot. Zeitung*, 1879, n° 44-45). Mémoire où l'on trouve un historique de la question.