Zeitschrift: Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg

Herausgeber: Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles

Band: 50 (1960)

Artikel: Étude anatomique des stomates chez les Orchidées des régions tropicales

Autor: Duruz, Albert

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308379

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 15.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Etude anatomique des stomates chez les Orchidées des régions tropicales

Avec 14 figures

par Albert Duruz

TABLE DES MATIÈRES

I. Introduction 207

II. Recherches personnelles 210
1. Bulbophyllum lobii Ldl. 210
2. Cattleya labiata Ldl. (varietas alba). 213
3. Cirrhopetalum gamosepalum Griff. 215
4. Coelogyne dayana Rch. 217
5. Coelogyne pandurata Ldl. 219
6. Cypripedium villosum Ldl. 220
7. Liparis longipes Ldl. 222
8. Odontoglossum citrosmum Ldl. 224
9. Oncidium cavendishianum Bat. 226
10. Vanda suavis Ldl. 232
11. Vanda teres Ldl. 235
12. Zygopetalum crinitum Lodd 237

III. Tableau synoptique 239

IV. Résumé 239

Bibliographie 240

I. Introduction

Le présent travail étudie spécialement l'anatomie des appareils respiratoires chez les Orchidées. Il est très difficile de trouver, parmi les publications sur les Orchidées, des travaux consacrés à leurs stomates. Nombreux, au contraire, sont les chercheurs qui ont étudié les stomates

des Dicotylédonées et, parmi les Monocotylédonées, des Liliacées et des Graminées. Ces auteurs sont cités dans la bibliographie de notre travail « Etude anatomique des différences entre les stomates de la feuille et de la tige chez les Solanées », paru dans le Bull. de la soc. frib. des sc. nat., vol. 48, 1958.

L'Institut géobotanique Rübel, à Zurich, nous a fourni une liste d'auteurs qui se sont occupés de l'anatomie des Orchidées. C'est surtout sur les fleurs, les vaisseaux conducteurs, les tubercules ou alors sur la morphologie des Orchidées que des travaux ont été faits.

En 1884, SCHIMPER publie un long et intéressant article sur la morphologie des Epiphytes de l'Inde. Il décrit les différents organes aériens, les racines crampons de ces végétaux qui recherchent la lumière et se fixent, dans ce but, dans les branches les plus hautes et les mieux exposées aux rayons solaires. D'après SCHIMPER, les Epiphytes de l'Inde appartiennent à plusieurs classes de végétaux, la plus grande quantité d'espèces étant fournie par les Orchidées : Pleurothallidées, Epidendrum, Oncidium, Brassavola. Les Epiphytes les plus nombreuses, par contre, seraient les Bromeliacées : Aechmea, Tillandsia, Brocchinia, Carazuata, Guzmannia, Catopsis. Les plus imposantes, par leurs dimensions, sont les Aroidées : Anthurium, Philodendron. Les autres Epiphytes sont des fougères : Hymenophyllées, Polypodium, Aspidium, Asplenium, Acrostichum, Lycopodium. Ce sont encore des Rubiacées, Gesneracées, Ericinées, Cactus, Myrsinées, Melastomacées, Bignoniacées, Clusiacées et Piperacées.

Le travail de SCHIMPER, fait d'observations excellentes sur l'habitat et la structure des Epiphytes, permet d'acquérir des connaissances œcologiques importantes. Ces connaissances, en effet, permettront de mieux comprendre l'anatomie des épidermes, la structure des stomates et leur répartition.

MÖBIUS, en 1886, s'est spécialisé dans l'étude des vaisseaux conducteurs chez Platanthera bifolia, Orchis maculata, Neottia nidus avis. Il étudia les cellules médullaires chez Epipactis palustris. Dans la tige de Limodorum abortivum il examina, en coupe transversale, un seul stomate. Il constate que l'épiderme de cette tige porte une faible cuticule mais qu'elle est recouverte, par contre, de nombreux stomates. Les cellules de fermeture qu'il dessine sont de formes très simples, arrondies et sans becs. Le pore est légèrement enfoncé dans l'épiderme et sa chambre sous-stomatique est très réduite. A propos de ce sto-

mate, MÖBIUS dit : « Diese Reduktion des ganzen Apparates läßt sich wohl auf die geringe assimilatorische Tätigkeit unserer Pflanze zurückführen. » Cette Orchidée d'Europe a donc des caractères stomatiques très différents de ceux des Orchidées des tropiques. Ailleurs, le même auteur dit que Neottia ne présente aucun pore respiratoire sur ses tiges.

En 1887, MÖBIUS décrit les vaisseaux conducteurs, les différents tissus, trichomes, cellules sclérenchymatiques, aérenchymes des feuilles d'Orchidées. Dans Cattleya intermedia Grah., il découvre une cutine épaisse, crénelée, des stomates à grands becs supérieurs, crochus et connivents. Dans son dessin, le stomate est entouré d'un bourrelet de cutine. Cela a été observé également par FABER et DANNECKER. Dans Epidendrum ciliare L., il trouve une cuticule très sinuée, des stomates à grands becs supérieurs. Chez Sarcanthus rostratus Ldl., dans une coupe transversale équatoriale du stomate, il dessine d'énormes becs supérieurs et une épaisse cuticule. Les lumens des cellules stomatiques sont très aplatis, l'antichambre est très profonde. Chez Ponera striata Ldl., le stomate est enfoncé sous une crypte, la cutine est très épaisse. Dans une coupe de la partie inférieure de la feuille, chez Calanthe masuca Ldl., MÖBIUS dessine des cellules stomatiques au niveau de l'épiderme qui sont accompagnées d'un trichome.

En 1898, CAPEDER a fait des coupes dans les fleurs de Cypripedium calceolus, Gymnadenia, Platanthera, Epipactis, Neottia, Listera et d'autres, mais nulle part on ne voit de stomates.

En 1898 également, DANNECKER découvre des anneaux fortement réfringents autour des stomates du genre Schomburgkia. DANNECKER a étudié encore une autre Orchidée myrmécophile, Diacrum. Il a dessiné la coupe transversale équatoriale du stomate dans l'épiderme inférieur de la feuille chez Schomburgkia sanderiana. Il a trouvé d'énormes becs cutinisés sur les cellules de fermeture, un stomate à peu près au niveau des cellules épidermiques, une petite chambre sous-stomatique, d'épaisses périclines et une grande antichambre.

Il vit le stomate, de dessus, entouré d'un large anneau ovoïde. La cutine très épaisse de l'épiderme est assez fortement crénelée. Il n'indique pas de cutinisation sur les anticlines ventrales. Ce stomate ressemble beaucoup à celui d'Odontoglossum citrosmum décrit dans le présent travail.

En 1904, FABER a dessiné une coupe dans le stomate de Phragmopedilum Lindleyanum et les stomates, vus de face, dans l'épiderme

inférieur de Paphiopedilum villosum. Dans ces dessins, on voit nettement la margelle de cutine qui limite le petit puits au-dessus des cellules stomatiques. Il a dessiné également une coupe transversale équatoriale dans un stomate de Paphiopedilum bellatulum. Ce stomate a de forts becs supérieurs cutinisés et la cutine descend, le long des anticlines ventrales, pour recouvrir les périclines internes des cellules de bordure. Les cellules annexes sont énormes, leurs périclines dorsales épaisses et bien cutinisées. FABER ne s'est pas spécialisé dans l'étude des stomates, il a décrit en particulier le mésophylle, le Hadrome et le Leptome.

Les travaux de CHARLESWORTH, CURTIS, STALFELT, GESSNER, CYGE, FIRBAS et PORSCH, sur les Monocotylédonées, nous fournirent d'intéressants renseignements.

Nous tenons à remercier les Dr. E. STADELMANN, à Fribourg, K. ESAU, de l'Université de Californie, C. R. METCALFE, à Kew, Angleterre, et M. G. STALFELT de Stockholm qui nous ont fourni très aimablement d'utiles précisions.

Nous exprimons également notre vive gratitude à M. Jakob GAUCH, chef-jardinier à Fribourg, qui a cultivé et mis à notre disposition plusieurs Orchidées tropicales.

II. Recherches personnelles

1. Bulbophyllum lobii Ldl.

Cette épiphyte, de l'archipel Malais, a des feuilles assez réduites. Les tiges sont renflées sous leurs pétioles très courts. Cet épaississement de la tige constitue, comme on le sait, un réservoir d'eau.

Sous la feuille, les pores respiratoires, au nombre de 65 par mm^2, sont répartis irrégulièrement. Ils sont surmontés d'un petit puits dont l'orifice a 31,5 μ de long sur 28 μ de large, en moyenne, y compris la margelle. Cette dernière a une épaisseur variant entre 4 et 6 μ (fig. 1). Les cellules épidermiques sont polygonales et leurs côtés sont presque toujours droits. Les cellules annexes aux pores sont au nombre de 4, avec 4 insertions très fines. Le stomate a, en moyenne, 35 μ de long sur 31,5 μ de large. Sa fente ostiolaire atteint 14 μ de long.

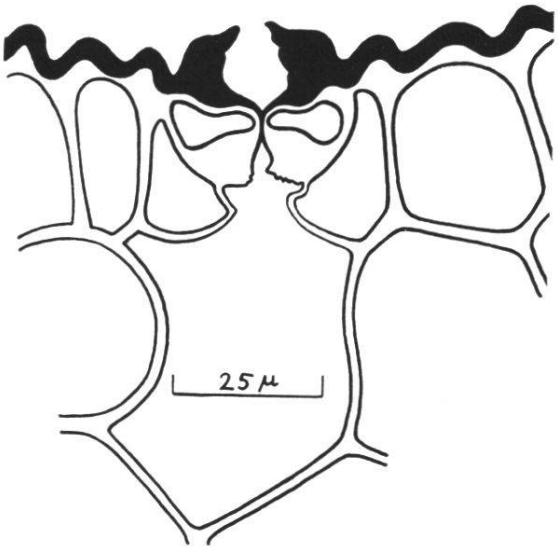

Fig. 1. Stomate dans l'épiderme inférieur de la feuille de Bulbophyllum lobii. Section transversale équatoriale.

Dans l'épiderme supérieur de la feuille, on trouve des hydatodes, mais pas de stomates. On compte environ 7 hydatodes par mm² d'épiderme, leur profondeur est d'environ 59 μ. Sous la feuille, il y a également 7 hydatodes au mm², avec une profondeur de 52 μ.

Dans les cellules épidermiques supérieures, de formes polygonales, il y a de nombreuses gouttelettes d'huile. Elles donnent une coloration jaunâtre à la partie supérieure du limbe. Dans l'épiderme inférieur, les gouttelettes d'huile sont beaucoup moins nombreuses. Les cellules épidermiques supérieures sont plus larges que les inférieures, mais moins profondes ou moins épaisses.

Sur le limbe, la cutine non crénelée a, le plus souvent, 35 μ d'épaisseur. Au-dessus de la nervure centrale, l'épaisseur atteint 7 μ. L'épiderme supérieur a, en moyenne, une épaisseur de 24 μ, l'épiderme inférieur une épaisseur de 30 microns.

Sous la feuille, la cutine fortement crénelée, ondulée, a une épaisseur de 3,5 μ. Sous l'épiderme supérieur, le mésophylle contient quelques réservoirs vasiformes. Ces réservoirs d'eau sont plus nombreux au centre du mésophylle et vers l'épiderme inférieur. La profondeur de la fente ostiolaire, dans les pores de l'épiderme inférieur, est de 28 μ, de l'orifice eisodial à l'orifice opisthial. La cutine, sur la tige renflée en réservoir d'eau, a 7 microns d'épaisseur environ. Sur la tige, les pores manquent.

La coupe transversale équatoriale, dans le pore respiratoire de l'épiderme inférieur, montre une paire de grands becs cutinisés. Sur les périclines internes, recouvertes de cutine dentelée, on distingue, d'un côté, un tout petit bec. Son correspondant ne figure pas dans la même

coupe (voir fig. 1). Le stomate, très légèrement enfoncé, est surmonté d'un puits qui comprend également l'antichambre antérieure. La chambre sous-stomatique, de dimension moyenne, est plus profonde que large. La cellule stomatique, du type « Amaryllis », a un lumen excentrique, piriforme. La péricline inférieure est particulièrement épaisse. Les anticlines ventrales et dorsales sont assez minces. L'antichambre postérieure est assez petite et courte. Les cellules annexes sont typiquement des charnières, avec leurs fines articulations près des périclines internes. C'est là que l'on trouve les membranes cellulosiques les plus fines. Les cellules annexes forment également, en direction de la chambre sous-stomatique, de petites proliférations. Ces proliférations renforceront les protections contre la dessiccation. Les proliférations prolongent aussi l'antichambre postérieure. La cellule stomatique est nettement assise sur sa cellule annexe comme sur un tampon amortisseur ou un petit ressort. Sa membrane anticlinique dorsale est fortement inclinée et bombée vers l'intérieur du lumen de la cellule annexe. Celle-ci prend, par conséquent, une forme sensiblement triangulaire avec un angle aigu vers le haut.

Les cellules épidermiques ont des périclines externes d'épaisseur inégale. Cela est dû aux anticlinaux et synclinaux que forme la couche de cutine. Les cellules stomatiques sont bien plus petites que les cellules épidermiques. Elles sont protégées contre les pressions de l'épiderme grâce aux membranes péricliniques internes, très fines et souples, des cellules annexes. Ces dernières appartiennent donc à l'appareil stomatique. Les périclines externes ont, chez les cellules épidermiques, par places, des épaississements cellulosiques. La crypte, qui surmonte la région médiane des anticlines ventrales, remplie de vapeur d'eau, à l'abri du vent, protégera contre une transpiration trop abondante, dans les périodes où l'eau manque et où la température devient excessive sous les tropiques.

Le dessus de la feuille, qui reçoit plus de chaleur, n'a pas de stomates et les hydatodes y sont plus profonds que sous la feuille. Ce sont là des protections contre une trop forte transpiration. Les caractères xérophytes du stomate de Bulbophyllum lobbii sont les suivants : léger enfoncement du stomate sous l'épiderme, présence d'une crypte qui contient un air sursaturé d'humidité, une cutine épaisse et ondulée, de fortes arêtes ou becs cutinisés et des proliférations à l'entrée de la chambre sous-stomatique.

2. Cattleya labiata Ldl. (varietas alba)

Cette épiphyte de l'Amérique tropicale, à la tige très courte mais aussi très épaisse et charnue, peut faire d'importantes réserves d'eau. Le limbe est de taille plutôt réduite, apte à supporter des périodes de sécheresse. Au toucher, la feuille est grasse, coriace, assez dure dans les bords et dans la nervure centrale.

Les pores sont répartis irrégulièrement sous la feuille. Le suc cellulaire n'est pas coloré, il contient cependant de nombreuses gouttelettes d'huile. Sous le limbe, les cellules épidermiques sont plus petites que chez Oncidium cavendishianum, Orchidée aux feuilles beaucoup plus charnues. Ces cellules épidermiques sont polygonales, au lumen souvent arrondi, ovoïde. Les cellules annexes aux pores, au nombre de 4 ou de 5, le plus souvent, sont polygonales et ont des membranes non ondulées. Leurs insertions, sur les cellules de fermeture, sont au nombre de 4 ou 5. On remarque, avec le faible grossissement, un nombre de pores beaucoup plus élevé que chez Oncidium cavendishianum. On en dénombre 90, en moyenne, au mm². L'orifice du

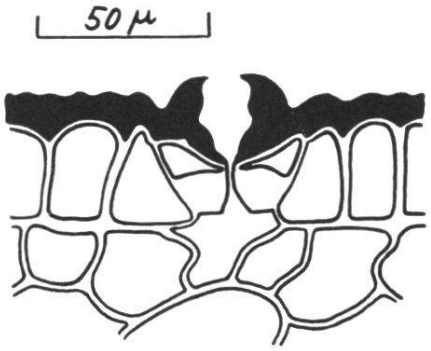

Fig. 2. Section transversale équatoriale du stomate de l'épiderme inférieur chez Cattleya labiata.

puits est ovale. Le plus grand axe de cet ovale est perpendiculaire au plus grand axe de la fente stomatique. Le pore, vu de face et y compris la margelle, atteint 38,5 μ de long sur 28 μ de large. La margelle a une épaisseur cuticulaire qui varie entre 7 et 10,5 μ. Pour mieux voir les stomates, au fond de leurs puits, il faut retourner l'épiderme arraché. La longueur des pores respiratoires n'est que de 42 μ. La largeur des pores atteint 45 μ, parfois 45,5 μ. Le stomate est donc fortement arrondi. A l'intérieur du puits, on voit, par la mise au point, des lamelles internes conniventes. La fente ostiolaire a une

longueur, le stomate étant vu de face, de 14 μ. En coupe transversale, l'ostiole accuse une profondeur, du sommet des becs cutinisés à l'orifice opisthial, de 41 μ. Cette profondeur est de 70 μ pour les stomates beaucoup plus grands d'Oncidium cavendishianum. La cutine a, le plus souvent, une épaisseur de 8,2 μ.

Le stomate de Cattleya labiata, varietas alba, contient une seule paire de becs, très développés, formés surtout par la cutine (fig. 2). La cuticule est légèrement crénelée et recouverte d'une très fine pellicule de cire. L'appareil stomatique est au niveau de l'épiderme mais surmonté d'un puits important. La chambre sous-stomatique est très réduite. Les lumens des cellules de bordure sont excentriques, plus étroits du côté de l'anticline ventrale. Les anticlines dorsales sont très minces, mais sur la moitié de leur longueur seulement. L'anticline ventrale est très fine aussi, mais sur un espace extrêmement court. Les périclines externes sont, en grande partie, cutinisées. Seule une fine membrane se colore encore en bleu, avec le chlorure de zinc iodé, entre la partie cutinisée et le lumen de la cellule de fermeture. Les périclines internes, principalement cellulosiques mais recouvertes intérieurement d'une fine couche de cutine, sont ici très épaisses. Les becs internes ont quasiment disparu. Les cellules annexes jouent ici le rôle de charnières dans le fonctionnement de l'appareil respiratoire. Les articulations fines sont visibles dans la partie inférieure des anticlines dorsales. L'articulation supérieure, assez bien marquée, sera plus rigide à cause de la couche de cutine assez épaisse. Les cellules épidermiques sont plus hautes que larges et leurs membranes sont, en général, plus épaisses que celles des cellules du mésophylle. Du côté de la cellule de bordure, les cellules annexes ont des membranes anticliniques particulièrement fines. Elles protégeront l'appareil respiratoire et assureront son fonctionnement.

Sur la feuille, il n'y a pas trace de pores. Leur nombre, sous le limbe, est du reste assez élevé pour une plante épiphyte. Nous avons aussi à faire, ici, à une feuille dorso-ventrale, non dressée, assez fortement courbée cependant. L'épiderme supérieur, aux cellules polygonales d'un diamètre de 45 à 55 μ, est recouvert d'une légère couche de cire. Les hexagones et les pentagones sont les formes les plus fréquentes chez ces cellules épidermiques. Les ponctuations se voient très bien dans leurs parois. Les parois sont droites, les angles sont arrondis. Le lumen est parfois ovale. La section transversale, dans

l'épiderme supérieur, montre une cutine de 17,5 à 21 μ d'épaisseur, y compris la couche de cire, suivie de cellules épidermiques aplaties, oblongues. Certaines de ces cellules ont 21 μ de large sur 52 μ de long. Il s'agit donc de très petites cellules épidermiques aux parois assez larges. L'épaisse cuticule et l'épiderme aux cellules très serrées protégeront efficacement la feuille contre le desséchement. Au-dessous de l'épiderme, on voit encore un hypoderme. Puis suivent de très grandes cellules aux contours ondulés, dont la membrane interne est tapissée d'une fine couche de cutine. Ce sont des réservoirs d'eau ou d'air.

Certaines de ces lacunes atteignent 140 microns de profondeur. Plus à l'intérieur, suivent les cellules du mésophylle.

Sur la tige, qui est renflée en réservoir d'eau, les stomates sont absents. Cette tige épaisse mais courte est protégée, extérieurement, par une cutine de 14 μ d'épaisseur, surmontée d'une couche de cire de 14 μ d'épaisseur également.

Les pores respiratoires de l'épiderme inférieur du limbe, chez Cattleya labiata, var. alba, sont munis de cellules annexes typiques. Ces cellules annexes sont plus larges vers l'intérieur de la feuille ; vers la cutine, elles sont passablement coniques. Elles forment la charnière du stomate, surtout par leurs articulations fines dans la région des périclines. L'antichambre antérieure est plus grande que l'antichambre postérieure. La cellule stomatique est plus petite que ses cellules voisines. La membrane anticlinique dorsale est très mince. L'orifice eisodial est plus grand que l'orifice opisthial. Toute la moitié supérieure de l'anticline ventrale est recouverte d'une épaisse cuticule. A partir de la région médiane, dans l'anticline ventrale, la cutine devient très fine et s'étend sur les périclines internes. Elle est très amincie sur les charnières. La présence de puits, de cutine épaisse et crénelée, de cire, de réservoirs d'eau, de chambres sous-stomatiques très réduites et de grands becs de cutine sont, chez cette plante xérophyte, autant d'arrangements adaptatifs pour le climat tropical.

3. Cirrhopetalum gamosepalum Griff.

Cette Orchidée épiphyte, de Birmanie, a des réservoirs d'eau formés par la tige à quatre arêtes, mais dont les épidermes sont privés de stomates. L'épiderme de cette tige-réservoir, sur toute son étendue, est formé de cellules polygonales aux parois assez épaisses et aux

très nombreuses et grandes ponctuations. La cutine de cette tige renflée a 10 à 14 μ d'épaisseur. Sous l'épiderme, aux très petites cellules, suivent des cellules de plus en plus grosses mais aux membranes de plus en plus fines. Ce sont les cellules qui, par temps de pluie, se gonfleront d'eau. Les parois de la tige, entre les quatre arêtes, sont incurvées par temps très sec, bombées vers l'extérieur par temps humide.

Seul l'épiderme inférieur de la feuille est muni de stomates. Sous la feuille, les pores sont disposés irrégulièrement, les cellules épidermiques sont polygonales, comme dans l'épiderme supérieur, mais légèrement plus petites. Les cellules annexes sont au nombre de quatre, le plus souvent, avec quatre insertions sur les cellules stomatiques.

Les membranes des cellules épidermiques, très riches en grosses ponctuations, ne sont pas sinuées. On trouve, pour les stomates, les dimensions suivantes : longueur 28 μ, largeur 26 μ, longueur de l'ostiole 18 μ.

Sur la feuille, on trouve, par mm^2, huit hydatodes. Sous la feuille, il y a, par mm^2, 15 stomates et 8 hydatodes.

L'épiderme supérieur, comme aussi l'épiderme inférieur, est percé d'hydatodes pas très nombreux ; ils permettront la sécrétion d'une espèce de mucilage protecteur.

Dans l'épiderme inférieur, des chromatophores (elaioplastes ?) sont concentrés autour des stomates, dans les cellules annexes. Sont-ils en relation avec le mécanisme du stomate, avec l'osmose, vu que le mésophylle est très riche en grains d'amidon ? Dans ce même épiderme, les pores ont une fente ostiolaire de 26 μ de profondeur, certains même de 28 μ. Le canal des hydatodes atteint 70 μ de profond. La cutine a 7 μ d'épaisseur ; sur les bords de la feuille, elle atteint même 10,5 μ.

La section transversale équatoriale du stomate, dans l'épiderme inférieur, montre un ostiole à plusieurs fermetures. D'énormes arêtes avec becs connivents, des épaississements cellulosiques dans l'antichambre antérieure, une fermeture médiane, de petits becs cutinisés et arrondis à l'entrée de la large chambre sous-stomatique : tous ces arrangements adaptatifs sont un surcroît de protection contre la trop forte transpiration.

Il en est de même de la cuticule, fortement et uniformément épaissie, qui pénètre dans certaines anticlines, surtout le long des anticlines ventrales des cellules de fermeture, jusque sous les périclines internes du pore. La cutine est amincie au-dessus des charnières. Les cellules

annexes, beaucoup plus volumineuses que celles de bordure, prolifèrent légèrement sous l'enduit de cutine des périclines internes. Le lumen des cellules de fermeture, assez étroit vers l'ostiole, est excentrique, piriforme. Les périclines internes sont fortement épaissies. Les anticlines ventrales, sur une portion très courte, sont particulièrement minces. Les anticlines dorsales, sur une distance beaucoup plus longue, sont également très fines et bombées en direction des cellules annexes. L'antichambre postérieure est beaucoup plus courte et plus petite que l'antichambre antérieure. Le stomate est muni, à sa partie inférieure, de très fines articulations. Il est du type « Iris ».

En raison de plusieurs arrangements secondaires, y compris l'énorme cutinisation, le stomate de Cirrhopetalum gamosepalum est typiquement du genre xérophyte (fig. 3).

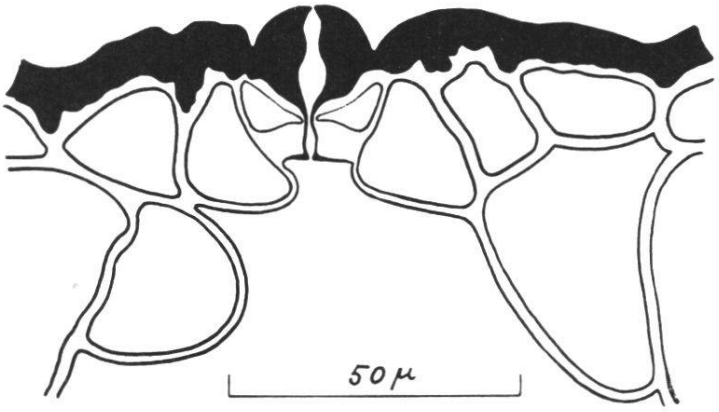

Fig. 3. Coupe transversale équatoriale du stomate de Cirrhopetalum gamosepalum dans l'épiderme inférieur de la feuille.

4. Coelogyne dayana Rch.

Cette épiphyte de Bornéo a des feuilles longues, étroites, minces. Ses nervures principales, parallèles, sont saillantes sous le limbe.

Sous la feuille, la répartition des pores est irrégulière. La forme des cellules épidermiques est le plus souvent rectangulaire. Les cellules annexes sont au nombre de 4 ou 5, avec un même nombre d'insertions fines sur les cellules de bordure. Les membranes des cellules épidermiques ne sont pas ondulées. Le pore a 35 μ de long sur 29 μ de large. Les pores fermés sont observés dans la glycérine. L'ostiole a 17,5 μ de long. On découvre, dans cet épiderme, quelques hydatodes

et d'assez nombreux cristaux d'oxalate. Le nombre de pores respiratoires s'élève à 87 en moyenne au mm².

En coupe transversale équatoriale, la fente ostiolaire a, de l'orifice eisodial à l'orifice opisthial, une profondeur de 21 à 24 μ. Dans l'épiderme supérieur, la cuticule a 7 à 8,5 μ d'épaisseur, dans l'épiderme inférieur, seulement 5 μ environ. Le traitement par SO_4H_2 montre que la cutine se prolonge, le long de l'anticline ventrale, sur les becs internes et sur la péricline interne de la cellule de fermeture, du côté de la chambre sous-stomatique.

Le stomate de Coelogyne dayana possède deux paires de becs cutinisés. Les becs externes sont fortement cutinisés, très développés, comme chez presque toutes les Orchidées épiphytes, les becs internes sont très réduits (fig. 4). Sur l'épiderme inférieur, la cutine est fortement crénelée, avec des bourrelets caractéristiques sur les cellules annexes. Entre les deux grands becs cutinisés des cellules de bordure, une antichambre importante forme une espèce de puits. Autour des grands becs se forme un sillon circulaire. Il est dû aux proliférations des cellules annexes vers l'extérieur. Le stomate, moins l'ostiole, ressemble ici à une « papilla circumvallata ». La chambre sous-stomatique est très réduite. Les lumens des cellules stomatiques sont excentriques, piriformes. Des articulations, supérieures et inférieures, se voient nettement sur les anticliniques dorsales de ce stomate.

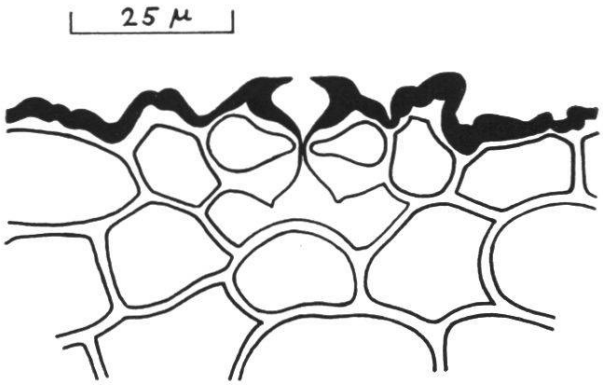

Fig. 4. Coupe transversale équatoriale du stomate de Coelogyne dayana, sous la feuille.

Sur la feuille, les stomates n'existent pas. Les cellules épidermiques sont polygonales, souvent rectangulaires, aux côtés droits. L'épiderme présente quelques rares hydatodes. Dans le stomate de l'épiderme inférieur, on trouve des cellules annexes typiques. Elles forment des tampons entre les cellules de bordure et les cellules épidermiques. Elles appartiennent donc à l'appareil stomatique. L'antichambre anté-

rieure est plus grande que l'antichambre postérieure. La cellule de fermeture a sensiblement la même taille que sa cellule annexe.

Les caractères xérophytes de Coelogyne dayana sont les suivants : antichambre antérieure formant un puits, grands becs externes cutinisés, cuticule très épaisse diminuant la transpiration et l'imbibition. De plus, l'épiderme est surmonté de papilles cuticulaires.

5. Coelogyne pandurata Ldl.

Cette Orchidée épiphyte, originaire de Malaisie, a d'assez longues feuilles étroites. Sa tige est transformée en un gros renflement ovale ou réservoir d'eau. On trouve, dans l'épiderme de la tige, de petites cellules aux parois très ondulées et remplies de très nombreuses et grosses ponctuations. Les stomates manquent complètement dans l'épiderme de la tige. La cuticule a une épaisseur de 7 à 14 μ. Vers l'intérieur, la tige contient des cellules de plus en plus grandes, avec de nombreux grains d'amidon. Elle contient aussi d'assez nombreux raphides.

Sous la feuille, la répartition des pores est irrégulière. La forme des cellules épidermiques est polygonale et leurs membranes ne sont pas ondulées. Les pores sont entourés de 4 ou 5 cellules annexes avec 4 ou 5 insertions sur les cellules de bordure. Le stomate apparaît, vu de face, entouré d'un sillon très fin. Les plus grands pores ont 52,5 μ de long sur 42 μ de large.

La fente ostiolaire atteint une longueur de 17,5 μ. On trouve, en moyenne, 29 pores par mm². Le stomate, vu de face, présente également un puits. Ce puits a 35 μ de diamètre, sa margelle a une épaisseur voisine de 7 μ. Les parois cellulosiques, dans l'épiderme inférieur, sont larges de 4 à 7 μ. On trouve, également sous le limbe, un hydatode par mm².

Sur la feuille, l'épiderme a, en moyenne, 31 μ d'épaisseur et sa cutine atteint 7 à 10,5 μ. Les épaisseurs, pour l'épiderme et la cuticule inférieurs, sont sensiblement les mêmes.

Sous la feuille, dans les pores respiratoires, les ostioles ont 31,5 μ de profondeur. L'antichambre antérieure est fortement agrandie par de gros becs élevés et cutinisés. C'est un caractère nettement xérophyte.

Le stomate de Coelogyne pandurata apparaît en section transversale équatoriale, en tous points, semblable à celle de Coelogyne dayana.

Le premier est seulement plus grand. Il est entouré des mêmes renflements de cutine et possède également, sous son antichambre postérieure, une chambre sous-stomatique aplatie et très réduite.

Sur la feuille, les orifices respiratoires manquent. On trouve cependant quelques hydatodes, environ un au mm². Les cellules épidermiques sont polygonales, souvent rectangulaires, à membranes droites et épaisses.

6. Cypripedium villosum Ldl.

Cette Orchidée de Birmanie a des feuilles étroites, coriaces, au limbe épais vers la nervure centrale, aux nervures parallèles non saillantes sous le limbe et au pétiole large et aplati. La grosseur des cellules, dans les épidermes de ces feuilles, est frappante. Elles atteignent 88 μ de large dans l'épiderme inférieur et 140 μ dans l'épiderme supérieur.

Sous la feuille, les pores respiratoires, au nombre de 66 par mm², sont répartis d'une façon irrégulière. Ils sont entourés de 4 ou 5 cellules annexes avec autant d'insertions. Les cellules épidermiques ont le plus souvent six côtés droits. A côté des cellules hexagonales, on trouve également des pentagonales et des heptagonales, plus rarement des cellules carrées. Les hydatodes manquent totalement, aussi bien sur la feuille qu'au-dessous. L'épiderme supérieur est également privé de stomates. Les pores, sur la face ventrale du limbe, ont différentes longueurs. Les uns mesurent 49 μ, les autres 52,5 μ. Les plus grands stomates observés atteignent 56 μ de long sur 49 μ de large. Les membranes cellulosiques, entre les cellules stomatiques et les cellules annexes, sont particulièrement fines. Elles serviront d'articulations aux cellules stomatiques.

La section transversale de la feuille nous montre, sur un épiderme supérieur très épais et à grandes cellules oblongues, une cuticule de 10 à 15 μ d'épaisseur. Au-dessus de la nervure centrale, l'épiderme présente d'énormes cellules. Leur épaisseur est voisine de 650 μ, leurs noyaux atteignent 24 μ de large. A 1 mm de la nervure centrale, l'épiderme supérieur n'a plus que 350 μ d'épaisseur. Cette épaisseur de l'épiderme, vrai réservoir d'eau, va en décroissant vers le bord du limbe. A 5 mm environ de la nervure centrale, l'épaisseur n'est plus que de 128 à 144 μ. Les anticlines de ces cellules géantes sont souvent fortement ondulées. Elles pourront donc s'allonger ou se contracter facilement selon la quantité d'eau à leur disposition. Le mésophylle

présente des cellules beaucoup plus petites, rondes, avec de nombreux raphides.

La péricline cellulosique externe des cellules épidermiques, sous la feuille, a environ 10,5 à 14 μ d'épaisseur. Elle est recouverte d'une cutine de 7 à 10,5 μ d'épaisseur environ. Les anticlines ventrales des cellules de fermeture sont cutinisées, la cutine descend même sur les petits becs internes et tapisse, plus bas, une partie de la chambre sous-stomatique. Avec le chlorure de zinc iodé, cette cutine apparaît très nettement colorée en jaune foncé. En détruisant toute la cellulose, par SO_4H_2, on voit très bien apparaître la cutine, très fine, qui tapisse les parois latérales de la chambre sous-stomatique. Ce qui frappe, c'est l'allongement radial assez prononcé des cellules de bordure. Le stomate est du type « Iris ». Les périclines internes sont considérablement épaissies, les périclines externes le sont beaucoup moins, mais, par contre, elles sont surmontées d'une large arête cutinisée qui se termine par un long bec. Les becs externes sont connivents. Il y a formation, non seulement d'un léger puits autour de ces becs, mais aussi d'une antichambre profonde, de l'orifice eisodial à la région médiane de l'anticline ventrale.

Tandis que les becs externes sont très grands et bien marqués, les becs internes sont très réduits mais délimitent néanmoins une antichambre postérieure plus petite que l'antichambre antérieure. Avec les becs externes, entre les prolongements desquels un air sursaturé d'humidité retardera l'évaporation, la région médiane et les petits becs cutinisés inférieurs, on a ici une triple fermeture. Il y a donc ici un surcroît de protection contre la transpiration. Un autre caractère xérophyte est l'épaisseur excessive de la péricline externe des cellules épidermiques (fig. 5).

Le stomate est légèrement enfoncé dans son épiderme et sa chambre sous-stomatique est assez réduite. Les lumens des cellules de fermeture sont excentriques. Les anticlines sont assez minces, mais sur une courte portion seulement. Elles réduiront le pouvoir de dilatation du pore. Un système de charnières est fort bien marqué entre les cellules de bordure et leurs cellules annexes. Des articulations externes et internes se voient bien sur les anticliniques dorsales des cellules de fermeture. L'articulation externe est encore accentuée par une légère prolifération de la couche de cutine, au-dessus des cellules de bordure. Les cellules annexes prolifèrent très faiblement en direction de la

chambre sous-stomatique. Les cellules annexes sont un passage utile entre les cellules stomatiques et les cellules épidermiques. Par leurs membranes fines, elles protègent le stomate contre la pression des cellules épidermiques. Les cellules stomatiques sont beaucoup plus petites que les cellules épidermiques voisines, énormes, avec de gros noyaux et bien protégées contre l'imbibition par leurs épaississements cellulosiques particulièrement prononcés vers l'extérieur. La cutine, assez épaisse, est cependant très peu crénelée sauf près du pore respiratoire.

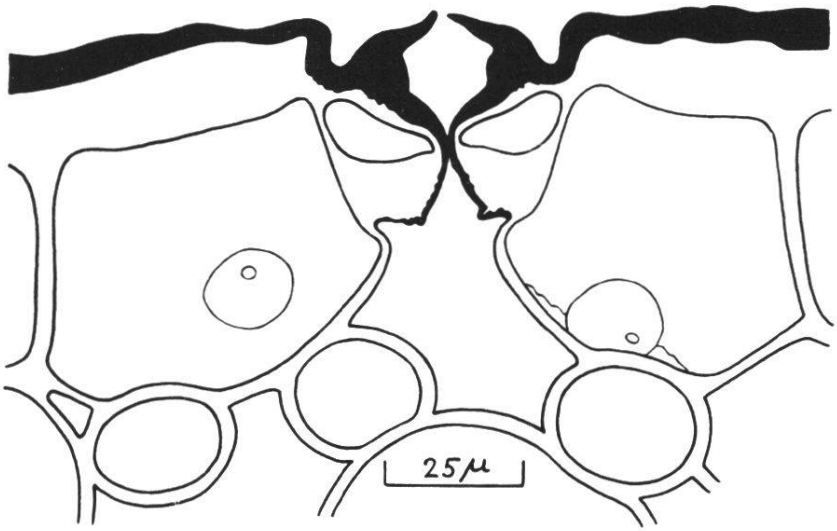

Fig. 5. Coupe transversale équatoriale du stomate de l'épiderme inférieur chez Cypripedium villosum. Ici, la fente ostiolaire a *38,5* μ de profondeur, de l'orifice eisodial à l'orifice opisthial. La largeur de ce stomate n'est que de *46* μ.

7. Liparis longipes Ldl.

Chez cette Orchidée des îles du Pacifique, les orifices respiratoires, assez petits mais nombreux, ne se rencontrent que sous le limbe. Les pores, sous la feuille, sont disposés irrégulièrement mais en quantité presque toujours égale au mm². L'ostiole est entouré d'un anneau de cutine formé par les becs supérieurs. Les cellules épidermiques sont, le plus souvent, hexagonales et à parois droites. Le nombre de cellules annexes est de 4 avec 4 insertions sur les cellules de bordure. Pour voir les insertions il faut retourner l'épiderme arraché. Dessus, elles sont masquées par des bourrelets de cutine autour de l'ostiole.

Le stomate a 31,5 μ de long sur 31 μ de large. L'ostiole a un diamètre de 10,5 μ. Le nombre de pores rencontrés au mm² s'élève, en moyenne, à une centaine.

Certaines grosses cellules, dans le mésophylle, sont bourrées de raphides. La cutine atteint 14 à 21 μ d'épaisseur sur la feuille, 10 à 14 μ sous la feuille. L'ostiole a 35 μ de profondeur depuis l'orifice eisodial jusqu'à l'orifice opisthial.

La fig. 6 montre que les becs supérieurs, connivents, sont très fortement cutinisés et très hauts. Ils forment, entre eux, une profonde antichambre antérieure. Les becs internes sont très réduits, ils ressemblent à deux petites perles de cutine. La cuticule de surface est fortement crénelée et forme, autour des becs externes, un sillon circulaire. Le stomate est légèrement enfoncé dans l'épiderme. Sa chambre sous-stomatique est particulièrement réduite. Les lumens des cellules de bordure sont excentriques, piriformes. Les cellules annexes n'ont pas de proliférations en direction de la chambre sous-stomatique. L'antichambre postérieure est très petite et étroite. Sous les périclines, les articulations internes sont fines. Elles permettront une légère ouverture du stomate avec le concours des membranes anticliniques dorsales très fines. La région médiane de l'anticline ventrale est très mince, mais seulement sur une distance extrêmement courte. Les périclines internes sont très épaisses et assez fortement cutinisées en direction de la chambre sous-stomatique. Les périclines externes sont surmontées d'une énorme arête de cutine terminée par un bec crochu. Ce qui frappe le plus, chez ce stomate, c'est son étroitesse et sa hauteur. En plus, fortement protégé par une épaisse carapace de cutine, cet appareil respiratoire est difficile à observer de face et il présente une forme tout à fait particulière. La couche de cutine qui recouvre l'épiderme est excessivement épaisse, elle pénètre le long des anticlines, aux parois larges, puis écarte les parties supérieures des cellules épidermiques.

Par sa forme générale, le stomate de Liparis longipes rappelle passablement celui de Pentaphylax euryoides décrit par Rehfous en 1917.

Le stomate de Liparis longipes est particulièrement bien protégé contre une trop forte transpiration. La profonde antichambre antérieure, remplie de vapeur d'eau, protégera efficacement contre une trop forte déperdition d'eau. De plus, la cutine fortement ondulée, la chambre sous-stomatique extrêmement réduite, les becs internes et la fermeture médiane sont autant de systèmes adaptatifs qui protègent contre le manque d'eau. Ces caractères sont nettement ceux d'une plante tropicale xérophyte.

Citons également la présence, dans l'ostiole, d'une fine cutine le long des anticlines et, dans la chambre sous-stomatique, d'une cutine assez épaisse le long des périclines internes.

Par temps humide et chaud, les arêtes et la cutine crénelée empêcheront, par l'air adhérent, l'eau ou l'humidité d'arriver au stomate, ce qui nuirait à son fonctionnement.

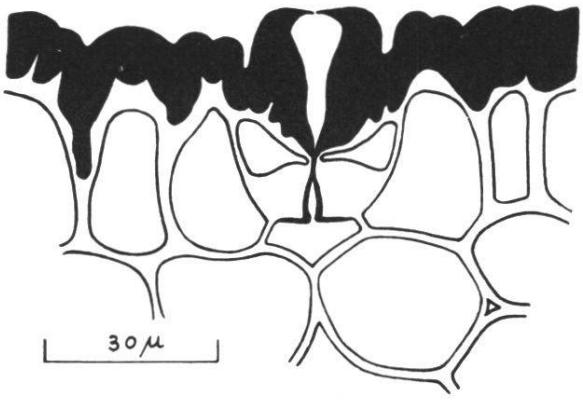

Fig. 6. Section transversale équatoriale du stomate de Liparis longipes, épiderme inférieur.

8. Odontoglossum citrosmum Ldl.

Cette Orchidée, originaire de l'Amérique tropicale (Mexique), a des stomates sous les feuilles seulement. Les pores sont dispersés irrégulièrement sous le limbe. Ils sont orientés dans le sens de la longueur de la feuille. Le suc des cellules n'est pas coloré. Les épidermes ont un léger revêtement de cire, surtout sur la feuille. Les cellules, dans l'épiderme inférieur, sont ovoïdes, ovales, oblongues ou réniformes. Quatre ou cinq cellules annexes, avec autant d'insertions, entourent les ostioles. Leurs parois sont droites ou arquées, sans ondulations. Le pore a 35 μ de long sur 42 μ de large ; son ostiole a une fente de 17,5 μ de longueur, entourée d'une margelle d'une épaisseur de 7 μ, plus mince dans les régions polaires du pore. Il y a, par mm², 150 stomates sous la feuille.

Dans une section transversale longitudinale, on aperçoit de forts bourrelets de cutine. Ils obstruent le canal ostiolaire dans l'antichambre antérieure. Ce sera un surcroît de protection contre la transpiration. La profondeur de la fente ostiolaire, dans une coupe transversale équatoriale du stomate, de l'orifice eisodial à l'orifice opisthial, atteint 42 microns. La cutine se prolonge le long des anticlines ventrales et recouvre légèrement la péricline interne. Sur la feuille, la cutine a 10,5 μ d'épaisseur, sous la feuille, 8,5 μ. Sur la feuille, l'épi-

derme atteint 35 μ d'épaisseur, sous la feuille, 28 μ. L'épiderme supérieur a des cellules plus grosses et plus longues que l'épiderme inférieur.

La section transversale équatoriale, dans le stomate de l'épiderme inférieur, ne montre qu'une seule paire de becs cutinisés (fig. 7). Tandis que le lumen des cellules de bordure est assez étroit, relevé d'une façon assez particulière en direction des cellules annexes, les périclines internes sont considérablement épaissies. Les périclines externes le sont moins mais, par contre, elles sont surmontées par une arête large et cutinisée se terminant par de longs becs connivents. Entre ces prolongements, se trouve une profonde antichambre. Elle va de l'orifice eisodial au point de contact des cellules stomatiques, endroit où se produit la fermeture médiane de l'ostiole. La cuticule descend dans la partie inférieure du pore, dans l'antichambre postérieure. Elle longe les anticlines ventrales et va jusque sous les périclines internes, dans la chambre sous-stomatique assez réduite. La couche de cutine qui recouvre l'épiderme est excessivement épaisse ; elle pénètre le long des anticlines et écarte un peu les parties supérieures des cellules épidermiques. Ce stomate est à peu près au niveau de l'épiderme, son enfoncement est minime. Les anticlines ventrales et anticliniques latérales sont assez minces. Les cellules annexes, pas très grandes, ne prolifèrent pas en direction de la chambre sous-stomatique.

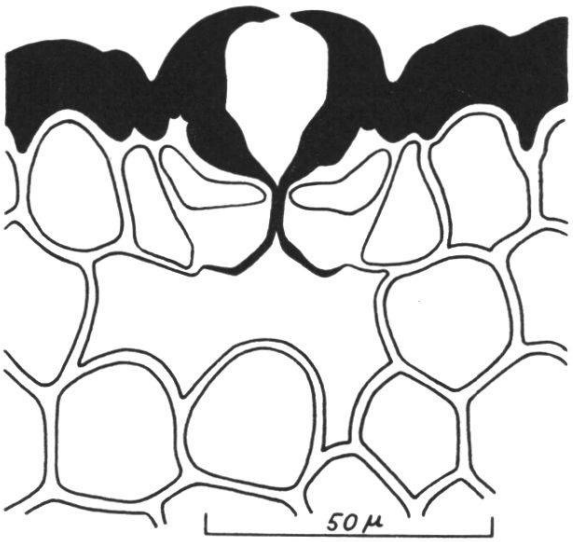

Fig. 7. Coupe transversale équatoriale du stomate de l'épiderme inférieur dans la feuille d'Odontoglossum citrosmum.

Des articulations fines, ou charnières, existent aux extrémités des périclines internes. Les cellules annexes sont typiques, elles font partie de l'appareil respiratoire. Elles seront un passage utile entre les cel-

lules de bordure et les cellules épidermiques. Leurs membranes fines protégeront le pore contre la pression mécanique des cellules épidermiques ; elles laisseront passer facilement l'eau par imbibition elles sont enfin articulaires, mais sans proliférations.

La grande antichambre antérieure, remplie de vapeur d'eau, protégera l'appareil stomatique contre la sécheresse. C'est, avec l'épaisse cutine, la chambre sous-stomatique réduite, la cutinisation des becs et des parties médianes du stomate, un des caractères propres aux xérophytes. Notons encore que la cutine présente, au-dessus des charnières, un léger amincissement.

9. Oncidium cavendishianum Bat.

Cette Orchidée du Guatemala a des feuilles charnues, d'une épaisseur d'un demi cm. environ près de la nervure centrale. Elles représentent de véritables réservoirs d'eau pour les périodes de sécheresse. Les stomates sont répartis irrégulièrement sous le limbe. La feuille est ovale, dure au toucher, comme du cuir. Le suc cellulaire du limbe n'est pas coloré.

L'emplacement des stomates, sous le limbe, est marqué par un pore assez bien arrondi parfois, souvent légèrement ovale et d'un diamètre de 21 à 25 μ.

La mise au point microscopique permet de voir qu'il y a un petit canal sous ce pore, et, plus en profondeur, les cellules stomatiques apparaissent. La surface de l'épiderme semble recouverte, vue de face, de petites perles de cire.

Le limbe a, en coupe transversale, la forme d'un V. La feuille pourra ainsi recueillir l'eau de pluie et la conduire vers le centre de cette plante épiphyte. Les cellules de l'épiderme inférieur du limbe sont polygonales, le plus souvent hexagonales, aux parois assez larges, 8 μ environ et aux nombreuses ponctuations très visibles. Les parois des cellules stomatiques sont plus minces, 4 μ environ. Les cellules annexes aux cellules de bordure sont également polygonales avec un côté courbe, rarement deux. Leurs parois sont le plus souvent droites, sans ondulation aucune. Le nombre de cellules annexes est de 4 ou 5, le plus souvent 5, avec autant d'insertions sur les cellules de fermeture. Certaines insertions deviennent très fines en contact avec la cellule de bordure. Leur rôle est certainement articulaire. Certains stomates ont même 6 insertions, voir fig. 8.

Les cellules de bordure, presque hémisphériques, sont accolées par les parties concaves et fortement adhérentes, dans leurs régions polaires. Les poils manquent totalement. Sous l'épiderme on aperçoit de très nombreux raphides. Les cellules épidermiques ont des diamètres variant entre 70 et 115 μ. Après traitement à l'eau bouillante, l'épiderme conserve son revêtement de petites perles ; elles doivent donc être formées de cutine. Cela peut être vérifié par le traitement au chlorure de zinc iodé, dans une coupe transversale du limbe.

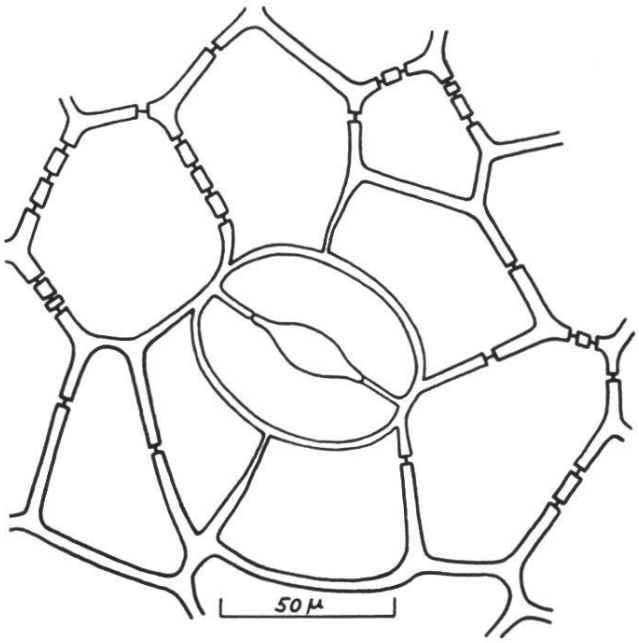

Fig. 8. Stomate de la partie inférieure de la feuille, vu de face, dans une coupe longitudinale de l'épiderme d'Oncidium cavendishianum.

L'ostiole, vu de face, a une longueur de 32 μ environ. Les stomates ont une longueur maximum de 66 μ, rarement de 70 μ. Fermés, examinés dans de la glycérine, leur largeur est de 56 μ. Ces stomates dépassent, en taille, tous ceux qui furent mesurés dans la famille des Solanées (voir Bull. de la soc. frib. d. sc. nat., 1958, vol. 48). Les stomates de cette monocotylédonée sont très grands, comme ceux d'une autre monocotylédonée, la tulipe par exemple, qui a des pores de 65 à 66,5 μ de long sous sa feuille.

Le nombre des stomates est très réduit ; sous le limbe de cette épiphyte, on en trouve en moyenne 4 par mm^2 seulement. Ce nombre de grands stomates est bien en rapport avec la lutte contre la dessication en période de sécheresse. La profondeur de la fente ostio-

laire, de l'orifice eisodial à l'orifice opisthial, est de 35 μ environ ; mais, depuis le sommet des becs cutinisés jusqu'à l'entrée de la chambre sous-stomatique, le canalicule ostiolaire mesure 70 μ. Sur le stomate, la cuticule surélevée, en forme de bec de seiche, a une épaisseur de 35 μ. Entre la cellule de fermeture et la cellule annexe, la cuticule n'atteint que 10 à 11 μ d'épaisseur. Ailleurs, elle est toujours très épaisse ; sous certaines crénelures, elle atteint 17,5 et même 24,5 μ.

La section transversale équatoriale du stomate, traitée avec le chlorure de zinc iodé, montre une belle coloration bleue des parties cellulosiques, périclines externes et internes, par exemple. L'épaisse cutine se colore en jaune ainsi que ses perles un peu plus claires. L'acide sulfurique détruit toutes les parties cellulosiques. On voit bien subsister ce qui est cutinisé. Une cutine très fine descend, par exemple, le long de l'anticline ventrale et sur une partie de la péricline interne (fig. 9).

Les papilles de la cutine, comparables à de petites lentilles, concentreront la lumière sur les cellules du mésophylle, même si la feuille est souvent ou longtemps mouillée. Les deux cellules stomatiques n'ont pas de becs cutinisés proprement dits, elles sont surmontées d'une haute coupole de cutine formant un puits assez profond. En coupe, ce puits a l'aspect de deux grands becs presque connivents.

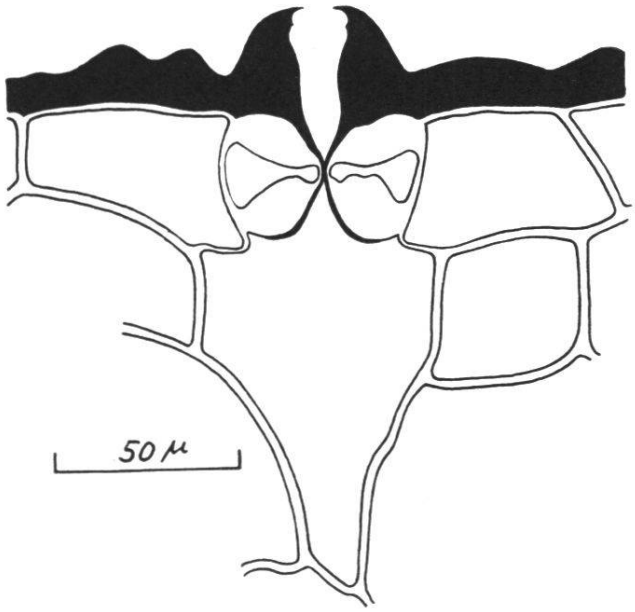

Fig. 9. Coupe transversale équatoriale du stomate de l'épiderme inférieur de la feuille d'Oncidium cavendishianum.

Le stomate est au niveau de l'épiderme, seule la cutine qui le surmonte est passablement surélevée. La chambre sous-stomatique n'est ni grande ni petite, elle est moyenne et surtout profonde et très mince

vers l'intérieur de la feuille. Sous l'épiderme, après une seconde couche de cellules moyennes suivent, vers l'intérieur du mésophylle, des cellules très grandes aux nombreux raphides. La seconde couche de cellules, sous l'épiderme, semble être un hypoderme, surtout par places. Il n'y a pas de collenchyme. Les lumens des cellules de bordure sont excentriques, piriformes. Les périclines sont très épaisses, soit dessus, soit dessous, l'inférieure l'étant un peu plus que la supérieure. Anticlines ventrales et dorsales sont fort minces. Les cellules annexes forment des proliférations très faibles vers la chambre sous-stomatique. Dans ces proliférations inférieures au stomate, on devine une articulation très fine. Les articulations supérieures ne doivent plus fonctionner ici, la couche de cutine qui les recouvre étant épaisse et rigide. On a ici un stomate du type « Amaryllis ». Sous l'épiderme, l'aerenchyme est fait de très petits espaces intercellulaires presque toujours triangulaires.

Sur la feuille, dont la position est ici presque verticale, l'épiderme supérieur semble construit comme l'épiderme inférieur. Les orifices respiratoires sont répartis irrégulièrement sur le limbe. Ils ont le même aspect que sous la feuille. En surface, ils ont la forme de puits plus ou moins arrondis avec une large margelle. Le diamètre du puits est entre 42 et 45 μ. Celui du pore est de 14 à 21 μ. La margelle a une épaisseur d'environ 11 μ, à certains endroits même un peu plus. Les cellules annexes au stomate n'ont pas de contours ondulés ni les cellules épidermiques. La structure de ces cellules est la même que sous

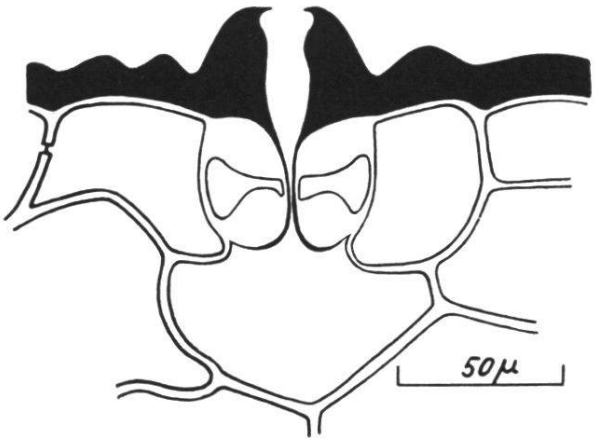

Fig. 10. Section transversale équatoriale d'un stomate de l'épiderme supérieur, dans la feuille d'Oncidium cavendishianum.

le limbe. Les parois des cellules épidermiques sont épaisses, elles atteignent par places 8,7 μ de large. Leurs ponctuations sont très nombreuses. Autour du stomate, les cellules deviennent un peu plus petites

et leurs membranes plus minces, surtout les insertions au nombre de 4 ou 5, avec autant de cellules annexes. L'épiderme est surmonté d'une cuticule fortement crénelée. Les stomates ont 63 μ de long (les plus grands) et fermés, dans la glycérine, les plus larges atteignent 56 μ. La fente ostiolaire, vue de face, a une longueur de 28 μ le plus souvent. Au mm² on trouve, en moyenne, 6 appareils respiratoires. La moyenne est calculée sur 25 fois 1 mm².

Dans l'épiderme supérieur, la fente ostiolaire a 70 μ de profondeur, comme dans les pores de l'épiderme inférieur. A part les grands becs de cutine externes, il n'y en a point d'autres vers l'intérieur de l'appareil (fig. 10). La cutine est fortement perlée ou crénelée, son épaisseur varie entre 17,5 et 31,5 μ. Au-dessus du stomate, l'épaisseur est même de 36 μ parfois. Le stomate est au niveau de l'épiderme. Les articulations inférieures sont bien marquées là où les cellules annexes prolifèrent très légèrement vers la chambre sous-stomatique plus petite ici que dans l'épiderme inférieur. La cutine descend, le long des anticlines ventrales, jusque sous la péricline interne.

Comparaison entre le stomate de la partie inférieure et celui de la partie supérieure de la feuille

Les cellules annexes semblent beaucoup plus typiques dans l'épiderme supérieur. Elles appartiennent ici vraiment à l'appareil stomatique. Elles sont un passage utile entre les cellules de bordure et les cellules épidermiques. Elles ont des membranes fines qui protègent le stomate contre la pression mécanique des cellules épidermiques. Elles sont également articulaires sur l'anticline dorsale, dans la partie inférieure de cette membrane. La cellule de fermeture est plus haute et plus étroite, les cellules annexes et la chambre sous-stomatique sont plus petites dans l'épiderme supérieur ; mais, dans l'ensemble, les deux stomates sont de même structure. Les lumens sont partout allongés, piriformes, les membranes anticliniques ventrales, sur une très courte distance, sont très minces. Les membranes anticliniques dorsales sont également très minces, mais sur la moitié de leur longueur seulement. Périclines internes et externes sont, dans les deux épidermes, très épaisses pour les cellules de fermeture, assez minces par contre pour les cellules annexes et épidermiques.

Cutines et cryptes se ressemblent beaucoup. L'appareil respiratoire est, dans les deux faces du limbe, du type « Amaryllis » et les cellules annexes constituent des charnières. Les becs cutinisés internes font ici complètement défaut. Vers l'ouverture opisthiale les cellules de bordure sont très arrondies et plus rapprochées – le stomate étant fermé –, dans l'épiderme supérieur que dans l'épiderme inférieur. Dans les deux épidermes, les cryptes ont sensiblement la même profondeur. Cela est compréhensible, la feuille de cette Monocotylédonée étant dressée et rigide. Les cryptes profondes protégeront, comme l'épaisse cutine, contre la forte transpiration. Dans le puits, la vapeur d'eau permanente protégera aussi contre une trop forte transpiration. Les becs surélevés protégeront l'appareil respiratoire contre le vent qui dessèche. La profonde fente ostiolaire est aussi une protection contre la dessiccation.

La rareté des stomates, sur les deux faces de la feuille, montre également qu'il s'agit ici d'une xérophyte. La cutine, particulièrement épaisse, diminuera au maximum la transpiration. La crénelure augmente encore cette protection. La position verticale de la feuille est aussi un caractère xérophyte chez Oncidium. La feuille est épaisse,

Fig. 11. Photographie de la section transversale équatoriale du stomate d'Oncidium cavendishianum (épiderme sup.). L'échelle, à droite, représente *50* μ.

aqueuse, succulente. La chambre sous-stomatique est assez réduite. Tous ces arrangements secondaires et adaptatifs sont des protections contre la sécheresse. Les grands becs cutinisés ne se ferment pas, car ils forment une margelle de cutine rigide à l'entrée du puits.

Le mésophylle d'Oncidium contient des réservoirs d'eau vasiformes. Ce sont d'assez grandes cavités, de la taille des grosses cellules parenchymateuses, en forme de trachéides et renforcées intérieurement par des spirales plus ou moins ligneuses. Certains de ces réservoirs sont oblongs, d'autres isodiamétriques. Par temps très sec et par manque d'eau, ils ne s'affaisseront pas et se rempliront de vapeur d'eau ou d'air. Leur présence, assez nombreuse dans la feuille, montre bien qu'Oncidium doit faire de grosses réserves d'eau pour les périodes de sécheresse.

10. Vanda suavis Ldl.

La feuille, assez longue et d'une largeur de 4 à 5 cm., a ses deux moitiés de limbe fortement relevées depuis la nervure centrale. La feuille a ainsi la forme d'une gouttière ; elle recueillera facilement l'eau de pluie et la conduira vers les racines. Vanda suavis, originaire de Java, a des feuilles très riches en fibres, sa pigmentation est assez foncée.

Sous la feuille, la répartition des pores est irrégulière, on en compte 59 par mm^2 en moyenne. Cette moyenne a été comptée sur 10 mm^2. Les pores, vus de dessus, ont la forme de petits puits entourés d'une large margelle. Le suc cellulaire de l'épiderme et du mésophylle n'est pas coloré. Certaines cellules sont riches en raphides et d'autres, sous l'épiderme, sont devenues énormes, fibro-ligneuses ou sclérenchymatiques, aux parois très épaisses.

Les stomates ont 46 μ de long sur 46 μ de large. L'ostiole atteint 17,5 μ de large. En surface, les pores ont 35 μ de large, y compris la margelle. La cutine est surmontée d'une légère couche de cire. Les cellules épidermiques ont une forme polygonale, un peu allongée ; certaines sont ovales. Les 5 ou 6 cellules annexes, autour des cellules de fermeture, sont également polygonales, leurs parois ne sont pas ondulées et leurs insertions, sur le stomate, sont au nombre de 5 ou 6. Sous la feuille, en coupe transversale équatoriale, le pore a une fente ostiolaire dont la profondeur, de l'orifice eisodial à l'orifice opisthial, est de 39 μ. Les stomates sont orientés dans le sens de la longueur

de la feuille. Pour avoir une section transversale équatoriale dans l'appareil stomatique, il faut faire des coupes dans le sens de la largeur de la feuille. Dans les deux sections de la feuille, longitudinale et transversale, on voit de très nombreuses fibres, cellules mécaniques épaisses et fort allongées.

La cutine de l'épiderme inférieur atteint 14 μ d'épaisseur. Le pore, sous la feuille, en section transversale équatoriale, montre une seule paire de becs cutinisés (fig. 12). Ces deux becs externes, sur deux fortes arêtes de cutine, sont très développés et presque connivents. Les becs internes sont masqués par de très gros renflements cutinisés sur la péricline interne. Sur l'épiderme, la cutine est un peu crénelée. Le stomate est au niveau de l'épiderme, il est surmonté par un puits profond, l'antichambre antérieure. La chambre sous-stomatique est assez petite. Sous l'hypoderme, dans le parenchyme lacuneux, apparaissent de grosses scléréides. Les lumens, dans les cellules de bordure, sont excentriques, effilés vers l'ostiole. L'antichambre postérieure est très courte.

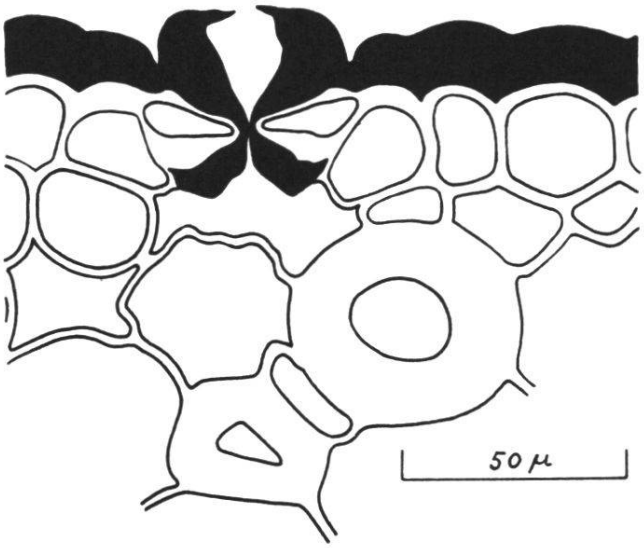

Fig. 12. Section transversale équatoriale du stomate de Vanda suavis dans l'épiderme inférieur de la feuille.

Toutes les périclines externes, des cellules de fermeture et des cellules épidermiques, sont fortement renforcées par de la cutine. La cutinisation est cependant plus faible, à deux endroits, au-dessus des charnières du stomate. Les périclines internes, très larges, sont fortement cutinisées en direction de la chambre sous-stomatique. Les anti-

clines ventrales, assez minces, sont recouvertes d'une mince couche de cutine ; les anticliniques dorsales, plus longues et très minces par places, ne sont pas cutinisées. La cutinisation, dans ce stomate, est remarquablement prononcée, en vue de la lutte contre la trop grande perte d'humidité. Les proliférations des cellules annexes sont insignifiantes. Les articulations, très fines, sont bien marquées entre la cellule annexe et la péricline interne de la cellule stomatique.

Sur la feuille, les pores, bien moins nombreux, sont aussi orientés dans le sens de la longueur de la feuille. Ils sont dispersés, sans ordre, sur la surface de la feuille. Les cellules épidermiques, polygonales, ont des parois cellulosiques avec de grosses ponctuations. Les cellules annexes des stomates, polygonales également, sont au nombre de six, le plus souvent leurs membranes ne sont pas ondulées. Par places, une légère couche de cire recouvre le limbe. On trouve, pour les pores respiratoires, les mêmes dimensions que sous la feuille. Le stomate a 46 μ de large sur 46 μ de long. Sa fente ostiolaire atteint 17,5 μ de large. Les stomates, douze fois moins nombreux que sous la feuille, sont ici au nombre de 5 au mm^2. La moyenne fut calculée sur 22 mm^2. Le puits, en surface, a 35 μ de large, y compris la margelle. Celle-ci, parfaitement circulaire, a une épaisseur de 8,5 μ. Nous avons donc, pour les stomates vus de face, les mêmes structures et dimensions sous la feuille qu'au-dessus. Il s'agit de voir maintenant si les pores, en coupe transversale, présentent des différences anatomiques. Si des modifications apparaissent, il s'agit d'en rechercher les causes. La face supérieure de la feuille, par exemple, plus exposée aux rayons solaires, est naturellement moins riche en orifices. La coupe du stomate, sur la feuille, montre une structure en tous points égale à celle du stomate sous le limbe. On voit aussi le même hypoderme et les mêmes cellules scléréides. La profondeur de la fente ostiolaire est de 39 μ, la cutine a une épaisseur de 10,5 à 14 μ et présente une légère crénelure.

Les caractères xérophytes de Vanda suavis sont : épaisse cutine sur les stomates et sur tout l'épiderme, petite chambre sous-stomatique, arêtes et becs supérieurs très développés, cutinisation importante des anticlines ventrales et périclines stomatiques internes, hypoderme et profonde antichambre antérieure sous l'orifice eisodial du pore respiratoire. On remarque, dans l'épiderme, un épaississement des périclines externes, spécialement dans les cellules annexes. Cet épaississement doit protéger l'appareil stomatique contre les tensions de sur-

face, il est également un renforcement extérieur des cellules annexes, cellules sur lesquelles s'appuient les fortes cellules de fermeture. Le lumen des cellules stomatiques, étroit, piriforme, excentrique, a sa partie effilée du côté du bec médian, la partie plus large du côté de la cellule annexe, en communication avec celle-ci par une membrane relativement mince à un certain endroit.

11. Vanda teres Ldl.

Cette Orchidée de l'Himalaya possède des feuilles cylindriques, en forme de tiges. D'où son nom *teres* qui signifie arrondi. Il s'agit d'étudier, chez cette curieuse Orchidée, les pores respiratoires autour de la feuille ronde.

La répartition des pores est irrégulière. Les cellules épidermiques sont presque toutes ovales avec de forts bourrelets de cutine. Les cellules annexes aux cellules de fermeture sont polygonales, les contours ne sont jamais ondulés. Il y a quatre cellules annexes par stomate et autant d'insertions sur les cellules de bordure. Les stomates ont une longueur de 59 μ et une largeur de 52,5 μ. L'ostiole a une largeur de 24 à 28 μ et sa profondeur atteint 60 à 63 μ. On compte, en moyenne, 12 stomates au mm^2. La cutine, tout autour de la feuille, atteint une épaisseur de 14 à 17,5 microns.

Dans une section transversale équatoriale (agrandie 1070 fois), le stomate de Vanda teres montre une structure assez spéciale, voir fig. 13. Il est surmonté de deux grandes arêtes, terminées par des becs cutinisés. Les becs internes manquent, mais ils sont remplacés par de fortes proliférations, surcroît de protection contre la transpiration. Ces proliférations sont formées, chez ce stomate particulièrement intéressant, par une seconde paire de cellules qui, au niveau d'un hypoderme, viennent rétrécir l'entrée dans la chambre sous-stomatique. L'antichambre antérieure est profonde et atteint, près de la fermeture médiane du stomate, une largeur de 21 μ. Les deux cellules de bordure sont munies, grâce aux quatre cellules annexes, de quatre articulations fines sous les périclines internes. Ces articulations très fines rendront le stomate particulièrement sensible aux différences de pressions dans les cellules.

La chambre sous-stomatique est peu profonde. La cutinisation des anticlines ventrales se prolonge jusque sous les périclines internes. La

cuticule des cellules épidermiques, fort épaisse, est légèrement crénelée. Le stomate est un peu enfoncé sous le niveau de l'épiderme. Les cellules de fermeture ont des lumens excentriques, des périclines internes et externes assez larges. Les anticlines dorsales sont très fines et faciliteront, par leur élasticité, la fermeture ou l'ouverture de l'ostiole.

Les cellules annexes, très typiques, appartiennent ici à l'appareil stomatique. Elles contribuent, par leurs proliférations, à la formation d'une antichambre postérieure. Les cellules annexes protègent également, par leurs membranes souples et fines, le stomate contre la pression mécanique des cellules épidermiques de cette feuille en forme de tige. Leurs articulations, ou charnières, sont particulièrement fines sur les anticliniques dorsales et les périclines internes. Les cellules stomatiques sont bien plus petites que leurs cellules voisines ; elles possèdent des articulations ventrales fines, mais très courtes, dans la région médiane de l'anticline.

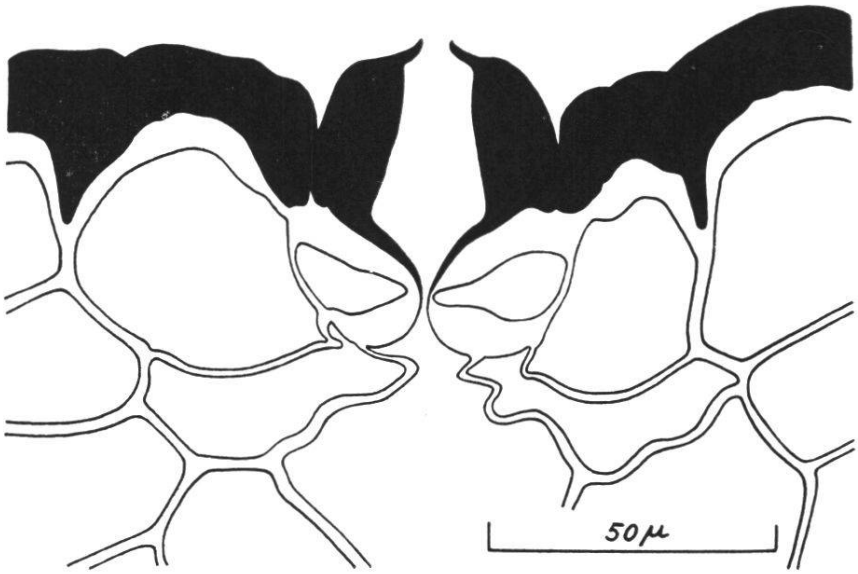

Fig. 13. Section transversale équatoriale dans le stomate de Vanda teres.

Les cellules épidermiques ont dans leurs périclines externes des épaississements cellulosiques, dans leurs anticlines des prolongements de cutine. La grande antichambre antérieure sera, chez cette xérophyte, une bonne protection contre la sécheresse. Elle contiendra un air sursaturé d'humidité. D'autres protections seront : l'enfoncement du stomate dans l'épiderme, la cutine extrêmement épaisse, la dimi-

nution de la surface du limbe arrondi, la chambre sous-stomatique réduite, les proliférations des cellules hypodermiques vers l'ostiole, les papilles cuticulaires, les becs supérieurs, la partie très étroite de l'ostiole, la fine cutine le long des périclines internes et les hautes arêtes de cutine, inclinées l'une vers l'autre, sur le stomate.

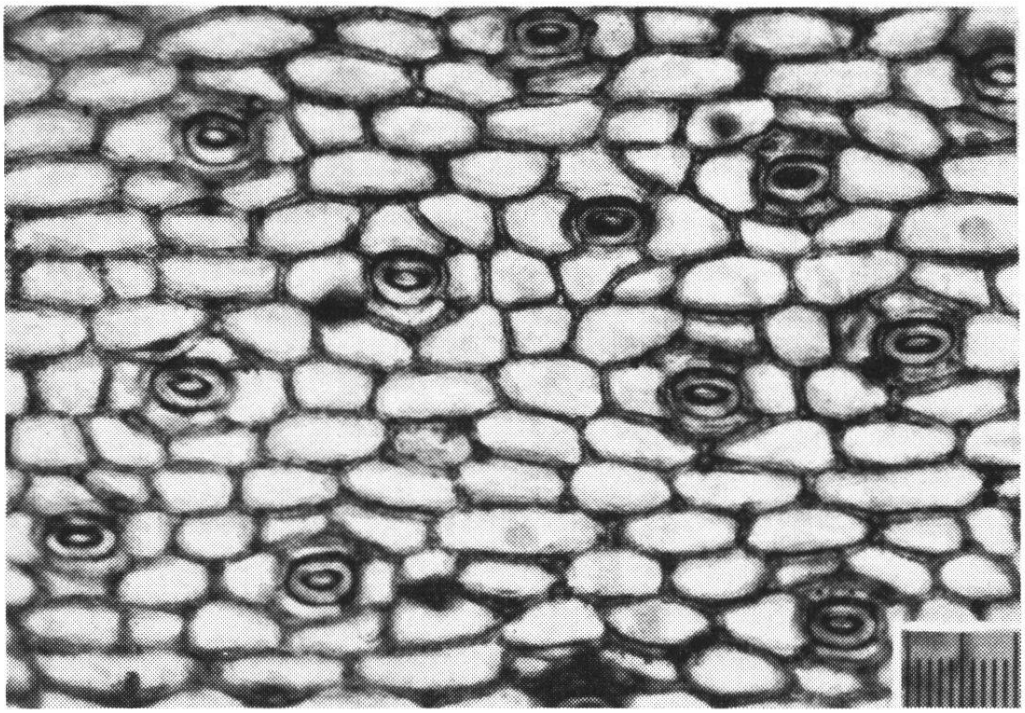

Photo R. Bersier, Fribourg.

Fig. 14. Stomates de Vanda teres vus de face. L'échelle, à droite, représente *100* μ.

12. Zygopetalum crinitum Lodd.

Chez cette épiphyte du Brésil, le limbe est assez bien développé. La feuille est mince, fibreuse. Les pores sont distribués irrégulièrement sous le limbe. Le suc cellulaire, dans les cellules épidermiques, n'est pas coloré. Les stomates se voient très bien de face. Ils ne sont pas cachés, ici, au fond d'un puits profond.

Les cellules épidermiques sont, la plupart, oblongues, rectangulaires. Certaines sont des polygones à 5 ou 6 côtés. Autour du stomate, elles diminuent de taille. De nombreuses et grosses ponctuations apparaissent dans leurs membranes cellulosiques. Les cellules annexes sont presque toujours au nombre de 4 avec autant d'insertions sur les cellules de bordure. Les contours sont légèrement ondulés, souvent même

sans sinuosités. Le stomate a 38,5 μ de long et 31,5 μ de large. Sa fente ostiolaire atteint 21 μ de long. Les stomates sont au nombre de 86 au mm², en moyenne.

Ce nombre est remarquablement représenté sur plusieurs mm². Cela montre que les stomates sont répartis d'une façon presque régulière. La profondeur de la fente ostiolaire est de 24,5 μ, de l'orifice eisodial à l'orifice opisthial. Dans l'épiderme inférieur, la cuticule a une épaisseur de 4 μ. Dans l'épiderme supérieur, l'épaisseur de la cuticule est la même. L'épiderme supérieur est plus épais (35 μ) que l'épiderme inférieur (21 μ). La cutine longe les anticlines ventrales des cellules de fermeture. Elle descend jusque sous les périclines internes et l'articulation inférieure des cellules annexes. Le stomate est muni de becs supérieurs, bien développés, légèrement au-dessus de l'épiderme, cutinisés et presque connivents. Ils laissent entre eux un espace infime pour le passage des gaz.

Sur les périclines internes, on voit une paire de becs cutinisés, extrêmement réduits ; ils ressemblent à des perles de cutine. Ces becs sont-ils en régression ? La cutine est faiblement crénelée, par places, sur l'épiderme. Nous n'avons plus de crypte ou de puits dans ce genre de pore. La chambre sous-stomatique est de taille moyenne, comparée à son orifice respiratoire. Zygopetalum crinitum semble moins bien protégée contre la sécheresse qu'Oncidium et Cattleya. Cette plante s'est adaptée à un milieu très chaud mais très humide en même temps. Les lumens des cellules de bordure sont bien développés, piriformes, entourés de périclines épaisses, particulièrement les internes, les anticlines restant assez fines.

Une antichambre antérieure, assez bien protégée par les becs de cutine, ralentira sensiblement la transpiration. Le mésophylle est formé de cellules arrondies aux membranes très fines. La nervure centrale de la feuille, en coupe transversale, s'étend d'un épiderme à l'autre. Sur la feuille, il n'y a pas de pores respiratoires, les cellules épidermiques sont oblongues, presque rectangulaires.

A part les becs supérieurs, fort développés, la cuticule assez épaisse et l'antichambre antérieure, le stomate de Zygopetalum crinitum n'a pas d'arrangements secondaires et adaptatifs contre la sécheresse.

III. Tableau synoptique

Dimensions et nombre de stomates chez les Orchidaceae

l. = longueur, la. = largeur (en μ)

	sous la feuille			sur la feuille		
	l.	la.	au mm²	l.	la.	au mm²
1. Bulbophyllum lobbii Ldl.	35	31,5	65	—	—	0
2. Cattleya labiata, var. alba Ldl.	42	45	90	—	—	0
3. Cirrhopetalum gamosepalum Griff.	28	26	15	—	—	0
4. Coelogyne dayana Rch.	35	29	87	—	—	0
5. Coelogyne pandurata Ldl.	52,5	42	29	—	—	0
6. Cypripedium villosum Ldl.	56	49	66	—	—	0
7. Liparis longipes Ldl.	31,5	31	100	—	—	0
8. Odontoglossum citrosmum Ldl.	35	42	150	—	—	0
9. Oncidium cavendishianum Bat.	66	56	4	63	56	6
10. Vanda suavis Ldl.	46	46	59	46	46	5
11. Vanda teres Ldl. (feuille ronde en ∅)	59	52,5	12	59	52,5	12
12. Zygopetalum crinitum Lodd.	38,5	31,5	86	—	—	0

IV. Résumé

1. Les Orchidées des régions tropicales ont leurs pores respiratoires placés principalement sous la feuille. Lorsqu'il y en a sur la feuille, ils sont assez peu nombreux et leurs chambres sous-stomatiques sont plus petites.
2. La plupart des Orchidées ont l'épiderme supérieur de la feuille absolument privé de stomates. Il faut voir là une protection contre la forte insolation.
3. Dans la feuille ronde, comme une tige, les stomates sont régulièrement répartis sur tout le pourtour, par exemple chez Vanda teres Ldl.
4. Lorsque la feuille a une position presque verticale, le nombre des stomates est sensiblement le même, au mm², sur les deux épidermes, par exemple chez Oncidium cavendishianum Bat.
5. Vus de dessus, les pores respiratoires des Orchidées des tropiques ont, presque toujours, la forme de puits avec une margelle très caractéristique et assez large ; elle est toujours formée par de gros becs cutinisés et formant une petite coupole, au-dessus de l'antichambre antérieure, percée en son centre par l'orifice eisodial du stomate.
6. Les stomates des Orchidées épiphytiques étudiées se distinguent par d'énormes becs cutinisés, de très épaisses cuticules ondulées et de profondes antichambres, sous l'orifice eisodial, autant de systèmes adaptatifs remarquables pour la protection de la feuille.

Bibliographie

CAPEDER E. (1898), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Orchideen. Flora, allg. Bot. Zeit., 85, 368-423.

CHARLESWORTH et RAMSBOTTOM (1917), On the structure of the Leaves of Hybrid Orchids. Proc. Linn. Soc. London 9-10.

CURTIS K. M. (1917), The Anatomy of six Epiphytic Species of New Zealand Orchidaceae. Ann. Bot. 31, 133-149.

CYGE T. (1931), Etudes anatomiques et écologiques sur les feuilles d'Orchidées indigènes. Biol. Abstr. 5, No 2341.

DANNECKER E. (1898), Über Bau und Entwicklung hohler ameisenbewohnter Orchideenknollen nebst Beitrag zur Anatomie der Orchideenblätter. Diss. Univ. Straßburg (Taf. I, Fig. 1, S. 30).

FABER (von) F. C. (1904), Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Cypripedilinae. Diss. Univ. Heidelberg.

FIRBAS F. (1931), Über die Ausbildung des Leitungssystems und das Verhalten der Spaltöffnungen im Frühjahr bei Pflanzen des Mediterrangebietes und der tunischen Steppen und Wüsten. Bei. Bot. Zbl. 48, 1, 451-465.

GESSNER F. (1956), Der Wasserhaushalt der Epiphyten und Lianen. H. d. P. 3, 915-950.

MÖBIUS M. (1886), Untersuchungen über die Stammanatomie einiger einheimischer Orchideen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., 4, 284-292.

— — (1887), Über den anatomischen Bau der Orchideenblätter und dessen Bedeutung für das System dieser Familie. Pringsh. Jahrb., 18, 530-605.

PORSCH O. (1905), Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie, Jena.

SCHIMPER A. F. W. (1884), Über Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens, Bot. Zbl. 17, 6-12.

STALFELT M. G. (1956), Die stomatare Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. H. d. P. 3, 350-426.