Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Band: 99 (1976)

Artikel: L'arrangement du pollen dans la tétrade chez les Gymnospermes. I, Les genres Pinus, Ginko et Sequoia

Autor: Huynh, Kim-Lang

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-89090

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: 12.07.2025

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

INSTITUT DE BOTANIQUE, UNIVERSITÉ DE NEUCHATEL

LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE ET DE BIOSYSTÉMATIQUE

L'ARRANGEMENT DU POLLEN DANS LA TÉTRADE CHEZ LES GYMNOSPERMES I. LES GENRES *PINUS*, *GINKGO* ET *SEQUOIA*

par

KIM-LANG HUYNH

AVEC 32 FIGURES

Introduction

L'étude de l'arrangement du pollen du *Pinus silvestris* L., du *Ginkgo biloba* L. et du *Sequoia sempervirens* Endl., faite ci-après, a pour but de voir si les lois établies dans un travail précédent (Huynh 1968, pp. 172-174) et dont on a de solides raisons de penser qu'elles règlent l'arrangement dans la tétrade du pollen des Angiospermes, s'appliquent également aux Gymnospermes. Plusieurs études aussi bien chez les Dicotylédones que parmi les Monocotylédones ont été entreprises et publiées depuis cette date, et ont, unanimement, confirmé ces lois. Une étude chez les Ptéridophytes (Huynh 1973) a indiqué que l'arrangement de leurs spores s'y conformait également.

La méiose dans les anthères est étudiée aussi chez *Pinus silvestris* et *Ginkgo biloba*, vu certaines caractéristiques vraisemblablement encore inconnues qu'y revêt cette division. Cependant l'étude de la méiose mâle vise surtout à identifier les deux couples de microspores-sœurs, cette identification étant un aspect important de l'étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez n'importe quelle espèce.

Matériel et méthodes

Pour l'étude de la méiose dans les anthères, de jeunes cônes mâles de *Pinus silvestris* et de jeunes inflorescences mâles de *Ginkgo biloba* ont été coupés en tranches d'environ 2 mm d'épaisseur et fixés à l'alcool-acétique 3 : 1, puis colorés au carmin acétique porté à légère ébullition pendant deux minutes. Microsporocytes et tétrades postméiotiques ont été extraits des sacs polliniques au moyen d'une aiguille fine et montés à une solution aqueuse d'acide acétique à 45 %. Les préparations ont été conservées d'après la méthode mise au point par Huynh (1965, p. 18).

Pour le *Pinus silvestris*, le cytoplasme des microsporocytes et des microspores fixés à l'alcool-acétique avait tendance à se contracter très visiblement. La méthode suivante a été employée pour leur redonner leur turgescence maximale : après la coloration au carmin acétique, le matériel a été laissé dans l'acide acétique à 45 % et soumis à une température de 60° C pendant douze heures. La turgescence maximale ainsi obtenue explique pourquoi sur les tétrades postméiotiques traitées par cette méthode (fig. 25-26), les sacs aérifères ne sont généralement pas visibles comme sur celles étudiées à l'état frais (fig. 7-8).

Concernant l'arrangement des microspores dans la tétrade, le *Pinus silvestris* a été étudié sur du matériel frais monté à l'acide acétique à 45 %. Cette méthode simple a été jugée suffisante, car elle a permis de voir les sacs aérifères des microspores au stade de tétrade postméiotique, ces sacs étant l'élément essentiel nécessaire à l'orientation de la microspore dans la tétrade. Pour les deux autres espèces, la coloration au rouge congo mélangé à l'hydrazide maléique technique (Stainier et *al.* 1967) a été employée pour mettre en évidence les apertures des microspores. Ce mélange colore sélectivement l'exine des microspores, même à un stade aussi jeune que le stade de tétrade postméiotique (voir p. ex. Huynh 1975), et, par conséquent, laisse incolores ou colore très faiblement les apertures, qui deviennent visibles par contraste.

Quant aux microphotographies, le film Kodak Contrast Process Ortho a été utilisé. Elles n'ont pas été retouchées. La presque totalité d'entre elles sont reproduites sur figures dessinées. Ceci est rendu nécessaire par le fait que certains détails visibles au microscope sont à peine perceptibles sur la photographie ou n'y sont pas apparus, étant situés à d'autres niveaux.

Figures 1-9

Remarque. — Toutes les figures sont à une même échelle. Les flèches indiquent la ceinture de callose en question dans le texte.

Pinus silvestris

Fig. 1. Grain de pollen : la moitié gauche de la figure représente la face supérieure, la moitié droite, la coupe optique suivant le plan de symétrie qui traverse les sacs aérifères ; la structure de l'exine du sac aérifère droit est représentée d'après Van Campo et Sivak (1972, pl. 10-11).

Fig. 2. Microsporocyte en intercinèse (reproduit de la fig. 21).

Fig. 3. Microsporocyte en métaphase II (reproduit de la fig. 23).

Fig. 4. Microsporocyte en télophase II (reproduit de la fig. 24).

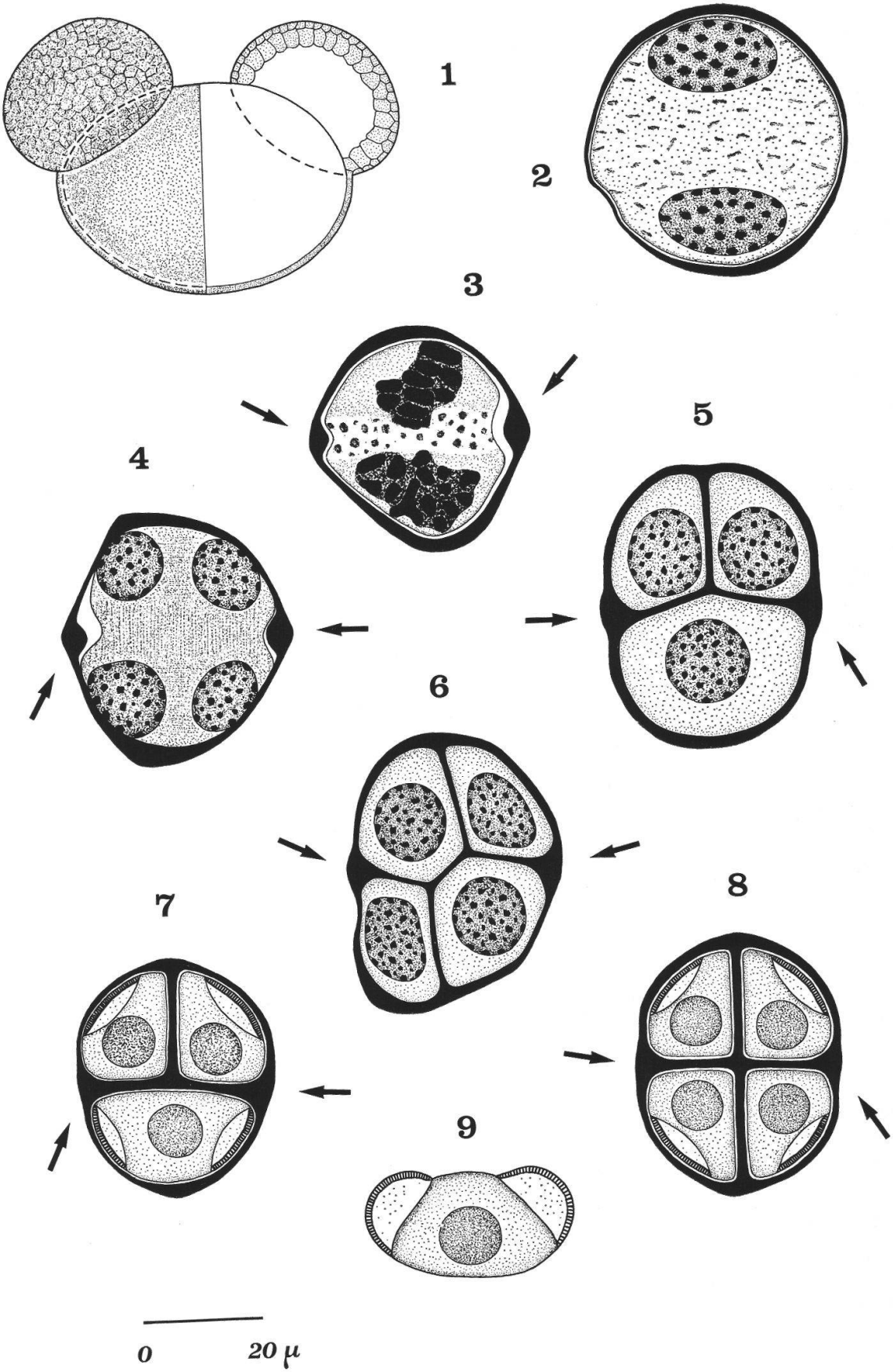
Fig. 5. Tétrade à arrangement décussé (reproduite de la fig. 25) : la quatrième microspore est cachée par la microspore inférieure.

Fig. 6. Tétrade à arrangement rhomboïdal (reproduite de la fig. 26).

Fig. 7. Tétrade à arrangement décussé (matériel frais monté à l'acide acétique à 45 %) : la quatrième microspore est cachée par la microspore inférieure. Noter les sacs aérifères, en particulier sur la microspore inférieure (comparer cette microspore avec celle présentée sur la fig. 9).

Fig. 8. Tétrade à arrangement isobilatéral (matériel frais monté à l'acide acétique à 45 %).

Fig. 9. Microspore au stade de tétrade postméiotique libérée par une pression légère sur la tétrade (matériel frais monté à l'acide acétique à 45 %). Noter les sacs aérifères (comparer avec fig. 1).


1
2
3
4
5
6
7
8
9
0
20 μ

Observations

1. Pinus silvestris

a) La méiose dans les anthères du *Pinus silvestris* étudié est normale mais se fait suivant un type intermédiaire entre le type successif et le type simultané.

Quand ils s'apprêtent à subir la méiose, les microsporocytes montrent un cytoplasme parsemé de grains d'amidon. La première division, qui se termine sans cytodiérèse, est suivie d'une courte intercinèse (fig. 2 et 21).

Sitôt que la deuxième division commence, il se forme une épaisse ceinture de callose, très caractéristique, qui s'invagine dans le cytoplasme du microsporocyte à partir de l'enveloppe callosique. Cette ceinture, située dans le plan équatorial du fuseau achromatique de la première division, atteint sa forme définitive vers le début de la métaphase homéotypique (fig. 22). En même temps, la plupart des grains d'amidon se rassemblent dans la zone médiane qui sépare les deux noyaux-fils, encerclée par la ceinture de callose en question. La métaphase (fig. 3 et 23), l'anaphase et la télophase (fig. 4 et 24) homéotypiques se déroulent comme dans une méiose du type simultané : les noyaux, qu'ils soient deux ou quatre, sont toujours rigoureusement à un même stade mitotique. Ce synchronisme parfait est facile à comprendre, ces noyaux étant dans un même cytoplasme (Huynh 1965, pp. 132-135). A la fin de la deuxième division, on observe non seulement des fibres fusoriales de cette division qui relient l'un à l'autre les noyaux de chaque couple de noyaux-frères, mais aussi des fibres du fuseau achromatique de la première division (fig. 4 et 24). Il paraît qu'il y a aussi des fibres fusoriales reliant, en se croisant, les noyaux-cousins, cependant leur existence n'est pas établie avec certitude. D'autre part, la distance entre les deux couples de noyaux-frères est visiblement plus grande que celle qui sépare les noyaux de chaque couple de noyaux-frères.

b) Il résulte de cette description qu'on reconnaît facilement les deux couples de microspores-sœurs de la tétrade postméiotique. Effectivement, ils sont invariablement séparés l'un de l'autre, de façon très visible, par les cloisons contiguës à l'ancienne ceinture de callose en question ci-dessus. Ces cloisons sont les seules de la tétrade postméiotique qui ont le bord externe le plus épais (fig. 5-8 et 25-26).

Les tétrades postméiotiques ont un arrangement isobilatéral (fig. 8), ou rhomboïdal (fig. 6 et 26), ou décussé (fig. 5, 7 et 25). Les deux couples de microspores-sœurs se croisent donc suivant un angle dont la valeur est de 0° pour les deux premières formes d'arrangement et de 90° pour la troisième. Les tétrades postméiotiques ont aussi d'autres formes d'arrangement où l'angle suivant lequel se croisent les deux couples de microspores-sœurs varie entre ces deux valeurs.

c) L'identification des deux couples de microspores-sœurs de la tétrade postméiotique une fois possible, on peut déterminer la manière dont les microspores de chaque couple de microspores-sœurs sont disposées l'une par rapport à l'autre dans la tétrade.

Pour cela, une description au moins sommaire du grain de pollen de cette espèce s'avère nécessaire. Le genre *Pinus* est caractérisé par un pollen pourvu de deux sacs aérifères (fig. 1). Ils laissent voir une sorte de réticulum à mailles larges et une exine fortement épaisse, de nature alvéolaire (Van Campo et Sivak 1972). Une coupe passant par le plan de symétrie du pollen qui traverse les sacs aérifères montre deux zones très visiblement inégales, diamétralement opposées et situées toutes les deux entre les sacs aérifères. La plus grande, qui porte, comme l'on sait, les cellules prothalliennes et la cellule générative en son centre, est tapissée d'une exine assez épaisse, toutefois de beaucoup plus mince que celle des sacs aérifères, et montre un réticulum à mailles minuscules, à peine visibles. L'autre possède une exine très mince : c'est dans cette zone qu'est située l'aperture unique du pollen, par laquelle sort le tube pollinique à la germination du pollen (Martens et Waterkeyn 1962).

La présence des sacs aérifères et le fait qu'ils ont une exine très épaisse et de loin la plus épaisse du pollen permettent d'orienter la microspore dans la tétrade postméiotique. Effectivement, les sacs aérifères sont très visibles sur les tétrades fraîches montées à l'acide acétique à 45 %. De plus, en coupe optique, ils se reconnaissent alors facilement à leur exine déjà visiblement épaisse — par contre, l'exine du corps de la microspore n'est pas encore perceptible — et à la paroi réfringente des alvéoles dont elle est constituée (fig. 7-8). Une pression légère sur ces tétrades suffit à en dégager les microspores. Ces dernières libèrent alors complètement leurs sacs aérifères (fig. 9), où l'on retrouve la même structure exinique, observée dans la tétrade postméiotique.

Prenons par exemple la tétrade présentée sur la figure 7. C'est une tétrade à arrangement décussé, les deux couples de microspores se croisant à angle droit. Les deux cloisons, l'une dans le prolongement de l'autre, qui partagent horizontalement la tétrade en deux moitiés à peu près égales, coïncident sans doute avec le plan équatorial de l'ancien fuseau achromatique de la première division, car leur bord externe fortement épais est certainement constitué par l'ancienne épaisse ceinture de callose observée à la deuxième division. Effectivement, sur cette figure, on réalise facilement que le bord externe de ces cloisons est visiblement plus épais que celui de la cloison qui sépare les deux microspores supérieures. Chacun des deux couples de microspores est donc un couple de microspores-sœurs.

Considérons le couple inférieur. La microspore située au niveau supérieur de ce couple — celle qui est visible sur la figure — montre deux faces polaires distinctes. L'une, orientée vers le centre de la tétrade, est légèrement convexe et ne porte pas de sacs aérifères : par cette orientation, elle est la face polaire proximale de cette microspore. L'autre, semi-circulaire et tournée vers l'extérieur de la tétrade — par cette orientation, elle est la face polaire distale de la même microspore —

porte, à la base, deux sacs aérifères, l'un à droite l'autre à gauche, dont la coupe optique a la forme d'une lentille biconvexe. Les deux sacs y sont en outre séparés l'un de l'autre par une partie du sporoderme beaucoup plus étroite que celle qui est la face polaire proximale. Ces deux parties du sporoderme non-porteuses de sacs aérifères correspondent donc aux deux parties du sporoderme du pollen mûr décrites ci-dessus : la première, à celle qui porte en son centre les cellules prothalliennes et la cellule générative ; la seconde, à l'autre, porteuse de l'aperture unique du pollen. Cette microspore cache totalement l'autre microspore (non représentée sur la figure), dont les sacs aérifères coïncident avec les siens.

La disposition des microspores de ce couple de microspores-sœurs l'une par rapport à l'autre permet de comprendre le couple de microspores-sœurs supérieur, qui doit avoir la même disposition. Sur ce dernier, les microspores se présentent par une face latérale où l'on ne voit qu'un sac aérifère. Les deux sacs aérifères de chaque microspore coïncident donc l'un avec l'autre.

Ces deux couples de microspores-sœurs montrent que chez cette espèce, les microspores de chaque couple de microspores-sœurs de la tétrade postméiotique sont disposées flanc contre flanc, c'est-à-dire que les deux lignes droites définies chacune par les centres des sacs aérifères d'une microspore sont parallèles l'une à l'autre. Les quatre sacs aérifères de chaque couple de microspores-sœurs sont donc symétriques deux à deux par rapport à la cloison qui sépare ces deux microspores dans la tétrade. Une autre conclusion s'impose et confirme ce qu'a dit Goebel (1933, p. 1798). La partie de la paroi située entre les sacs aérifères et porteuse, en son centre, des cellules prothalliennes et de la cellule générative est la face polaire proximale. Par conséquent, l'aperture unique, diamétralement opposée à ces cellules, est située dans la zone centrale de la face polaire distale.

Figures 10-20.

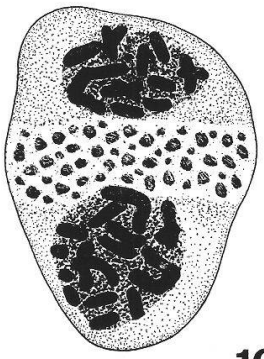
Remarque. — Toutes les figures sont à une même échelle.

Ginkgo biloba

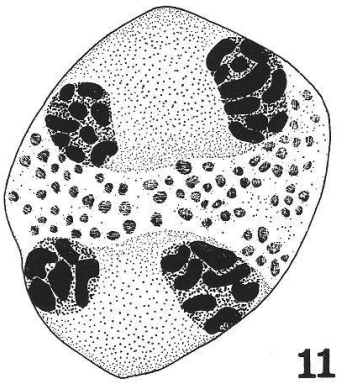
Fig. 10. Microsporocyte en métaphase II (reproduit de la fig. 27).
Fig. 11. Microsporocyte en télophase II (reproduit de la fig. 28).
Fig. 12. Tétrade à arrangement tétraédrique (reproduite de la fig. 29) : seule la microspore du niveau supérieur est représentée en détail.
Fig. 13. Tétrade à arrangement rhomboïdal (rouge congo).
Fig. 14. Pseudotriade (rouge congo).
Fig. 15. Pseudotriade (reproduite de la fig. 30).
Fig. 16. Pseudodiade (reproduite de la fig. 31).
Fig. 17. Pseudomonade en coupe optique passant par son centre (reproduite de la fig. 32).
Fig. 18. Pseudomonade en coupe optique passant par son centre (rouge congo).

Sequoia sempervirens

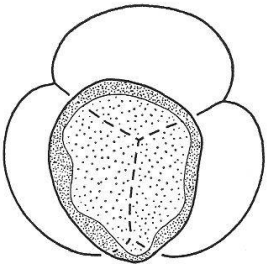
Fig. 19. Microspore au stade de microspores libres (rouge congo).
Fig. 20. Tétrade à la fin du stade de tétrade postméiotique (rouge congo) : seules les deux microspores du niveau supérieur sont représentées en détail.



10

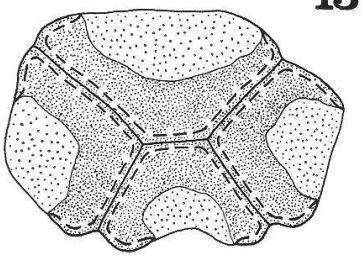


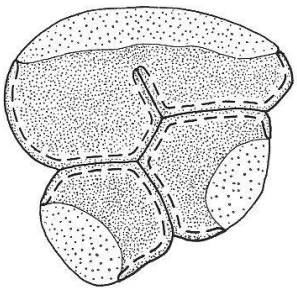
11



12

13



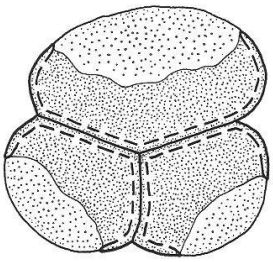


14

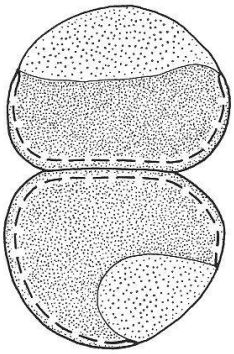
20 μ

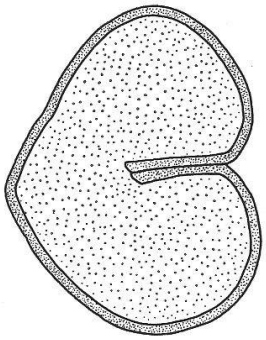
0

15



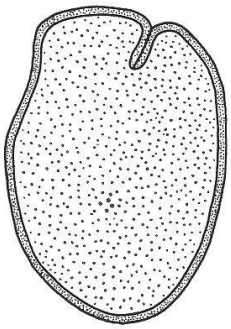
16



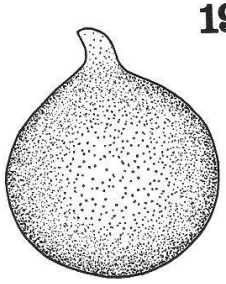


17

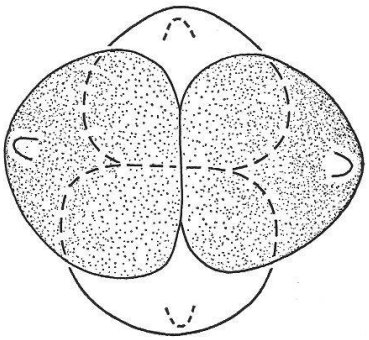
18



19



20



La même disposition des microspores dans chaque couple de microspores-sœurs l'une vis-à-vis de l'autre se retrouve dans la tétrade à arrangement isobilatéral présentée sur la figure 8. Sur cette tétrade, le bord externe fortement épais des deux cloisons horizontales, l'une dans le prolongement de l'autre, indique aussi que les deux microspores supérieures, par exemple, forment sans doute un couple de microspores-sœurs.

2. *Ginkgo biloba*

La méiose dans les anthères du *Ginkgo biloba* étudié dans ce travail est normale et se fait suivant le type simultané, comme l'ont indiqué Ishikawa (1910, fig. 3) et Mann (1924, fig. 5-8). Quand les microsporocytes s'apprêtent à subir la méiose, leur cytoplasme est parsemé aussi de grains d'amidon. A la deuxième division, la plupart de ces grains se rassemblent aussi dans la zone médiane qui sépare les deux noyaux-fils en mitose (fig. 10, 11, 27 et 28), comme l'a noté Mann (1924). La caractéristique la plus saillante de cette méiose consiste en ce qu'il n'existe alors aucun indice convaincant de la formation d'une enveloppe callosique autour des microsporocytes (voir les mêmes figures), alors que chez les autres Phanérogames une enveloppe callosique se forme normalement à ce stade.

Bien que la méiose soit tout à fait normale, on relève un pourcentage d'environ 10% de tétrades anormales, dont l'anomalie consiste en une formation défectueuse des diaphragmes à la télophase homéotypique.

a) Considérons d'abord les tétrades normales.

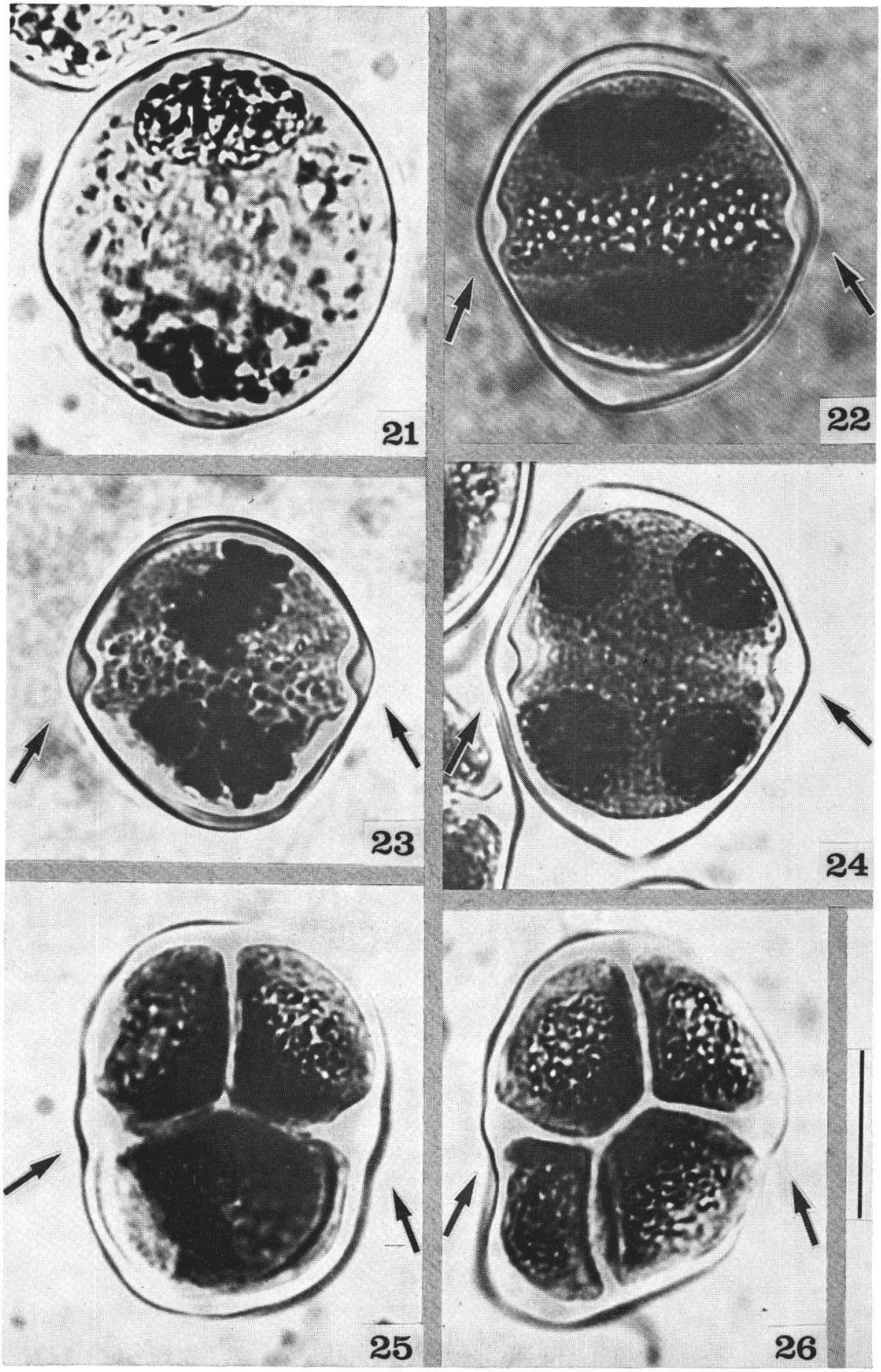
Dans ces tétrades, les microspores s'arrangent de manières diverses et il est impossible d'y reconnaître les deux couples de microspores-sœurs. Il en résulte que l'étude de l'arrangement des microspores chez cette espèce se limite à leur aperture unique, en particulier son orientation dans la tétrade.

Figures 21-26

Remarque. — Toutes les microphotographies sont à une même échelle : le segment de droite vertical, à droite de la figure 26, correspond à ca. 20 μ. La coloration est au carmin acétique. Les flèches indiquent la ceinture de callose en question dans le texte.

Pinus silvestris

Fig. 21. Microsporocyte en intercinèse (reproduit sur la fig. 2).
Fig. 22. Microsporocyte en début de métaphase II.
Fig. 23. Microsporocyte en métaphase II (reproduit sur la fig. 3).
Fig. 24. Microsporocyte en télophase II (reproduit sur la fig. 4).
Fig. 25. Tétrade à arrangement décussé (reproduite sur la fig. 5).
Fig. 26. Tétrade à arrangement rhomboïdal (reproduite sur la fig. 6).


21
22
23
24
25
26

Pour cela, il faut prendre en considération surtout les tétrades où une microspore est superposée aux trois autres situées ensemble à un même niveau, et où le centre de cette microspore, celui de la tétrade et l'œil de l'observateur sont plus ou moins sur une même verticale. La tétrade présentée sur les figures 12 et 29 peut en donner une idée, bien qu'elle ne remplisse pas tout à fait ces conditions. Sur de telles tétrades, la microspore du niveau supérieur oriente invariablement son aperture vers l'extérieur de la tétrade. C'est une aperture béante, dont les contours, vus dans ces conditions, semblent s'encastrer à peu près dans les limites de cette microspore (c'est-à-dire dans son équateur). L'aperture du pollen du *Ginkgo biloba* est donc à la face polaire distale, et son centre coïncide plus ou moins avec ce pôle.

Une évaluation plus précise de l'étendue de l'aperture par rapport à la face polaire distale nécessite une observation de tétrades postméiotiques où l'aperture est vue de profil (fig. 13). Sur de telles tétrades, on réalise que les contours de l'aperture sont rarement parallèles à l'équateur — c'est-à-dire à la ligne, imaginaire, qui sépare les deux faces polaires — de la microspore, et que l'aperture a une étendue à peu près égale à la moitié de la face polaire distale.

b) Les tétrades postméiotiques anormales sont très variées. Cependant on peut les grouper en triades, diades et monades suivant le degré de malformation des diaphragmes qui les cloisonnent. (Il semble plus correct de les appeler pseudotriades, pseudodiades et pseudomonades respectivement.)

Les pseudotriades sont formées de deux microspores haploïdes à peu près égales et d'une microspore diploïde qui est (fig. 14) ou non (fig. 15 et 30) partiellement cloisonnée. Haploïde ou diploïde, chaque microspore n'a qu'une aperture, distale. De plus, le rapport entre la surface de l'aperture et l'étendue de la face polaire distale est à peu près le même que sur une tétrade normale (fig. 13). Une microspore diploïde a donc une aperture beaucoup plus grande que celle d'une microspore haploïde.

Les pseudodiades, beaucoup moins nombreuses, sont formées de deux microspores diploïdes à peu près égales (fig. 16 et 31). Chaque microspore n'a aussi qu'une aperture, distale, et le rapport entre l'aperture et la face polaire distale est aussi à peu près le même que dans le cas d'une tétrade normale (fig. 13).

Les pseudomonades sont formées d'une seule microspore tétraploïde (fig. 17, 18 et 32). Peu nombreuses comme les pseudodiades, elles sont généralement cloisonnées par un diaphragme partiellement formé. L'auteur n'a pas réussi à déterminer si elles avaient ou non une aperture.

Il est probablement utile d'ajouter que ces pseudotriades, pseudodiades et pseudomonades ont à peu près la même taille que les tétrades normales.

3. *Sequoia sempervirens*

Sequoia sempervirens a un pollen pourvu d'une seule aperture, qui a la forme d'un doigt de gant légèrement recourbé (fig. 19). Il a été étudié

dans ce travail au seul point de vue de l'orientation de l'aperture dans la tétrade.

Les tétrades postméiotiques ont un arrangement tétraédrique ou isobilatéral. La première forme d'arrangement indique que la méiose chez cette espèce doit être aussi du type simultané. Au stade de tétrade postméiotique, l'aperture est déjà visible, et sa visibilité est encore renforcée par la coloration au rouge congo. Il a été ainsi établi que l'aperture de la microspore était située à peu près à son pôle distal, comme le montre la figure 20. Il semblait toutefois impossible d'y reconnaître les deux couples de microspores-sœurs.

Discussion

1. L'arrangement du pollen du *Pinus silvestris* au stade de tétrade postméiotique obéit aux mêmes lois qui règlent ce phénomène chez les Angiospermes (Huynh 1968, pp. 172-174) (voir aussi Huynh 1973, pp. 10-13). Considérons en particulier les lois suivantes.

D'abord c'est la « loi de la symétrie » : Les éléments morphologiques homologues (apertures, axe longitudinal et axe transversal du pollen, etc.) d'un couple de microspores-sœurs sont symétriques deux à deux par rapport à la cloison — qui est un diaphragme dans une méiose du type simultané, ou une plaque cellulaire dans une méiose du type successif — qui sépare ces deux microspores dans la tétrade. Ainsi, chez l'espèce en question, les microspores de chaque couple de microspores-sœurs sont flanc contre flanc. Il en résulte que les sacs aérifères, par exemple — les sacs aérifères retiennent l'attention ici, étant l'élément morphologique le plus visible du pollen — d'un tel couple de microspores sont symétriques deux à deux par rapport au diaphragme qui sépare ces deux microspores dans la tétrade.

Ensuite, c'est la « loi du plus petit espace » : Les microspores d'une tétrade s'arrangent de la manière que l'axe qui traverse les microspores de chaque couple de microspores-sœurs par les centres de leurs plans équatoriaux respectifs — ceux-ci supposés situés dans un même plan et contigus l'un à l'autre — a la mesure la plus faible possible. Chez le *Pinus silvestris*, effectivement, les microspores de chaque couple de microspores-sœurs sont flanc contre flanc dans la tétrade (p. ex. fig. 7 : considérer les deux microspores supérieures), satisfaisant ainsi à la fois à la « loi de la symétrie » et à la « loi du plus petit espace ».

Enfin, les deux couples de microspores-sœurs de la tétrade postméiotique du *Pinus silvestris* se croisent suivant un angle dont la valeur varie entre 0° et 90°. Cette variation est liée à l'inégalité marquante entre les deux axes équatoriaux de son pollen.

Quant aux deux autres espèces, il est impossible d'y reconnaître les deux couples de microspores-sœurs de la tétrade postméiotique.

2. D'autres espèces de *Pinus* ont une méiose mâle du type simultané. Tels sont par exemple le *P. wallichiana* (Konar et Ramchandani 1958) et le *P. roxburghii* (Konar 1960). Chez le *P. longifolia*, où la description

de SETHI (1928, p. 129) indique que la méiose dans les anthères est aussi du type simultané, cet auteur suppose toutefois qu'une plaque cellulaire éphémère se forme à la télophase de la première division. Le même auteur note cependant qu'un diaphragme assez bien marqué apparaît à l'interphase, entre les deux cellules-filles, mais reste incomplet jusqu'après la deuxième division. Ce diaphragme semble donc correspondre à la ceinture de callose en question ci-dessus chez le *P. silvestris*, située dans le plan équatorial du fuseau achromatique de la première division.

Cette ceinture de callose, observée à la deuxième division chez le *Pinus silvestris* et sans doute chez le *P. longifolia* aussi, permet de penser qu'une telle ceinture doit exister également chez les deux autres espèces mais a très probablement échappé à KONAR et à RAMCHANDANI. Car rien dans les travaux de ces auteurs, ni dans le texte ni sur les figures, ne permet même de deviner l'existence d'une telle ceinture.

Chez le *Laurelia novae-zelandiae* (Monimiaceae), il se forme aussi une ceinture de callose qui s'invagine dans le cytoplasme du microsporocyte à partir de l'enveloppe callosique au cours de la deuxième division. Cette ceinture, située aussi dans le plan équatorial du fuseau achromatique de la première division, prend part également à la formation de cloisons intersporales à la fin de la deuxième division (SAMPSON 1969).

Chez le genre *Magnolia* (Magnoliaceae), une ceinture de callose semblable s'observe aussi au cours de la deuxième division (GABARA 1971, HUYNH 1975 *b*). Elle est située aussi dans le plan équatorial du fuseau achromatique de la première division. De plus, les deux types de méiose se partagent les microsporocytes d'une même anthère. Chez le *Biota orientalis*, gymnosperme, les deux types de méiose se partagent aussi les microsporocytes d'une même anthère (SINGH et OBEROI 1962).

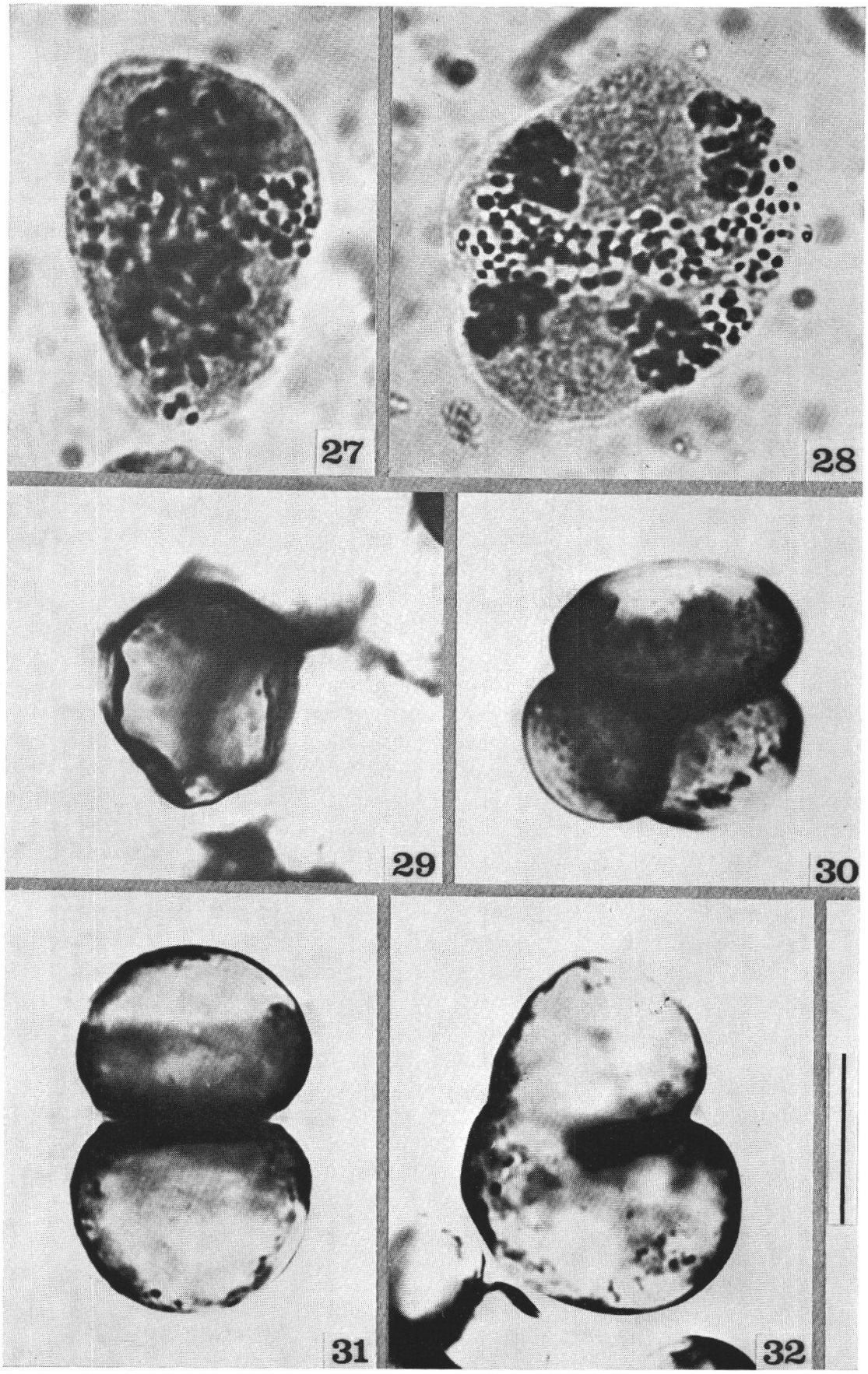
Ces genres montrent ainsi que, chez les Angiospermes comme parmi les Gymnospermes, une même compétition se livre, sous ses divers aspects, entre les deux types de méiose dans les anthères. Ce phénomène de convergence semble s'expliquer par le fait que ces deux sous-embranchements possèdent également le pollen à symétrie radiale et le pollen à symétrie bilatérale. Dans un travail précédent, HUYNH (1976, pp. 121-123) a montré l'existence évidente, chez les Angiospermes, d'une relation de causalité entre la méiose du type simultané et le pollen

Figures 27-32

Remarque. — Toutes les microphotographies sont à une même échelle : le segment de droite vertical, à droite de la figure 32, correspond à ca. 20 μ.

Ginkgo biloba

Fig. 27. Microsporocyte en métaphase II (reproduit sur la fig. 10) (carmin acétique).
Fig. 28. Microsporocyte en télophase II (reproduit sur la fig. 11) (carmin acétique).
Fig. 29. Tétrade à arrangement tétraédrique vue au niveau de l'aperture de la microspore du niveau supérieur (rouge congo). Cette tétrade est reproduite sur la figure 12.
Fig. 30. Pseudotriade (reproduite sur la fig. 15) (rouge congo).
Fig. 31. Pseudodiade (reproduite sur la fig. 16) (rouge congo).
Fig. 32. Pseudomonade vue au niveau passant par son centre (reproduite sur la fig. 17) (rouge congo).


27
28
29
30
31
32

radiosymétrique, et entre le type successif et le pollen bilatérosymétrique, le premier type de méiose et le premier type de pollen étant prédominants chez les Dicotylédones, le deuxième type de méiose et le deuxième type de pollen, chez les Monocotylédones. Cette corrélation entre type de méiose et type de symétrie pollinique permet de prévoir que chez les Gymnospermes, où le pollen radiosymétrique est le plus fréquent (ERDTMAN 1957, 1965), la méiose du type simultané doit être prédominante. Cette hypothèse de travail, formulée ici pour la première fois, semble-t-il, paraît confirmée par le peu de données bibliographiques concernant la méiose dans les anthères chez ces plantes. Ainsi, les genres *Cupressus* (KONAR et BANERJEE 1963) et *Cryptomeria* (SINGH et CHATTERJEE 1963), qui ont tous les deux un pollen radiosymétrique, montrent une méiose du type simultané. Par contre, le *Pinus silvestris*, étudié dans ce travail, dont le pollen a une symétrie encore bilatérale, présente une méiose d'un type intermédiaire entre le type simultané et le type successif. Le genre *Taxodium*, où la méiose est du type succesif (VASIL et KUMARI 1964), et le genre *Biota*, où les deux types de méiose sont présents (SINGH et OBEROI 1962) — tous les deux ayant cependant un pollen radiosymétrique — peuvent être considérés comme des retardataires dans ce processus d'évolution, évident chez les Angiospermes, dans lequel la méiose mâle va du type successif au type simultané.

3. La ceinture de callose observée dans le microsporocyte du *Pinus silvestris* à la deuxième division et durant le stade de tétrade post-méiotique permet de démontrer que dans une tétrade de microspores à arrangement rhomboïdal, les deux couples de microspores-sœurs sont parallèles l'un à l'autre, et ne se croisent pas à angle droit. Dans cette forme d'arrangement, observée très souvent dans la méiose du type simultané, en particulier chez les Orchidées, les centres des microspores sont dans un même plan et forment les sommets d'un losange (p. ex. fig. 6 et 26). Ainsi, sur la tétrade présentée sur ces figures, les microspores supérieures forment sans doute un couple de microspores-sœurs, étant séparées des microspores inférieures par les deux cloisons contiguës à l'ancienne ceinture de callose, encore reconnaissable. Cette tétrade montre donc que *dans une tétrade de microspores à arrangement rhomboïdal, les microspores dont les centres sont aux extrémités d'une diagonale du losange (formé par les centres des microspores de la tétrade) sont des microspores-cousines, et non des microspores-sœurs.*

Cette loi, établie ici pour la première fois, semble-t-il, chez les plantes supérieures, permet d'affirmer que dans la tétrade à arrangement rhomboïdal présentée sur la figure 13 *(Ginkgo biloba)*, par exemple, la microspore-sœur de la microspore supérieure doit être soit la microspore gauche, soit la microspore droite, mais certainement pas la microspore inférieure.

Cette loi est d'ailleurs facile à comprendre. Effectivement, sur la tétrade en question dans l'alinéa précédent (fig. 13), par exemple, si la microspore inférieure était la microspore-sœur de la microspore supérieure, les deux fuseaux achromatiques qui relient, à la deuxième division,

chacun les noyaux d'un couple de noyaux-fils frères, seraient alors de longueur très distinctement inégale et se croiseraient intimement en un point par le fait que les quatre noyaux-fils naissants d'une future tétrade à arrangement rhomboïdal doivent être virtuellement dans un même plan : un tel phénomène ne semble possible dans aucune méiose.

4. Chez le *Ginkgo biloba*, on n'observe pas d'enveloppe callosique, ni au cours de la méiose (fig. 27-28), ni au stade de tétrade postméiotique (fig. 29-30). Cette absence est tout à fait exceptionnelle, étant donné que la présence évidente d'une enveloppe callosique à ces deux stades est de règle chez les végétaux supérieurs. Cette espèce mérite donc une étude approfondie à ce point de vue.

Remerciements

Le matériel de *Ginkgo biloba* provenait du jardin du Dr François Matthey, Neuchâtel.

Résumé

Chez *Pinus silvestris*, la méiose mâle est d'un type intermédiaire entre le type successif et le type simultané. A la deuxième division, une ceinture de callose, située dans le plan équatorial du fuseau achromatique de la première division, se forme à partir de l'enveloppe callosique. Elle prend part à la formation des cloisons qui séparent les deux couples de microspores-sœurs. Les deux couples de microspores-sœurs se croisent suivant un angle qui varie entre 0° et 90°. Les microspores de chaque couple de microspores-sœurs sont flanc contre flanc de manière que leurs sacs aérifères se rencontrent deux à deux. Dans les tétrades rhomboïdales, les microspores dont les centres sont aux extrémités d'une diagonale du losange formé par les centres des microspores de la tétrade sont des microspores-cousines, et non des microspores-sœurs. Chez *Ginkgo biloba*, les microsporocytes n'ont pas d'enveloppe callosique. Le pore unique de la microspore est à la face polaire distale. Les microspores diploïdes ont aussi un seul pore. Chez *Sequoia sempervirens*, le pore unique de la microspore est au pôle distal.

Zusammenfassung

Bei *Pinus silvestris* stellt die männliche Meiose einen Typ zwischen sukzessivem und simultanem Typ dar. Während der zweiten Teilung bildet sich ein dicker Kallosegürtel von der Kallosehülle aus, der in der

Äquatorialebene des Spindels der ersten Teilung liegt. Er beteiligt sich an der Bildung der Scheidewände, die die beiden Schwester-Mikrosporen-Paare trennen. Die beiden Schwester-Mikrosporen-Paare schneiden sich in einem Winkel zwischen 0° und 90°. Die Mikrosporen jedes Schwester-Mikrosporen-Paares liegen Seite an Seite so, dass sich je zwei ihrer Luftsäcke treffen. In den rhomboidalen Tetraden sind Kusinen- und nicht Schwester-Mikrosporen die Mikrosporen, deren Zentren sich an den Endpunkten jeder Diagonale des Rhombus befinden, der durch die Zentren der Mikrosporen der Tetrade gebildet wird. Bei *Ginkgo biloba* haben die Pollenmutterzellen keine Kallosehülle. Die einzige Pore der Mikrospore ist an der distalen Polarseite. Die diploiden Mikrosporen haben auch eine einzige Pore. Bei *Sequoia sempervirens* ist die einzige Pore der Mikrospore im Distalpol.

Summary

In *Pinus silvestris* the male meiosis is of a type intermediate between the successive type and the simultaneous type. At the second division, a thick callose girdle, situated in the equatorial plane of the spindle of the first division, forms from the callose envelope. It takes part in the formation of the walls that separate the two pairs of sister microspores. The two pairs of sister microspores intersect at an angle between 0° and 90°. The microspores of each pair of sister microspores lie flank to flank so that their air sacs meet two and two. In rhomboidal tetrads, the microspores the centres of which are on the apices of a diagonal of the lozenge formed by the centres of the microspores of the tetrad are cousin microspores, not sister microspores. In *Ginkgo biloba* the microsporocytes have no callose envelope. The single pore of the microspore is on the distal polar face. The diploid microspores also have only one pore. In *Sequoia sempervirens* the single pore of the microspore is at the distal pole.

BIBLIOGRAPHIE

Erdtman, G. — (1957). Pollen and spore morphology / Plant taxonomy. Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta (illustrations). 151 pp., *Stockholm* (Almqvist & Wiksell).

— (1965). Pollen and spore morpholgy / Plant taxonomy. Gymnospermae, Bryophyta (text). 191 pp., *Stockholm* (Almqvist & Wiksell).

Favre-Duchartre, M. — (1956). Contribution à l'étude de la reproduction chez le Ginkgo biloba. *Rev. Cytol. Biol. vég.* 17 : 1-218.

Gabara, B. — (1971). Cytokinesis in pollen mother cells II. Magnolia soulangeana Soul. *Biochem. physiol. Pflzn.* 162 : 450-458.

Goebel, K. — (1933). Organographie der Pflanzen. 3. Teil. 2078 pp., *Jena* (G. Fischer).

HUYNH, K.-L. — (1965). Contribution à l'étude caryologique et embryologique des Phanérogames du Pérou. *Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges.* 85 : 1-178.
— (1968). Etude de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez les Angiospermes sur la base de données cytologiques. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 78 : 151-191.
— (1973). L'arrangement des spores dans la tétrade chez les Ptéridophytes. *Bot. Jahrb. Syst.* 93 : 9-24.
— (1975). Quelques phénomènes de polarité du pollen à plis multiples du genre Spathiphyllum (Araceae). *Beitr. Biol. Pflzn.* 50 : 445-456.
— (1976). Arrangement of some monosulcate, disulcate, trisulcate, dicolpate, and tricolpate pollen types in the tetrads, and some aspects of evolution in the Angiosperms. *Linn. Soc. Symp.* Ser. I (The evolutionary significance of the exine : 101-124).

ISHIKAWA, M. — (1910). Über die Zahl der Chromosomen von Ginkgo biloba. *Bot. Mag. Tokyo* 24 : 225-226.

KONAR, R. N. — (1960). The morphology and embryology of Pinus roxburghii Sar. with a comparison with Pinus wallichiana Jack. *Phytomorphology* 10 : 305-319.

KONAR, R. N. et BANERJEE, S. K. — (1963). The morphology and embryology of Cupressus funebris Endl. *Phytomorphology* 13 : 321-338.

KONAR, R. N. et RAMCHANDANI, S. — (1958). The morphology and embryology of Pinus wallichiana Jack. *Phytomorphology* 8 : 328-346.

MANN, M. C. — (1924). Microsporogenesis of Ginkgo biloba L. with especial reference to the distribution of the plastids and to cell wall formation. *Univ. California Publ. Agric. Sci.* 2 : 243-248.

MARTENS, P. et WATERKEYN, L. — (1962). Structure du pollen ailé chez les Conifères. *La Cellule* 62 : 170-222.

MARTENS, P., WATERKEYN, L. et HUYSKENS, M. — (1967). Organization and symmetry of microspores and origin of intine in Pinus silvestris. *Phytomorphology* 17 : 114-118.

SAMPSON, F. B. — (1969). Cytokinesis in pollen mother cells of Angiosperms, with emphasis on Laurelia novae-zelandiae (Monimiaceae). *Cytologia* 34 : 627-634.

SETHI, M. L. — (1928). Contributions to our knowledge of the life history of Pinus longifolia. *J. Indian Bot. Soc.* 7 : 105-150.

SHARP, L. W. — (1943). Fundamentals of cytology. 270 pp., *New York* (McGraw-Hill).

SINGH, H. et CHATTERJEE, J. — (1963). A contribution to the life history of Cryptomeria japonica D. Don. *Phytomorphology* 13 : 429-445.

SINGH, H. et OBEROI, Y. P. — (1962). A contribution to the life history of Biota orientalis Endl. *Phytomorphology* 12 : 373-393.

STAINIER, F., HUARD, D. et BRONCKERS, F. — (1967). Technique de coloration spécifique de l'exine des microspores jeunes groupées en tétrades. *Pollen et Spores* 9 : 367-370.

VAN CAMPO, M. et SIVAK, J. — (1972). Structure alvéolaire de l'ectexine des pollens à ballonnets des Abietacées. *Pollen et Spores* 14 : 115-141.

VASIL, V. et KUMARI, R. — (1964). Morphology and embryology of Taxodium mucronatum Tenore. *Phytomorphology* 14 : 369-384.

WATERKEYN, L. — (1962). Les parois microsporocytaires de nature callosique chez Helleborus et Tradescantia. *La Cellule* 62 : 223-255.