

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft

**Band:** 79 (1969)

**Artikel:** Etude de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez les Angiospermes sur la base de données cytologiques. II. Variation dans le nombre d'apertures

**Autor:** Huynh, Kim-Lang

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-55545>

### **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:** 24.04.2026

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

# Etude de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez les Angiospermes sur la base de données cytologiques

## II. Variation dans le nombre d'apertures

Par *Kim-Lang Huynh*  
(Institut de botanique, Neuchâtel)

Manuscrit reçu le 22 juillet 1969

### Introduction

1. La variation dans le nombre d'apertures du pollen d'une espèce est fréquente chez les Dicotylédones sans que cela ne paraisse toujours lié à une forme d'anomalie quelconque de la méiose. (Nous prenons en considération ici seulement les cas de pollen dont les apertures sont toutes réparties sur l'équateur.) Sans mentionner le cas typique du genre *Utricularia* (cf. Thanikaimoni, 1966, et Huynh, 1968 a), on peut retenir ici le genre *Impatiens* que le présent auteur a étudié assez en profondeur. Chez ce genre, en effet (cf. Huynh, 1968c, p. 296), les espèces à pollen 3-aperturé peuvent s'accompagner d'une faible proportion de grains 4-ap.-carrés (c'est-à-dire à équateur carré); celles dont le pollen est 4-ap.-carré peuvent avoir aussi des grains 3-aperturés et 5-aperturés; chez *I. lauterbachii*, l'unique espèce du genre à avoir un pollen normalement 5-aperturé, le pollen présente aussi une faible proportion de grains 6-aperturés (p. 316). – Or, ces pollens 3-aperturés, 4-ap.-carrés, 5-aperturés et 6-aperturés, aux apertures réparties de façon régulière sur un équateur  $\pm$  circulaire, s'arrangent différemment dans la tétrade (cf. Huynh, 1968 b), on a le droit de se demander quel sera l'arrangement du pollen dans la tétrade chez une telle espèce.

Cependant, l'étude de telles espèces n'est pas facile, principalement en raison de la difficulté d'obtenir un matériel «favorable». En effet, pour des raisons encore inconnues, la proportion des grains de pollen considérés comme «anormaux» à cause de leur minorité peut varier facilement chez une même espèce. Ces grains «anormaux» peuvent donc atteindre une proportion équivalente à celle des grains considérés comme «normaux», c'est-à-dire 50%, comme cela a été relevé parmi les *Impatiens* (cf. Huynh, 1968c, pp. 301–304). Cependant, un matériel où ces grains «anormaux» ne représentent pas plus de 10% n'est certainement pas favorable à cette étude, car les tétrades où figurent ces grains ne peuvent qu'être sporadiques et, par conséquent, ne permettent pas une étude statistique valable. – D'autre part, il ne nous semble pas impossible, du moins à l'heure actuelle, que, même sur un même matériel relevant d'une même espèce, l'arrangement du pollen dans un cas fortement variable, comme celui de *Pulmonaria longifolia* par exemple (cf. p. 358 de ce travail), prend des figures différentes dont l'existence et la fréquence peuvent être conditionnées par le milieu ambiant. Plus le pourcentage des grains «anormaux» est élevé, plus ces figures d'arrangement seront variées; le cas contraire est aussi vrai. Ainsi, il est possible que certaines des figures, qui ont été observées par nous chez telle ou telle espèce étudiée dans ce travail

grâce à un haut pourcentage de grains «anormaux», peuvent ne plus se reproduire dans d'autres conditions d'étude chez cette même espèce.

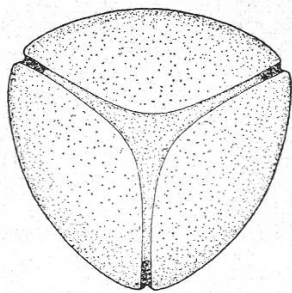
2. Le présent travail est la continuation de celui de 1968 b. Il porte sur trois espèces dont le pollen, au nombre d'ouvertures allant de trois à sept, est toujours plus ou moins *radiosymétrique*; l'équateur du pollen, en effet, apparaît comme inscriptible dans une ligne courbe vaguement circulaire sur laquelle les ouvertures occupent généralement des positions  $\pm$  à égale distance les unes à la suite des autres. La méthode (= la base cytologique) est la même. Pour une bonne compréhension de ce qui suit, la lecture préalable de la publication qui vient d'être mentionnée (pp. 155-159) est nécessaire.

Quelques rappels semblent néanmoins utiles. (1) Les diverses dispositions des microspores dans la tétrade ne seront pas présentées sous une forme tétraédrique (c'est-à-dire où une microspore recouvre les trois autres situées à un niveau inférieur: Voir par exemple, Erdtman, 1952, fig. 3, palynogr. 19, Wodehouse, 1935, fig. 19, Huynh, 1968 b, fig. 12). Elles seront par contre reproduites de façon que les quatre microspores forment deux couples répartis sur deux niveaux différents (par rapport à l'observateur), chaque couple étant formé de deux partenaires  $\pm$  symétriques l'un par rapport à l'autre et issus d'un même noyau-fils hétérotypique (c'est-à-dire qui résulte de la division hétérotypique). (Les partenaires d'un tel couple sont donc des microspores sœurs.) Cette manière de présenter la tétrade nous paraît plus appropriée à mettre en évidence les dispositions relatives des quatre microspores – à l'intérieur d'un même couple comme d'un couple à l'autre – que la forme tétraédrique, qui, d'ailleurs, peut être déduite facilement une fois ces dispositions connues. – (2) Etant donné l'existence d'un angle dièdre voisin de  $90^\circ$  entre les plans équatoriaux d'un couple de microspores sœurs, la représentation bidimensionnelle (par projection sur un plan) montre nécessairement les microspores radiosymétriques sous des formes à symétrie bilatérale (fig. 7, 9, 12, 14, etc.). – (3) Les ouvertures se conjuguent entre elles de façon «naturelle» (c'est-à-dire entre ouvertures appartenant aux microspores issues d'un même noyau-fils hétérotypique) ou «non naturelle» (c'est-à-dire entre celles relevant de microspores originaires de noyaux-fils hétérotypiques différents). Ainsi, pour la figure 6 par exemple, à mesure que l'on fait descendre l'objectif du microscope, on rencontre successivement deux couples d'ouvertures «naturels» (ils sont situés vers 12h et 6h sur cette figure), puis quatre couples «non naturels» (ils se trouvent à 2h, 4h, 8h et 10h sur la même figure), enfin un autre couple «naturel» (au centre de la figure).

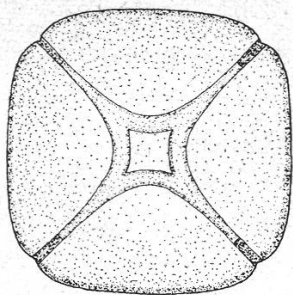
#### Matériel et technique

L'arrangement du pollen au nombre d'ouvertures variable a été abordé partiellement dans notre travail de 1968 b chez *Betula pendula* et *Utricularia quelchii* (pp. 161-162). Cependant, c'est chez les trois espèces étudiées dans le présent travail que cet arrangement présente les aspects les plus inattendus: *Primula denticulata* Sm. (Primulaceae), *Pulmonaria longifolia* Bast. (Boraginaceae) et *Nothofagus antarctica* Oerst. (Fagaceae).

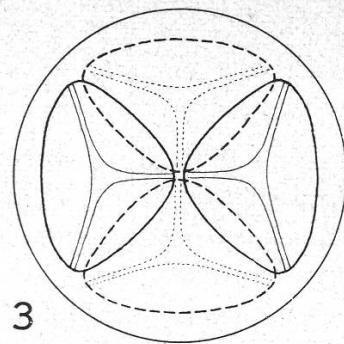
Le matériel frais a été traité par la technique trouvée par Stainier et al. (1967). Il s'agit de colorer les tétrades post-méiotiques dans un «mélange d'hydrazide maléique (21,9 g), de triéthanolamine à 85 % de triéthanolamine et 15 % de monoéthanolamine et diéthanolamine (30,93 g) et d'eau (47,17 g)», appelé «hydrazide maléique technique» (p. 370), auquel on ajoute une faible proportion de rouge congo. Cette technique qui, d'après les auteurs qui l'ont découverte, colore sélectivement l'exine, facilite l'étude de *Primula denticulata* et de *Pulmonaria longifolia*.



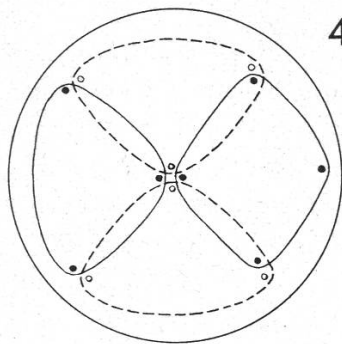
1



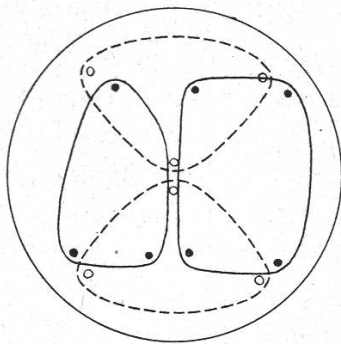
2



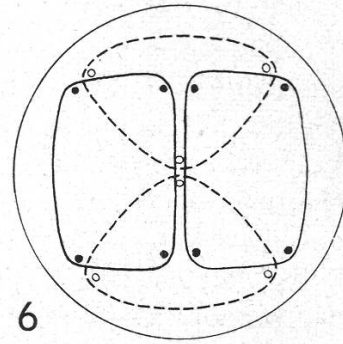
3



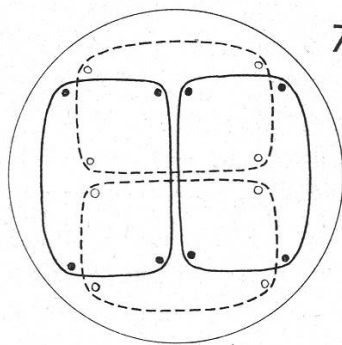
4



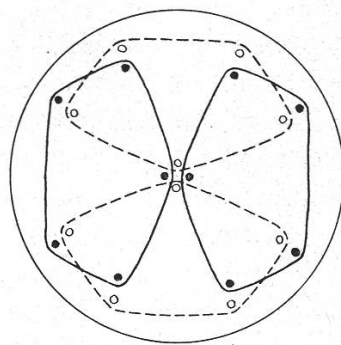
5



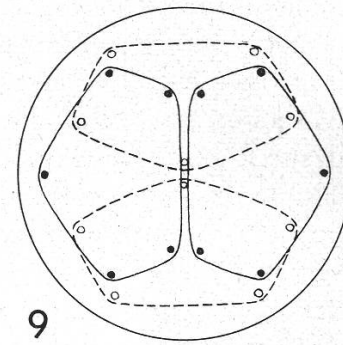
6



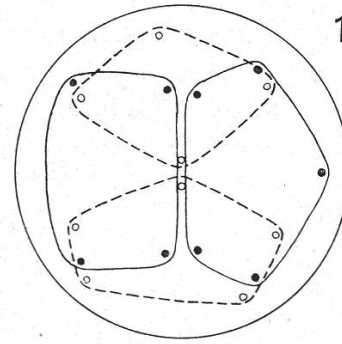
7



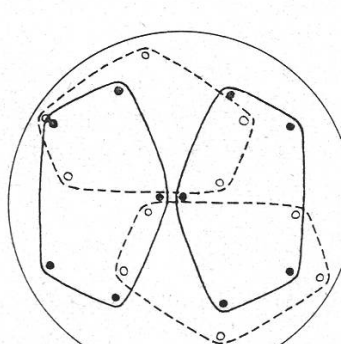
8



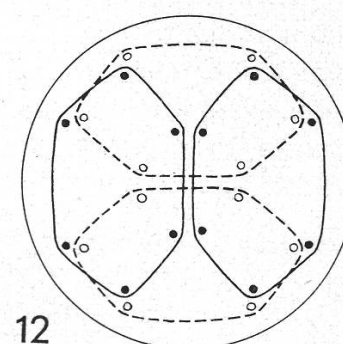
9



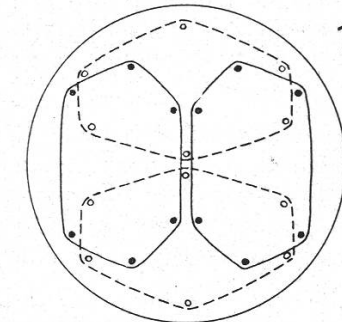
10



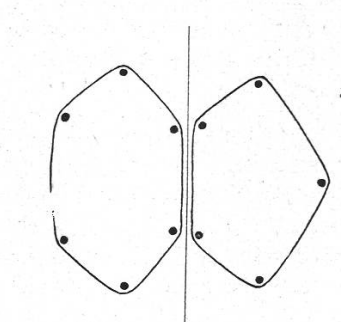
11



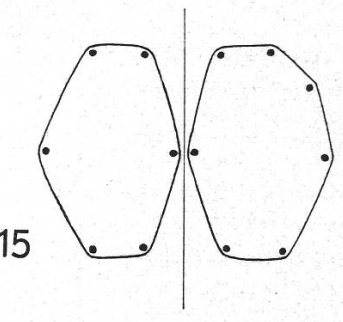
12



13



14



15

## Observations

*Remarque.* – Dans ce qui suit, nous nous permettrons, par convenance, d'employer le terme «microspore» à la place du terme «jeune microspore» que nous avons utilisé dans notre travail de 1968 b pour désigner les microspores encore retenues dans la tétrade post-méiotique. Ce changement terminologique ne peut en aucun cas apporter de confusion étant donné que toutes les espèces étudiées dans le présent travail l'ont été sur le stade de tétrade post-méiotique.

### 1. *Primula denticulata*

Cette espèce a été étudiée au mois de mars 1969 sur une souche brévistylée cultivée à l'air libre à Neuchâtel (matériel frais). Le pollen ( $16 \times 20\mu$ ) laisse voir environ 60 % de grains 3-aperturés et 40 % de grains 4-aperturés; l'équateur a une forme triangulaire ou carrée suivant que les grains de pollen sont 3-aperturés ou 4-aperturés (fig. 1 et 2). En vue polaire, le pollen présente toujours des «coins» prononcés correspondant aux points d'intersection entre les apertures et l'équateur, qui traverse ces dernières en leur milieu. Disons en passant que les apertures paraissent avoir une structure complexe, c'est-à-dire qu'elles semblent formées d'endoapertures sous-jacentes à des ectoapertures plus longues, dont les apex fusionnent sur les faces polaires; cette structure aperturale ne présente aucun intérêt dans l'étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade. – Il ne nous semble pas inutile de relever ici que sur une souche longistylée de *P. denticulata*, cultivée et étudiée dans les mêmes conditions que la souche brévistylée, le pollen, légèrement plus petit, est par contre uniformément 3-aperturé. Ainsi, le phénomène d'hétérostylie semble jouer un rôle dans la variabilité du nombre d'apertures chez cette espèce. (A ce point de vue, voir aussi Spanowsky 1962, p. 163.)

Au stade de tétrade post-méiotique, la forme triangulaire ou carrée de l'équateur du pollen (en vue polaire) est déjà nette. La coloration au rouge congo dans l'hydrazide maléique technique laisse voir en outre les apertures, qui apparaissent alors comme des interruptions sur le pourtour rouge qui représente l'exine du sporoderme en coupe optique. L'étude de cette espèce s'en trouve donc grandement facilitée.

L'arrangement du pollen normal (c'est-à-dire 3-aperturé) chez l'espèce en question se fait sans doute d'après le mode général des pollens 3-aperturés (cf. Huynh, 1968 b,

---

Figures 1 à 7: *Primula denticulata* f. *brevistyla*

Figure 1: Un grain de pollen 3-aperturé en vue polaire. x 1400

Figure 2: Un grain de pollen 4-aperturé en vue polaire. Id.

Figures 3 à 7: Diverses formes de tétrade. Les microspores représentées de la même façon (c'est-à-dire en ligne continue ou en ligne discontinue) sont situées sur un même niveau; les lignes continues indiquent le niveau supérieur, celles qui sont discontinues le niveau inférieur. Les points noirs et blancs marquent les points d'intersection entre les apertures et l'équateur de la microspore

Figures 8 à 11: *Pulmonaria longifolia*  
Mêmes explications

Figures 12 à 15: *Nothofagus antarctica*  
Figures 12 et 13: Mêmes explications

Figures 14 et 15: Deux couples de microspores sœurs. Les deux lignes verticales représentent, chacune, le plan de symétrie d'un couple de microspores sœurs; ce plan coïncide grosso modo avec le diaphragme commun de ces dernières

p. 157, sous 3). En effet, sur des tétrades où les microspores ( $7 \times 11 \mu$ ), 3-aperturées, sont disposées en deux couples répartis sur deux niveaux différents, les microspores de chaque couple tournent l'une vers l'autre une de leurs trois apertures et vers le sens opposé un de leurs trois mésocolpes (fig. 3). Les axes respectifs des deux couples de microspores sœurs étant généralement perpendiculaires entre eux, les apertures se conjuguent, dans ces conditions, deux à deux en six points différents: deux d'entre eux sont des points de conjugaison «naturels», les quatre autres sont «non naturels» (voir p. 355).

En dehors de ces tétrades normales – ces dernières étant considérées comme normales par le fait qu'elles étaient constituées exclusivement de futurs grains de pollen 3-aperturé, qui est le pollen normal chez l'espèce en question – d'autres formes d'arrangement ont été relevées. En voici les principales, décrites successivement selon leurs fréquences régressives.

Il y a des tétrades (fig. 4) où l'une des microspores est 4-aperturée alors que les trois autres sont 3-aperturées. Sur la microspore 4-aperturée, la quatrième aperture (voir la même figure, à 3h) est tournée vers l'extérieur de la tétrade. La conjugaison des apertures est la même que sur la figure 3; l'aperture supplémentaire n'a pas de partenaire de conjugaison.

Il y en a d'autres (fig. 5) où une des quatre microspores est 4-aperturée comme dans le cas précédent. Cependant, si le couple de microspores 3-aperturées a une disposition normale (comparer la même figure avec la figure 3), sur l'autre couple par contre, la microspore 4-aperturée tourne vers sa sœur, qui est 3-aperturée, un mésocolpe (et non une aperture comme dans le cas précédent). Quant à cette microspore 3-aperturée, on peut, dans une certaine mesure, dire qu'elle oriente vers sa sœur 4-aperturée un mésocolpe. En somme, sur le deuxième couple, les microspores, en particulier la microspore 4-aperturée, se comportent comme dans un arrangement normal de pollen 4-aperturé, c'est-à-dire comme chez *Impatiens hawkeri* (cf. Huynh, 1968 b). (La figure 7 peut donner une idée de cet arrangement.)

Il y a aussi d'autres (fig. 6) qui se composent de deux couples, l'un formé de microspores sœurs 3-aperturées, l'autre de microspores 4-aperturées. Sur chacun de ces deux couples, les microspores sœurs ont une disposition normale. En d'autres termes, celles qui sont 3-aperturées s'orientent dans la tétrade comme telles (comparer la même figure avec la figure 3); il en est de même pour celles qui ont 4 apertures (voir alinéa précédent). Les quatorze apertures se conjuguent ainsi deux à deux en sept points différents: trois d'entre eux sont des points de conjugaison «naturels», les quatre autres sont «non naturels».

D'autres enfin sont constituées uniquement de microspores 4-aperturées (fig. 7). Cette forme de tétrade est rare. Ici les quatre microspores s'arrangent comme dans un cas normal de pollen 4-ap.-carré (cf. supra, deux alinéas plus haut). Les seize apertures se conjuguent deux à deux en huit points différents: quatre d'entre eux sont des points de conjugaison «naturels», les quatre autres sont «non naturels».

## 2. *Pulmonaria longifolia*

Cette espèce a été étudiée vers fin d'avril 1969 sur une souche cultivée à l'air libre à Neuchâtel. Le pollen ( $36 \times 27 \mu$ ) se compose de grains 4-aperturés et de grains

5-aperturés, qui sont dans des proportions sensiblement égales. 10% au moins de tétrades post-méiotiques contiennent une (rarement deux) minuscules microspores en dehors des quatre microspores aux dimensions apparemment normales (=  $15 \times 20\mu$ ). Il semble donc que la méiose ne s'est pas déroulée normalement dans ces tétrades. Pour cette raison, l'étude de cette espèce a porté exclusivement sur des tétrades qui présentent seulement quatre microspores ayant  $\pm$  une même grandeur.

Ce n'est que vers la fin du stade de tétrade post-méiotique – c'est-à-dire vers la phase où l'enveloppe callosique et les diaphragmes méiotiques de la tétrade ont perdu considérablement leur réfringence et étaient presque sur le point de se disloquer (cf. Huynh, 1968 b, pp. 155–156) – qu'on peut identifier sûrement les apertures, qui ne mesurent alors pas moins de  $8\mu$ . La coloration au rouge congo dans l'hydrazide maléique technique renforce considérablement leur visibilité: leurs bords latéraux apparaissent alors plus réfringents que le reste du pollen, ce qui permet de les repérer facilement.

L'arrangement des microspores dans la tétrade post-méiotique chez *P. longifolia* présente plusieurs variations dont certaines restaient difficiles à expliquer.

D'abord, il y a des tétrades formées exclusivement de microspores 4-aperturées, qui ont un arrangement normal de pollen 4-aperturé (fig. 7). (Cette figure, se rapportant à l'espèce précédente, est aussi valable pour *P. longifolia*.) C'est donc le même arrangement que dans le cas de *Impatiens hawkeri* (cf. Huynh, 1968 b).

Il y a aussi des tétrades composées uniquement de microspores 5-aperturées. Elles prennent néanmoins deux formes différentes, aussi fréquentes l'une que l'autre. (1) Dans la première (fig. 8), les deux microspores de chaque couple de microspores sœurs tournent l'une vers l'autre une de leurs cinq apertures et orientent par conséquent vers l'extérieur de la tétrade un de leurs cinq mésocolpes. C'est donc le contraire du cas de *Limoniastrum monopetalum* où chaque microspore tourne vers sa sœur un de ses cinq mésocolpes, et non une de ses cinq apertures (cf. Huynh, 1968 b). Les axes respectifs des deux couples de microspores sœurs étant généralement perpendiculaires entre eux chez *P. longifolia*, les apertures peuvent se conjuguer deux à deux en dix points différents: deux d'entre eux sont des points de conjugaison «naturels», les autres sont «non naturels» (voir p. 355). – (2) Dans la seconde (fig. 9), la disposition des microspores qui vient d'être mentionnée ne s'observe que sur un seul couple alors que sur l'autre, c'est bien un de leurs cinq mésocolpes que les microspores orientent l'une vers l'autre. (La disposition des microspores du deuxième couple est donc la même que chez *Limoniastrum monopetalum*.) Ici, quatorze apertures seulement ont leur partenaire de conjugaison: trois de ces sept points de conjugaison sont «naturels», les quatre autres (qui se trouvent à 1h, 5h, 7h et 11h sur la même figure) sont «non naturels».

Il y a aussi des cas mixtes, c'est-à-dire des tétrades formées en même temps de microspores 4-aperturées et d'autres 5-aperturées. Prenons le cas de la tétrade représentée par la figure 10. Les deux couples de microspores de cette tétrade présentent chacun une microspore 4-aperturée et une autre 5-aperturée. Sur le couple supérieur, les microspores tournent l'une vers l'autre un de leurs mésocolpes. Par contre, sur l'autre, c'est bien une de ses apertures que chaque microspore oriente vers sa sœur. Ici aussi, quatorze apertures seulement ont leur partenaire de conjugaison comme dans le cas de la tétrade représentée par la figure 9 (cf. alinéa précédent).

Enfin, une faible translation latérale s'observe dans certaines tétrades sur une microspore d'un couple de microspores sœurs par rapport à l'autre microspore (fig. 11, le couple inférieur: à comparer ce couple de microspores avec le couple supérieur de la figure 9).

Parmi les formes d'arrangement de microspores décrites ci-dessus, celles représentées par les figures 9 et 10 paraissent les plus difficiles à comprendre. Car la disposition relative des microspores d'un couple de microspores sœurs – cela veut dire qu'elles tournent l'une vers l'autre ou bien une de leurs ouvertures, ou bien un de leurs méso-colpes – est généralement la même chez une même espèce, au moins dans une même tétrade; ce qui n'est pas le cas pour les deux figures en question. Ces dernières, en apparence douteuses, étaient cependant authentiques et ont été observées à plusieurs reprises sur des tétrades où l'enveloppe callosique et les diaphragmes méiotiques restaient encore en bonne place et retenaient ainsi les microspores encore dans leurs positions initiales.

*Remarque.* – Concernant les minuscules microspores dérivées des micro-nuclei dont l'origine remonte à un phénomène d'anomalie méiotique (cf. supra), il semble utile de relever ici qu'elles ont généralement une seule ouverture. L'orientation de cette dernière dans l'ensemble de la tétrade post-méiotique est irrégulière: tantôt elle se trouve tournée vers l'intérieur de la tétrade, tantôt vers l'extérieur.

### 3. *Nothofagus antarctica*

Cette espèce a été étudiée vers le début de mai 1969 sur une souche cultivée à l'air libre à Neuchâtel. Le pollen ( $28 \times 32 \mu$ ) se compose, dans sa très grande majorité et dans des pourcentages sensiblement égaux, de grains 5-aperturés et de grains 6-aperturés. Le reste est partagé entre les grains 4-aperturés et 7-aperturés. Environ 5% de tétrades post-méiotiques présentent une (rarement deux) minuscule microspore en dehors des quatre microspores aux dimensions apparemment normales ( $= 9 \times 13 \mu$ ): il semble donc que la méiose ne s'est pas déroulée normalement dans ces tétrades. D'où, même précaution que dans le cas de *Pulmonaria longifolia* à ce sujet.

Au stade de tétrade post-méiotique, les ouvertures de *Nothofagus antarctica* ne sont pas encore visibles, même avec le concours du rouge congo dans l'hydrazide maléique technique. Cependant, dès après la fin de ce stade, elles sont déjà très nettes. Il semble donc que c'est vers la fin du stade de tétrade post-méiotique – cette phase, fugitive, n'ayant pas été observée par nous faute d'un matériel abondant: l'étude de cette espèce n'a été faite que vers la fin de sa période de floraison – qu'elles acquièrent une différenciation suffisante pour ce genre d'étude. – Malgré une différenciation insuffisante des ouvertures à la phase moyenne du stade de tétrade post-méiotique – ce qui ne nous a pas permis de les voir à cette étape – elles peuvent, dans certaines conditions, être repérées sûrement. En effet, sur les microspores qui se présentent en vue polaire, la ligne équatoriale prend déjà une forme définitive; les ouvertures, encore invisibles, se trouvent sans doute sur les angles de cette ligne (voir par exemple figure 15). Cette affirmation est basée sur une étude comparée des étapes successives du développement du pollen, depuis le stade de tétrade post-méiotique jusqu'au pollen mûr en passant par les stades de microspores libres et de pollen jeune.

Sur un certain nombre de tétrades ainsi favorables, les formes d'arrangement suivantes ont été relevées. (1) Les tétrades peuvent être composées seulement de microspores 6-aperturées; les deux microspores de chaque couple de microspores sœurs tournent alors l'une vers l'autre un de leurs six mésocolpes (fig. 12). Les apertures se conjuguent ainsi deux à deux en douze points différents: quatre d'entre eux sont des points de conjugaison «naturels», les huit autres sont «non naturels» (voir p. 355). C'est donc le même arrangement que chez *Satureia grandiflora* (cf. Huynh, 1968 b). – (2) Sur d'autres (fig. 13), formées aussi de microspores 6-aperturées exclusivement, un seul des deux couples de microspores sœurs présente cette disposition. Par contre, sur l'autre couple, les microspores orientent l'une vers l'autre, non un de leurs six mésocolpes, mais bien une de leurs six apertures. Ici, quatorze apertures seulement peuvent avoir leur partenaire de conjugaison: trois de ces sept points de conjugaison sont «naturels», les quatre autres (qui se trouvent à 2h, 4h, 8h et 10h sur la même figure) sont «non naturels». Cette forme d'arrangement est difficile à comprendre comme celles représentées par les figures 9 et 10 chez *Pulmonaria longifolia*. – (3) Il y a aussi des tétrades constituées uniquement de microspores 5-aperturées et où les deux microspores de chaque couple de microspores sœurs dirigent l'une vers l'autre une de leurs cinq apertures (fig. 8). (Cette figure, se rapportant à l'espèce précédente, est aussi valable pour *Nothofagus antarctica*.)

Cependant, la plupart du temps, on ne peut pas repérer à la fois toutes les apertures d'une tétrade post-méiotique, mais seulement celles qui appartiennent à un seul couple de microspores sœurs souvent même à une seule microspore. Ces couples de microspores sœurs, dont les apertures étaient les seules visibles dans une même tétrade, ont confirmé les diverses modalités de disposition relative de microspores sœurs trouvées sur les figures mentionnées dans l'alinéa précédent (= fig. 12, 13 et 8), les couples de microspores sœurs de ces figures étant considérés isolément. – Certains de ces couples sont formés d'une microspore 6-aperturée et d'une autre 5-aperturée qui tournent l'une vers l'autre un de leurs mésocolpes (fig. 14). D'autres se composent d'une microspore 6-aperturée et d'une autre 7-aperturée qui orientent l'une vers l'autre une de leurs apertures (fig. 15); la microspore 7-aperturée présente un équateur  $\pm$  hexagonal, assez semblable à celui de l'autre microspore. La septième aperture (= celle qui se trouve en haut et à droite de la fig. 15) apparaît donc comme pratiquée sur un mésocolpe extérieur d'une microspore initialement 6-aperturée.

### Discussion et conclusion

Ainsi, chez les espèces étudiées dans ce travail, les tétrades manquaient d'uniformité, et ceci à plusieurs points de vue.

D'abord, les tétrades d'un même matériel étaient constituées de microspores qui peuvent avoir ou non un même nombre d'apertures. Ce défaut d'uniformité a pu être constaté par nous de façon sporadique chez *Utricularia quelchii* et *Betula pendula* (cf. Huynh, 1968 b, resp. p. 162 et p. 183, fig. 23). Cependant, c'est chez les espèces étudiées dans le présent travail que ce phénomène prend une ampleur considérable. – En outre, les couples de microspores sœurs, considérés isolément, peuvent même être formés de partenaires ayant ou non un même nombre d'apertures.

Ce manque d'uniformité se manifeste aussi sous un autre aspect. Sur les tétrades où les microspores ont un *même* nombre d'ouvertures, la disposition relative des microspores (c'est-à-dire l'une vis-à-vis de l'autre) d'un couple de microspores sœurs varie d'un couple à l'autre. Ainsi, chez *Pulmonaria longifolia* et *Nothofagus antarctica* (fig. 9 et 13), les microspores d'un couple de microspores sœurs tournent l'une vers l'autre par exemple un de leurs mésocolpes (: ce sont les couples supérieurs de ces figures) alors que celles de l'autre couple peuvent se regarder l'une l'autre, non par un de leurs mésocolpes, mais bien par une de leurs ouvertures. Cette forme de variation paraît constituer le degré le plus accentué (voir les deux alinéas suivants) de ce manque d'uniformité.

Chez *Primula denticulata*, les microspores d'un couple de microspores sœurs ayant un même nombre d'ouvertures (c'est-à-dire soit trois, soit quatre ouvertures) s'arrangent l'une vis-à-vis de l'autre dans la tétrade d'après le mode normal qui leur revient (fig. 6 et 7). En d'autres termes, elles tournent l'une vers l'autre une ouverture dans le cas où elles sont 3-ouverturées, et un mésocolpe si elles ont 4 ouvertures (cf. Huynh, 1968b, p. 159, sous 1, et p. 166, sous 2). Ainsi, le fait qu'une microspore oriente vers l'intérieur de la tétrade une ouverture ou un mésocolpe semble ne pas (?) constituer un caractère spécifique comme nous l'avons supposé (cf. Huynh, 1968c, p. 296). Cette supposition, avancée lors de notre travail sur le pollen des *Impatiens*, ne nous semblait pas, même à l'heure actuelle, dépourvue de fondement (cf. alinéa suivant).

Nous avons dit, trois alinéas plus haut, que les couples de microspores sœurs peuvent être formés de partenaires n'ayant pas un même nombre d'ouvertures. A cet égard, considérons la figure 4 (le couple supérieur), la figure 5 (id.), la figure 10 (tous les deux couples), la figure 14 et la figure 15. Ces divers couples de microspores sœurs, observés sur des espèces différentes et dont aucun ne ressemble à un autre, présentent néanmoins un caractère commun. C'est que la symétrie entre les éléments morphologiques correspondants (ouvertures, mésocolpes) de chaque couple, considéré isolément, est dans l'ensemble respectée. Elle est respectée surtout sur les parties du sporoderme qui sont tournées vers l'intérieur de la tétrade (voir toutes les figures précédentes, dans ce même alinéa, excepté la fig. 5). Elle est d'autant plus respectée qu'on se rapproche du diaphragme commun de deux microspores sœurs (fig. 5: le couple supérieur). (Ce diaphragme, non représenté sur ces figures, coïncide grosso modo avec les plans de symétrie qui concernent, chacun, un couple de microspores sœurs.) Ainsi, les parties du sporoderme situées vers l'intérieur de la tétrade semblent les moins affectées par le phénomène de variation dans le nombre d'ouvertures, qui est généralement à l'origine des perturbations de cette symétrie et dans la disposition normale des microspores dans la tétrade. C'est pour cette raison que nous avons toujours choisi «l'intérieur de la tétrade» – dans des expressions comme «Les partenaires d'un couple de microspores sœurs tournent l'un vers l'autre une de leurs ouvertures, etc.» – comme point de repère dans la description des figures d'arrangement de pollen. Cela explique aussi pourquoi nous avons supposé que le fait qu'une microspore oriente vers l'intérieur de la tétrade une ouverture ou un mésocolpe constitue un caractère spécifique (cf. alinéa précédent).

*Conclusion.* – A la lumière des résultats de nos recherches sur l'arrangement du pollen dans la tétrade, exposés dans le présent travail et dans celui de 1968b, nous pouvons conclure que: Plus le nombre d'ouvertures est élevé chez une espèce, plus il

y a de chances que ce nombre varie sur les grains de pollen (même provenant d'une même souche) et que cette variation soit intense et ample. Plus ce phénomène s'accroît – en d'autres termes, plus sont grandes la différence entre les nombres d'ouvertures des grains de pollen d'un même matériel (comme le cas de *Pulmonaria longifolia*, où ces grains peuvent en avoir quatre, cinq ou six) et leur fréquence – plus l'uniformité dans la disposition relative des couples de microspores sœurs de la tétrade (cf. fig. 9 et 13) et dans le nombre d'ouvertures d'un couple de microspores sœurs (cf. fig. 14 et 15) a de chances d'être perturbée. Malgré cette variabilité, la symétrie entre les éléments morphologiques (ouvertures, mésocolpes) d'un couple de microspores sœurs est dans l'ensemble respectée, surtout sur les parties du sporoderme qui sont les plus proches du diaphragme commun de ces deux microspores, qui correspond à leur plan de symétrie.

### Zusammenfassung

Die Anordnung der Pollenkörner wurde im post-meiotischen Tetradenstadium bei folgenden Arten untersucht: *Primula denticulata* f. *brevistyla* (Pollen: ungefähr 60% 3-aperturate und 40% 4-aperturate Körner), *Pulmonaria longifolia* (Pollen: ungefähr 50% 4-aperturate und 50% 5-aperturate Körner) und *Nothofagus antarctica* (Pollen zum grossen Teil zusammengesetzt aus 5- und 6-aperturaten Körnern, die einen  $\pm$  gleichen Prozentsatz ausmachen, der Rest teilt sich in 4- und 7-aperturate Körner). Alle diese Pollenkörner stellen einen Äquator dar, bei dem die Aperturen gleichmässig verteilt sind.

Die Gleichförmigkeit der Tetraden war bei diesem Material schwer gestört. Diese Unregelmässigkeiten nahmen folgende Formen an. Die Mikrosporen eines Schwester-Mikrosporen-Paares können eine ungleiche Anzahl Aperturen haben (Abb. 14, 15, usw.). Bei den Tetraden – bei denen die Mikrosporen gleichförmig eine gleiche Anzahl Aperturen zeigen, – kann die relative Mikrosporenanordnung (die auf einem Schwester-Mikrosporen-Paar beobachtet wurde) verschieden sein von derjenigen des andern Paares (Abb. 9 und 13). – Bei *Pulmonaria longifolia* beobachtet man manchmal eine seitliche Verlegung auf einer Mikrospore eines Schwester-Mikrosporen-Paares im Verhältnis zur andern Mikrospore (Abb. 11, das untere Paar).

Trotz dieser Unregelmässigkeiten wurde die Symmetrie zwischen den morphologischen Elementen (Aperturen, Mesocolpia) eines isoliert betrachteten Schwester-Mikrosporen-Paares im grossen und ganzen respektiert (Abb. 9 und 13), besonders bei dem Teil des Sporoderms, der ins Innere der Tetrade gerichtet ist (Abb. 4, das obere Paar; Abb. 10, beide Paare; Abb. 14 und Abb. 15).

### Summary

Arrangement of pollen has been studied at the post-meiotic tetrad stage in the following species: *Primula denticulata* f. *brevistyla* (pollen: ca. 60% of 3-aperturate grains and 40% of 4-ap. grains), *Pulmonaria longifolia* (pollen: ca. 50% of 4-ap. grains and 50% of 5-ap. grains) and *Nothofagus antarctica* (pollen composed in the most part with 5-ap. grains and 6-ap. grains which had  $\pm$  a same percentage, the

remainder was shared by 4-ap. and 7-ap. grains). All these pollen grains have an equator where apertures are  $\pm$  equidistantly distributed.

Uniformity of tetrads was greatly disturbed in these materials. The perturbations took the following aspects: Partners of a couple of sister microspores may have two different apertures numbers (figs. 14, 15, etc.). In the tetrads where the microspores were uniformly provided with a same apertures number, the interrelative disposition of microspores observed on a couple of sister microspores may be different on the other (figs. 9 and 13). – In *Pulmonaria longifolia* a lateral translation was sometimes noted on a microspore of a couple of sister microspores in regard to the other microspore (fig. 11, the lower couple).

In spite of these perturbations, symmetry between the morphological constituents (apertures, mesocolpia) of a couple of sister microspores considered separately was grosso modo respected (figs. 9 and 13), in particular on the parts of sporoderm oriented to the inside of the tetrad (fig. 4, the upper couple; fig. 10, both of the couples; fig. 14 and fig. 15).

Nous remercions vivement la firme Protex (Anvers, Belgique) d'avoir mis gracieusement à notre disposition les produits chimiques nécessaires à la préparation de l'hydrazide maléique technique. Une discussion sur les résultats de ce travail a été faite avec le professeur C. Favarger, directeur de l'Institut de botanique de l'Université de Neuchâtel.

#### Bibliographie

- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. I. Angiosperms. – Stockholm & Waltham, Mass.
- Huynh K.-L. 1968 a. Etude de la morphologie du pollen du genre *Utricularia* L. *Pollen et Spores* **10**, 11–55.
- 1968 b. Etude de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez les Angiospermes sur la base de données cytologiques. *Bull. Soc. bot. suisse* **78**, 151–191.
- 1968 c. Morphologie du pollen des Balsaminacées. *Grana palynol.* **8**, 277–516.
- Spanowsky W. 1962. Die Bedeutung der Pollenmorphologie für die Taxonomie der Primulaceae-Primuloideae. *Feddes Repert.* **65**, 149–214.
- Stainier F., D. Huard et F. Bronckers 1967. Technique de coloration spécifique de l'exine des microspores jeunes groupées en tétrades. *Pollen et Spores* **9**, 367–370.
- Thanikaimoni G. 1966. Pollen morphology of the genus *Utricularia*. *Idem* **8**, 265–284.
- Wodehouse R. P. 1935. *Pollen grains*. New York.