

<b>Zeitschrift:</b>	Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
<b>Herausgeber:</b>	Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
<b>Band:</b>	79 (1956)
<b>Artikel:</b>	Sur le nombre des cellules mères dans l'ovule des Cerastium et sur la pluralité des mégasporocytes en générales
<b>Autor:</b>	Faverger, Claude
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-88867">https://doi.org/10.5169/seals-88867</a>

### 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:** 10.02.2026

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

INSTITUT DE BOTANIQUE, UNIVERSITÉ DE NEUCHATEL  
Directeur : Professeur Claude Favarger

---

SUR LE NOMBRE DES CELLULES MÈRES  
DANS L'OVULE DES *CERASTIUM*  
ET SUR LA PLURALITÉ  
DES MÉGASPOROCYTES EN GÉNÉRAL

par

CLAUDE FAVARGER

AVEC 12 FIGURES

---

### INTRODUCTION

Au cours d'une étude cytologique sur le *Cerastium lineare* All., espèce endémique piémontaise<sup>1</sup>, nous avons été surpris d'observer dans les ovules de cette plante un tissu sporogène assez développé et comprenant jusqu'à 6 cellules mères. Il nous a paru intéressant de rechercher si cette particularité était propre au *Cerastium lineare* ou à quelques espèces affines, ou si elle avait une plus vaste distribution dans le genre *Cerastium*. A supposer que la pluralité des sporocytes dans l'ovule ne fût pas développée au même degré dans toutes les espèces, y avait-il un rapport entre cette propriété et la position taxinomique des espèces ? En effet, dans un genre dont la systématique basée sur la morphologie externe est aussi difficile que chez les *Cerastium*, aucun critère ne doit être négligé. Sur l'importance taxinomique et la signification phylogénétique de la pluralité des mégasporocytes, les avis sont très partagés, comme nous le verrons ci-dessous. Nos observations nous ayant conduit à une conclusion qui nous paraît valable pour le genre *Cerastium*, il nous a semblé utile de comparer nos résultats avec ceux d'autres auteurs, espérant de cette manière apporter une modeste contribution à la solution d'un problème embryologique particulièrement délicat.

### *Plan du travail*

Dans une première partie, nous donnerons les résultats d'une enquête portant sur une trentaine d'espèces et de formes du genre *Cerastium* et

<sup>1</sup> Cette étude a pu être entreprise grâce à un subside du Fonds national suisse de la Recherche scientifique. Il s'ensuit que le présent travail lui non plus n'aurait pu être rédigé sans l'appui de cette institution. Nous exprimons au Conseil de la Recherche nos vifs remerciements.

destinée à éclairer l'aspect purement quantitatif de la question. Notre intention était, d'abord, de savoir combien il y avait de cellules mères dans les ovules de chaque espèce.

Dans une deuxième partie, nous avons tenté de comparer les premières étapes de la mégasporogénèse dans les ovules possédant plusieurs sporocytes et dans ceux pourvus d'une cellule mère unique. Il nous a paru utile d'étendre cette comparaison à quelques Silénoïdées (*Silene ciliata*, *Cucubalus baccifer*) dans lesquelles nous avions découvert antérieurement (FAVARGER 1946) une pluralité des cellules mères.

Enfin, dans la discussion, nous avons rapproché nos résultats de ceux d'autres auteurs et nous nous sommes efforcé de tirer des conclusions relatives :

1<sup>o</sup> à la signification phylogénétique de certains cas de pluralité des cellules mères ;

2<sup>o</sup> à la taxinomie et à la phylogénie des *Cerastium*.

### Matériel

Nous avons utilisé avant tout les préparations obtenues dans notre laboratoire par le Dr R. SÖLLNER et utilisées par lui dans ses « Recherches cytotoxonomiques sur le genre *Cerastium* » (1954). Il s'agissait de boutons floraux fixés au jardin botanique ou dans la nature, coupés à 10 ou 12 microns et colorés au Feulgen ou au violet de gentiane. Nous avons refait nous-même un assez grand nombre de colorations sur du matériel emparaffiné.

Pour avoir une base de comparaison précise, nos observations ont porté sur les cellules mères des mégaspores ou mégasporocytes<sup>1</sup> reconnaissables aux phénomènes de méiose qu'elles présentent. De nombreux auteurs qui ont étudié les premiers stades du développement de l'ovule font état d'une pluralité des archesporès. Mais les archesporès ne sont pas toujours faciles à distinguer des cellules stériles voisines sinon par la taille du noyau et celle du nucléole, caractères laissant une certaine marge à l'appréciation, tandis que les images de synizesis et de pachytène tranchent nettement sur l'aspect des cellules voisines.

Comme dans beaucoup d'espèces de *Cerastium* le nombre des mégasporocytes varie d'un ovule à l'autre, il nous a paru indispensable d'examiner un assez grand nombre d'ovules de chaque espèce : 50 à 100 suivant les cas. Pour certaines espèces la quantité de matériel à notre disposition était plus faible, les comptages s'y rapportant n'auront qu'une valeur indicative. En tout, environ 1500 ovules présentant des images méiotiques ont été examinés. L'emploi de l'objectif à immersion s'est avéré nécessaire, car dans certains cas une mitose somatique peut présenter une analogie superficielle avec une image de synizesis.

<sup>1</sup> Le terme de sporocytes a été employé par VANDENDRIES dans ses recherches sur les Crucifères. Une nomenclature encore plus précise exige « mégasporocytes ». Ce vocable sera employé ici comme synonyme de cellule mère des mégaspores.

### *Causes d'erreur*

1<sup>o</sup> On peut hésiter à mettre une cellule sur la liste des mégasporocytes pour la raison que nous venons d'indiquer. En effet, il n'est pas toujours possible de lever la difficulté même aux plus forts grossissements. De tels cas douteux ont été signalés. Ils ne sont pas fréquents.

2<sup>o</sup> Il ne faut pas oublier que nos observations ont porté sur des coupes et non sur des ovules entiers. Nous n'avons donc pas la prétention d'assurer que les nombres donnés ci-dessous ont une valeur absolue. En particulier lorsqu'il y a des mégasporocytes multiples et que nous en voyons cinq sur une coupe, il n'est pas exclu qu'un sixième se trouve sur la coupe voisine. Nous nous sommes attaché avant tout à distinguer les espèces à mégasporocytes multiples de celles n'en possédant qu'un. Dans ces dernières, il importait, pour parvenir à une certitude, d'examiner les diverses coupes d'un même ovule. C'est ce que nous avons fait dans la plupart des cas. Mais cette précaution ne nous a point paru essentielle, car les ovules des *Cerastium* à mégasporocyte unique sont en général petits, et l'image méiotique n'apparaît que sur une coupe. Inversement, lorsque les noyaux des mégasporocytes sont très volumineux, un même noyau peut se montrer sur deux coupes différentes et donner l'illusion d'une pluralité des sporocytes là même où elle n'existe pas. En général, la présence du nucléole sur une des coupes, son absence sur l'autre, permettent d'éviter cette erreur.

### Première partie

Nos observations sont résumées ci-après (tableau p. 92-93). Nous avons séparé les *Cerastium* à  $n = 19$  des autres espèces parce qu'il semble établi (cf. SÖLLNER 1954) qu'ils constituent un groupe particulier.

Comme on le remarque immédiatement à l'examen de ce tableau, les espèces vivaces du groupe A (espèces à  $x = 18$ ) possèdent une tendance plus ou moins marquée à la pluralité des mégasporocytes. Le phénomène se présente avec une fréquence qui varie, suivant l'espèce, de 10% (*C. pedunculatum*) à 71% (*C. lineare*). La seule exception est formée par un clone de *C. tomentosum* à  $n = 18$ , et elle est d'autant plus singulière qu'une autre plante de cette même espèce, possédant, il est vrai, un nombre chromosomique différent, se signale par une fréquence assez élevée de pluralité des sporocytes. Ce cas mis à part, les espèces vivaces à  $x = 18$  se répartissent à peu près en trois groupes.

1<sup>o</sup> Espèces à fréquence relativement basse de pluralité des mégasporocytes (entre 10 et 20%) :

- C. arvense* ( $n = 18$ )
- C. arvense* ( $n = 36$ ) et clone femelle
- C. Scarani*
- C. pedunculatum*
- C. alpinum*

Ici, on peut dire qu'un ovule sur 10 ou 1 ovule sur 5 offre plusieurs cellules mères.

Espèces	Nombre d'ovules examinés	% d'ovules avec plus d'un sporocyte	% d'ovules avec une ou plusieurs cellules parétales	Observations (les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre des sporocytes)
<b>A) Cerastium à <math>x = 18</math> (except. <math>x = 17</math>).</b>				
A) <i>Perennia</i>				
<i>C. lineare</i>	38	71	100	12 (2) + 10 (3) + 1 (4) + 2 (5) + 2 (6)
<i>C. Soleiroli</i>	45	33	20	14 (2) + 1 (3)
<i>C. Scarani</i>	40	12,5	—	3 (2) + 2 (3)
<i>C. decalvans</i>	21	33	—	6 (2) + 1 (3)
<i>C. tomentosum</i> (n = 18)	50	0 !	7 !	
<i>C. tomentosum</i> (n = env. 54)	50	28	17	13 (1) + 2 (3)
<i>C. alpinum</i>	50	18	56	9 (2)
<i>C. pedunculatum</i>	50	10	79	5 (2)
<i>C. austroalpinum</i>	50	52	50	19 (2) + 7 (3)
<i>C. uniflorum</i>	52	34	56	15 (2) + 3 (3)
<i>C. arvense</i> (n = 18)	52	17	23	7 (2) + 2 (3)
<i>C. arvense</i> (n = 36)	50	12	—	3 (2) + 2 (3) + 1 (4)
<i>C. arvense</i> (clone femelle)	50	12	—	5 (2) + 1 (3)
B) <i>Caespitosa</i>				
<i>C. holosteoides</i>	50-70	Max. 6	13	Jamais plus de 2 sporocytes.
<i>C. fontanum</i>	50-75	0	—	1 cas douteux non recensé. Les autres ne
<i>C. macrocarpum</i>	30	Max. 10	—	sont pas décisifs (concernent le stade pro-
<i>C. sub triflorum</i>	34	3	—	leptotène).
<i>C. silvicum</i>	23	4	—	

Spécies	Nombre d'ovules examinés	% d'ovules avec plus d'un sporocyte	% d'ovules avec une ou plusieurs cellules pariétales	Observations
c) <i>Fugacia</i>				
<i>C. brachypetalum</i>	50-100	0	13	
<i>C. atlanticum</i>	30	0	13	
<i>C. campanulatum</i>	20-25	0	—	
<i>C. semidecandrum</i>	50	0	7	
<i>C. glomeratum</i>	100	0	3	
<i>C. pumilum</i>	50	2	7	
<i>C. glutinosum</i>	50-100	0	—	
<i>C. nutans</i>	50	0	82 !	
<i>C. tetrandrum</i>	30-50	0	10	
<i>C. Tenoreanum</i>	20	0	20	
B) <i>Cerastium à n = 19</i>				
<i>C. anomalum</i>	49	0	—	
<i>C. cerastoides</i>	50	2	92	
<i>C. dichotomum</i>	50	0	96	

L'examen des cellules pariétales a porté chaque fois sur 30 coupes d'ovules.

Les observations se rapportent à la 3<sup>e</sup> colonne.

2<sup>o</sup> Espèces à fréquence moyenne de pluralité des mégasporocytes (entre 20 et 50%) :

- C. Soleiroli*
- C. decalvans*
- C. tomentosum* ( $n = \text{env. } 54$ )
- C. uniflorum*

Un ovule sur 3 environ offre plusieurs cellules mères.

3<sup>o</sup> Espèces à haute fréquence de pluralité des mégasporocytes (au-dessus de 50%) :

- C. austroalpinum*
- C. lineare*

Ici, le nombre des ovules à plusieurs cellules mères dépasse celui des mégasporanges qui n'en possèdent qu'une. Le *Cerastium lineare* est particulièrement remarquable par le nombre élevé de mégasporocytes (6) qu'on peut rencontrer dans un ovule. Dans les autres espèces, il dépasse rarement 3.

Si nous envisageons maintenant la série des *C. annuels*, nous constaterons qu'à part de rares exceptions et quelques cas douteux, la pluralité des mégasporocytes y est exceptionnelle (maximum 2% des ovules dans *C. pumilum*). Chez les *Caespitosa* qui sont bisannuels à pluriannuels, le comportement est sensiblement le même que chez les *C. annuels*. Tout au plus y aurait-il une fréquence un peu plus élevée d'ovules à deux cellules mères. Chez *C. macrocarpum* les ovules étaient trop jeunes pour permettre un jugement définitif. Lorsqu'il semble y avoir 2 mégasporocytes dans cette espèce, les noyaux sont encore dans un stade préméiotique et il est difficile d'affirmer que tous deux entreront en méiose. Pour *C. subtriflorum* et *silvicum* nous n'avons pu obtenir un nombre suffisant de préparations et nos résultats sont provisoires.

Trois espèces de *C.* à  $n = 19$  ont été examinées. Elles se comportent toutes comme les *C. annuels*. Dans un seul ovule chez *C. cerastoides* nous avons vu deux cellules mères.

La conclusion principale qui se dégage de cette première partie est la suivante : dans le genre *Cerastium*, la pluralité des mégasporocytes n'est pas répartie au hasard. Les espèces annuelles possédant  $x = 18$  ou plus rarement  $x = 17$  (sous-section *Fugacia* Fenzl.) ont une unique cellule mère (très exceptionnellement 2). Les espèces vivaces à  $x = 18$  (sous-section *Perennia* Boiss.) présentent dans une certaine proportion de leurs ovules 2 ou plus rarement 3 mégasporocytes. Le nombre de ces cellules peut aller jusqu'à 6 (*Cerastium lineare*). La proportion d'ovules avec plusieurs cellules mères varie entre 10 et 71%<sup>1</sup>.

Les espèces de la sous-section *Caespitosa* Pax et Hoffm. qui sont bisannuelles et les *Cerastium* à  $n = 19$  se comportent sensiblement comme les *Fugacia*.

<sup>1</sup> La seule exception est un clone de *Cerastium tomentosum* dont nous avons déjà parlé. Nous y reviendrons dans la discussion.

## Deuxième partie

Avant de discuter la portée de cette conclusion, il convient d'examiner si l'architecture générale de l'ovule, abstraction faite du nombre des cellules mères, diffère lorsqu'on passe des *Cerastium* du groupe *Perennia*, aux *Fugacia*. Pour voir tout d'abord comment était constitué un ovule de Caryophyllacée à nombreux mégasporocytes, nous nous sommes adressé au *Silene ciliata* Pourr., espèce où le nombre des cellules mères atteint fréquemment 7 ou 8 sur une coupe, comme nous l'avons relevé en 1946 (*op. cit.*). A cette époque nous n'avions pas publié de description de détail de la mégasporogénèse. Cette comparaison nous paraît valable, puisque Silénoïdées et Alsinoïdées constituent selon toute évidence deux groupes taxinomiques très voisins.

L'ovule jeune du *Silene ciliata*, examiné au stade où le tégument interne est à peine ébauché, possède un contour extérieur hémisphérique. Sous l'épiderme unistraté, on observe une assise de cellules qui provient du cloisonnement périclinal des archespores. Le cloisonnement est inégal et la cellule extérieure (cellule pariétale) en général est plus courte que la cellule intérieure (cellule sporogène). Les cellules sporogènes, au nombre de 6 à 9, sont allongées suivant l'axe. Elles se reconnaissent à leur noyau volumineux, dont la chromatine se colore plus faiblement par le réactif de Feulgen que celle des noyaux voisins. En revanche, les nucléoles prennent intensément le vert Lumière et sont de grande taille. Les mégasporocytes ont souvent une disposition remarquable en bouquet, ressemblant un peu aux oogones d'un sore femelle de *Dictyota* (fig. 10).

Dans ce « bouquet » les cellules périphériques sont souvent moins développées que celles qui occupent le centre. Les mégasporocytes ne sont pas toujours disposés sur un seul front. Certaines cellules situées en arrière des éléments allongés dont il vient d'être question ont aussi un noyau volumineux et, ainsi que nous le verrons plus loin, peuvent présenter des stades de méiose. Parfois, on a le sentiment que les cellules de cette deuxième assise se faufilent entre les éléments de la première. Ou bien c'est la cellule inférieure qui s'allonge vers le haut, sa voisine supérieure restant courte. Tout cela donne l'impression que dans cette plante on est en présence d'un archesporium massif plutôt que d'une assise archesporiale. L'examen des ovules les plus jeunes ne permet pas de résoudre entièrement la question, car à ce moment les archespores qui viennent de détacher la cellule pariétale diffèrent trop peu des cellules voisines (fig. 9). Parfois, on observe déjà un allongement sensible de l'assise sporogène externe, les cellules internes restant courtes, parfois cet allongement n'a pas eu lieu encore et l'archesporium paraît effectivement composé de deux couches de cellules semblables.

Quoi qu'il en soit, il nous paraît vraisemblable d'admettre que la propriété sporogène s'étend dans l'ovule de *Silene ciliata* à un petit massif de cellules dont les plus externes, en général, s'allongent d'une façon très marquée, tandis que la plupart des internes restent courtes.

En dessous des cellules mères, c'est-à-dire à la base du nucelle (future région chalazienne), se trouvent des cellules banales dont les deux pre-

mières assises sont assez régulières. Enfin, dans la même région, sur les côtés, les futures initiales du tégument interne sont séparées des sporocytes par deux rangées de cellules allongées dans l'axe et aplatis, qui forment la suite des assises dont nous venons de parler.

Un tel ovule, possédant des cellules pariétales entre l'épiderme et les cellules sporogènes, appartient au type *crassinucellé*. Ceci apparaît plus nettement encore au cours des stades ultérieurs. En effet, lorsque les noyaux des cellules sporogènes en sont au stade pachytène, ou mieux encore lorsque certains d'entre eux s'engagent dans la métaphase I, le massif entier est surmonté dans la région micropylaire de 6 à 8 assises de cellules, épiderme y compris. Ce dernier a tendance à produire une saillie pointue ou bec qui place ses deux cellules supérieures à la hauteur du tégument interne (fig. 12). L'existence d'un prolongement filiforme du nucelle a été signalée en particulier par ROCÈN (15) chez *Drypis spinosa* et *Silene acaulis*, et cet auteur constate que l'appendice en question est de nature éphémère puisqu'il n'apparaît pas dans des ovules plus âgés. Nous nous demandons s'il n'y a pas homologie avec le prolongement filiforme du nucelle découvert par SOUÈGES (20) chez *Polygonum Persicaria* et qui se présenterait à l'état vestigiaire chez quelques Caryophyllacées.

Au stade où le sac embryonnaire est prêt à être fécondé, le nucelle forme dans la région du micropyle un massif important comprenant environ 13 couches de cellules. Quelle part revient dans cette calotte aux cloisonnements épidermiques et à ceux des cellules pariétales, il est difficile de le dire. Il semble bien que les deux assises y contribuent, car d'une part nous avons vu des mitoses dans les cellules épidermiques, d'autre part, sur une de nos préparations on voit très bien l'épiderme en voie de dédoublement avec l'ébauche de la saillie micropylaire, et par-dessous 2 à 3 assises formées par les cellules pariétales. Ce détail revêtira une certaine importance lorsqu'il s'agira d'expliquer la calotte recouvrant le sac embryonnaire d'espèces où il ne se forme pas de cellule pariétale.

Lorsque débute la méiose (fig. 11), il arrive souvent que les cellules marginales du massif sporogène gardent leur noyau au repos et de même les cellules de l'assise interne, à moins que certaines d'entre elles se soient allongées en prenant la place d'une cellule supérieure. Toutefois, nous avons observé de temps à autre la contraction synizésique dans des cellules restées courtes de l'assise sporogène interne.

Dès ce stade, il apparaît donc que certaines cellules sporogènes sont avantagées ou privilégiées, leur noyau pouvant s'engager dans la prophase méiotique, tandis que d'autres qui au début paraissaient offrir les mêmes potentialités sont « somatisées ».

Les stades synizésis et pachytène s'accomplissent d'une manière simultanée dans les mégasporocytes non « somatisés », et la coupe transversale d'un ovule qui montre une dizaine de cellules mères avec leur noyau en synizésis présente alors une analogie frappante avec celle d'une loge d'anthere au même stade d'évolution, ainsi que l'ont constaté de nombreux auteurs dans des cas semblables.

Aux stades ultérieurs de la méiose, un décalage s'introduit, et l'on observe côté à côté des noyaux en diacinèse, d'autres offrant la métaphase I tandis que leurs voisins sont restés au stade pachytène. Il semble bien que seul un nombre réduit de mégasporocytes parvienne au bout de l'étape méiotique. Que ce privilège puisse appartenir à plusieurs cellules est démontré par les cas, à vrai dire peu fréquents, où nous avons vu côté à côté deux sacs embryonnaires. Mais nous devons reconnaître que nos préparations ne se prêtaient pas bien à l'étude du gamétophyte femelle.

On peut résumer ainsi les caractéristiques de l'ovule jeune du *Silene ciliata* : ovule crassinucellé possédant en tout 12 à 15 cellules sporogènes situées le plus souvent sur 2 rangées ; la supérieure plus développée offre une allure régulière en bouquet ou en faisceau, les cellules centrales étant plus développées que les latérales ; les éléments de l'assise inférieure par contre restent en général courts et leur noyau entre plus rarement en méiose. Les archespores supérieures détachent toujours une cellule pariétale. Une calotte formée d'une douzaine d'assises cellulaires recouvre le ou les sacs embryonnaires. Celle-ci s'édifie en grande partie par des cloisonnements périclinaux de l'épiderme du nucelle mais aussi aux dépens des cellules pariétales.

Au cours du développement des mégasporocytes, une stérilisation ou somatisation frappe certains éléments. Ce sont d'abord les cellules mères les plus périphériques et souvent aussi celles du rang intérieur. Le noyau de ces cellules n'entre pas en méiose. A partir du stade diplostène, la synchronisation des méioses n'est plus observée et seules, semble-t-il, une ou deux mégaspores parviennent à former un sac embryonnaire. Ajoutons que dans le nucelle jeune, il y a toujours, sur les côtés, entre l'épiderme et le massif sporogène une ou deux rangées de cellules stériles plus ou moins aplatis.

Chez *Cucubalus baccifer*, la série de nos préparations de 1946 n'offrait qu'un nombre réduit de méioses dans les ovules et seulement des stades jeunes. Le nombre des mégasporocytes est ici beaucoup moins élevé et ne dépasse pas trois. Tantôt les cellules dont le noyau entre en méiose sont situées de front et allongées dans l'axe de l'ovule, tantôt il y a une ou deux cellules supérieures et une autre inférieure.

A la pointe du nucelle se trouvent les cellules pariétales qui se dédoublent tangentiellement d'assez bonne heure. Sur les côtés, nous retrouvons entre l'épiderme et le massif sporogène, un à deux rangs de cellules stériles comme dans l'espèce précédente. Autrement dit, aucun autre caractère que le nombre des cellules sporogènes ne distingue l'ovule jeune du *Cucubalus baccifer* de celui du *Silene ciliata*.

L'ovule jeune du *Cerastium lineare* montre sur une coupe longitudinale 5 à 6 mégasporocytes à gros noyau possédant un nucléole volumineux. Souvent deux ou trois de ces cellules sont allongées dans l'axe et occupent le premier rang du massif sporogène, les autres situées en arrière étant plus courtes, mais cette disposition n'est pas fixe. Il existe des cellules pariétales à l'apex du nucelle et sur les côtés une à deux couches de cellules stériles aplatis séparant l'épiderme du massif spo-

rogène. Les noyaux de toutes les cellules sporogènes n'entrent pas en méiose, et à côté d'images de synizésis, on observe parfois de gros noyaux restés au repos (fig. 1)<sup>1</sup>; comme le nombre total des cellules sporogènes est un peu plus faible, l'ovule peut paraître monoarchesporé. Cela n'empêche pas qu'on puisse observer 5 cellules à la fois avec leur noyau en synizésis. Aux stades ultérieurs, même asynchronisme que dans *Silene ciliata*: un ovule peut offrir sur la même coupe, l'intercinèse, l'anaphase I, la métaphase I et le pachytène. Nous n'avons pas trouvé dans cette espèce d'ovules présentant plus d'un sac embryonnaire. Lorsque ce dernier est formé, il est surmonté dans la région apicale par une calotte de 6 à 8 rangs cellulaires. Il semble que l'épiderme par des cloisonnements périclinaux constitue la majeure partie de ce massif.

La ressemblance avec l'ovule du *Silene ciliata* est assez grande, toutefois le nombre total des cellules sporogènes est un peu plus faible chez *Cerastium lineare* et également le nombre d'assises de la calotte dans un ovule prêt à être fécondé.

L'ovule des autres *Cerastium* de la section *Perennia* diffère peu de celui du *C. lineare*. Dans toutes les espèces, on trouve à peu près les mêmes modalités sauf en ce qui concerne la proportion des ovules à plusieurs cellules mères (voir tableau). Si le nombre de ces dernières est plus faible que dans le *C. lineare*, c'est d'emblée parce qu'il y a moins d'archespores. Fréquemment, on en voit sur une coupe trois ou quatre qui sont situées sur deux rangs, ou bien il y en a deux, soit juxtaposées soit superposées. Enfin, il peut y avoir deux archespores séparées par une cloison oblique, l'une étant plus développée que l'autre. La principale différence porte sur la formation des cellules pariétales. Celles-ci ne se forment pas toujours, et il faut bien convenir que, sous ce rapport, les ovules d'une même espèce montrent une diversité de comportement déroutante de sorte qu'on en vient à se demander si le détachement des cellules pariétales offre la moindre importance taxinomique. Nous avons cependant apporté la plus grande attention à ce phénomène puisqu'il sert de fondement à la distinction classique entre ovules crassinucellés et ovules tenuinucellés. Dans l'impossibilité où nous étions de dire par le simple examen de quelques préparations si dans une espèce donnée le détachement des cellules pariétales était un phénomène habituel, nous avons eu recours une fois encore à une méthode statistique. Pour chaque espèce, nous avons examiné 30 coupes longitudinales axiales d'ovules, montrant la ou les cellules sporogènes en méiose<sup>2</sup>, et avons établi le pourcentage d'ovules pourvus de cellules pariétales nettes. Nous avons écarté tous les cas douteux. Ceux-ci peuvent tenir à une imperfection technique de la coupe ou bien à l'impossibilité où l'on se trouve parfois

<sup>1</sup> C'est pourquoi, dans le tableau p. 92-93, nous avons attribué au *Cerastium lineare* un certain nombre d'ovules à un seul sporocyte; nous nous sommes basé en effet sur le seul critère de la méiose. En réalité, il est très probable que tous les ovules de cette espèce ont plusieurs cellules sporogènes.

<sup>2</sup> Quelquefois la présence d'une cellule pariétale peut être reconnue avant la méiose, toutefois son absence à ce moment ne signifie rien, car il se peut que l'archespore reconnaissable à son gros noyau n'ait pas encore détaché la cellule pariétale.

de distinguer les cellules pariétales. Chez les *Cerastium*, en effet, la chose n'est pas aussi aisée qu'elle le paraît au premier abord. Comme les cellules axiales de l'épiderme nucellaire se dédoublent parfois d'une manière précoce, elles peuvent simuler des cellules pariétales. D'autre part, quand il y a deux archesporès, les cellules pariétales peuvent se détacher obliquement et se rejoindre en toit par-dessus les cellules sporogènes. Dans ce cas, il n'est pas facile de les distinguer d'archesporès latérales somatisées ou de simples cellules stériles du nucelle, situées à droite et à gauche des cellules sporogènes. Lorsqu'il y a plusieurs cellules sporogènes, il peut se faire que l'une d'entre elles présente une cellule pariétale et pas les autres. Nous n'avons pas recensé ces cas particuliers.

Enfin, nous n'avons pas tenu compte des cellules surmontant la ou les cellules sporogènes, mais ne se trouvant pas dans le plan optique de celles-ci.

Les résultats de notre enquête sont consignés dans le tableau (p. 92-93, quatrième colonne), dans lequel figurent non seulement les espèces de la sous-section *Perennia* mais les autres *Cerastium* que nous avons examinés (voir ci-dessous).

D'une manière générale, on peut dire que dans les *Cerastium vivaces* à  $x = 18$ , le détachement de cellules pariétales est fréquent (fig. 2).

Chez *Cerastium lineare*, qui possède le plus grand nombre de mégasporocytes, il y a toujours des cellules pariétales. Dans les autres espèces la fréquence varie entre 17 et 79% ; elle est donc relativement élevée (un ovule sur six au minimum). Il n'y a d'exception que pour la forme à  $n = 18$  du *C. tomentosum* qui se signalait déjà par l'absence totale d'ovules à plus d'une cellule mère. Il semble donc y avoir une corrélation entre la tendance générale à la pluralité des cellules mères dans l'ovule et le détachement des cellules pariétales. Toutefois cette liaison existe seulement entre les deux tendances et ne doit pas être interprétée par exemple dans le sens que tous les ovules qui renferment plusieurs cellules mères posséderaient des cellules pariétales, tandis que ce ne serait pas le cas des autres. En effet, le *C. pedunculatum* n'offre que 10% d'ovules à plusieurs sporocytes alors qu'il présente des cellules pariétales dans le 79% des cas. Dans plusieurs espèces, nous avons vérifié que la cellule pariétale se formait aussi bien dans les ovules à une cellule mère que dans ceux qui en ont plusieurs. C'est pourquoi nous disons que la corrélation n'existe qu'entre les deux tendances.

L'ovule des Ceraistes vivaces présente sur les côtés du nucelle, entre l'épiderme et les cellules sporogènes, une à deux rangées de cellules stériles aplatis, comme nous l'avons vu chez *C. lineare* et chez *Silene ciliata*.

Chez *Cerastium decalvans* nous avons observé des ovules pourvus d'un sac embryonnaire développé. Il existe une calotte de 4 à 8 rangées de cellules, 8 dans la région axiale et 4 à 5 sur les côtés. L'épiderme nucellaire paraît en constituer la majeure partie sinon la totalité.

L'ovule jeune des *Cerastium* du groupe *Fugacia* est caractérisé par sa grande simplicité. Dans la plupart des cas, il n'y a sous l'épiderme qu'une volumineuse archespore qui se reconnaît facilement à son gros

noyau (fig. 3). Rarement, par exemple chez *C. campanulatum*, il y a côté à côté deux cellules à caractères d'archesporès, mais l'une d'entre elles est plus grande (fig. 4). Dans les cas les plus fréquents, l'archesporè devient immédiatement mégasporocyte sans détacher de cellule pariétale, c'est-à-dire que son noyau entre en méiose.

Si l'on se reporte aux chiffres du tableau (p. 93, quatrième colonne), on voit que dans les *Fugacia*, la fréquence d'apparition des cellules pariétales varie entre 3 et 20 % ; elle est en moyenne deux fois plus faible que chez les *Perennia*. Une seule exception concerne le *C. nutans*, espèce américaine dont les affinités avec nos espèces européennes sont pour le moment difficiles à préciser. Pour compléter la description de l'ovule des *Fugacia*, nous ajouterons que les cellules épidermiques du nucelle les plus voisines de l'axe se dédoublent souvent par une cloison périclinale (fig. 5) et que le mégasporocyte est séparé de l'épiderme sur les côtés par une seule rangée (plus rarement deux) de cellules stériles aplatis <sup>1</sup>.

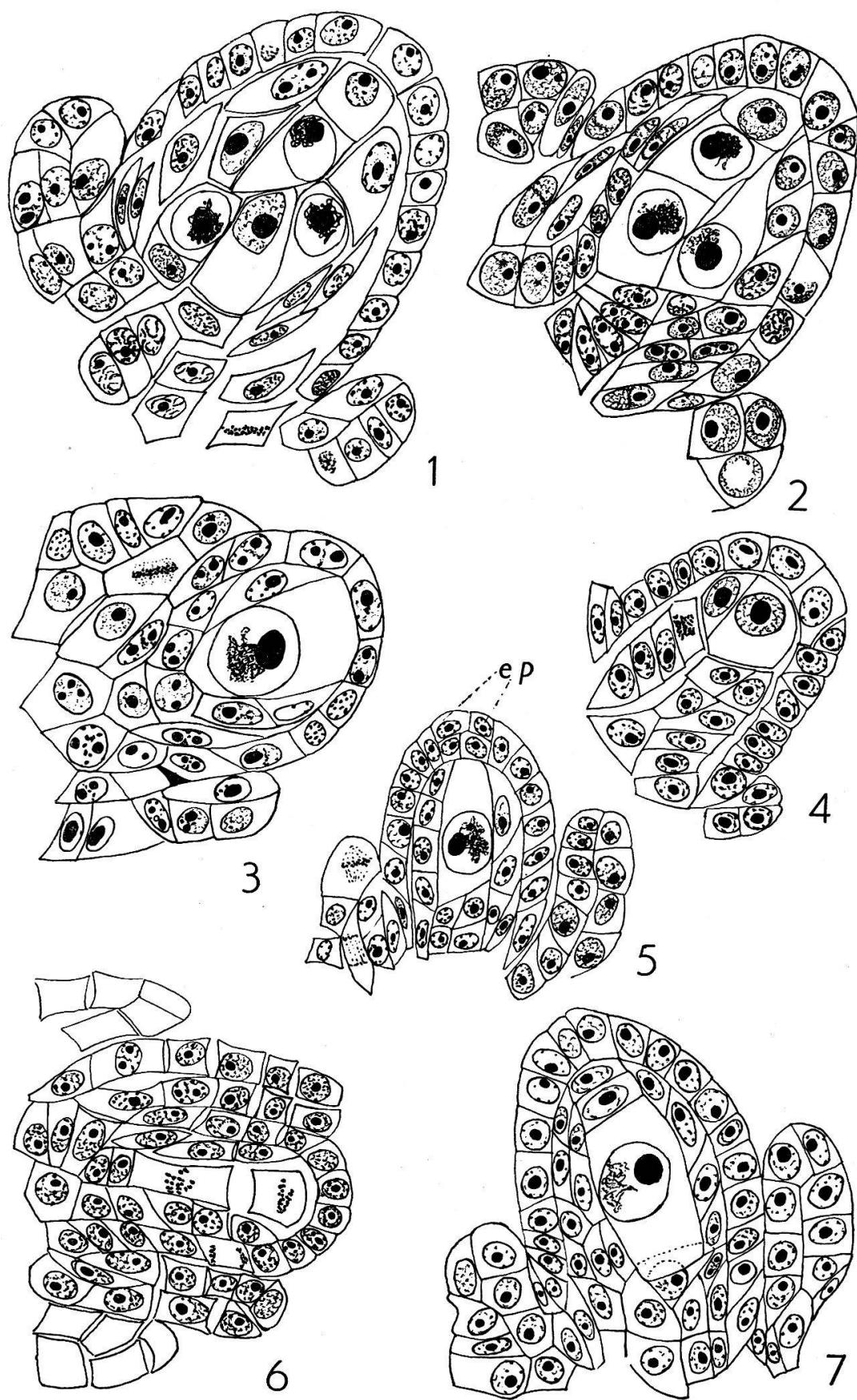
Le sac embryonnaire adulte, par exemple chez *C. pumilum* (fig. 8), n'est surmonté que par 4 rangées cellulaires appartenant toutes à l'épiderme. Cette calotte se forme assez tard, car pendant l'intercinèse, ou lors de la division homotypique, la cellule sporogène en division n'est recouverte que par une strate cellulaire (éventuellement deux, si le dédoublement dont nous venons de parler a eu lieu) (fig. 6).

Notons encore que dans plusieurs ovules, par exemple chez *C. glomeratum*, les axes des fuseaux à la métaphase II sont perpendiculaires l'un à l'autre, ce qui donne une tétrade en T.

L'ovule des *Cerastium* de la sous-section *Fugacia* (à l'exception de celui du *C. nutans*), s'il est encore crassinucellé puisque le sac embryonnaire adulte est surmonté par quelques assises de cellules, tend incontestablement vers le type tenuinucellé (absence fréquente des cellules pariétales).

Parmi les espèces de la sous-section *Caespitosa*, nous avons examiné plus spécialement *C. holosteoides* et *C. sutriflorum*. Dans la première espèce, ainsi que nous l'avons vu plus haut (tableau p. 92), il n'y a que très exceptionnellement 2 cellules sporogènes en méiose. L'ovule jeune montre en général une seule archesporè très longue à gros noyau, toutefois il n'est pas exceptionnel d'en rencontrer deux de front qui sont sensiblement égales. L'une d'entre elles est sans doute « somatisée » par la suite. Concernant le détachement des cellules pariétales, il règne ici, comme chez les *Perennia*, une certaine variabilité. Parfois (13 % des ovules) on en observe une bien nette mais le plus souvent il ne s'en forme pas et la cellule sporogène est située directement sous l'épiderme dont la cellule apicale peut se dédoubler tangentiellement. Cette situation superficielle s'observe encore à un stade assez avancé de la méiose, par exemple à la métaphase II. En revanche, chez *C. subtriflorum*, il y a le plus souvent une cellule pariétale. Mais nous n'avons pu observer que 16 coupes

<sup>1</sup> Il est souvent difficile de savoir le nombre exact de ces assises latérales, car les cellules ne sont pas superposées sur un même rayon, mais plutôt imbriquées, les plus internes étant les plus rapprochées de la pointe du nucelle.



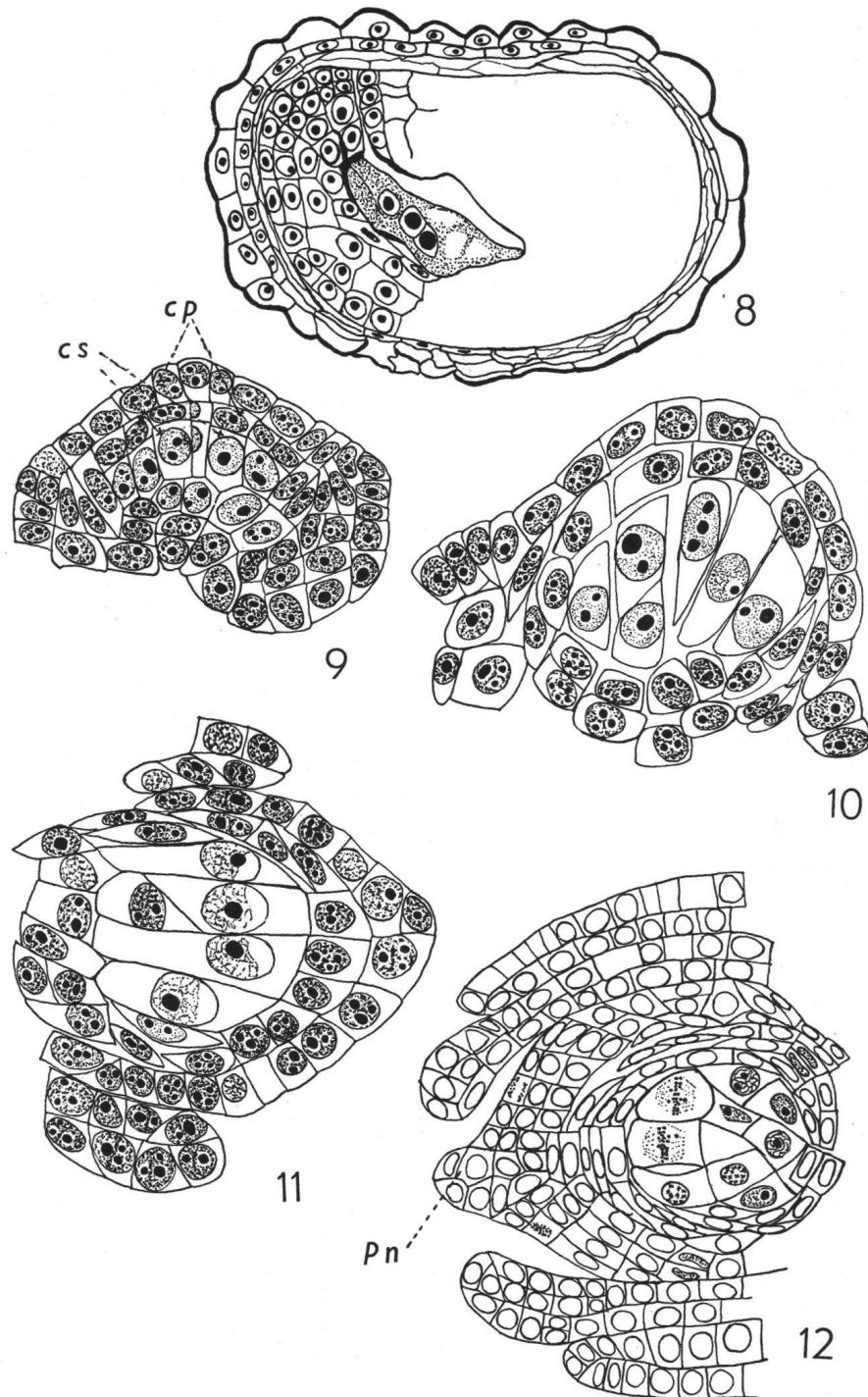
### EXPLICATION DES FIGURES

- Fig. 1. Ovule de *Cerastium lineare* All. 5 cellules mères sont visibles dont 3 avec un noyau au stade synizesis. Il y a 3 ou 4 cellules pariétales.
- Fig. 2. Ovule de *Cerastium uniflorum* Clairv. 3 cellules mères au stade synizesis et 3 cellules pariétales sont visibles.
- Fig. 3. Ovule de *Cerastium pumilum* Curtis. Une seule cellule mère avec noyau au synizesis (pas de cellule pariétale).
- Fig. 4. Ovule jeune de *Cerastium campanulatum* Viv. Deux cellules mères inégales (pas de cellule pariétale).
- Fig. 5. Ovule de *Cerastium semidecandrum* L. Une seule cellule mère avec noyau au synizesis (pas de cellule pariétale). Remarquer le dédoublement tangentiel des deux cellules épidermiques apicales (*ep*).
- Fig. 6. Ovule de *Cerastium glomeratum* Thuill. au stade de la métaphase II. Remarquer la position sous-épidermique de la cellule mère (pas de cellule pariétale).
- Fig. 7. Ovule de *Cerastium cerastoides* (L) Britton. Une unique cellule mère avec noyau en synizesis. Deux cellules pariétales superposées.
- Fig. 8. Ovule âgé de *Cerastium pumilum* Curtis. Le sac embryonnaire dont on distingue une synergide et les noyaux polaires est surmonté dans la région micro-pylaire par une calotte de 4 assises cellulaires venant d'un cloisonnement tangentiel de l'épiderme.
- Fig. 9. Très jeune ovule de *Silene ciliata* Pourr. Les cellules sporogènes (*cs*) sont à peine allongées dans l'axe. On en distingue un premier rang de 5 et peut-être 3 ou 4 derrière. *cp*: cellules pariétales.
- Fig. 10. Ovule un peu plus âgé de *Silene ciliata* Pourr. On voit 6 cellules mères en bouquet. Leur noyau est encore au repos.
- Fig. 11. Ovule de *Silene ciliata* Pourr. au moment où les noyaux des cellules mères offrent le début de la méiose. Une cellule sporogène (éventuellement deux) garde son noyau au repos.
- Fig. 12. Ovule de *Silene ciliata* Pourr. au stade où les deux téguments sont différenciés. Remarquer la pointe du nucelle (*pn*) et la calotte épaisse formée à la fois par des dédoublements tangentiels de l'épiderme et des cellules pariétales. Huit cellules mères sont visibles : 1 présente l'intercinèse, 2 la métaphase I, 2 le pachytène. Trois autres ont leur noyau au repos. (La structure du noyau n'a été représentée que dans les mégasporocytes.)

Toutes les figures représentent des coupes axiales d'ovules. Elles ont été exécutées à la chambre claire de Levallois. Les figures 3, 7 et 8 représentent des coupes colorées au violet de gentiane, toutes les autres, des préparations obtenues par la méthode de Feulgen.

#### Grossissement des figures

- Fig. 1 à 7 : 800 : 1.  
Fig. 8 et 12 : 330 : 1.  
Fig. 9 à 11 : 550 : 1.



d'ovules de cette espèce. Deux espèces appartenant au groupe des C. à  $n = 19$  ont été examinées, à savoir *C. cerastoides* et *C. dichotomum*. Dans la première espèce, on voit assez souvent dans l'ovule jeune deux archesporées sensiblement égales et juxtaposées. Bien qu'il n'y ait en général qu'un mégasporocyte, la cellule pariétale elle, ne manque presque jamais. Elle peut se diviser par une cloison anticlinale ou périclinale, pendant que la cellule sporogène est au stade synizesis (fig. 7). La division de la cellule pariétale, lorsque celle-ci existe, n'a été observée que rarement à ce stade dans les autres espèces du genre.

Nous résumerons comme suit les résultats de cette seconde partie :

1<sup>o</sup> La diminution du nombre des mégasporocytes (cellules entrant en méiose) est due avant tout à la diminution du nombre des archesporées, c'est-à-dire des cellules sous épidermiques à gros noyau de l'ovule jeune. Par exemple, lorsqu'il n'y a qu'un mégasporocyte, le nombre des archesporées est de une aussi, plus rarement de deux et très souvent alors, l'une des deux l'emporte sur l'autre par la taille aux stades les plus précoce. Cette proposition ne va pas nécessairement de soi, car il y a des plantes ne possédant qu'une archesporée et pouvant offrir par la suite 2 ou 3 cellules mères avec un noyau en méiose (cas fréquent chez les Malvacées, d'après STENAR (23)).

2<sup>o</sup> L'apparition de la cellule pariétale est un phénomène indépendant dans une certaine mesure de la réduction du nombre des cellules mères. Ainsi les Céraïstes à  $n = 19$  ont toujours une cellule pariétale et très rarement plusieurs cellules mères. Il s'agit donc de deux tendances distinctes. Cependant, chez les *Cerastium* à  $n = 18$ , les deux tendances apparaissent liées. Les *Perennia* offrent à la fois une fréquence élevée d'ovules à cellules mères multiples et d'ovules pourvus de cellules pariétales, tandis que les deux phénomènes sont rares chez les *Fugacia*.

3<sup>o</sup> L'ovule des *Cerastium* du groupe *Fugacia*, à l'exception du *C. nutans*, est celui qui se rapproche le plus du type tenuinucellé, car dans ces espèces la cellule sporogène est en général sous-épidermique jusqu'à un stade avancé de la méiose et le sac embryonnaire n'est surmonté à l'apex que par 4 assises cellulaires venant d'un cloisonnement tangentiel de l'épiderme.

## Discussion

Dans une première partie, nous confronterons nos résultats avec ceux d'autres auteurs qui ont étudié l'ontogénie de l'ovule des Caryophyllacées et plus particulièrement celle des *Cerastium*. Puis nous tenterons de tirer quelques conclusions sur le phénomène général de la pluralité des mégasporocytes.

1. COOK (dans ROCÈN) a signalé le premier plusieurs archesporées chez *Agrostemma*, observation confirmée par ROCÈN (15) qui en figure 3 dans cette espèce. GIBBS (8) considère comme exceptionnelle la présence de 2 archesporées chez *Stellaria holostea*. PEROTTI (14) observe

chez *Silene Cucubalus* jusqu'à 6 archesporès, mais seul le noyau d'une, de deux ou au maximum de trois entre en synapsis. Chez *Stellaria media*, il y a rarement plusieurs archesporès et une seule cellule offre un noyau en synapsis. Chez *Cerastium glomeratum* et *Lychnis dioica* PEROTTI n'a vu qu'une archesporè. L'auteur italienne suppose d'après ses observations et celles de COOK que les ancêtres des Dianthacées ont pu avoir un archesporium pluricellulaire. ROCÈN (*op. cit.*), dans une monographie très précise sur l'embryologie des Centrospermes, souligne tout d'abord la variabilité du nombre des archesporès chez les Caryophyllacées. (« Bei allen untersuchten Gruppen findet man Wechsel in der Anzahl Archesporzellen ».) Chez les *Lychnideae* et les *Diantheae* la pluralité des archesporès est plus fréquente qu'ailleurs. Cependant, l'auteur n'a vu dans aucune des espèces qu'il a examinées plus de 3 archesporès. Cette propriété lui paraît le mieux développée chez les *Sperguleae*<sup>1</sup>. L'auteur (*op. cit.*, p. 78) pense que PEROTTI n'a pas raison de tirer d'un phénomène aussi sporadique des conclusions phylogénétiques. Plus loin (*op. cit.*, p. 157), s'appuyant sur le point de vue de HÅKANSSON, d'après lequel le nombre des archesporès serait un caractère dérivé chez les Ombellières, ROCÈN dit « qu'il est légitime d'admettre qu'il en est de même chez les Caryophyllacées puisque les Alsinées, phylogénétiquement plus anciennes, ont souvent une archesporè unique tandis que les types dérivés que sont les Silénoïdées ont la plupart du temps un archesporium pluricellulaire ».

Nos observations ne permettent pas de donner raison sur ce point à l'auteur suédois. En effet, l'étude détaillée du genre *Cerastium*, nous a montré que dans six espèces, la pluralité des cellules mères apparaissait avec une fréquence assez élevée (au moins 1 ovule sur 3). Les ovules offrant 3 et même 4 cellules mères en méiose ne sont pas très rares. Enfin, chez *Cerastium lineare*, le nombre des mégasporocytes en méiose dépasse tout ce que les auteurs précédents ont observé chez les Silénoïdées<sup>2</sup>. Ajoutons encore que nos observations ont toujours porté sur des mégasporocytes en méiose, moins nombreux que les archesporès mais plus faciles à mettre en évidence.

Ainsi donc si nos observations confirment celles de ROCÈN sur la variabilité du caractère en question à l'intérieur d'un genre et même d'une espèce de Caryophyllacée, elles nous conduisent d'autre part à la conclusion que la pluralité des mégasporocytes est aussi fréquente chez les Alsinées que chez les Silénoïdées. C'est le nombre limité d'espèces étudiées par les auteurs précédents qui est la cause de cette divergence. Il se pourrait bien en effet que le caractère en question ait plus d'importance à l'intérieur d'un genre que dans un groupe plus étendu. Notons que ROCÈN n'a examiné aucune espèce du genre *Cerastium*. Nous ne serions pas très surpris si à l'intérieur de tous les genres de Caryophyllacées, du moins chez les plus riches en espèces, il se rencontrait quelques espèces à archesporium multiple.

<sup>1</sup> Cependant ROCÈN ne figure pas plus de 3 archesporès chez *Tissa* (*op. cit.*, fig. 215).

<sup>2</sup> A l'exception du cas décrit par nous en 1946 chez *Silene ciliata*.

Concernant la formation des cellules pariétales, il règne une certaine diversité d'opinions entre les auteurs que nous avons cités, auxquels il convient d'ajouter le nom de SOUÈGES (21).

GIBBS (*op. cit.*, p. 31) fait observer que dans *Stellaria media*, la cellule primaire des mégaspores, située sous l'épiderme, devient la mégaspore fonctionnelle sans aucun cloisonnement tangentiel. En revanche, elle signale deux exceptions à cette règle chez *Stellaria uliginosa*. Enfin, elle représente (pl. V, fig. 5) une coupe longitudinale d'ovule de *Cerastium glomeratum* sur laquelle une grande cellule sous-épidermique offre un noyau en métaphase, et GIBBS, dans son commentaire des figures, précise qu'il s'agit de la première division du noyau du sac embryonnaire qui se formerait d'après le type *Lilium*. Notre figure 6, se rapportant au même objet, montre une cloison après la division hétérotypique. Toujours est-il qu'il n'y a pas de cellule pariétale dans la figure que donne GIBBS. L'erreur de GIBBS concernant le mode de formation du sac embryonnaire a été corrigée par PEROTTI (*op. cit.*) mais l'auteur italienne confirme l'absence de cellule pariétale chez *C. glomeratum*.

Dans une description détaillée de l'embryologie du *Sagina procumbens*, SOUÈGES (21) constate que « l'archesporse se différencie aux dépens d'une cellule sous-épidermique médiane occupant toute la partie centrale du jeune nucelle ». Sa figure 1 montre la cellule en question au moment de la contraction synaptique : il n'y a pas de cellule pariétale. Plus loin, l'auteur ajoute qu'« au cours des phénomènes de maturation, tandis que les éléments du gamétophyte s'enfoncent plus ou moins dans la profondeur du tissu ovulaire, l'épiderme du nucelle se cloisonne tangentielle pour donner naissance à 4 ou 5 assises cellulaires en disposition radiale assez régulière. Le sac, en somme, comme cela se produit généralement se trouve séparé du micropyle uniquement par l'épiderme qui, au lieu de rester simple, se convertit dans le cas actuel en un épiderme composé ».

ROCÈN, au cours de ses recherches sur les Caryophyllacées, n'a trouvé qu'une seule fois chez *Gypsophila perfoliata* une cellule mère en méiose située directement sous l'épiderme. Partout ailleurs, il y a une ou plusieurs cellules pariétales. Il avoue ne pas comprendre pourquoi la présence de cellules pariétales a échappé à GIBBS qui a fort bien étudié le nucelle.

Concernant le travail de SOUÈGES sur *Sagina procumbens*, l'auteur suédois pense que l'absence de cellules pariétales correspond ici à une anomalie accidentelle ; en effet, dans les deux *Sagina* étudiées par lui (*S. maritima* et *S. subulata*), ROCÈN trouve un développement conforme à celui qu'il a vu dans les autres Alsinoïdées. A noter cependant que ROCÈN ne donne aucune figure d'ovule jeune de *Sagina*.

Enfin, en 1934, SOUÈGES (22) résume comme suit ses observations antérieures sur *Sagina procumbens* « L'archesporse est nettement sous-épidermique ; au sommet du sac il se forme une calotte assez épaisse de 4 à 5 assises d'origine exclusivement épidermique ».

A la lumière de notre étude, on comprend fort bien les raisons d'un tel désaccord. La formation d'une ou plusieurs cellules pariétales n'est

pas un phénomène régulier à l'intérieur d'un même genre comme *Cerastium*. Celles-ci manquent en général chez les *Fugacia* alors que chez les *Perennia* elles existent dans la moitié environ des ovules. Mais surtout nos recherches nous ont montré que dans une seule et même espèce l'ovule peut détacher une cellule pariétale ou n'en pas détacher. La fréquence de cette apparition varie d'une espèce à l'autre et probablement un peu d'un matériel à l'autre. SOUÈGES (21) d'ailleurs rend attentif au fait « qu'il y aurait lieu d'envisager des solutions divergentes, selon les groupes, même les plus rapprochés » (*op. cit.*, p. 593).

Dans son récent ouvrage d'embryologie, MAHESHWARI (10) insiste sur la présence d'intermédiaires entre ovules crassinucellés et tenuinucellés. Il ajoute en note : « Further both types may sometimes occur in one and the same species. To mention only two examples, in *Butomus*... and *Ophiopogon*... in some ovules, the megasporangium mother cell is situated directly below the nucellar epidermis while in others, it is separated from the latter by a wall cell. »

En outre, ce savant dans une autre note (*op. cit.*, p. 59) ajoute que chez certaines plantes à ovules tenuinucellés et dépourvus de cellule pariétale, certaines cellules de l'épiderme du nucelle peuvent subir une ou deux divisions périclinales (exemple chez *Heliotropium* et *Cobaea*). Ce dédoublement épidermique peut donner l'illusion d'un détachement de cellules pariétales. Nous avons observé souvent ce phénomène chez les *Cerastium*. Mais, en général, par suite d'une légère contraction cellulaire due à la fixation, une fente se produit entre l'épiderme dédoublé et la cellule mère ; d'autre part, les cellules produites par le dédoublement tangentiel de l'épiderme sont toujours exactement alignées sur le même rayon. Il y a bien entendu des cas douteux, mais nous n'en avons pas tenu compte dans nos recensements.

Nos résultats permettent donc de concilier les thèses opposées de GIBBS, PEROTTI et SOUÈGES d'une part, avec celle de ROCÈN d'autre part. Ils fournissent avec les *Cerastium* vivaces de nouveaux exemples de plantes dont certains ovules sont crassinucellés et d'autres tenuinucellés. Il se peut, comme le fait remarquer MAHESHWARI, que ce critère de classification des ovules ne soit pas très heureux. En effet, comment désigner un ovule comme celui du *Sagina procumbens* étudié par SOUÈGES et des *Cerastium* du groupe *Fugacia*, dont la cellule mère des spores est sous-épidermique, mais dont le sac embryonnaire est recouvert à l'apex par 4 assises de cellules épidermiques ? Nous proposons de l'appeler : *ovule tenuinucellé à calotte épidermique*. Sous cette forme particulière, l'ovule tenuinucellé ne serait donc pas absent de la famille des Caryophyllacées comme l'affirmait ROCÈN. On aurait dans cette famille divers termes de passage entre un ovule crassinucellé comme celui du *Silene ciliata* et un ovule tenuinucellé à calotte épidermique comme celui des *Cerastium* du groupe *Fugacia*. Ces intermédiaires seraient représentés par les *Cerastium* du groupe *Perennia*, où la formation de cellules pariétales est facultative et dans lesquels la calotte recouvrant le sac embryonnaire semble être en grande partie d'origine épidermique.

2. Concernant la pluralité des cellules mères, il était intéressant de rechercher dans la bibliographie si un comportement analogue à celui des *Cerastium* n'avait pas été décrit dans d'autres objets. En effet, SCHNARF (16) met en garde contre des conclusions phylogénétiques hâtives tirées d'un caractère qui n'aurait pas partout la même signification. Or il nous semble qu'une évolution assez semblable à celle que nous avons décrite ci-dessus en partant de *Silene ciliata* pour aboutir aux *Cerastium* du groupe *Fugacia* a été observée par VANDENDRIES (25 et 26) chez les Crucifères et plus particulièrement dans le genre *Cardamine*. Chez *Cardamine pratensis*, l'auteur décrit « l'existence d'un mégasporium à multiples sporocytes, constituant tout le nucelle ». Ces sporocytes entrent en division et il en résulte une douzaine de cellules allongées suivant l'axe du nucelle. Celles qui occupent le centre étant plus développées, l'ensemble prend une disposition en éventail qui rappelle ce que nous avons vu chez *Silene ciliata*. Toutefois chez *Cardamine pratensis*, comme d'ailleurs chez la plupart des Crucifères (cf. SCHNARF 1931), il manque les cellules pariétales. Après avoir constaté que le nucelle de *Cardamine pratensis* « n'est tout entier qu'un sporange », VANDENDRIES observe à travers le genre *Cardamine* ce qu'il appelle « la stérilisation progressive des cellules nucellaires ». Chez *Cardamine hirsuta* et *sylvatica* il n'y a que 3 sporocytes, parfois un seul. La dégénérescence des deux sporocytes stériles est très précoce. Le cas extrême enfin est représenté par *C. impatiens* dont le jeune nucelle ne renferme dès l'origine qu'une unique cellule archesporiale. L'auteur constate que la « stérilisation du sporange primitif s'est accomplie dans le genre *Cardamine* :

a) par évolution raccourcie (suppression des initiales, dégénérescence précoce des éléments sporocytaires, différenciation hâtive de la cellule privilégiée) ;

b) par réduction du nombre des sporocytes, variant de 8 à 1 ».

Comparant le nucelle de *Cardamine pratensis* à un mégasporange de Ptéridophyte, VANDENDRIES ne doute pas que la série découverte par lui ne représente une évolution allant d'un type primitif à une organisation évoluée.

Dans le genre *Cerastium*, abstraction faite de la question des cellules pariétales, nous avons observé des faits assez comparables. Toutefois le nucelle n'est jamais un archesporium enveloppé d'un épiderme puisqu'il y a toujours une à deux rangées de cellules latérales entre les cellules mères et l'épiderme. Outre la réduction progressive du nombre des archespores, on constate par exemple chez certaines espèces (*C. holosteoides*, *C. campanulatum*, *C. cerastoides*) que l'ovule jeune offre deux archespores à peu près égales, dont une seule en règle générale subira la méiose. Cela paraît être une transition vers le cas où l'ovule d'embrée ne montre qu'une seule et volumineuse archespose.

Avant de rechercher si la pluralité des archespores représente dans les deux cas envisagés ici (celui des *Cardamine* et celui des *Cerastium*) un phénomène primitif, il convient de voir si on ne pourrait expliquer autrement la « série de VANDENDRIES ». On peut se demander par

exemple si une taille réduite des ovules ne serait pas responsable de leur plus grand degré de simplification. Or les figures de VANDENDRIES ne laissent aucun doute à cet égard, l'ovule de *Cardamine impatiens* est beaucoup plus petit que celui du *Cardamine pratensis*. Celui de *C. amara* est intermédiaire. Dès lors l'explication « phylogénétique » de l'auteur belge, si séduisante au premier abord, se heurte à une difficulté : nous n'avons pas à faire à des ovules de même taille chez les divers *Cardamine*. Si la taille de l'ovule restant la même, on assistait en passant d'une espèce à l'autre à une somatisation progressive des archesporès, celle-ci se traduisant par la présence de cellules stériles plus nombreuses à côté de l'archesporé privilégié, rien ne s'opposerait à l'interprétation phylogénétique. Il semble donc qu'un des deux phénomènes se produisant dans « la série de VANDENDRIES », à savoir la diminution du nombre des archesporès, trouve une explication dans la réduction de taille du nucelle<sup>1</sup>. Il reste l'évolution raccourcie. Chez *Cardamine amara*, la dégénérescence des éléments non privilégiés se produit au stade des tétrades ; chez *C. hirsuta*, c'est entre les archesporès que le drame se joue et une sur trois seulement entre en méiose. Enfin, chez *C. impatiens*, une seule archesporé occupe le haut du nucelle. Il semble vraiment qu'on assiste à une hiérarchisation de plus en plus précoce du nucelle au profit d'un seul sporocyte. Mais là encore, on peut se demander si le nucelle étant plus petit, la compétition pour la nourriture ne devient pas plus sévère, ne laissant qu'à une des cellules la possibilité de doubler le cap de la méiose. Il semble que cet aspect de la question ait échappé à VANDENDRIES.

Parmi les *Cerastium*, il est bien évident que la taille des ovules est beaucoup plus réduite chez les *Fugacia* (espèces à un mégasporocyte) que chez les *Perennia* qui en ont souvent plusieurs. Toutefois la question n'est pas aussi simple, car chez *Cerastium lineare* (espèce à archesporès presque toujours multiples avec parfois 5 ou 6 cellules mères) le nucelle n'est pas plus gros que chez *C. arvense* ( $n = 36$ ), où la fréquence du phénomène est de 12% (jamais plus de 4 cellules mères) (voir tableau p. 92). D'autre part chez *C. fontanum*, espèce à cellule mère unique, le nucelle n'est guère moins volumineux que dans les précédentes. En revanche, le mégasporocyte est très grand et allongé. On voit qu'il y a lieu de tenir compte de divers facteurs, la grosseur d'un nucelle ne dépendant pas uniquement du nombre des cellules.

Même si la « série de VANDENDRIES » ne tenait pas à autre chose qu'à une variation de la taille du nucelle, il resterait à expliquer la série décroissante des grandeurs ovulaires, ce qui recule la solution du problème sans écarter d'ailleurs l'hypothèse phylogénétique.

Ce qui rapproche le cas des Céraïstes de celui des Cardamines est que dans les deux genres, ce sont les espèces vivaces qui ont l'archesporium le plus développé alors qu'il est unicellulaire chez les annuelles<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Cette réduction elle-même pourrait s'expliquer par une entrée plus précoce du nucelle dans la phase sexuelle, ce phénomène s'accompagnant d'une diminution du pouvoir proliférateur du méristème ovulaire (sorte de pédogénèse).

<sup>2</sup> Nous laissons de côté le cas des *Cerastium* à  $x = 19$ .

Les autres Crucifères étudiées par VANDENDRIES ou SCHWARZENBACH (18) confirment cette règle.

Ainsi les *Dentaria* dans lesquels SCHWARZENBACH (1922) observe 6-12 archesporès sont vivaces, tandis que *Thlaspi arvense* et *Draba verna*, espèces à une archespore, sont annuelles. Les espèces bisannuelles appartiennent à l'une ou à l'autre des catégories, par exemple *Sisymbrium taraxacifolium* possède plusieurs archesporès, tandis que *Barbarea vulgaris* n'en a qu'une.

On peut se demander si la simplification de l'ovule dans les espèces annuelles de *Cerastium* à  $x = 18$  et de *Cardamine* ne tiendrait pas à une accélération du développement dont le résultat serait de constituer rapidement le gamétophyte femelle avec le minimum de frais<sup>1</sup>. En effet, chez les Cardamines vivaces, il n'y a jamais qu'un sac embryonnaire, et les tétrades accessoires se désorganisent lors de la croissance de la mégaspore privilégiée. Il paraît en être de même chez les *Cerastium* où nous n'avons pas vu d'ovules contenant plus d'un gamétophyte femelle<sup>2</sup>. Dès lors quelle autre signification donner aux archesporès non utilisées sinon celle d'organes vestigiaires ? On peut donc envisager comme un *perfectionnement de l'ovule* la disparition d'archesporès destinées à avorter à un moment donné de leur développement. Il est vrai que LLOYD (dans HÅKANSSON 1922) admet que ces archesporès surnuméraires joueraient un rôle trophique chez les Rubiacées, mais ici elles persistent plus longtemps.

Si la pluralité des cellules mères dans l'ovule a la moindre importance phylogénétique, il semble bien difficile de lire la série de VANDENDRIES en sens inverse, c'est-à-dire en considérant comme primitives les espèces à cellule mère unique. Il faudrait alors admettre que l'ovule se perfectionne en produisant des archesporès surnuméraires destinées à disparaître sans avoir fonctionné ! De même si on leur attribue avec LLOYD un rôle trophique, on se demande de quelle utilité serait, dans les cas intermédiaires (par exemple : *Cardamine hirsuta*), la présence de deux archesporès supplémentaires qui n'entrent même pas en méiose. Une telle conclusion nous paraît opposée au caractère progressif que l'on reconnaît en général à l'évolution.

L'ovule à archespore unique nous paraît aussi plus évolué parce qu'il s'éloigne davantage du microsporange.

Nous partageons donc pour le genre *Cerastium* le point de vue qu'a défendu VANDENDRIES pour les Crucifères, à savoir que la pluralité des archesporès maintient un état primitif, même si l'expression de « stérilisation progressive du sporange primitif » ne nous paraît pas très heureuse.

Avant d'entamer la discussion sur ce point, examinons tout d'abord la question peut-être plus facile à résoudre des cellules pariétales qui existent dans une partie du genre *Cerastium*. La plupart des embryo-

<sup>1</sup> Qu'une telle « accélération » ait lieu chez des espèces annuelles pourrait avoir de profondes raisons biologiques.

<sup>2</sup> Chez *Silene ciliata*, il peut y avoir 2 sacs embryonnaires (cf. p. 97), mais cela n'implique pas la polyembryonie.

logistes considèrent la présence régulière de cellules pariétales comme un caractère primitif. Par exemple SCHNARF (16) s'exprime ainsi à ce sujet : « Es herrscht wohl allgemeine Übereinstimmung darin dass die Bildung von Deckzellen ein ursprüngliches Verhalten gegenüber dem Mangel derselben vorstellt » (*op. cit.*, p. 8). MAHESHWARI (10) est d'un avis semblable bien qu'il accompagne son opinion d'une réserve : « In the Sympetalae a parietal cell is absent, the only important exceptions being the Plumbaginales and some members of the family Convolvulaceae. Since this also the condition in some other advanced families like the Umbelliferae and Orchidaceae, the presence of a massive parietal tissue is regarded as a primitive feature and its absence as advanced. An objection to this view is that parietal cells are often absent even in some admittedly primitive families like the Ranunculaceae » (*op. cit.*, p. 71).

Comme la présence de cellules pariétales est beaucoup plus fréquente chez les Céraistes du groupe *Perennia* que chez les *Fugacia*, nous sommes enclin à penser que les premiers sont d'une manière générale plus primitifs que les seconds. C'est d'ailleurs une hypothèse qu'a soutenue MöSCHL (12), le spécialiste le plus qualifié de ce genre difficile. Nous pensons que nos recherches embryologiques apportent un argument de quelque valeur à l'appui de sa conception.

Dès lors, il nous paraît difficile de ne pas voir dans la pluralité des archespores chez les *Perennia* un caractère également primitif. Faisons remarquer à ce sujet que l'espèce présentant cette propriété au maximum, à savoir *Cerastium lineare*, est une plante étroitement localisée dans les Alpes du Piémont, à nombre chromosomique bas (FAVARGER non publié) et vraisemblablement très ancienne. Chez les Cardamines étudiées par VANDENDRIES, l'espèce dont l'archesporium est le plus simple est le *Cardamine impatiens*, type évolué où l'avortement des pétales, d'ailleurs très réduits, est fréquent.

Il est vrai que la présence de cellules pariétales n'est pas accompagnée de la pluralité des archespores chez les *Cerastium* à  $n = 19$ . Mais nous pensons avec SÖLLNER (*op. cit.*) que ces espèces forment un groupe à part, dans lequel l'ovule aurait gardé un caractère primitif (les cellules pariétales) tout en présentant une réduction du nombre des sporocytes à l'unité (caractère évolué).

Les embryologistes sont loin d'être d'accord sur la signification phylogénétique de la pluralité des archespores. Pour SCHÜRHOFF (17) il est vraisemblable qu'un archesporium pluricellulaire représente un stade relativement primitif dans l'évolution. SCHNARF (16) constate que le concept en question recouvre des comportements assez divers, de sorte qu'il serait erroné d'en tirer une conclusion d'ordre général. Certains cas de pluralité des archespores sont probablement primitifs, par exemple celui des *Casuarina*. En revanche, les phénomènes décrits chez les Composées et aussi dans le genre *Cardamine* sont sûrement, pour l'auteur, des caractères évolués (« sicher abgeleitete Erscheinungen »). Probablement qu'il se base pour le dire sur le fait que dans ces derniers exemples l'ovule est tenuinucellé.

Ce qui rend difficile toute prise de position est le fait que la pluralité des archespores a été découverte chez un assez grand nombre de Gymnospermes et d'Angiospermes dont la liste a été donnée par PALM (13). Les embryologistes qui tiennent le phénomène pour évolué ont été impressionnés par son apparition non seulement chez des familles relativement primitives (Casuarinacées, Amentifères, Rosacées, etc.) mais aussi dans des groupes évolués (Composées, Rubiacées, Ombellifères).

HÅKANSSON (9), à qui l'on doit une étude embryologique des Ombellifères, admet que dans cette famille la cellule mère unique représente le type primitif. Ses arguments toutefois ne sont pas convaincants : les Araliacées phylogénétiquement plus anciennes n'ont qu'une cellule mère ; en outre *Didiscus coeruleus* (2 cellules mères) possède une aire de distribution plus petite que *Didiscus pilosus* (une cellule mère) et serait donc plus jeune. Concernant les Araliacées, constatons que le nombre des espèces étudiées est faible. D'autre part, d'après SCHÜRHoff (*op. cit.*, p. 634), le *Fatsia japonica* serait remarquable par son archesporium pluricellulaire ; au sujet des *Didiscus*, il n'est nullement prouvé que la première espèce soit la plus jeune. Au contraire, son aire de distribution plus étroite peut plaider en faveur de son ancienneté (espèce relique), d'autant plus que son nombre chromosomique est diploïde (*Didiscus coeruleus*  $n = 11$ , *Didiscus pilosus*  $n = 22$ , d'après WANSCHER (dans DARLINGTON et JANAKI-AMMAL 4)).

ROCÈN, pour les Caryophyllacées, se rallie à l'opinion d'HÅKANSSON parce que, dit-il, les Alsinées, phylogénétiquement plus anciennes, ont plus fréquemment un archesporium unicellulaire (*op. cit.*, p. 157) et parce que, dans les Centrospermales, les groupes primitifs des Basellacées et Nyctaginacées n'ont presque toujours qu'une archespore. Au surplus, il pense qu'il est impossible de tirer de ce caractère des conclusions phylogénétiques sûres. Nous avons déjà discuté la première partie de la proposition de ROCÈN (cf. p. 105), à laquelle nos observations sur *Cerastium* enlèvent leur force. Quant à la deuxième partie, nous croyons le scepticisme de cet auteur exagéré.

Si la « situation » du caractère dans l'ensemble des Angiospermes est quelque peu confuse, cela n'a rien d'étonnant, et on pourrait en dire autant de pas mal de caractères morphologiques, anatomiques, embryologiques.

Ceci nous conduit à des réflexions d'un ordre plus général.

Si un caractère primitif se rencontre dans un grand nombre de familles, c'est peut-être parce qu'il n'existe qu'un petit nombre de familles « évoluées », tandis que la plupart réuniraient à la fois des genres primitifs et évolués. Ce qu'on sait de l'apparition presque explosive des Angiospermes au Crétacé inférieur, où beaucoup d'ordres sont déjà représentés (voir la liste par exemple dans EMBERGER 5), confirme notre point de vue. S'il est bien avéré que les Sympétales « sont plus récentes et dérivent toutes d'Angiospermes Dialypétales » (EMBERGER *op. cit.*, p. 422), la plupart de leurs ordres ont pris naissance au Crétacé à partir de Dialypétales primitives, donc offrent certainement un bon nombre de genres primitifs.

D'autre part, l'apparition d'un caractère réputé primitif dans un groupe évolué peut avoir pour cause ce retour apparent aux conditions ancestrales que GAUSSEN appelle « surévolution ». C'est que l'évolution paraît bien ne pas emprunter toujours la ligne droite mais la courbe d'un « pseudocycle » de GAUSSEN. Lorsque dans un ovule crassinucellé, il y a plusieurs cellules mères, nous pensons que ce caractère est primitif<sup>1</sup>. L'évolution ayant d'abord lieu par réduction, comme l'admet aussi GAUSSEN, l'ovule tenuinucellé pourvu d'une unique archespore est évolué. Mais la surévolution peut entraîner une multiplication secondaire du nombre des archespores. Ce cas serait réalisé chez certaines Composées. Il est intéressant de signaler à ce propos que GAUSSEN (7) donne précisément comme « magnifique caractère de surévolution chez les Composées, la multiplication des antipodes qui rappellent l'endosperme des Gymnospermes ». Nous ne croyons pas trahir la pensée du savant toulousain en disant que le phénomène de multiplication des archespores, observé par CARANO (2) chez les Erigeron, PALM (13), DAHLGREN (3) et TAHARA (24) chez les Anthemideae, est un caractère surévolué au même titre que la multiplication des antipodes<sup>2</sup>. Mais dans l'ovule tenuinucellé, un second pseudocycle pourrait entraîner la diminution du nombre des archespores. C'est peut-être ce qui s'est passé chez les *Cardamine* (« série de VANDENDRIES »). A ce propos, l'anomalie constatée ci-dessus (p. 91) dans les *Cerastium* du groupe *Perennia*, à savoir la pluralité des sporocytes dans l'ovule d'un clone polyploïde de *Cerastium tomentosum*, alors que le diploïde ne montre jamais qu'une cellule mère, est peut-être un cas de surévolution. La polyploidie ne pourrait-elle, dans certains cas, entraîner la sénilité ?

Nous ne faisons ici que poser la question et la signaler à l'attention de notre savant collègue H. GAUSSEN.

Dans le genre *Cerastium* par contre, nous continuons à penser que la série allant des « *Perennia* » (présence fréquente de cellules pariétales, pourcentage élevé d'ovules à plus d'une cellule mère) aux *Fugacia* (en général une seule cellule mère et pas de cellule pariétale) va du primitif à l'évolué, c'est-à-dire se situe sur la partie montante de la courbe de GAUSSEN. En effet, dans cette série, on assiste en même temps à une diminution de la taille des ovules. Or, comme le dit MANGENOT (11), « il semble que toute l'évolution ait eu lieu dans le sens d'une économie croissante des matériaux mis en réserve dans les graines » et un peu plus loin : « A priori, la sélection doit orienter l'évolution vers des ovules et des graines de plus en plus petits, solitaires dans des fleurs petites et rassemblées en grand nombre : tel est bien le spectacle que présente la nature. »

En guise de conclusion, il ne nous paraît pas douteux que le nombre

<sup>1</sup> Chez *Casuarina*, cependant, GAUSSEN (p. 97) interprète la présence de plusieurs mégaspores comme un cas de « surévolution avec désordre ».

<sup>2</sup> La brusque apparition d'archespores multiples dans une plante plus ou moins apomictique de *Leontodon hispidus*, alors que les autres individus de la même espèce ont une seule archespore (BERGMANN. 1) nous confirme dans l'idée que ce caractère chez les Composées est surévolué.

des cellules mères ait une importance taxinomique<sup>1</sup>. Par exemple, HÅKANSSON, chez les Ombellifères, observe régulièrement une seule archesporie dans des groupes bien définis (par exemple chez les *Laserpitiaeae*). D'autres tribus (par exemple *Mulineae*, la très grande majorité des *Peucedaneae*) ont toujours plusieurs archespores. D'autre part chez les *Cardamine* d'après VANDENDRIES et chez les *Cerastium* d'après nos recherches, il y a une intéressante variation intragénérique qui permet à notre sens de distinguer des espèces primitives et d'autres plus évoluées. La même série existe peut-être chez les *Chrysanthemum* où TAHARA observe un nombre d'archespores allant de 10 (*Chrys. roseum*) à 1 (*Chrys. Decaisneanum*). C'est pourquoi le scepticisme de ROCÈN (« es dürfte kaum möglich sein, aus seinem Fehlen oder Vorhandensein [il s'agit de la pluralité des archespores] bei verschiedenen Gruppen und Typen sichere Schlüsse systematischer oder phylogenetischer Art zu ziehen ») nous paraît exagéré. Nous partageons le point de vue de MAHESHWARI, qui, énumérant les caractères embryologiques utilisables en taxinomie, cite entre autres : la nature unicellulaire ou pluricellulaire de l'archesporium, la présence ou l'absence de cellules pariétales.

Nous pensons seulement que ces critères revêtent plus d'importance à échelle du genre ou de l'espèce que dans des groupes plus vastes. En outre, dans les cas où ils offrent une certaine variabilité, une étude statistique s'impose. Si longue et si fastidieuse qu'en soit l'application, elle seule peut permettre de formuler un jugement quelque peu sûr.

<sup>1</sup> L'opinion que nous avons défendue nous-même en 1946 (*op. cit.*, p. 435) sur la base de résultats très partiels ne nous paraît donc plus soutenable.

### Résumé

1. L'étude des premières phases de la mégasporogénèse a été poursuivie dans une trentaine d'espèces du genre *Cerastium* et à titre de comparaison dans une espèce de *Silene* à nombreuses cellules mères.

2. Sur la base de résultats statistiques, il a été démontré que dans les *Cerastium* de la sous-section *Perennia*, la proportion d'ovules contenant plusieurs cellules mères en méiose variait entre 10% et 71%. Fait exception un clone diploïde de *C. tomentosum* (0%). D'autre part, la proportion d'ovules présentant une ou plusieurs cellules pariétales varie entre 17% et 100% (exception : clone diploïde du *C. tomentosum* 7%). Dans la sous-section *Fugacia* la pluralité des cellules mères est exceptionnelle (max. 2%) et le détachement des cellules pariétales peu fréquent (de 3% à 20% des ovules) (exception : *C. nutans* 82%). Les espèces de la sous-section *Caespitosa* se comportent sensiblement comme les *Fugacia*. Les *Cerastium* à  $n = 19$  ont presque toujours des cellules pariétales mais une seule cellule mère.

3. Contrairement à l'opinion de ROCÈN, la pluralité des cellules mères ne paraît pas plus rare chez les Alsinoïdées que chez les Silénoïdées. Chez *Cerastium lineare*, on trouve jusqu'à 6 cellules mères en méiose. D'autre part, l'ovule tenuinucellé existe certainement chez les *Cerastium* annuels où il se présente sous une forme appelée par l'auteur « ovule tenuinucellé à calotte épidermique ».

4. La réduction du nombre des cellules mères et l'absence de formation des cellules pariétales sont mises en rapport avec la taille plus réduite de l'ovule, avec une apparition plus précoce de la phase sexuelle, enfin avec le type biologique (plantes annuelles).

5. Le cas des *Cerastium* est comparé à celui des *Cardamine* et autres Crucifères étudiées par VANDENDRIES.

6. L'auteur considère que dans le cas des *Cerastium* la tendance à la suppression des cellules pariétales et la tendance à la réduction du tissu archesporial constituent des caractères évolués. Il s'ensuit que, d'une manière générale, les *Cerastium* du groupe *Perennia* sont plus primitifs que les *Fugacia*. Les espèces du groupe *Caespitosa* se rapprochent de ces derniers. Enfin, les *Cerastium* à  $n = 19$  forment un groupe particulier, réunissant des caractères d'organisation primitifs et évolués.

7. L'auteur discute la valeur phylogénétique et taxinomique de la pluralité des cellules mères, à la lumière de certaines théories récentes. Il admet que ce critère est utilisable principalement à l'échelle du genre ou de l'espèce.

### Zusammenfassung

Durch eine Untersuchung über statistische Embryologie zeigt der Autor, dass die ausdauernden *Cerastium* mit  $x = 18$  (Subsektion *Perennia*) verhältnismässig ziemlich viel Samenanlagen mit mehreren Mutterzellen in Reduktionsteilung aufweisen (bis 6 bei *C. lineare*). Die Abtrennung der Deckzellen ist dort ebenfalls häufig. Dagegen sind diese beiden Erscheinungen in der Subsektion *Fugacia* viel seltener. Die Samenanlage der *Fugacia* gehört im allgemeinen einem Typus an, den der Autor « *tenuinucellé à calotte épidermique* » nennt. Die zwischen der beiden Gruppen von *C.* festgestellten Unterschiede, die mit denen, welche bei den *Cardamine* durch VANDENDRIES beobachtet worden sind, vergleichbar sind, werden mit einer Änderung der Grösse der Samenanlage in Zusammenhang gebracht. Die kleine Samenanlage mit einer einzigen unterepidermischen Mutterzelle wird als abgeleitet betrachtet. Der Autor schliesst daraus, dass die ausdauernden *Cerastium* im allgemeinen ursprünglicher sind. Er diskutiert den Wert des der Anzahl Archesporzellen entnommenen Kriteriums im Lichte einiger neuerer Theorien der Evolution.

### Summary

On the basis of statistical embryological evidence, A. shows that the perennial species of *Cerastium* with  $x = 18$  (sub-section *Perennia*) possess in a relatively high proportion of the ovules, several mother cells that undergo meiosis (up to 6 in *C. lineare*). Parietal cells also, are frequently detached. In the sub-section *Fugacia*, on the other hand, this is much less frequent. The ovules of *Fugacia* are usually of a type that A. names « *tenuinucellé à calotte épidermique* ». These differences between the two groups of *C.* may be compared with those occurring in *Cardamine* and observed by VANDENDRIES and are probably related to size of the ovules. A small ovule with a single, sub-epidermal mother cell, is considered as having evolved. A. concludes that the perennial species of *Cerastium* are, in general, the more primitive. The value of the distinguishing characters based on the number of the archespores is discussed in the light of recent theories of evolution.

## BIBLIOGRAPHIE

- 1 BERGMANN, B. — (1935). Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Leontodon* und *Picris*. *Svensk Botanisk Tidskrift* 29 : (2) : 155-301, 146 fig.
- 2 CARANO, E. — (1921). Nuove ricerche sulla embriologia delle Asteraceae. *Ann. di bot.* 15 : 97-196, pl. IV-XII et 2 fig.
- 3 DAHLGREN, K. V. O. — (1920). Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermmbildung. *Zeitschr. für Bot.* 12 : 181-516, 56 fig.
- 4 DARLINGTON, C. D. et JANAKI-AMMAL, E. K. — (1945). Chromosome atlas of cultivated plants. 397 p., *Londres*, Allen et Uwin.
- 5 EMBERGER, L. — (1944). Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. 492 p., 457 fig., *Paris*, Masson et Cie.
- 6 FAVARGER, C. — (1946). Recherches caryologiques sur la sous-famille des Silénoïdées. *Bull. Soc. bot. suisse* 56 : 364-465, 8 pl.
- 7 GAUSSEN, H. — (1952). L'évolution pseudocyclique. Colloque international du C. N. R. S. sur l'évolution et la phylogénie des végétaux : C. 207-220, 1 fig.
- 8 GIBBS, L. S. — (1907). Notes on the development und structure of the seed in the *Alsinoideae*. *Annals of Bot.* 21 : 25-55, 2 pl. et 4 fig.
- 9 HÅKANSSON, A. — (1922). Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen. *Acta Univ. Lund* 18 : 1 pl. et 17 fig.
- 10 MAHESHWARI, P. — (1950). An introduction to the Embryology of Angiosperms. 453 p., 216 fig., *New-York-Toronto-Londres*.
- 11 MANGENOT, G. — (1952). L'évolution de l'ovule, du pistil et du fruit. Colloque international du C. N. R. S. sur l'évolution et la phylogénie chez les végétaux : C. 149-C. 162, 1 fig.
- 12 MÖSCHL, W. — (1938). Morphologie einjähriger europäischer Arten der Gattung *Cerastium* (*Orthodon-Fugacia-Leiopctala*). *Oster. Bot. Ztsch.* 87 : 249-272, 4 fig.
- 13 PALM, B. — (1915). Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. (Thèse). 259 p., 53 fig., *Stockholm*.
- 14 PEROTTI, R. — (1913). Ricerche embriologiche su alcune « *Dianthaceae* » *Rendic. della R. Acad. dei Lincei* 22 : 167-170.
- 15 ROCÈN, Th. — (1927). Zur Embryologie der Centrospermen. (Thèse.) 184 p., 3 pl. et 250 fig., *Uppsala*.
- 16 SCHNARF, K. — (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. 354 p., 75 fig., *Berlin*.
- 17 SCHÜRHoff, P. N. — (1926). Die Zytologie der Blütenpflanzen. 792 p., 282 fig., *Stuttgart*.
- 18 SCHWARZENBACH, F. — (1922). Untersuchungen über die Sterilität von *Cardamine bulbifera* (L) Crantz. *Flora. N. F.* 15 : 393-514, 1 pl. et 22 fig.

- 19** SÖLLNER, R. — (1954). Recherches cytotoxonomiques sur le genre *Cerastium*. *Bull. Soc. Bot. suisse* **64** : 221-354, 6 pl. et 11 fig.
- 20** SOUÈGES, R. — (1919). Recherches sur l'embryogénie des Polygonacées. *Bull. Soc. bot. de France* **66** : 168-199.
- 21** — (1924). Développement de l'embryon chez le *Sagina procumbens* L. *Ibid.* **71** : 590-614, 48 fig.
- 22** — (1934). Titres et travaux scientifiques. 147 p., 78 fig., *Saint-Dizier*.
- 23** STENAR, A. H. — (1925). Embryologische Studien I und II. (Thèse.) 195 p., 1 pl. et 139 fig., *Uppsala*.
- 24** TAHARA, M. — (1921). Cytologische Studien an einigen Kompositen. *Journ. College Sci. Imp. Univ. Tokyo* **43** : Art. 7.
- 25** VANDENDRIES, R. — (1909). Contribution à l'histoire du développement des Crucifères. *La Cellule* **25** : 415-459, 1 pl. et 55 fig.
- 26** — (1912). Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les Crucifères. *Ibid.* **28** : 217-225, 1 pl.
-