

**Zeitschrift:** Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles  
**Herausgeber:** Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles  
**Band:** 100 (1977)

**Artikel:** L'aperture et la position initiale de la cellule générative dans le pollen hétéropolaire du genre *Thesium* (Santalaceae)  
**Autor:** Huynh, Kim-Lang  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-89111>

### **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>**

# L'APERTURE ET LA POSITION INITIALE DE LA CELLULE GÉNÉRATIVE DANS LE POLLEN HÉTÉROPOLAIRE DU GENRE *THESIMUM* (SANTALACEAE)

par

KIM-LANG HUYNH

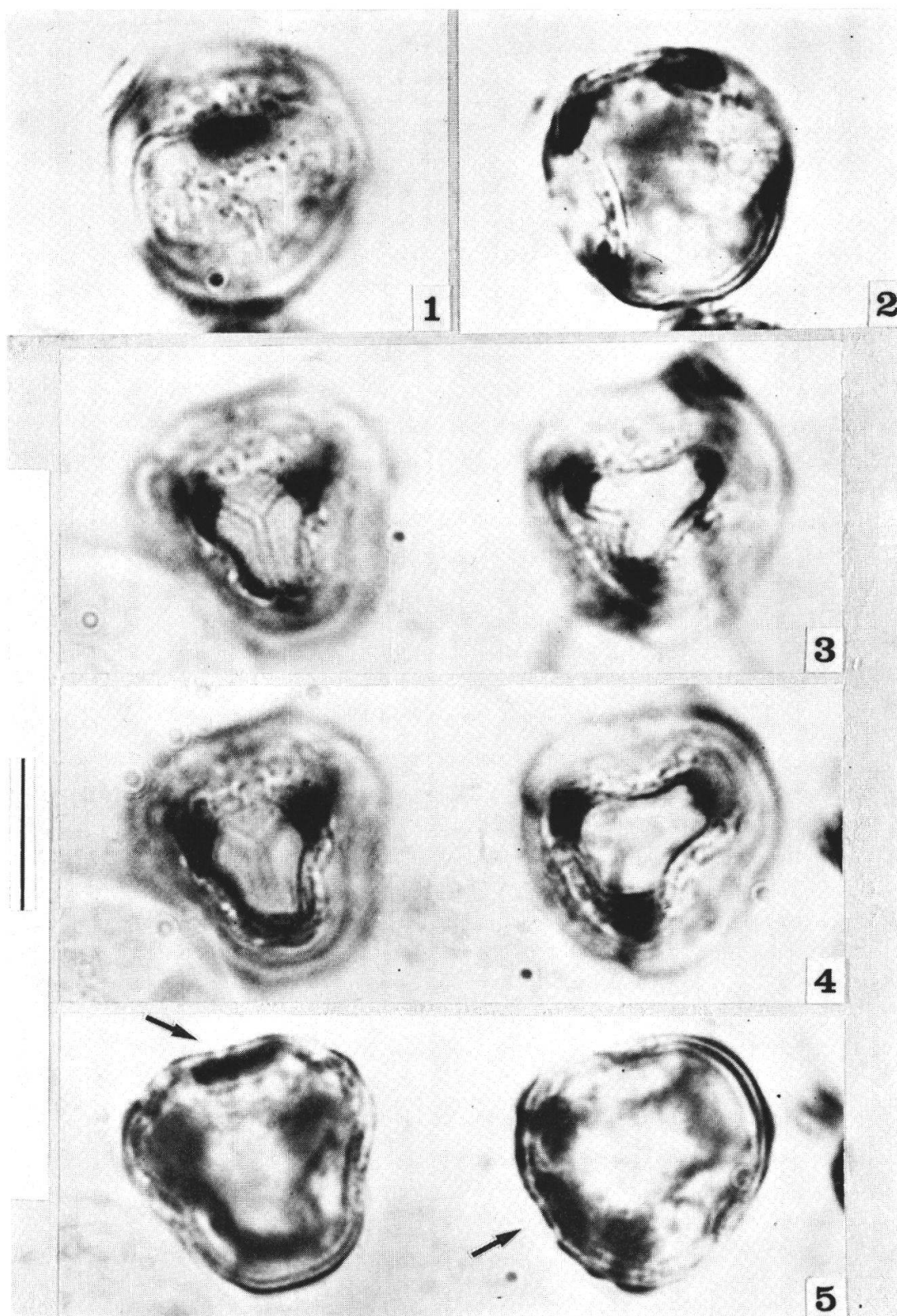
AVEC 10 FIGURES

---

## INTRODUCTION

Le genre *Thesium* possède un pollen distinctement hétéropolaire. Une face polaire est convexe, l'autre a plus ou moins la forme d'une pyramide renversée (fig. 7). C'est un pollen particulier à plus d'un point de vue, mais qui n'a pas été étudié d'une manière satisfaisante. ERDTMAN (1952) le décrit comme étant réticulé et se demande si ses apertures sont poroïdes. Selon ERDTMAN et *al.* (1961, p. 73), la stratification de son sporoderme est obscure et sa surface est lisse et finement mamelonée, tandis que ERDTMAN et *al.* (1963, p. 39) avouent que la position et le caractère de ses apertures sont difficiles à déterminer. STRAKA (1966) est le premier palynologue qui remarque la forme triradiée des fentes germinatives de ce pollen, puisqu'il le décrit comme étant tri-zono-trichotomocolpé. Toutefois, en décrivant ainsi ce pollen, l'auteur allemand considère que ses apertures sont des apertures simples. Tous ces auteurs ont sans doute employé l'acétolyse. La coloration au rouge congo mélangé à l'hydrazide maléique technique (STAINIER et *al.* 1967), utilisée dans le présent travail, indique que les apertures du genre *Thesium* ont, par contre, une structure composée, c'est-à-dire qu'elles sont formées d'une ectoaperture superposée à une endoaperture. C'est donc un pollen tri-zono-trichotomocolporé.

Cependant, le présent travail vise surtout à déterminer la position initiale de la cellule générative dans ce grain de pollen particulier. Il entre dans le cadre d'une étude générale de cette position chez les Angiospermes dans le but de dégager la (ou les) loi(s) qui permet(tent) de déterminer *a priori* cette position chez ces plantes. On pense que chez les Angiospermes, le noyau de la microspore qui s'apprête à entrer en première mitose pollinique, vient à un point déterminé de la paroi



sporale et y subit toutes les phases de cette division (GEITLER 1935, p. 365 ; MAHESHWARI 1950, p. 159). C'est donc à ce point que la cellule générative se forme. Une cloison en verre de montre, et de nature callosique (GORSKA-BRYLASS 1970), s'élabore et la retient contre la paroi de la microspore devenue grain de pollen. Par la suite, cette cloison disparaît et libère la cellule générative, qui migre à l'intérieur du cytoplasme végétatif.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des étamines fraîches de *Thesium alpinum* L., récoltées au Chasseral, canton de Neuchâtel, ont été utilisées.

Pour l'étude de la morphologie du pollen, des anthères ont été ouvertes à l'aide d'une aiguille fine, et les microspores et grains de pollen ainsi libérés ont été colorés dans un mélange de rouge congo et d'hydrazide maléique technique (STAINIER et *al.* 1967). Les résultats obtenus ont été vérifiés sur d'autres étamines, étudiées avec la méthode d'acétolyse (p. ex. ERDTMAN 1960), bien connue.

Concernant l'étude de la position initiale de la cellule générative, d'autres étamines ont été fixées au Helly, coupées au microtome, et colorées à la réaction nucléale de Feulgen, puis au vert lumière. Avant l'hydrolyse, la première étape de cette réaction, les préparations ont été immergées pendant une nuit dans une solution alcoolique d'iode pour éliminer les dépôts de chlorure mercurique.

Quant aux microphotographies, le film Kodak Contrast Process Ortho a été utilisé. Elles n'ont pas été retouchées. Certaines d'entre elles sont reproduites sur figures dessinées : ceci est nécessaire, car certains détails visibles au microscope le sont peu sur la photographie, ou n'y sont pas apparus, étant situés à d'autres niveaux.

## OBSERVATIONS

### 1. Morphologie du pollen

Le rouge congo mélangé à l'hydrazide maléique technique colore intensément l'endexine du pollen du *Thesium alpinum* et montre que ses apertures sont composées, et non simples. Effectivement, examinons

Figures 1-5

#### *Thesium alpinum*

Remarque. — Toutes les microphotographies ont le même grossissement : le segment de droite vertical, à gauche de la figure 4, correspond à ca. 10  $\mu$ . La coloration est au rouge congo.

Fig. 1-2. Grain de pollen avec un intercolpe vu de face (restitué sur la figure 7). —

Fig. 1. Face supérieure : noter la grande tache sombre, qui est la costa équatoriale commune aux deux apertures situées l'une à droite, l'autre à gauche. — Fig. 2. Coupe optique passant par les autres costae de ces apertures.

Fig. 3-5. Coupes optiques de deux grains de pollen, passant respectivement par l'ectoperture d'une aperture vue de face, par son endoperture, et par la troisième costa équatoriale, indiquée sur la figure 5 par les deux flèches (le grain gauche est restitué sur la figure 6).

une aperture vue de face (fig. 3-5 : considérer le grain gauche ; fig. 6). Au niveau supérieur (fig. 3), on voit une fente triradiée, dont les bras, inégaux, se terminent par trois points sombres, qui sont trois forts épaisissements de l'endexine, comme le montrent les prochaines lignes. Ces points sombres délimitent, autour de la fente triradiée, trois zones minces, vraisemblablement aréticulées, qui la bordent aux trois côtés et qui font suite à trois réticulums à mailles larges (fig. 7). Un de ces réticulums est à une face polaire, les deux autres, aux deux intercolpes qui flanquent cette aperture. Si l'on fait descendre un peu l'objectif du microscope, on aperçoit trois forts épaisissements d'endexine, un à l'extrémité libre d'un bras de la fente triradiée. Ils délimitent — de concert avec ces trois réticulums, où l'exine est visiblement plus épaisse qu'aux zones aréticulées — une sorte d'endoaperture (fig. 4). L'endoaperture coïncide ainsi exactement avec les trois zones aréticulées qui bordent la fente triradiée. Celle-ci est donc l'ectoaperture. En conséquence, ces épaisissements endexiniques sont des costae. Les deux costae qui terminent chacune un bras court de l'ectoaperture triradiée coïncident pratiquement avec l'équateur du pollen. Chacune d'elles est commune à deux ectoapertures (fig. 7). Le pollen possède donc en tout six costae, dont trois sont virtuellement équatoriales (fig. 6).

Sur le pollen acétolysé, les costae sont visibles aussi, mais beaucoup moins que sur le pollen coloré au rouge congo. Les réticulums semblent d'un type peu commun. Le pollen en compte cinq, bien individualisés (fig. 7-9). Quatre sont formés de mailles larges : l'un est situé à une face polaire, les trois autres, entre les apertures. Leurs mailles sont des rondelles distinctes, ajustées d'une manière assez lâche les unes aux autres, et ne ressemblent pas du tout aux mailles d'un réticulum ordinaire. De plus, le sporoderme est lisse, et on n'y observe pas de réticulum supratectal comme dans le cas d'un pollen normalement réticulé. Le cinquième réticulum, à mailles minuscules, est porté par l'autre face polaire.

Figures 6-10.

*Thesium alpinum*

Remarque. — Toutes les figures ont le même grossissement. La ligne discontinue, ou continue, ou en partie continue, qui court le long du pourtour de chaque grain de pollen, indique, suivant l'endroit, soit la limite interne de l'exine, soit la démarcation entre les costae et le reste de l'exine.

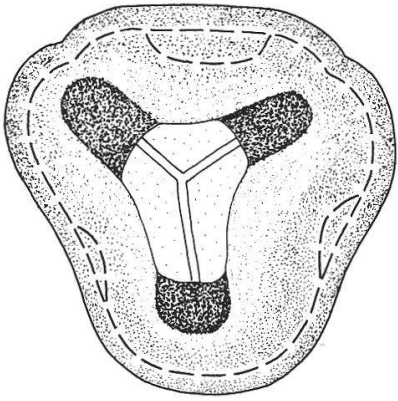
Fig. 6. Restitution du grain gauche des figures 3-5 : la face polaire porteuse du réticulum à mailles minuscules est en bas de la figure ; les réticulums ne sont pas représentés.

Fig. 7. Restitution du grain de pollen des figures 1-2 : la face polaire porteuse du réticulum à mailles minuscules est en bas de la figure ; la troisième aperture, située à la face inférieure, n'est pas représentée.

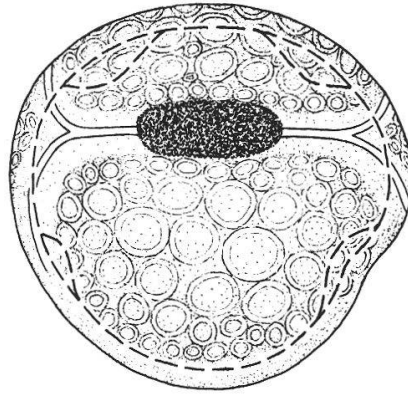
Fig. 8. Face polaire du pollen acétolysé porteuse d'un réticulum à mailles larges.

Fig. 9. Face polaire du pollen acétolysé porteuse du réticulum à mailles minuscules (ce réticulum est représenté de manière très approximative).

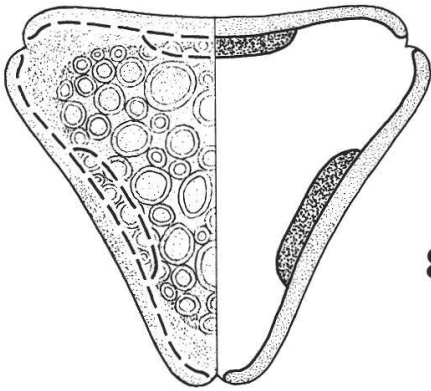
Fig. 10. Grain de pollen juste au début du stade de repos qui suit la première mitose pollinique (Feulgen) : la face polaire porteuse du réticulum à mailles minuscules est en bas de la figure.



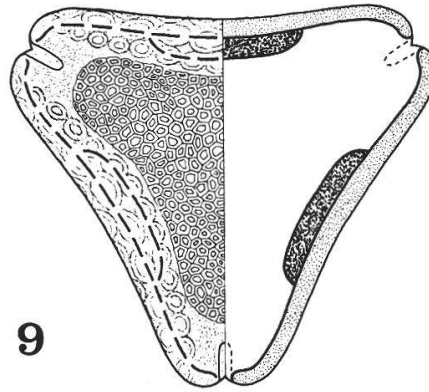
6



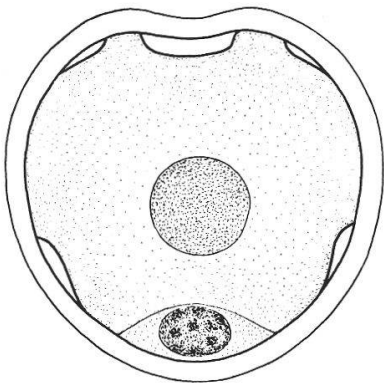
7



8



9



10

10  $\mu$



## 2. Position initiale de la cellule générative

Quand la microspore s'apprête à entrer en première mitose pollinique, son noyau vient au pôle qui coïncide avec le centre du réticulum à mailles minuscules, ou à un point voisin sur la face polaire porteuse de ce réticulum, et y subit toutes les phases de cette division. Des deux noyaux-fils, de taille différente, qui en résultent, le petit a une coloration plus intense que celle de l'autre noyau, et donne l'impression d'être retenu contre cette face par une cloison réfringente en verre de montre, facilement reconnaissable (fig. 10). Il est donc le noyau génératif. Le grand noyau, le noyau végétatif, est situé à peu près au centre de la microspore, devenue grain de pollen. Par la suite, la cellule générative migre à l'intérieur du cytoplasme végétatif.

L'étude de la position initiale de la cellule générative nécessite une identification effective des deux faces polaires du pollen quand il est vu par une face latérale, cette position du pollen étant la plus favorable à cette étude. Cette identification est facilitée chez le *Thesium alpinum* par les faits suivants. D'abord, on y distingue sans problème une vue latérale d'une vue polaire du pollen. En vue polaire, le pollen a la forme d'un triangle équilatéral, comme sur le pollen acétolysé (fig. 8-9). En vue latérale, il ressemble vaguement à un coin (fig. 10). Trois autres caractères permettent de distinguer ensuite l'une de l'autre les deux faces polaires. En premier lieu, c'est la tendance que montre la face polaire porteuse d'un réticulum à mailles larges à rentrer dans le grain de pollen (fig. 10). En deuxième lieu, c'est la disposition des costae, qui restent visibles malgré la fixation au Helly : elle varie suivant l'hémisphère pollinique (fig. 10). Enfin, ce sont les réticulums à mailles larges : leurs mailles sont très visibles. Par contre, celles du réticulum porté par l'autre face polaire sont imperceptibles sur ce matériel.

Il va sans dire que les résultats ainsi obtenus, concernant la position initiale de la cellule générative, sur les grains de pollen vus par une face latérale, ont été vérifiés sur d'autres, vus par une face polaire.

## DISCUSSION

1. Certains faits indiquent la nature composée des apertures du pollen du genre *Thesium*, qui doit, en conséquence, être désormais caractérisé de tri-zono-trichotomocolporé. D'abord, l'apex libre de chaque bras d'une fente triradiée de ce pollen est marqué par une costa, brusque épaissement de l'endexine (fig. 6). Ce caractère rappelle, dans une certaine mesure et sans signification phylogénique, le cas des apertures composées du pollen tricolporé des *Tropaeolaceae* : chaque fente, rectiligne, de ce pollen montre aussi à chaque apex une costa sous-jacente (HUYNH 1968, fig. 49 et 55). Ensuite, chaque fente triradiée du pollen de ce genre est bordée de trois zones brusquement aréticulées quand on se rapproche d'elle (fig. 7). Or, chez les Angiospermes, un tel changement, brusque, dans la sculpture du pollen (réticulé → aréticulé) correspond sûrement à une diminution brusque dans l'épaisseur de

l'exine. Enfin, et surtout, quand on examine une telle ouverture de face (fig. 6), on a la nette impression que ces trois zones brusquement aréti- culées laissent passer plus de lumière que les zones réticulées qui leur font suite. En d'autres termes, elles donnent l'impression que leur exine est nettement plus mince que celle de ces zones réticulées. En somme, la microscopie photonique révèle que chaque fente triradiée de ce pollen est superposée à une endoouverture beaucoup plus grande et très bien délimitée surtout par les trois costae qui marquent chacune l'apex libre d'un bras de cette fente triradiée (fig. 3 : considérer le grain gauche).

A un autre point de vue, le pollen du genre *Thesium* semble indiquer que le rouge congo mélangé à l'hydrazide maléique technique est très favorable pour l'étude des ouvertures, en particulier des ouvertures composées, étant donné que ce mélange colore intensément l'endexine. Chez le genre *Onosma*, ce mélange colorant a permis aussi de réaliser facilement que les ectouvertures se soudaient au pôle distal (HUYNH 1972 a). Sur le pollen acétolysé, par contre, ce syncolpisme s'observait difficilement.

Enfin, le fait que le rouge congo ainsi employé colore aussi l'endexine indique que la distinction faite par FAEGRI (1956, p. 643) entre ectexine et endexine doit être reconsidérée. Cette distinction, en effet, est basée sur la supposition que, à l'encontre de l'ectexine, l'endexine ne prendrait pas les colorants.

2. D'une étude précédente, portant sur quatre genres d'Angiospermes ayant chacun un type de pollen très différent — savoir : les genres *Agropyron* (Gramineae), *Itea* (Saxifragaceae), *Limnanthes* (Limnanthaceae) et *Onosma* (Boraginaceae) — l'auteur a déduit la « loi de la plus longue distance » : « Chez les Angiospermes à pollen ouverturé, le noyau génératif naissant (lisons : la cellule générative naissante) occupe le point de la paroi pollinique le plus éloigné de la (ou des) porte(s) de sortie du tube pollinique » (HUYNH 1972 b, p. 110). Cette loi, qui apparaît d'emblée capable de permettre de prévoir la position initiale de la cellule générative chez les Angiospermes à pollen ouverturé, a été conçue ni plus ni moins comme une hypothèse de travail, puisque, en se servant d'elle pour prévoir cette position chez un grand nombre d'autres Angiospermes, l'auteur caractérisait ces prévisions de « hypothèses » et employait le mode conditionnel (HUYNH 1972 b, p. 111) pour indiquer la face pollinique où cette cellule devait se former. Que cette loi a été conçue simplement comme une hypothèse de travail a été clairement indiqué aussi dans les travaux suivants (HUYNH 1976, p. 251 ; HUYNH 1977). Conçue donc au départ comme un instrument de travail, cette loi se confirme toutefois chez virtuellement toutes les Angiospermes, nombreuses, étudiées par la suite par l'auteur et appartenant à des familles très diverses et ayant des types de pollen très différents, de même chez un grand nombre d'autres, étudiées par d'autres auteurs, dont les travaux ont échappé au présent auteur en 1972. En somme, elle se confirme chez virtuellement toutes les Angiospermes où il est possible de déterminer avec certitude, sur le grain de pollen, le point de la paroi le plus éloigné de la porte de sortie (cas du pollen uniaper-



turé), ou des portes de sortie (cas du pollen pourvu de deux à plusieurs ouvertures), du tube pollinique. Une explication du fondement de cette loi en apparence arbitraire est essayée dans un autre travail (en préparation), qui est une étude générale et critique de la position initiale de la cellule générative chez les Angiospermes à pollen hétéropolaire.

En ce qui concerne le genre *Thesium*, étudié dans le présent travail, la position initiale de la cellule générative dans son pollen (fig. 10) confirme aussi la « loi de la plus longue distance ». Effectivement, considérons un grain de pollen du *T. alpinum* vu par une face latérale (fig. 7). Trois portes de sortie pour le tube pollinique, et seulement trois, y sont visibles : ce sont les points de jonction des bras de ses ectoouvertures triradiées. Sur ce grain de pollen, on voit, en outre, que le point de la paroi pollinique le plus éloigné de ces points de jonction est indiscutablement le centre de la face polaire porteuse du réticulum à mailles minuscules. Or, c'est précisément à ce point, ou à un point voisin sur cette face, que la cellule générative se forme.

La même loi permet de prévoir aussi, que dans le grain de pollen triouverturé hétéropolaire du genre *Myoschilos*, un autre genre de la famille des Santalaceae, la cellule générative doit, sans doute, se former au pôle proximal. Effectivement, sur ce pollen, où l'hémisphère distal est plus ou moins aplati tandis que l'hémisphère proximal a la forme d'une pyramide renversée (SWAMY 1949, fig. 47), le pôle proximal est le seul point de la paroi pollinique le plus éloigné des ouvertures.

Il est probablement utile de rappeler ici le cas du genre *Onosma* (Boraginaceae) et de signaler aussi celui du *Lithospermum purpureo-coeruleum* L., appartenant à la même famille. Tous les deux ont aussi un pollen hétéropolaire où l'hémisphère proximal est distinctement plus développé que l'hémisphère distal. (Cette polarité du pollen a été déterminée, en ce qui concerne le genre *Onosma*, dans HUYNH 1972 a, et, pour le *Lithospermum purpureo-coeruleum*, dans HUYNH : travail en préparation mentionné trois alinéas plus haut.) En conséquence, les points de croisement entre ectoouvertures et endoouvertures sur ces deux grains de pollen colpore sont visiblement plus près de l'apex distal du pollen que de son apex proximal. Chez le premier, qui a un pollen tricolporé, la position initiale de la cellule générative est conforme aussi à la « loi de la plus longue distance », étant donné que cette cellule se forme à l'apex proximal du pollen (HUYNH 1972 b), où elle a donc la position la plus éloignée des portes de sortie du tube pollinique, qui sont ces points de croisement entre ectoouvertures et endoouvertures. Chez le second, où le pollen est tétracolporé, la même cellule se forme aussi à l'apex proximal du pollen (HUYNH : travail en préparation mentionné trois alinéas plus haut), se conformant ainsi à la même loi.

---

#### Remerciements

Le matériel d'étude a pu être récolté grâce aux indications du Dr Claude Béguin, Institut de Botanique de l'Université, Neuchâtel.

---

### Résumé

Les trois apertures du pollen du *Thesium alpinum* sont des apertures composées. Chaque ectoaperture est délimitée par trois costae : deux d'entre elles sont équatoriales et séparent cette ectoaperture des deux autres, tandis que la troisième est sur la face polaire porteuse du réticulum formé de mailles minuscules. La cellule générative se forme au centre de cette face polaire, ou à un point voisin, conformément à la « loi de la plus longue distance », formulée dans un travail précédent.

### Zusammenfassung

Die drei Aperturen des Pollens von *Thesium alpinum* sind zusammengesetzte Aperturen. Jede Ectoaperture ist durch drei Costae begrenzt : zwei von ihnen sind äquatorial und trennen diese Ectoaperture von den zwei anderen Ectoaperturen, während die dritte auf derjenigen Polarseite steht, die das aus winzigen Maschen gebildete Reticulum trägt. Die Generativzelle bildet sich im Mittelpunkt dieser Polarseite, oder in einem ihm benachbarten Punkt, gemäss der « Regel der längsten Distanz », die in einer vorhergehenden Arbeit formuliert worden ist.

### Summary

The three apertures of the pollen of *Thesium alpinum* are composite apertures. Each ectoaperture is delimited by three costae : two of them are equatorial and separate this ectoaperture from the other two ectoapertures, whereas the third one is on the polar face that bears the reticulum made up of minute meshes. The generative cell forms at the centre of this polar face, or at a point near it, in accordance with the « law of the longest distance », formulated in a previous paper.

---

### BIBLIOGRAPHIE

- ERDTMAN, G. — (1952). Pollen morphology and plant taxonomy — Angiosperms. 539 pp., *Stockholm* (Almqvist & Wiksell).
- (1960). The acetolysis method — a revised description. *Svensk Bot. Tidskr.* 54 : 561-564.
- ERDTMAN, G., BERGLUND, B. et PRAGLOWSKI, J. — (1961). An introduction to a Scandinavian pollen flora. *Grana palynol.* 2 (3) : 3-92.
- ERDTMAN, G., PRAGLOWSKI, J. et NILSSON, S. — (1963). An introduction to a Scandinavian pollen flora II. 89 pp., *Stockholm* (Almqvist & Wiksell).
- FAEGRI, K. — (1956). Recent trends in palynology. *Bot. Rev.* 22 : 639-664.
- GEITLER, L. — (1935). Beobachtungen über die erste Teilung im Pollenkorn der Angiospermen. *Planta* 24 : 361-386.

- GORSKA-BRYLASS, A. — (1970). The « callose stage » of the generative cells in pollen grains. *Grana* 10 : 21-30.
- HUYNH, K.-L. — (1968). Morphologie du pollen des Tropaeolacées et des Balsaminacées I. *Grana palynol.* 8 : 88-184.
- (1972 a). Etude de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez les Angiospermes sur la base de données cytologiques V. Le pollen hétéropolaire du genre *Onosma* (Boraginaceae). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 95 : 5-10.
- (1972 b). The original position of the generative nucleus in the pollen tetrads of *Agropyron*, *Itea*, *Limnanthus*, and *Onosma*, and its phylogenetic significance in the Angiosperms. *Grana* 12 : 105-112.
- (1976). L'arrangement du pollen du genre *Schisandra* (Schisandraceae) et sa signification phylogénique chez les Angiospermes. *Beitr. Biol. Pflzn.* 52 : 227-253.
- (1977). Quelques phénomènes de polarité du pollen des Orchidaceae. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 86 (sous presse).
- MAHESHWARI, P. — (1950). An introduction to the embryology of Angiosperms. 453 pp., *New York, Toronto et London* (McGraw-Hill).
- STAINIER, F., HUARD, D. et BRONCKERS, F. — (1967). Technique de coloration spécifique de l'exine des microspores jeunes groupées en tétrades. *Pollen et Spores* 9 : 367-370.
- STRAKA, H. — (1966). Palynologia madagassica et mascarenica — Fam. 58 : Santalaceae. *Pollen et Spores* 8 : 258-260.
- SWAMY, B. G. L. — (1949). The comparative morphology of the Santalaceae : node, secondary xylem, and pollen. *Amer. J. Bot.* 36 : 661-673.
- VAN CAMPO, M. — (1958). Palynologie africaine II. *Bull. I. F. A. N.* 20, sér. A, 3 : 753-760.
-