

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

Autor(en): **Huynh, Kim-Lang**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **78 (1968)**

PDF erstellt am: **16.05.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-54876>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

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

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

Manuscrit reçu le 6 décembre 1967

Sommaire	Page
I. Introduction	152
II. Matériel et techniques	153
III. Méthode de travail	155
IV. Observations	
A. Pollens à trois apertures identiques	
<i>Tropaeolum peltophorum</i> Bth.	159
<i>Tibouchina paratropica</i> Cogn.	160
<i>Grevillea leucopteris</i> Meissn.	160
<i>Betula pendula</i> Roth	161
<i>Cardiospermum villosum</i> Macf.	162
B. Pollens à deux apertures et une aperture réduite	
<i>Tropaeolum pubescens</i> H.B.K.	162
<i>T. maculifolium</i> Hughes	163
C. Pollens à deux apertures	
<i>T. tuberosum</i> R. et P.	164
<i>T. tricolor</i> Sweet	164
<i>Itea virginica</i> L.	165
D. Pollens à quatre apertures	
<i>Impatiens scabrida</i> DC.	165
<i>I. hawkeri</i> Bull.	166
<i>Alnus incana</i> (L.) Medikus	166
E. Pollens à cinq apertures	
<i>Limoniastrum monopetalum</i> Boiss.	167
F. Pollens à six apertures	
<i>Perovskia atriplicifolia</i> Bth.	167
<i>Satureia grandiflora</i> (L.) Scheele	168
<i>Chrozophora tinctoria</i> Juss.	169
G. Pollens à huit apertures	
<i>Muraltia heisteria</i> DC.	169
H. Pollens à une aperture	
<i>Yucca acutifolia</i> Truff.	171
<i>Agropyron pycnanthum</i> G. et G.	171
<i>Typha minima</i> Funk	172
<i>Sparganium simplex</i> Hudson	172
V. Conclusions générales	172

I. Introduction

1. L'étude de la morphologie du pollen des Angiospermes a fait des progrès rapides depuis une cinquantaine d'années. Des études ont été entreprises dans la plupart des familles où plusieurs types de pollen ont été mis en lumière. Néanmoins, l'arrangement du pollen dans la tétrade est encore passablement négligé.

Le cas le plus connu à ce point de vue est sans doute celui des pollens 3-aperturés qui présentent en vue polaire une forme de triangle équilatéral. Luerksen (1869, p. 46) a observé chez le genre *Epilobium* des cas où les quatre grains de pollen issus d'une même ancienne cellule mère restaient encore ensemble dans les mêmes positions qu'ils avaient occupées dans cette dernière: les douze ($= 3 \times 4$) apertures de ces grains de pollen y étaient alors disposées deux à deux, formant ainsi six couples. – Le même mode d'arrangement a été remarqué aussi par Fischer (1890, p. 43) chez le genre *Erica*, et par Wodehouse (1935, p. 160) chez les genres *Azalea* et *Salpiglossis*. Dans ces cas, les grains de pollen d'une tétrade restent unis à l'état mûr, ce qui favorise beaucoup l'étude.

Garside (1946) a trouvé chez les Protéacées un autre mode d'arrangement pour les pollens 3-aperturés. Ici les douze ($= 3 \times 4$) apertures d'une tétrade de pollen se conjuguent trois à trois en quatre points différents. Le même auteur a également étudié l'arrangement du pollen 2-aperturé de l'*Embothrium coccineum* dans la tétrade. Notons en outre qu'il a utilisé des tétrades post-méiotiques pour son étude.

Un effort très remarquable a été fait par Erdtman (1952) pour la compréhension de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez plusieurs familles. Sans citer un grand nombre de cas de tétrade de pollen 3-aperturé dont les grains qui la constituent restent unis à l'état mûr, retenons que la «loi de Fischer» (pour pollens 3-aperturés) – équivalente au cas de l'*Epilobium* de Luerksen (*op. cit.*) – a été remarquée par exemple chez le genre *Betula* et chez *Nelumbo lutea*. De même, l'orientation de l'aperture unique en forme de sillon allongé vers le côté externe de la tétrade a été relevée dans plusieurs familles de Monocotylédones. Enfin, l'arrangement du pollen 2-aperturé de *Cytinus hypocistis* a été également noté par le même auteur.

2. Malgré leur valeur incontestable, les données mentionnées ci-dessus concernant l'arrangement du pollen dans la tétrade ne nous semblent pas très satisfaisantes quant à la méthode de travail. a) D'abord, ces figures de tétrade n'ont été sans doute observées que sur des grains de pollen jeune (exception pour le cas de Garside, *op. cit.*), qui, d'après nos expériences, laissent voir encore une certaine tendance à rester ensemble, en particulier sur le matériel sec. Cependant, il ne faut pas oublier qu'après la fin du stade de tétrade post-méiotique, caractérisée par la destruction de l'enveloppe callosique de l'ancienne cellule mère et des diaphragmes (ou cloisons: cas des Monocotylédones) méiotiques, les microspores issues d'une même cellule mère se sont pratiquement libérées les unes des autres (à part le cas des espèces dont le pollen se présente normalement en tétrades à l'état mûr). Cette séparation s'intensifie sous la pression exercée sur le matériel lors du montage entre couvre-objet et porte-objet pour l'examen au microscope. Il en résulte que ces figures de tétrade observées sont $\pm$ rares et doivent donc être récoltées par l'observateur avec beaucoup d'esprit critique. Car dans l'étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade, il faut se méfier des figures d'arrangement fortuit (et par conséquent erronées), qui se présentent très

fréquemment aux stades de pollen. b) Ensuite, l'arrangement du pollen dans la tétrade a été très souvent présenté sous une forme inadéquate, $\pm$ mythique. Ainsi, on ne comprend pas grand-chose au fait que, chez les pollens 3-aperturés par exemple, les douze apertures d'une tétrade de pollen sont groupées deux à deux en six points séparés, etc. De même, le fait que Luerksen (*op. cit.*) considère la figure 29 (portant sur *Epilobium*) de son travail – cette figure étant équivalente à la figure 11 du présent travail – comme un cas «anormal» semble indiquer que le même auteur, dont le mérite est évident, n'a pas encore compris le mécanisme de la conjugaison des apertures chez les pollens 3-aperturés.

Il en résulte qu'une méthode de travail rationnelle et instructive est à rechercher pour l'étude et la compréhension de l'arrangement du pollen dans la tétrade. Notre travail de 1967 sur *Impatiens scabrída* nous avait donné la conviction qu'aucune étude d'arrangement de pollen dans la tétrade ne peut être logique sans une base cytologique appropriée. Le présent travail est la continuation de celui de 1967. Il portera exclusivement sur des cas de pollen à polarité.

II. Matériel et techniques

A. Matériel

L'étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade présente plusieurs difficultés dont la plus grande réside dans la recherche d'un matériel favorable. Cette difficulté tient principalement au fait que, comme il sera exposé ci-dessous (cf. p. 155, sous 2), l'étude de l'arrangement du pollen n'est logique et ne peut être satisfaisante que sur le stade de tétrade post-méiotique. Or, à ce stade, les futurs grains de pollen généralement ne sont pas encore bien formés. Leurs éléments morphologiques faiblement (ou très faiblement) différenciés ne se laissent pas identifier facilement, ce qui ne permet pas une orientation toujours sûre du pollen dans la tétrade.

Ainsi les facteurs suivants s'avèrent d'une grande importance dans le choix du matériel d'étude. 1. D'abord, c'est l'angle des coins présentés par le pollen en vue polaire au stade de tétrade post-méiotique. Si ces coins sont trop obtus comme le cas de *Betula pendula* (cf. fig. 18), l'orientation (par l'observateur) du futur grain de pollen dans la tétrade post-méiotique est difficile et douteuse. Par contre, chez *Tropaeolum peltophorum* et *Grevillea leucopteris*, ils sont aigus (cf. fig. 9 et 15) et facilitent par conséquent cette orientation. 2. Ensuite, c'est le nombre d'apertures du pollen. Un grain de pollen à 20 apertures par exemple est certainement très difficile à orienter dans la tétrade. Car en vue polaire – à retenir que, dans l'étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade, les vues polaires sont infiniment plus importantes que les vues latérales – le pollen ne présente alors que des coins très obtus (donc très difficiles à repérer dans la tétrade post-méiotique) et des mésocolpes (cf. définition p. 155, sous 1) d'envergures réduites. Plus le nombre d'apertures augmente, plus l'angle de ces coins est obtus et l'envergure de ces mésocolpes réduite. Une autre difficulté réside dans le fait que la position d'une partie morphologique déterminée d'un futur grain de pollen dans la tétrade post-méiotique n'est pas rigoureusement fixe (cf. par exemple le cas de *Satureia grandiflora*: fig. 61). Dans ce cas, et compte tenu aussi de l'exigüité des mésocolpes, il est très difficile d'affirmer si un point de repère caractéristique de la tétrade post-méiotique (comme le centre d'un diaphragme commun de deux microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique: cf. par exemple fig. 63) a en face une aperture ou un mésocolpe; ceci, afin de pouvoir orienter les autres parties morphologiques du pollen (apertures, mésocolpes). La troisième difficulté consiste dans la variation du nombre d'apertures, dont la fréquence et l'amplitude sont généralement proportionnelles à celui-ci, même dans une petite parcelle d'anthère: le cas des Utriculaires (Huynh, non publié) en fournit un exemple typique. Or il est tout à fait vrai qu'à l'exception du cas des pollens 3-aperturés nettement triangulaires en vue polaire, il est difficile d'orienter de façon sûre, dans une même tétrade post-méiotique, toutes les quatre microspores à la fois. Cette difficulté augmente avec le nombre d'apertures. Ainsi la variation du nombre d'apertures chez une espèce constitue une difficulté sérieuse (quoique très intéressante) pour l'étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade. Enfin, pour une espèce dont le nombre d'apertures varie entre 15 et 18 comme *Utricularia stellaris*

(Thanikaimoni, 1966), il est délicat de déterminer le nombre d'apertures représentatif de l'espèce. Cette difficulté augmente avec le rapport $\frac{P}{E}$ entre les mesures respectives de l'axe polaire et de l'axe équatorial. En effet, si l'axe polaire est beaucoup plus long que l'axe équatorial, les grains de pollen ont tendance à se présenter sur les préparations sous une vue latérale, ce qui ne favorise pas la numération des apertures. 3. La visibilité des éléments morphologiques permettant l'orientation du futur grain de pollen dans la tétrade post-méiotique est aussi importante. Le cas de *Limoniastrum monopetalum* (cf. fig. 52) ou celui de *Muraltia heisteria* (cf. fig. 63) en fournissent des exemples. 4. Les dimensions du grain de pollen méritent aussi une considération particulière. Ainsi les espèces dont le pollen est de l'ordre de 10 μ de diamètre, comme le cas des *Peperomia*, ne peuvent pas constituer des matériels favorables. Car au stade de tétrade post-méiotique, ces dimensions sont encore beaucoup plus réduites. Par conséquent, la visibilité des éléments morphologiques permettant l'orientation du pollen à ce stade est certainement nulle. 5. En outre, certains caractères de pollen observés seulement au stade jeune facilitent aussi l'orientation du pollen dans la tétrade. Un exemple est fourni par *Betula pendula* (cf. p. 161, sous 4). 6. Enfin, il faut tenir compte aussi des chances de pouvoir se procurer un matériel voulu. Il nous était par exemple impossible de trouver un matériel favorable dont le pollen est uniformément 7-aperturé.

Le matériel utilisé au cours de ce travail est constitué soit par du matériel frais, soit par du matériel sec (d'herbier) suivant l'espèce étudiée. Des précisions à ce sujet seront données dans chaque cas. — Le matériel frais est certainement beaucoup plus favorable que le matériel sec. Car un même résultat exige une quantité de matériel frais beaucoup moindre que dans le cas d'un matériel sec. Cependant la qualité des résultats peut être la même dans les deux cas si la quantité de matériel utilisé est suffisante.

B. Techniques

1. Matériel frais

Le matériel frais peut être étudié suivant l'un des deux procédés suivants.

Il peut être étudié à l'état vivant, par un squash léger de morceaux d'anthères (entre couvre-objet et porte-objet) dans l'eau, ou mieux dans l'acide acétique à 45 % auquel il est utile d'ajouter un dixième de volume de carmin acétique pour servir de coloration de fond. L'acide acétique à 45 % favorise la fragmentation de la masse sporogène en des tétrades post-méiotiques séparées.

Il peut aussi être fixé à l'alcool acétique 3 : 1 (= 3 parts d'alcool absolu, 1 part d'acide acétique glacial) pendant une journée ou plus. Au moment de l'étude, il est utile de soumettre le matériel ainsi fixé à une légère ébullition dans du carmin acétique pendant une bonne minute pour une coloration préalable. Ensuite, squash léger dans l'acide acétique à 45 %.

La méthode des coupes s'avère peu fructueuse, étant donné que l'étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade exige l'examen d'un matériel généralement abondant et que la méthode des coupes est une méthode lente. Evidemment cette méthode respecte la topographie des futurs grains de pollen de la tétrade bien mieux que ne le fait la méthode du squash. Cependant, à cet inconvénient de la méthode du squash on peut remédier intégralement par le procédé dit de la chambre humide (cf. par exemple Langeron, 1942, p. 329) (fig. 1): Pour cela, il faut fragmenter préalablement les morceaux d'anthères à étudier avec une paire de brucelles afin de libérer les tétrades post-méiotiques de la masse sporogène.

2. Matériel sec

De jeunes boutons floraux seront prélevés soigneusement et placés dans une capsule contenant de l'acide acétique à 45 %, qui sera porté ensuite à l'ébullition pendant une dizaine de minutes. Cette opération a pour but de faire gonfler le matériel et de faciliter la dislocation de la masse sporogène. Le matériel ainsi traité est prêt à l'étude (par la méthode du squash, comme dans le cas du matériel frais). Cependant il est utile d'attendre encore 5–10 heures, afin de favoriser cette dislocation au maximum.

Remarques. a) L'utilisation du matériel sec exige beaucoup de prudence dans l'identification d'(anciennes) cellules mères (au stade de tétrade post-méiotique). Sans une longue pratique cytologique, il est difficile de les distinguer sûrement sur les squashes. — b) Il est parfois utile de garder les squashes. Une méthode simple et efficace a été trouvée à cet effet (cf. Huynh, 1965, p. 18).

III. Méthode de travail

1. Quelques définitions

Avant d'aborder la méthode employée dans ce travail, quelques définitions relatives aux positions du grain de pollen dans la tétrade s'avèrent nécessaires.

On sait que chez les Angiospermes, les quatre microspores issues d'une même cellule mère sont disposées dans la tétrade généralement d'après l'une des trois figures suivantes. Il y a une disposition tétraédrique, une disposition rhomboïdale et une disposition isobilatérale (resp. fig. 2b, 3b et 4b). La face que le pollen tourne vers le centre de la tétrade est dite proximale; celle qui lui est opposée est dite distale. Ce sont les deux faces polaires du pollen. La ligne qui les sépare s'appelle l'équateur. (Cf. lexiques terminologiques de Wodehouse, 1932, et de Erdtman, 1952.)

Les apertures des Dicotylédones sont généralement arrangées sur l'équateur. Ce caractère peut être vérifié facilement sur les figures de tétrade de disposition tétraédrique: les apertures sont alors situées sur le pourtour du quatrième (futur) grain de pollen, c'est-à-dire celui qui recouvre les trois autres (comparer par exemple fig. 6a avec fig. 12).

La partie de sporoderme qui s'étend entre deux apertures successives s'appelle mésocolpe (*mesocolpium sensu* Erdtman, 1952 = *intercolpium in* Faegri et Iversen, 1964).

2. Base cytologique

La base cytologique pour l'étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade peut être conçue de la façon suivante.

a) Etant donné qu'après le stade de tétrade post-méiotique, l'enveloppe callosique de l'ancienne cellule mère et les diaphragmes (ou les cloisons: cas des Monocotylédones) méiotiques disparaissent, les futurs grains de pollen (appelés alors microspores libres) se sont pratiquement libérés les uns des autres et peuvent alors prendre des directions différentes de celles qui leur sont initiales, ce qui ne permet pas une orientation fidèle. Par conséquent, il faut étudier cet arrangement à un stade où les futurs grains de pollen sont matériellement maintenus encore dans leurs positions initiales respectives; en d'autres termes, à un stade où l'enveloppe callosique et les diaphragmes (ou les cloisons) méiotiques en question persistent encore. Ainsi, la méthode la plus judicieuse pour l'étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade consiste dans l'utilisation quasi exclusive des diverses phases du stade de tétrade post-méiotique. Les stades ultérieurs (microspores libres, pollen jeune, pollen mûr) ne sont bons que pour la vérification des résultats obtenus au stade de tétrade post-méiotique.

Le stade dit de tétrade post-méiotique, qui commence depuis la fin de la télophase homéotypique (caractérisée par la mise en place des diaphragmes ou cloisons méiotiques) et qui se termine avec la disparition de ces derniers (ou dernières) et de l'enveloppe callosique de l'ancienne cellule mère, est certainement un des stades les plus longs de la microsporogenèse. Par conséquent, il comporte un certain nombre de phases parfaitement identifiables (cf. fig. 5a, 5b et 5c). (a) Au début de ce stade, les diaphragmes (ou les cloisons) méiotiques et l'enveloppe callosique présentent un

aspect très réfringent (en particulier sur le matériel frais étudié tel quel ou fixé à l'alcool acétique) et une consistance apparemment «solide». Cette phase est la plus longue. (b) Ensuite, la destruction de l'enveloppe callosique de l'ancienne cellule mère commence. Ce phénomène se traduit par le fait que la réfringence de cette enveloppe diminue considérablement; en même temps, cette dernière laisse voir une consistance apparemment beaucoup moins dense qu'auparavant. Cependant, les diaphragmes (ou les cloisons) méiotiques gardent encore leur réfringence et leur consistance «solide» du début. Cette phase annonce la fin du stade de tétrade post-méiotique. (c) Enfin, les diaphragmes (ou les cloisons) méiotiques se détruisent à leur tour et libèrent les microspores.

Les trois phases principales du stade de tétrade post-méiotique mentionnées ci-dessus ne sont pas toutes favorables à l'étude de l'arrangement du pollen chez une espèce donnée. (a) Ainsi, pour les pollens 3-aperturés dont les apertures sont situées sur des coins très prononcés comme le cas de *Tropaeolum peltophorum* ou celui de *Grevillea leucopteris*, la première phase (celle où les éléments morphologiques sont à peine ébauchés) peut déjà permettre des conclusions satisfaisantes. Il en résulte que l'étude de ces deux espèces (et de celles qui leur sont analogues) ne présente aucune difficulté. Car, cette phase étant la plus longue, il y a plus de chances de pouvoir l'observer. (b) Par contre, pour d'autres espèces comme *Impatiens hawkeri* ou *Perovskia atriplicifolia*, il faut la deuxième phase. Car c'est à partir de cette phase que les apertures se laissent voir nettement. (c) Cependant pour le cas de *Betula pendula*, aucune de ces trois phases du stade de tétrade post-méiotique ne permet d'identifier sûrement les apertures.

b) Une attention particulière doit être vouée à la compréhension de la disposition des microspores dans la tétrade post-méiotique chez les Angiospermes. Cette disposition se fait d'après des modes très divers et nombreux (encore plus nombreux que ceux qui sont mentionnés par Maheshwari, 1950, p. 46). Cependant, que la méiose se déroule d'après le type successif ou le type simultané, ces modes de disposition ne sont que le résultat de l'interférence des deux facteurs principaux suivants. (a) D'abord les quatre microspores sont partagées en deux couples, répartis sur deux niveaux différents (par rapport à l'observateur). Chaque couple provient d'un même noyau fils hétérotypique. Les partenaires d'un couple sont donc des microspores sœurs. (b) Ensuite, l'angle fait par les deux axes qui traversent respectivement ces deux couples de microspores sœurs a une valeur qui varie entre 0° et 90° suivant l'espèce étudiée. Etant donné que ces axes coïncident $\pm$ avec les deux fuseaux qui ont relié, lors du stade de télophase homéotypique, chacun deux noyaux fils issus d'un même noyau fils hétérotypique, l'angle en question équivaut aussi à celui qui est formé par ces deux fuseaux. En somme, la disposition des microspores dans la tétrade post-méiotique – et par là, l'arrangement des grains de pollen dans la tétrade – dépend étroitement des positions relatives de ces fuseaux dans la cellule mère lors de la télophase homéotypique.

Ainsi, (a) dans la disposition tétraédrique, l'angle fait par les axes qui traversent respectivement les deux couples de microspores sœurs est voisin de 90° (fig. 2b). Cela veut dire qu'au stade de télophase homéotypique, les deux fuseaux, qui ont relié chacun deux noyaux fils issus d'un même noyau fils hétérotypique lors de la télophase homéotypique, font aussi entre eux un angle équivalent. (b) Par contre, dans la dispo-

sition bilatérale, l'angle fait par ces deux axes a une valeur voisine de 0° (fig. 4b). Cela veut dire qu'au stade de télophase homéotypique, les deux fuseaux en question sont $\pm$ parallèles entre eux. (c) Quant à la disposition rhomboïdale, le mécanisme de sa formation (fig. 3b) peut, dans un certain nombre de cas au moins, être assimilé à celui qui conditionne la disposition tétraédrique.

Un autre point important à ne pas oublier, c'est l'existence inévitable d'un angle dièdre voisin de 90° (avec une marge de variation $\pm$ grande suivant l'espèce) entre les deux faces polaires distales de n'importe quel couple de microspores sœurs dans la tétrade post-méiotique: figures 2c et 4c. L'existence de cet angle est conditionnée par le fait même que la surface du cytoplasme de la cellule mère – surface à laquelle s'identifient les faces distales des microspores, qui la partagent régulièrement – est $\pm$ sphérique. Il en découle que les plans équatoriaux de deux microspores sœurs forment entre eux un angle équivalent. – C'est l'existence de cet angle qui détermine la conjugaison d'apertures appartenant à des microspores non issues de mêmes noyaux fils hétérotypiques, en particulier dans les cas de pollens qui ont plus de deux apertures: Voir par exemple le cas de *Satureia grandiflora* et celui de *Muraltia heisteria* (resp. fig. 60 et 65).

3. Un exemple

Prenons un exemple pour exposer notre méthode de travail: le cas de *Tropaeolum peltophorum* Bth. Cette espèce possède un pollen 3-aperturé dont les apertures sont situées sur trois coins très prononcés (fig. 6a), surtout à l'état jeune; ce qui facilite beaucoup l'étude de l'arrangement du pollen chez cette espèce.

A la fin de l'anaphase homéotypique, une cellule mère de *T. peltophorum* laisse voir deux couples de noyaux distribués sur deux niveaux différents (fig. 7). Les noyaux partenaires de chaque couple sont $\pm$ parallèles entre eux et se trouvent sur un même niveau, reliés l'un à l'autre par un fuseau achromatique. Le parallélisme entre les partenaires d'un couple de noyaux surtout indique que ces derniers sont issus d'un même noyau fils hétérotypique. (Dans les cas où ces noyaux sont beaucoup plus longs que larges comme chez les espèces dont le pollen possède deux axes équatoriaux nettement inégaux, ce critère de reconnaissance de noyaux frères homéotypiques est encore plus sûr.) En outre, les deux fuseaux achromatiques en question sont $\pm$ perpendiculaires l'un à l'autre.

A mesure que se déroule la télophase homéotypique qui se traduit par l'élaboration des diaphragmes, l'individualisation des quatre futures microspores s'effectue. La figure 8 montre deux couples de futures microspores, situés sur deux niveaux distinctement différents et dont les axes respectifs font entre eux un angle voisin de 90° . Le stade suivant est représenté par la figure 9. Les quatre microspores y sont disposées en deux couples situés sur deux niveaux différents. Les microspores partenaires d'un couple orientent l'une vers l'autre un de leurs trois coins aigus, alors que les deux autres coins sont tournés dans le sens inverse. Une étude des stades ultérieurs (microspores libres, pollen jeune, pollen mûr) montre que ces dits coins aigus représentent les apertures.

Une considération des stades successifs représentés par les figures 7, 8 et 9 montre que les quatre futurs grains de pollen d'une même cellule mère sont disposés dans la

tétrade en deux couples, situés sur deux niveaux différents et dont les axes respectifs sont $\pm$ perpendiculaires entre eux; chaque couple étant issu d'un même noyau fils hétérotypique. Les deux grains partenaires d'un couple tournent l'un vers l'autre une de leurs trois ouvertures, et un de leurs trois mésocolpes dans le sens opposé. En outre, les éléments morphologiques (ouvertures, mésocolpes) correspondants des deux grains frères sont $\pm$ symétriques entre eux par rapport au diaphragme commun qui les a séparés au stade de tétrade post-méiotique.

Ainsi dans une tétrade de grains de pollen de *T. peltophorum*, les douze ouvertures sont groupées deux à deux en six points (cf. fig. 10 et surtout fig. 11). Les deux points les plus importants, à savoir (AA') et (aa'), s'identifient aux centres des deux anciens diaphragmes qui ont séparé, chacun, les deux partenaires d'un couple de grains frères lors du stade de tétrade post-méiotique (ces deux diaphragmes sont représentés sur la fig. 11 par les deux flèches). Ces deux points peuvent être considérés comme les deux pôles de la tétrade post-méiotique. Ils constituent les points de conjugaison «naturels» (cf. *infra*, sous 4, avant-dernier alinéa) pour les ouvertures dans la tétrade chez l'espèce en question. Par contre les quatre autres points de conjugaison, à savoir (Bb'), (Cb), (C'c) et (B'c'), sont «non naturels».

Dans le cas où la tétrade post-méiotique de *T. peltophorum* se présente à l'observateur sous une forme de disposition tétraédrique (= où l'une des microspores recouvre les trois autres), les douze ouvertures sont arrangées suivant la figure 12. A remarquer que les ouvertures de la microspore supérieure reposent sur les zones centrales des autres microspores. Cette remarque est très importante, car elle permet de distinguer ce mode d'arrangement de celui qui est de règle chez les Protéacées (cf. fig. 16).

4. Conclusions

De l'étude ci-dessus concernant *T. peltophorum* on peut tirer les conclusions importantes suivantes.

D'abord, il est peu logique d'étudier l'arrangement du pollen dans la tétrade sur le stade de pollen. Car l'élément de base de cet arrangement est constitué presque exclusivement par la disposition symétrique des éléments morphologiques (ouvertures, mésocolpes) correspondants des deux grains de pollen issus d'un même noyau fils hétérotypique par rapport à l'ancien diaphragme qui les a séparés lors du stade de tétrade post-méiotique.

Ainsi, dans l'étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez n'importe quelle espèce, il faut, pour obtenir la construction théorique (c'est-à-dire le cas général) de cet arrangement, d'abord observer, aux diverses phases du stade de tétrade post-méiotique, la disposition (généralement symétrique) des éléments morphologiques correspondants d'un couple de microspores sœurs (ou de grains frères). Puis faire tourner l'axe qui traverse ce couple d'un angle allant de 0° (par exemple le cas des Graminées) à 90° , suivant l'espèce étudiée, pour avoir l'autre couple. Cet angle peut être déterminé facilement par une étude statistique de tétrades post-méiotiques. Enfin, pour la conjugaison des ouvertures appartenant aux grains de pollen non issus de mêmes noyaux fils hétérotypiques, il suffit de retenir l'existence d'un angle grossièrement voisin de 90° entre les deux plans équatoriaux de n'importe quel couple de microspores sœurs (cf. p. 157, sous 2, dernier alinéa). – Ce procédé permet générale-

ment d'arriver très vite à des résultats sûrs. Il est parfois le seul valable pour l'étude de l'arrangement du pollen, en particulier sur des matériels où existe une proportion notable de cas anormaux. Ainsi le cas de *Tropaeolum maculifolium* et de *T. pubescens* resterait insoluble sans ce procédé.

Ici se pose le problème d'une identification sûre – sur une tétrade post-méiotique – d'un couple de microspores sœurs, surtout quand il s'agit d'un matériel sec. Cette identification est facile avec les critères suivants (cf. fig. 9): Les deux microspores en question forment $\pm$ un couple symétrique et se trouvent sur un même niveau (quand on fait varier la vis micrométrique du microscope pour une mise au point à des niveaux différents). Evidemment, une telle identification n'est possible que sur des tétrades post-méiotiques qui se présentent favorablement à l'observateur.

En outre, il faut retenir que les apertures ne sont véritablement destinées à se conjuguer qu'au niveau – et de part et d'autre – des deux anciens diaphragmes qui ont séparé, chacun, les deux partenaires d'un couple de microspores sœurs lors du stade de tétrade post-méiotique. Ici la conjugaison n'engage que les apertures qui appartiennent aux microspores (ou grains de pollen) provenant de mêmes noyaux fils hétérotypiques, et qui sont par conséquent situées sur de mêmes niveaux par rapport à l'observateur. Ce sont donc des points de conjugaison «naturels». Car, dans n'importe quelles conditions cytologiques, cette conjugaison, en principe, a toujours lieu par le fait même de la symétrie entre les éléments morphologiques correspondants des microspores sœurs (ou des grains frères) par rapport à ces diaphragmes. – La conjugaison des autres apertures (= celles qui n'ont pas été en contact avec les deux diaphragmes en question) ne se produit qu'entre des microspores (ou grains de pollen) provenant de noyaux fils hétérotypiques différents; les apertures conjuguées sont donc situées sur des niveaux différents. Les points de conjugaison dans ce cas peuvent être caractérisés de «non naturels». Car suivant la valeur de l'angle fait par les axes respectifs des deux couples de microspores sœurs, les apertures peuvent changer de partenaires (cas de *Satureia grandiflora*, p. 168); il se peut aussi que cette conjugaison fasse défaut (cas de *Impatiens scabrida*: fig. 48).

Enfin, une étude sur des stades successifs de la formation du pollen (depuis le début du stade de tétrade post-méiotique jusqu'au stade de pollen mûr, en passant par les diverses phases du stade de tétrade post-méiotique, le stade de microspores libres et celui de pollen jeune) est nécessaire. Cette méthode s'avère particulièrement utile dans les cas où il est impossible d'orienter le pollen au stade de tétrade post-méiotique, comme ce sera le cas de *Betula pendula* (p. 161) ou celui de *Cardiospermum villosum* (p. 162).

IV. Observations

A. Pollens à trois apertures identiques

1. Cas général

Matériel d'étude: *Tropaeolum peltophorum* Bth. (matériel frais).

L'étude de cette espèce a été exposée ci-dessus (cf. p. 157, sous 3). Les douze apertures d'une tétrade de pollen y sont groupées deux à deux en six points. C'est le «type *Epilobium*» (cf. Garside, 1946) ou la «loi de Fischer» (Erdtman, 1952, p. 14).

D'après nos recherches sur un très grand nombre de genres appartenant à un très grand nombre de familles différentes, ce mode d'arrangement constitue de loin le cas général chez les pollens 3-aperturés. Il nous paraît donc inutile de mentionner ici toutes les espèces étudiées.

2. Cas des pollens pourvus de trois pseudo-apertures supplémentaires

Matériel d'étude: *Tibouchina paratropica* Cogn. (matériel frais).

Cette espèce, comme la plupart des Mélastomatacées, possède un pollen 3-aperturé, dont les vraies apertures, situées sur des coins, sont intercalées entre trois pseudo-apertures.

Au stade de tétrade post-méiotique, la forme triangulaire (en vue polaire) de la microspore est assez nette. Il en est de même pour les pseudo-apertures; car, en vue polaire, leur emplacement est marqué par une dépression légère mais visible sur le pourtour du pollen (fig. 13). Cette figure, représentant une tétrade de microspores de disposition tétraédrique, correspond bien à la figure 12 qui a été relevée chez l'espèce précédente. Cette identité suffit déjà pour permettre de conclure que le même mode d'arrangement est de règle chez *T. paratropica*. Dans ces conditions, la construction théorique d'une tétrade de pollen chez la même espèce (fig. 14) montre que: (a) En ce qui concerne les vraies apertures, on a les mêmes points de conjugaison «naturels» et «non naturels» (cf. p. 159, sous III, avant-dernier alinéa) que dans le cas de l'espèce précédente. (b) Quant aux pseudo-apertures, huit d'entre elles se conjuguent deux à deux en quatre points «non naturels», par le fait que les apertures conjuguées appartiennent à des microspores non issues de mêmes noyaux fils hétérotypiques. Les quatre autres n'ont pas de partenaires de conjugaison; ce sont celles qui touchèrent la membrane de l'ancienne cellule mère au stade de tétrade post-méiotique.

3. Cas des Protéacées

Matériel d'étude: *Grevillea leucopteris* Meissn. (matériel sec).

Cette espèce possède un pollen 3-aperturé dont les apertures sont situées sur des coins très prononcés, même au stade de tétrade post-méiotique, ce qui facilite beaucoup son étude.

Au stade de tétrade post-méiotique, les deux microspores issues d'un même noyau fils hétérotypique orientent l'une vers l'autre un de leurs trois futurs mésocolpes (fig. 15). Une étude statistique montre que les axes respectifs des deux couples de microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique sont perpendiculaires l'un à l'autre.

Ainsi, les apertures se conjuguent trois à trois en quatre points différents. Ce sont des points de conjugaison à la fois «naturels» (entre apertures appartenant à des microspores sœurs) et «non naturels» (entre apertures faisant partie de microspores non issues de mêmes noyaux fils hétérotypiques): cf. p. 159, sous III, avant-dernier alinéa. – La figure 16 montre une tétrade de microspores de disposition tétraédrique. A remarquer que les parties médianes des mésocolpes de la quatrième microspore (= celle qui recouvre les trois autres) – et non les apertures comme c'était le cas de *Tropaeolum peltophorum* (fig. 12) – y reposent sur les zones centrales des trois autres microspores (situées en dessous). C'est la disposition caractéristique des Protéacées.

4. Un cas de variation dans le nombre d'ouvertures

Matériel d'étude: *Betula pendula* Roth (matériel frais).

Cette espèce, comme celles qui forment la famille des Bétulacées en particulier et celles qui possèdent des ouvertures réduites en général (?), a un pollen dont le nombre d'ouvertures varie facilement. Chez l'espèce en question, ce nombre est généralement de 3 (dans 80 % environ); le reste est formé de grains 4-ouverturés. Une autre particularité chez cette espèce: que le grain de pollen soit 3-ouverturé ou 4-ouverturé, les ouvertures sont en général réparties de façon irrégulière sur l'équateur.

L'étude de la disposition des ouvertures dans la tétrade est très difficile chez cette espèce. Car au stade de tétrade post-méiotique, elles ne peuvent pas encore être identifiées. Malgré cela, le mode d'arrangement du pollen dans la tétrade est sans doute celui de *Tropaeolum peltophorum* (cf. *supra*, 1). En effet, sur une tétrade de microspores de disposition tétraédrique, l'orientation de la microspore supérieure vis-à-vis des trois autres situées en dessous est la même (à comparer fig. 17 avec fig. 12). Des vérifications concernant ce mode d'arrangement ont été faites ensuite au stade de pollen jeune.

Ce qui est particulier chez *B. pendula*, c'est qu'au stade de tétrade post-méiotique (fig. 18) les deux microspores sœurs orientent l'une vers l'autre une surface presque plane au lieu d'un coin comme dans le cas de *Tropaeolum peltophorum*. En outre, ces microspores sont nettement plus longues que larges; ce qui est différent du cas de la Tropaeolacée (à comparer la fig. 18 avec la fig. 9). Par ailleurs, les deux axes qui traversent respectivement les deux couples de microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique forment un angle dont la valeur varie entre 90° et 60°.

Les ouvertures, à peine visibles au stade de microspores libres, ne s'aperçoivent nettement qu'à partir du stade de pollen jeune. A ce stade, la grande majorité des grains de pollen affectent en vue polaire encore une forme $\pm$ rectangulaire (c'est-à-dire à deux axes équatoriaux nettement inégaux), où une ouverture est flanquée de deux mésocolpes très convexes et qui ressemblent à deux joues gonflées (fig. 21 a et c). En outre, cette ouverture ne se trouve pas sur le pourtour du pollen comme les deux autres et sur le même niveau qu'elles (fig. précédente). Cela s'explique facilement, car la partie du sporoderme qui porte cette ouverture affecte une nette tendance à s'enrouler sur le reste du pollen (fig. 21 b). Une étude statistique de tétrades de très jeunes grains de pollen – ces tétrades nous ayant paru authentiques – montre que cette ouverture particulière se trouve au niveau des deux anciens diaphragmes qui ont séparé, chacun, les partenaires d'un couple de microspores sœurs lors du stade de tétrade post-méiotique, et que ledit phénomène d'enroulement s'exerce dans le sens allant de l'intérieur vers l'extérieur de la tétrade. (Ce sens d'enroulement peut même être vérifié sur les microspores de la tétrade post-méiotique.) – Ainsi, on comprend pourquoi (a) au stade de tétrade post-méiotique, les deux partenaires d'un couple de microspores sœurs orientent l'un vers l'autre, non un coin, mais une surface presque plane (fig. 18), (b) les jeunes grains de pollen présentent, en vue polaire, un pourtour nettement plus long que large (fig. 21 a et c), (c) et que l'une des trois ouvertures se trouve sur un niveau différent de celui des deux autres (fig. 21 b).

Cette caractéristique – à savoir le phénomène d'enroulement mentionné dans l'alinéa précédent – permet de repérer facilement l'ouverture supplémentaire (= la 4^e) sur un grain de pollen 4-ouverturé séparé. Ainsi sur la figure 19, l'ouverture supplémentaire est sans doute celle qui est opposée à l'ouverture particulière (cette dernière

étant située sur la partie de sporoderme enroulée). De même sur la figure 20, l'aperture supplémentaire est à droite de l'aperture particulière.

Ledit phénomène d'enroulement semblait résulter du manque d'espace dans l'enclave occupée par le cytoplasme de l'ancienne cellule mère, ce qui aurait eu pour effet de comprimer fortement les deux jeunes grains de pollen issus d'un même noyau fils hétérotypique au niveau de leur ancien diaphragme commun lors du stade de tétrade post-méiotique, et les aurait maintenus longtemps ensemble. Sur de tels couples de grains de pollen, les éléments morphologiques (ouvertures, mésocolpes) correspondants sont en général symétriques par rapport à cet ancien diaphragme (fig. 22), sauf en ce qui concerne l'ouverture supplémentaire (fig. 23). Cette symétrie est très frappante quant à la position de l'ouverture dite particulière (mentionnée dans les deux alinéas précédents), malgré la variation de cette position sur l'ancien diaphragme en question.

Cependant, nous avons observé un cas où ces éléments morphologiques semblaient symétriques par rapport à un point de l'ancien diaphragme mentionné ci-dessus (fig. 24), et non à ce dernier en tant que plan comme dans le cas général. Cette absence de symétrie entre les éléments morphologiques correspondants de deux grains frères par rapport à leur ancien diaphragme commun est due sans doute à certains facteurs cytologiques (lors du stade d'anaphase homéotypique), qui font dévier une des deux anciennes microspores sœurs de son orientation normale.

Remarque. Concernant l'emplacement de l'ouverture supplémentaire (= la 4^e) sur les grains de pollen 3-ouverturés anormaux, on peut mentionner ici le cas de l'*Utricularia quelchii* N.E.Br. (Huynh, non publié). Le pollen mûr de cette espèce se présente toujours en tétrade où l'arrangement du pollen est le même que celui qui est de règle chez *Betula pendula*. La quatrième ouverture s'y trouve à la même place qui revient à l'ouverture supplémentaire de la microspore supérieure de la figure 23 de ce travail.

5. Un cas de pollen hétéropolaire

Matériel d'étude: *Cardiospermum villosum* Macf. (matériel sec).

Cette Sapindacée a un pollen fortement hétéropolaire par le fait qu'à l'état mûr, une face polaire est presque plane ou légèrement concave alors que l'autre est fortement convexe (fig. 25). Il s'agit ici de déterminer laquelle des deux faces polaires est distale, c'est-à-dire tournée vers le côté extérieur de la tétrade.

Cette étude s'avère infructueuse sur le stade de tétrade post-méiotique. Car alors les microspores ont des dimensions encore très réduites et que la différenciation des deux faces polaires n'est pas encore nette. Cependant, au stade de microspores libres, nous avons pu observer quelques tétrades qui nous ont paru authentiques (fig. 26). Les microspores ont alors une face distale nettement convexe et une face proximale concave. A mesure que progresse la maturation du pollen, la face concave diminue sa courbure et devient une face presque plane à l'état mûr du pollen.

Il en résulte que chez l'espèce en question, la face polaire convexe du pollen mûr est la face distale.

B. Pollens à deux ouvertures et une ouverture réduite

Matériel d'étude: *Tropaeolum pubescens* H.B.K. (matériel frais fixé à l'alcool acétique).

Le pollen de cette espèce possède trois ouvertures dont l'une, opposée au grand mésocolpe, est nettement plus réduite que les deux autres qui sont identiques et regardent les deux petits mésocolpes de même envergure (fig. 27).

Au stade de tétrade post-méiotique, on ne voit pas encore nettement les ouvertures. Néanmoins, la microspore présente alors en vue polaire une forme de lentille (fig. 28) qui rappelle celle du pollen mûr (fig. 27a). Une étude des étapes ultérieures successives, depuis le stade de tétrade post-méiotique jusqu'à celui de pollen mûr, permet de situer l'emplacement des futures ouvertures sur la microspore et par conséquent d'orienter les microspores dans la tétrade post-méiotique. Ainsi le «dos» de la lentille (fig. 28) donne plus tard la partie colpifère de l'ouverture réduite.

Il en découle que nous avons pu établir qu'au stade de tétrade post-méiotique, (a) les deux partenaires d'un couple de microspores sœurs orientent l'un vers l'autre une de leurs deux ouvertures normales, tout en maintenant symétriques leurs éléments morphologiques (ouvertures, mésocolpes) correspondants par rapport à leur diaphragme commun (fig. 29), (b) l'angle fait par les deux axes respectifs des deux couples de microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique a une valeur voisine de 90° .

Dès lors, la construction théorique de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez l'espèce en question est facile. Il suffit de faire tourner l'axe du premier couple de grains frères d'un angle voisin de 90° pour avoir l'autre couple (fig. 29). Cette figure montre que les douze ($= 3 \times 4$) ouvertures d'une tétrade de pollen peuvent se conjuguer deux à deux en six points différents. Deux de ces points sont des points de conjugaison «naturels» (cf. p. 159, sous III, avant-dernier alinéa), par le fait qu'ils regroupent des ouvertures appartenant à des grains frères: (AA') et (aa'). Ces deux points rassemblent quatre ouvertures normales. Les quatre autres points de conjugaison, à savoir (Bb'), (Cb), (C'c) et (B'c'), sont «non naturels», étant donné qu'ils associent des ouvertures faisant partie de grains de pollen non issus de mêmes noyaux fils hétérotypiques. Le premier et le troisième couplent respectivement deux ouvertures normales et deux ouvertures réduites, tandis que le deuxième et le quatrième réunissent chacun une ouverture normale et une ouverture réduite. — Cette considération permet de donner une forme stéréographique à la tétrade de disposition tétraédrique (fig. 31).

Cependant, sur le matériel étudié relativement à *T. pubescens*, deux microspores sœurs sont très souvent disposées dans la tétrade suivant la figure 30. Cette absence de symétrie entre les éléments morphologiques (ouvertures, mésocolpes) correspondants de deux microspores sœurs par rapport à leur diaphragme commun en tant que plan a été aussi observée chez *Betula pendula* (cf. p. 162, sous 4, avant-dernier alinéa). Ainsi chez *Tropaeolum pubescens*, une tétrade post-méiotique peut présenter simultanément les deux modes de disposition de microspores, indiqués par les figures 29 et 30 mentionnées ci-dessus.

Remarque. Tout ce qui a été dit ci-dessus, concernant *T. pubescens*, est aussi valable pour le cas de *T. maculifolium* Hughes.

C. Pollens à deux ouvertures

Les pollens 2-ouverturés affectent généralement une forme allongée où les ouvertures, longues ou courtes, occupent les deux bouts. Ils peuvent avoir deux ou trois axes de symétrie.

1. Pollens à trois axes de symétrie

Matériel d'étude: *Tropaeolum tuberosum* R. et P. (matériel frais).

Le pollen mûr de cette espèce mesure $19 \times 49 \times 13 \mu$ (fig. 40).

Au stade de tétrade post-méiotique, l'aperture n'est pas encore visible sur la microspore, qui affecte toutefois une forme allongée typique. Dans un très grand nombre de cas, les quatre microspores sont disposées en deux couples; les partenaires de chacun ont leurs grands axes parallèles l'un à l'autre et se trouvent sur un même niveau par rapport à l'observateur (fig. 41 et 42). Chaque couple est donc issu d'un même noyau fils hétérotypique. L'angle formé par les axes respectifs de ces deux couples varie entre 60° et 90° en général. Dans une vue sagittale, cette disposition (cas où l'angle en question a une valeur voisine de 90°) montre que les axes polaires respectifs de deux microspores sœurs font alors entre eux un angle grossièrement voisin de 90° (fig. 42, à considérer les deux microspores situées sur le niveau inférieur).

De ces observations, on peut déduire que, dans ces conditions, les deux grains de pollen issus d'un même noyau fils hétérotypique conjuguent leurs quatre ($= 2 \times 2$) apertures deux à deux, tout en maintenant un angle grossièrement voisin de 90° entre les deux plans passant respectivement par leurs apertures.

Dans un certain nombre de cas, ce parallélisme entre microspores sœurs n'est pas rigoureux (fig. 43) ou fait défaut (fig. 44). Une étude de la méiose par la méthode des coupes révèle sur ce matériel l'existence de débuts de télophase homéotypique où les deux noyaux fils issus d'un même noyau fils hétérotypique entrent en repos en se laissant toucher l'un par l'autre par une extrémité (fig. 45). Ce phénomène de séparation anaphasique homéotypique anormale fut sans doute à l'origine de cette absence de parallélisme entre microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique.

2. Pollens à deux axes de symétrie

a) *Tropaeolum tricolor* Sweet (matériel frais)

Le pollen (fig. 32b) de *T. tricolor* possède deux faces polaires différentes, l'une convexe l'autre concave. Les apertures y sont de forme allongée.

Au stade de tétrade post-méiotique, on ne voit pas encore nettement l'aperture sur la microspore qui prend néanmoins une forme allongée typique. Les quatre microspores d'une tétrade post-méiotique sont disposées en deux couples. Les partenaires de chaque couple ont leurs grands axes orientés $\pm$ parallèlement entre eux, de façon qu'ils se regardent par un de leurs deux futurs mésocolpes, tout en tournant vers l'extérieur de la tétrade leur future face polaire convexe (fig. 33). Souvent une microspore semble avoir une forme rectiligne alors que l'autre (issue d'un même noyau fils hétérotypique) affecte une forme courbe accentuée (fig. 34). Ces figures apparemment contradictoires s'expliquent facilement par l'orientation différente de la tétrade vis-à-vis de l'observateur.

Les deux futurs mésocolpes opposés l'un à l'autre par deux microspores sœurs forment un angle grossièrement voisin de 90° (fig. 33, 34 et 35).

Dans la plupart des cas, les deux couples de microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique sont disposés l'un par rapport à l'autre suivant un angle voisin de 90° (fig. 33 et 34). Sur une faible proportion de tétrades néanmoins, ces deux couples sont orientés parallèlement l'un à l'autre (fig. 35).

b) *Itea virginica* L. (matériel frais)

Le pollen (fig. 36) de *I. virginica* (Saxifragacée) possède deux faces polaires différentes quoique toutes les deux convexes. La courbure de l'une est nettement plus accentuée que celle de l'autre. Les apertures y sont courtes.

Au stade de tétrade post-méiotique, les deux microspores sœurs ont leurs grands axes parallèles l'un à l'autre, la face la plus convexe étant tournée vers l'extérieur de la tétrade (fig. 37 et 38). Donc leurs quatre ($= 2 \times 2$) futures apertures se conjuguent deux à deux comme dans le cas de *Tropaeolum tricolor*.

Les axes respectifs des deux couples de microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique forment entre eux un angle dont la valeur varie entre 0° et 90° (fig. 38, 39 et 37).

D. Pollens à quatre apertures

1. Cas des pollens à faces polaires rectangulaires

Matériel d'étude: *Impatiens scabrida* DC. (matériel frais).

Le pollen de cette espèce présente trois (souvent deux) axes de symétrie inégaux (fig. 46). Dans un travail publié récemment (1967), nous avons montré que chez cette espèce les deux grains de pollen issus d'un même noyau fils hétérotypique (situés sur un même niveau par rapport à l'observateur) tournent l'un vers l'autre un de leurs grands mésocolpes, de façon que les quatre apertures limitant ces derniers se conjuguent deux à deux. L'angle formé par les axes respectifs des deux couples de microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique a une valeur qui varie entre 60° et 90° (fig. 47 et 48).

Dans le cas où cet angle a une valeur voisine de 90° , les seize ($= 4 \times 4$) apertures d'une tétrade de pollen se conjuguent deux à deux en huit points différents (fig. 49). Quatre de ces points groupent des apertures partenaires appartenant à des grains frères et sont répartis équitablement sur les deux anciens diaphragmes qui ont séparé, chacun, les partenaires d'un couple de grains frères au stade de tétrade post-méiotique. Ce sont donc des points de conjugaison «naturels» (cf. p. 159, sous III, avant-dernier alinéa). Quatre autres points réunissent des apertures partenaires faisant partie de grains de pollen non issus de mêmes noyaux fils hétérotypiques: ils sont donc des points de conjugaison «non naturels».

Remarques. (a) Ce mode d'arrangement de pollen est de règle chez les *Impatiens* dont le pollen 4-aperturé présente des faces polaires rectangulaires comme celui de *I. scabrida*. Cependant, la valeur de l'angle formé par les axes respectifs des deux couples de microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique peut descendre jusqu'à 0° . (b) Il est très probable que ce mode d'arrangement s'observe aussi chez le genre *Jollydora* (Connaracées) dont le pollen ressemble beaucoup à celui de *I. scabrida* (cf. Erdtman, 1952).

2. Cas des pollens à faces polaires carrées

Par analogie, on peut prévoir que les pollens 4-aperturés à faces polaires carrées ont le même mode d'arrangement dans la tétrade que ceux qui ont des faces polaires rectangulaires (cf. *supra*, sous 1).

Premier cas: *Impatiens hawkeri* Bull. (matériel frais fixé à l'alcool acétique).

Cette espèce possède, à part les grains de pollen 4-aperturés, une proportion notable de grains 5-aperturés dont les faces polaires affectent une forme de pentagone régulier. Malgré cette variation, les apertures, sur le pollen en vue polaire, occupent toujours des coins (fig. 50, à considérer la microspore qui recouvre les trois autres).

Vers la fin du stade de tétrade post-méiotique, les apertures sont à peine visibles. Sur des cas favorables, comme celui qui est représenté par la figure 51, nous avons pu établir que (a) les deux futurs grains de pollen issus d'un même noyau fils hétérotypique – qu'ils soient 4-aperturés ou 5-aperturés – tournent toujours l'un vers l'autre un de leurs mésocolpes, (b) l'aperture supplémentaire (= la 5^e, située en haut de la fig. 51) est orientée vers l'extérieur de la tétrade, (c) l'angle formé par les deux axes qui traversent respectivement les deux couples de microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique est généralement voisin de 90°, (d) étant donné le fait que les plans équatoriaux de deux microspores sœurs forment dans la tétrade un angle grossièrement voisin de 90° (cf. p. 157, sous 2, dernier alinéa), les apertures d'une tétrade de pollen chez l'espèce en question se conjuguent deux à deux en huit points différents comme dans le cas précédent (= *I. scabrida*). Quant à l'aperture supplémentaire, elle n'a pas de partenaire de conjugaison.

Le mécanisme de l'arrangement du pollen de *I. hawkeri* ayant été établi, on peut, sur une tétrade qui se présente à l'observateur sous une forme de disposition tétraédrique (fig. 50), désigner facilement les deux couples de microspores sœurs. Ainsi sur cette dernière figure, la microspore qui recouvre les trois autres a pour microspore sœur celle qui est en bas de la figure, c'est-à-dire celle vers laquelle elle oriente un de ses quatre mésocolpes, et non un de ses quatre coins (= parties colpifères). Les deux autres microspores proviennent par conséquent d'un même noyau fils hétérotypique. – Cette désignation de microspore sœur pour une microspore donnée, sur une tétrade post-méiotique de disposition tétraédrique, n'est pas possible chez les pollens 3-aperturés (cf. fig. 12 et 16) ainsi que chez les pollens 6-aperturés à faces polaires en forme d'hexagone régulier (cf. fig. 59).

Deuxième cas: *Alnus incana* (L.) Medikus (matériel frais).

A. incana présente, comme l'espèce précédente, une proportion notable de grains de pollen 5-aperturés. L'aperture ne se laisse voir sur la microspore qu'à partir de la dernière phase du stade de tétrade post-méiotique.

Chez cette espèce, comme chez l'espèce précédente, les deux microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique orientent l'une vers l'autre un de leurs mésocolpes; l'aperture supplémentaire (= la 5^e) est toujours tournée vers l'extérieur de la tétrade. Cependant, chez *A. incana*, l'angle formé par les axes qui traversent respectivement les deux couples de microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique a une valeur qui varie entre 60° et 90°. Dès lors, la construction théorique d'une tétrade de pollen chez l'espèce en question ne pose aucun problème.

E. Pollens à cinq apertures

Matériel d'étude: *Limoniastrum monopetalum* Boiss. (matériel sec).

Chez *L. monopetalum* (Plumbaginacée), les faces polaires du pollen prennent une forme de pentagone régulier.

Vers la fin du stade de tétrade post-méiotique, la microspore laisse voir assez nettement ses apertures et ladite forme de pentagone régulier des faces polaires (fig. 52). Cette figure indique que, dans une tétrade de pollen chez l'espèce en question, (a) les deux partenaires d'un couple de grains frères tournent l'un vers l'autre un de leurs cinq mésocolpes, (b) les points de conjugaison des apertures sont les mêmes que dans le cas des pollens 4-aperturés à faces polaires carrées (cf. *supra*, sous 2), (c) quatre apertures – celles qui sont situées sur les deux axes qui traversent respectivement les deux couples de grains frères – n'ont pas de partenaires de conjugaison. – Ces considérations permettent de donner une forme stéréographique à la tétrade de disposition tétraédrique (fig. 53).

F. Pollens à six apertures

1. Cas des pollens à symétrie bilatérale

Matériel d'étude: *Perovskia atriplicifolia* Bth. (matériel frais).

Le pollen mûr de *P. atriplicifolia* (Labiée) présente toujours deux axes équatoriaux nettement inégaux. Cependant, l'arrangement des éléments morphologiques (apertures, mésocolpes) sur le pollen prend deux formes différentes. Sur l'une, présentée par la majorité des grains de pollen, le petit axe équatorial traverse deux apertures (fig. 55). Sur l'autre, ce rôle est dévolu au grand axe équatorial (fig. 54).

C'est seulement vers la fin du stade de tétrade post-méiotique que la microspore laisse voir ses apertures. Néanmoins cette visibilité n'est possible que dans certaines conditions favorables. Par conséquent, on ne peut pas voir en même temps toutes les apertures des microspores d'une tétrade post-méiotique. – Ainsi la figure 56 par exemple montre une microspore qui oriente vers l'autre microspore sœur trois de ses apertures, les trois autres apertures étant tournées vers le côté extérieur de la tétrade. Sur la microspore en question, c'est le petit axe équatorial qui passe par deux apertures comme dans le cas de la majorité des grains de pollen (fig. 55).

Dès lors, la construction théorique d'une tétrade de pollen (cas général) chez l'espèce en question s'avère facile. En effet, il suffit de compléter l'autre microspore sœur (dont les éléments morphologiques ne sont pas tous nettement visibles en raison de sa position peu favorable) sur la figure 56, en tenant compte de la symétrie des éléments morphologiques correspondants de deux microspores sœurs par rapport à leur diaphragme commun. Ensuite, pour avoir le deuxième couple de microspores sœurs, il faut faire tourner l'axe du premier couple ainsi obtenu d'un angle voisin de 60° . Car chez cette espèce, l'angle formé par les axes respectifs des deux couples de microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique a une valeur qui varie entre 0° et 90° , en accusant une nette fréquence au voisinage de 60° .

Nous avons observé un cas où une microspore d'une tétrade post-méiotique tourne vers l'autre microspore sœur (dont les éléments morphologiques ne sont pas nettement

visibles en raison de sa position peu favorable), non trois comme dans le cas général (fig. 56), mais deux ouvertures (fig. 57). L'arrangement des éléments morphologiques de la microspore en question renseigne sur l'orientation de la deuxième forme de pollen lors du stade de tétrade post-méiotique (à comparer fig. 57 avec fig. 54). – Il est certes pertinent de se demander si toutes les microspores de la tétrade post-méiotique représentée par la figure 57 orientent uniformément deux ouvertures vers leurs microspores sœurs respectives, comme le fait la microspore dont les éléments morphologiques sont nettement visibles. Malgré qu'il soit impossible de voir toutes les ouvertures d'une tétrade post-méiotique à la fois, il paraît certain que cette uniformité n'existerait pas si l'on pouvait appliquer le cas de *Satureia grandiflora* (cf. fig. 61) à cette espèce.

Remarque. *Salvia glutinosa* L. (Labiée) possède un pollen qui ressemble beaucoup au pollen général de *Perovskia atriplicifolia* (fig. 55). Nous sommes certain que l'arrangement de son pollen dans la tétrade est le même que celui de cette dernière espèce.

2. Cas des pollens à symétrie radiaire

Matériel d'étude: *Satureia grandiflora* (L.) Scheele (matériel frais).

Chez *S. grandiflora* (Labiée), les faces polaires du pollen mûr prennent une forme d'hexagone régulier dont les coins portent les ouvertures (fig. 58).

Vers la fin du stade de tétrade post-méiotique, les microspores laissent voir leurs ouvertures. En même temps, la forme hexagonale en vue polaire de la microspore devient nette; ce qui permet, dans un certain nombre de cas, de localiser l'emplacement de toutes les ouvertures d'une tétrade post-méiotique.

Ainsi dans la tétrade post-méiotique de *S. grandiflora*, les deux microspores sœurs tournent l'une vers l'autre un de leurs six mésocolpes (fig. 60). En outre, l'angle défini par les axes respectifs des deux couples de microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique a une valeur qui varie entre 60° et 90° .

Dès lors, la construction théorique d'une tétrade de pollen chez l'espèce en question s'avère facile. Prenons le cas où l'angle fait par les axes respectifs des deux couples de microspores sœurs (ou de grains frères) a une valeur voisine de 90° (fig. 60). Étant donné que les plans équatoriaux de deux microspores sœurs font dans la tétrade post-méiotique un angle grossièrement voisin de 90° (cf. p. 157, sous 2, dernier alinéa), les vingt-quatre ($= 6 \times 4$) ouvertures d'une tétrade de pollen peuvent se conjuguer alors deux à deux en douze points séparés, distribués sur quatre niveaux différents. (Sans entrer inutilement dans des calculs trigonométriques compliqués, disons simplement que cette multiple conjugaison n'a lieu strictement que si l'angle formé par les plans équatoriaux de deux microspores sœurs – cet angle venant d'être mentionné – d'une tétrade post-méiotique a une valeur voisine de $70^\circ 25'$, ce qui est pratiquement possible.) (a) Le premier niveau, en allant de haut en bas, porte deux points de conjugaison: (AA') et (BB'). Ils groupent des ouvertures partenaires appartenant au premier couple de grains frères et sont par conséquent des points de conjugaison « naturels » (cf. p. 159, sous III, avant-dernier alinéa). (b) Le deuxième niveau, qu'on atteint en suivant les segments AF, A'F', BC et B'C', porte quatre points de conjugaison: (Fd), (F'e), (C'e') et (Cd'). Les quatre couples d'ouvertures qu'ils conjuguent sont formés de partenaires faisant partie de grains de pollen non issus de mêmes noyaux

filis hétérotypiques. Ce sont donc des points de conjugaison «non naturels». (c) Puis, toujours en descendant, on arrive au troisième niveau sur lequel reposent quatre autres points de conjugaison: (Dc'), (Ec), (E'f) et (D'f'). Ce sont aussi des points de conjugaison «non naturels». (d) Enfin, c'est le quatrième niveau, avec les deux derniers points de conjugaison: (aa') et (bb'). Ces deux points sont des points de conjugaison «naturels» comme ceux du premier niveau.

Les considérations trouvées dans l'alinéa précédent permettent la construction théorique d'une tétrade de microspores de disposition tétraédrique dans le cas où l'angle formé par les axes respectifs des deux couples de microspores sœurs a une valeur voisine de 90° (fig. 59). Cette figure montre que, dans la tétrade de microspores de *S. grandiflora*, chaque microspore conjugue alors équitablement ses six apertures deux à deux avec celles des trois autres microspores.

Dans quelques cas exceptionnels, une des microspores d'une tétrade post-méiotique tourne vers l'autre microspore sœur, non un mésocolpe comme dans le cas général, mais bien une ouverture (fig. 61). On pourrait éventuellement nous objecter que ce fut probablement le squash, même très léger, qui aurait fait dévier cette microspore de sa position véritable vis-à-vis de l'autre microspore sœur. Cependant, cette objection ne semble pas bien fondée. Car, grâce à l'enveloppe callosique de l'ancienne cellule mère et aux diaphragmes, homéotypiques – étant donné que cette enveloppe et ces diaphragmes, qui persistent encore à ce stade, délimitent bien les microspores d'une tétrade post-méiotique – on peut vérifier facilement une éventuelle déviation (causée par le squash), d'une microspore de sa position initiale, en particulier sur le matériel frais étudié tel quel ou fixé à l'alcool acétique.

Remarque. Les observations mentionnées ci-dessus relativement à *S. grandiflora* sont aussi valables pour le cas de *Chrozophora tinctoria* Juss. (Euphorbiacée). Cette dernière espèce, étudiée sur du matériel sec, possède un pollen dont les faces polaires présentent aussi une forme d'hexagone régulier.

G. Pollens à huit apertures

Matériel d'étude: *Muraltia heisteria* DC. (matériel sec).

M. heisteria (Polygalacée), d'après Fritzsche (cité par Erdtman, 1952, p. 332), possède un pollen 8-aperturé. Sur le matériel dont nous disposons, le nombre d'ouvertures varie entre 7, 8, 9 et 10; les grains 8-aperturés et 9-aperturés constituent la majeure partie du pollen et sont entre eux dans des proportions comparables, avec une nette prédominance des grains 8-aperturés. Les grains de pollen possèdent une symétrie radiaire à l'état mûr (fig. 62). Cependant, aux stades de microspore et de pollen jeune, la symétrie est généralement encore bilatérale. Le grand axe équatorial d'une microspore est dans ce cas parallèle au diaphragme qui la sépare de l'autre microspore sœur au stade de tétrade post-méiotique. Ce fait est très important, car il permet souvent d'orienter une microspore libre (ou un grain de pollen jeune séparé) dans l'ancienne tétrade post-méiotique.

Vers la fin du stade de tétrade post-méiotique, on commence à voir nettement les ouvertures. En effet, dans une vue polaire parfaite (prenons par exemple une tétrade de disposition tétraédrique où l'une des microspores recouvre les trois autres), les ouvertures apparaissent alors comme des interruptions sur une ligne elliptique formée de traits noirs successifs. La visibilité de ces derniers, qui sont en réalité les futurs

mésocolpes en section optique (fig. 63), est due à la présence d'une couche d'exine assez épaisse alors. (Cette affirmation est basée sur une étude de stades successifs qui s'étendent depuis la fin du stade de tétrade post-méiotique jusqu'à la formation du pollen mûr.)

La visibilité des apertures – ou plutôt celle des mésocolpes – vers la fin du stade de tétrade post-méiotique favorise certainement l'étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez *M. heisteria*. Néanmoins, cette étude s'avère particulièrement difficile, principalement à cause des deux facteurs suivants. (a) D'abord, il est totalement impossible de voir, d'une façon satisfaisante, toutes les apertures d'une tétrade post-méiotique à la fois, même toutes celles d'un seul couple de microspores sœurs. Car, étant donné la disposition tétraédrique des microspores, il n'est pas possible d'avoir les faces distales d'un couple de microspores sœurs sur un même plan (cf. p. 157, sous 2, dernier alinéa). Ainsi, on ne voit nettement que les apertures par lesquelles deux microspores sœurs se regardent dans la tétrade (fig. 63). (b) Ensuite, le nombre d'apertures n'est pas uniforme sur tous les grains de pollen.

Malgré ces difficultés, nous avons pu établir, par une étude statistique, que la partie principale de la surface de «contact» de deux microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique semble être une ouverture (marquée par une flèche sur la fig. 63), et non un mésocolpe. – Une autre preuve appuie cette conclusion. Chez tous les jeunes grains de pollen 8-aperturés, qui ont deux axes équatoriaux nettement inégaux – ils sont nombreux ces grains de pollen – les apertures sont réparties équitablement en deux moitiés, de part et d'autre du grand axe équatorial (fig. 64). Cette figure montre clairement, sans aucun doute possible, qu'au stade de tétrade post-méiotique, l'ancienne microspore (qui a donné naissance au grain de pollen représenté par cette figure) a orienté son grand axe équatorial parallèlement à l'ancien diaphragme (représenté sur la figure par une flèche), qui l'a séparée alors de l'autre microspore sœur (non représentée sur la figure). Autrement dit, la principale partie morphologique que la microspore en question a orientée alors vers l'autre microspore sœur est une ouverture (marquée sur la figure par un point).

Il en découle que la construction théorique d'une tétrade de pollen composée de grains 8-aperturés chez *M. heisteria* peut être envisagée de la façon suivante (fig. 65). D'abord, il faut construire un couple de grains frères: ces derniers orientent l'un vers l'autre une ouverture, tous les autres éléments morphologiques (apertures, mésocolpes) correspondants étant symétriques par rapport à leur ancien diaphragme commun (non représenté sur la figure) au stade de tétrade post-méiotique. Ensuite, il faut faire tourner l'axe de ce couple de grains frères ainsi construits d'un angle dont la valeur varie entre 60° et 90° pour avoir l'autre couple.

Dans le cas où l'angle formé par les axes respectifs des deux couples de grains frères d'une tétrade possède une valeur voisine de 90° (fig. 65), on a les points de conjugaison d'ouvertures suivants. Il y a d'abord les deux points de conjugaison «naturels» (cf. p. 159, sous III, avant-dernier alinéa), qui groupent chacun deux ouvertures appartenant à un couple de grains frères. (Ces deux points de conjugaison se trouvent au centre de la figure.) Ensuite, compte tenu du fait que les plans équatoriaux de deux microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique forment entre eux un angle grossièrement voisin de 90° (cf. p. 157, sous 2, dernier alinéa), il peut se produire huit conjugaisons «non naturelles» qui groupent chacune deux ouvertures appartenant à des

grains de pollen non issus de mêmes noyaux fils hétérotypiques. (Ces conjugaisons sont marquées par huit points noirs à la périphérie de la même figure.) Ces points de conjugaison sont répartis sur deux niveaux différents qui sont intermédiaires entre ceux où se trouvent les points de conjugaison « naturels ».

H. Pollens à une aperture

Parmi les Angiospermes, les pollens monoaperturés se rencontrent presque exclusivement chez les Monocotylédones. Les apertures peuvent y prendre une forme de sillon allongé ou de pore circulaire. Les pores peuvent ou non être entourés d'une sorte de bourrelet provenant d'un épaississement brusque de l'exine. Ce bourrelet est présent chez les Graminées. Il se rencontre aussi chez les Flagellariacées et chez certaines Restionacées (cf. Erdtman, 1952).

1. Cas des pollens où l'aperture est un sillon

Matériel d'étude: *Yucca acutifolia* Truff. (matériel frais fixé à l'alcool acétique).

Chez cette Liliacée, l'aperture traverse presque totalement la face convexe du pollen (fig. 66).

Au stade de tétrade post-méiotique, les deux microspores sœurs ont leurs grands axes disposés parallèlement l'un à l'autre, tout en tournant leur face convexe vers l'extérieur de la tétrade. L'angle fait par les axes respectifs des deux couples de microspores sœurs a une valeur qui varie entre 0° et 90° (cf. fig. 38, 39 et 37). Ces figures, se rapportant à *Itea virginica*, sont aussi valables pour *Yucca acutifolia*. Les deux valeurs extrêmes de cet angle (c'est-à-dire 0° et 90°) sont aussi fréquentes l'une que l'autre.

Ce n'est qu'au stade de microspore libre qu'on peut voir nettement l'aperture (fig. 67). Cette figure (représentant une microspore en vue sagittale), comparée aux figures 37 et 38 (mentionnées dans l'alinéa précédent), montre clairement que l'aperture en question est située sur la face distale du pollen. Il est à retenir que la microspore libre garde encore la forme qu'elle avait eue au stade de tétrade post-méiotique.

Remarque. Chez *Allium albidum* Fisch. et *Butomus umbellatus* L. (matériel frais), dont le pollen a aussi une aperture en forme de sillon allongé, nous avons observé des faits analogues à ceux qui ont été relevés chez *Yucca acutifolia*.

2. Cas des pollens où l'aperture est un pore

a) Pollens à pore entouré d'un bourrelet exinique

Matériel d'étude: *Agropyron pycnanthum* G. et G. (matériel frais).

Chez *A. pycnanthum*, comme chez toutes les autres Graminées (?), les microspores d'une tétrade post-méiotique sont disposées d'après le type isobilatéral (fig. 68). (Cette disposition montre que les deux fuseaux qui relient deux à deux les quatre noyaux fils d'une cellule mère au stade de télophase homéotypique sont parallèles entre eux.) Il en résulte que les quatre microspores d'une tétrade post-méiotique sont parallèles entre elles et orientées dans un même sens.

Les microspores, qui sont à peine libérées de la tétrade post-méiotique, affectent vaguement une forme de lentille sur le «dos» de laquelle le pore occupe une position excentrique (fig. 69a). Dans une vue sagittale, elles prennent par contre une forme de cœur (fig. 69b). Cette dernière figure, comparée avec la coupe optique – dans une vue sagittale – d'une microspore de la tétrade post-méiotique (fig. 68), montre que le pore est situé sur la face distale du futur grain de pollen.

Dès lors, la construction théorique d'une tétrade de pollen chez l'espèce en question peut être envisagée de la façon suivante: les quatre ($= 1 \times 4$) pores d'une tétrade de pollen sont disposés sur un même plan, qui est perpendiculaire simultanément à l'ancienne cloison hétérotypique et aux anciennes cloisons homéotypiques (fig. 70: à comparer cette figure avec la fig. 68). En outre, le plan en question (= celui qui porte les pores) occupe une position excentrique par rapport à l'ensemble de la tétrade (fig. 71).

Remarque. Chez d'autres Graminées (*Avena pubescens* Hudson, *Agrostis* sp. et *Nardus* sp.), nous avons observé des faits comparables à ceux qui ont été notés chez *Agropyron pycnanthum*.

b) Pollens à pore dépourvu de bourrelet exinique prononcé

Premier cas: *Typha minima* Funk (matériel sec).

Le pollen de cette espèce se présente toujours en tétrades. Les quatre pores sont disposés sur les faces distales (fig. 72). Cette figure permet de conclure, sans avoir besoin de vérification cytologique compliquée, que la mise en place des microspores d'une tétrade post-méiotique chez l'espèce en question est la même que celle qui s'observe chez *Agropyron pycnanthum* (cf. *supra*, sous a).

Deuxième cas: *Sparganium simplex* Hudson (matériel sec).

La disposition des microspores d'une tétrade post-méiotique chez cette espèce est aussi du type isobilatéral (fig. 73). A ce stade, l'aperture n'est pas encore visible.

Au stade de microspore libre, qui prend alors une forme de lentille, l'aperture devient de plus en plus nette et occupe un point voisin du milieu du «dos» de la lentille (fig. 74). A ce stade, on observe des couples de microspores solidement rattachées l'une à l'autre et dont les éléments morphologiques (ouvertures, mésocolpes) correspondants sont symétriques entre eux (fig. 75). Ces couples sont sans doute issus de mêmes noyaux fils hétérotypiques. Si l'on superpose la figure 75 à la partie gauche (ou droite) de la figure 73, on réalisera que l'aperture se trouve sur la face distale du futur grain de pollen.

V. Conclusions générales

Nous venons d'examiner rapidement un certain nombre de cas typiques d'arrangement de pollen dans la tétrade chez les Angiospermes. Nous avons constaté l'existence de certaines «lois» qui régissent ce phénomène.

1. La loi la plus frappante est sans doute celle qui consiste dans l'existence d'une symétrie assez rigoureuse entre les éléments morphologiques (ouvertures, mésocolpes) correspondants de deux microspores sœurs – et par conséquent de deux grains (de pollen) frères – par rapport à leur ancien diaphragme (remplacé par une cloison dans

le cas des Monocotylédones) commun au stade de tétrade post-méiotique. On peut donc l'appeler «loi de la symétrie». Dans la presque totalité des cas, cette symétrie a lieu par rapport à un plan qui s'identifie à ce diaphragme (ou cette cloison). Ce fait indique clairement que la base essentielle de l'étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade réside dans la recherche des positions respectives des éléments morphologiques d'une microspore par rapport au diaphragme (ou à la cloison) homéotypique qui la sépare de l'autre microspore sœur au stade de tétrade post-méiotique. Une fois ces positions établies, on peut construire facilement la tétrade de pollen chez une espèce.

L'existence curieuse d'une symétrie assez rigoureuse entre les éléments morphologiques correspondants d'un couple de microspores sœurs par rapport à leur diaphragme commun (ou cloison commune: cas des Monocotylédones) au stade de tétrade post-méiotique fait penser à la présence effective – dans les cellules mères de pollen – d'une symétrie analogue entre les positions des parties correspondantes des deux plaques de chromosomes filles de télophase homéotypique, qui proviennent d'un même noyau fils hétérotypique. On serait donc tenté d'établir une relation de causalité entre ces deux phénomènes de symétrie. Cependant, il nous semble encore trop tôt pour statuer sur ce problème.

2. La deuxième loi peut être appelée «loi de la convexité». En d'autres termes, la face la plus convexe du pollen est toujours orientée vers l'extérieur de la tétrade; c'est donc la face distale. (Cette loi nous semble particulièrement juste quant au stade de microspore. Cependant, avec le développement ultérieur du pollen, son application exige beaucoup de prudence et une bonne dose d'observations.) Il suffit de se rappeler le cas de *Cardiospermum villosum*, celui de *Tropaeolum tricolor*, celui de l'*Itea virginica*, celui de *Yucca acutifolia*, etc., pour s'en rendre compte. Cette loi est facile à comprendre. En effet, c'est la membrane du cytoplasme de la cellule mère – membrane qui est sphérique et dont la face distale de la microspore épouse les contours – qui confère à cette face polaire sa convexité.

Cette loi nous permet de prévoir que chez les Balanophoracées, les Protéacées, les Sapindacées, etc., où l'on signale des cas de pollen hétéropolaire (avec une face polaire fortement convexe, à l'encontre de l'autre face polaire qui peut être concave, plane ou légèrement convexe: cf. Erdtman, 1952), la face polaire convexe (ou la plus convexe) est certainement la face distale.

3. La troisième loi peut être appelée «loi du plus petit espace». En d'autres termes, les grains de pollen d'une tétrade sont disposés de façon que l'axe qui traverse les partenaires d'un couple de grains frères ainsi arrangés ait la mesure la plus faible possible. – Ainsi chez *Impatiens scabrida* dont les deux axes équatoriaux du pollen mesurent respectivement $45\ \mu$ et $27\ \mu$, l'axe qui traverse les partenaires d'un couple de grains frères, dans le cas d'un arrangement normal (cf. fig. 49), ne dépasse pas $(27 \times 2 =) 54\ \mu$. Par contre, si ces deux grains étaient accolés l'un à l'autre par un de leurs petits mésocolpes, le même axe pourrait atteindre $(45 \times 2 =) 90\ \mu$. Dans ce cas, il serait impossible de loger ensemble les deux couples de microspores sœurs dans l'espace sphéroïdal occupé par le cytoplasme de l'ancienne cellule mère.

Cette loi permet de comprendre pourquoi chez les espèces dont le pollen possède deux axes équatoriaux nettement inégaux, qu'il soit 1-, 2-, 4- ou 6-aperturé (cf. le cas de *Yucca acutifolia*, celui de *Tropaeolum tuberosum*, de *T. tricolor* et de l'*Itea virginica*,

celui de l'*Impatiens scabrida* et celui de *Perovskia atriplicifolia*), les grains de pollen d'une tétrade sont disposés de façon que les grands axes équatoriaux de deux grains frères soient parallèles entre eux: cf. figures 33, 37, 41, 47 et 56. De même, on peut comprendre pourquoi chez *Impatiens hawkeri* (pollen 4-aperturé à faces polaires carrées) et chez *Satureia grandiflora* (pollen 6-aperturé à faces polaires en forme d'hexagone régulier), les deux grains frères d'une tétrade de pollen tournent l'un vers l'autre, non une ouverture, mais bien un mésocolpe: cf. figures 51 et 60.

Ainsi nous pouvons prévoir que, chez les espèces dont le pollen a deux axes équatoriaux inégaux – telles que les *Tacca* (1-aperturé), les *Banksia* et les *Colchicum* (2-aperturé) et les *Ruppia* (3-aperturé?), etc.: cf. Erdtman, 1952 – on peut observer un même mode d'arrangement de pollen que celui qui est de règle chez les espèces citées dans la première phrase de l'alinéa précédent. Déjà le cas de l'*Embothrium coccineum* (cf. Garside, 1946) confirme cette loi.

Remarque. Un cas d'exception à cette loi est fourni par le pollen à deux ouvertures normales et une ouverture réduite des *Tropaeolum* (cas de *T. maculifolium* et de *T. pubescens*: cf. p. 162, sous B). Ce cas d'arrangement de pollen, étudié voici plus d'une année et demie, ne cessait de nous étonner par son caractère exceptionnel. Cependant, à l'heure actuelle même, les préparations que nous gardons encore ne permettent aucune autre interprétation que celle qui a été exposée dans ce travail.

4. Il paraît certain qu'il y a une relation assez étroite entre l'amplitude de la variation de la valeur de l'angle formé par les axes respectifs des deux couples de microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique d'une part, et le rapport de mesures entre les deux axes équatoriaux du pollen (cas de symétrie bilatérale) d'autre part. Plus ce rapport s'éloigne de l'unité (= 1) (en d'autres termes, plus l'un des deux axes équatoriaux l'emporte en longueur sur l'autre), plus est grande l'amplitude de la variation de la valeur de cet angle. – Ainsi, chez les *Impatiens* dont les pollens 4-aperturés présentent des faces polaires nettement rectangulaires, de même chez *Tropaeolum tuberosum*, *T. tricolor*, *Itea virginica*, etc., la valeur de l'angle en question varie facilement de 0° à 90°, sans égard au nombre d'ouvertures ni au mode simultané ou successif de la méiose. Par contre, la valeur de cet angle reste pratiquement constante au voisinage de 0° chez *Typha* et chez les Graminées, et de 90° chez les pollens 3-aperturés à ouvertures identiques (Dicotylédones): dans ces cas, le rapport de mesures en question est $\pm$ voisin de l'unité.

Zusammenfassung

Die Anordnung der Pollenkörner in der postmeiotischen Tetrade wurde bei Angiospermen (Arten mit 1, 2, 3, 4, 5, 6 und 8 Öffnungen der Pollenkörner) auf cytologischer Grundlage untersucht. Beobachtet wurde a) die Stellung entsprechender Öffnungen eines (von einem Tochterkern der ersten Reifeteilung stammenden) Pollenkornpaares und b) der Winkel zwischen entsprechenden Achsen der beiden Paare einer Tetrade. Die folgenden Regeln konnten abgeleitet werden:

a) entsprechende morphologische Elemente (Öffnungen u. a.) der beiden Partner eines Pollenkornpaares liegen im allgemeinen symmetrisch in bezug auf die Teilungsebene (Symmetrieregeln);

b) bei heteropolarem Pollen (eine Seite stark konvex, die andere konkav, eben oder schwach konvex) liegt die stark konvexe Seite immer distal;

c) bei bilateral symmetrischem Pollen (mit zwei verschieden langen Achsen) liegen die längeren Achsen der Partner eines Pollenkornpaares in der Tetrade parallel;

d) der Variationsbereich des in der Tetrade durch die Achsen der beiden Pollenkornpaare gebildeten Winkels ist um so grösser, je grösser der Längenunterschied der beiden Achsen eines Pollenkornes ist.

Summary

1. A study on the arrangement of pollen in tetrad has been undertaken on a cytological base in Angiosperms. The species investigated have pollens with one, two, three, four, five, six and eight apertures.

2. The cytological base consists in observing, on the stage of post-meiotic tetrad, a) the positions of the correspondent apertures of the partners of a couple of sister microspores—i.e. coming from a same heterotypic nucleus—with regard to their common furrow (or homeotypical cell plate: case of the Monocotyledones); b) the angle existing between the respective axes of the two couples of sister microspores of a post-meiotic tetrad.—With these observations, it is possible to build up the scheme of the pollen tetrad (general case) in a species (cf. for instance fig. 29).

3. Some "laws" governing the arrangement of pollen in tetrad have been established:

a) The law of symmetry. The correspondent morphological elements (apertures, etc.) of two sister microspores (or of two brother pollen grains) are generally symmetrical between them with regard to the furrow (or the homeotypical cell plate: case of the Monocotyledones), which separated these microspores (or these pollen grains) at the stage of post-meiotic tetrad.

b) The law of convexity. The convex polar face of heteropolar pollens (with one polar face strongly convex, whereas the other is either concave, plane or slightly convex) is always the distal face.

c) The law of the least space. When the pollen has a bilateral symmetry with two distinctly unequal equatorial axes, the partners of a couple of sister microspores (or of brother pollen grains) have their longer equatorial axes parallel each to other in the tetrad. This means that the axis which goes through the partners of a couple of sister microspores (or of brother pollen grains) has then the least length it could have.

d) A strict relation seems to exist between the lengths ratio of the two equatorial axes of the pollen (case of bilateral symmetry) and the amplitude of variation in the value of the angle made by the respective axes of the two couples of sister microspores in the post-meiotic tetrad. The more one of these equatorial axes prevails in length over the other, the greater is the amplitude of variation of the value of this angle (this value varies between 0° and 90°).

Nous sommes très obligé aux personnalités suivantes qui nous ont fourni du matériel d'étude: sir George Taylor, «Royal Botanic Gardens» de Kew (*Tropaeolum tricolor* et *T. tuberosum*), le Père L.Uribe-Uribe, Université nationale de Bogotá (*T. maculifolium* et *T. pubescens*), le Dr J.S. Womersley, Département forestier de Lae (*Impatiens hawkeri*), et nos collègues à l'Institut de Botanique de l'Université de Neuchâtel, MM. C.Gervais (*Avena pubescens*) et Ph.Küpfer (*Agrostis* sp. et *Nardus* sp.).

Notre reconnaissance est due également au professeur C.Favarger, directeur de l'Institut de Botanique de l'Université de Neuchâtel, qui a apporté certaines critiques à ce travail.

Bibliographie

- Borzova I.A. 1962. On the origin of the hexacolpate pollen type in the Labiatae. – *Pollen et Spores* **4**, 336.
- Chanda S. et G.Erdtman. 1965. Some graminoid pollen types and their bearing on micro-palaeobotany. – *J. Palynol.* **1**, 32–37.
- Ekberg I. et G.Eriksson. 1965. Demonstration of meiosis and pollen mitosis by photomicrographs and the distribution of meiotic stages in barley spikes. – *Hereditas* **53**, 127–136.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. I. Angiosperms. – Stockholm & Waltham, Mass.
- 1959. Some remarks on pollen and spore illustrations. – *Pollen et Spores* **1**, 15–18.
- Fischer H. 1890. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. – Thèse Breslau.
- Faegri K. et J.Iversen. 1964. Textbook of pollen analysis. – Copenhagen.
- Garside S. 1946. The developmental morphology of the pollen of Proteaceae. – *J. South Afr. Bot.* **12**, 27–34.
- Guilliermond A., G.Mangenot et L.Plantefol. 1933. Traité de cytologie végétale (première partie). – Paris.
- Heslop-Harrison J. 1963. An ultrastructural study of pollen wall ontogeny in *Silene pendula*. – *Grana palynol.* **4**, 7–24.
- Huynh K.-L. 1965. Contribution à l'étude caryologique et embryologique des Phanérogames du Pérou. – *Mém. Soc. helvét. Sc. nat.* **85**, 3–178.
- 1967. Le déterminisme de l'emplacement des apertures sur le pollen d'une espèce à quatre apertures: *Impatiens scabrida* DC. – *Grana palynol.* **7**, 37–45.
- 1968. Morphologie du pollen des Tropaeolacées et des Balsaminacées (sous presse). – *Id.* **8** (nos 1, 2 et 3).
- Langeron M. 1942. Précis de microscopie. – Paris.
- Luerssen C. 1869. Zur Controverse über die Einzelligkeit oder Mehrzelligkeit des Pollens der Onagrarien, Cucurbitaceen und Corylaceen. – *Jahrb. f. wiss. Bot.* **7**, 34–60.
- Maheshwari P. 1950. An introduction to the embryology of Angiosperms. – New York.
- Pohl F. 1929. Der einfaltige Pollen, seine Verbreitung und phylogenetische Bedeutung. – *Beih. bot. Centralbl.* **45**, 57–73.
- Reeves R.G. 1928. Partition wall formation in the pollen mother cells of *Zea mays*. – *Amer. J. Bot.* **15**, 114–122.
- Schwanitz G. 1967. Untersuchungen zur postmeiotischen Mikrosporogenese. I. Morphogenese des *Ruppia*-pollens. – *Pollen et Spores* **9**, 9–48.
- Sharp L.W. 1943. Fundamentals of cytology. – New York.
- Sladkov A.N. 1962. The polar axes of spores and the separation of the nuclei in the meiosis of tetrads of different types of fern. – A transl. *Doklady, Biol. Sc.* **145**, 1121–3.
- Stainier F., D.Huard et F.Bronckers. 1967. Technique de coloration spécifique de l'exine des microspores jeunes groupées en tétrades. – *Pollen et Spores* **9**, 367–370.
- Straka H. 1966. Palynologia madagassica et mascarenica: Proteaceae. – *Id.* **8**, 256–257.
- Swamy B.G.L. 1949. The comparative morphology of the Santalaceae: node, secondary xylem, and pollen. – *Amer. J. Bot.* **36**, 661–673.
- Tammes P.M.L. 1930. On the origin of number and arrangement of the places of exit on the surface of pollen-grains. – *Rec. Trav. bot. néerland.* **27**, 1–84.
- Thanikaimoni G. 1966. Pollen morphology of the genus *Utricularia*. – *Pollen et Spores* **8**, 265–284.
- Van Campo M. 1962. Remarques diverses concernant les apertures des pollens et des spores. – *Id.* **4**, 386.
- Wodehouse R.P. 1935. Pollen grains. – New York.

Planche I

Figure 1

Schéma d'une «chambre humide». Les abréviations «co», «po», «ma» et «ac» signifient respectivement couvre-objet, porte-objet, matériel et acide acétique (à 45 %)

Figure 2

(a) Une tétrade de microspores de disposition tétraédrique; (b) directions des axes qui traversent les deux couples de microspores sœurs; (c) emplacements respectifs des faces distales des microspores

Figure 3

(a) Une tétrade de microspores de disposition rhomboïdale; (b) et (c) id. A retenir que, dans (a) et (b), les deux couples de microspores sœurs sont répartis sur deux niveaux différents

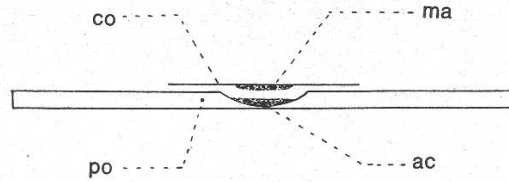
Figure 4

(a) Une tétrade de microspores de disposition isobilatérale; (b) et (c) même explication que dans figure 2

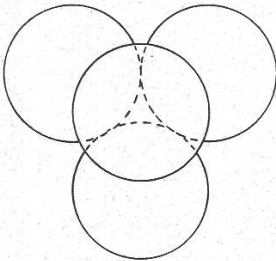
Figure 5

Trois phases successives du stade de tétrade post-méiotique

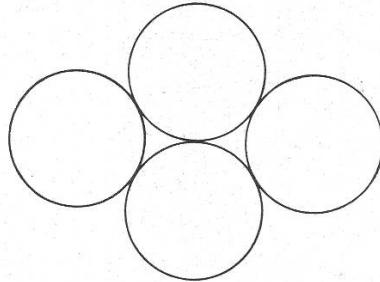
1



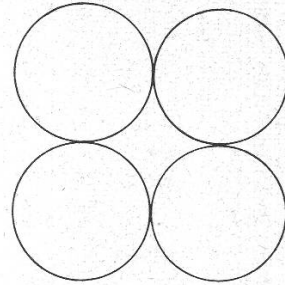
2a



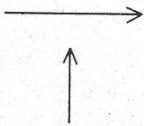
3a



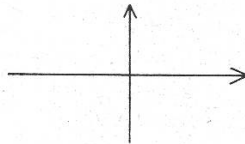
4a



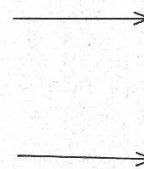
2b



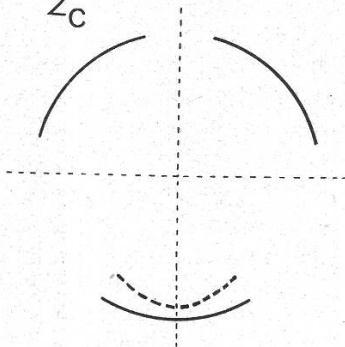
3b



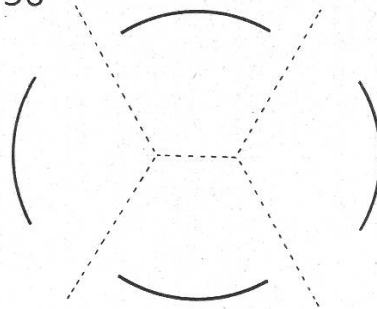
4b



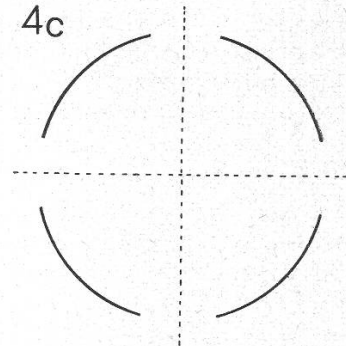
2c



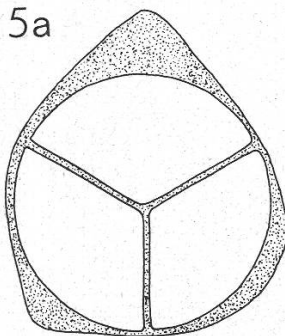
3c



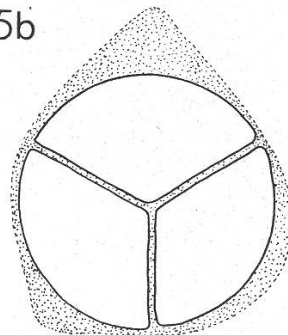
4c



5a



5b



5c

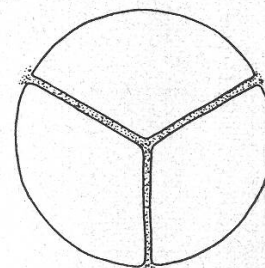


Planche II

A. Figures 6 à 12: *Tropaeolum peltophorum*

Figure 6

Pollen (réticulum non représenté). (a) vue polaire; (b) vue latérale

Figure 7

Schéma d'une cellule mère de pollen à la télophase homéotypique (d'autres fuseaux achromatiques n'étant pas représentés)

Figure 8

Le stade suivant (fin de la télophase homéotypique)

Figure 9

Le stade suivant (séparation des microspores). Les microspores représentées d'une même façon (c'est-à-dire en ligne continue ou en ligne discontinue) sont situées sur un même niveau par rapport à l'observateur. Les deux flèches indiquent les emplacements respectifs des deux diaphragmes qui séparent, chacun, les partenaires d'un couple de microspores sœurs (situées sur un même niveau)

Figure 10

Le stade suivant (tétrade de pollen). Les grains représentés d'une même façon (c'est-à-dire en ligne continue ou en ligne discontinue) se trouvent sur un même niveau par rapport à l'observateur. La partie supérieure de la figure reproduit une vue verticale de la tétrade, tandis que la partie inférieure en donne une vue latérale

Figure 11

Disposition stéréographique des partenaires d'une tétrade de pollen. Les deux flèches représentent, chacune, un ancien diaphragme commun à deux grains frères lors du stade de tétrade post-méiotique. Noter (a) la symétrie des apertures correspondantes des grains frères par rapport à leurs anciens diaphragmes communs respectifs, (b) la conjugaison des apertures en six points

Figure 12

Une tétrade post-méiotique de disposition tétraédrique. Les deux flèches représentent, chacune, un diaphragme commun à deux microspores sœurs. Noter la symétrie des apertures (marquées sur la figure chacune par un point noir) correspondantes de deux microspores sœurs par rapport à leur diaphragme commun

B. Figures 13 et 14: *Tibouchina paratropica*

Figure 13

Une tétrade post-méiotique de disposition tétraédrique

Figure 14

Une tétrade de pollen (schéma). Les partenaires d'un couple de grains frères sont représentés d'une même façon (c'est-à-dire en ligne continue ou en ligne discontinue). Les petites croix marquent l'emplacement des pseudo-apertures

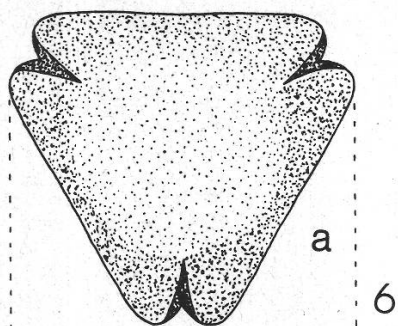
C. Figures 15 et 16: *Grevillea leucopteris*

Figure 15

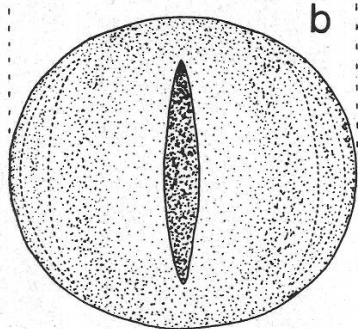
Une tétrade post-méiotique. Les microspores représentées d'une même façon (c'est-à-dire en ligne continue ou en ligne discontinue) sont situées sur un même niveau par rapport à l'observateur

Figure 16

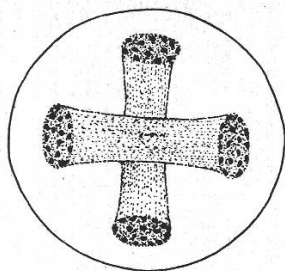
Une tétrade post-méiotique de disposition tétraédrique. Pour le reste, cf. *supra* sous figure 12



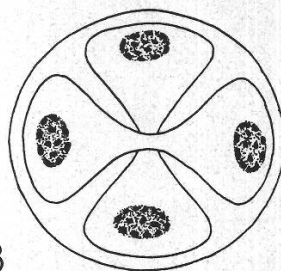
6



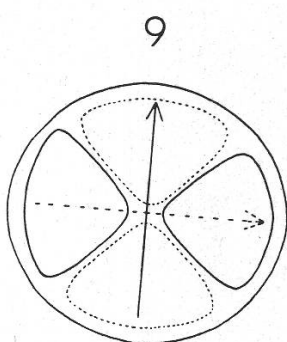
b



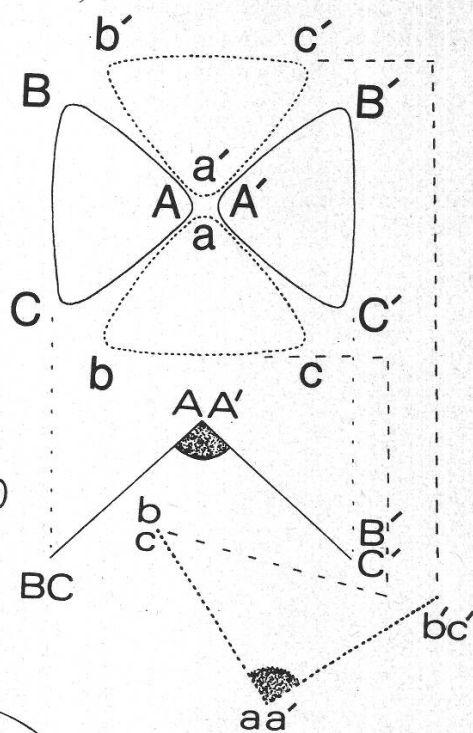
7



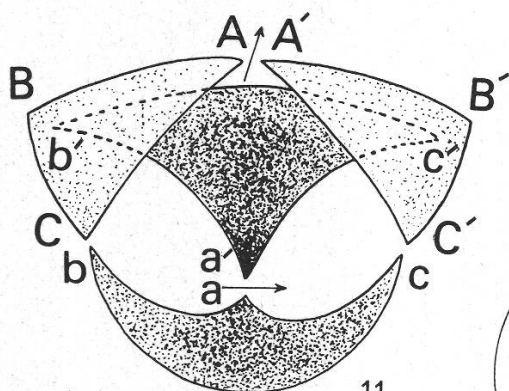
8



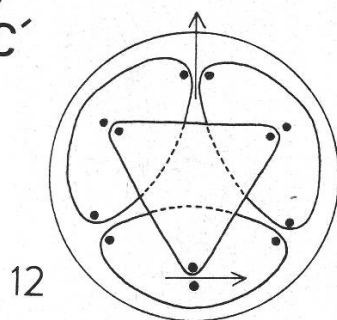
9



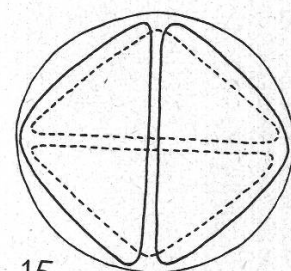
10



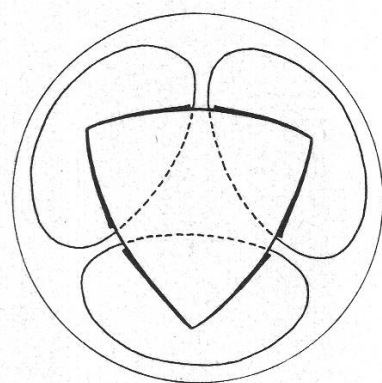
11



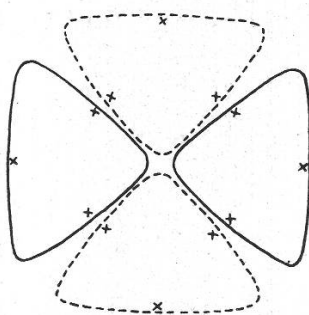
12



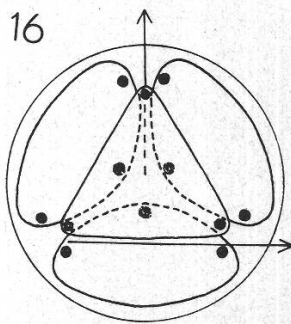
13



14



15



16

Planche III

A. Figures 17 à 24: *Betula pendula*

Figure 17

Une tétrade post-méiotique de disposition tétraédrique

Figure 18

Une tétrade post-méiotique où les partenaires d'un couple de microspores sœurs sont disposés sur un même niveau. A retenir que les microspores situées sur un même niveau sont représentées d'une même façon (c'est-à-dire en ligne continue ou en ligne discontinue)

Figures 19 et 20

Deux jeunes grains de pollen 4-aperturés. Les flèches représentent les anciens diaphragmes qui les ont séparés de leurs grains frères respectifs (non représentés) lors du stade de tétrade post-méiotique

Figure 21

Grains de pollen jeune. (a) et (c) vue polaire; (b) vue latérale

Figures 22, 23 et 24

Couples de grains frères (pollen jeune)

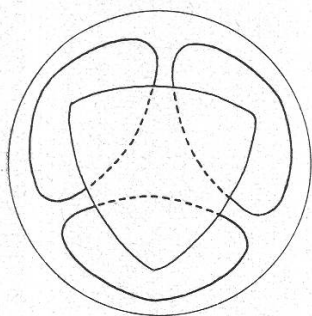
B. Figures 25 et 26: *Cardiospermum villosum*

Figure 25

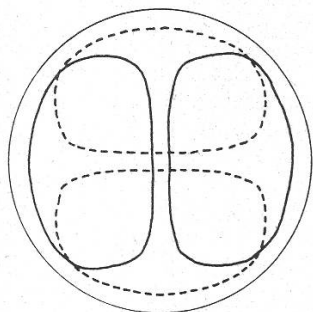
Pollen (vue latérale)

Figure 26

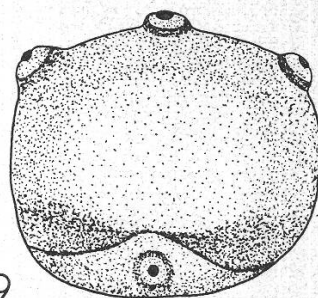
Une tétrade de microspores



17

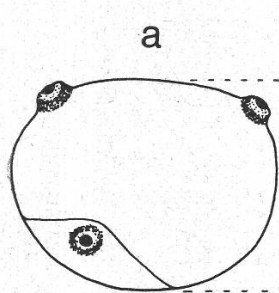
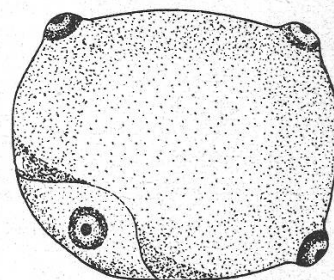


18

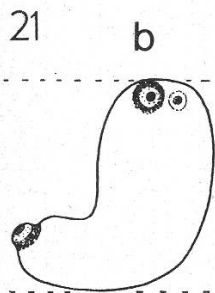


19

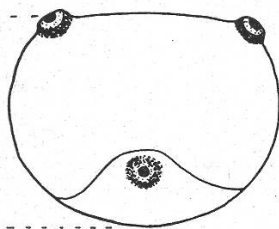
20



a

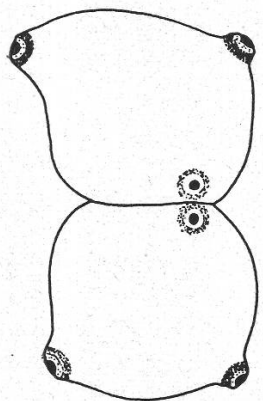


b

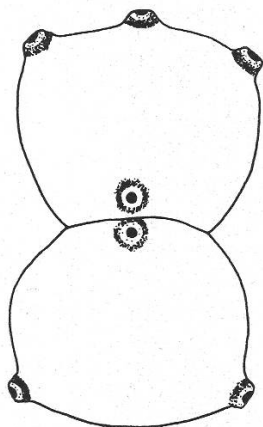


c

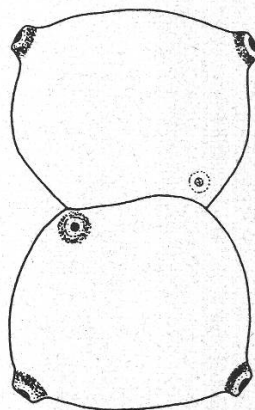
21



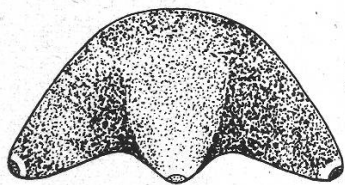
22



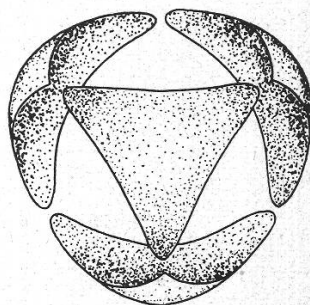
23



24



25



26

Planche IV

A. Figures 27 à 31: *Tropaeolum pubescens*

Figure 27

Pollen (réticulum non représenté). (a) vue polaire; (b) vue latérale

Figure 28

Une microspore. Les trois points noirs indiquent l'emplacement des futures apertures; le petit point noir marque celui de l'aperture réduite

Figure 29

Agencement des microspores d'une tétrade post-méiotique (schéma). Les microspores représentées d'une même façon (c'est-à-dire en ligne continue ou en ligne discontinue) sont situées sur un même niveau par rapport à l'observateur. Les quatre petits points noirs marquent les futures apertures réduites

Figure 30

Disposition anormale d'un couple de microspores sœurs

Figure 31

Une tétrade post-méiotique de disposition tétraédrique. Les deux flèches représentent les deux diaphragmes qui séparent, chacun, les deux partenaires d'un couple de microspores sœurs. Les points noirs indiquent les apertures; les petits marquent les apertures réduites. Remarquer la symétrie des apertures correspondantes de deux microspores sœurs par rapport à leur diaphragme commun

B. Figures 32 à 35: *Tropaeolum tricolor*

Figure 32

Pollen (réticulum non représenté). (a) vue polaire; (b) vue latérale

Figures 33, 34 et 35

Variation dans les positions relatives des deux couples de microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique. Les microspores représentées d'une même façon (c'est-à-dire en ligne continue ou en ligne discontinue) sont situées sur un même niveau par rapport à l'observateur

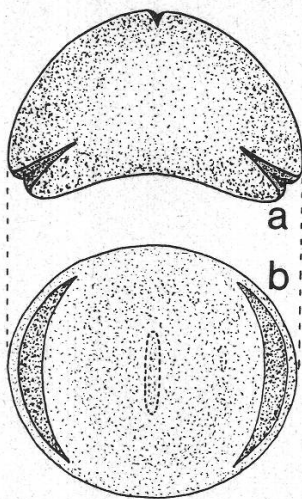
C. Figures 36 à 39: *Itea virginica*

Figure 36

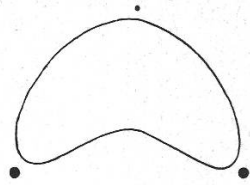
Pollen. (a) vue polaire; (b) vue latérale

Figures 37, 38 et 39

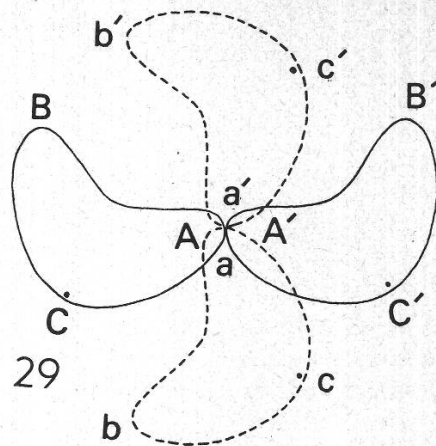
Même explication que dans les figures 33 à 35 (cf. *supra*)



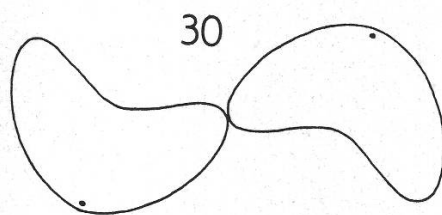
27



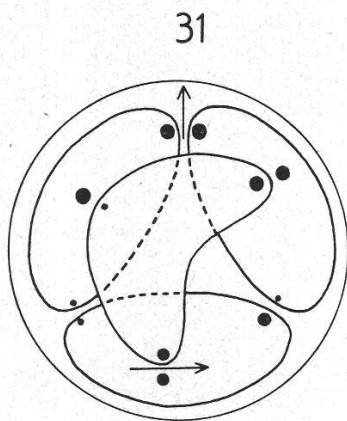
28



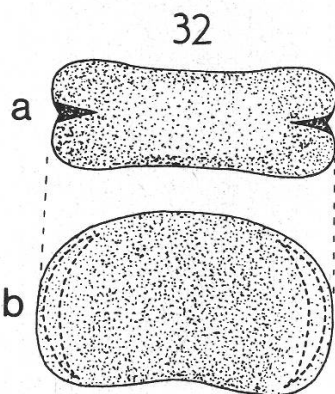
29



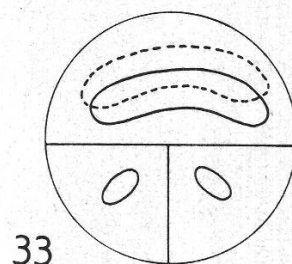
30



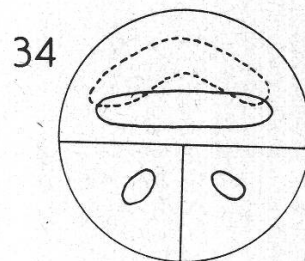
31



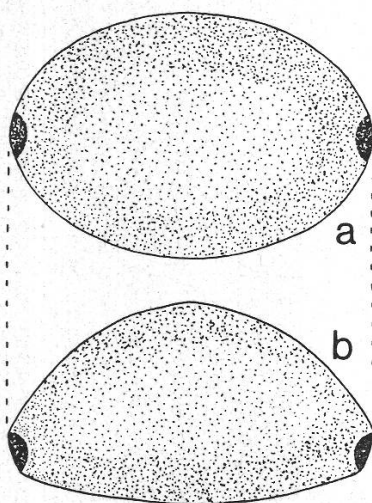
32



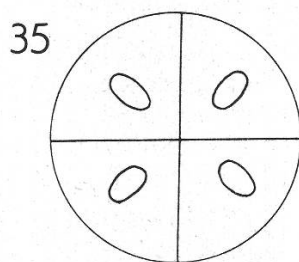
33



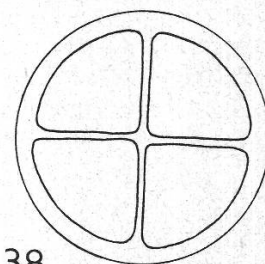
34



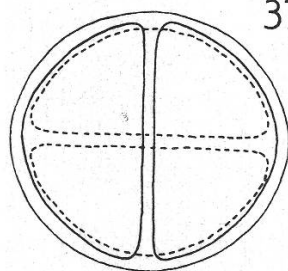
36



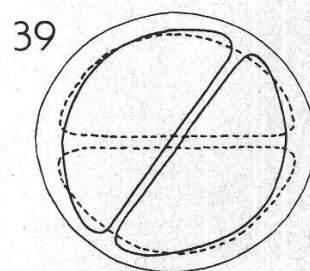
35



38



37



39

Planche V

A. Figures 40–45: *Tropaeolum tuberosum*

Figure 40

Pollen (réticulum non représenté). (a) vue polaire; (b) vue latérale

Figures 41, 42, 43 et 44

Variation dans les positions relatives des deux couples de microspores sœurs d'une tétrade post-méiotique. Les partenaires d'un couple de microspores sœurs sont représentés d'une même façon (c'est-à-dire en ligne continue ou en ligne discontinue), étant donné qu'ils se trouvent sur un même niveau par rapport à l'observateur

Figure 45

Début de télophase homéotypique. A comparer les positions relatives des quatre noyaux fils avec celles des microspores de la figure 43 (cf. *supra*)

B. Figures 46 à 49: *Impatiens scabrida*

Figure 46

Pollen (réticulum non représenté). (a) vue polaire; (b) vue latérale

Figures 47 et 48

Même explication que dans les figures 41 à 44 (cf. *supra*)

Figure 49

Tétrade de pollen. Les grains de pollen représentés d'une même façon (c'est-à-dire en ligne continue ou en ligne discontinue) sont situés sur un même niveau par rapport à l'observateur

C. Figures 50 et 51: *Impatiens hawkeri*

Figure 50

Une tétrade post-méiotique de disposition tétraédrique. Les deux flèches représentent les deux diaphragmes qui séparent, chacun, les deux partenaires d'un couple de microspores sœurs. Remarquer la symétrie des ouvertures correspondantes de deux microspores sœurs par rapport à leur diaphragme commun. Les points indiquent les ouvertures

Figure 51

Une tétrade post-méiotique où les partenaires d'un couple de microspores sœurs sont disposés sur un même niveau. Pour le reste, voir sous figures 41 à 44 (cf. *supra*)

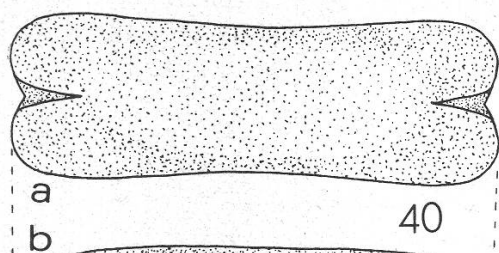
D. Figures 52 et 53: *Limoniastrum monopetalum*

Figure 52

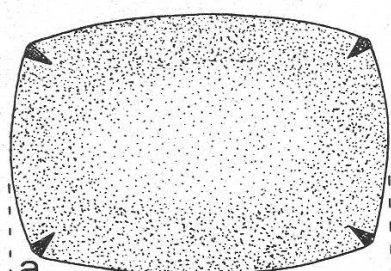
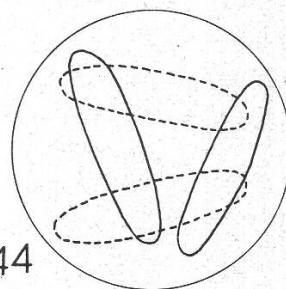
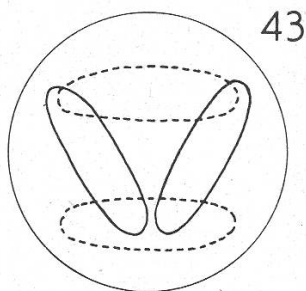
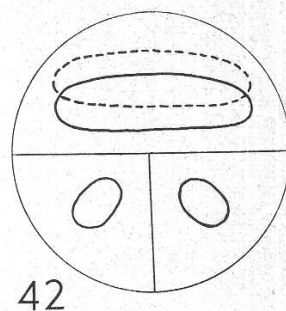
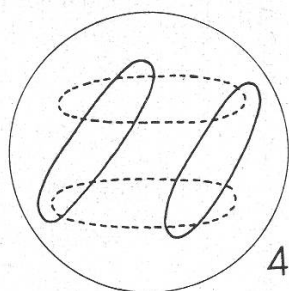
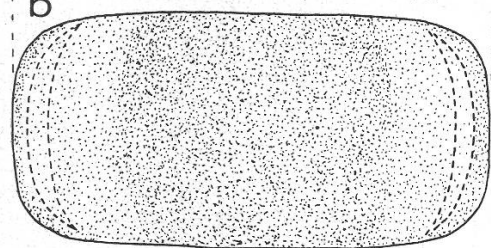
Même explication que dans figure 51 (cf. *supra*)

Figure 53

Même explication que dans figure 50 (cf. *supra*)



40



46

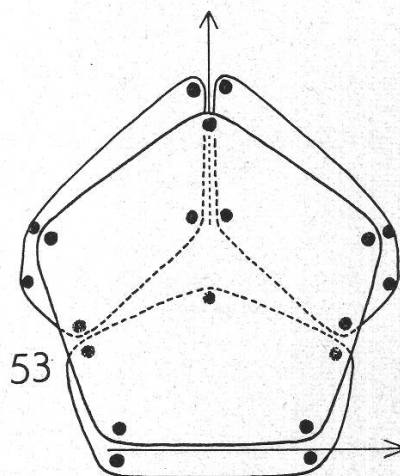
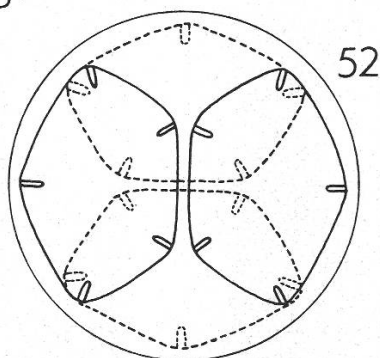
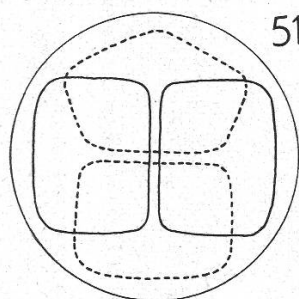
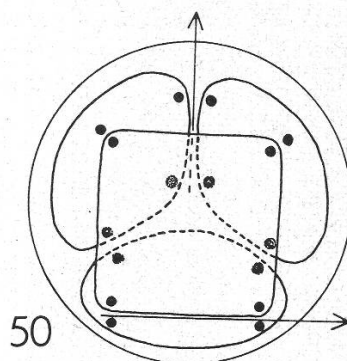
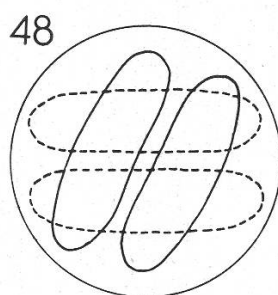
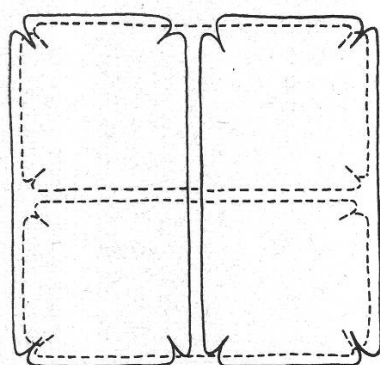
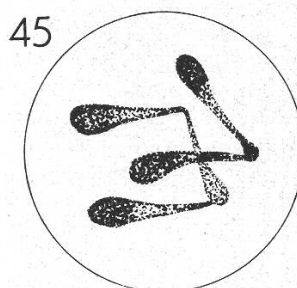
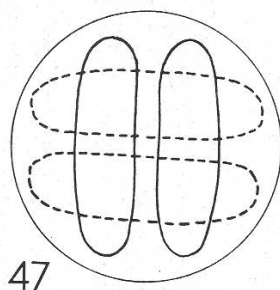
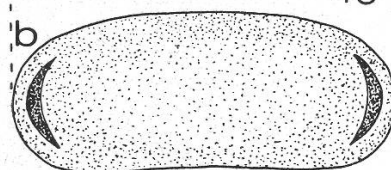


Planche VI

A. Figures 54 à 57: *Perovskia atriplicifolia*

Figure 54

Schéma d'un grain de pollen en vue polaire (forme anormale)

Figure 55

Schéma d'un grain de pollen en vue polaire (forme générale)

Figures 56 et 57

Deux tétrades post-méiotiques où les deux partenaires d'un couple de microspores sœurs se trouvent sur un même niveau par rapport à l'observateur. Ces deux partenaires sont représentés d'une même façon (c'est-à-dire en ligne continue ou en ligne discontinue)

B. Figures 58 à 61: *Satureia grandiflora*

Figure 58

Schéma d'un grain de pollen en vue polaire

Figure 59

Schéma d'une tétrade de microspores de disposition tétraédrique. Les deux flèches représentent les deux diaphragmes qui séparent, chacun, les partenaires d'un couple de microspores sœurs. Remarquer la symétrie des apertures correspondantes de deux microspores sœurs par rapport à leur diaphragme commun. Les points indiquent les apertures

Figure 60

Schéma d'une tétrade de pollen. Les partenaires d'un couple de grains frères sont représentés d'une même façon (c'est-à-dire en ligne continue ou en ligne discontinue), étant donné qu'ils se trouvent sur un même niveau par rapport à l'observateur

Figure 61

Une tétrade post-méiotique. Même explication que dans figures 56 et 57 (cf. *supra*)

C. Figures 62 à 65: *Muraltia heisteria*

Figure 62

Pollen (vue polaire). Le quadrant qui s'étend entre 12 h et 3 h montre une coupe du sporoderme au niveau de l'équateur

Figure 63

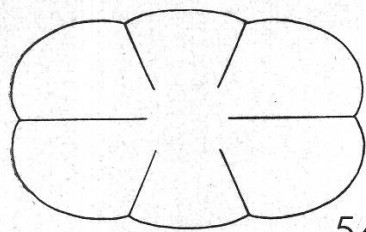
Une tétrade post-méiotique. Même explication que dans figures 56 et 57 (cf. *supra*). Les deux flèches indiquent la partie principale de la surface de «contact» des deux microspores sœurs supérieures

Figure 64

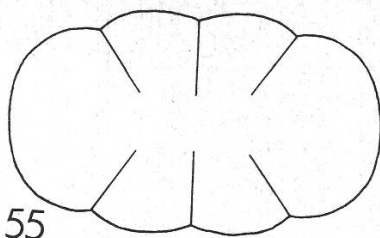
Un jeune grain de pollen 8-aperturé. La flèche représente l'ancien diaphragme qui l'a séparé de l'autre grain frère (non représenté) lors du stade de tétrade post-méiotique. Le point marque l'aperture qu'il oriente vers ce grain frère

Figure 65

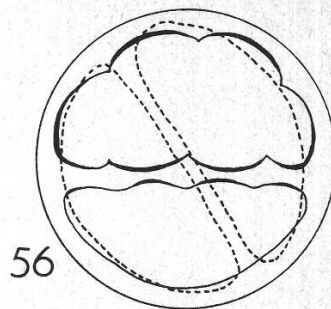
Schéma théorique d'une tétrade de pollen formée de grains 8-aperturés. Pour le reste, voir sous figure 60 (cf. *supra*)



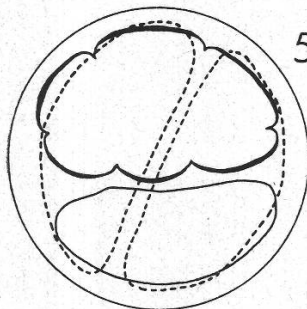
54



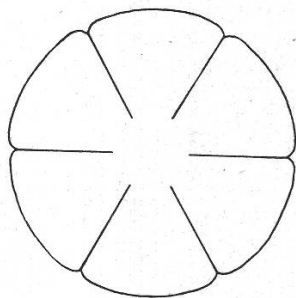
55



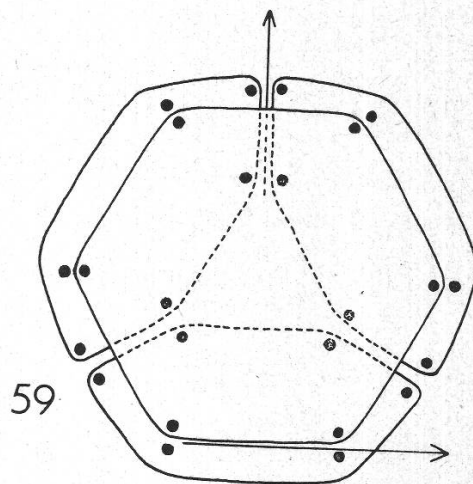
56



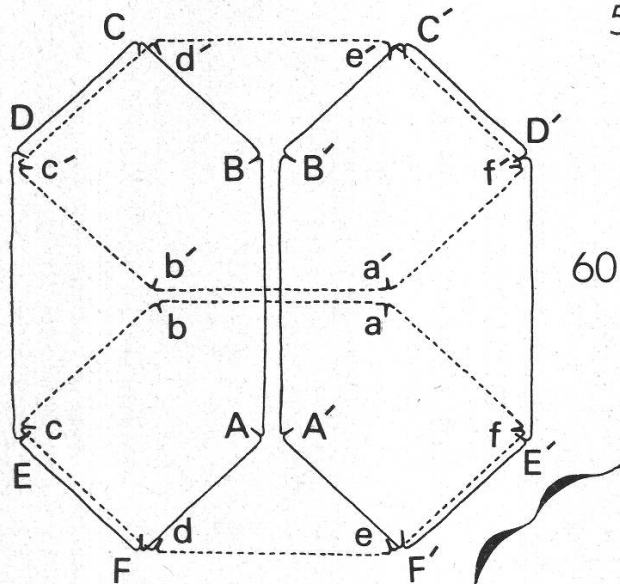
57



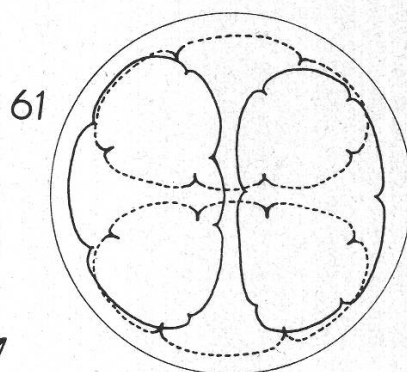
58



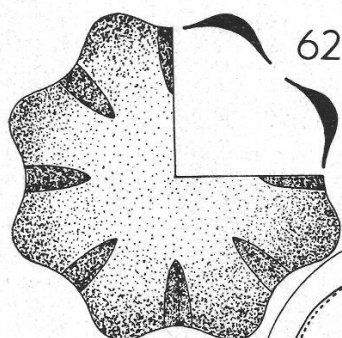
59



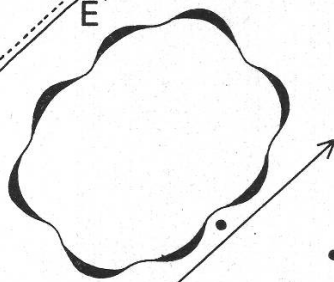
60



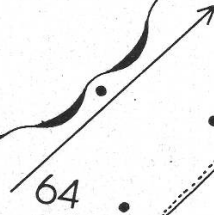
61



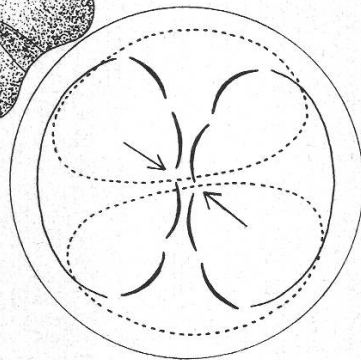
62



63



64



65

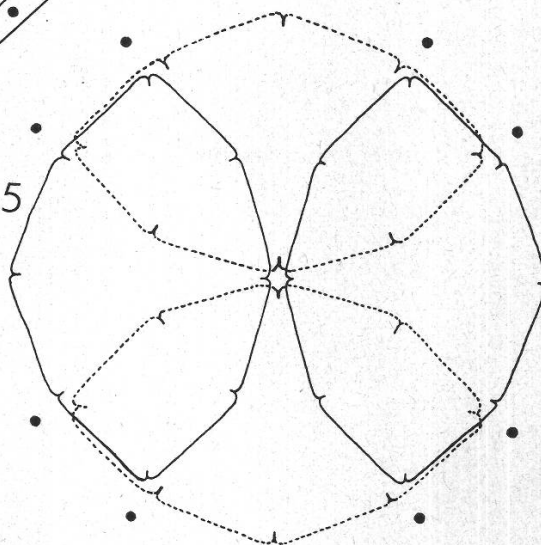


Planche VII

A. Figures 66 et 67: *Yucca acutifolia*

Figure 66

Pollen. (a) et (b) les deux vues latérales principales du pollen. (c) vue polaire (face colpifère)

Figure 67

Une microspore libre (vue sagittale). A comparer avec la figure 66b

B. Figure 68 à 71: *Agropyron pycnanthum*

Figure 68

Tétrade post-méiotique. Cette figure met en évidence la disposition isobilatérale des microspores chez l'espèce en question

Figure 69

Microspores libres (les deux vues latérales principales)

Figures 70 et 71

Deux tétrades de microspores (au stade de microspores libres)

C. Figure 72: *Typha minima* (une tétrade de pollen)

D. Figures 73 à 75: *Sparganium simplex*

Figure 73

Schéma d'une tétrade post-méiotique. La télophase homéotypique y semblait être en voie d'achèvement

Figure 74

Microspores libres (les deux vues latérales principales)

Figure 75

Un couple de microspores vraisemblablement issues d'un même noyau fils hétérotypique

