

NOTES SUR LA BIOLOGIE FLORALE DE QUELQUES ESPÈCES DU GENRE *DORSTENIA* (MORACÉES)

PAR

J. J. de GRANVILLE*

RÉSUMÉ

Après trois courts chapitres traitant successivement de l'histoire, des généralités sur le genre *Dorstenia* et du matériel et des techniques utilisés au cours de cette étude, l'auteur décrit en détail, principalement sur les plans histologique et cytologique, la formation et le développement de l'ovaire et de l'ovule, la fécondation et la fructification chez *D. contrajerva* et *D. embergeri*.

Il prouve ensuite, par des expériences de castration, l'existence d'une fécondation véritable chez ces deux espèces dont la première était considérée jusqu'alors comme parthénogénétique.

Les anomalies de structure du sac embryonnaire et la stérilité difficilement explicable de quatre autres espèces de ce genre, cultivées en serre, font ensuite l'objet de quelques remarques.

Enfin, l'auteur démontre, avec l'appui d'une expérience originale, le fonctionnement du mécanisme d'expulsion à distance des semences chez les *Dorstenia*, puis il décrit un mode nouveau d'expulsion connu chez le seul *D. astyanactis* dont les fruits, au lieu d'être projetés, restent collés à la surface du réceptacle. Il insiste sur l'identité du principe de turgescence du mésocarpe, à l'origine du phénomène, dans les deux cas, mais sur les différences des deux types de dissémination du point de vue de leur signification biologique.

ABSTRACT

Three short chapters on history, general data on the genus *Dorstenia*, material used and techniques applied in this study, are followed by a detailed description, mainly on histologic and cytologic level, on the genesis and development of the ovary and the ovule in *D. contrajerva* and *D. embergeri*, as well as their pollination and fructification.

By castration experiments, the existence of a true pollination in those two species is proved: up till now, the first one had been considered parthenocarpic.

Structural abnormalities of the embryo sac and the puzzling sterility of four other species of *Dorstenia*, grown in the green-house, give rise to some subsequent remarks.

*Lastly, an original experiment demonstrates how farbearing seed-expulsion is realized. A new mechanism of seed-expulsion, known in *D. astyanactis* only, is described : fruits are not shot away but remain stuck on the receptacle surface. The author stresses the identity in both cases of the principle of the turgescient mesocarp which is at the origin of seed-expulsion but he further emphasizes the biological differences between these two ways of dissemination.*

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS

INTRODUCTION

1. BREF HISTORIQUE

2. GÉNÉRALITÉS SUR LE GENRE *Dorstenia* L.2.1. *L'appareil végétatif*2.2. *L'appareil reproducteur*2.2.1. *Inflorescences*2.2.2. *Fleurs mâles*2.2.3. *Fleurs femelles*2.2.4. *Remarques*

3. MATÉRIEL ET TECHNIQUES UTILISÉS

3.1. *Le matériel*3.2. *Les techniques*4. ONTOGENÈSE DE L'OVAIRE ET DE L'OVULE, FÉCONDATION, FORMATION DU FRUIT ET DE LA GRAINE CHEZ *Dorstenia contrajerva* ET *Dorstenia embergeri*4.1. *Ebauche de l'ovaire*4.2. *Jeune ovaire : ébauche de l'ovule*4.3. *Jeune ovaire : la méiose*4.4. *Jeune ovaire : formation du sac embryonnaire*4.5. *Ovaire avec ovule, avant la fécondation*4.6. *La fécondation*4.7. *Après la fécondation : développement du fruit et de la graine*4.8. *Fruit et graine à maturité*

5. PARTHÉNOGÈNE OU SEXUALITÉ ?

5.1. *Nos expériences et leurs résultats contradictoires*5.2. *Comparaison avec les autres *Dorstenia*. Brèves remarques sur la structure de leurs sacs embryonnaires*

6. LES MODALITÉS DE LA DISSÉMINATION DES FRUITS

6.1. *Type classique*6.2. *Type *Dorstenia astyanactis**

7. CONCLUSIONS

7.1. *A propos du mode de dissémination des semences*7.2. *La biologie de la reproduction et la forme des téguments en rapport avec la systématique*

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

* Botaniste, Centre O.R.S.T.O.M. de Cayenne, B.P. n° 165, Cayenne (Guyane française).

AVANT-PROPOS

Avant toute chose, il convient d'avertir le lecteur que nous n'avons pas la prétention de considérer le présent rapport comme une étude parfaitement structurée et logique sur la biologie florale du genre *Dorstenia*, mais comme une simple succession de remarques et de notes qui pourraient être intégrées aux publications spécialisées des autres auteurs sur ce genre, afin de servir de point de départ pour un travail plus complet, nécessitant également un matériel plus varié, pour utiliser ces caractères biologiques à des fins systématiques, nulle solution proposée n'étant jusqu'à présent parfaitement satisfaisante, à ce sujet, en ce qui concerne les *Dorstenia*.

INTRODUCTION

Multiplés sont les raisons qui nous ont poussé à prendre ce sujet en intérêt :

Tout d'abord, le moyen de dissémination des semences mérite notre curiosité : en effet, les *Dorstenia* projettent à distance de minuscules drupes après que celles-ci se soient développées et aient mûri à l'intérieur de loges creusées à la surface des réceptacles inflorescentiels.

D'autre part, parmi les quelques espèces appartenant à ce genre qui poussent dans les serres du laboratoire, deux seulement fournissent des graines en abondance : *D. embergeri* Mangenot et *D. contrajerva* L., les autres, bien que formant des inflorescences qui semblent tout à fait normales, restent absolument stériles : *D. nervosa* Desv., *D. volkensis* Engl., *D. convexa* de Wild., *D. multiradiata* Engl.

Enfin, il était particulièrement séduisant de se pencher sur la biologie florale de deux espèces récemment décrites : *D. embergeri* Mangenot (1957) et le tout nouveau *D. astyanactis* Aké-Assi (1967), que nous avons reçu pendant la réalisation de ce travail.

Il va sans dire que nous avons développé en priorité les points nouveaux, ceux qui ont déjà été traités par d'autres auteurs étant présentés sous forme de courts résumés ou de renvois bibliographiques.

Il était donc nécessaire d'énumérer dans un court chapitre (1) les principales publications intéressant le genre *Dorstenia*.

Il nous a semblé non moins indispensable, avant de s'attacher aux détails de la biologie florale, de fournir au lecteur quelques généralités sur le genre, tant en ce qui concerne l'appareil végétatif que l'appareil reproducteur. Ceci fait l'objet du paragraphe 2.

L'étude expérimentale est inévitablement précédée d'un chapitre décrivant le matériel et surtout les techniques utilisées au cours de celle-ci (3).

Le paragraphe 4 est de loin le plus important puisqu'il traite du développement de l'ovaire et de l'ovule, de la fécondation et de la maturation du fruit chez deux espèces : *D. contrajerva* L. et *D. embergeri* Mangenot.

Le problème de la reproduction, supposée parthénogénétique par MODILEWSKI, chez *D. contrajerva*, et nos contestations à ce sujet sont traités dans le paragraphe 5, où nous signalons également quelques particularités de structure du sac embryonnaire d'autres espèces.

Il était tout naturel, après avoir décrit le développement du fruit, de parler du mécanisme de dissémination bien particulier de celui-ci (paragraphe 6) avant de conclure.

1. BREF HISTORIQUE

Le genre *Dorstenia* a déjà fait l'objet d'un certain nombre de publications. Nous ne ferons ici que citer très brièvement les principales d'entre elles pour ne développer que les points intéressants et faisant l'objet de discussions ultérieures, au cours du texte.

Les premiers travaux n'abordent le genre *Dorstenia* qu'à travers des études sur l'ensemble des *Moracées* :

BUREAU (1873) classe les différentes espèces suivant la forme du réceptacle.

GOLENKIN (1894) fait appel également aux caractères morphologiques de l'inflorescence mais, de plus, étudie le processus de développement de celle-ci.

ENGLER (1898), dans sa monographie des genres et familles des plantes africaines, classe les *Dorstenia* selon la forme du style et la répartition des bractées : les espèces dont le style est bifide appartiennent à la section *Nothodorstenia* lorsque les bractées sont implantées non seulement à la périphérie du réceptacle mais également sur sa face supérieure, à la section *Eudorstenia* lorsque les bractées ne sont présentes qu'à la périphérie. C'est le cas le plus répandu. Par contre, les espèces dont le style est entier appartiennent à la section *Kosaria*.

MODILEWSKI (1908), dans sa publication sur le développement des graines de quelques *Urticales*, est le premier à aborder des caractères d'ordre cytologique :

De son étude sur le sac embryonnaire de *D. drakena* L. et *D. contrajerva* L., cet auteur conclut à la reproduction parthénogénétique de ces deux espèces. Il s'appuie pour cela sur les faits et expériences suivants :

— Aucun tube pollinique n'a jamais pu être observé à l'intérieur des styles ou des ovules ;

— Les anthères, selon lui, ne s'ouvriraient que très rarement ; le pollen ne serait donc pas libéré ;

— Enfin, les expériences de castration paraissent concluantes : des graines se développèrent à partir de fleurs dont il avait préalablement arraché les styles et les stigmates à l'aide de pinces fines. Cette mutilation fut réalisée d'abord sur toutes les fleurs d'un même réceptacle (avant déhiscence éventuelle des étamines) ; sur d'autres, une moitié seulement fut traitée, l'autre servant de témoin. Dans ce dernier cas, les deux portions de l'inflorescence ont produit des semences viables. D'autre part, l'examen au microscope des stigmates de fleurs non castrées ne révéla pas de grains de pollen.

MODILEWSKI compare ensuite ces deux espèces au *D. turneraefolia* Fish. dont les exemplaires qu'il cultivait en serre ne formaient jamais de graines. Il formule l'hypothèse que cette espèce doit donc avoir recours à la reproduction sexuée, contrairement aux deux autres, mais ne sait comment expliquer la stérilité dont la cause semble être ici au niveau de la fécondation ; en effet, l'oosphère, qui paraît normale, ne donne jamais lieu à la formation d'un embryon.

L'auteur insiste d'autre part sur la différence de structure des téguments ovulaires : chez *D. turneraefolia*, ceux-ci ne sont bien individualisés, sur les coupes longitudinales, que du côté opposé au style, tandis que de l'autre, le nucelle n'est séparé du funicule que par un gros bourrelet sans structure qu'il considère comme une excroissance du funicule (fig. 19 et pl. III : G). Chez *D. contrajerva* et *D. drakena*, par contre, les deux téguments sont bien visibles tout autour du nucelle (fig. 19 et pl. I : D).

Des recherches plus spécialement axées sur le genre *Dorstenia* apparaissent avec la « Contribution à l'étude des *Dorstenia* africains » (Zur Kenntnis der africanischen *Dorstenia*-Arten) de FRIES (1913), qui est le seul à n'utiliser que des caractères végétatifs (forme de l'appareil souterrain).

KRAUSE (1931) publie une étude cytologique sur les Urticales et particulièrement les *Dorstenia* dans laquelle il donne les nombres chromosomiques de beaucoup d'espèces connues à cette époque.

Ce n'est que tardivement que le mécanisme d'éjection des fruits a fait l'objet de recherches sérieuses :

OVERBECK (1924) et surtout SCHLEUSS (1958) qui non seulement expose une étude expérimentale et détaillée de ce phénomène de dissémination, mais passe également en revue l'ensemble des travaux antérieurs concernant ce genre (morphologie, anatomie et ontogenèse de fruit, systématique).

SCHLEUSS aborde le problème de l'expulsion des fruits principalement sur un plan balistique ; ses recherches portent essentiellement sur quatre espèces : *D. argentea* Hook., *D. ceratosanthes* Lodd., *D. contrajerva* L., *D. erecta* Vell. Les résultats et tableaux publiés sont nombreux :

Calcul de l'angle secteur du champ des projections, répartition des impacts, inclinaison des inflorescences au moment de l'éjection, mesure des distances moyenne et maximale de projection (5 m pour *D. contrajerva*, 7 m pour *D. erecta*), ainsi que des masse et dimensions correspondantes du projectile, nombre de noyaux projetés par sycone, rapport de la masse de la « pince » à celle du noyau (voir la structure du fruit au par. 4), recherche de la direction des projections en fonction des différents points d'origine sur l'inflorescence et de la forme de celle-ci, détermination de la vitesse initiale à partir de l'angle de projection et de la portée, mesure des pressions exercées par la « pince » sur le projectile et de la pression résultante effective etc. Enfin, l'auteur décrit les méthodes expérimentales et les appareils utilisés à cet effet.

SCHLEUSS s'est également intéressé au problème soulevé par MODILEWSKI : il a repris ses hypothèses et les a utilisées en tant que critères systématiques, particulièrement en ce qui concerne la morphologie tégumentaire. Après avoir reproduit les expériences de MODILEWSKI, il rapproche en effet celle-ci du type de reproduction :

Aux espèces apomictiques, correspondrait le type tégumentaire « *contrajerva* » (deux téguments distincts tout autour du nucelle), tandis que les autres seraient du type « *turneraefolia* » (deux téguments distincts seulement du côté opposé au funicule). C'est le second type de loin le plus fréquent, trois espèces seulement — outre *D. contrajerva* — seraient connues comme appartenant au premier : *D. elata* Gardn., *D. argentea* Hook. et *D. drakena* L.

SCHLEUSS affirme, d'autre part, que le bourrelet décrit par MODILEWSKI et faisant office de tégument n'est pas dû à une soudure prématurée de ceux-ci. En effet, il se forme très tôt et se distingue du nucelle et des téguments par une vitesse de croissance peu commune. La petite protubérance considérée, dans les stades jeunes, par ECKARDT (1937), comme un reste de cloison entre les deux carpelles (fig. 6), serait, toujours selon SCHLEUSS, identifiable à l'ébauche de ce bourrelet (ce qui n'enlève rien toutefois à l'hypothèse, formulée par ECKARDT, d'une structure pseudomonomère : en effet nous signalerons ultérieurement quelques cas d'ovaires bicarpellés, (fig. 2b). Ce reste de cloison, qui n'existerait donc que dans un nombre restreint de cas (espèces du type « *turneraefolia* »), persisterait et remplirait alors la fonction de tégument.

Il ressort de ceci que, jusqu'à présent, tous les travaux sur la systématique des *Dorstenia* portent sur un nombre restreint d'espèces et, de ce fait, ne sont pas toujours valables car ils ne peuvent être généralisés sans danger. Quant aux critères utilisés, ils relèvent trop souvent de la morphologie pure (surtout, bien entendu, pour ce qui est des travaux anciens) alors que les caractères biologiques, évidemment plus complexes et plus longs à observer et à décrire, constituent, à notre avis, une base au moins aussi solide et, de toute manière, indispensable à une systématique moderne. S'ils ont été en partie abordés par MODILEWSKI et SCHLEUSS sous forme d'études cytologiques, ils n'intéressent malheureusement que cinq ou six espèces alors que 245 sont actuellement connues dans le monde.

2. GÉNÉRALITÉS SUR LE GENRE *DORSTENIA* L.

Le genre *Dorstenia* appartient à la sous-famille des *Moroïdées*, à la famille des *Moracées* et à l'ordre des *Urticales*.

Essentiellement inféodé à l'Afrique et à l'Amérique tropicales, il présente une extrême variété de formes, depuis les espèces rampantes (*D. variegata* Engl.) aux espèces arborescentes (*D. gigas* Schweinf., originaire de Socotra), en passant par les formes herbacées ou ligneuses, plus classiques, souvent en arbrisseaux. Il existe même un *Dorstenia* épiphyte lianescent (*D. astyanactis* Aké-Assi, originaire des forêts de montagne de Côte-d'Ivoire).

Les espèces jusqu'à présent décrites sont au nombre de 245 selon AKÉ-ASSI (1967), réparties en deux groupes principaux : 162 pour l'Afrique tropicale et 66 pour l'Amérique tropicale, le reste se trouvant réparti entre l'Éthiopie, Madagascar, l'Arabie Séoudite, Socotra, la Birmanie et l'Inde orientale.

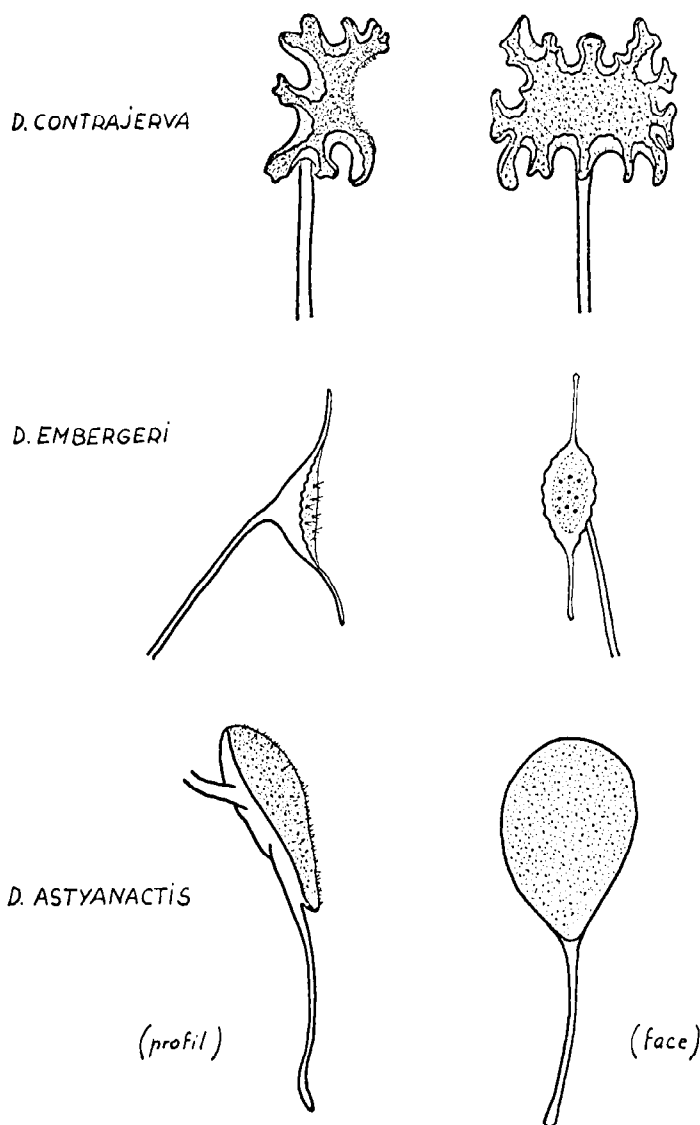
2.1. L'appareil végétatif.

Les types biologiques sont des plus variés : outre les formes que nous venons de citer, l'appareil caulinair peut être entièrement souterrain, comme le rhizome du *D. contrajerua* L. dont seules les feuilles, en rosette, et les inflorescences émergent au-dessus de la surface du sol. Il est plus fréquemment aérien, du moins en partie, ligneux ou herbacé (*D. psilurus* Welw.), portant des feuilles alternes. La tige du *D. astyanactis* Aké-Assi est plus ou moins succulente, conséquence probable de l'épiphytisme, et ne présente à son extrémité que trois ou quatre feuilles qui tombent à la saison sèche.

2.2. L'appareil reproducteur.

2.2.1. Les inflorescences (fig. 1, 2 et pl. I : A).

Les fleurs sont groupées en inflorescences dioïques sur des réceptacles, ou sycones, bordés de bractées. La surface de ceux-ci est généralement plane, parfois concave (*D. nervosa* Desv.), plus fréquemment convexe (*D. convexa* de Wild.). Leur forme est également très variable : circulaire, carrée, en étoile, losangique (en forme de petit bateau) etc. Quant aux bractées, elles ont souvent l'aspect de dents de longueur variable, courtes et obtuses ou fines et aiguës, parfois très longues (*D. multiradiata* Engl.).

FIG. 1. — Aspect des inflorescences ($\times 1$)

La proportion des fleurs mâles et femelles n'est pas la même pour toutes les espèces. Toutefois, ces dernières sont toujours en minorité. Nous avons calculé les rapports très approximatifs suivants, en ce qui concerne le matériel dont nous disposons dans les serres :

Il ressort de l'observation de ce tableau qu'en règle générale on rencontre, en moyenne, une fleur femelle pour dix fleurs mâles ; le *D. contrajerva* étant le seul, parmi ceux-ci, à présenter une telle profusion de fleurs femelles sur un même réceptacle (il constitue de par ce fait un matériel particulièrement commode pour les études qui suivent).

TABLEAU I

	Nombre approximatif de fleurs par réceptacle		Rapport $\frac{\text{fleurs } \delta}{\text{fleurs } \sigma}$
	♂	♀	
<i>Dorstenia nervosa</i>	350	23	0,06 < 1/10
<i>Dorstenia multiradiata</i>	650	60	0,09
<i>Dorstenia convexa</i>	400	40	0,10 } $\approx 1/10$
<i>Dorstenia embergeri</i>	70	8	0,11
<i>Dorstenia volkensis</i>	170	32	0,19 > 1/10
<i>Dorstenia contrajerva</i>	500	175	0,35 > 1/10

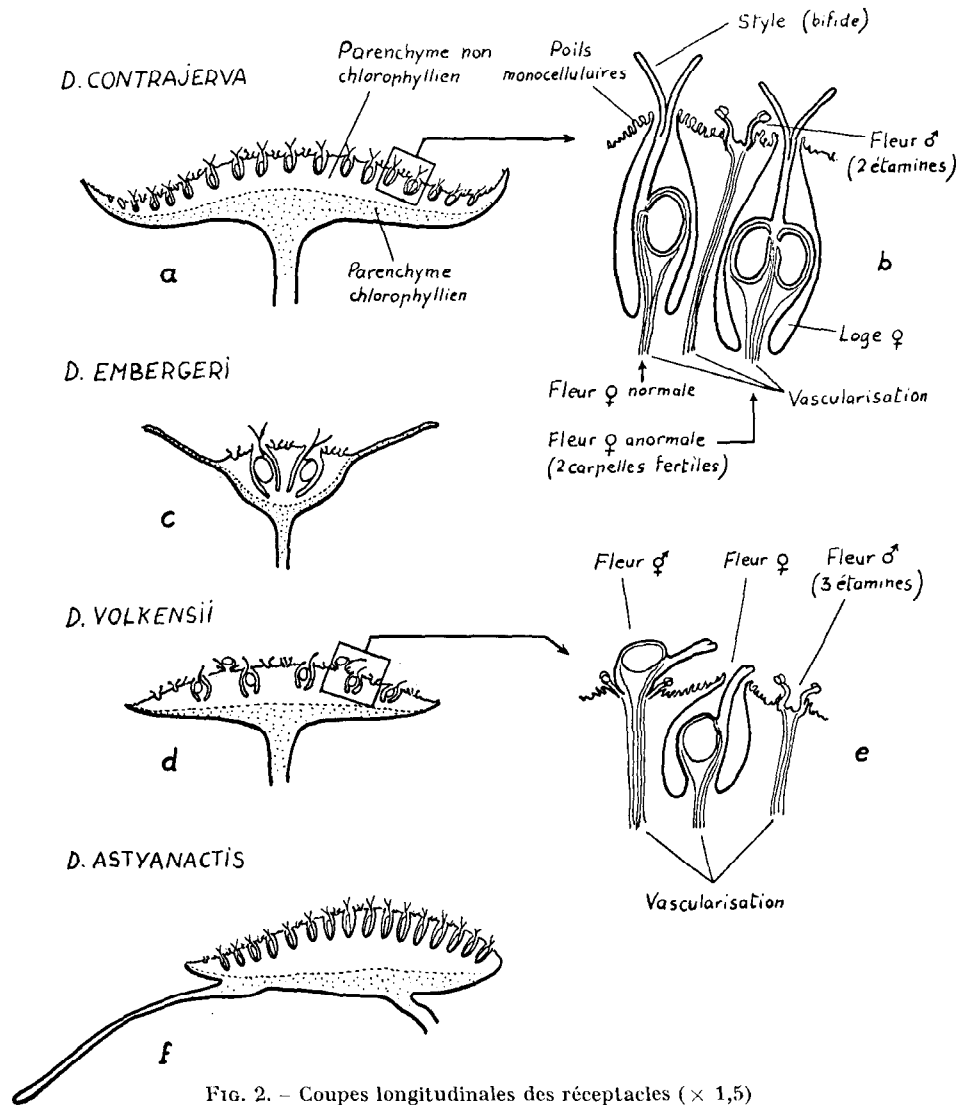


FIG. 2. - Coupes longitudinales des réceptacles (x 1,5)

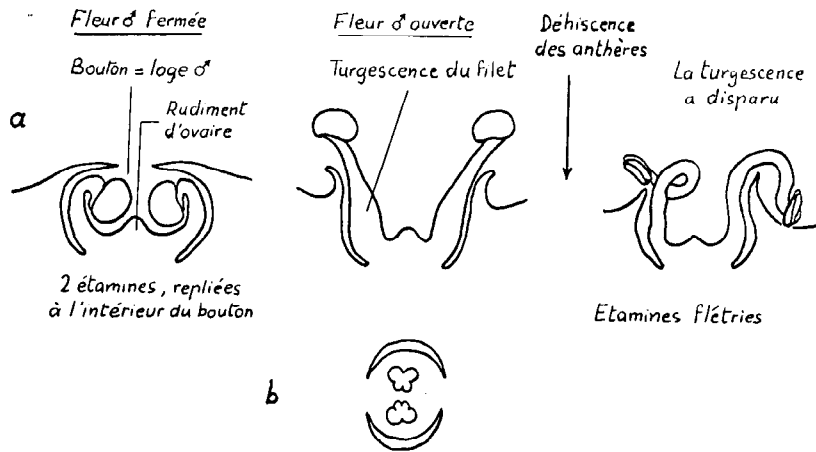


FIG. 3 - Les Fleurs ♂
 a : Schéma de l'ouverture d'une fleur
 b : Diagramme, d'après Eichler

2.2.2. Les fleurs mâles (fig. 3 et pl. I : B).

Les fleurs mâles ne comportent ni calice ni corolle mais seulement 1 à 4 étamines selon les cas, d'après SCHLEUSS (1958). Parmi les espèces considérées ici, nous n'en avons jamais compté plus de 3 :

<i>D. astyanactis</i>	: 1	étamine
<i>D. contrajerva</i>	: 2	»
<i>D. embergeri</i>	: 2-3	»
<i>D. volkensis</i>	: 3	»

Ces étamines, avant leur déhiscence, sont repliées à l'intérieur du bouton ou loge-mâle dont les bords, souvent proéminents et bordés de poils, pourraient être considérés comme un reste de péricarpe (pl. I : B). EICHLER (1875) distingue même deux pièces péricarpales, opposées aux étamines (fig. 3b). Au centre de la loge, entre les étamines, se dresse une petite proéminence considérée généralement comme un rudiment d'ovaire.

À maturité, le filet des étamines devient turgescents et se déroule. Celles-ci émergent et s'écartent au-dessus de la surface du sycone. La déhiscence des anthères ne tarde pas à se produire, après quoi, la turgescence disparaissant, les étamines se flétrissent (fig. 3a).

2.2.3. Les fleurs femelles (fig. 2 et pl. I : A).

Les fleurs femelles sont réduites à un ovaire complètement enfermé dans une loge, elle-même profondément enchâssée dans le parenchyme réceptaculaire. Un unique pore, à l'extrémité supérieure de cette loge, permet au style seul de se dégager et à la pollinisation de s'effectuer (pl. I : A). Celui-ci est nettement bifide, sauf chez *D. volkensis* où les deux stigmates sont peu distincts l'un de l'autre (fig. 2e) : c'est en effet la seule espèce, parmi celles que nous avons étudiées, qui appartienne à la section *Kosaria*.

L'ovaire ne comporte qu'un seul carpelle. L'autre atrophié, se développe dans de rares cas chez *D. contrajerva* (fig. 2b). Il contient un ovule campylotrope.

Le fruit est une drupe qui présente la particularité d'expulser violemment son noyau, entouré d'une partie du mésocarpe et de l'exocarpe, à maturité.

2.2.4. Remarques.

a) Une particularité qui ne semble pas encore avoir été signalée chez le genre *Dorstenia* est la présence relativement fréquente, mais chez *D. volkensii* uniquement, de fleurs hermaphrodites à la surface du réceptacle (fig. 2e). Celles-ci sont analogues aux fleurs mâles mais, en leur centre, l'ébauche d'ovaire s'est développée en un pistil parfaitement normal.

b) D'après nos études sur *D. contrajerva* et *D. embergeri*, nous pouvons conclure à une légère protandrie chez la première espèce, tandis que l'autre serait plutôt protogyne, en confirmation d'ailleurs des observations de G. MANGENOT (1957).

3. MATÉRIEL ET TECHNIQUES UTILISÉS

3.1. Le matériel.

Toutes les espèces citées dans l'introduction ont retenu notre attention, mais particulièrement celles produisant des graines :

D. embergeri Mangenot et *D. contrajerva* L. dont la structure et le développement au niveau de l'appareil reproducteur sont presque identiques pour les deux espèces. C'est pourquoi nous n'avons pas cru bon de les séparer dans l'étude ontogénique de l'ovaire et du fruit, mentionnant toutefois, si nécessaire, les petites différences qui pourraient intervenir, la principale d'entre elles restant la taille plus importante des fruits du *D. embergeri* par rapport à ceux de l'autre espèce.

D. astyanactis Aké-Assi n'a pu malheureusement faire l'objet d'un semblable travail car, depuis sa transplantation en serre, il a cessé de fleurir. Par contre, en ce qui concerne l'éjection des semences, qui a eu lieu précisément au moment de la réception de la plante, nous avons eu la chance de pouvoir la comparer à celle des deux autres espèces.

3.2. Les techniques.

Toutes les coupes ont été faites à une épaisseur variant entre 6 et 8 microns ; après fixation des objets sous vide partiel, au fixateur de NAVACHINE, déshydratation à l'alcool et inclusion dans la paraffine.

Nous avons utilisé deux techniques très classiques de coloration :

a) A l'hématoxyline ferrique, qui fait apparaître la chromatine en noir intense. Dans ce cas, nous avons également passé les coupes dans un bain d'éosine qui teinte le cytoplasme en rose et dans le bleu Alcian pour la coloration des membranes pecto-cellulosiques en bleu ;

b) De FEULGEN : la chromatine est colorée en pourpre par le réactif de SCHIFF ; les membranes apparaissent toujours en bleu, après un rapide passage dans le bleu Alcian. Un bain dans le vert lumière colore en vert les protéines (cytoplasme, nucléoles).

Après coloration et déshydratation, les coupes sont montées dans le baume du Canada.

Pour la mise en évidence des tannins et des lipides, nous avons fixé les objets dans une solution de formol à 10 %, avant de faire des coupes, de 20 à 50 microns, au microtome à congélation.

a) Les tannins sont colorés en rouge vif après un bain de cinq minutes dans une solution à 5 % de vanilline dans l'alcool à 95°, puis un passage dans l'acide chlorhydrique pur ;

b) L'identification des lipides est aisée par un bain dans une solution alcoolique de noir Soudan. Un lavage rapide à l'alcool à 70° est ensuite nécessaire pour ôter l'excès de colorant.

La technique utilisée pour la mise en évidence des tubes polliniques à l'intérieur des styles, préconisée par ESCHRICH (1964) est la suivante : séjour de 24 heures des styles et stigmates dans la soude concentrée, lavage à l'eau pure, puis à l'eau acétique, coloration par un bain de 1 à 2 heures dans le bleu d'aniline acétique, enfin montage dans la glycérine, entre lame et lamelle, et écrasement. Les tubes polliniques apparaissent alors sous forme de filaments bleu.

Enfin, la germination des grains de pollen, en « goutte pendante », a été réalisée dans le milieu synthétique suivant :

Lactose	150	g
Acide borique	0,1	g
Leucine	0,1	g
Proline	0,1	g
Alanine	0,1	g
Biotine	0,001	g
Acide nicotinique	0,001	g
Eau distillée	q.s.p.	1 l.

4. ONTOGENÈSE DE L'OVAIRE ET DE L'OVULE, FÉCONDATION, FORMATION DU FRUIT ET DE LA GRAINE CHEZ *D. CONTRAJERVA* ET *D. EMBERGERI*

4.1. Ebauche de l'ovaire.

Le premier stade que nous avons étudié présente nettement deux carpelles : l'un forme une ébauche d'ovule s'imbriquant à l'intérieur de l'autre qui s'invagine pour former la future paroi de l'ovaire (fig. 5). ECKARDT (1937) distingue, chez *D. psilurus* Welw., une petite protubérance, au-dessus de l'ébauche de l'ovule, qu'il considère comme un témoin de la paroi atrophiée qui séparerait les deux carpelles (fig.6). S'il en est ainsi, l'ovule et la paroi de l'ovaire qui le recouvre appartiendraient au même carpelle, fertile, tandis que l'autre, stérile, serait réduit à un style. Cet argument nous paraît bien fragile et nous préférons rattacher l'ovule au carpelle soi-disant stérile.

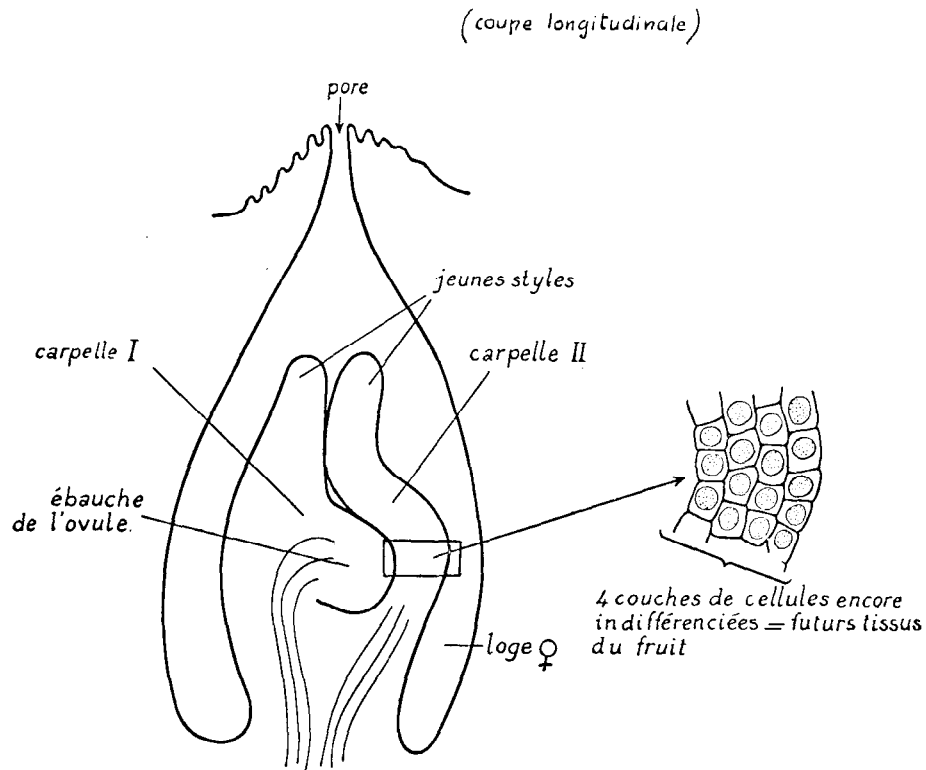


FIG. 5 - Ebauche de l'ovaire (*D. contraerva* et *D. embergeri*)



FIG. 6. - Jeune ébauche d'ovaire (*D. psilurus*), d'après ECKARDT

Les cellules sont encore toutes indifférenciées mais les quatre couches monocellulaires qui formeront les différents tissus devant recouvrir l'ovule sont déjà présentes. Les mitoses abondent.

4.2. Jeune ovaire : ébauche de l'ovule.

Très rapidement, se différencie le nucelle et les deux téguments qui le recouvrent, mais encore incomplètement (fig. 7a).

Les faisceaux vasculaires irriguant chacun des deux carpelles apparaissent. A ce stade, l'axe du futur ovule est perpendiculaire à celui des styles, soudés sauf à leur extrémité.

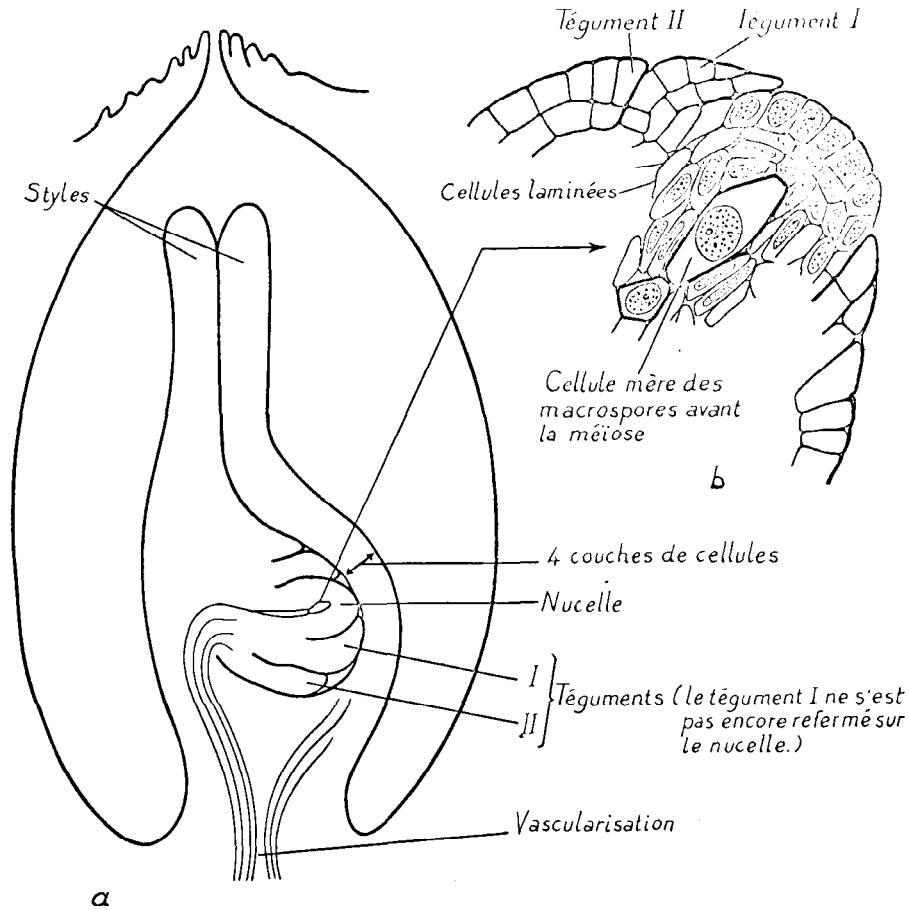


FIG. 7. — Jeune ovaire, ébauche de l'ovule (*D. contrajerva* et *D. embergeri*). Formation des téguments.

Au centre du nucelle, on distingue bien la cellule-mère des macrospores, volumineuse, hexagonale, pourvue d'un gros noyau, terminant une file de cellules individualisées (fig. 7b et pl. I : C). Les cellules adjacentes sont déjà sensiblement laminées, sauf celles de la couche périphérique du nucelle, isodiamétriques, nettement différenciées.

4.3. Jeune ovaire : la méiose.

Au stade suivant (fig. 8 et pl. I : C), les styles s'allongent, la structure de l'ovaire s'affirme et le tégument interne se referme sur le nucelle. Les mitoses sont toujours nombreuses.

La vascularisation est bien visible et l'on voit commencer à se différencier les quatre couches de cellules de la paroi du carpelle qui recouvre le futur ovule :

Futur endocarpe : première couche : grandes cellules dont le noyau présente déjà une tendance à dégénérer ; deuxième couche : petites cellules serrées au noyau relativement gros.

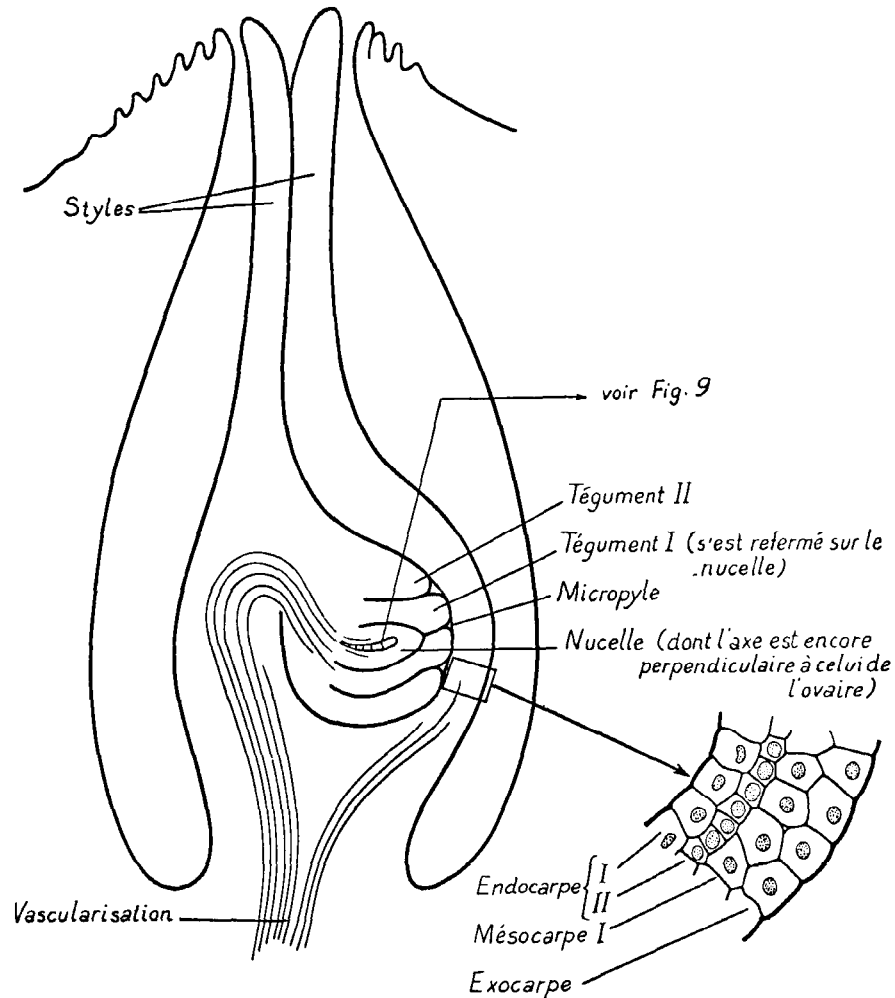


FIG. 8. — Jeune ovaire (*D. contrajerva* et *D. embergeri*). Différenciation des tissus de la paroi. Méiose : formation de la cellule-mère du sac embryonnaire

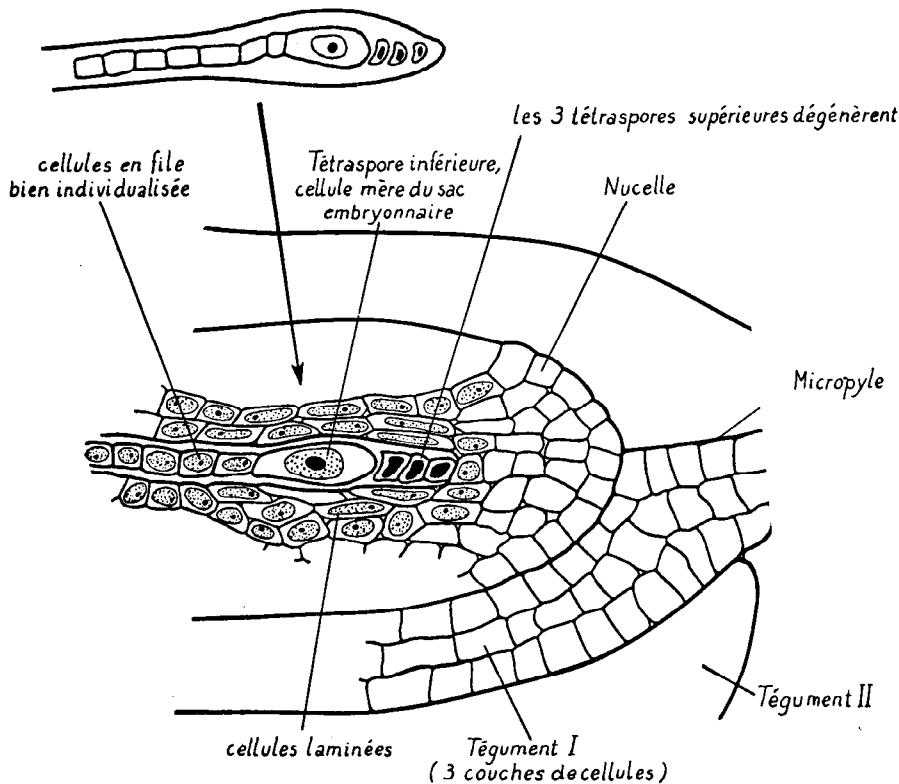
Futurs mésocarpe et exocarpe : deux couches de cellules, grandes, peu différenciées.

C'est le stade correspondant à la méiose : la cellule-mère subit deux divisions : les trois tétraspores supérieures dégèrent rapidement tandis que la tétraspore inférieure grossit et forme la cellule-mère du sac embryonnaire. Le noyau de celle-ci se divisera d'ailleurs rapidement pendant qu'elle continue de s'accroître, écrasant les cellules voisines (fig. 9).

4.4. Jeune ovaire : formation du sac embryonnaire.

Après la méiose, le funicule du jeune ovule qui poursuit sa croissance s'incurve jusqu'à ce que l'axe du nucelle devienne parallèle à celui des styles (fig. 10). L'ovule est alors campylotrope. Contrairement au tégument interne, le tégument externe ne se

Schématiquement :

FIG. 9. — Méiose (*D. contrajerva* et *D. embergeri*). Formation de la cellule-mère du sac embryonnaire

referme jamais complètement sur celui-ci. D'autre part, il est beaucoup plus épais du côté du funicule. Les stigmates, engagés dans le pore de la loge femelle, émergent à la surface du sycone.

L'activité mitotique est encore importante à l'intérieur du nucelle.

Pendant ce temps, le noyau de la cellule-mère du sac subit trois divisions, jusqu'à l'apparition du sac embryonnaire classique, monosporé, à huit noyaux (type *Polygonum*) ; ces divisions s'effectuant très rapidement, nous n'avons pu observer qu'un stade à deux noyaux (fig. 10 et pl. I : D et E) et un jeune stade à huit noyaux, ceux-ci n'étant pas encore tous en place (fig. 12a).

4.5. Ovaire avec ovule avant la fécondation.

L'ovule est alors formé, prêt à être fécondé (fig. 11 et pl. I : F et G). Les deux stigmates s'épanouissent largement au-dessus de la surface du réceptacle, en s'écartant l'un de l'autre.

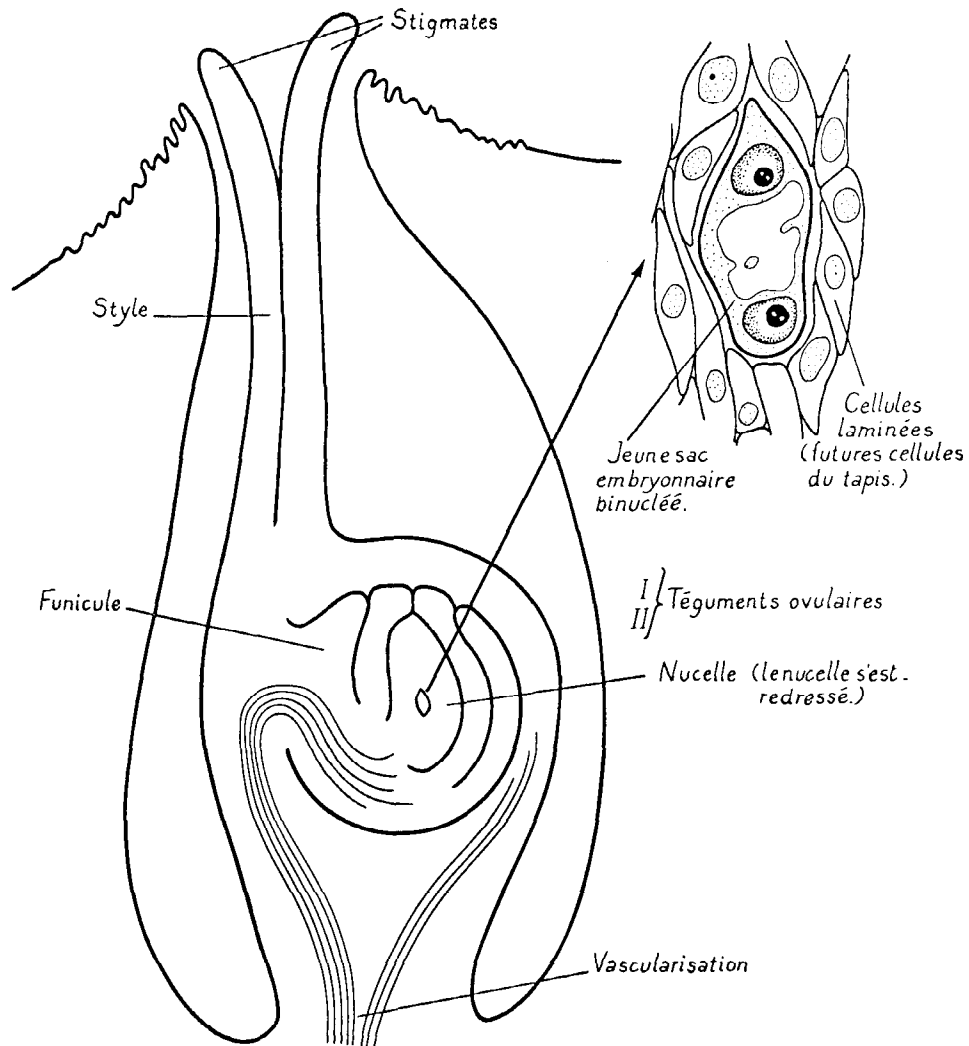


FIG. 10. - Ovaire avec ovule campylotrope et jeune sac embryonnaire binucléé (*D. contrajerva* et *D. embergeri*)

A. Coupe longitudinale d'une inflorescence (*D. contrajerva*)

1. Fleurs mâles ; 2. Fleurs femelles.

B. Fleur mâle, au moment de la méiose (*D. embergeri*)

1. Etamine ; 2. Loge mâle ; 3. Péricarpe.

C. Cellule mère des macrospores (*D. contrajerva*)

D. et E. Jeune ovaire (*D. contrajerva*)

1. Tégument I ; 2. Tégument II ; 3. Nucelle ; 4. Vascularisation ; 5. Paroi du carpelle ; 6. Jeune sac embryonnaire binucléé

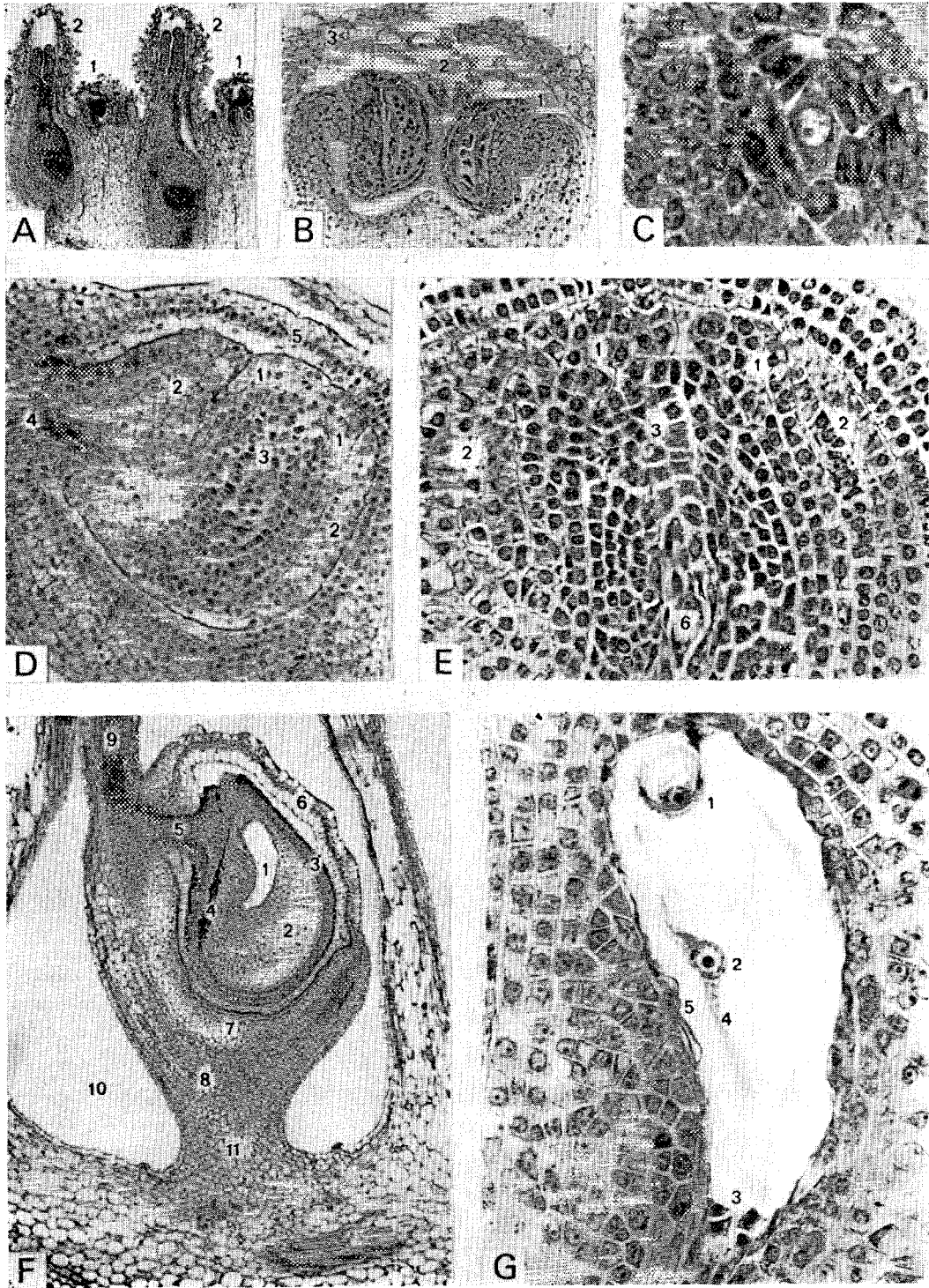
F. Coupe longitudinale de l'ovaire (*D. contrajerva*)

1. Sac embryonnaire ; 2. Nucelle ; 3. Téguments ; 4. Zone riche en tannins ; 5. Funicule ; 6. Paroi du carpelle (endocarpe, mésocarpe I, exocarpe) ; 7. Mésocarpe I ; 8. Mésocarpe II ; 9. Style ; 10. Loge femelle ; 11. Pédicelle

G. Sac embryonnaire avant la fécondation (*D. contrajerva*)

1. Oosphère ; 2. Noyau secondaire de l'albumen (2n) ; 3. Antipodes ; 4. Cytoplasme ; 5. Cellules laminées du tapis

PLANCHE I



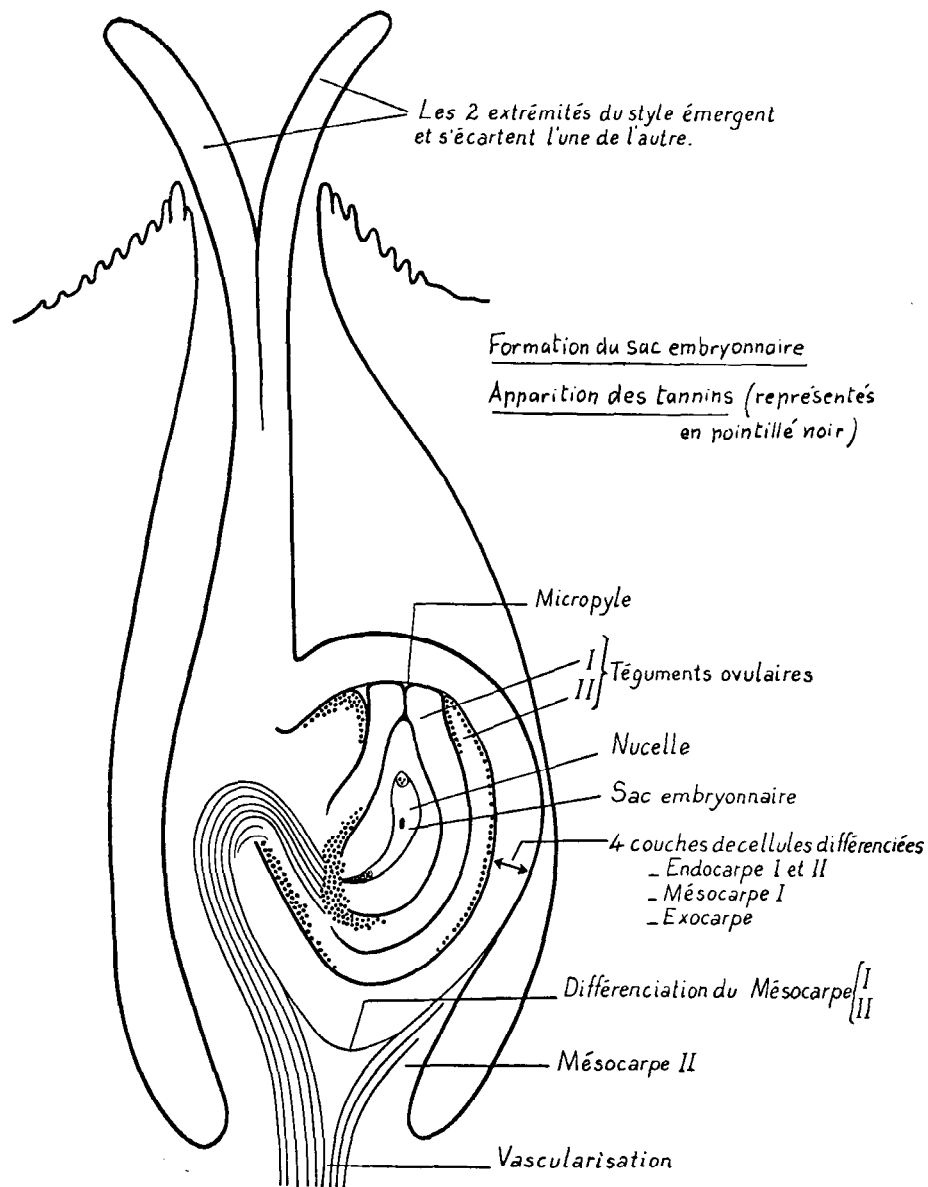


FIG. 11. — Ovaire et ovule avant fécondation (*D. contrajerva* et *D. embergeri*)

Plusieurs phénomènes concomitants à la formation du sac embryonnaire interviennent alors :

a) Le plus spectaculaire est l'apparition brutale de tannins dans certaines cellules des deux téguments ovulaires (déjà différenciés et mis en place depuis longtemps), en des régions bien précises :

Tégument interne : région adjacente au nucelle vers la base du sac embryonnaire, particulièrement dans la couche la plus interne.

Tégument externe : dans la couche périphérique uniquement et surtout vers la zone micropylaire d'une part, et dans la région chalazienne d'autre part.

Le tégument interne (tégument I) comporte presque toujours trois couches de cellules, allongées, très aplaties et larges, tandis que le tégument externe (tégument II) présente trois ou, plus souvent, quatre couches (la plus externe bien différenciée, chargée de tannins), dont les cellules sont nettement plus épaisses et moins régulières, chez *D. embergeri*; dans le cas du *D. contrajerva*, les deux couches médianes sont formées de cellules parallélogrammiques, sensiblement isodiamétriques, celles de la couche interne étant plus étroites que larges et bien régulières.

Ces tannins se présentent sous forme de globules arrondis, serrés, soit petits et sphériques, soit volumineux et irréguliers, occupant alors parfois presque tout le volume de la cellule. Ils sont très fortement réfringents en contraste de phase et la réaction d'identification par la vanilline chlorhydrique est nettement positive.

Les téguments et le sommet du nucelle sont également chargés de lipides mais ils sont peu abondants et leur répartition est diffuse.

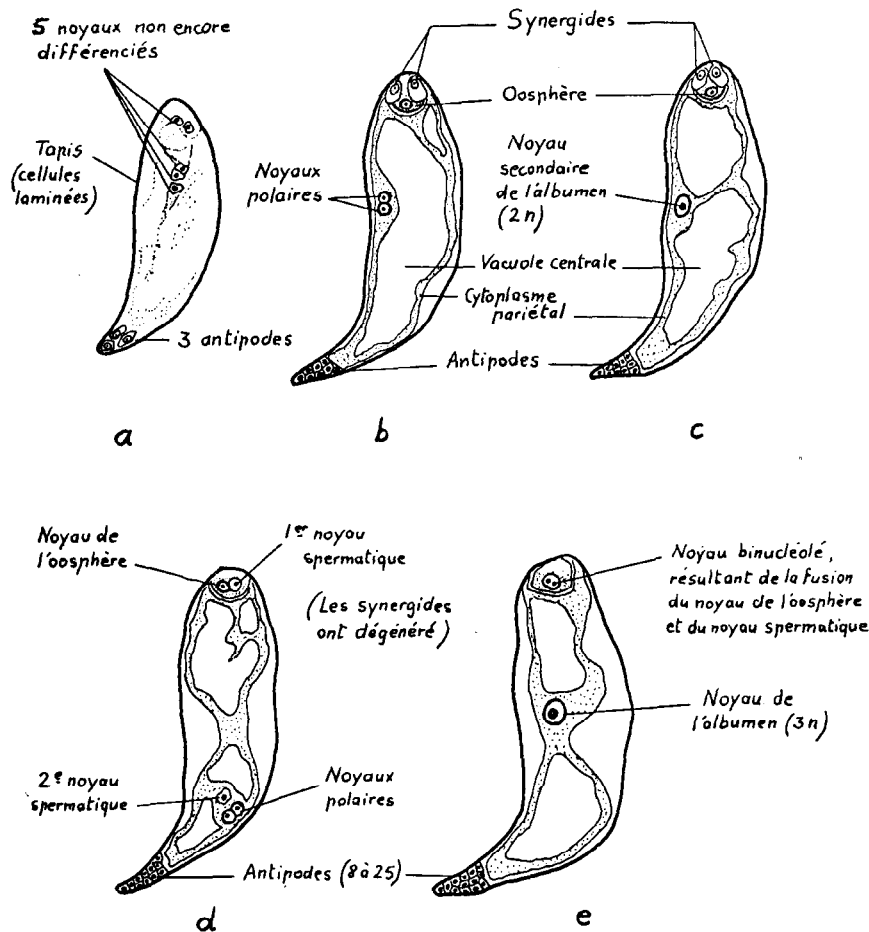
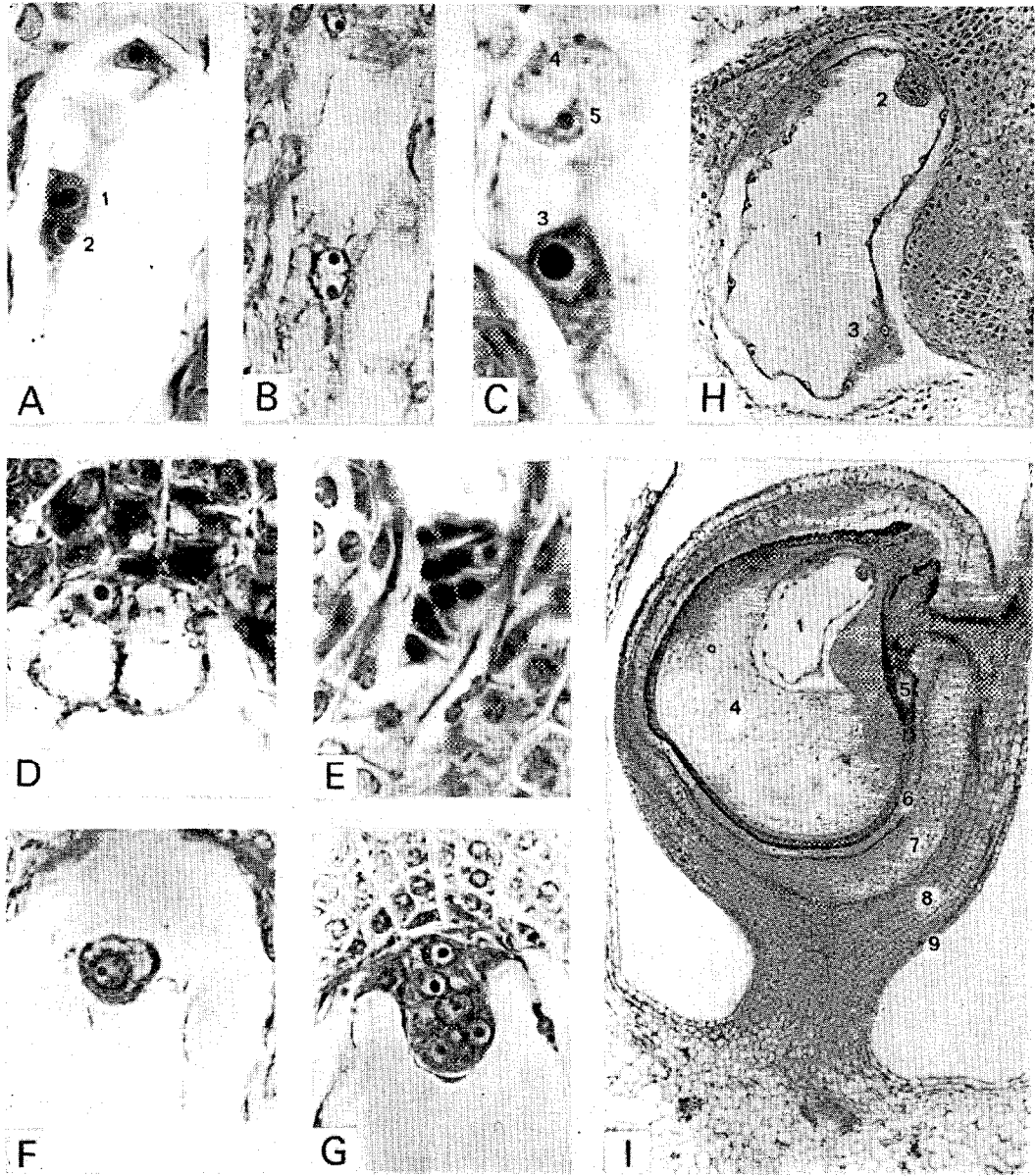


FIG. 12 – Développement du sac embryonnaire chez *D. contrajerva* et *D. embergeri* : a : formation du sac ; b et c : sac avant fécondation ; d : fécondation ; e : sac après fécondation

PLANCHE II



A, B et C. Sac embryonnaire avant la fécondation (A et C : *D. contrajerva* ; B : *D. embergeri*)
 Fusion des deux noyaux polaires (1 et 2) et formation d'un noyau secondaire de l'albumen, à $2n$ chromosomes (3) ;
 4. Noyaux des synergides ; 5. Noyau de l'oosphère
 D et E. Sac embryonnaire avant la fécondation (*D. contrajerva*)
 D. Synergides (1 seul noyau visible) ; E. Antipodes
 F et G. Sac embryonnaire après la fécondation (*D. contrajerva*)
 F. Cellule-mère de l'embryon (le noyau de l'oosphère et le noyau spermatique ont fusionné mais pas encore leurs nucléoles) ; G. Début du développement de l'embryon
 H et I. Jeune fruit, en coupe longitudinale (*D. contrajerva*)
 1. Sac embryonnaire ; 2. Jeune embryon ; 3. Albumen coenocytique ; 4. Nucelle ; 5. Téguments (les tannins apparaissent en noir) ; 6. Endocarpe (I et II) ; 7. Mésocarpe I ; 8. Mésocarpe II ; 9. Exocarpe

b) Les quatre couches de cellules formant la paroi de l'ovaire poursuivent leur différenciation (endocarpe I et II, mésocarpe, exocarpe). De plus, il apparaît une différenciation à l'intérieur même du mésocarpe ; les deux faisceaux vasculaires constituent, sur la coupe longitudinale, la limite entre ces deux tissus : celui entourant l'ovule sera disséminé avec la graine, tandis que l'autre (partie basale et styles) restera en place après l'éjection du fruit (pl. I : F).

Au centre du nucelle, vers l'extrémité micropylaire, se trouve le sac embryonnaire, en forme de virgule (fig. 12b).

Au sommet, large et arrondi, on distingue l'oosphère, sphérique, dont le noyau pourvu d'un gros nucléole occupe la partie inférieure (pl. I : G). Celle-ci est flanquée de deux synergides allongées, aux noyaux petits, souvent peu visibles, identiques à ceux des cellules du nucelle et, contrairement à celui de l'oosphère, situés toujours dans la région supérieure, contre la paroi du sac (pl. II : D).

Deux gros noyaux polaires, accolés, se trouvent dans la partie médiane du sac ou, plus fréquemment, dans son tiers supérieur (pl. II : A). Ceux-ci vont rapidement fusionner pour former un volumineux noyau secondaire, diploïde (pl. II : B et C).

La base du sac, effilée et pointue, s'incurve vers le funicule et atteint la zone des cellules à tannins. On n'y observe rarement que trois antipodes, celles-ci se multipliant extrêmement vite, dès le début, pour atteindre leur nombre maximum (8 à 25 suivant les cas) à la fécondation. Ce sont de petites cellules, serrées les unes contre les autres, au noyau relativement gros et fortement pigmenté par l'hématoxyline (pl. II : E). Selon MODILEWSKI (1908), elles joueraient un rôle de nutrition et c'est l'albumen qui prendrait ensuite le relais.

La paroi du sac, ou tapis, est formée des cellules laminées du nucelle.

Dans de rares cas, il existe des sacs embryonnaires anormaux, la partie médiane étant cloisonnée transversalement par une double paroi isolant deux sacs identiques. Chacun d'eux comprend parfois oosphère, synergides et un noyau polaire, mais, la plupart du temps, leur structure est aberrante et l'on trouve des noyaux surnuméraires non identifiables.

4.6. La fécondation.

La fécondation, bien que nous ne l'ayons jamais observée, ne peut être que chalogamme, étant donnée la structure de l'ovule dont le micropyle fermé permet difficilement d'imaginer la pénétration d'un tube pollinique par cette voie. C'est d'ailleurs toujours le cas des autres *Dorstenia* et, plus généralement, de la plupart des *Moracées* dont on connaît le type de fécondation.

Il est extrêmement rare d'observer ce stade car les noyaux mâles doivent fusionner rapidement, l'un avec l'oosphère, l'autre avec le noyau résultant de l'union des deux noyaux polaires. Dans de rares cas, la fécondation a lieu avant cette union et l'on voit alors trois noyaux accolés : deux noyaux polaires et un noyau spermatique (fig. 12d). Nous avons remarqué des oosphères au noyau binucléolé, témoignage d'une fusion récente avec un noyau mâle (pl. II : F et fig. 12e).

A ce moment, les deux synergides ont déjà dégénéré alors que les antipodes sont toujours bien visibles mais ne se multiplient plus. Le noyau triploïde de l'albumen devient énorme et occupe parfois toute la largeur du sac embryonnaire (fig. 13a).

Cette situation reste stable quelque temps puis, très brutalement, le noyau de l'albumen se divise de nombreuses fois (fig. 13b). Ce n'est que lorsqu'il a formé dix à vingt noyaux secondaires que l'oosphère commence à se diviser à son tour (pl. II : G).

A partir de cet instant, la croissance de l'embryon et surtout de l'albumen, qui reste longtemps coenocytique, est très rapide. Nous avons compté, pour un stade correspondant à un embryon à 30 cellules, environ 300 noyaux dans l'albumen. Ceux-ci, localisés dans le cytoplasme pariétal du sac embryonnaire dont la partie centrale est occupée par une grosse vacuole, présentent un gros nucléole noir et très net en contraste de phase. Ces figures sont généralement spectaculaires chez les deux espèces étudiées (fig. 13c et pl. II : H et I).

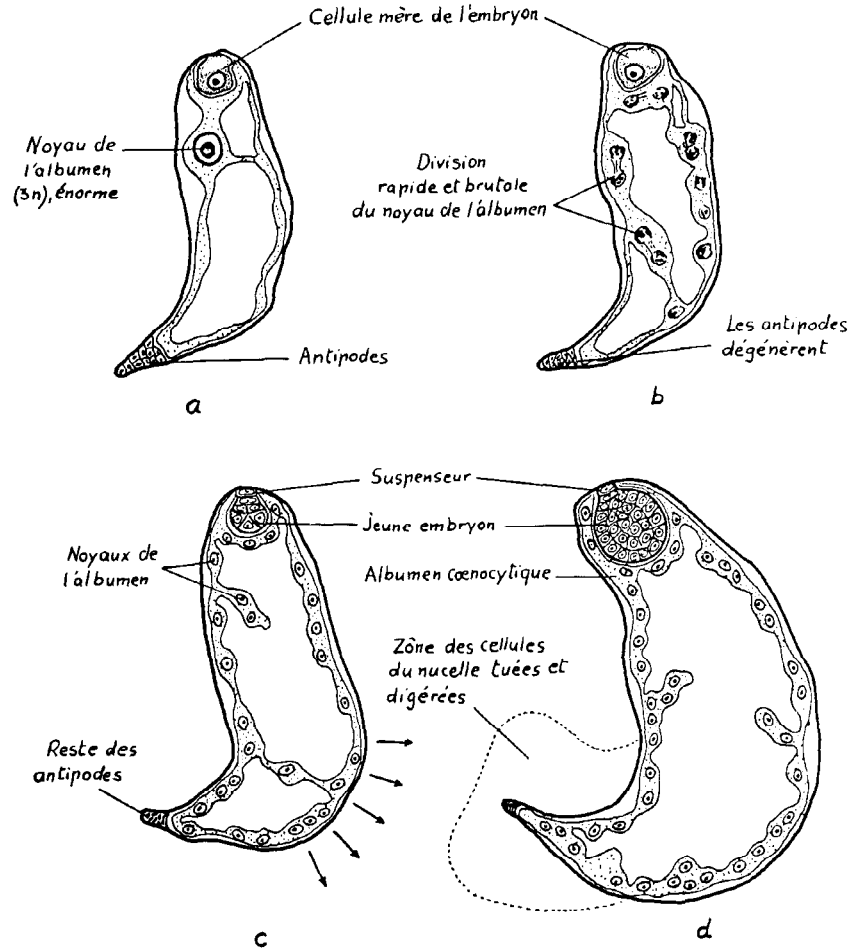


FIG. 13. — Développement du sac embryonnaire chez *D. contrajerva* et *D. embergeri* (suite) : a : sac après fécondation ; b : division de l'albumen ; c et d : division de l'embryon, croissance de l'albumen

La taille du sac augmente corrélativement mais la distance qui sépare la base du sommet reste constante : c'est donc sa courbure qui s'accroît. Finalement, il se forme une sorte d'haustorium qui repousse peu à peu le nucelle. Les antipodes dégénèrent, mais nous n'avons jamais vu le gros noyau que MODILEWSKI remarquait ensuite, à leur place.

L'embryon atteint une cinquantaine de cellules. Il est toujours sphérique, son suspenseur, court, ne comporte pas plus de deux ou trois cellules, la région du nucelle

qui se trouve à la base du sac embryonnaire est progressivement tuée et digérée par celui-ci ; la limite entre la partie vivante et la partie morte reste très nette, les éléments cellulaires de celle-ci étant profondément altérés (fig. 13d et pl. III : B).

4.7. Après la fécondation : développement du fruit et de la graine.

Le jeune fruit poursuivant sa croissance, la courbure du nucelle et du sac embryonnaire s'accroît encore. De ce fait, le micropyle se trouve déjeté vers le style qui commence à se flétrir (fig. 14, 15 et pl. II : H et I).

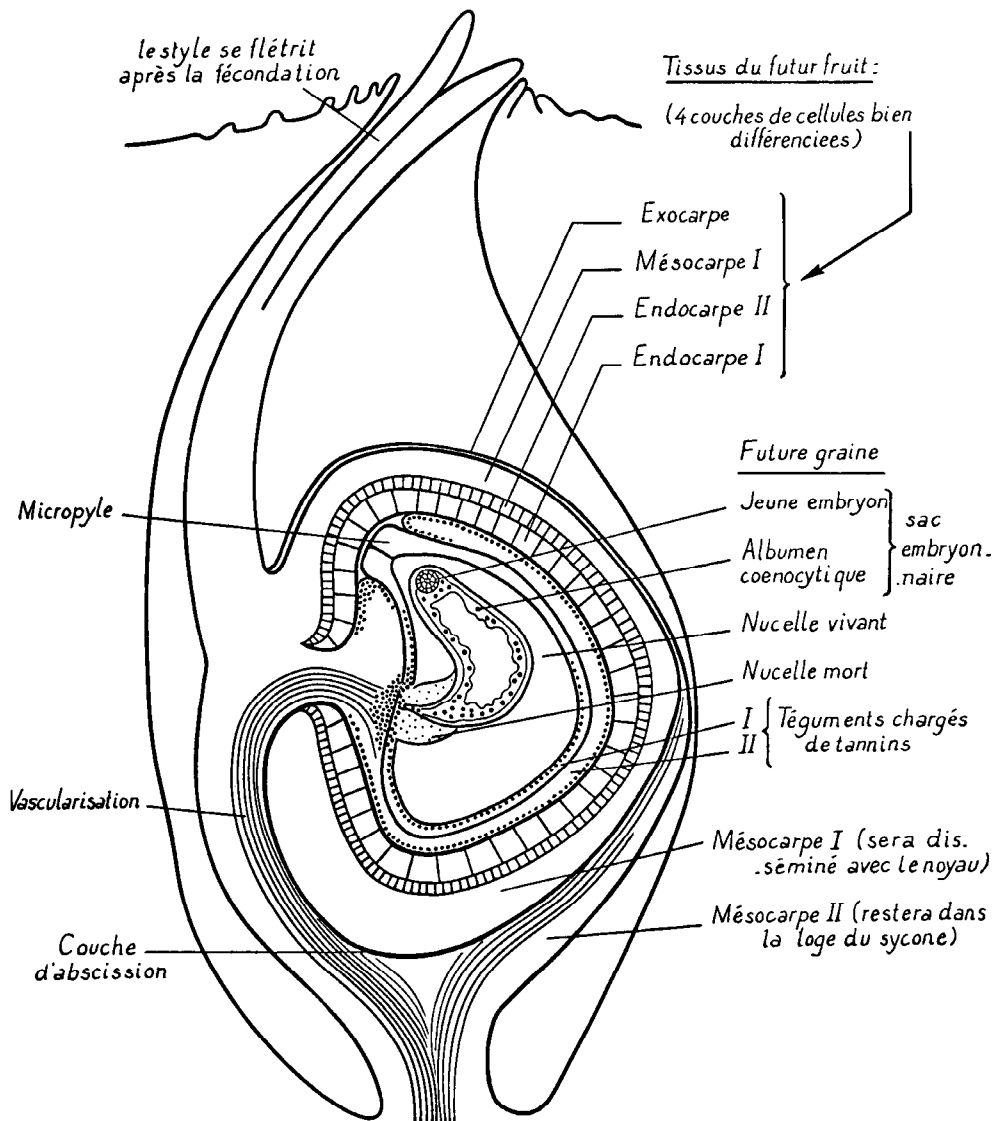


FIG. 14. – Ovule après fécondation (*D. contrajerva* et *D. embergeri*) – coupe longitudinale A

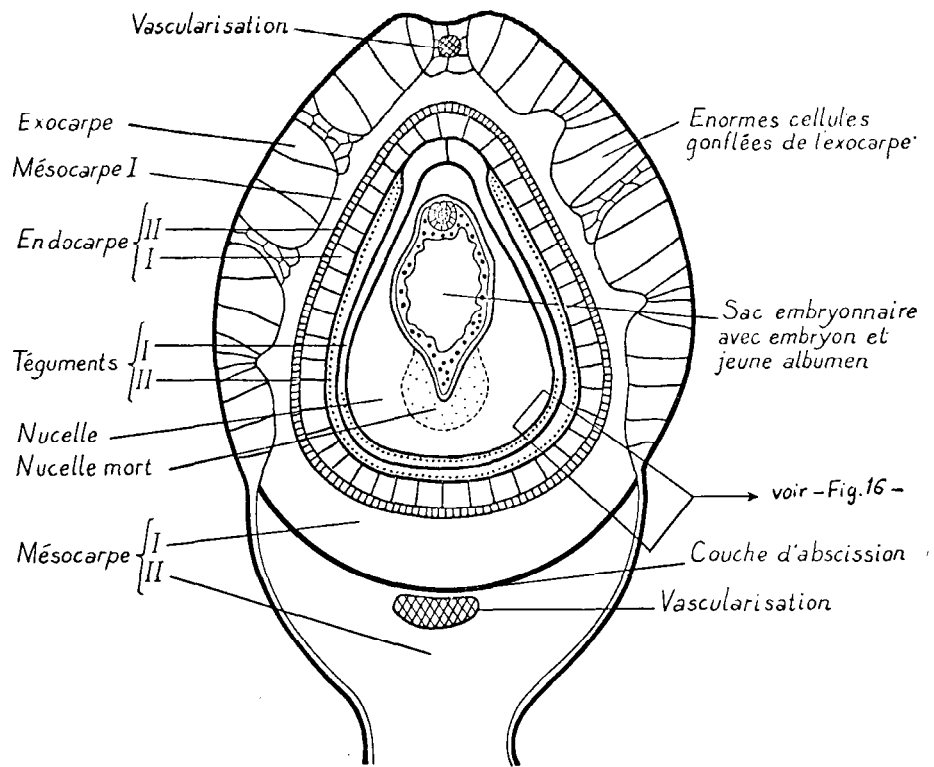


FIG. 15. – Ovule après fécondation (*D. contrajerva* et *D. embergeri*) – coupe longitudinale B, perpendiculaire à A. Croissance de l'embryon et de l'albumen cœnocytaire

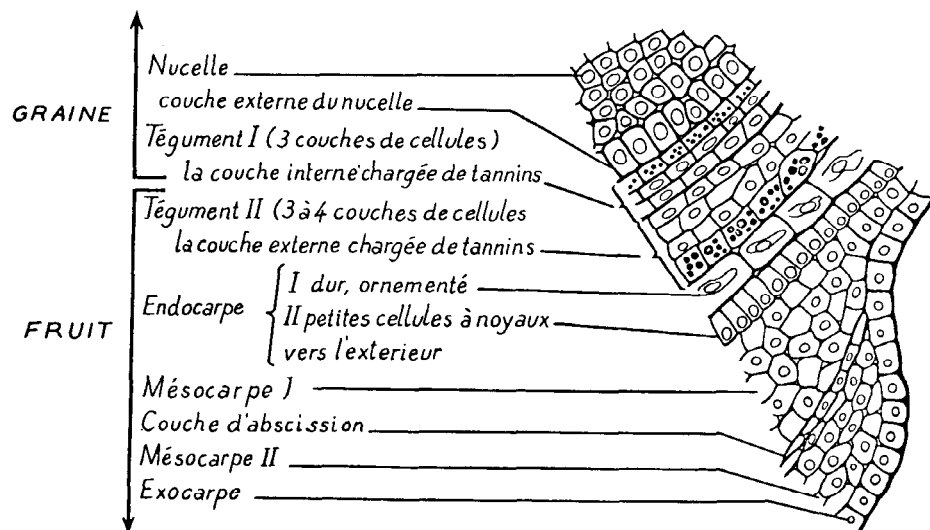


FIG. 16. – Détail des différents tissus de la future graine et du jeune fruit (voir fig. 15)

Les divers tissus du fruit sont maintenant parfaitement différenciés. Bien entendu, celui-ci se trouvant toujours à l'obscurité, aucun d'eux n'est chlorophyllien. De l'extérieur vers l'intérieur, on distingue successivement (fig. 15, 16 et pl. III : B et C) :

a) L'exocarpe, formé d'une seule couche de cellules banales, mais par endroits énormes et turgescents (fig. 15, 22 et pl. III : A).

b) Le mésocarpe II, ou partie du mésocarpe restant en place après l'éjection de la drupe. Charnu, blanc, il se présente sous la forme d'une pince enserrant celle-ci. Les cellules sont également banales, au noyau relativement petit, comme celles d'ailleurs du mésocarpe I.

c) Le mésocarpe I (partie disséminée avec le noyau), comprend plusieurs couches de cellules lorsqu'il est contigu au mésocarpe II (région inférieure du fruit), une seule couche lorsqu'il est directement contigu à l'exocarpe (région supérieure du fruit). Cette couche est dénommée par SCHLEUSS (1958), sur *D. argentea*, couche à cristaux d'oxalate. Or, chez les deux espèces étudiées ici, nous n'avons jamais pu mettre ceux-ci en évidence par l'observation en lumière polarisée où seules apparaissent alors, sur le fond noir, les cellules de l'endocarpe I dont la paroi particulièrement épaisse polarise différemment la lumière.

d) Entre ces deux tissus, il apparaît une couche d'abscission formée de cellules très aplaties qui vont peu à peu se déchirer à partir de la zone basale (pl. III : B).

e) L'endocarpe II, dont les cellules petites, étroites et serrées (une seule couche) ont leur noyau toujours situé vers l'extrémité adjacente au mésocarpe.

f) L'endocarpe I, dur et orné, composé d'une couche de grandes cellules hexagonales, larges, au noyau dégénéré et dont les parois sont considérablement épaissies. Celles-ci, sur les faces latérales, sont ondulées et forment une série de crêtes s'emboîtant dans celles de la cellule voisine, un peu à la manière des os du crâne. L'observation de ce tissu induré, au microscope, révèle une géométrie d'une incomparable beauté (fig. 20 et pl. III : D).

Les deux téguments séminaux, en particulier celui situé vers l'intérieur, sont peu à peu laminés. Ils conserveront tout le temps leurs tannins.

Le nucelle régresse également devant l'albumen qui, très vite, se cloisonne entièrement après que les noyaux, situés à la périphérie du sac pendant la phase coenocytique, se soient répartis régulièrement pour occuper tout le volume de celui-ci (pl. III : A).

L'embryon, dont la croissance était jusqu'alors omnidirectionnelle, présente maintenant deux cotylédons dans sa partie inférieure et commence à se courber dans le même sens que le nucelle (fig. 17).

4.8. Fruit et graine à maturité.

Le stade final est celui où le fruit a atteint sa maturité (fig. 18). Il occupe alors toute la loge ; le style flétri n'émerge plus. Entre les deux « bras » de la « pince », à la base de celle-ci, la couche d'abscission séparant les mésocarpes I et II commence à se déchirer. Plus aucun tissu ne se différencie.

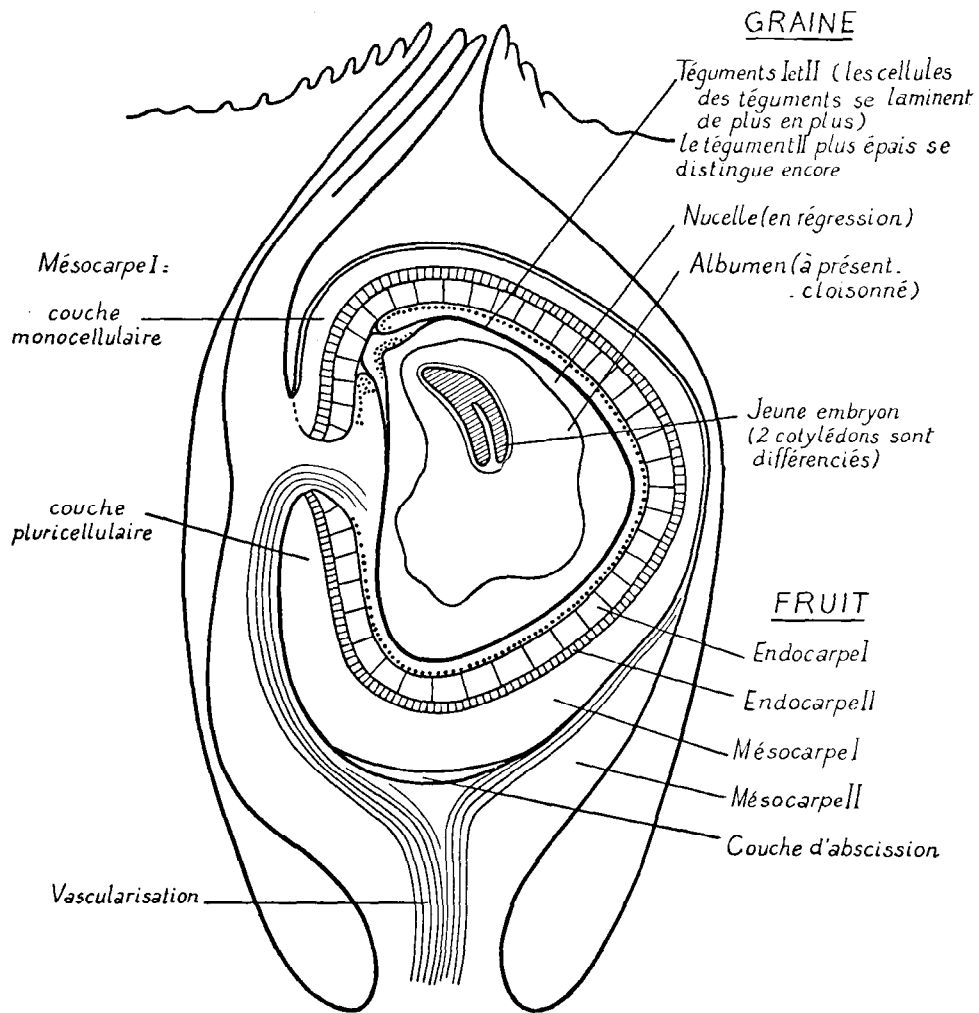
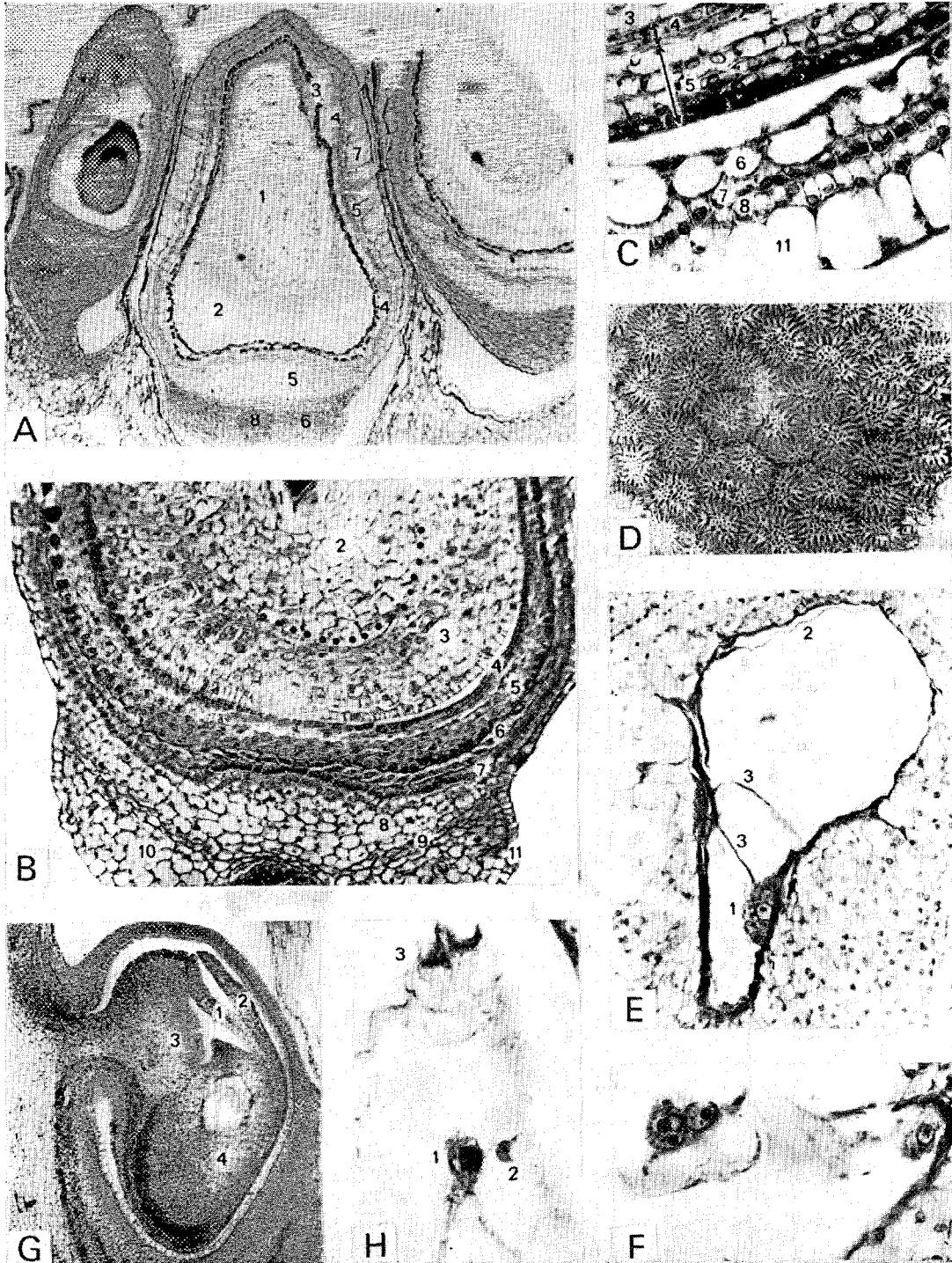


FIG. 17. - Jeune fruit (*D. contrajerva* et *D. embergeri*). Développement de l'embryon, cloisonnement de l'albumen

- A. Jeune fruit (*D. contrajerva*) : coupe longitudinale perpendiculaire à celle de la planche II, II et I
 1. Albumen, à présent cloisonné ; 2. Nucelle ; 3. Téguments ; 4. Endocarpe ; 5. Mésocarpe I ; 6. Mésocarpe II ;
 7. Grandes cellules de l'exocarpe ; 8. Vascularisation
- B. et C. Les différents tissus de la graine et du fruit : B. Coupe longitudinale de la base du fruit (*D. contrajerva*) ;
 C. Détail des téguments et de la paroi (*D. embergeri*)
1. Sac embryonnaire ; 2. Cellules du nucelle mortes ; 3. Cellules du nucelle vivantes ; 4. Tégument I (les tannins
 apparaissent en noir) ; 5. Tégument II ; 6. Endocarpe I ; 7. Endocarpe II ; 8. Mésocarpe I ; 9. Couche d'abscission ;
 10. Mésocarpe II ; 11. Exocarpe
- D. Aspect des cellules de l'endocarpe I, à maturité (*D. contrajerva*)
- E et F. Sac embryonnaire à structure anormale
- E. *D. convexa* : 1. Prolifération cellulaire, à la base ; 2. Dédoublément du tapis ; 3. Cloisonnement de la région basale
- F. *D. volkensii* : présence de gros noyaux accolés, dans la région médiane
- G. Type tégumentaire *Dorstenia turneraefolia* (*D. multiradiata*)
 1. Tégument I ; 2. Tégument II ; 3. « Bourrelet » ; 4. Nucelle
- H. Figure de fécondation, chez *D. convexa*
 1. Noyau secondaire de l'albumen ; 2. Noyau spermatique ; 3. Reste des synergides

PLANCHE III



A l'intérieur du noyau, l'embryon occupe presque toute la place disponible ; courbé suivant la forme que lui impose l'endocarpe rigide, il ne laisse à l'albumen qu'une position centrale. Ces images apportent un argument supplémentaire à la thèse d'EMBERGER (1960) qui considère les *Centrospermales* comme vraisemblablement issues des *Urticales*.

Le nucelle a complètement disparu et les deux téguments, laminés et très minces, ne se distinguent plus l'un de l'autre.

Le mécanisme d'éjection va bientôt entrer en jeu.

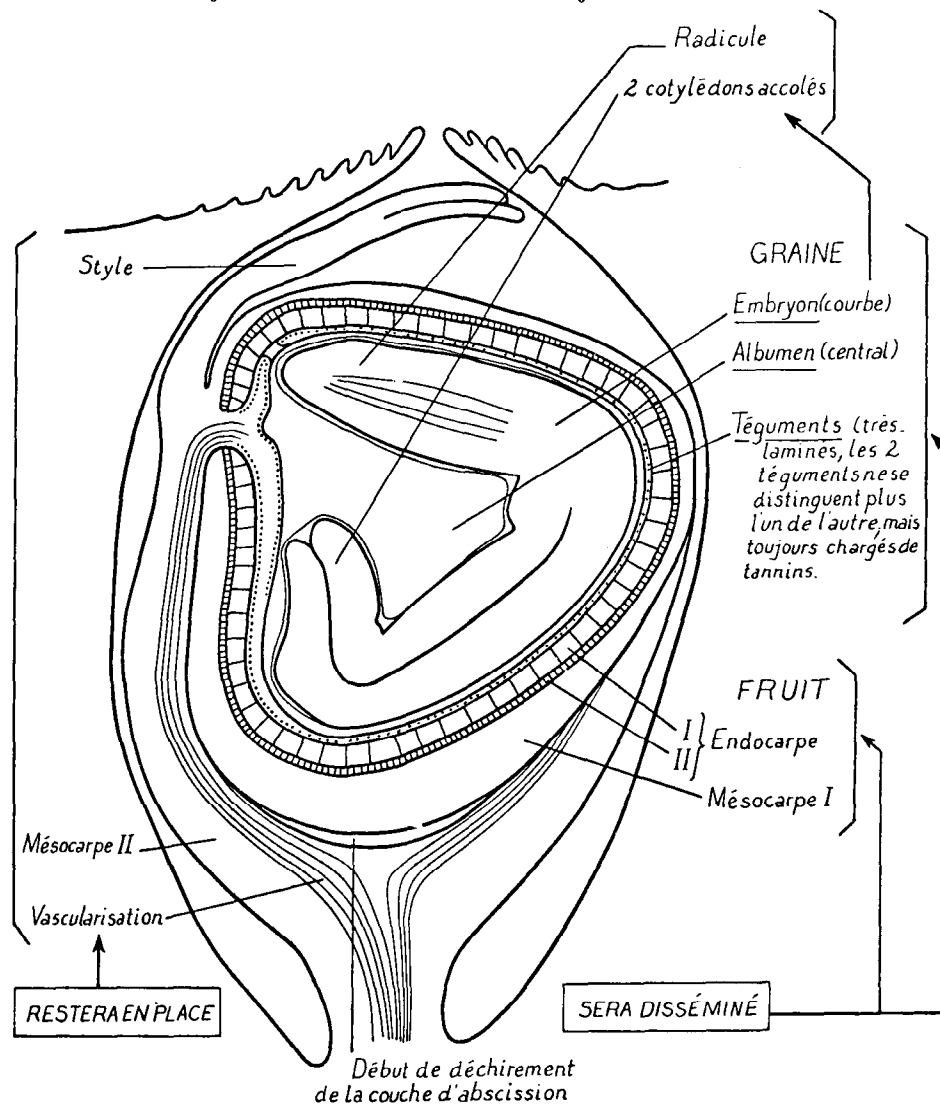


FIG. 18. – Fruit à maturité (*D. contrajerva* et *D. embergeri*)

5. PARTHÉNOGÈNE OU SEXUALITÉ ?

Pourquoi les deux espèces dont nous venons de décrire la formation et le développement des fruits sont-elles les seules, dans les serres, à former des graines ?

Nous avons vu, dans le chapitre consacré à l'histoire, que, depuis les expériences de MODILEWSKI (1908) sur *D. contrajerva*, tous les auteurs, SCHLEUSS (1958) en particulier, considèrent cette espèce, ainsi que les autres appartenant au même groupe tégumentaire (type « *contrajerva* », fleurs fertiles) comme apomictiques.

5.1. Nos expériences et leurs résultats contradictoires.

1. A notre tour, nous avons refait plusieurs fois l'expérience de castration des fleurs femelles sur *D. contrajerva* et *D. embergeri* mais jamais nous n'avons obtenu de graines à partir des fleurs mutilées. Celles-ci, fixées, coupées et colorées après une période post-opératoire variant de 15 à 35 jours n'ont pas révélé d'embryon mais, au contraire, un sac embryonnaire toujours parfaitement normal avec une oosphère et un noyau diploïde de l'albumen, les synergides et les antipodes ayant dégénéré antérieurement. Il est manifeste que la fécondation n'a pas eu lieu et qu'il n'y a pas eu non plus de développement apomictique. A partir du 30^e jour après la castration, ces structures dégèrent à leur tour et l'on n'observe plus, à la place du nucelle et du sac embryonnaire, qu'un amas de cellules mortifiées, méconnaissables, où persistent par endroits de petits îlots de cellules vivantes.

2. Une objection peut être faite à ce genre d'expérience : le traumatisme provoqué par l'ablation du style pourrait entraver le développement normal de l'embryon (ce qui semble fort peu probable lorsque l'on a vu les sacs embryonnaires « en bonne santé » des ovaires mutilés). Il a suffi, pour pallier à cet inconvénient, de remplacer la castration par un isolement complet de chacun des styles. Ceci est très facile à réaliser en enduisant la face supérieure du réceptacle, avant la déhiscence des étamines, d'une épaisse couche de vaseline qui supprime tout risque de pollinisation. Or, les résultats furent les mêmes que pour les fleurs castrées.

3. Si ces deux expériences démontrent que la présence des grains de pollen est bien nécessaire à la formation d'un embryon, elles ne prouvent pas qu'il y ait bien pénétration des noyaux spermatiques dans le sac embryonnaire et fécondation effective. Nous avons donc traité un certain nombre de styles par la méthode de coloration et d'écrasement décrite dans le paragraphe 3, ce qui a confirmé la présence de tubes polliniques à l'intérieur de ceux-ci.

4. Enfin, l'observation de noyaux d'oosphères à deux nucléoles (pl. II : F), la présence — une seule fois observée à vrai dire — de deux noyaux surnuméraires, nettement différents de ceux des synergides alors dégénérées, l'un accolé aux deux noyaux polaires, l'autre voisin de l'oosphère, ne laissent plus de doute sur l'existence d'une véritable fécondation.

S'il en est ainsi, pourquoi les autres espèces qui poussent dans les serres sont-elles stériles ?

5.2. Comparaison avec les autres *Dorstenia*. Brèves remarques sur la structure de leurs sacs embryonnaires.

Nous avons pensé d'abord qu'il pouvait s'agir d'une non-viabilité du pollen. L'existence de grains de pollen sur les stigmates des quatre espèces stériles étudiées ainsi que leur germination dans un milieu synthétique (voir par. 3), en présence de stigmates coupés, nous a prouvé le contraire.

D'autre part, chez aucune de ces quatre espèces, les coupes n'ont révélé d'embryon :

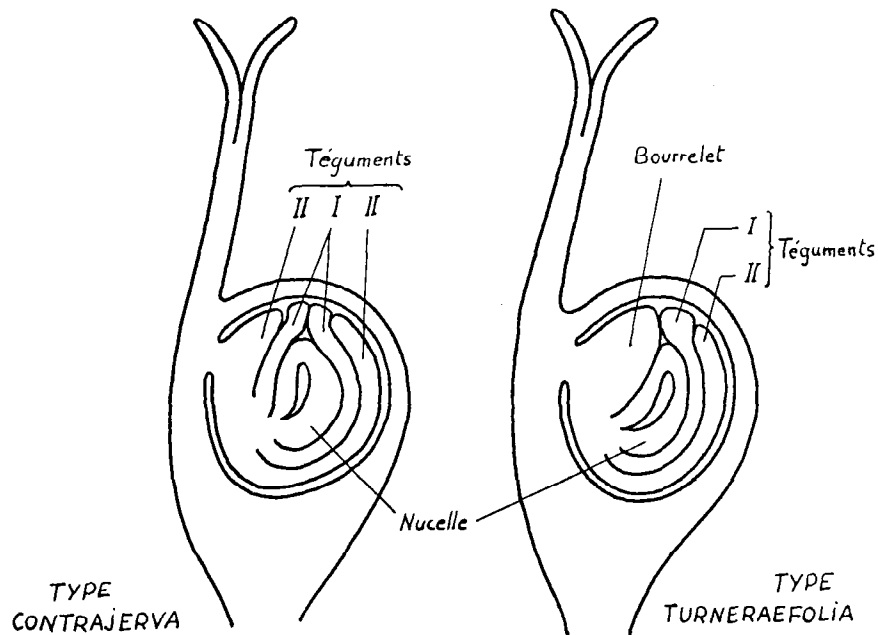


FIG. 19. - Les deux types tégumentaires

a) Les sacs embryonnaires de *D. convexa* comportent généralement oosphère, synergides, noyaux polaires et antipodes, mais la plupart du temps ils présentent, en outre, des structures bizarres : noyaux surnuméraires, dédoublement de la paroi isolant des sacs secondaires multinucléés, très aplatis, cloisonnement fréquent de la base du sac où, après dégénérescence des antipodes (3 à 20 cellules), se développent presque toujours des amas globulaires de cellules qui prolifèrent, semble-t-il, à partir d'une ou plusieurs cellules du tapis (pl. III : E). Dans deux cas, nous avons remarqué un noyau spermatique dans le voisinage immédiat du noyau de l'albumen (pl. III : H). Il y a donc bien, au moins chez cette espèce, pénétration des noyaux mâles dans le sac embryonnaire.

b) Les structures cytologiques du sac de *D. volkensii* paraissent tout aussi mystérieuses : elles sont rarement normales et, dans ce cas, le nombre des antipodes (grosses et sphériques) ne dépasse jamais trois. Très souvent les noyaux ne sont pas identifiables, leur nombre et leur emplacement sont quelque peu fantaisistes. Il est commun de voir, dans la région médiane, trois ou quatre gros noyaux accolés qui doivent fusionner ultérieurement car certaines coupes montrent un seul noyau à plusieurs nucléoles (pl. III : F).

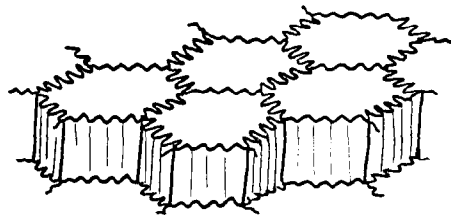


FIG. 20. - Représentation schématique des cellules de l'endocarpe ornementé (End. I)

Bien que, dans certains cas, il nous ait semblé reconnaître des noyaux spermatiques, nous ne pouvons l'affirmer.

c) *D. nervosa* et *D. multiradiata* font preuve de beaucoup moins de fantaisie quant à l'aspect de leurs sacs embryonnaires qui sont parfaitement classiques avec 1 oosphère, 2 synergides, 1 noyau de l'albumen et 3 à 5 antipodes.

L'observation minutieuse des téguments permet d'attribuer à ces quatre espèces le type « *turneraefolia* ».

6. LES MODALITÉS DE LA DISSÉMINATION DES FRUITS

6.1. Type classique (fig. 21).

A maturité, le mésocarpe du fruit se gonfle, les cellules deviennent fortement turgescentes et le noyau, entouré du mésocarpe I, est vivement comprimé entre les deux « bras » de la « pince » que forme le mésocarpe II. Entre ces deux tissus, la couche d'abscission continue à se déchirer. L'augmentation du volume du fruit entraîne une occupa-

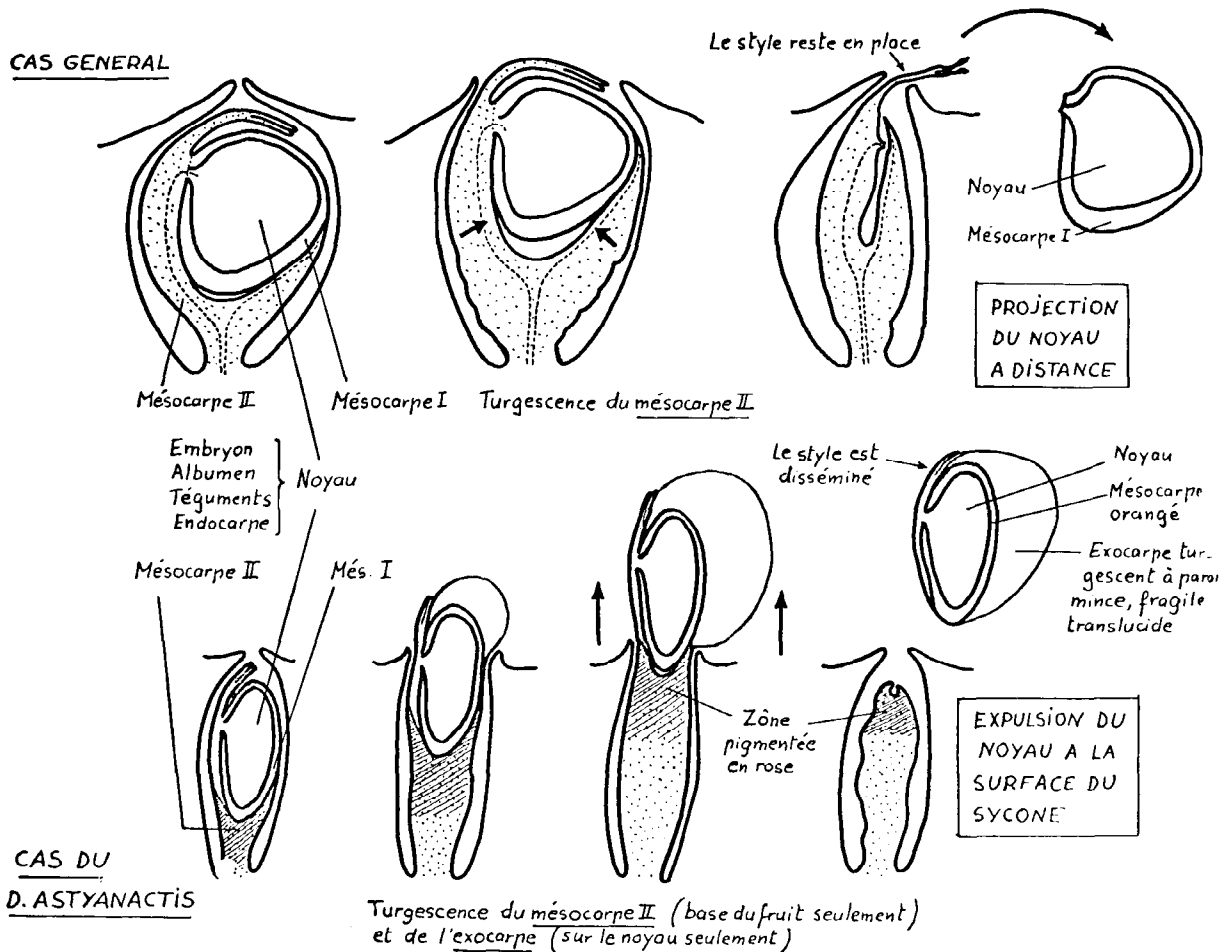


FIG. 21. — Mécanisme d'expulsion de la drupe (en fond pointillé, la partie du fruit restant sur le sycone)

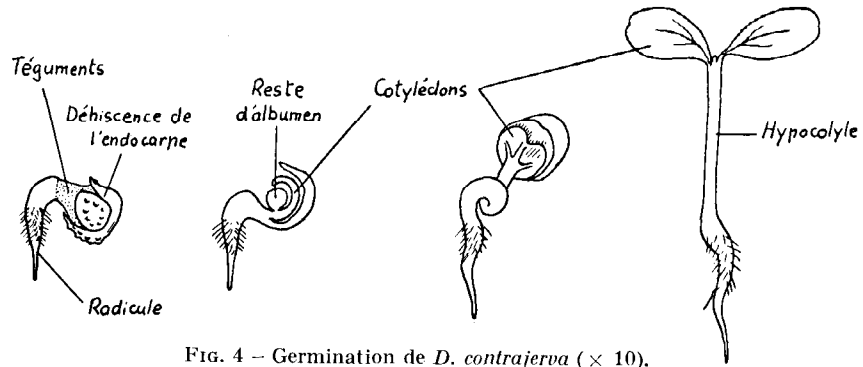


FIG. 4 - Germination de *D. contrajerva* (× 10).

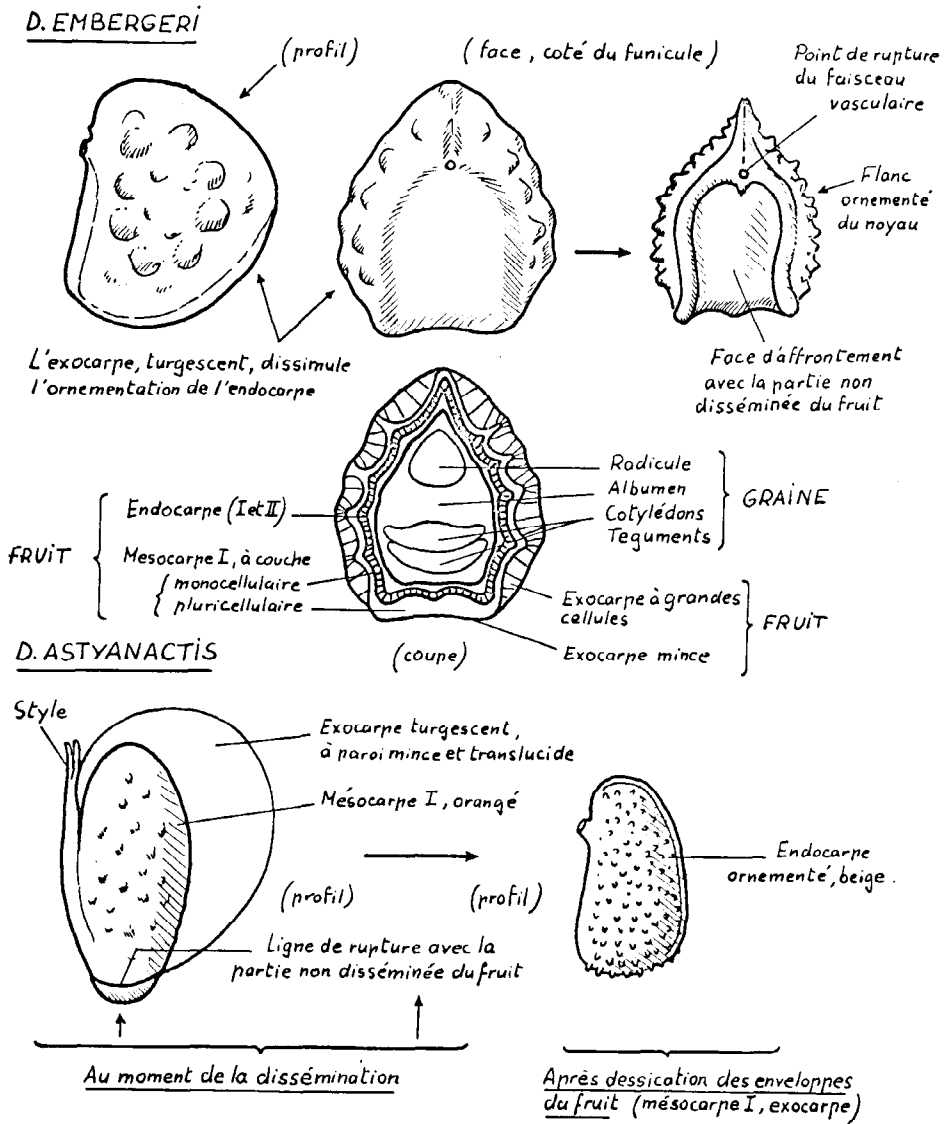


FIG. 22. - Aspect des drupes, après expulsion (× 25)

tion presque complète de la loge et la dilatation du pore sous la pression exercée par le sommet du fruit qui commence à émerger. La situation est alors très instable et un simple choc sur le réceptacle peut déclencher le mécanisme d'éjection.

Brutalement, il y a rupture de l'exocarpe entraînant immédiatement celle du faisceau conducteur, au niveau du funicule. La partie caduque, alors complètement libérée, est violemment projetée en l'air par les deux bras de la pince qui se referment.

Très vite, l'exocarpe et le mésocarpe vont perdre leur turgescence, laissant apparaître les reliefs ornementaux de l'endocarpe (fig. 22). A la germination, épigée, la déhiscence de celui-ci se produit suivant des lignes bien précises (fig. 4).

Afin de démontrer que l'expulsion du noyau est bien due à une augmentation de la pression osmotique dans les cellules du mésocarpe, nous avons imaginé l'expérience suivante qui permet, en outre, de calculer cette pression lorsqu'elle atteint sa valeur critique :

Après dissection d'un sycone à maturité, les fruits sont délicatement arrachés à l'aide de pinces fines et disposés dans de petites boîtes de PETRI contenant des solutions de polyéthylèneglycol 400 de concentrations différentes. Nous prenons soin d'y ajouter une goutte d'un agent mouillant dilué (teepol) afin de supprimer les tensions superficielles qui maintiennent les fruits à la surface du liquide.

Au bout de quelques heures, dans les solutions de concentration élevée, les fruits apparaissent ridés, plasmolysés et l'expulsion n'a pas eu lieu, la pression osmotique à l'intérieur de leurs cellules étant inférieure à celle de la solution. Par contre, dans les solutions de faible concentration, les fruits sont en pleine turgescence et l'expulsion s'est produite pour un grand nombre d'entre eux. Leur pression osmotique est donc supérieure à celle de la solution. Il est bien évident qu'à la limite, les pressions osmotiques sont très voisines et l'on peut, à partir de la concentration correspondante, calculer celle-ci à l'aide de la formule suivante :

$$P_o = \frac{n \cdot R \cdot T}{v}$$

P_o (atmosphères) : pression osmotique de la solution de polyéthylèneglycol 400.

n : nombre de moles de polyéthylèneglycol 400 dans un volume v (ml).

R (constante de gaz parfaits) = 82.

T (°K) : température absolue.

Exemple : calcul de la P_o pour une solution de concentration pondérale égale à 10 % de polyéthylèneglycol 400. Température ambiante = 20 °C. Masse molaire du polyéthylèneglycol 400 = 400 g.

Nombre de moles de polyéthylèneglycol 400 dans $v = 100$ ml de solution :

$$n = \frac{1 \times 10}{400} = 0,025$$

$$P_o = \frac{0,025 \times 82 \times (273 + 20)}{100} = 6,0 \text{ atm}$$

Deux expériences préliminaires où le polyéthylèneglycol 400 avait été remplacé par du d-glucose anhydre a permis de localiser la pression osmotique critique entre 5 et 13 atmosphères.

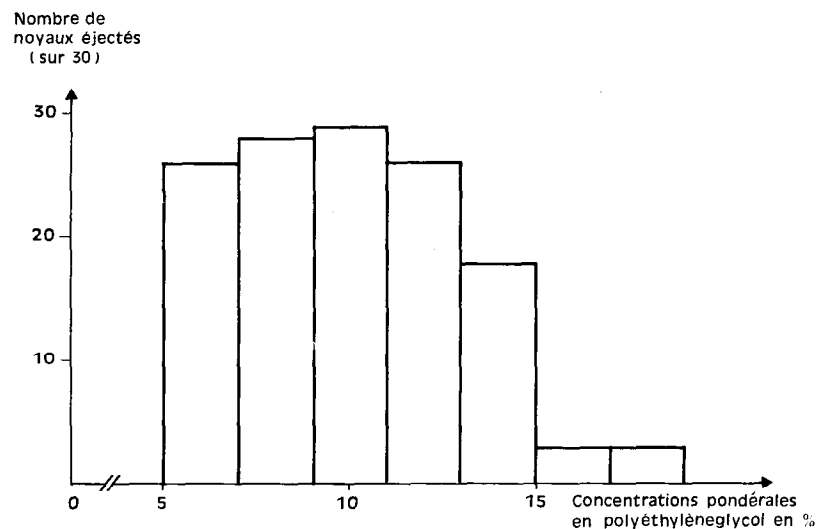
L'isolement des fruits demandant beaucoup de temps et de matériel végétal à un stade bien déterminé, nous n'avons malheureusement pu expérimenter que sur un nombre restreint d'objets (30 par classe), loin de satisfaire aux rigueurs de la statistique, mais les résultats semblent toutefois significatifs. Ils sont rassemblés dans le tableau suivant :

TABLEAU II

Nombre de noyaux éjectés (sur 30)	26	28	29	26	18	3	3	0	0
Concentrations pondérales en polyéthylèneglycol (%)	6	8	10	12	14	16	18	20	22
Pression osmotique de la solution (atm.)	3,6	4,8	6,0	7,2	8,4	9,6	10,8	12,0	13,2

Comptage effectué 4 jours après la mise en route de l'expérience.

Matériel utilisé : *D. contraerva*.



La simple observation de ce tableau montre que la pression osmotique à l'intérieur des cellules du mésocarpe, au moment de l'expulsion du noyau, est voisine de 8 atmosphères.

A ce mode d'éjection déjà bien étudié, s'oppose le type suivant :

6.2. Type *Dorstenia astyanactis* (fig. 21).

Ce mode d'expulsion, basé sur le même principe de turgescence, aboutit à un résultat fort différent :

La zone mésocarpique basale ne joue plus en effet le rôle de pince ; celle-ci, très atrophiée, offre l'aspect de deux courtes lèvres qui maintiennent la partie caduque à sa base. La turgescence du mésocarpe II n'entraîne plus le resserrement des lèvres mais un allongement considérable de celui-ci qui repousse le noyau à l'extérieur de la loge. Quant à l'exocarpe, il se gonfle démesurément et prend l'aspect d'une gouttelette translucide, au centre de laquelle apparaît le noyau, entouré de son mésocarpe I pigmenté en orangé vif. Puis la turgescence diminue, le « boudin » formé par le mésocarpe II se rétracte à l'intérieur de la loge, laissant, collée à la surface du réceptacle, la drupe qui s'est détachée.

Outre ces différences avec le type classique, il convient de signaler que, la rupture ne se faisant pas au même endroit, le style est ici disséminé avec la drupe, alors que, chez les autres *Dorstenia*, il reste en place à l'extrémité d'un des bras de la pince.

7. CONCLUSIONS

Comme nous l'avons déjà laissé entendre dans la préface, ce rapport quelque peu hétérogène ne permet pas l'élaboration d'une conclusion d'ordre général sur le genre *Dorstenia*. Nous ne ferons que mentionner les principaux faits nouveaux qui en ressortent et les problèmes que, parfois, ils soulèvent.

7.1. A propos du mode de dissémination des semences.

Nous venons de décrire, chez *D. astyanactis*, un mode de dissémination jusqu'alors inconnu et caractéristique de cette seule espèce. La signification biologique des deux types est également très différente :

Si, dans le cas général, la dissémination n'est réalisée que par un système mécanique de projection à grande distance, celui-ci, déficient dans le cas du *D. astyanactis*, et ne permettant l'expulsion de la drupe qu'à la surface du sycone, est relayé par la zoochorie : les drupes, bien préadaptées à cet effet, ont un exocarpe collant et dont la transparence laisse apparaître la vive coloration orangée du mésocarpe I.

7.2. La biologie de la reproduction et la forme des téguments en rapport avec la systématique.

Si nul n'a encore précisément découvert le système de classification idéal des espèces à l'intérieur de ce genre, il n'en est pas moins vrai qu'il existe certainement un rapport entre la production ou non de graines et la morphologie tégumentaire : parmi les six espèces dont nous avons observé les téguments, les deux seules fertiles appartiennent au type *contrajerva*, alors que les quatre autres, stériles, sont du type *turneraefolia*.

L'étude de *D. embergeri* nous a conduit à l'inclure dans le premier type, ce qui fait de lui le cinquième *Dorstenia* de ce groupe. Mais, si ce dernier pousse en Afrique, les quatre autres sont originaires d'Amérique, ce qui nous a fort embarrassé lorsque nous avons voulu lui attribuer une place dans le tableau publié par SCHLEUSS et que nous reproduisons ici (tabl. III). Nous considérons cependant la morphologie tégumentaire comme un critère taxonomique très valable ; c'est même probablement le meilleur que l'on puisse utiliser à l'intérieur de la section *Eudorstenia*.

Nos observations ont permis d'affirmer l'existence d'une fécondation chez les espèces du type *contrajerva* ; toutefois, il est difficile de mettre en doute la validité des expériences

TABLEAU III (D'APRÈS SCHLEUSS)
 Zusammenstellung der bisher für die systematische Einteilung der Dorstenien verwendeten Merkmale

Art	Heimat	Einteilungsmerkmale					Ban der Samenanlage seiner Untersuchungen im Anschluß an MODILEWSKY 1908		
		Wuchs (BURKARD 1873)	Griffelform (ENGELM 1898)	Infloreszenz- form (GOLDSCHMIDT 1894)	Knolle (FRIES 1913—1914)	Chromosomen- zahl (KRAUSE 1931)	n	2n	
<i>D. contrajerva</i> <i>D. argentea</i>	Amerika	subcaul		Grundform ¹ (runde Infloz.)		15	Erhöhung der Chromosomenzahl	} <i>Contrajerva</i> -Typ (Integumente als Ringwalle)	
<i>D. elata</i>					16				
<i>D. ceratocanthae</i>		subcaul	Sektion <i>Eudorstenia</i> (Griffel gespalten)	Grundform	Placentiformis- Typ	16			32
<i>D. nervosa</i>				Grundform		18			
<i>D. erecta</i>						14			
<i>D. pilosus</i>	Afrika				14	Erniedrigung	} <i>Tuneraefolia</i> -Typ (Nucellus nur ein- seitig von Integu- menten umgeben)		
<i>D. convexa</i>					12				
<i>D. multiradiata</i>					12				
<i>D. volkmarii</i>			Sektion <i>Kosaria</i> (Griffel un- gespalten)		<i>Unyikae</i> -Typ			—	

de MODILEWSKI, plusieurs fois renouvelées et reprises par SCHLEUSS. Nous avons donc été amené à penser qu'il existe, chez *D. contrajerva*, une race apomictique et une race normale ; c'est à cette dernière que nous aurions eu affaire. (Les *D. contrajerva* sur lesquels nous avons expérimenté appartiennent, d'après KRAUSE (1931), à la variété *arifolia* Kr.)

Nous n'avons pas élucidé la raison de la stérilité de certaines espèces pour lesquelles nous savons pourtant que le tube pollinique a bien déversé ses noyaux dans le sac embryonnaire (*D. convexa*). Il semble qu'il doit s'agir d'une incompatibilité d'ordre génétique.

Enfin, il serait certes utile d'entreprendre, sur *D. astyanactis*, une étude analogue à celle dont ont fait l'objet *D. embergeri* et *D. contrajerva* afin d'essayer de localiser sa position taxonomique.

Hormis ces problèmes relatifs à la biologie florale en rapport avec la systématique, nombreux sont les détails qui mériteraient étude plus approfondie, par exemple :

— Les particularités de structure du sac embryonnaire de certaines espèces que nous avons signalées sans les expliquer ;

— Le rôles des tannins (probablement substances de déchet) dont personne pourtant ne parle ;

— La raison de l'augmentation si brutale du taux de glucides, entraînant la turgescence du fruit à maturité ;

— L'aire de répartition extrêmement restreinte de *D. embergeri* (deux stations de quelques dizaines de m² et distantes de 300 km l'une de l'autre, en Côte-d'Ivoire) par rapport à celle, beaucoup plus vaste, de *D. contrajerva* (Mexique, Antilles), dont la biologie est pourtant à peu près identique. La seule explication que nous pourrions fournir à ce sujet est la suivante : les graines de la première espèce germent bien plus difficilement que celles de la seconde, ce qui confère vraisemblablement au *D. embergeri* des exigences écologiques beaucoup plus rigoureuses.

Enfin, la marge des nombres chromosomiques connus, beaucoup plus large pour les *Dorstenia* africains (24 à 48) que pour ceux originaires d'Amérique (26 à 32) ainsi que le nombre d'espèces nettement plus important sur le continent africain (162), pour 66 américaines, conduit à penser que l'Afrique est le berceau du genre.

Manuscrit reçu le 24 novembre 1970.

BIBLIOGRAPHIE

- AKÉ-ASSI (L.) – 1967 – Un nouveau *Dorstenia* (Moracées) de Côte-d'Ivoire. *Adansonia*, t. VII, f. 3, 387-390.
- BUREAU (Ed.) – 1873 – Moraceae. Prod. de Candolle 17.
- CHADEFAUD (M.), EMBERGER (L.) – 1960 – Traité de Botanique (systématique). *Les végétaux vasculaires*, t. II, f. I, Masson, Paris.
- DARLINGTON (C. D.), WYLIE (A. P.) – 1956 – Chromosome atlas of flowering plants. Macmillan Co., New York.
- ECKARDT (Th.) – 1937 – Untersuchung über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. *Nova Acta leopold.*, N.F. V, Nr. 26, 1-100.
- EICHLER (A. W.) – 1875 – Blüthendiagramme. Leipzig.
- ENGLER (A.) – 1898 – Moraceae (excl. Ficus). Monographien africanischer Pflanzenfamilien und Gattungen. Leipzig.
- ESCHRICH (W.) – 1964 – Identification of callose by its diachrome and fluorochrome reactions. *Stain Technol.*, 39, 5, 303-307.
- FRIES (R. E.) – 1913 – Zur Kenntnis der africanischen *Dorstenia*-Arten. *Ark. Bot.* (Stockh.), XIII, 1-8.
- GOLENKIN (M.) – 1894 – Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen der Urticaceen und Moraceen. *Flora (Jena)* 78, 97-132.
- HORWOOD (F.), MORTIMER (K.), PAN (C.) – 1964 – The genus *Dorstenia*. *The Nat. Cact. Succ.*, J., 19, 59-61.
- HUTCHINSON (J.), DALZIEL (J. M.) – 1954 – Flora of West Tropical Africa. Vol. I, part I, 595-599.
- KRAUSE (O.) – 1931 – Cytologische Studien bei den Urticales unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Dorstenia*. *Planta (Berl.)*, XIII, 29-84.
- MAHESHWARI (P.) – 1950 – An introduction to the Embryology of Angiosperms. Mc Graw-Hill Book Company, Inc., New York, Toronto, London.
- MAHESHWARI (P.) – 1963 – Recent advances in the Embryology of Angiosperms. *Internat. Soc. plant morphol.* Univ. of Delhi.
- MANGENOT (G.) – 1957 – Sur trois espèces nouvelles de forêts denses de la Côte-d'Ivoire. *Bull. I.F.A.N.* XIX, sér. A, n° 2, 355-359.
- MANGENOT (G.) – 1957 – *Dorstenia embergeri*. *Icones Plant. afr.*, fasc. IV, n° 85.
- MODILEWSKI (J.) – Zur Samenbildung einiger Urticifloren. *Flora*, Bd. 98, 449-453.
- OVERBECK (F.) – 1924 – Studien an den Turgescenzschleudermechanismen von *Dorstenia contrayerva* L. und *Impatiens parviflora* D.C. *Jb. Bot.* 63, 467-499.
- OVERBECK (F.) – 1930 – Mit welchen Druckkräften arbeitet die Spritzgurke? *Planta (Berl.)* X, 138-169.
- SCHLEUSS (G.) – 1958 – Über die Fruchtwicklung der Gattung *Dorstenia*, insbesondere über ihren Turgescenzschleudermechanismus. *Planta (Berl.)* 52, 276-319.
- SCHÜRHOFF (P. N.) – 1926 – Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart, 517.
- VEYRET (Y.) – 1965 – L'apomixie chez les Angiospermes. Paris.