

50376
1965
65

50376
1965
65

FACULTE DES SCIENCES DE LILLE

COLLEGE SCIENTIFIQUE UNIVERSITAIRE

D'AMIENS

DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES DE SCIENCES NATURELLES

Renée DESCHAMPS



CONTRIBUTION A L'EMBRYOGENIE COMPAREE
DES CRUCIFERES CAKILINEES

Présenté le 23 Mars 1965 devant la commission d'examen

M. M. HOCQUETTE

Président

M. A. LEBEGUE

Rapporteur

M. B. VAZART

Examineur

SCD LILLE 1



D 030 272054 8

50376
1965
65

50376
1965
65

FACULTE DES SCIENCES DE LILLE

COLLEGE SCIENTIFIQUE UNIVERSITAIRE

D'AMIENS

DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES DE SCIENCES NATURELLES

Renée DESCHAMPS

CONTRIBUTION A L'EMBRYOGENIE COMPAREE
DES CRUCIFERES CAKILINEES

Présenté le 23 Mars 1965 devant la commission d'examen

M. M. HOCQUETTE	Président
M. A. LEBEGUE	Rapporteur
M. B. VAZART	Examineur

CONTRIBUTION A L'EMBRYOGENIE COMPAREE
DES CRUCIFERES CAKILINEES

--=0==



Notre travail porte sur l'étude détaillée de l'embryogénèse de deux espèces de Crucifères qui n'avaient jamais fait l'objet d'investigation embryologique. Il comporte les divisions suivantes :

1° Un court historique qui rappelle les principales acquisitions tirées des recherches relatives à l'embryogénie comparée des Crucifères. p. 3.

2° Une partie uniquement descriptive dans laquelle nous envisageons, après avoir indiqué les techniques utilisées, le développement normal de l'embryon.

a) Chez le Cakile maritima Scop. p. 8.

et comparativement :

b) Chez le Crambe maritima L. p. 22.

- Quelques embryons présentant un développement anormal ont pu être observés.

3° Une analyse des résultats où nous nous sommes attachés à souligner les enseignements qu'on peut dégager de cette étude . Une conclusion générale et un résumé. p. 36.

L'embryologie des Crucifères a fait l'objet de nombreuses recherches dont certaines, fort anciennes, remontent à plus d'un siècle.

L.R.TULASNE (12), W.HOFMEISTER (5), J.HANSTEIN (4) ont étudié, en particulier, le développement embryonnaire du Capsella Bursa pastoris qui est encore conservé, actuellement, comme type embryonomique caractéristique des Crucifères, surtout en raison de sa valeur historique.

On peut noter toutefois que, si les techniques de dissection à l'aiguille du sac embryonnaire utilisées par ces auteurs sont remarquables, les descriptions de l'embryon restent fragmentaires.

Plus tard, les recherches de R.SOUEGES (12) aboutirent à l'établissement d'une classification embryogénique où la place des Crucifères est établie de façon précise.

Cette famille appartient - dans la première période d'un système embryogénique - à la série A, variante A_2 et plus particulièrement au sous-archétype du Capsella Bursa pastoris. Ce sous-archétype, dans le premier groupe embryogénique, constitue, à l'intérieur du mégarchétype IV qui est celui du Myosurus minimus, une subdivision qui groupe les espèces à caractères plus évolués.

JOHANSEN (6), reconnaît chez les Crucifères deux types de développement : le type Capsella et le type Alyssum.

Le type Capsella est caractérisé essentiellement par le fait que la cellule apicale ca engendre tout le corps embryonnaire tandis qu'il est issu de la cellule fille supérieure de la cellule apicale du proembryon bicellulaire dans le type Alyssum.

A.LEBEGUE (7), après l'étude détaillée de vingt-six espèces, a précisé - en se fondant sur des critères d'une valeur incontestable (direction des figures de mitose par exemple)

1° le devenir exact de la cellule apicale ca et de la cellule basale cb.

2° l'origine de la cellule hypophysaire en faisant bien remarquer l'importance du critère de plus ou moins grande précocité de la différenciation de cette cellule pour juger du degré de plus ou moins grande évolution de l'espèce considérée.

3° l'origine et les destinées des cellules inférieures du proembryon conduisant à l'édification d'un suspenseur filamenteux de dimensions d'ailleurs très variables. De ces travaux, ressort un fait capital : "Toutes les Crucifères appartiendraient de la sorte à la variation Capsella de JOHANSEN...."

Ces conclusions ont été confirmées depuis, à plusieurs reprises, en particulier en 1956 par P.SARRAZIN (9) après l'étude de dix espèces différentes ; et, en même temps, par deux chercheurs indous Y.R.AHUJA et P.N.BHADURI (1) après l'étude d'une variété de Brassica campestris L.

Dans la sous-famille des Nucumentacées, caractérisée selon BAILLON (2) par des silicules indéhiscentes, la tribu des Cakilinéas (dont les fruits sont biarticulés) est la seule à ne pas présenter au moins une espèce étudiée du point de vue de l'embryologie.

C'est pour cette raison que nous étudierons, de façon détaillée, le développement embryonnaire de deux espèces de cette tribu : le Cakile maritima Scop. et le Crambe maritima L.

TECHNIQUES

Les techniques utilisées en embryologie végétale sont celles préconisées par R.SOUEGES et quelque peu modifiées par A.LEBEGUE.

Nous les étudierons brièvement, nous attachant surtout à souligner les différences qu'elles présentent avec les techniques cytologiques classiques.

Les nombreuses graines nécessaires à cette étude ont été fixées soit par l'alcool à 95°, soit par l'alcool acétique à raison de trois volumes d'alcool pour un volume d'acide acétique. Au niveau de l'embryon, la dilution de ces fixateurs est telle que leur action devient suffisamment ménagée pour que la morphologie soit respectée.

Nous avons employé la méthode d'inclusion en paraffine après passage des fruits ou des graines isolées dans les liquides déshydratants, puis dans le xylène.

On peut remarquer que ; d'une part, le séjour dans ces liquides est d'une durée très largement supérieure à celle préconisée pour la cytologie (12 heures est ici un minimum) ; d'autre part, après inclusion dans la paraffine, il faut ménager un temps d'évaporation spécialement long, le xylène devant traverser toute l'épaisseur de la graine, parfois même du fruit, avant d'être éliminé. Il est recommandé de changer deux ou trois fois la paraffine au cours de cette évaporation du solvant.

Les graines incluses doivent être orientées de façon à ce que l'embryon soit coupé longitudinalement et dans l'axe. Dans les techniques utilisées au laboratoire, nous ne taillons pas le bloc car nous disposons de barres de Leuckart standardisées dont la largeur correspond très

exactement à celle des lames et lamelles utilisées.

Les coupes ont été réalisées au microtome Stiassnie avec chauffage préalable du rasoir à 40° - 50° ; leur épaisseur a été fixée à 15 μ .

En embryologie végétale, tout ruban fragmentaire est inutilisable car il ne permet pas une reconstitution intégrale de l'embryon envisagé.

Nous avons ensuite procédé à un double collage (eau albumineuse et gélatine) sur lame, des coupes sériées obtenues.

Après séchage et déparaffinage, les coupes ont été colorées par l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, selon la technique classique.

Toutes nos observations ont été faites à l'aide d'un objectif à immersion semi-apochromatique de Stiassnie et les dessins correspondants effectués à la chambre claire O.P.L. suivant le mode semi-schématique préconisé par R.SOUEGES et A.LEBEGUE.

Tableau des abréviations utilisées
pour les figures.

<u>ca</u> et <u>cb</u> ,	cellules apicale et basale du proembryon bicellulaire.
<u>m</u> ,	cellule intermédiaire de la tétrade.
<u>ci</u> ,	cellule inférieure de la tétrade.
<u>q</u> ,	quadrants.
<u>l</u> et <u>l'</u> ,	octants supérieurs et inférieurs.
<u>d</u> et <u>f</u> ,	cellules filles de <u>m</u> .
<u>h</u> et <u>k</u> ,	cellules filles de <u>d</u> .
<u>h'</u> et <u>h''</u> , <u>k'</u> et <u>k''</u> , <u>f'</u> et <u>f''</u> ,	cellules filles de <u>h</u> , <u>k</u> et <u>f</u> .
<u>h'₁</u> et <u>h'₂</u> , <u>h''₁</u> et <u>h''₂</u> , <u>f'₁</u> et <u>f'₂</u> , <u>f''₁</u> et <u>f''₂</u> ,	cellules filles de <u>h'</u> , <u>h''</u> , <u>f'</u> , <u>f''</u>
<u>pvt</u> ,	point végétatif de la tige.
<u>cot</u> ,	cotylédon.
<u>de</u> ,	dermatogène.
<u>pe</u> ,	périblème.
<u>pl</u> ,	plérome.
<u>h</u> ,	hypophyse.
<u>iec</u> ,	initiales de l'écorce au sommet radiculaire.
<u>co</u> ,	coiffe.

EMBRYOGENIE DU CAKILE MARITIMA SCOP.

Cette espèce a été récoltée en station naturelle, dans la baie de la Somme, au Crotoy, au mois de Juillet. C'est une plante halophile caractéristique de la flore maritime. Elle croît sur le sable à une distance assez grande de la côte. Les feuilles de cette Crucifère sont profondément découpées, épaisses, plutôt charnues. L'inflorescence est une grappe de petites fleurs roses ou mauves. La silicule est allongée, indéhiscente, formée de deux parties superposées : l'article supérieur, de forme ovale ou à quatre angles, est trois ou quatre fois plus long que l'article inférieur en forme de pyramide renversée.

Chaque article renferme un ovule campylotrope dont l'orientation est telle que, dans le fruit, les micropyles se font face. Les ovules sont de taille inégale : celui qui se trouve dans l'article supérieur est toujours le plus volumineux.

Contrairement à ce qui est classiquement indiqué, l'ovule situé dans l'article inférieur peut être fertile et nous avons pu observer, à plusieurs reprises, un développement embryonnaire normal à ce niveau. Dans de tel cas, l'embryon situé dans l'ovule de l'article supérieur est toujours à un stade de développement plus avancé.

Il arrive cependant que certains fruits ne présentent qu'un seul ovule qui est alors situé dans l'article supérieur.

Les planches numérotées de I à V retracent le développement de l'embryon.

L'oeuf fécondé s'allonge, son noyau subit une division dans le sens vertical et deux cellules superposées se trouvent ainsi délimitées, la cellule apicale ca et la cellule basale cb (Fig.2). Dès ces tout premiers stades, l'aspect cytologique des cellules permet d'observer que la cellule apicale est caractérisée par un cytoplasme dense, fortement chromophile, le rapport nucléoplasmique est élevé et, à l'intérieur même du noyau, on peut noter la présence d'un nucléole volumineux.

Cette cellule apicale s'oppose à la cellule basale qui - au contraire - présente de volumineuses vacuoles traversées seulement par quelques fins trabécules cytoplasmiques.

Il est intéressant de constater que ces caractères cytologiques particuliers étaient déjà aussi nets dans le zygote où tout le protoplasme paraissait - en quelque sorte - condensé au pôle apical.

L'embryon tétracellulaire, figuré en 3, montre qu'à ce stade ca est encore indivise alors que cb a déjà engendré trois cellules; ca prend ensuite une paroi verticale. Toutefois, le retard de développement de ca par rapport à cb reste toujours sensible (Fig.4). Nous le retrouvons encore dans la figure 8, où l'on dénombre quatre noyaux issus de la cellule apicale, pour cinq issus de la cellule basale.

Cependant, comme en témoigne la figure 5, ce fait n'est pas général : en effet, un embryon tétracellulaire présente, cette fois, deux cellules juxtaposées nées de la bipartition de ca et deux cellules superposées issues de cb.

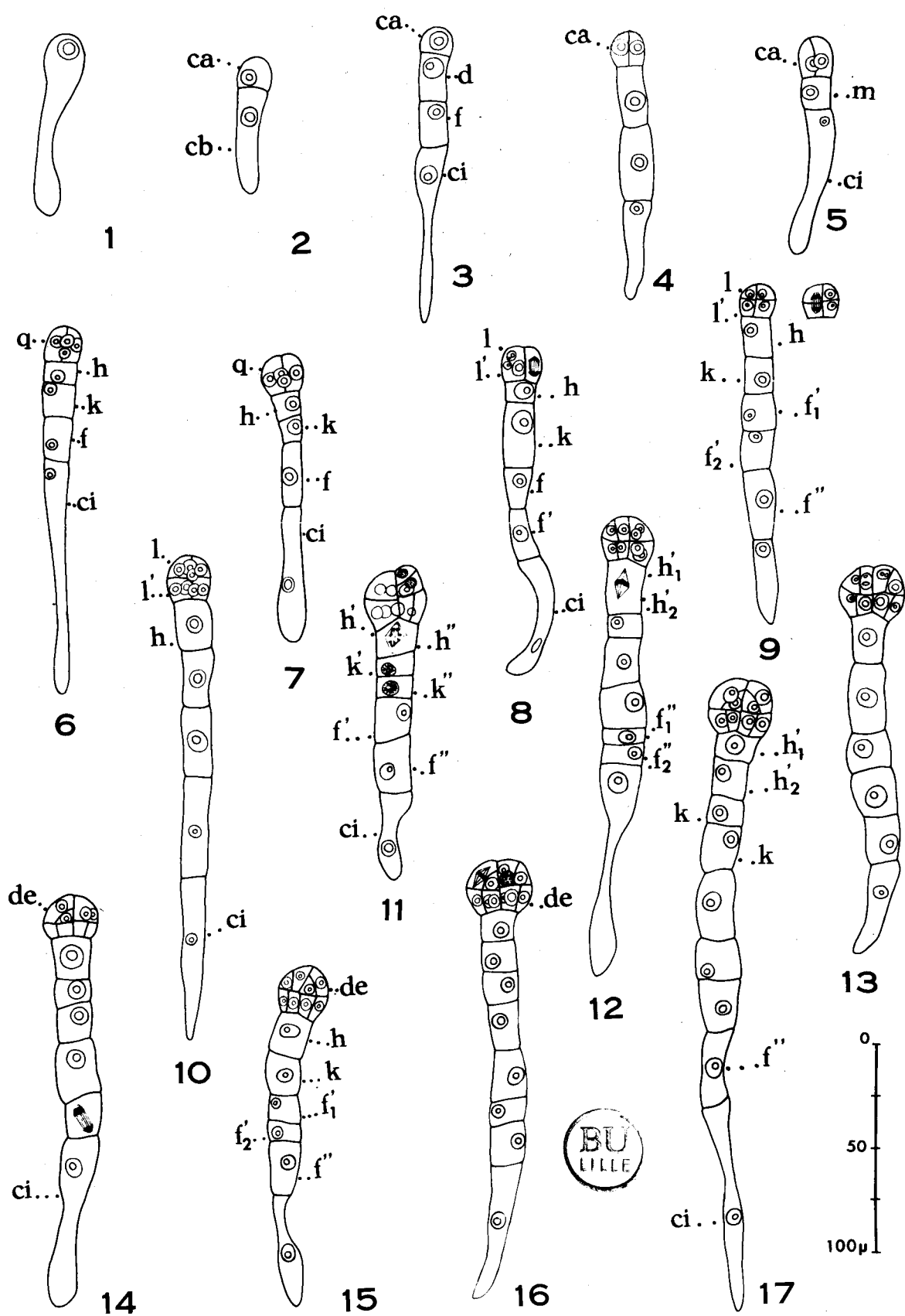


Planche I. - Cakile maritima Scop. - Les premiers stades
du développement.

D'une manière identique, lors de la formation des quadrants q par des cloisonnements cruciaux verticaux de ca, on peut voir, à ce stade, qu'un nombre égal de cellules provient de cb par des cloisonnements horizontaux successifs.

La comparaison des figures 4 et 5 démontre que ca peut parfois se cloisonner verticalement, parfois aussi, obliquement. Ce n'est pourtant pas là l'indice d'une embryogénèse se rattachant aux séries B du système embryogénique de R.SQUEGES. En effet, dans les séries de type B, l'obliquité de la cloison qui divise la cellule apicale annonce l'édification précoce d'une cellule épiphysaire qui engendre, à elle seule, le point végétatif de la tige, phénomène qui n'est jamais rencontré ici.

A partir du stade d'édification des quadrants q il est facile de constater que la vitesse de segmentation des cellules issues de ca augmente considérablement.

Chacun des quadrants se divise : une paroi horizontale isole les octants supérieurs et les octants inférieurs qui constituent respectivement les étages 1 et 1'. Les figures de mitose montrent que ces segmentations sont successives (Fig.8 - 9-10).

A ce moment, on peut remarquer que pour huit cellules nées des divisions de ca, cinq cellules proviennent de cb.

Le développement des cellules de l'étage 1, conduit à l'édification de l'épiderme ep (celui-ci se forme à partir d'une assise externe de dermatogène), du point végétatif de la tige pvt et des cotylédons cot.

Nous avons pu observer différentes modalités d'isolement des premiers éléments de dermatogène de, au niveau

de l'étage 1. Ceux-ci s'individualisent souvent, comme il est de règle chez la plupart des Crucifères, par cloisonnement tangentiel comme en témoignent les figures 14 et 16 (à gauche) ; mais, fréquemment, aussi bien dans les figures 12, 13, 18 et 19 que dans les figures 15 (à gauche) et 16 (à droite), on peut noter que les cloisonnements sont verticaux. Or, ce dernier mode de division est caractéristique du type embryogénique fondamental du Myosurus minimus de la famille des Renonculacées et c'est là, semble-t-il, la différence la plus importante qui existe entre le développement embryonnaire propre à l'archétype du Myosurus et celui propre au sous-archétype du Capsella Bursa pastoris qui caractérise la famille des Crucifères.

On s'accorde pour dire que ce mode de cloisonnement témoigne d'une évolution moins poussée puisque la différenciation des blastomères est plus tardive : en effet, le dermatogène ne se forme alors que secondairement après un cloisonnement tangentiel qui rétablit, finalement, l'architecture normale.

On voit donc que, chez les Crucifères, peuvent coexister une différenciation plus ou moins précoce des mêmes blastomères. Ce critère, quoique très important et pouvant caractériser un archétype, ne peut donc définir une famille botanique telle que nous l'entendons. De plus, l'examen des figures 11, 29, 30 et 31 permet de constater que la première cloison qui se forme dans les octants supérieurs 1 peut ne pas être franchement verticale mais oblique : elle prend alors appui sur l'axe. Parfois aussi, comme le prouve la figure 18, elle peut avoir une direction presque horizontale. On peut donc noter qu'il existe tout un éventail de possibilités à partir du zygote, car si l'évolution des blastomères semble tracée à l'avance et se poursuit

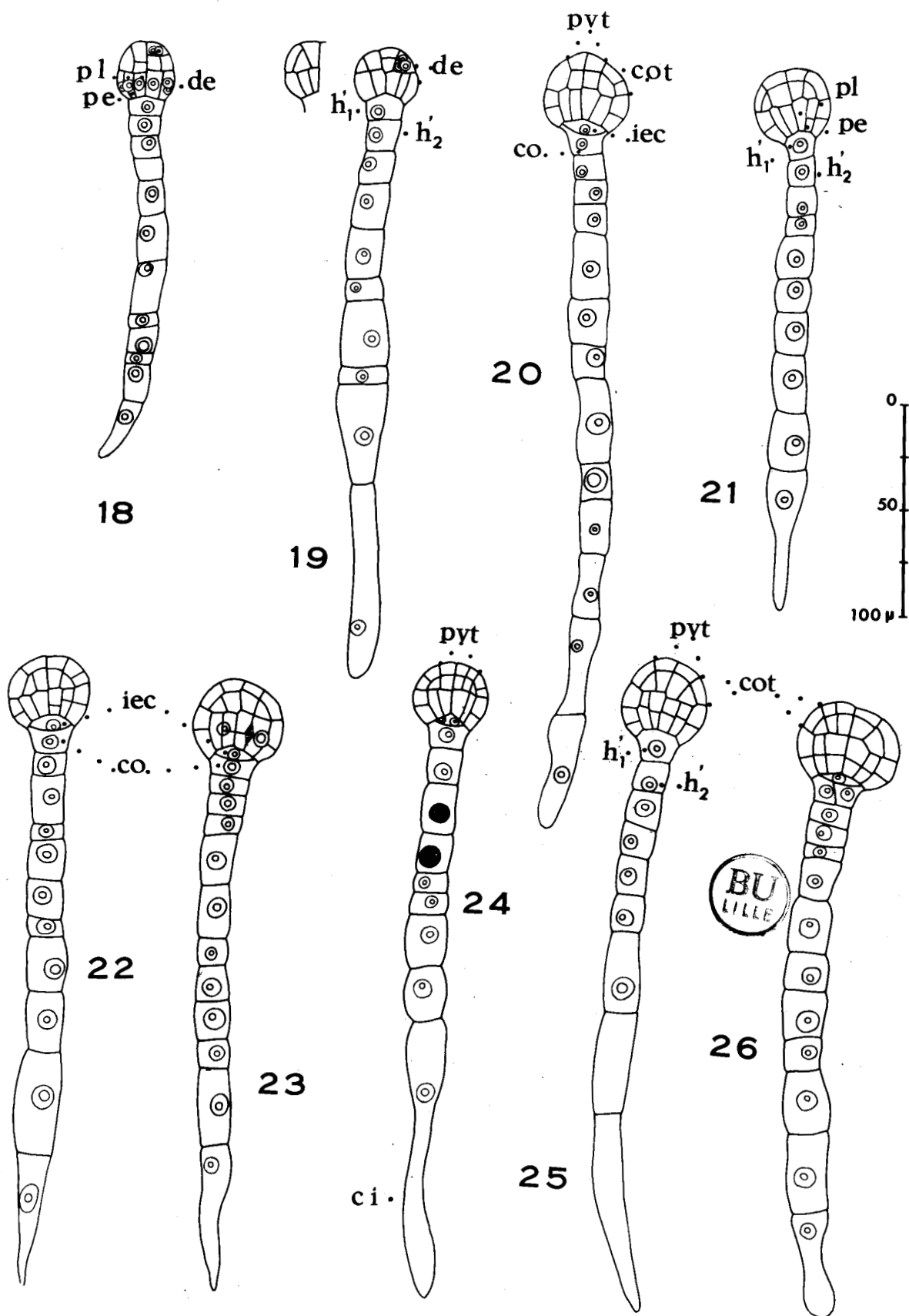


Planche II. - Cakile maritima Scop. La différenciation de l'hypophyse.

très souvent selon des lois immuables, parfois aussi, une certaine indépendance de ces cellules, les unes vis-à-vis des autres, est conservée.

Quelles que soient les particularités de sa formation, le dermatogène se divise radialement (Fig.28) et ce mode de cloisonnement ne souffre pas d'exceptions. A ce stade, on distingue - en section - à la périphérie du corps embryonnaire une couche de cellules : le dermatogène, qui donnera l'épiderme de la tige et des cotylédons et, de part et d'autre de l'axe, deux cellules : les plus centrales engendreront le point végétatif de la tige pvt, les plus périphériques, les cotylédons cot.

Les éléments sous épidermiques adjacents à l'axe qui, comme il vient d'être indiqué, donneront naissance au point végétatif de la tige, se divisent d'abord horizontalement à la manière générale des Crucifères (Fig.27) ; assez fréquemment aussi, les premiers cloisonnements sont verticaux comme le prouvent les figures 26 et 29.

La figure 33 permet de constater que les deux modes d'orientation de cette première division peuvent coexister dans un même embryon : à gauche, la division est horizontale, à droite, elle est verticale.

Les divisions se poursuivent et le résultat final est le même car, pour une cellule donnée, à des cloisonnements verticaux succèdent des cloisonnements horizontaux et vice versa.

En définitive, on obtient soit deux groupes superposés de cellules méristématiques, soit deux assises cellulaires sous-épidermiques.

Chacun des éléments des deux étages ainsi édifiés se divise pour former un massif de cellules initiales

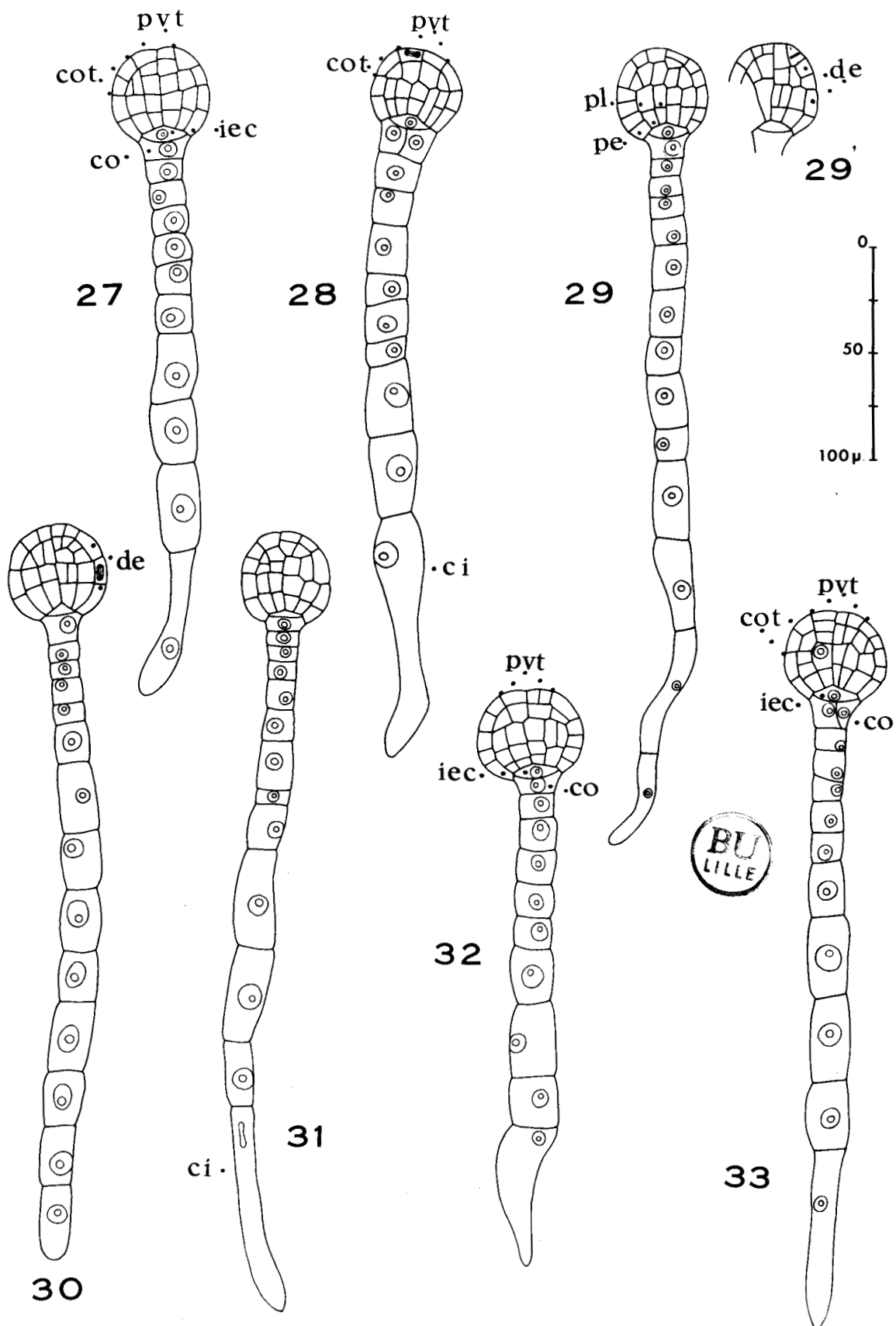


Planche III. - *Cakile maritima* Scop. Les stades postérieurs à la différenciation de l'hypophyse.

constituant le point végétatif de la tige.

Lorsque les protubérances cotylédonnaires apparaissent, ce massif présente deux assises cellulaires (Fig. 37).

L'embryon figuré en 34 possède (uniquement à gauche d'ailleurs) trois assises de cellules. Comme l'indique cette même figure, le blastomère sous-épidermique externe qui est à l'origine des cotylédons se divise tangentiellement délimitant ainsi le méristème cotylédonnaire externe et le méristème cotylédonnaire interne. Assez souvent toutefois, les divisions sont d'abord radiales (Fig. 24, 27, 34) ; parfois aussi, le premier cloisonnement est franchement horizontal comme en témoigne la figure 31.

Le volumineux embryon dessiné en 37 montre comment se disposent ces blastomères méristématiques pour former les tissus cotylédonnaires qui ne sont absolument pas en continuité avec les tissus provenant de l'étage 1'.

De leur côté, les octants inférieurs (étage 1') engendrent toute la partie hypocotylée. Il y a d'abord isolement du dermatogène et ceci de façon plus ou moins précoce (Fig. 11 et 17).

Les cellules internes délimitent directement, par cloisonnement vertical, deux histogènes : le périblème pe à l'extérieur, le plérome pl à l'intérieur (Fig. 19 et 20).

On voit apparaître, dans les figures 25 et 26, des parois horizontales dans le périblème et dans le plérome ; des parois longitudinales leur succèdent.

La segmentation débute indifféremment dans l'un ou l'autre de ces histogènes comme en témoignent les figures 21 et 23.

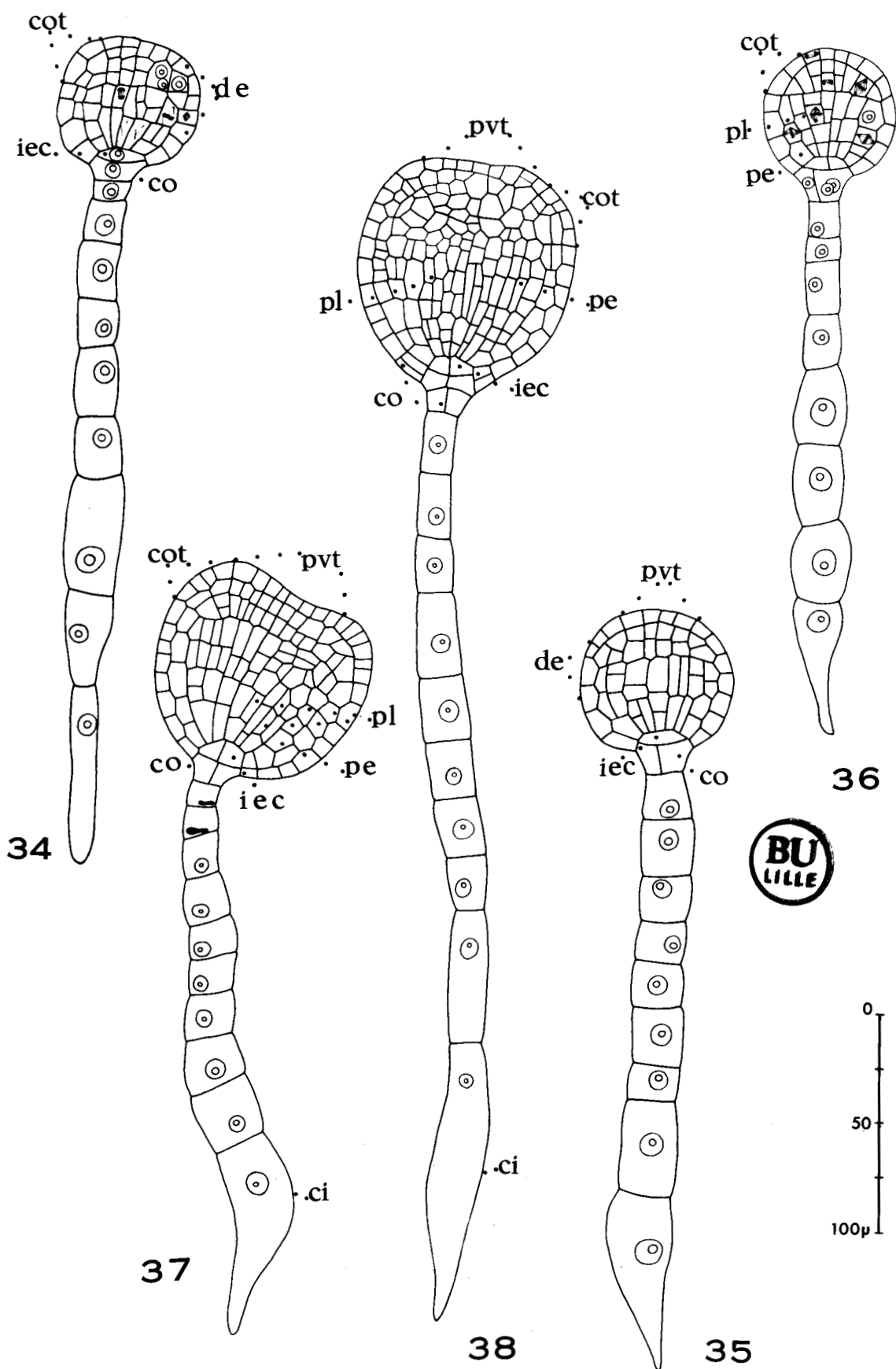


Planche IV. - *Cakile maritima* Scop. Les derniers stades de l'embryogénèse.

Pendant ce temps, le dermatogène de la partie hypocotylée s'est divisé activement. On peut noter que très souvent, les cloisonnements du dermatogène précèdent ceux du périblème et du plérôme (Fig.20 et 24).

En résumé, nous pouvons écrire que ca donne naissance à la partie cotylée, à la partie hypocotylée donc à la presque totalité du corps embryonnaire.

.
.
.

La cellule basale cb édifie, outre un long suspenseur, les initiales de l'écorce de la racine iec et la coiffe co.

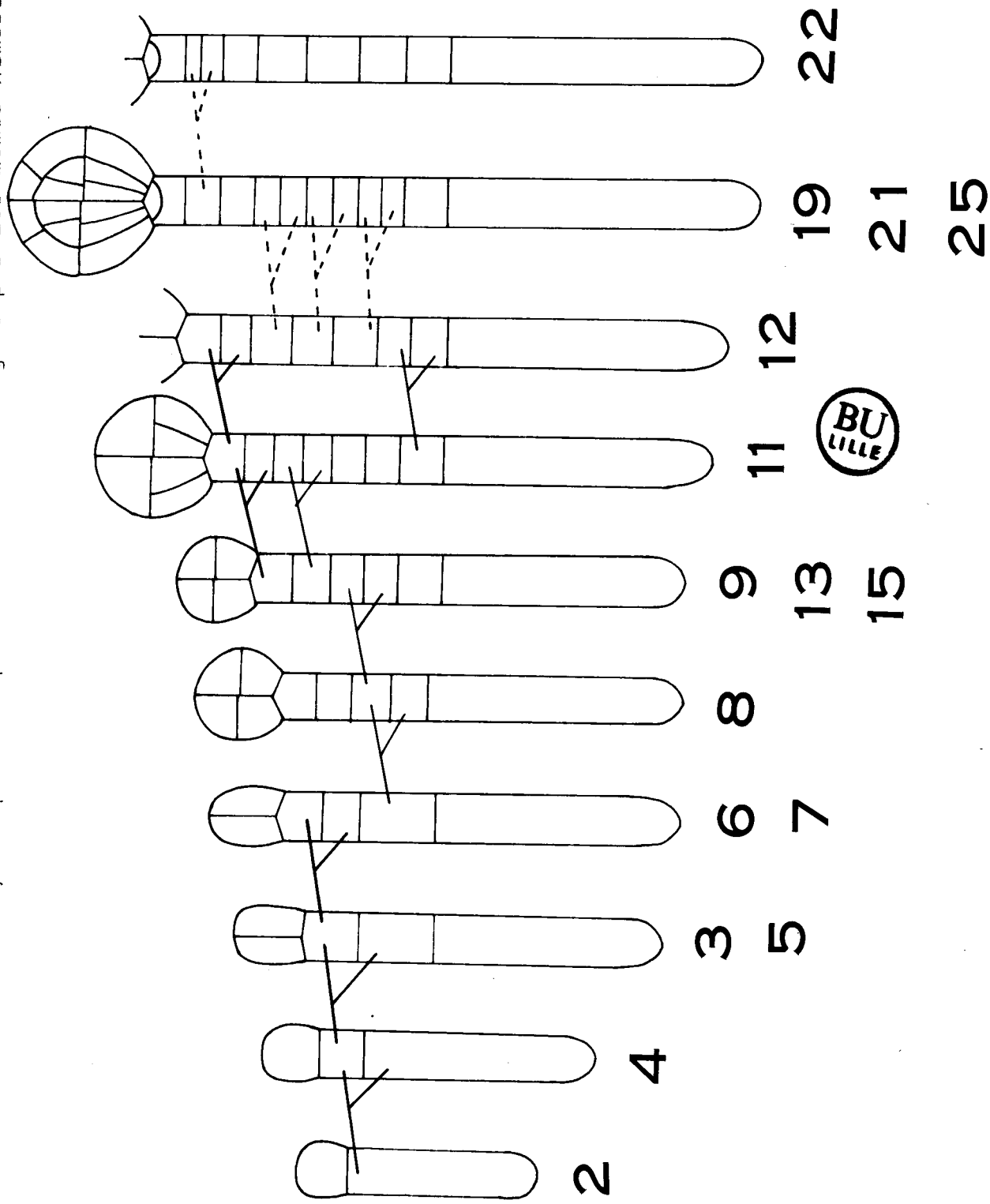
Dès le stade figuré en 5, on constate que m est issue de la cellule cb laquelle, par une cloison horizontale, sépare une cellule médiane m et une cellule inférieure ci.

Nous avons pu suivre l'édification de ce long suspenseur filamenteux au cours de l'embryogénèse et déterminer l'origine de la cellule hypophysaire, c'est-à-dire selon la définition de R.SOUEGES (10), "la cellule privilégiée qui, faisant partie d'un suspenseur sensu lato, donne naissance aux initiales de l'écorce de la racine et à la portion médiane de la coiffe sous le corps embryonnaire proprement dit". L'élément ci reste - au cours du développement - indivis et, c'est du blastomère m que sont issues en définitive les cellules suspensoriales.

L'aspect cytologique du cytoplasme et les figures de mitose nous ont permis d'établir la filiation suivante : la cellule m, par une première division (Fig.3 et 4) donne naissance à deux cellules d et f sensiblement égales à

Planche V. - Cakile maritima Scop. Tableau schématique du développement.

Les schémas et les embryons qu'ils représentent sont désignés par les mêmes numéros.



protoplasme dense, les noyaux renferment un nucléole volumineux.

Comme en témoignent les figures 6 et 7, d par un nouveau cloisonnement engendre h et k ; ces deux éléments sont de même taille sur la figure 7 mais par contre, fig.6, une inégalité certaine peut être observée. Un tel phénomène se rencontre fréquemment et pourrait être dû à une action inhibitrice - sans doute de nature hormonale - exercée par le corps embryonnaire sur le blastomère immédiatement en contact avec lui.

Les segmentations se poursuivent ensuite dans la partie médiane du filament suspensorial : en effet, si on peut encore observer sur les figures 9, 13 et 15, deux cellules soeurs h et k, on compte à ce moment, trois cellules issues de l'élément f. On peut penser qu'il y a eu d'abord bipartition séparant f' et f'' puis secondairement division de f' en f'₁ et f'₂. Figure 11, la cellule h montre un noyau en début d'anaphase : cette mitose engendre deux nouvelles cellules h' et h''. Les cellules k' et k'' viennent de se séparer ainsi qu'en témoignent leurs noyaux visiblement en fin de télophase. Le stade suivant (Fig.12) permet d'observer une métaphase dans l'élément h' : ainsi sont édifiées les deux cellules h'₁ et h'₂.

C'est donc, en définitive, h'₁ descendante à la cinquième génération de la cellule basale cb du proembryon bicellulaire qui est à l'origine de la cellule hypophysaire.

Ce même proembryon (Fig. 12) montre que f'₁ et f'₂ sont deux cellules soeurs récemment issues de f'. Les divisions se poursuivent dans la partie moyenne du suspenseur. Occasionnellement, h'₂ se cloisonne (Fig.22 et 23).

La planche V retrace schématiquement la succession des cloisonnements suspensoriaux.

Une cloison en verre de montre **isole** dans l'hypophyse deux cellules superposées inégales : la cellule supérieure plus petite, donnera les initiales de l'écorce iec au sommet radiculaire, la cellule inférieure, plus grande, formera le primordium de la coiffe co, (Fig.20, 22, 23 et 24). Cette cloison en verre de montre s'appuie toujours sur les membranes latérales du dermatogène de l'hypocotyle.

Il y a le plus souvent bipartition, dans le sens vertical, de la cellule inférieure avant que s'opère le cloisonnement de la cellule supérieure (Fig.26, 28, 33,35) qui donne les quadrants hypophysaires. Parfois, cependant, on peut observer le phénomène inverse (Fig.24).

Assez souvent, la première paroi qui s'établit dans la cellule initiale de la coiffe est oblique et deux cellules dissymétriques sont ainsi édifiées. Toutefois, la symétrie peut être parfaite (Fig.37).

La division des initiales de l'écorce de la racine et des initiales de la coiffe se fait tardivement. En effet, l'embryon représenté sur la figure 37 est déjà pourvu d'assez volumineuses protubérances cotylédonnaires et il ne possède toujours que des quadrants dans les régions qui engendreront iec et co.

La division des cellules de la coiffe se fait plus précocement comme en témoigne la figure 38 qui montre de plus, très nettement, comment, par cloisonnement longitudinal, les cellules inférieures du dermatogène de l'étage 1 édifient les portions latérales de la coiffe.

EMBRYOGENIE DU CRAMBE MARITIMA L.

Cette espèce constitue, comme le signale J.M.GEHU (3) en 1960, "pratiquement la seule manifestation végétale décelable" sur les véritables déserts de pierres que constituent les levées de galets caractéristiques de certains points des côtes de la Manche.

GEHU (3) note que pour les Phytosociologues allemands et scandinaves (13), le Crambe maritima est une espèce nitro-halophile. Il souligne toutefois l'importance que semble jouer la structure physique du substratum sur la distribution de cette Crucifère sur nos côtes. De plus, cette plante vivace est remarquable par le fait qu'elle se perpétue par des bourgeons pouvant apparaître sur la tige souterraine mais aussi sur les racines.

Les échantillons ont été récoltés en station naturelle entre Ault et Cayeux au mois de Juin.

Il s'agit là, à notre connaissance, de l'unique station de Crambe maritima dans le département de la Somme.

Cette plante est glauque, charnue. Les feuilles inférieures sont relativement très grandes, pétiolées, profondément divisées, le limbe est ondulé sur ses bords. Tous ces caractères justifient le nom de Chou marin qui lui a été donné. Les feuilles supérieures sont plus allongées et légèrement dentées. Les fleurs blanches ou rougeâtres forment une grappe assez volumineuse. Les fruits globuleux, indéhiscent sont composés de deux parties superposées. La partie supérieure beaucoup plus volumineuse renferme ordinairement un ovule campylotrope. On peut remarquer que l'orientation de cet ovule dans le fruit est inverse de celle que nous avons pu observer chez le Cakile

p.s : papille stigmatique
a.sup : article supérieur de la silicule
a.inf : article inférieur de la silicule
o : ovule
m : micropyle
e : embryon
al : albumen



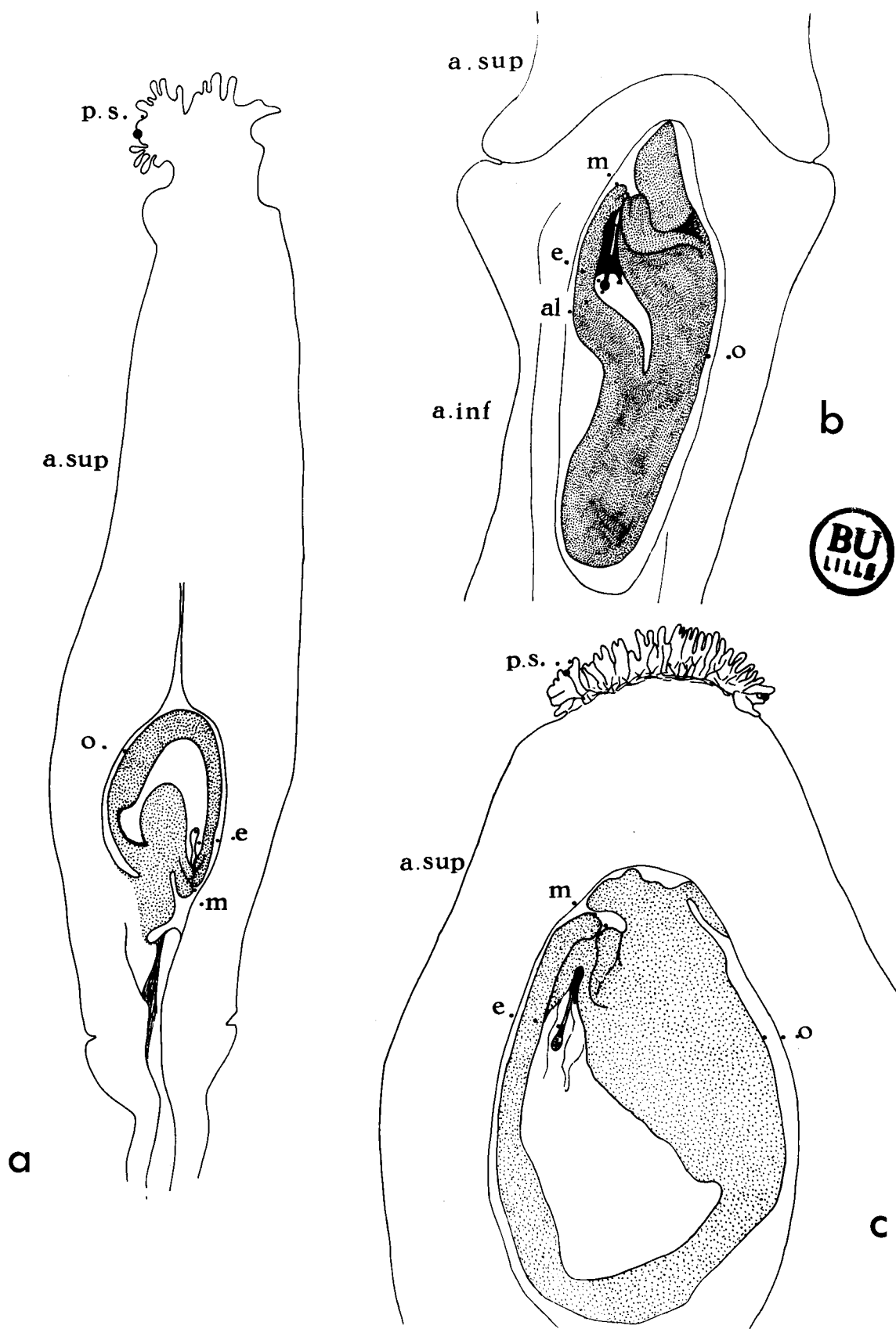


Planche V'. - Silicules en section longitudinale.

a, b : de Cakile maritima Scop.

c : de Crambe maritima L.

dans l'article supérieur de la silicule. Ici, en effet, le micropyle est dirigé vers la papille stigmatique.

L'article inférieur est stérile.

L'embryogénèse est figurée sur les planches numérotées de I à VII.

La cellule apicale ca du proembryon bicellulaire se divise dans le plan de la figure et un proembryon tricellulaire est ainsi formé (Fig.1 et 2).

La figure 3, témoigne de l'édification d'une tétrade en I caractéristique : ca a donné naissance à deux cellules juxtaposées ; de cb, au contraire, sont issues deux cellules superposées : la cellule médiane m et inférieure ci.

Les quadrants s'individualisent ensuite. La figure 4 montre que la paroi verticale qui sépare initialement ca peut être oblique. Toutefois, cette obliquité est sans effet sur les cloisonnements ultérieurs ; ce fait est analogue à celui observé chez le Cakile maritima.

Le stade suivant est caractérisé par l'apparition des octants disposés en deux étages superposés 1 et 1'.

Chacun des noyaux de l'étage 1' se divise ensuite transversalement, isolant ainsi d'emblée le dermatogène. Les figures de mitose qui ont pu être observées indiquent que ces cloisonnements peuvent se déclancher en même temps dans les étages 1 et 1' (Fig.6). Par contre, la figure 7 montre que la division peut être plus précoce dans l'étage 1'.

On peut noter, à ce moment, qu'au mode d'individualisation du dermatogène de particulièrement constant dans

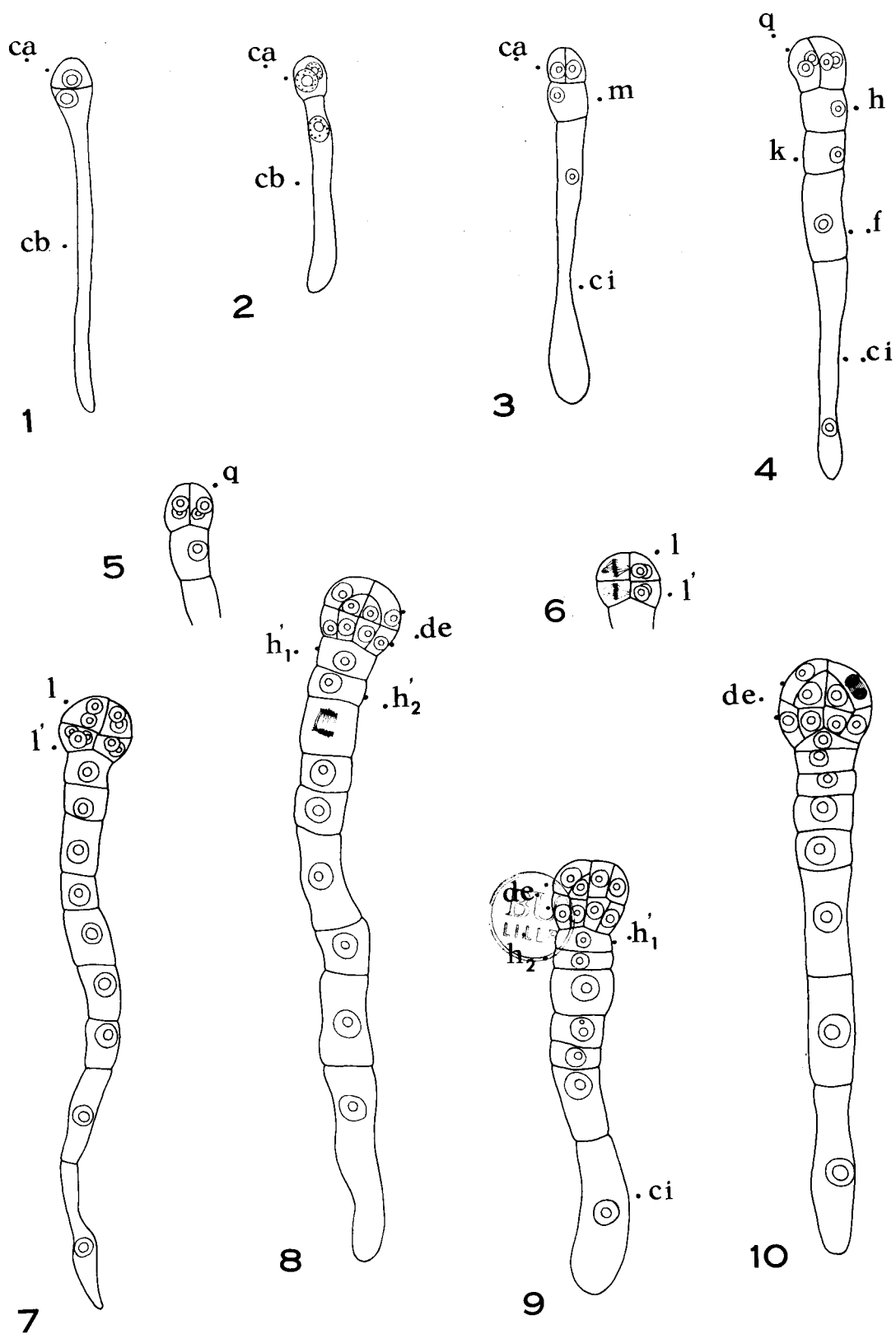


Planche I. - *Crambe maritima* L. De l'embryon bicellulaire à la différenciation de l'hypophyse.

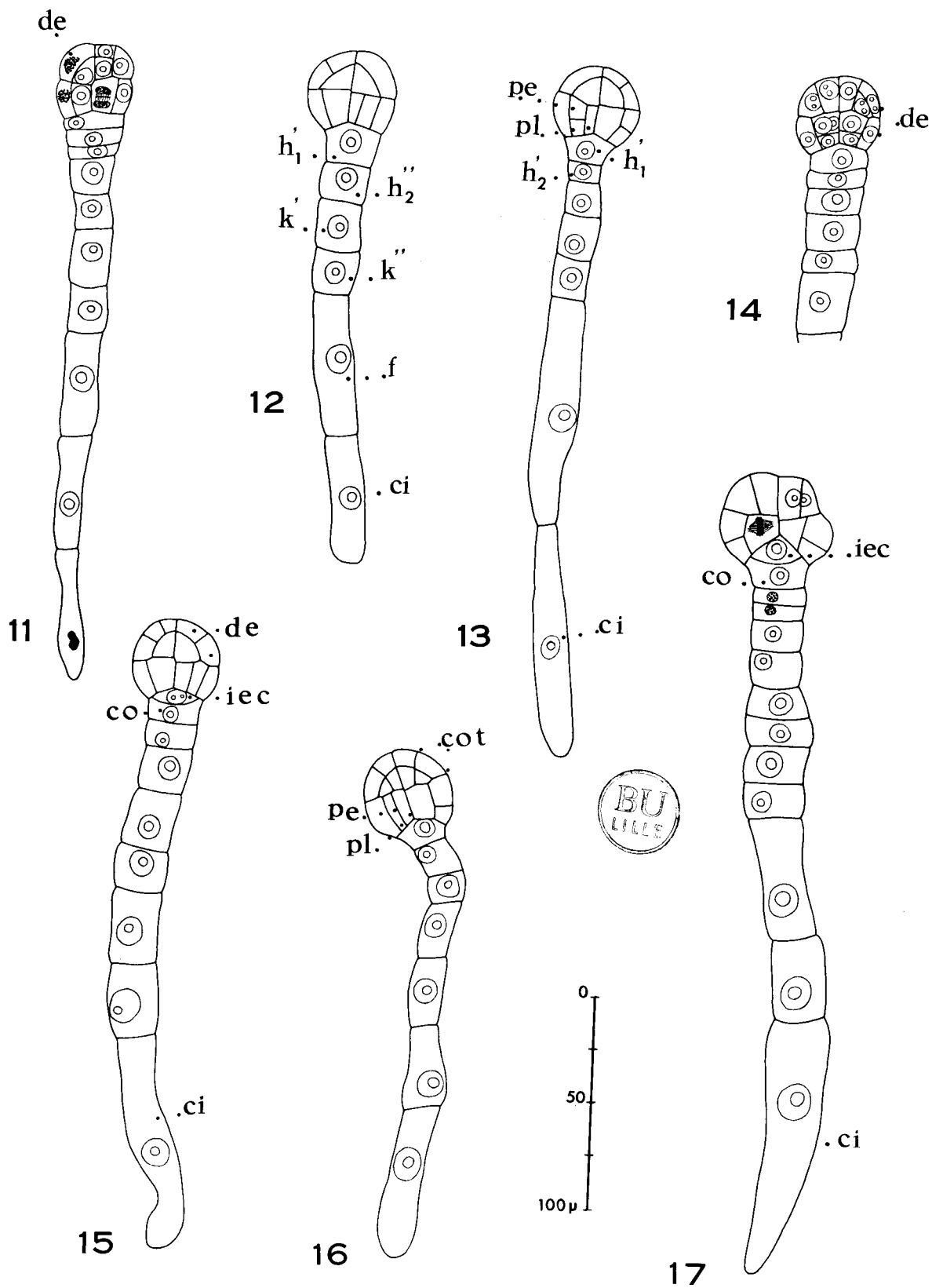


Planche II. - Crambe maritima L. La différenciation de l'hypophyse.

les octants inférieurs s'oppose celui qui se réalise dans les octants supérieurs. En effet, nous avons pu observer diverses possibilités, identiques d'ailleurs à celles que nous avons décrites au sujet du Cakile maritima.

Il peut y avoir division caractéristique soit, par cloisonnement tangentiel, du type Crucifères et plus spécialement du sous-archétype du Capsella Bursa pastoris (Fig.8, 10, 12 et 13), soit par cloisonnement vertical du type Renonculacées (archétype du Myosurus minimus comme en témoignent les figures 6, 9 et 11 (à droite), 14 et 15.

Si ce deuxième mode de cloisonnement n'affecte en général qu'un seul côté de l'étage 1, on peut l'observer néanmoins de part et d'autre de l'axe (Fig.14 et 15). La figure 14 montre aussi que l'isolement du dermatogène se fait alors secondairement par cloisonnement tangentiel. Les divisions radiales du dermatogène apparaissent dans les octants supérieurs 1, puis dans les octants inférieurs 1' (Fig.10, 12, 13, 16, 17).

Toutefois, l'embryon figuré en 11 témoigne d'une simultanéité de ces mêmes segmentations grâce à deux noyaux également en prophase dans le dermatogène de chacun de ces deux étages.

Par contre, la séparation des premiers éléments du périblème pe et du plérôme pl dans la partie hypocotylée est plus précoce que l'édification du point végétatif de la tige pvt et des cotylédons cot (Fig.12, 13, 15, 17).

Cependant, ce fait n'est pas absolument général : l'embryon figuré en 16 montre au contraire une certaine précocité dans l'individualisation des histogènes de l'étage 1.

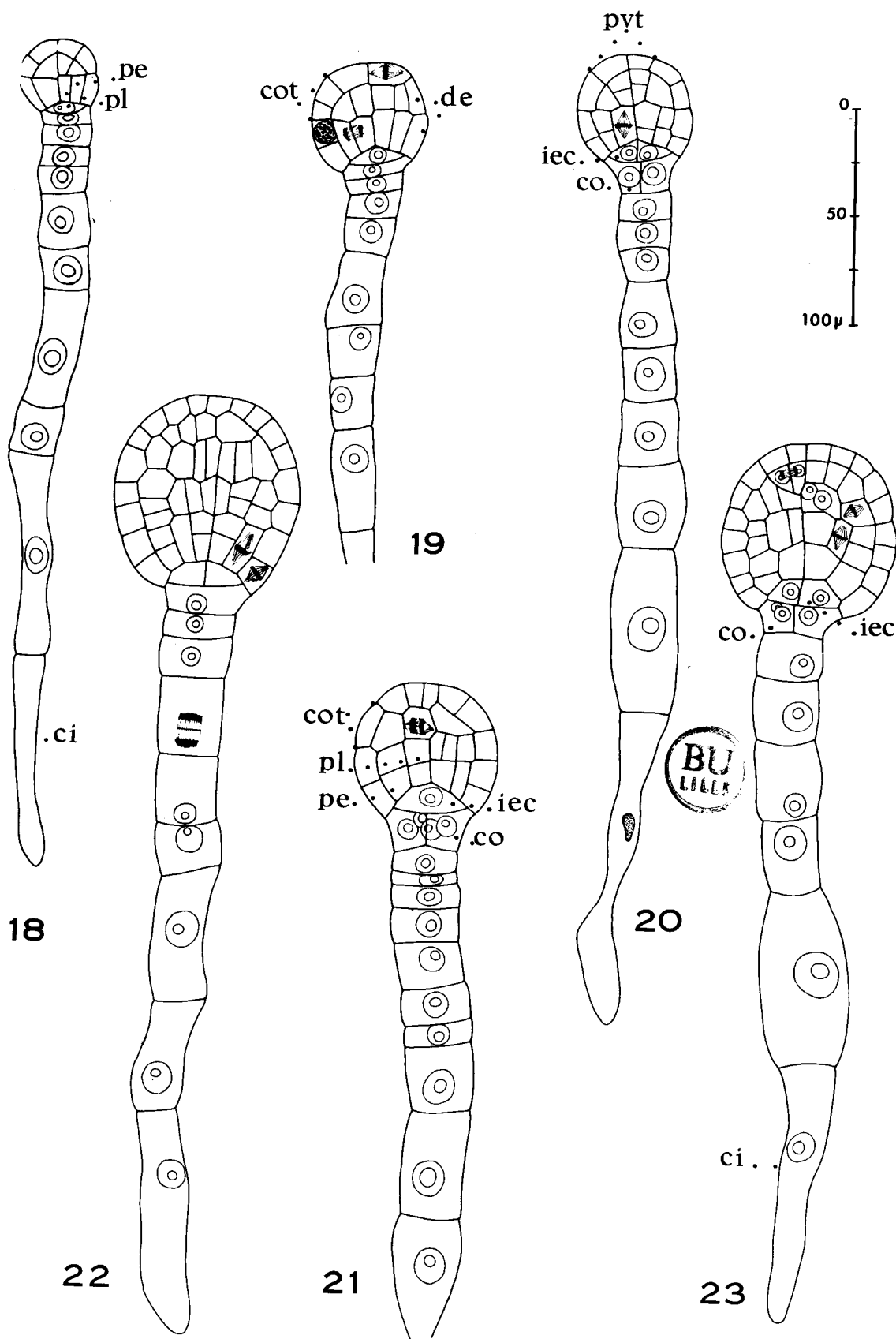


Planche III. - Crambe maritima L. Les stades postérieurs à la différenciation de l'hypophyse.

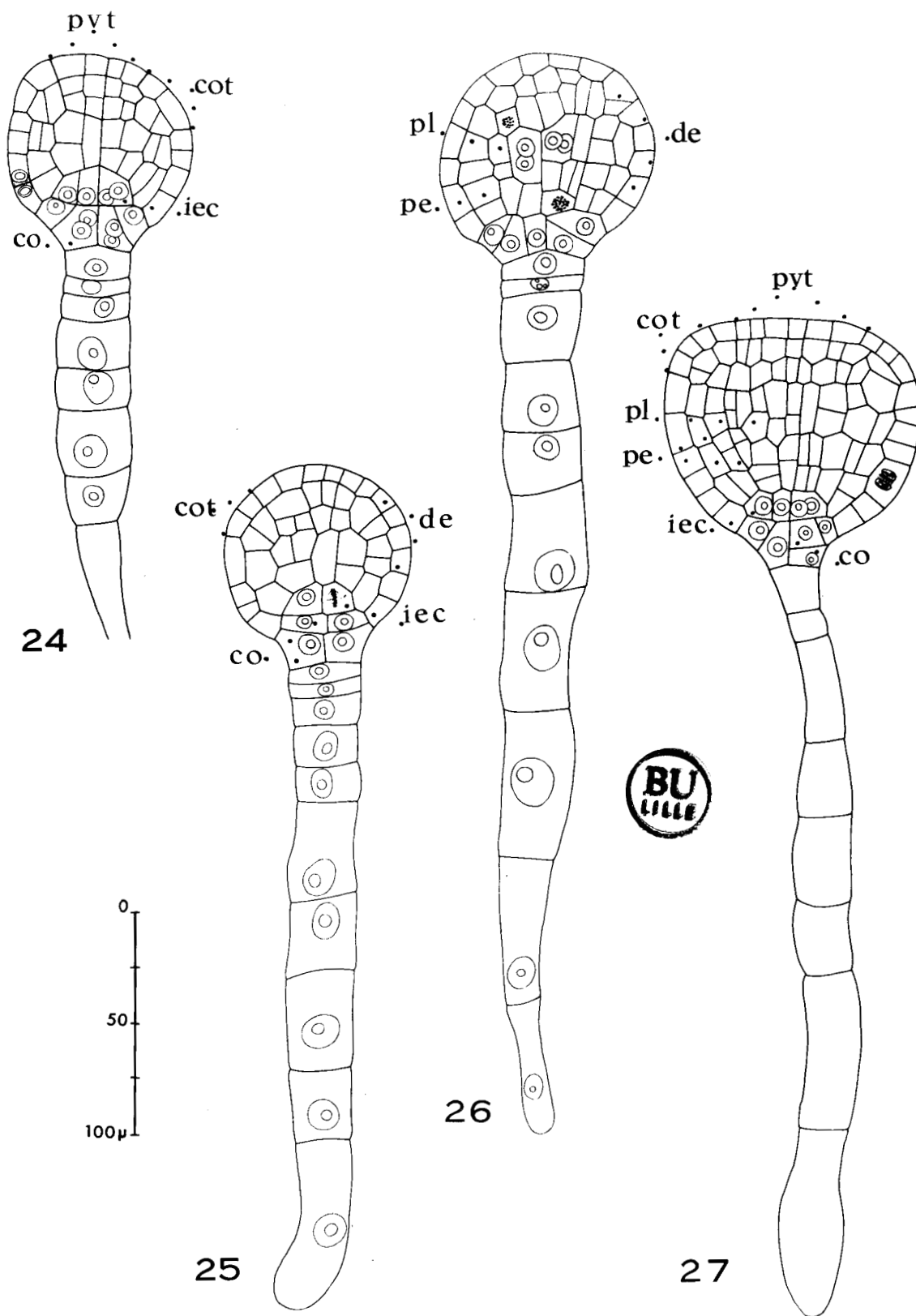


Planche IV. - Crambe maritima L. Les stades postérieurs
à la différenciation de l'hypophyse. (suite)

On peut observer que l'hypophyse prend une cloison en verre de montre s'appuyant sur les parois latérales du dermatogène de l'hypocotyle (Fig.15, 17 et suivantes). Elle délimite ainsi iec et co. L'apparition de cette cloison ne coïncide pas avec un stade de différenciation plus poussée du corps embryonnaire comme en témoignent les figures 15 et 17 par exemple comparées à la figure 16. Cette dernière montre en effet un corps embryonnaire où périblème et plérome d'une part, point végétatif de la tige et méristèmes cotylédonnaires d'autre part, sont bien individualisés mais dont la cellule hypophysaire n'est pas encore cloisonnée. La partie épicotylée n'en est encore qu'au stade d'édification du dermatogène (Fig.15 et 17) alors qu'une cloison en verre de montre a divisé l'hypophyse.

Les stades suivants montrent des proembryons où sont nettement individualisées d'une part dans la région cotylée sensu lato (étage 1), sous le dermatogène : les initiales du point végétatif de la tige et les initiales cotylédonnaires ; d'autre part, dans l'hypocotyle (étage 1'), dermatogène, périblème et plérome.

Les divisions d'abord horizontales puis verticales des cellules initiales du point végétatif de la tige sont plus précoces que celles qui affectent les initiales cotylédonnaires ; la direction de ces dernières est franchement radiale (Fig.24 et 25).

.
.

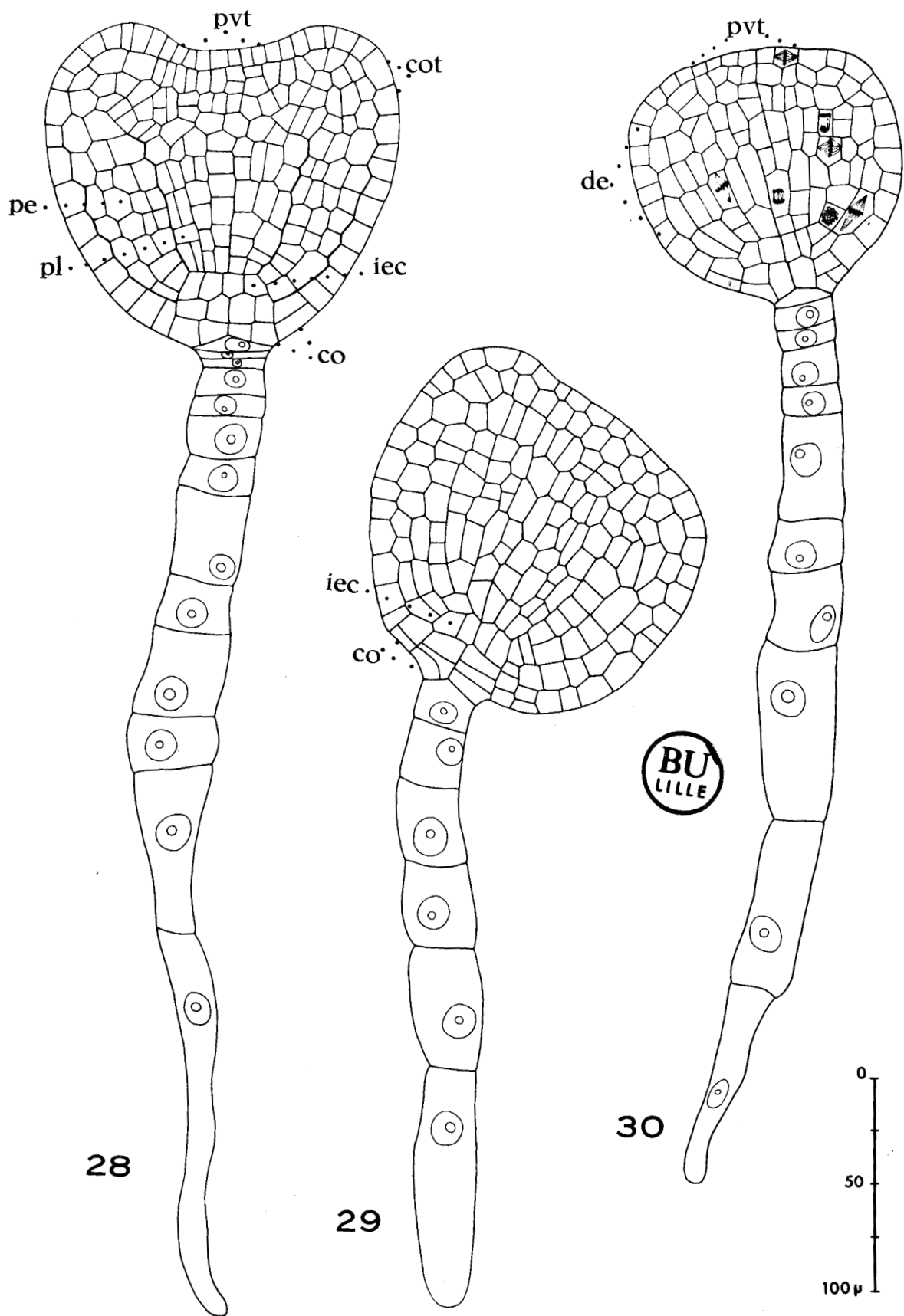


Planche V. - *Crambe maritima* L. Les derniers stades de l'embryogénèse.

Le devenir des cellules m et ci issues de la cellule cb du proembryon bicellulaire est identique - dans ses grandes lignes - à celui qui a été décrit pour le Cakile maritima.

Un suspenseur filamenteux, plus ou moins long, est finalement engendré par les divisions spécialement actives des cellules issues de m.

Nous avons pu déterminer l'origine de l'hypophyse qui - comme dans le cas du Cakile - est descendante de cb à la cinquième génération.

La planche (VI) indique schématiquement la succession des cloisonnements suspensoriaux. Après l'apparition de la cloison en verre de montre dans la cellule hypophysaire, iec et co sont le siège de segmentations cruciales qui donnent naissance à un quadrant d'initiales (Fig.20).

La figure 21 témoigne du fait que l'étage inférieur de l'hypophyse se divise avant l'étage supérieur. Toutefois, on peut observer le phénomène inverse (Fig.22) ou bien encore les divisions peuvent être simultanées (Fig.23).

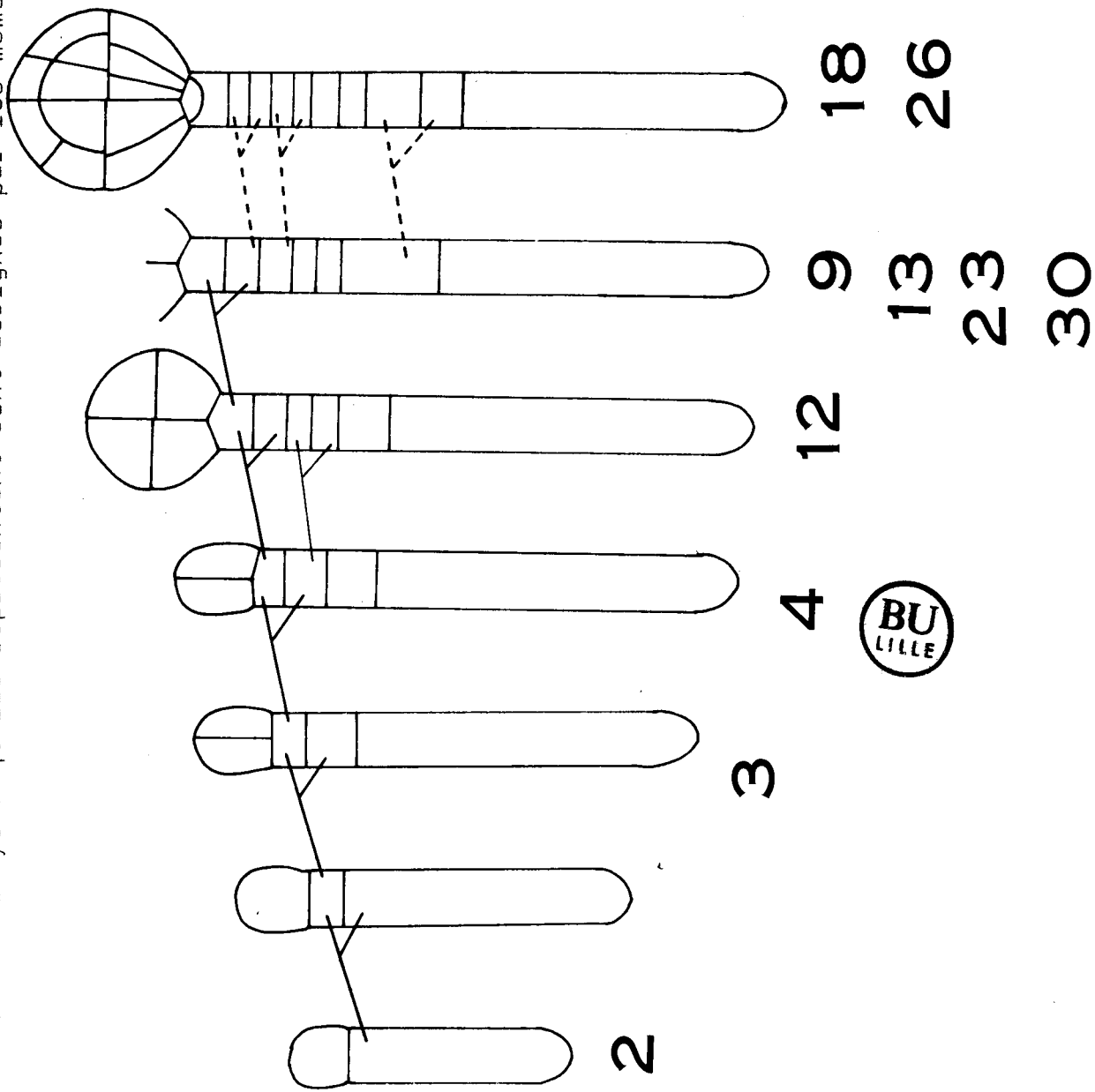
Le rythme des divisions s'accélère au niveau des cellules initiales de la coiffe dont les portions latérales s'édifient par cloisonnement longitudinal des cellules inférieures du dermatogène de l'hypocotyle (Fig.28, 29).

Enfin, au cours du développement embryonnaire de cette espèce, il nous a été possible d'observer une certaine hypertrophie du filament suspenseur, dans son ensemble (Fig.21, 23, 25 et 26). Mais, la cellule basale n'était jamais renflée en une énorme vésicule micropylaire comparable à celle du Capsella Bursa pastoris, exception faite toutefois de l'embryon représenté sur la figure a, planche VII.



Planche VI. - Crambe maritima L. Tableau schématique du développement.

Les schémas et les embryons qu'ils représentent sont désignés par les mêmes numéros.



On peut noter que, dans ce même embryon, le développement de la région hypophysaire est anormal. Des aspects également aberrants de cette même région ont pu être observés sur d'autres embryons (Fig.b et c). Ils vont de pair, semble-t-il, avec d'autres particularités telles que l'existence de cellules spécialement nombreuses constituant le suspenseur (Fig.b, planche VII).

Il ne semble donc pas interdit de penser que dans le cas précis de l'embryon de la figure a , l'hypertrophie de la cellule basale est due à un développement anormal.



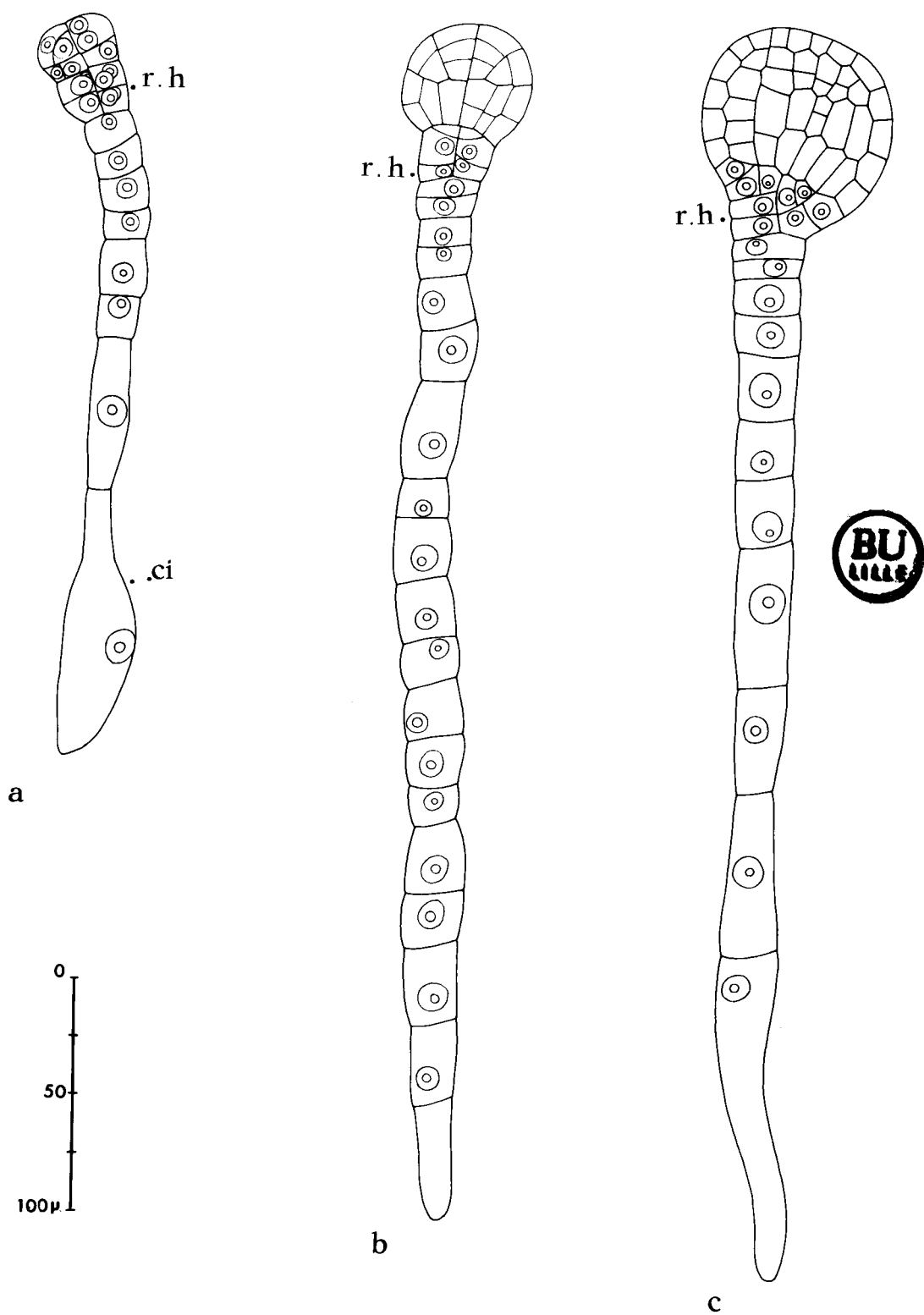


Planche VII. - Crambe maritima L. Quelques types de développement anormal.

ANALYSE DES RESULTATS.

L'étude détaillée du développement normal de l'embryon du Cakile maritima et du Crambe maritima nous a permis de confirmer leur place parmi les autres Crucifères dans la première période du système embryogénique de R. SOUEGES (10).

Nos observations sont également en accord avec celles de A.LEBEGUE (7) qui, après examen approfondi, de près de trente espèces, a pu préciser nettement l'origine du blastomère m (descendant de cb) et montrer ainsi que la distinction des deux variations Capsella et Alyssum de JOHANSEN (6) "reposait sur des bases trop fragiles pour être maintenue", ce qui est une façon polie de rejeter la précédente affirmation.

Le travail de L.C.RIDDLE (8) concernant l'embryologie de l'Alyssum macrocarpum ne permet pas plus de retrouver les données de JOHANSEN.

Dans tous les cas, nous avons en résumé :

ca → pvt + pco + phy + icc

cb → iec + co + s

On peut dégager toutefois certaines particularités du développement sinon propres à ces deux espèces, néanmoins assez rares chez les autres Crucifères. Les deux premières se retrouvent chez plusieurs autres espèces et présentent une importance moindre en regard de la troisième particularité qui est une exception dans la famille :

1° A. propos de l'obliquité de la cloison qui divise la cellule apicale au stade de la tétrade, nos observations rejoignent celles de P.SARRAZIN (9) qui, pour un même

phénomène présenté par le Thlaspi arvense, a montré que ce fait n'entraîne "aucune conséquence grave pour la suite de l'embryogénie".

2° Au sujet des cloisonnements verticaux des éléments sous-épidermiques adjacents à l'axe (qui donneront naissance au point végétatif de la tige) que nous avons rencontrés assez fréquemment chez ces deux espèces, on peut remarquer que des observations analogues étaient rares chez les Crucifères. A.LEBEGUE et P.SARRAZIN (9) signalent toutefois un fait identique pour l'Erysimum perofskianum et le Teesdalia.

D'autre part, la bipartition des éléments profonds du point végétatif observée une fois chez le Cakile est analogue à celle décrite par A.LEBEGUE et P.SARRAZIN (9) au cours de l'embryogénèse du Thlaspi, de l'Aubrietia et du Berteroa.

On peut noter que, pour ces auteurs, les cellules initiales "sont à leur origine, à la fois des initiales de fonction et des initiales de position" ; par la suite, elles perdent, en quelque sorte, leurs caractères méristématiques, seule persiste leur place privilégiée.

3° En ce qui concerne les diverses modalités d'isolement du dermatogène, il est intéressant de constater que - aussi bien chez le Crambe maritima que chez le Cakile maritima - le type de cloisonnement dans les octants supérieurs par des parois verticales parallèles aux parois méridiennes, caractéristique de la famille des Renonculacées, est presque aussi fréquent que le mode de division par des cloisons tangentielles qui caractérise la famille des Crucifères.

Or, un tel phénomène n'avait pu être décelé qu'une seule fois, chez deux espèces différentes, par A.LEBECUE et P.SARRAZIN en 1957 (9).

Nos observations répondent à l'idée émise par ces auteurs : "Pour peu que l'on examine de nombreux échantillons et surtout des genres et des espèces variées, il n'est pas interdit de penser que l'on retrouvera chez les Crucifères, tous les intermédiaires entre le type du Myosurus et celui du Capsella comme nous avons pu le signaler ici au sujet de l'Aubrietia et du Teesdalia". De plus, il est intéressant de constater que, dans le cas du Cakile maritima, nous avons pu observer un type de cloisonnement lui-même intermédiaire entre les deux types précédemment décrits.

. . .

Il a été démontré, en embryologie comparée, qu'un embryon est d'autant plus évolué que les différenciations de ses blastomères sont plus précoces.

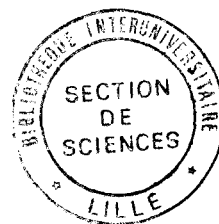
De ce fait, le niveau évolutif des Crucifères est supérieur à celui des Renonculacées. Toutefois, à l'intérieur même de la famille des Crucifères, certains genres ou espèces semblent doués eux-mêmes d'un plus ou moins grand degré d'évolution.

En effet, le Cakile maritima et le Crambe maritima présentent, très souvent, une spécialisation peu précoce des éléments du dermatogène si on le compare à celle des Crucifères en général. De plus, nous avons pu observer un certain retard dans le développement de ca par rapport à

cb pendant les premiers stades du développement du Cakile. Or, en 1952, A.LEBEGUE (7), au sujet d'un phénomène analogue rencontré chez le Cardamine pratensis et le Turritis glabra, note que R.SOUEGES considère qu'il s'agit là d'un caractère d'évolution peu accusée.

La différenciation tardive de la cellule hypophysaire qui descend de cb à la cinquième génération, confirme encore le caractère "primitif" des embryons appartenant à ces deux espèces.

Il n'est pas impossible de soutenir qu'embryologiquement le Cakile et le Crambe forment une transition entre le sous-archétype du Capsella et l'archétype du Myosurus, reliant le développement embryonnaire des Crucifères et des Renonculacées dont les grandes affinités se trouvent à nouveau soulignées.



Ce travail a été effectué au laboratoire de Biologie Végétale du Collège Scientifique Universitaire d'Amiens sous la direction de Monsieur le Professeur A. LEBEGUE. Qu'il me permette de lui exprimer ici, ma plus vive reconnaissance pour m'avoir fait l'honneur de me confier cette étude et pour la bienveillance qu'il a toujours eu la bonté de me témoigner.

Je remercie également mon collègue G.SULMONT qui a contribué, pour une grande part, à la réalisation des photographies.

RESUME

Le Cakile maritima et le Crambe maritima, présentent le développement embryonnaire typique des Crucifères qui répond aux caractéristiques du sous-archétype du Capsella Bursa pastoris, subdivision du mégarchétype IV, dans la première période du système embryogénique de R.SOUÈGES, série A, variante A₂.

Les étapes de l'embryogénèse peuvent être schématisées comme suit, selon les abréviations usuelles en embryologie végétale :

ca → pvt + pco + phy + icc
cb → iec + co + s

Toutefois, certaines particularités du développement, sinon propres à ces deux espèces, néanmoins assez rares chez les autres Crucifères, ont pu être décelées. Elles concernent l'obliquité qui peut affecter la cloison qui, au stade de la tétrade, divise la cellule apicale, les divers types de cloisonnements qui ont pu être observés au niveau des cellules qui donneront naissance au point végétatif de la tige et la différenciation tardive de la cellule hypophysaire.

Ces observations, jointes à celles qui ont rapport aux modalités d'isolement du dermatogène de la partie cotylée sensu lato - en particulier, par des cloisons verticales parallèles aux parois méridiennes, comme il est de règle dans la famille des Renonculacées et plus spécialement dans le mégarchétype IV dont le type fondamental

représentatif est le Myosurus minimus -, nous ont permis de conclure, pour ces deux espèces, à un degré d'évolution peu accusée.

Le Cakile maritima et le Crambe maritima occupent de ce fait, en quelque sorte, une place privilégiée, intermédiaire embryologiquement - à ne considérer que le développement embryonnaire - entre les Renonculacées et les Crucifères.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- (1) AHUJA (Y.R.) et BHADURI (P.N.) The embryology of Brassica campestris L. Var Toria Duth et Full. (Phytomorphology, 1956, 6 n°1, p.63).
- (2) BAILLON (H.) Histoire des plantes (Hachette, édit., 1867-1869).
- (3) GEHU (J.M.) La végétation des levées de galets du littoral français de la Manche. (Bull. Soc. Bot., Nord de la France, 1960, 13 n°4, p.141-152).
- (4) HANSTEIN (J.) - Die Entwicklung des Keimes der Monocotylen und Dicotylen (Hansteins Bot., 1870, Abh. I, Bonn).
- Die Scheitelzelgruppe in vegetations punkt der Phanerogamen (Festschr. Niederrhein Ges. Natur. U. Heilkunde, 1868, p.109-143).
- (5) HOFMEISTER (W.) - Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen (Leipzig, 1849).
- Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen (Jahrb. wiss. Bot., 1858, 1.)
- (6) JOHANSEN (D.A.) Plant embryology - Embryogeny of the spermatophyta (The Chronica botanica Cie, édit., Waltham, 1950).
- (7) LEBEGUE (A.) Recherches embryogéniques sur quelques Dicotylédones dialypétales. (Ann. Sc. Nat. Bot., 1952, II^e série, 13, p.1-160).
- (8) RIDDLE (L.C.) The embryology of Alyssum macrocarpum. (Bot. Gaz., 1898, 26, p.314-324).

- (9) SARRAZIN (P.) Contribution à l'embryologie comparée des Crucifères (Thèse pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'Université de Lille - Pharmacie - 1957).
- (10) SQUEGES (R.) - La segmentation (1er fascicule, Hermann et Cie, édit., Paris 1935 ; 2e fascicule, ibid., 1936).
- La différenciation (1er fascicule, Hermann et Cie, édit., Paris, 1936 ; 2e fascicule, ibid., 1936).
 - Les lois du développement (Hermann et Cie, édit., Paris 1937).
 - Embryogénie et Classification. L'espèce et les classifications actuelles. (Hermann et Cie, édit., Paris, 1938).
 - Embryogénie et Classification . Essai d'un système embryogénique : Partie générale (Hermann et Cie, édit., Paris, 1939).
 - Sur le développement de l'embryon chez le Myosurus minimus L. (C.R. Acad. Sc., 1911, 153, p.686).
- (11) SQUEGES (R.) Embryogénie et Classification. Essai d'un système embryogénique : Partie spéciale, Première période du système (Hermann et Cie, édit., Paris, 1948).
- (12) SQUEGES (R.) - Nouvelles recherches sur l'embryogénie des Crucifères (C.R. Acad. Sc., 1914, 158, p.1356-1359).
- Nouvelles recherches sur l'embryon des Crucifères. (Ann. Sc. Nat. Bot., 1914, 19, 9e série, p.311-339).
 - Les principales divisions de l'oeuf et l'origine de l'hypophyse chez le Capsella Bursa pastoris Moench. (C.R. Acad. Sc., 1916, 163, p.158-160).

- Les premières divisions de l'oeuf et les différenciations du suspenseur chez le Capsella Bursa pastoris Moench. (Ann. Sc. Nat. Bot., 1919, 1, 10e série, p.1-28).

- (13) TULASNE (L.R.) - Etude d'embryogénie végétale (Ann. Sc. Nat. Bot., 1849, 12, 3e série, p.21).

- Nouvelles études d'embryogénie végétale (Ann. Sc. Nat. Bot., 4, 4e série, p.65).

- (14) TUXEN (R.) Grundriss einer Systematik der Nitrophilen Unkrantgesellschaften in der Eurosibirischen Region Europas. (Mitt. der Florist - soziolog., Arbeitsg., 1950, N.F. 2, p.99-175).

