

50376
1965
73

50376
1965
73

FACULTE DES SCIENCES DE LILLE
COLLEGE SCIENTIFIQUE UNIVERSITAIRE

D'AMIENS

DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES DE SCIENCES NATURELLES

Gérard SULMONT



CONTRIBUTION A L'ETUDE DES TRANSFORMATIONS
DE L'OVULE EN GRAINE CHEZ LE MECONOPSIS CAMBRICA Vig.

Présenté le 12 Mars 1965 devant la commission d'examen

M. M. HOCQUETTE	Président
M. A. LEBEGUE	Rapporteur
M. P. CELET	Examineur

SCD LILLE 1



D 030 272058 6

50376
1965
73

50376
1965
73

FACULTE DES SCIENCES DE LILLE
COLLEGE SCIENTIFIQUE UNIVERSITAIRE
D'AMIENS

DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES DE SCIENCES NATURELLES

Gérard SULMONT



CONTRIBUTION A L'ETUDE DES TRANSFORMATIONS
DE L'OVULE EN GRAINE CHEZ LE MECONOPSIS CAMBRICA Vig.

Présenté le 12 Mars 1965 devant la commission d'examen

M. M. HOCQUETTE	Président
M. A. LEBEGUE	Rapporteur
M. P. CELET	Examineur

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES TRANSFORMATIONS
DE L'OVULE EN GRAINE CHEZ LE MECONOPSIS CAMBRICA Vig.

--=0==--

Nous commencerons par décrire le matériel utilisé et nous exposerons ensuite brièvement les techniques qui ont permis les observations.

L'ovule avant la fécondation fera d'abord l'objet de notre étude, puis, nous suivrons les transformations de l'albumen et des téguments au cours de la maturation de la graine.

Dans un quatrième chapitre, nous étudierons l'embryon au cours de son développement que nous comparerons à celui des représentants dans la même famille.

En conclusion nous essaierons, à la lumière des faits apportés par l'embryologie, de comparer entre eux les divers genres de la famille des Papavéracées.

Le plan de notre travail sera donc le suivant :

PLAN

	Pages
Introduction et historique.	
Le matériel.	
Les techniques.	4
L'ovule avant la fécondation :	
La capsule, position de l'ovule, vascularisation, téguments.	9
Evolution du nucelle.	10
Formation et description du sac embryonnaire.	11
Transformation de l'ovule en graine :	
Evolution des téguments.	13
Evolution de l'albumen.	14
Etude de l'embryon :	
Développement de l'embryon.	17
Analyse des résultats.	20
Conclusions.	22
Résumé.	25
Bibliographie.	27

I MATERIEL ET TECHNIQUES.

Le genre Meconopsis qu'Engler et Prantl placent dans la tribu des Papavereae près du genre Papaver, groupe des plantes de montagne que l'on rencontre principalement en Europe et un peu en Asie. Le Meconopsis cambrica Vig. est une herbe vivace assez rare préférant des lieux ombragés entre 500 et 2 000 mètres d'altitude. Les échantillons étudiés ont été récoltés dans deux stations de la vallée de Chaudefour (Puy de Dôme) au cours des étés 1961 et 1962.

C'est une plante de 20 à 50 centimètres de hauteur, d'aspect voisin du Coquelicot d'où elle tire son nom : du grec "Mecon" = pavot et "opsis" = aspect ; mais la fleur présente quatre pétales jaune soufre devenant jaune orangé par la suite. Le fruit est une capsule glabre en massue présentant 4 à 6 sillons longitudinaux. L'ovaire, allongé, ovoïde, est supporté par un court gynophore, le style est court mais néanmoins distinct ; les stigmates au nombre de 4 à 6 forment un bouquet velouté au sommet du fruit. La déhiscence s'effectue par des petites valves qui se soulèvent sous le style. La croissance de la capsule est très rapide après l'ouverture du bouton ; dès le stade de la tétrade embryonnaire le fruit a atteint son plein développement. Aux stades plus avancés, le degré de sclérisation des parois de la capsule peut seul donner une indication sur le développement de l'embryon.

Les coupes ont été faites au microtome après inclusion des pièces dans la paraffine. Pour les fruits encore jeunes nous avons effectué les coupes transversales ou longitudinales dans la capsule entière ; avec le durcissement des tissus de la capsule nous avons dû procéder à l'isolement des graines dont il a été nécessaire de ramollir

les téguments, chez les plus âgées, par un séjour de cinq à dix minutes avant la fixation dans du lactophénol. Les fixations ont été réalisées à l'alcool absolu ou à l'alcool acétique. Nous avons utilisé principalement deux sortes de coloration : l'hématoxyline selon la technique de Heidenhain après mordantage par l'alun de fer. Les durées s'avérant les plus efficaces pour une bonne coloration des noyaux sont les suivantes :

- douze heures de mordantage à l'alun de fer
- douze heures à l'hématoxyline
- différenciation dans l'alun à 3 % puis à 1 %.

Le carmino-vert de Mirande a donné souvent des résultats intéressants sur le matériel jeune. Une coloration différentielle des diverses parties de la graine a permis une recherche rapide et aisée des stades jeunes de l'embryon tout en fournissant une image tout-à-fait correcte de la structure.

Les meilleurs résultats ont été obtenus par le traitement à l'hématoxyline suivi d'un passage de dix minutes au carmino-vert.

Les dessins ont été exécutés à la chambre claire O.P.L. suivant divers grossissements. Sauf pour quelques croquis d'ensemble nous avons constamment utilisé l'objectif à immersion 1/15.

LA POSITION SYSTEMATIQUE DU MECONOPSIS CHEZ LES PAPAVERACEES,
GENRES ET ESPECES DE CETTE FAMILLE QUI ONT FAIT L'OBJET
D'INVESTIGATIONS EMBRYOLOGIQUES.

Le Meconopsis cambrica Vig. est connu depuis fort longtemps, d'abord sous le nom de Papaver cambricum L. puis à partir de 1814 sous son nom actuel qui fut proposé par

Viguiier (28) ; par la suite près de quarante-cinq espèces s'inscriront sous ce genre nouveau.

En 1824 De Candolle fait adjoindre, comme 9ème genre dans l'ordre des Papaveraceae de Jussieu (1789), le genre Meconopsis et sépare la famille des Papavéracées de celle des Fumariacées (5) Bentham et Hooker en 1862 complètent cette classification (3). Ces systèmes ont été remaniés par Engler et Prantl dans les *Natürlichen Pflanzenfamilien* (9), leurs classification et nomenclature faisant autorité, nous en donnons ici le tableau résumé : en soulignant les genres qui ont à notre connaissance déjà fait l'objet d'études embryologiques.

Famille : PAPAVERACEAE

I sous famille Hypecoideae (maintenant inclus dans la famille des Fumariacées).

Hypecoum (Souèges 1943) (21) Ptéridophyllum.

II sous famille Papaveroideae (forme actuellement la famille Papavéracées).

Tribu 1 Platystemoneae.

Platystemon, Hesperomecon, Meconella.

Tribu 2 Romneyeae.

Romneya, Arctomecon.

Tribu 3 Eschscholtzieae.

Dendromecon Hunnemannia, Petromecon.

Eschscholtzia (Souèges 1949) (24).

Tribu 4 Chelidoniae.

Sanguinaria, Eomecon, Stylophorum,
Hylomecon, Coreanomecon, Dicranos-
tigma (Crété 1957) (7), Chelidonium
(Souèges 1936) (19), Macleaya,
Bocconia.

Tribu 5 Papavereae.

Glaucium, Roemaria (Souèges 1948)
(23), Cathcartia, Meconopsis, Arge-
mone, (Souèges 1949) (25) Papaver
(Souèges 1926) (17), Canbya.

III sous famille : Fumarioideae (formant actuellement la
famille des Fumariacées).

Tribu 1 Corydaleae.

Dactylicapnos, Dicentra, Corydalis (22),
(Souèges 1946), Roborowskia, Phaco-
capnos, Cysticapnos, Sarcocapnos,
Adlumia, Ceratocapnos.

Tribu 2 Fumariæae.

Trigonocapnos, Rupicapnos, Fumaria (20),
(Souèges 1941), Fumariola, Platycapnos,
Discocapnos.

Après les travaux de Chauveaud (6) sur l'appareil
conducteur à la germination, de Hanstein (10), Douliot (8),
Schmidt (26) sur l'origine des tissus de la plante adulte,
de Van Tieghem (27) sur l'anatomie et la morphologie florale
et enfin de Payer (15) et Baillon (1) sur le développement
de la fleur, nous devons à Bersillon (2) une étude complète
des appareils végétatifs et floraux de nombreuses Papavé-
racées.

Les premières études portant sur l'embryologie des Papavéracées ont été effectuées par René Souèges en 1926 avec le développement de l'embryon de Papaver Rhoeas (17). En 1936 il donne le résultat de ses travaux sur l'évolution embryologique du Chelidonium majus (19) puis en 1948 du Roemeria violacea (23) et de l'Argemone mexicana (25).

Crété publié en 1957 l'embryogénèse du Dicranostigma Franchetianum (7).

Il nous a paru utile d'aborder l'étude du Meconopsis qui n'a jamais fait l'objet d'études embryologiques, pour en tirer une contribution aux connaissances embryologiques, systématiquement et phylogéniques de la famille.

Ce travail a été poursuivi au laboratoire de Biologie Végétale du Collège Scientifique Universitaire d'Amiens. Monsieur le Professeur Lebègue a guidé mes recherches ; je lui exprime ici ma profonde gratitude pour les encouragements et les précieux conseils qu'il m'a constamment prodigués. Je lui suis très reconnaissant de la bienveillance avec laquelle il m'a accueilli dans son laboratoire et de l'intérêt qu'il a bien voulu me porter.

II L'OVULE AVANT LA FECONDATION.

Les travaux de Bersillon sur les Papavéracées ont orienté vers des horizons nouveaux les connaissances de la structure du pistil (2). La "théorie classique du carpelle" se trouve très fortement ébranlée par des données ontogéniques et histogéniques précises. L'indépendance mise en évidence par Bersillon, existant entre les ébauches des valves et des placentas dès l'origine est encore visible sur une coupe transversale de l'ovaire de Meconopsis cambrica. Cette coupe (Fig.1 Planche I) montre une paroi mince formée de cinq valves (d'autres exemplaires en présentent quatre ou six) laissant libre une vaste cavité centrale où font saillie cinq volumineux placentas disposés comme d'épaisses lames rayonnantes et supportant un grand nombre d'ovules disposés sans ordre apparent. La jonction entre deux valves se fait au niveau d'un sillon longitudinal de la capsule et l'assemblage se réalise seulement par le contact de quelques files de cellules ; c'est à ce niveau que les lames placentaires se soudent à la paroi de la capsule. Le fait que placentas et valves demeurent bien distincts rend la notion de carpelle classique peu vraisemblable (Fig.3 Planche I), de même que l'interprétation du "semi-solid carpel" de Saunders (Fig.4 Planche I) (16), mais appuie la théorie du polymorphisme carpellaire : le pistil serait formé de deux types d'éléments, les uns fertiles les autres stériles (Fig.5 Planche I).

L'origine placentaire du style et des stigmates mise en évidence par Bersillon (2) peut être vérifiée par une simple coupe longitudinale de la capsule (Fig.2 Planche I).

Les valves se terminent au sommet de l'ovaire et la ligne de soudure avec le style est de même nature que celle que nous avons rencontrée entre deux valves en coupe trans-

PLANCHE I

Figure 1 : Coupe transversale de la capsule, x18 env.

Figure 2 : Coupe longitudinale x18 env.

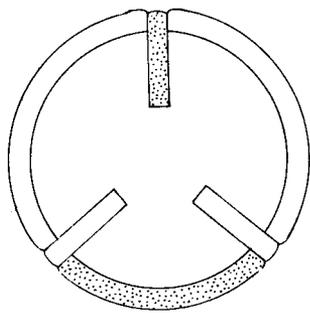
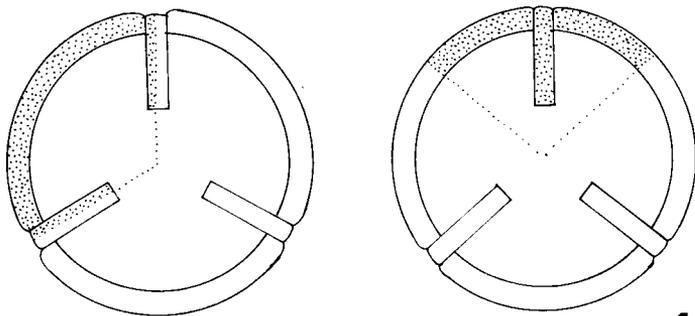
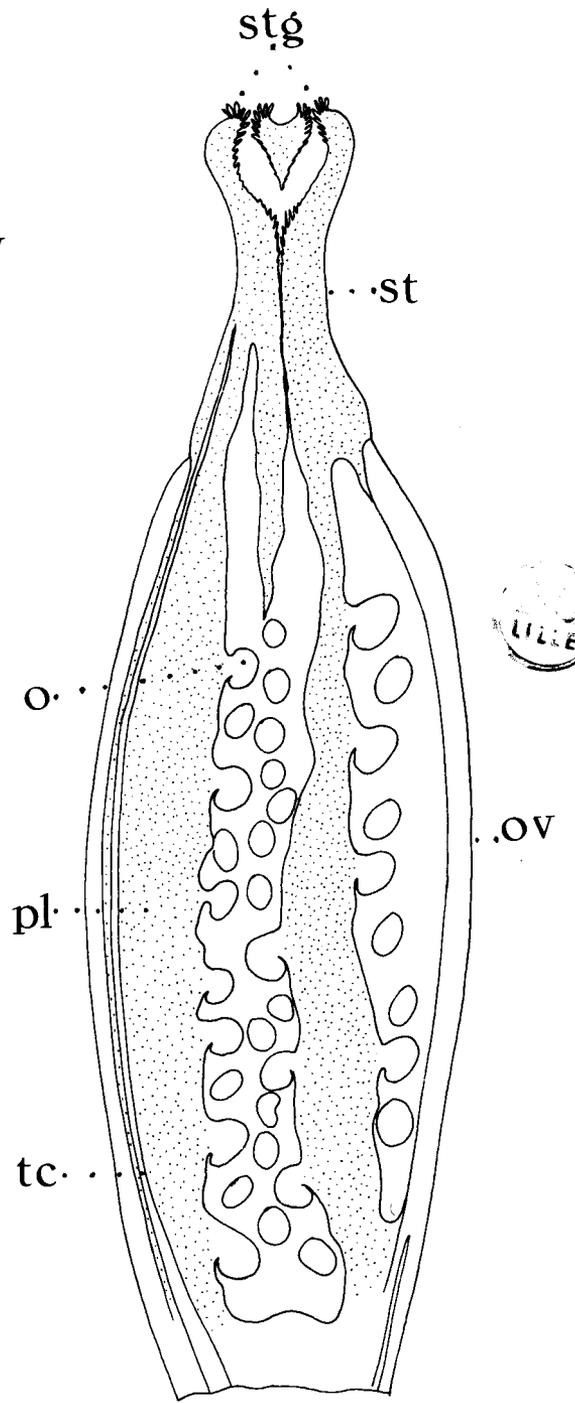
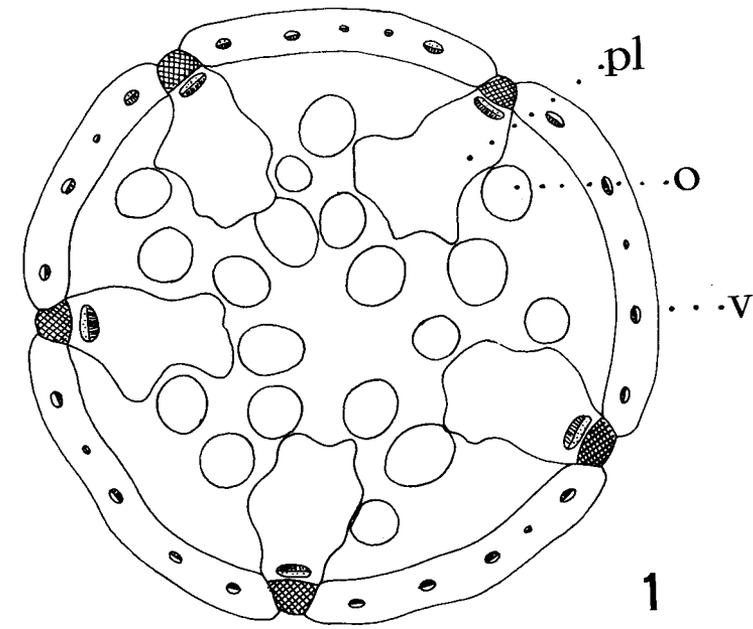
Figures 3, 4, 5 : Trois façons possibles de choisir les unités qui composent un pistil pluriloculaire à placentation pariétale.

Fig. 3 : L'unité est un "carpelle classique".

Fig. 4 : L'unité est un "semi-solid carpel".

Fig. 5 : Les unités sont de deux sortes :
" carpelle fertile" ou placenta.
" carpelle stérile" ou valve.

o, ovule ; ov, ovaire ; pl, placenta ; stg, stigmates ; st, style ;
tc, tissu conducteur ; v, valve.



5

2

versale. Les vaisseaux que l'on observe dans le style ne sont autres que les prolongements de la vascularisation des placentas tandis que le système vasculaire des valves se se perd au sommet de l'ovaire.

La coupe longitudinale de la capsule met également en évidence la position pendante de l'ovule ; le micropyle et la chalaze sont placés sur un même axe droit mais le raphé est plus court que l'ovule ; suivant la classification de Boquet (1959) on peut dire que l'ovule occupe une position ama-amphitrope (Planche II)(4).

Dans le funicule apparaissent au début de la maturation de l'ovule quelques vaisseaux annelés et spiralés même tardivement rayés qui cessent de se différencier au niveau de la chalaze (Fig.A Planche XIII). On ne constate aucune trace de vaisseaux conducteurs dans les téguments ce qui est normal pour une graine de petite taille.

Les téguments s'individualisent de chaque côté de la chalaze, le tégument externe comporte deux assises de cellules, le tégument interne en compte trois (Planche II). Ces cinq assises ont entre elles des aspects déjà différents. Entre les lèvres micropylaires des téguments, le micropyle est de largeur réduite. L'ouverture demeurée libre dans le tégument externe se trouve fortement décalée vers le funicule par rapport à celle du tégument interne.

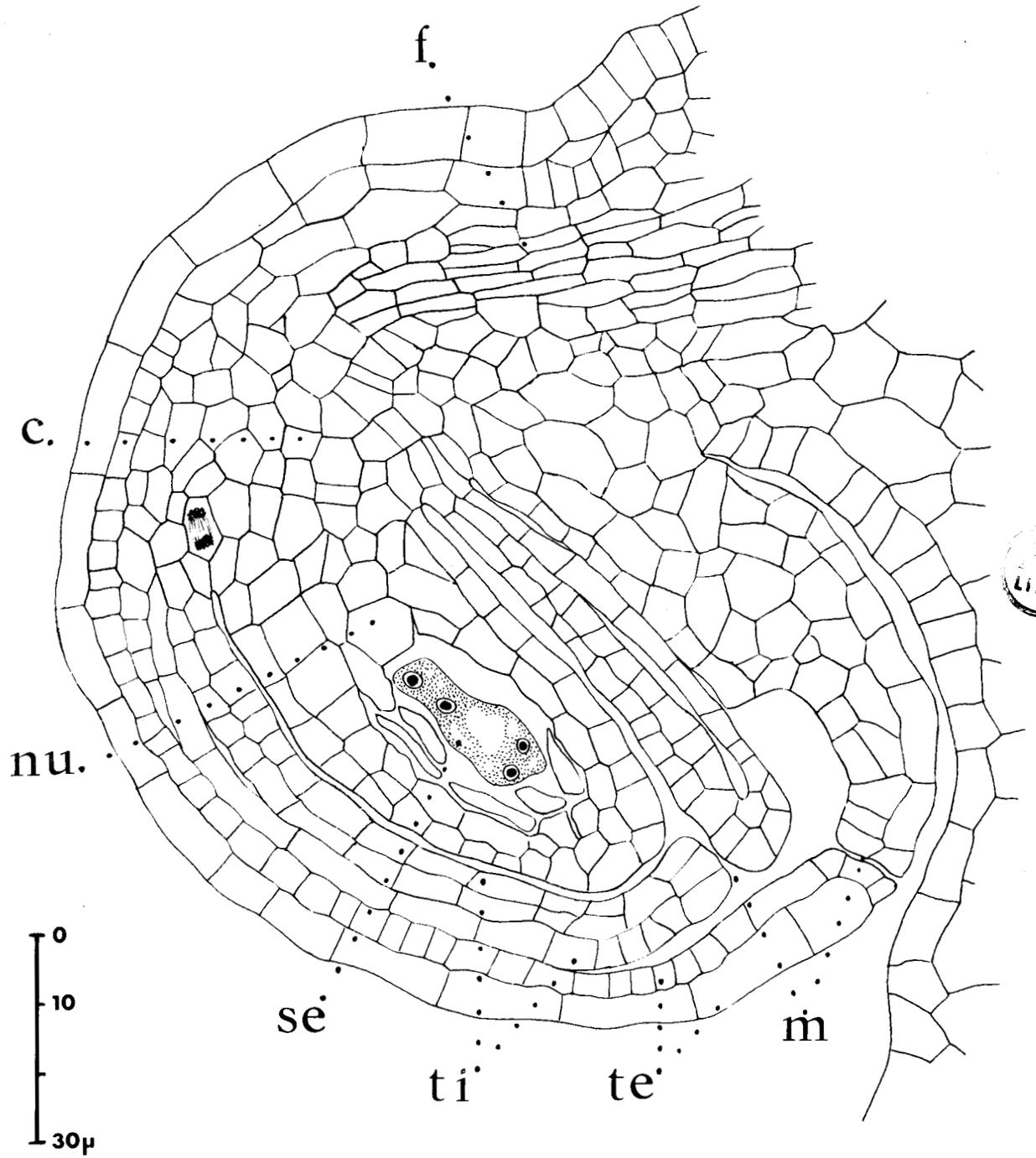
LE NUCELLE.

Le nucelle formé d'un amas de cellules polyédriques dont la plus grande dimension dépasse rarement quinze microns avec des noyaux de 8 à 10 microns de diamètre, est assez réduit chez le Méconopsis cambrica ; c'est une règle générale chez les Papavéracées. Il n'excède pas cinq couches

PLANCHE II

Coupe de l'ovule au moment de la formation
du sac embryonnaire.

c, chalaze ; f, funicule ; m, micropyle ; nu, nucelle ; se, sac
embryonnaire en formation ; te, tégument externe ; ti, tégument
interne.



de cellules autour de la macrospore fertile (Fig.1 Planche III). La résorption du nucelle par digestion au profit de la macrospore puis du sac embryonnaire n'est pas complète ; la destruction des cellules autour des éléments qui donneront le sac embryonnaire est progressive et respecte la couche superficielle du nucelle (Fig.5 Planche III). Cette assise appelée épiderme nucellaire, en contact avec le tégument interne, persiste longtemps mais disparaît progressivement dans la graine mûre. En plus de cette couche superficielle, deux amas de cellules du nucelle persistent, d'abord dans la région chalaziale sous forme d'un bourrelet hypostasique occupant tout le fond de la cavité laissée libre par les téguments (Fig.1 Planche IV) et ensuite prenant l'aspect d'un cône peu important formant bouchon sur le micropyle. Ce dernier massif cellulaire se sclérifie légèrement après le passage du tube pollinique puis dégénère.

FORMATION ET DESCRIPTION DU SAC EMBRYONNAIRE.

La première division du noyau de la macrospore ne s'accompagne pas de la formation d'une cloison ; les deux noyaux fils émigrent, l'un vers le pôle micropylaire, l'autre vers le pôle chalazien (Fig.2 Planche III). Ils sont séparés par une vaste vacuole qui rejette le cytoplasme contre les parois du sac embryonnaire. Les deux noyaux entrent en même temps en mitose (Fig.3 Planche III) produisant quatre noyaux (Fig.4 Planche III) qui se divisent une fois encore simultanément.

On assiste alors à l'organisation du sac embryonnaire (Fig.5 Planche III) qui s'agrandit considérablement dans un ovule qui, lui-même, prend de l'importance grâce à

PLANCHE III

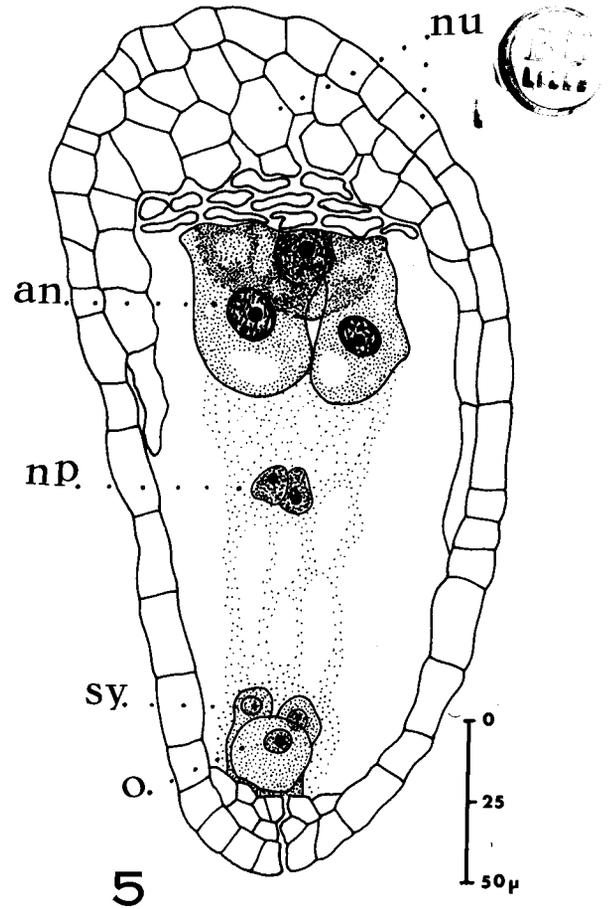
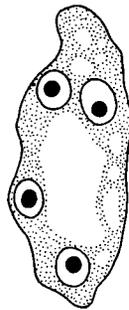
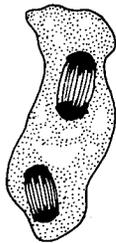
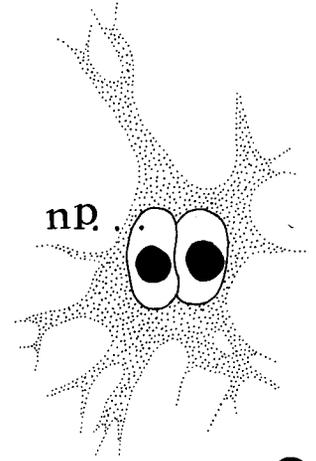
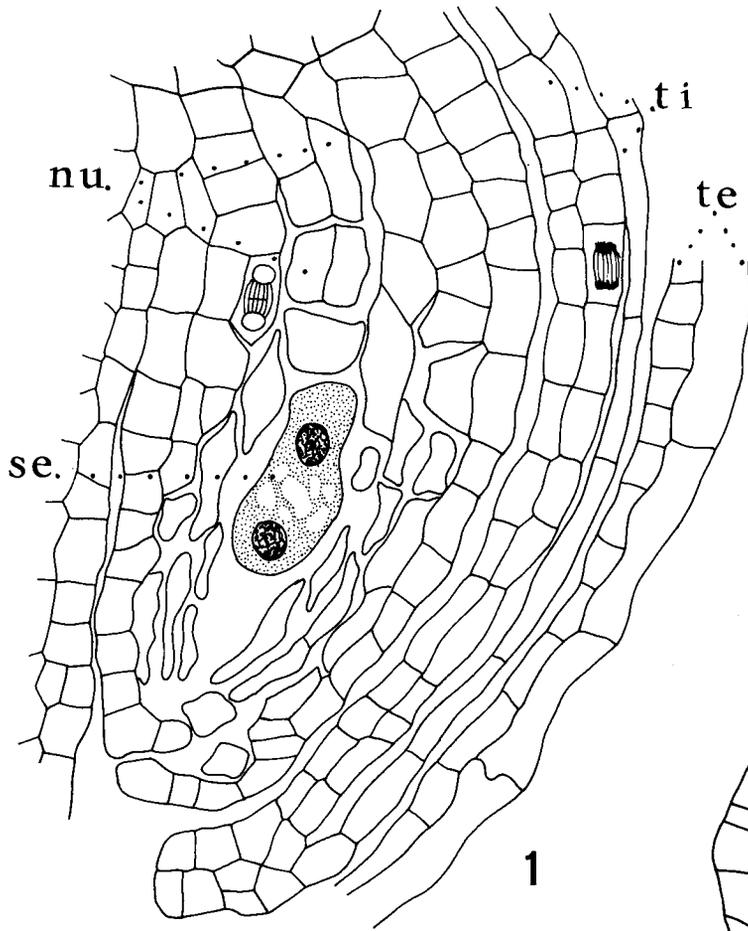
Figure 1 : Position du sac embryonnaire en formation dans l'ovule.

Figures 2, 3, 4 : Stades de formation du sac embryonnaire.

Figure 5 : Jeune sac embryonnaire.

Figure 6 : Noyaux polaires avant leur fusion.

an, antipodes ; np, noyaux polaires ; nu, nucelle ; o, oosphère ;
se, sac embryonnaire en formation ; sy, synergide ; te, tégument
externe ; ti, tégument interne.



l'extension de ses téguments. Ne mesurant que quinze microns lors de la division de la macrospore, le sac embryonnaire atteint le plus souvent 220 microns une fois formé.

Trois des noyaux, dans la zone micropylaire, s'organisent en cellules donnant l'oosphère et les deux synergides (Fig.5 Planche III). Au moment de la fécondation, l'oosphère, demi-sphérique est riche en cytoplasme attesté par une chromophilie nette ; le noyau occupe une position centrale. D'abord pyriforme, les synergides se trouvent modifiées par l'installation d'une grosse vacuole dans leur région distale, tandis que leur cytoplasme forme une masse très dense et très chromophile à proximité du micropyle (Fig.1 Planche VI et Fig.1 Planche IV).

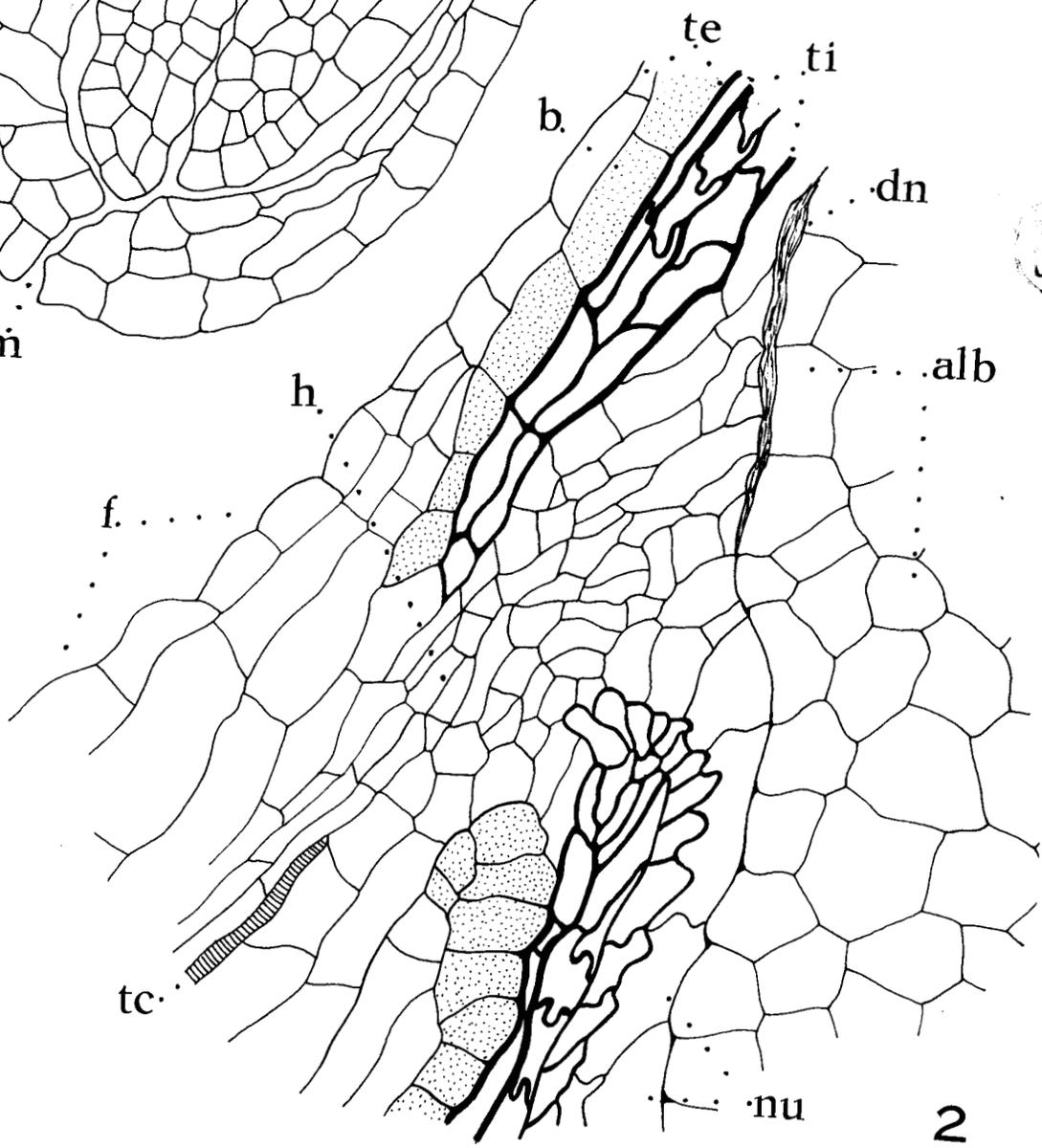
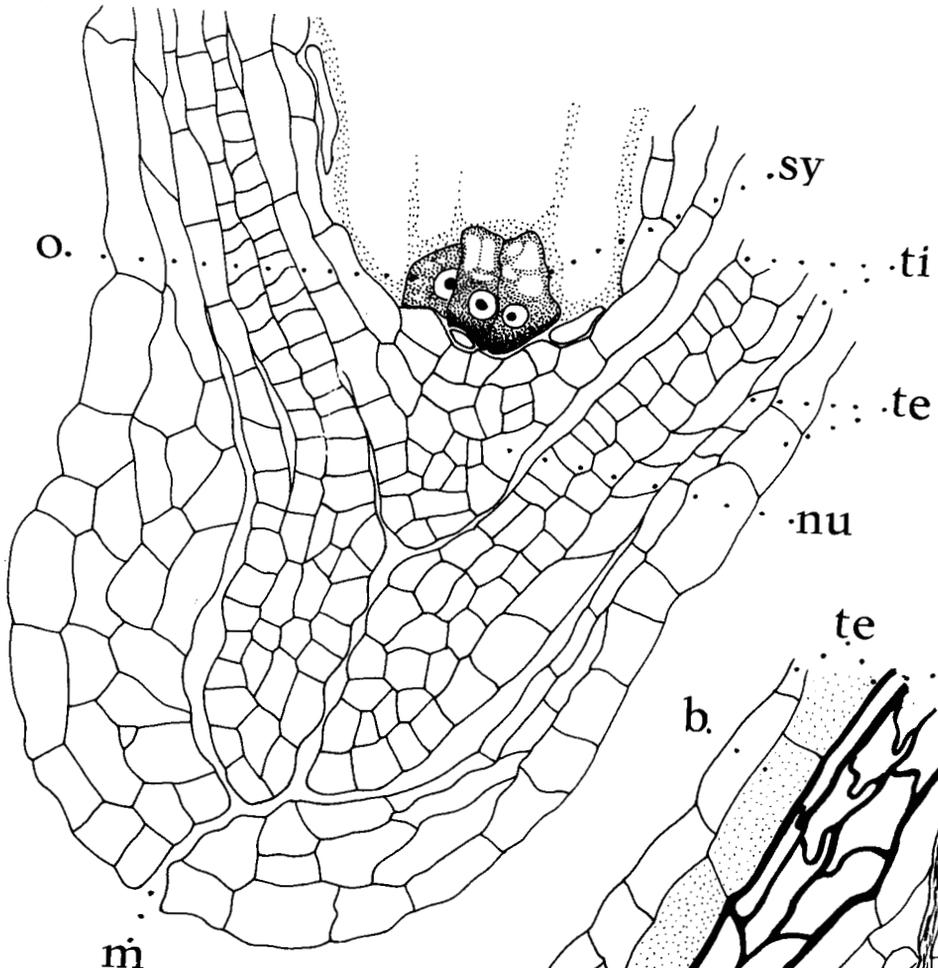
Les trois antipodes formées à partir de trois noyaux de la zone chalaziale prennent rapidement un développement important (Fig.5 Planche III). Cet accroissement du volume des antipodes serait dû à des endomitoses répétées provoquant la formation de noyaux géants et très chromophiles. Ce phénomène a été étudié, chez le *Papaver rhoeas*, par Hasitschka en 1956 qui a compté jusqu'à 138 fois le nombre normal de chromosomes (11). Il est probable que ces antipodes hypertrophiées jouent, comme celles de la famille voisine des Renonculacées, un rôle d'haustorium. Les deux noyaux restés libres viennent se juxtaposer au centre du sac embryonnaire, retenus par des trabécules de cytoplasme (Fig.5 et 6 Planche III). Ces deux noyaux polaires s'unissent, un peu avant la fécondation, en un noyau unique (Fig.1 Planche IV) ce phénomène de fusion a été observé à de nombreuses reprises.

PLANCHE IV

Figure 1 : Région micropylaire au stade du sac embryonnaire.

Figure 2 : Région chalaziale, zone de passage des substances nutritives à un stade âgé de l'embryon.

alb, albumen ; b, assise profonde du tégument externe ; du, déchets nucelliens ; f, funicule ; h, hile ; m, micropyle ; nu, nucelle ; o, oosphère ; sy, synergide ; tc, tissu conducteur ; te, tégument externe ; ti, tégument interne.



tc

f

h

b

te

ti

dn

alb

nu

III TRANSFORMATION DE L'OVULE EN GRAINE.

LES TEGUMENTS.

L'ovule du Meconopsis cambrica est bitegminé. Le tégument externe est formé de deux assises cellulaires a et b (Fig.1 et 2 Planche V). La couche la plus externe a une structure d'épiderme. Lorsque se différencie le sac embryonnaire, elle est formée de grandes cellules à vacuoles importantes et à membranes cellulodiques ; la paroi externe est légèrement épaissie, simulant une cuticule, mais ne se colorant pas au vert d'iode ni au Soudan III. L'assise a est en continuité avec l'assise papilleuse du placenta. On remarque, à un stade plus avancé du développement embryonnaire, la présence de quelques grains sphériques d'amidon dans les cellules. L'aspect côtelé de la graine mûre est dû à cette couche a du tégument externe, les parois radiales formant saillie par écrasement des cellules.

L'assise profonde b du tégument externe est formée d'une couche de cellules aplaties qui se chargent de produits jaunâtres, apparemment de nature protéique comme l'attestent les réactions de Millon et Xanthoprotéique, la réaction du Biuret étant moins nette. On y rencontre également des tannins.

Dans la zone micropylaire il y a dédoublement de l'assise b, tandis que dans la zone chalaziale cette couche s'interrompt au niveau du funicule.

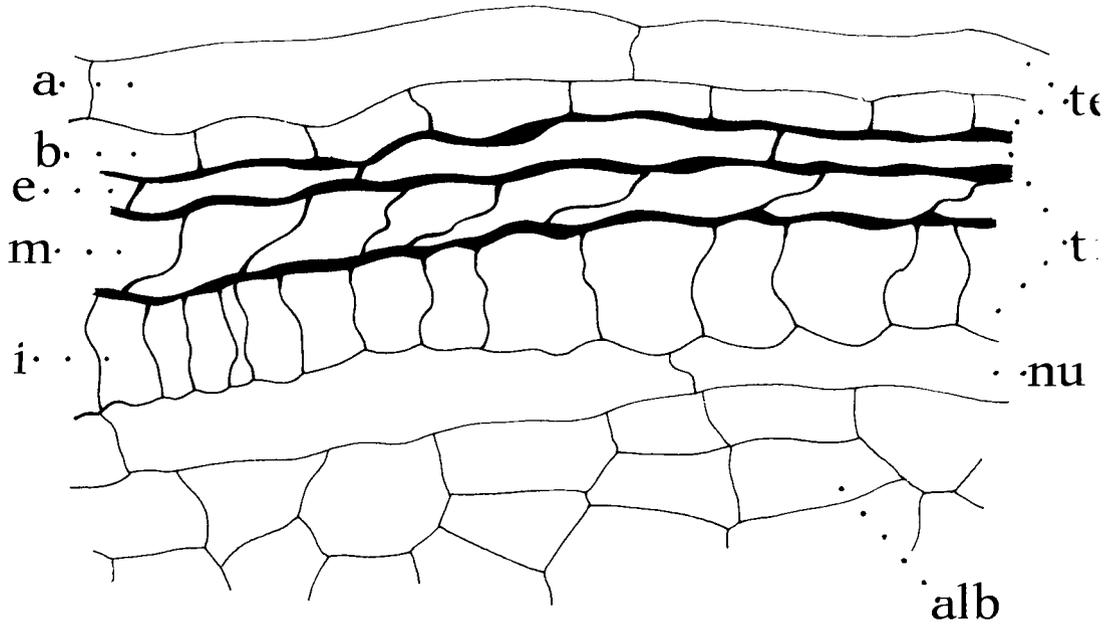
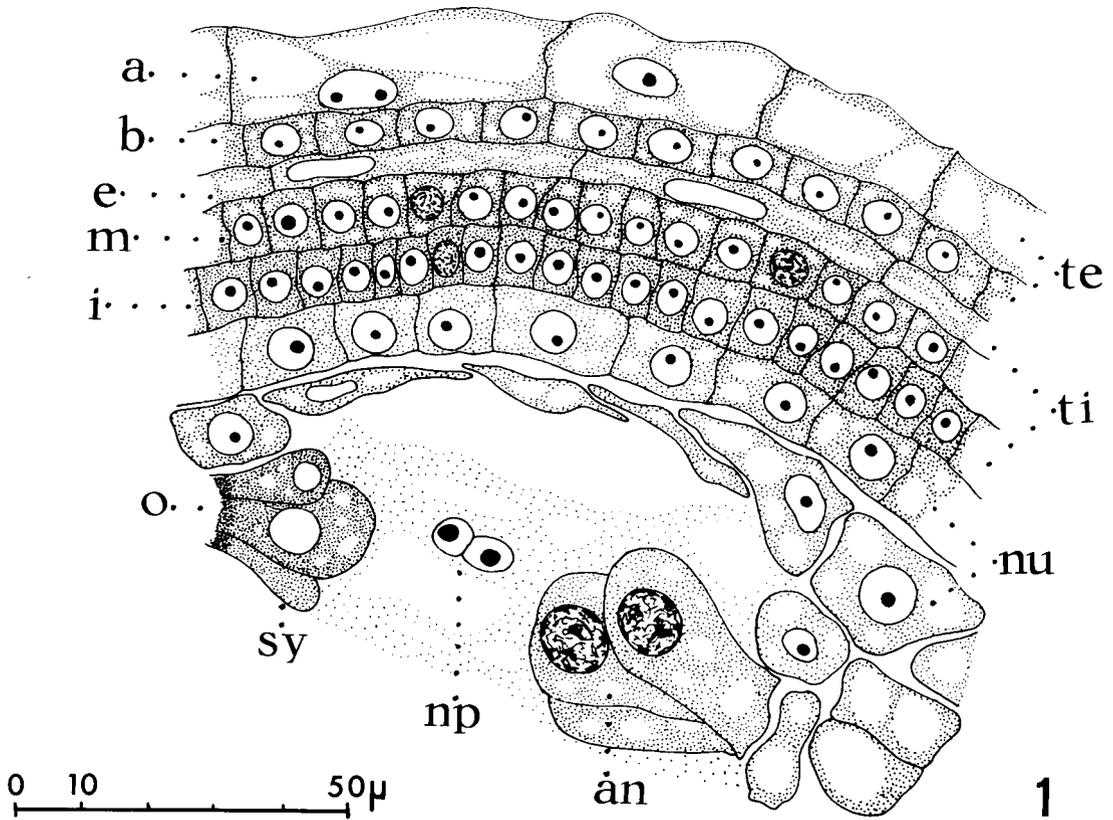
Le tégument interne présente trois couches de cellules e, m et i qui se sclérifient toutes trois au cours de la maturation de l'ovule en graine (Fig.1 et 2 Planche V) excepté dans une zone proche de la chalaze par laquelle s'effectue le passage des substances nutritives de la graine

PLANCHE V

Figure 1 : Téguments en formation au stade du sac embryonnaire.

Figure 2 : Téguments à un stade plus âgé.

a, assise superficielle du tégument externe ; alb, albumen ;
an, antipode ; b, assise profonde du tégument externe ; o, assise
externe du tégument interne ; i, assise interne du tégument interne ;
m, assise moyenne du tégument interne ; o, oosphère ; np, noyaux
polaires ; nu, nucelle ; sy, synergide ; te, tégument externe ;
ti, tégument interne.



(Fig.2 Planche IV). C'est à ce niveau que se terminent les vaisseaux conducteurs placentaires. Au moment de la fécondation, ces couches sont nettement différenciées, l'assise e, la plus externe, présente des éléments aplatis à noyau lenticulaire, par la suite les parois tangentielles s'épaissiront fortement par sclérisation.

L'évolution de l'assise m est identique mais les éléments sont ici de plus grande dimension dans le sens **radial** que dans le sens tangentiel. Lorsque l'embryon atteint la stade bicellulaire, cette couche est écrasée pour laisser plus de place au développement du sac embryonnaire dont la plus grande dimension, lors de la fécondation, est de 650 microns, en moyenne, pour atteindre quelquefois 800 microns dans la graine mûre.

L'assise i, en contact avec la nucelle, est également formée d'éléments, quelque peu allongés dans le sens radial, mais qui résistent mieux à l'écrasement. Moins sclérisée que les couches e et m, cette assise présente une différenciation remarquable au niveau de la paroi en contact avec l'épiderme nucellaire ; cette membrane cellulaire se charge de composés lipidiques, sans doute de la cutine, mise en évidence par la réaction, très nette, au Soudan III. Cette paroi protégerait les téguments de l'attaque du sac embryonnaire. Notons enfin que nous n'avons jamais décelé de mucilage à l'hématoxyline de Delafield.

L'ALBUMEN.

Après la fécondation il se creuse, au milieu du sac embryonnaire, une grande vacuole qui repousse à la périphérie tous les éléments. Depuis la première division de l'oeuf jusqu'au stade de l'embryon octocellulaire, on observe une mince couche de cytoplasme tapissant toute la cavité de

PLANCHE VI

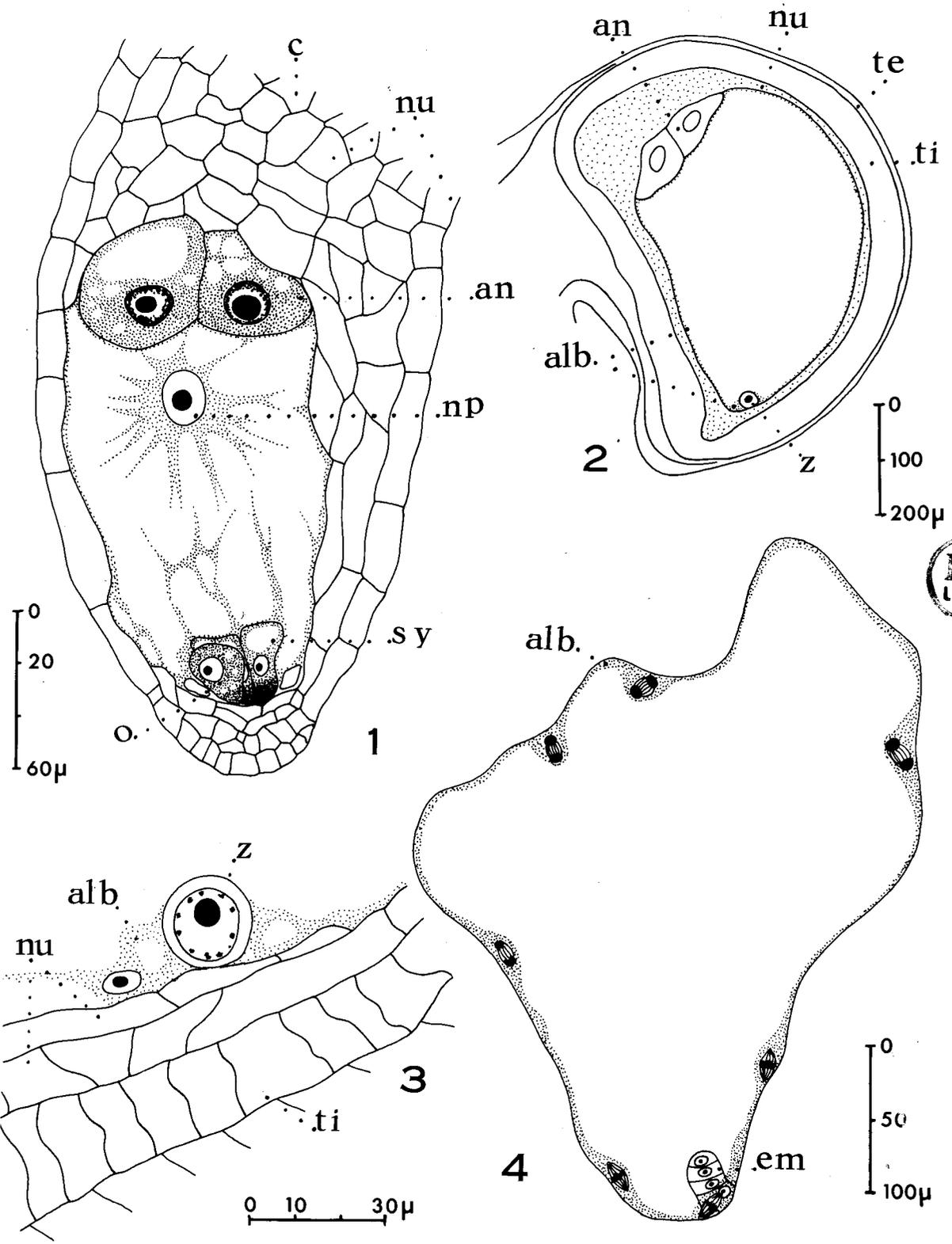
Figure 1 : Sac embryonnaire après la fusion des noyaux polaires.

Figure 2 : Position du zygote dans l'ovule.

Figure 3 : Le zygote.

Figure 4 : Divisions synchrones de l'albumen au stade du proembryon tétracellulaire.

alb, albumen ; an, antipode ; c, chalaze ; em, embryon ; np, noyau polaire ; nu, nucelle ; o, oosphère ; sy, synergide ; te, tégument externe ; ti, tégument interne ; z, zygote.



l'ovule, recouvrant les restes du nucelle (Fig.2 et 4 Planche VI). Ce cytoplasme contient quelques noyaux provenant de la division du premier noyau d'albumen et de celles des noyaux fils ainsi formés. Ces divisions sont alors sensiblement synchrones (Fig.4 Planche VI). Le cloisonnement de l'albumen commence à apparaître lorsque l'embryon est octocellulaire. Il débute dans la région micropylaire et correspond à une augmentation importante du système vacuolaire. Les premières parois apparues ont une direction centripète, ensuite se forment les cloisons tangentiellles. Il s'établit ainsi une assise unicellulaire d'albumen dont les éléments de grande taille présentent un cytoplasme chassé par de vastes vacuoles dans la partie centripète (Fig.1 Planche VII). Le noyau est disposé dans chaque cellule vers l'intérieur du sac. Des divisions dans le sens radial forment deux assises superposées (Fig.2 Planche VII). La couche interne présente des éléments très allongés dans le sens radial avec leur cytoplasme repoussé vers l'intérieur comme dans les éléments initiaux tandis que l'assise externe perd sa polarité, le noyau revenant au milieu de la cellule.

Comme a pu le faire prévoir l'apparition précoce des cloisons dans la zone micropylaire, l'albumen se développe plus rapidement autour de l'embryon. Alors que les deux premières couches d'albumen ne se sont pas encore mises en place tout autour du sac embryonnaire, la zone micropylaire se trouve occupée par un albumen dont les cellules polyédriques sont plus riches en cytoplasme dense à mesure que l'on se rapproche de l'embryon (Fig.1 Planche VIII). Ce qui les distingue très nettement des éléments médians d'albumen, dont le cytoplasme moins chromophile est garni d'importantes vacuoles traversées par de fins trabécules cytoplasmiques.

EVOLUTION DE L'ALBUMEN.

PLANCHE VII

Figure 1 : Albumen : assise pariétale.

Figure 2 : Développement de l'albumen pariétal.

PLANCHE VIII

Figure 1 : Albumen : région micropylaire.

Figure 2 : Albumen pariétal, formation des travées.

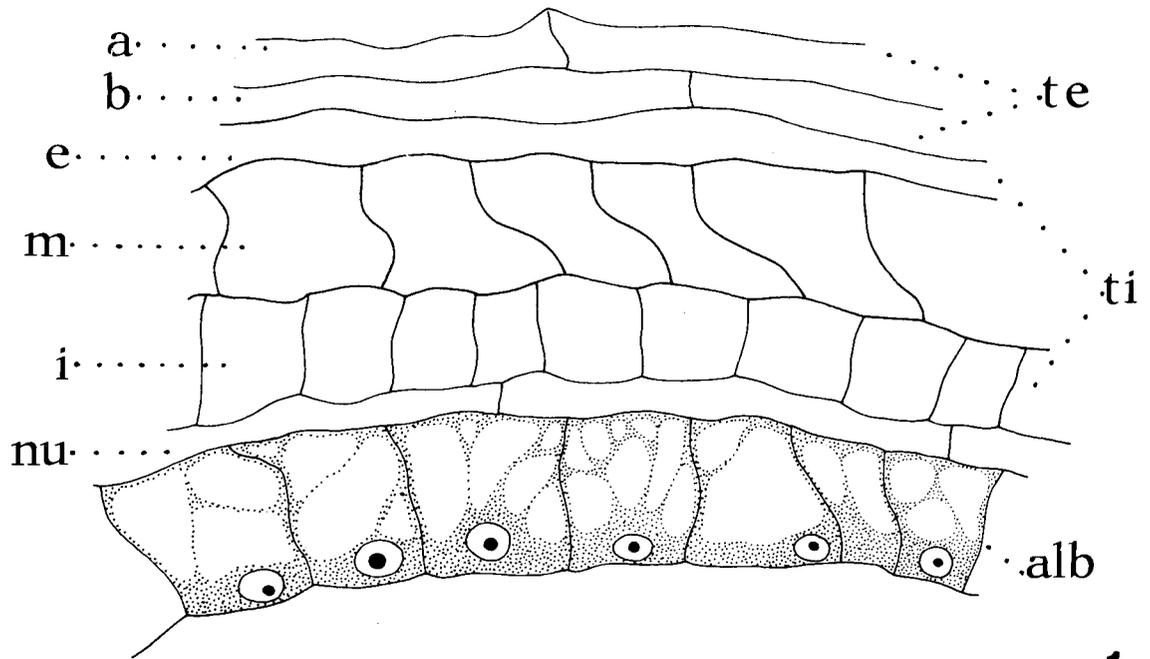
PLANCHE IX



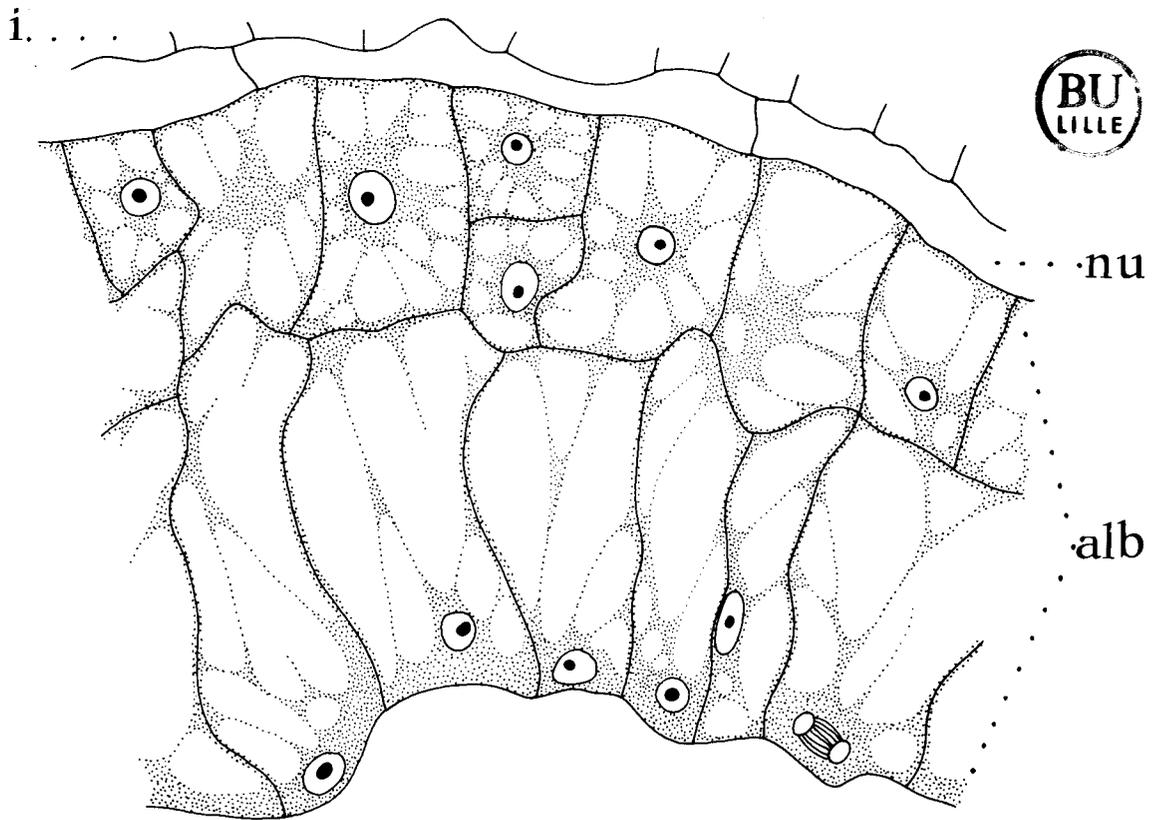
Figure 1 : Divisions cellulaires synchrones par zone dans l'albumen.

Figure 2 : Digestion de l'albumen autour de l'embryon âgé.

a, assise superficielle du tégument externe ; alb, albumen ;
b, assise profonde du tégument externe ; e, assise externe du
tégument externe ; em, embryon ; i, assise interne du tégument
interne ; nu, nucelle ; te, tégument externe ; ti, tégument
interne.

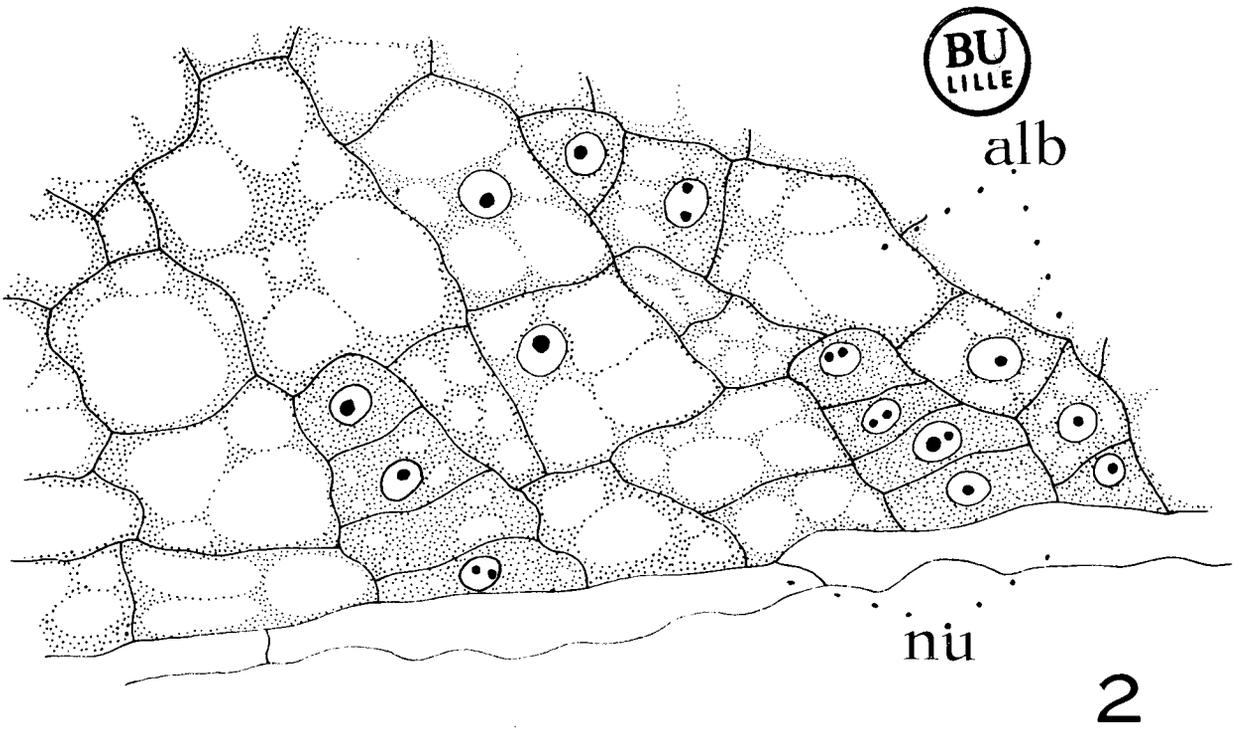
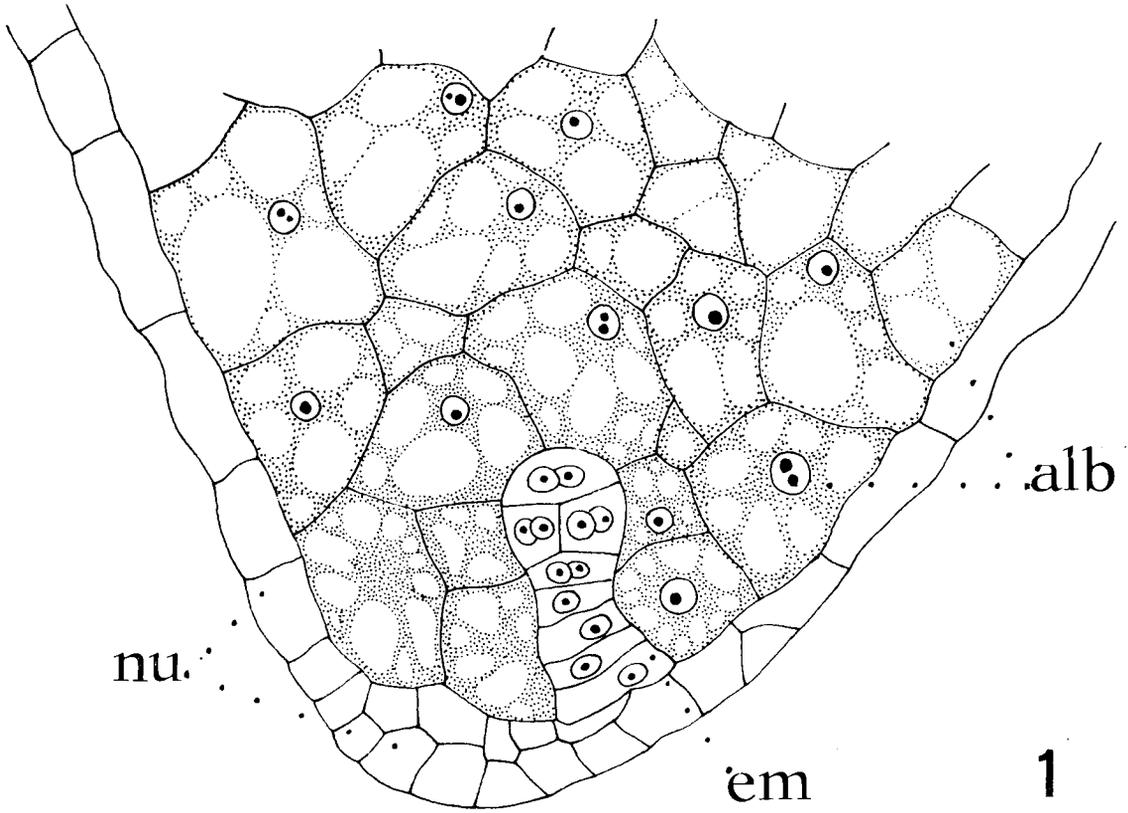


1



2

0 20 100 μ



0 20 100μ



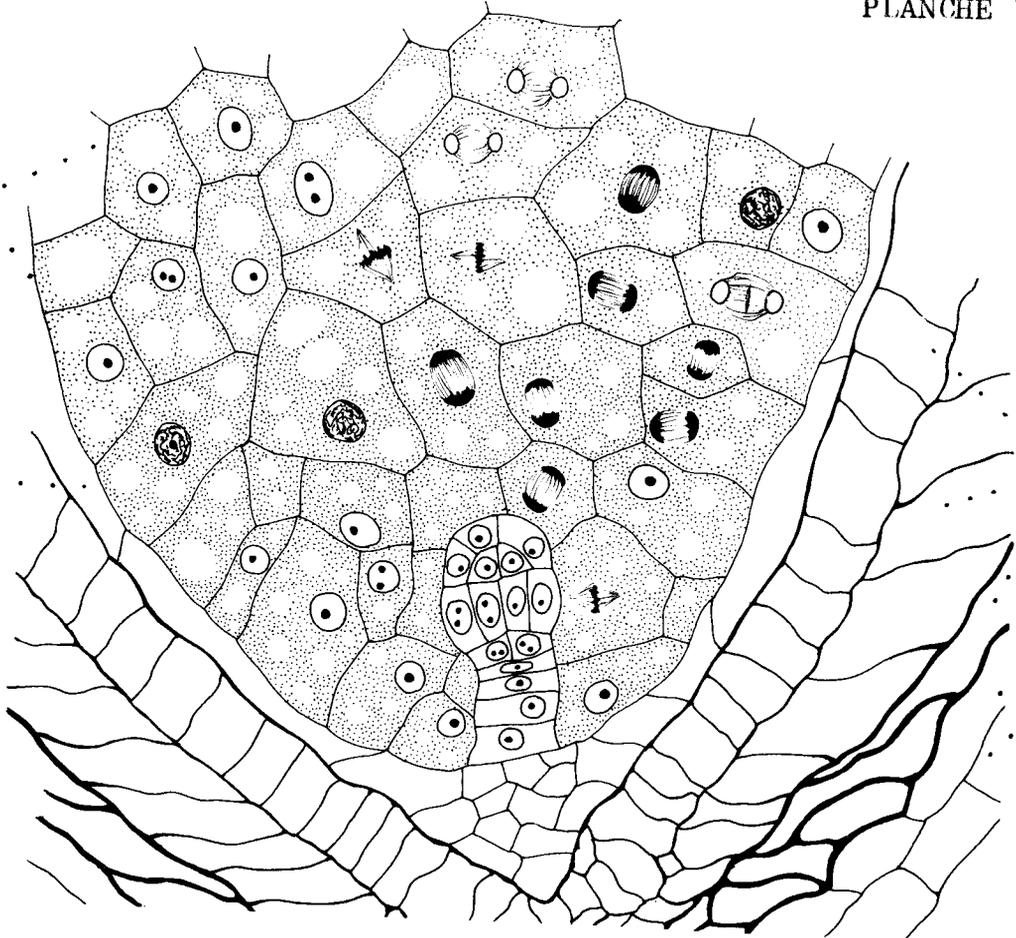
alb.

nu.

ti

te

1

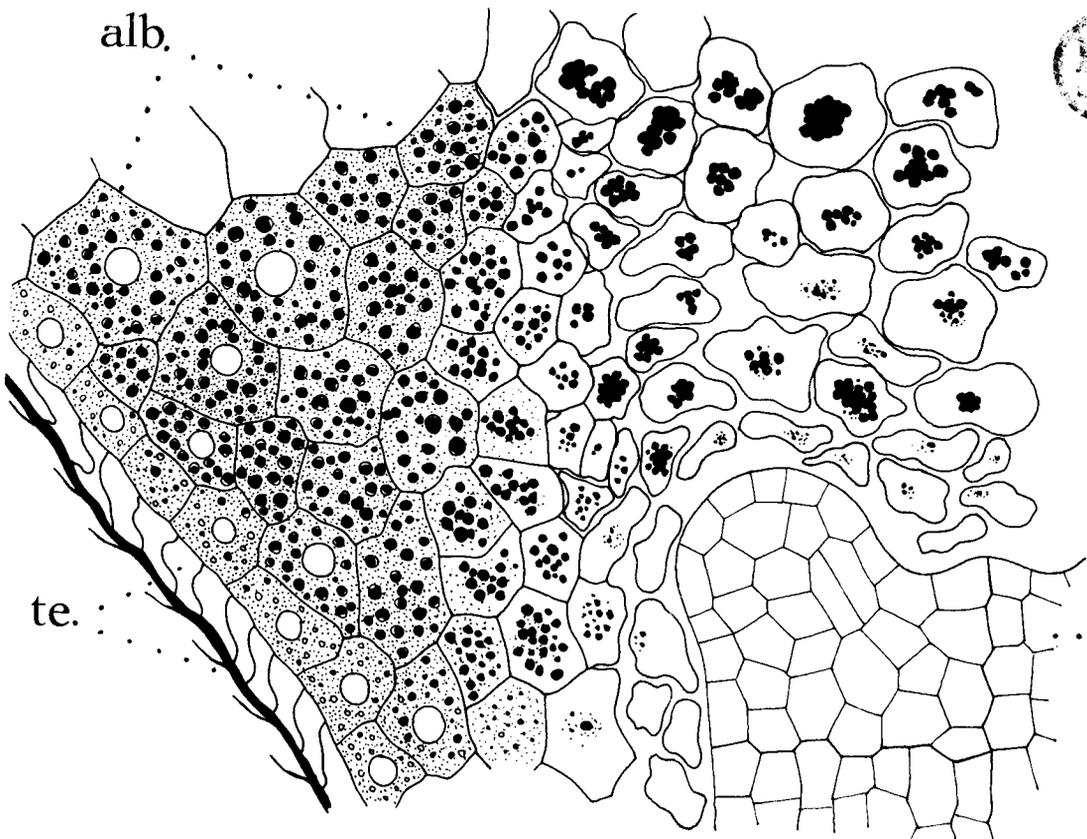


alb.

te.

em

2



Progressivement l'albumen se développe. Il occupe tout l'espace laissé libre par la grande vacuole du sac embryonnaire lorsque le dermatogène de l'embryon se trouve différencié.

Les grandes cellules très vacuolisées formées, primitivement n'évoluent pas toutes simultanément ; certaines, placées à la périphérie contre les téguments, se segmentent plus rapidement que les autres, prenant des cloisons tangentielles, et forment ainsi des travées de plus petits éléments superposés et à vacuoles réduites (Fig.2 Planche VIII). L'albumen devient par la suite plus homogène, on observe encore des divisions qui s'effectuent par zones où l'on observe de nombreuses figures de mitose (Fig.1 Planche IX). Il évolue ensuite en perdant une grande partie de son eau et en accumulant des réserves. Les vacuoles très importantes dans l'albumen jeune, vont se réduire et se diviser, formant autant de grains d'aleurone, tandis que le cytoplasme se charge de gouttelettes lipidiques (Fig.2 Planche IX). Dans le noyau on observe que le nucléole a tendance à se fragmenter en trois ou quatre, rarement cinq, corpuscules sphériques.

Arrivé au stade où le périblème et le plérôme s'individualisent, l'embryon commence à puiser ses substances nutritives dans l'albumen. L'action digestive est à ce stade limitée à une auréole de cellules, peu chromophiles, autour de la tête de l'embryon. Ces éléments se vident de protoplasme, s'écrasent et disparaissent à mesure que l'embryon se développe. Chez un albumen adulte, déjà chargé de réserves et dont les éléments ne se multiplient plus, on observe quelquefois des figures de mitoses dans cette zone à demi digérée autour de l'embryon. Il semblerait que l'albumen essaie de se régénérer pour compenser la digestion

progressive due au jeune sporophyte. La zone de digestion s'étend ensuite vers la chalaze, le protoplasme des cellules de toute la partie centrale de l'albumen se condense et forme des amas très chromophiles qui se détachent des parois cellulaires (Fig.2 Planche IX).

LE ZYGOTE ET L'EMBRYON.

Quelques heures après la fécondation le zygote se trouve isolé près du micropyle par la disparition précoce des deux synergides (Fig.2 et 3 Planche VI). A ce stade l'albumen ne forme qu'une mince couche de cytoplasme présentant des renflements autour des quelques noyaux qu'il englobe et délimitant une grande vacuole qui occupe la quasi totalité du sac embryonnaire. Celui-ci s'est entre temps considérablement développé en même temps que l'ovule; la distance entre la chalaze et le micropyle, d'environ 200 microns en moyenne à la fécondation atteint le plus souvent 650 microns avant la première division de l'oeuf.

Le zygote, petite cellule presque sphérique de 19 microns de diamètre présente un cytoplasme dense, très chromophile ; le noyau de type enchromocentrique est volumineux, 14 microns 5 de diamètre avec un gros nucléole de 5 microns 3, ces dimensions représentant des moyennes effectuées sur plusieurs mensurations (Fig.3 Planche VI). La première division s'effectue dans un axe parallèle à celui passant par le micropyle et la chalaze et qui restera l'axe de croissance de l'embryon. Ainsi se forment les deux premiers blastomères ca et cb (Fig.1 Planche X).

EDIFICATION DE L'EMBRYON.

PLANCHE X

Figures 1 à 16.

PLANCHE XI

Figures 17 à 24.

PLANCHE XII

Figures 25 à 28.

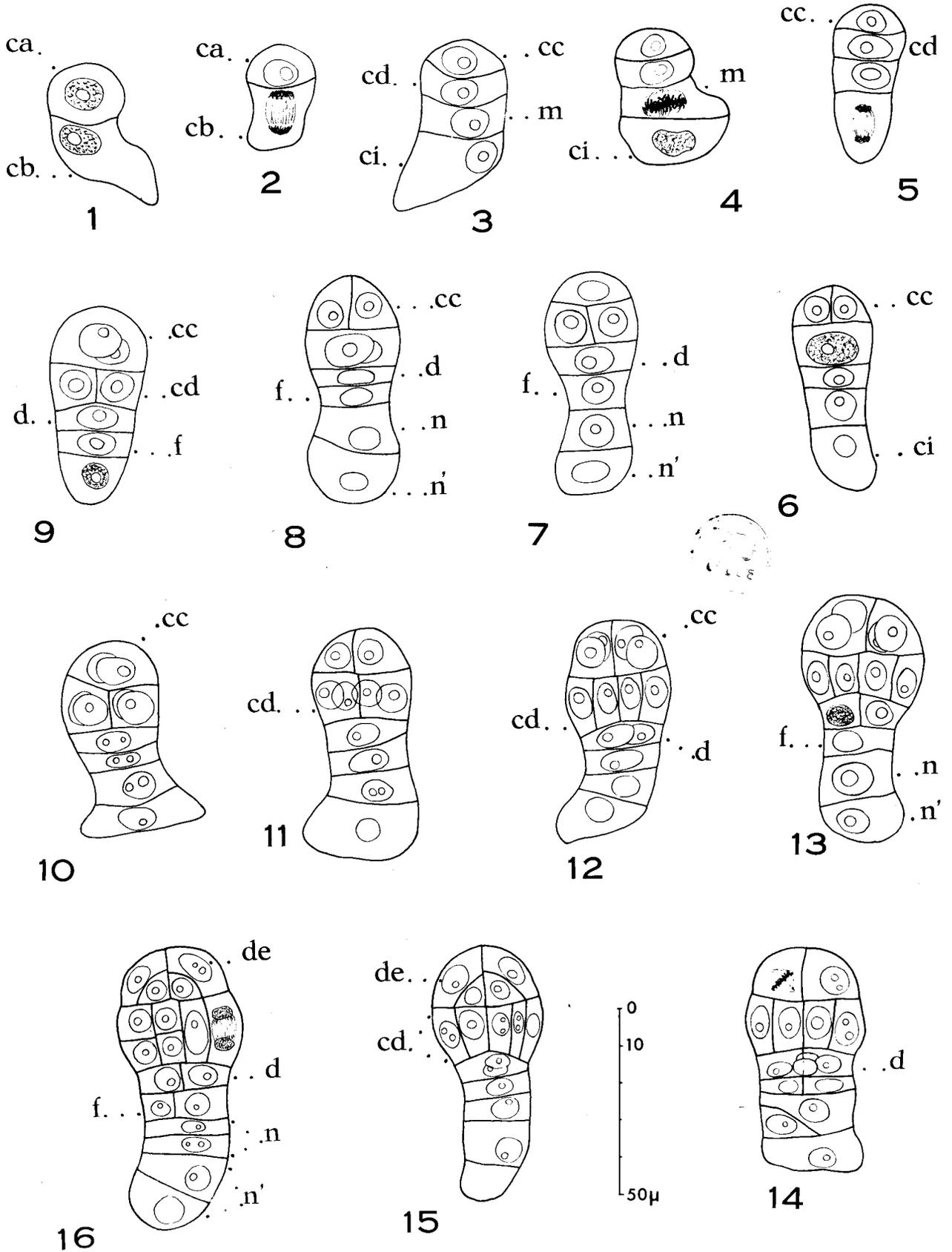
PLANCHE XIII

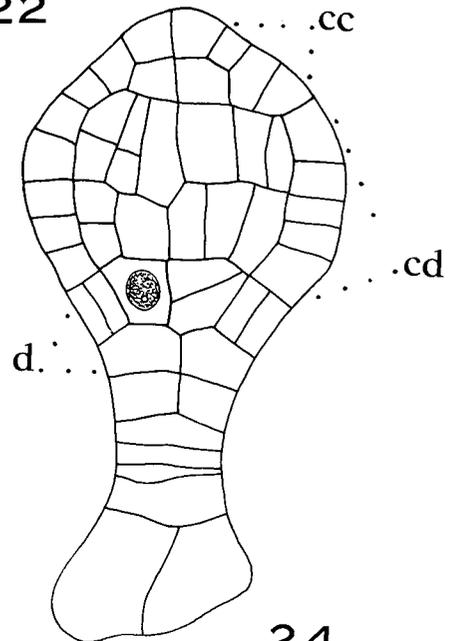
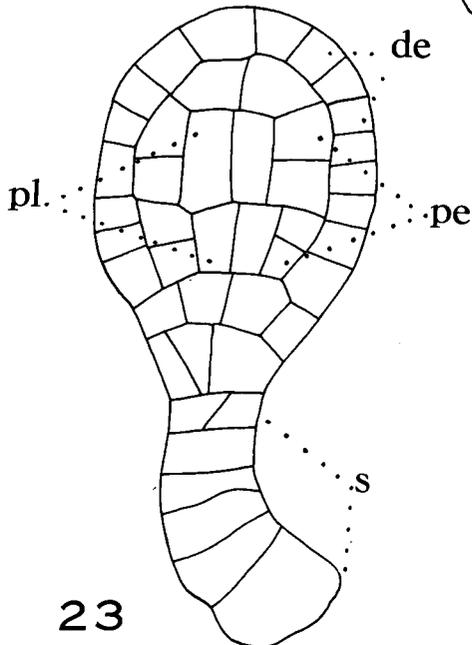
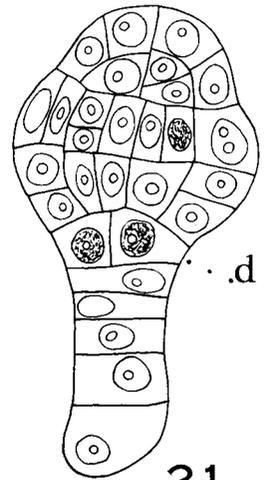
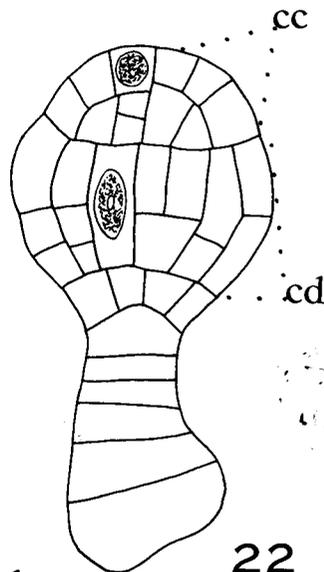
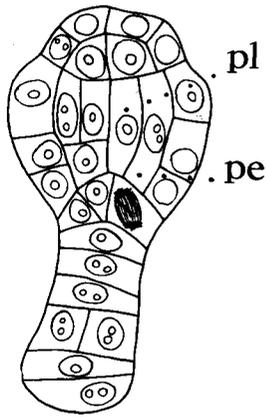
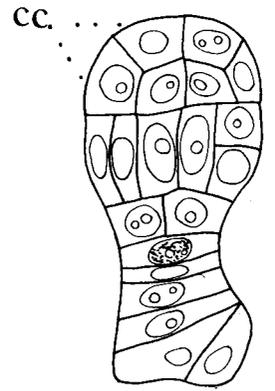
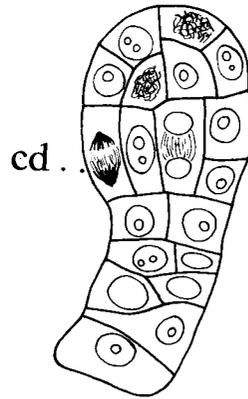
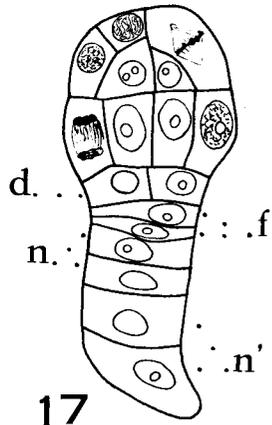
Figures 29 et 30.

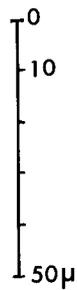
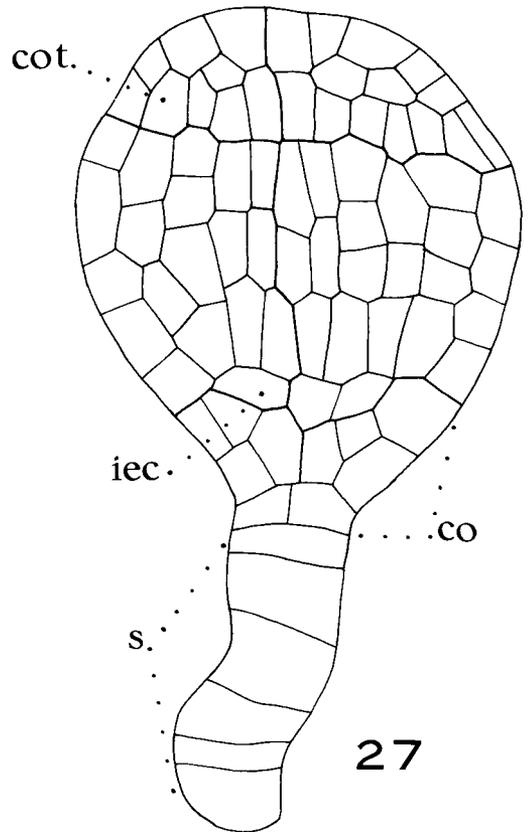
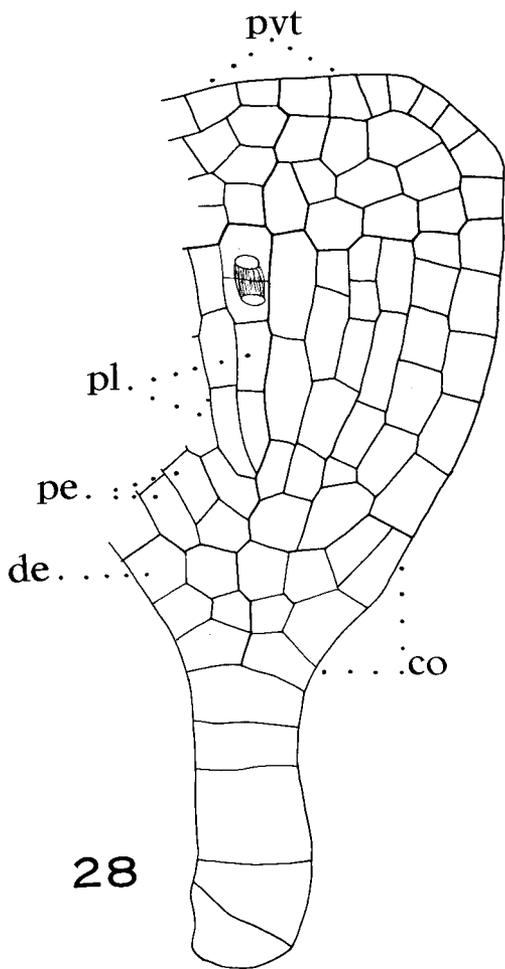
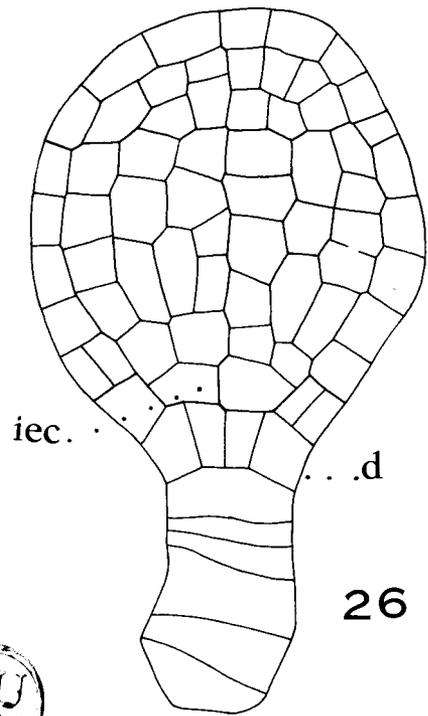
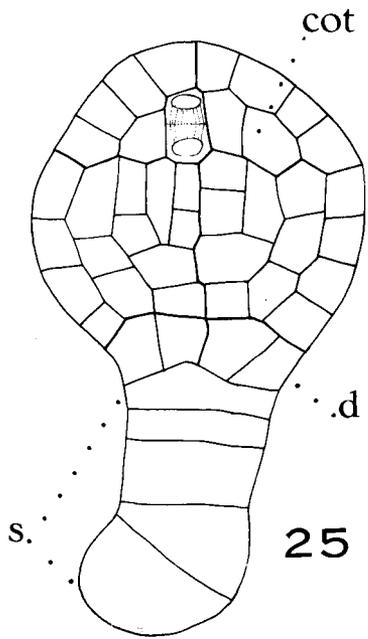
Figure A : Position de l'embryon et zone de digestion de l'albumen.

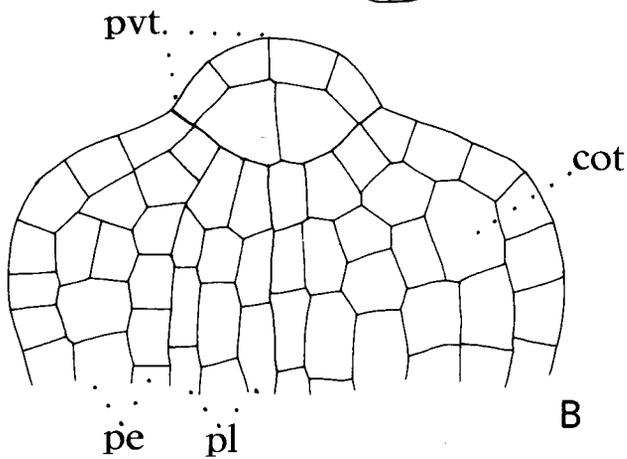
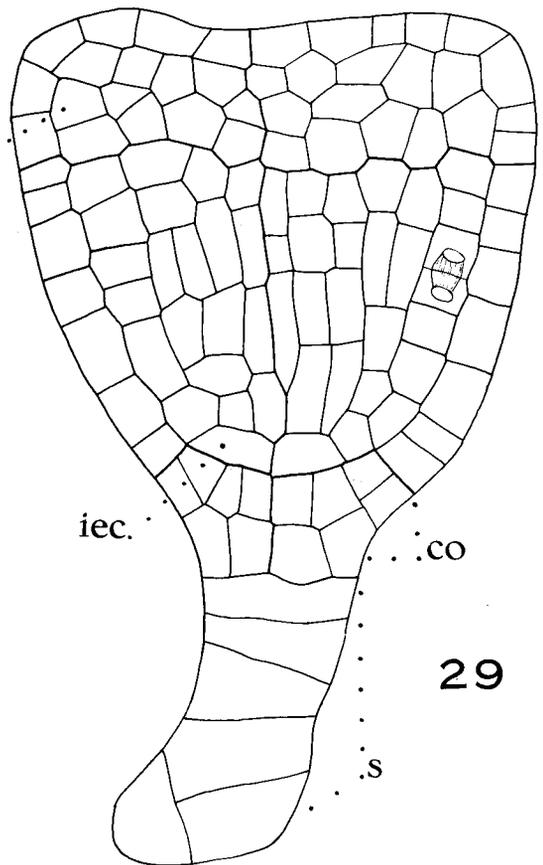
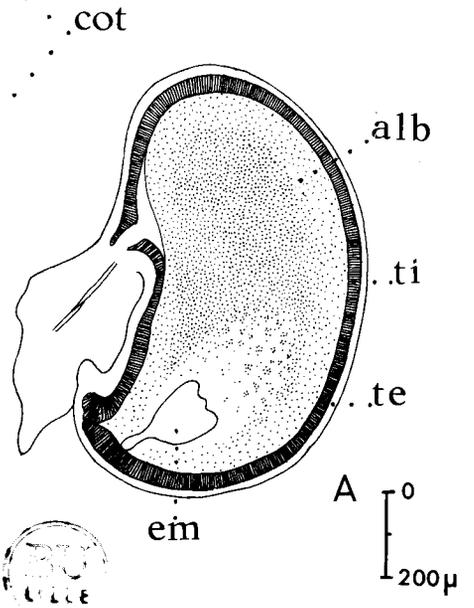
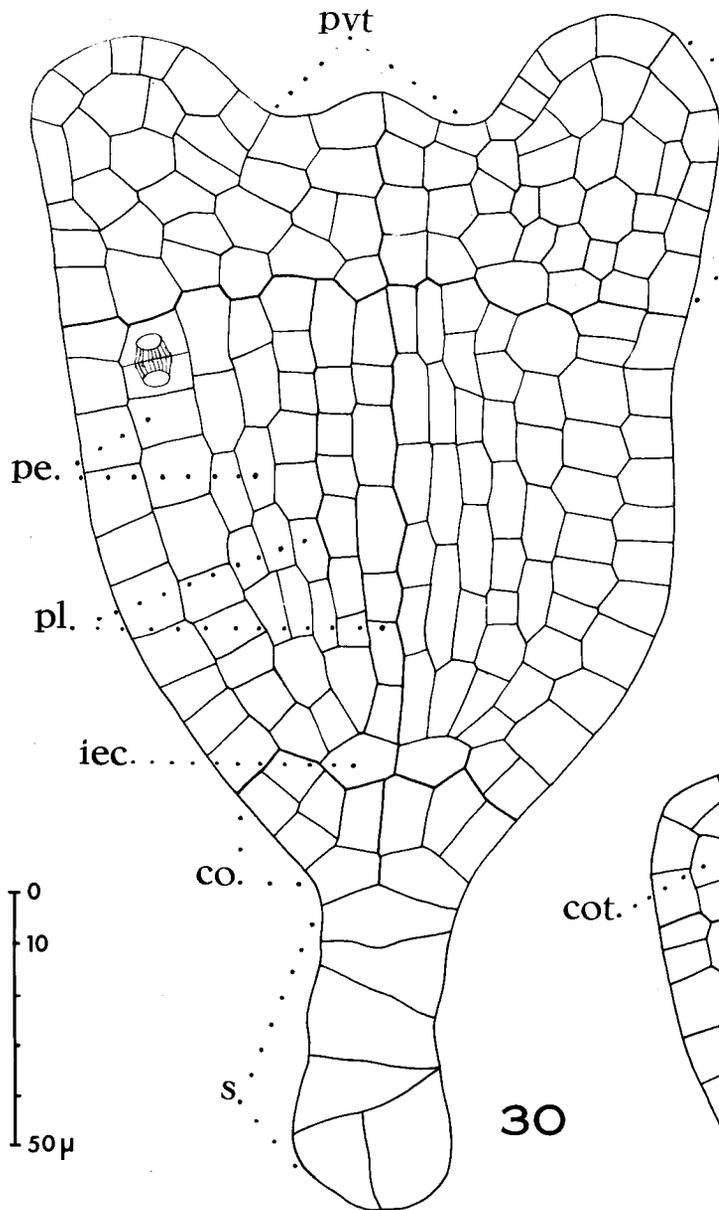
Figure B : En comparaison, région épiphysaire et sous-épiphysaire chez le Papaver.

alb, albumen ; ca, cellule apicale du proembryon bicellulaire ; cb, cellule basale du proembryon bicellulaire ; cc et cd, cellules filles de ca ; ci, cellule inférieure de la tétrade ; co, initiales de la coiffe ; cot, cotylédons ; d, cellule fille supérieure de m ; de, dermatogène ; em, embryon ; f, cellule fille inférieure de m ; iec, initiales de position de l'écorce de la racine ; m, cellule fille supérieure de cb ; n et n', cellules filles de ci ; pe, périblème ; pl, plérome ; pvt, point végétatif de la tige ; s, suspenseur ; te, tégument externe ; ti, tégument interne.









Ce dernier, entouré par du cytoplasme de l'albumen encore coenocytique, repose sur le reste nucellien de la zone micropylaire.

Les cellules, apicale et basale, ca et cb de ce proembryon bicellulaire, prennent, à peu près simultanément, une cloison transversale et constituent une tétrade linéaire vraie de la série C formée de quatre cellules superposées : cc, cd, m et ci (Fig.2 et 3 Planche X). Les deux premiers éléments présentent un cytoplasme dense, peu vacuolisé et fortement chromophile, tandis que celui des deux derniers blastomères apparaît moins colorable et creusé de vacuoles plus importantes.

Les cloisons formées dans cc et cd sont verticales et perpendiculaires l'une par rapport à l'autre (Fig.6,7 et 8 Planche X). Les parois dans les éléments m et ci sont horizontales et engendrent quatre blastomères en file : d, f, n et n', provenant les deux premiers de m et les deux autres de ci (Fig.4, 5 et 7 Planche X). Il s'établit de cette manière un proembryon octocellulaire, figuré en 8 sur la planche X, comportant six étages : les deux supérieurs, bicellulaires, cc et cd, les quatre autres inférieurs, monocellulaires et superposés.

Un nouveau cloisonnement, perpendiculaire au premier, produit, à partir de cc et de cd les octants supérieurs et inférieurs (Fig.11 et 12 Planche X). On peut remarquer que les quatre octants supérieurs se forment avec un certain retard, bien après que se soient constitués les octants inférieurs. La suite des mitoses ne s'effectue plus d'une façon aussi simultanée et l'étage cd manifestera longtemps une précocité remarquable de division.

Dans les quatre octants supérieurs les premières

parois sont généralement tangentielles et isolent d'emblée le dermatogène (Fig.14 et 15 Planche X). Les segmentations verticales, qui s'établissent dans les blastomères sous-épidermiques, puis celles qui partagent les cellules filles obtenues, développent, à partir des éléments voisins de l'axe, le point végétatif de la tige (Fig.30 Planche XIII). Celui-ci forme parfois une sorte de mamelon épiphysaire d'activité méristématique transitoire ; dès l'apparition des cotylédons sa chromophilie à l'hématoxyline est faible. De part et d'autre, les méristèmes cotylédonnaires sont plus actifs ; on peut suivre, dans les figures 25 et suivantes des planches XII et XIII, l'édification des cotylédons. Ceux-ci proviennent, chez le *Meconopsis*, des quadrants supérieurs, tandis que, chez le *Papaver*, ces derniers blastomères ne fournissent que le mamelon épiphysaire (Fig.8 Planche XIII).

Les cloisonnements des octants inférieurs sont à direction verticale ; ils séparent extérieurement le dermatogène (Fig.12 Planche X), puis, dans les éléments plus profonds, se différencient le périblème et le plérome. Les divisions qui s'établissent dans les cellules intérieures peuvent être verticales, comme cela se passe chez l'Hyoscyamus. (Fig.20 à droite, Planche XI), ou horizontales comme chez l'Helianthemum (Fig.16, 18 et 20 à gauche, Planches X et XI), genres qui appartiennent au même groupe embryogénique que le Papaver. Dans le premier cas, les cloisons donnent naissance, à l'extérieur, aux cellules du périblème et à l'intérieur, aux premiers éléments du plérome. Dans le second cas, les blastomères supérieurs se segmentent verticalement pour délimiter ces histogènes dont la différenciation sera ainsi retardée d'une génération cellulaire. Quelle que soit la direction initiale du premier

cloisonnement sous-épidermique, les quadrants inférieurs et, par conséquent, l'étage cd, donneront naissance à l'hypocotyle et aux initiales de l'écorce de la racine embryonnaire (Fig.26 à 30 Planche XII et XIII).

La cellule d prend successivement des parois verticales cruciales (Fig.12 et 14 Planche X). Puis elle forme la région centrale de la coiffe dont on suit l'édification dans les figures 22 à 30 des planches XI, XII et XIII. Enfin la segmentation généralement horizontale, plus rarement oblique ou verticale des blastomères f, n et n' engendre un suspenseur peu développé qui n'offre, semble-t-il, aucun caractère remarquable et qui disparaît peu à peu au stade où s'accroissent dans l'embryon, les protubérances cotylédonaire.

ANALYSE DES RESULTATS.

La destinée des deux cellules du proembryon bicellulaire figuré en 1, planche X, lors de la première génération, peut se résumer ainsi, en employant les formules et les abréviations usuelles en embryologie (18) :

$$ca = pvt + pco + phy + icc + iec$$

$$cb = co + s$$

Chaque élément de la tétrade linéaire (Fig.3 Planche X) donnera à la génération suivante :

$$cc = pvt + pco$$

$$cd = phy + icc + iec$$

$$m = co + s \text{ (en partie)}$$

$$ci = s \text{ (en partie)}$$

La troisième génération conduira à un proembryon formé de 8 cellules disposées en 6 étages (Fig.8 Planche X) :

cc = pvt + pco
cd = phy + icc + iec
d = co
f + n + n' = s

L'embryogénèse du Meconopsis cambrica suit les lois du mégarchétype V dans la première période embryogénique. Il répond, par la forme de la tétrade, à la définition du même groupe embryogénique et, par les fonctions histogéniques de la cellule basale, (cb = co + s), à la définition du même mégarchétype que le Papaver et le Roemeria.

Il se rattache plus étroitement que ne le font le Papaver et le Roemeria, à l'archétype de l'Hyoscyamus niger, puisque la cellule supérieure de la tétrade, cc, les deux quadrants, puis les quatre octants auxquels elle donne successivement naissance, produisent la partie cotylée sensu lato et non plus l'épicotyle seulement comme le met en évidence le tableau comparé des destinées des 4 étages du proembryon à la deuxième génération chez l'Hyoscyamus et le Meconopsis d'une part, le Papaver et le Roemeria d'autre part.

Hyoscyamus ou Meconopsis

cc qui engendre pco + pvt
cd " " phy + icc + iec
m " " co + s (en partie)
ci " " s (en partie)

Papaver ou Roemeria

cc qui engendre pvt
cd " " pco + phy + icc + iec
m " " co + y (en partie)
ci " " s (en partie)

Si l'on fait une application du principe des différenciations précoces, qui énonce qu'un embryon est d'autant plus évolué que ses blastomères sont différenciés plus tôt (14), (18), (13), on constate que le Papaver, dont la région épiphysaire s'individualise de façon très précoce, apparaît plus évolué que ne l'est le Meconopsis, ce qui justifie pleinement la séparation des Papaver et des Meconopsis, en deux genres distincts.

Examinons enfin l'ensemble de la famille. Les tribus constituant la famille des Papavéracées forment, d'après BERSILLON, des groupements homogènes (2). Par contre, les investigations embryologiques sur la famille témoignent, comme l'a montré R. SOUEGES, d'une hétérogénéité certaine (25).

Un premier groupement renferme des représentants de la tribu des Papavereae : les genres Papaver, Roemeria et Meconopsis qui se placent dans la première période et dans la troisième groupe embryogénique. Ils suivent les lois du Mégarchétype V comme l'Hyoscyamus (18), par contre les destinées des quadrants supérieurs les en distinguent, sauf chez le Meconopsis où elles sont identiques : ces quadrants ne fournissent, chez le Papaver (17) et le Roemeria (23), qu'une région épiphysaire, la partie cotylée provenant dans sa totalité des quadrants inférieurs, alors que ceux-ci dans le type de l'Hyoscyamus, donnent uniquement la partie hypocotylée.

D'après le principe des différenciations précoces, que nous venons d'évoquer, le Papaver apparaît plus évolué

que ne le serait le Meconopsis (14), (18), (13).

Les travaux de R.SOUEGES et de P.CRETE ont montré l'homogénéité de la tribu des Chelidoniae et sa parenté avec la tribu des Eschscholtziae (19), (7), (24).

L'Eschscholtzia californica, le Chelidonium majus et le Dicranostigma Franchetianum appartiennent à la deuxième période, et la majeure partie de leurs formes se rattache aux 11ème, 13ème et 15ème familles embryogéniques. Leur développement reproduit, dans la seconde période, celui qui caractérise dans la première le Papaver.

Enfin l'Argemone mexicana (25) présente, dans la troisième période, des formes analogues à celles qui ont été rencontrées dans la deuxième, chez l'Eschscholtzia par exemple. Bien que rangé dans la tribu des Papavereae, à juste titre, si l'on ne considère que les caractères tirés de la conformation de la fleur et du fruit, l'Argemone mexicana présente un développement embryonnaire offrant plus de rapports avec celui de l'Eschscholtzia ou du Chelidonium qu'avec celui des représentants de la tribu des Papavereae.

Remarquons enfin combien la séparation de la famille des Fumariacées de celle des Papavéracées trouve également une nouvelle justification à l'examen des caractères embryogéniques, bien que ces deux familles aient de nombreux points communs. Les genres étudiés de la famille des Fumariacées se placent tous dans le VIème Mégarchétype, mais dans des périodes différentes (Corydalis cheilanthifolia 1ère période (22) Fumaria 2ème (20), Hypecoum 3ème (21) et Corydalis lutea 4ème (22) tandis que les Papavéracées se rangent dans le mégarchétype V (Papaver, Roemeria et Meconopsis dans la 1ère période (17), (23); Eschscholtzia dans la 2ème, Argemone dans la 3ème (24), (25)).

Ainsi le Meconopsis reproduit, dans la première période, les types de développement qui définissent, dans les deuxième et troisième périodes, l'édification embryonnaire de l'Eschscholtzia, du Chelidonium, du Dicranostigma et de l'Argemone. Les importantes différences, qui font ranger ces quatre genres dans des périodes embryogéniques distinctes et des familles embryogéniques variables, ne viennent essentiellement que de la précocité de la différenciation, à partir du zygote, des éléments qui fourniront l'initiale embryonnaire proprement dite.

Dans une série évolutive ascendante, le Meconopsis devrait aussi être placé à un niveau plus élevé que l'Eschscholtzia, le Chelidonium et le Dicranostigma ; l'Argemone présentant des caractères d'évolution encore moins poussés.

RESUME

Le Meconopsis cambrica Vig. plante vivace assez rare de montagne, est rangée dans la tribu des Papavereae. Autrefois placé dans le genre Papaver, le Meconopsis n'est élevé en genre spécial, que depuis un siècle et demi environ.

L'ovule du Meconopsis cambrica est bitegminé. L'assise la plus profonde du tégument interne se charge de composés lipidiques tandis que les deux autres couches de ce tégument se sclérifient.

Le développement du sac embryonnaire a été suivi depuis la première division de la macrospore fertile dans cet ovule ana-amphitrope pendant. Le nucelle, formé de cellules polyédriques, est peu abondant. Sa digestion n'est pas complète et l'épiderme nucellaire persiste jusque dans la graine mûre, ainsi qu'un massif de cellules dans la région chalaziale et un autre couvrant le micropyle.

Des endomitoses répétées provoquent le développement considérable des antipodes, ce qui leur permettrait de jouer le rôle d'haustorium. Les noyaux polaires, dans la région centrale du sac embryonnaire, s'unissent avant la fécondation.

L'oosphère presque sphérique se distingue des synergides distendues par l'installation de vacuoles importantes dans la région distale.

Avec la fécondation, les synergides disparaissent rapidement autour du zygote. L'axe de croissance de l'embryon est déterminé dès sa première division. La segmentation, presque simultanée de ces deux premiers éléments, aboutit à la formation d'une tétrade linéaire vraie. La cellule supé-

rieure de cette tétrade construit le point végétatif de la tige et des cotylédons, tandis que l'élément sous-jacent donne la partie hypocotylée et les initiales de la racine.

Le suspenseur se développe à partir des deux blastomères inférieurs dont le premier fournit également la coiffe.

D'abord coenocytique, l'albumen se cloisonne dès que l'embryon est octocellulaire. Ce cloisonnement débute dans la région micropylaire, puis progresse sur toute la surface du sac embryonnaire. Les cellules de l'albumen, au voisinage de l'embryon, s'enrichissent rapidement en cytoplasme. A la périphérie du sac embryonnaire, il se forme des travées, perpendiculaires au tégument, de cellules à cytoplasme dense. Plus tard, l'albumen devient plus homogène. A maturité, il contient de nombreux grains d'aleurone et des réserves lipidiques. Sa digestion est parfois compensée par un début de régénération.

L'embryogénèse du Meconopsis cambrica suit les lois du Mégarchétype V dans la première période embryogénique. Elle se rattache étroitement à l'archétype de l'Hyoscyamus niger et diffère, par la destinée des octants supérieurs, de celle du sous-archétype du Papaver, ce qui justifie pleinement la séparation en deux genres distincts les Papaver et les Meconopsis. Le principe des différenciations précoces permet de comparer le Meconopsis aux divers genres de Papavéracées, le Papaver et le Roemeria paraissent plus évolués que ne le serait le Meconopsis. Dans une série évolutive ascendante, le Meconopsis devrait être placé à un niveau plus élevé que l'Eschscholtzia, le Chelidonium, et le Dicranostigma, l'Argemone présentant des caractères d'évolution encore moins poussés.

BIBLIOGRAPHIE.

- (1) BAILLON (H.). Histoire des Plantes Hachette, edit., 1888-1892.
- (2) BERSILLON (B.). Recherches sur les Papavéracées. Contribution à l'étude du développement des Dicotylédones herbécées. (Ann. Sc. Nat., Bot., 1955, 11è Série 16, pages 225 à 448.)
- (3) BEUTHAM (G.) et HOOKER (J.D.). Genera plantarum (London, 1862.)
- (4) BOQUET (G.). The campylotropous ovule. (Phytomorphology 1959, 9, 222-227.)
- (5) CANDOLLE (A.-P. de). Prodrromus systematis naturalis regni vegetabilis. 1824.
- (6) CHAUVEAUD (G.). L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution (Ann. Sc. Nat., Bot., 1911, 9è Série, XIII, p.113.)
- (7) CRETE (P.). Embryogénie végétale, Papavéracées. Le développement de l'embryon chez le Dicranostigma Franchetinum. (C.R. Acad. Sc., 1957, 245, p.720.)
- (8) DOULIOT (H.). Recherches sur la croissance terminale des tiges de Phanérogames. (Ann. Sc. Nat., 1890, 7è Série 11, p.283-350.)
- (9) ENGLER (A.) et PRANTL (K.). Die natürliche Pflanzenfamilien. (Leipzig 1891.)
- (10) HANSTEIN (J.). Die Scheitelzellgruppe in Vegetationspunkt der Phanerogamen. (Abh. a. d. Gebiete der Naturwiss. Math. und Med., Bonn, 1868.)
- (11) HASITSCHKA (G.). Bildung von chromosomenbündeln nach art der speicheldrüsenchromosomen, Spiralisierte ruhekernchromosom und andere struktureigentlichkeiten in

den endopolyploiden riesenkernen der antipoden von Papaver rhoeas. (Chromosoma 1956, 9, p.87 à 113.)

- (12) HOOKER (J.D.) JACKSON (B.D.). Index Kewensis plantarum Phanerogamarum 1845.)
- (13) LEBEGUE (A.). Recherches embryogéniques sur quelques Dicotylédones dialypétales. (Ann. Sc. Nat., Bot., 1952, 11è Série.)
- (14) MILNE EDWARD. Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée (Paris, 1867-1881.)
- (15) PAYER (J.-B.). Traité d'organogénie comparée de la fleur. (Paris, 1857.)
- (16) SAUNDERS (E.R.). Floral morphology. (Cambridge, 1937.)
- (17) SOUEGES (R.). Embryogénie des Papavéracées. Développement du proembryon chez le Papaver Rhoeas L. (C.R. Acad. Sc., 1926, 183, p.902.)
-Les derniers stades du développement de l'embryon chez le Papaver Rhoeas L. (C.R. Acad. Sc., 1926, 183, p.1119.)
-Développement de l'embryon chez le Papaver Rhoeas L. (Bull. Soc. Bot. Fr., 1928, 75, p.452-469.)
- (18) SOUEGES (R.). Exposés d'embryologie et de morphologie végétale. (Paris Hermann et Cie.)
I et II : L'embryologie végétale, résumé historique, (1934).
III : La cellule embryonnaire, (1935).
IV et V : La segmentation, (1935, 1936).
VI et VII: La différenciation, (1936).
VIII : Les lois du développement, (1937).
IX : Embryogénie et classification ; (fasc.1) l'espèce et les classifications actuelles, (1938).

- SOUEGES (R.). X : (fasc.2) Essai d'un système embryogénique, partie générale, (1939).
- XI : (fasc.3) Essai d'un système embryogénique, partie spéciale : Première période du système, (1948).
- XII : (fasc.4) Essai d'un système embryogénique, partie spéciale : Deuxième période du système, (1951).
- (19) SOUEGES (R.). Embryogénie des Papavéracées. Développement de l'embryon chez le Chelidonium majus L. (C.R. Acad. Sc., 1936, 203, p.678.)
- (20) SOUEGES (R.). Embryogénie des Fumariacées. L'origine du corps de l'embryon chez le Fumaria officinalis L. (C.R. Acad. Sc., 1941, 213, p.528.)
- Embryogénie des Fumariacées. La différenciation des régions fondamentales du corps chez le Fumaria officinalis L. (C.R. Acad. Sc., 1941, 213, p.699.)
- (21) SOUEGES (R.). Embryogénie des Fumariacées, l'origine et les premières divisions de la cellule embryonnaire proprement dite chez l'Hypecoum procumbens L. (C.R. Acad. Sc., 1943, 216, p.310.)
Embryogénie des Fumariacées. La différenciation des régions fondamentales du corps chez l'Hypecoum procumbens L. (C.R. Acad. Sc., 1943, 216, p.354.)
- (22) SOUEGES (R.). Embryogénie des Fumariacées. Développement de l'embryon chez le Corydalis cheilanthifolia Hemst. (C.R. Acad. Sc., 1946, 222, p.523-524.)
- L'embryon chez le Corydalis cheilanthifolia Hemst. Les Fumariacées et la classification embryogénique. (Ann. des Sc. Nat., Bot., 1946, 7, 2, 11^e Série.)

SOUEGES (R.).

- Embryogénie des Fumariacées. Les premiers termes du développement de l'embryon chez le Corydalis lutea D.C. (C.R. Acad. Sc., 1946, 222, p.161-163.)
- La différenciation des régions fondamentales du corps chez le Corydalis lutea D.C. (C.R. Acad. Sc., 1946, 222, p.253-255.)

- (23) SOUEGES (R.). Embryogénie des Papavéracées. Développement de l'embryon chez le Roemeria violacea Medic. (C.R. Acad. Sc., 1948, 226, p.979-981.)
- (24) SOUEGES (R.). Embryogénie des Papavéracées. Développement de l'embryon chez l'Eschscholtzia californica Cham. (C.R. Acad. Sc., 1949, 229, p.485-487.)
- (25) SOUEGES (R.). Embryogénie des Papavéracées. Développement de l'embryon chez l'Argemone mexicana L. (C.R. As. Sc., 1949, 229, p.573-576.)
- (26) SCHMIDT (A.). Histologische Studien am Phanerogamen Vegetationspunkten (Botanisches Archiv, 1924, 7, p.345-404.)
- (27) VAN TIEGHEM. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur, (Paris, 1871).
- (28) VIGUIER. Histoire des Pavots, 1814.



