

Un mode de figuration des cycles biologiques végétaux appliqué à Ginkyo, Araucaria, Taxus, Cephalotaxus et Ephedra

Par M. FAVRE-DUCHARTRE

Faculté des Sciences de Reims

(Reçu pour la publication en décembre 1961)

Introduction

Les modalités du déroulement dans le temps du développement ontogénique d'une espèce constituent un caractère qu'il est important de considérer, car il traduit la façon dont le rythme interne de la plante est adapté aux conditions extérieures.

Les Gymnospermes sensu lato¹) sont particulièrement intéressantes à cet égard, car leurs cycles reproducteurs varient grandement d'une espèce à l'autre.

Certes, les divers auteurs qui ont étudié la reproduction sexuée de Gymnospermes se sont habituellement souciés de l'insertion dans le temps des gamétogénèses ♂ et ♀, de la fécondation et de l'embryogenèse. Des expressions couramment employées telles que „zeitlicher Ablauf”, „life history”, „time relation”, „ciclo di maturazione”, etc.. témoignent de cette préoccupation. Cependant, d'une part, la seule mention de dates échelonnées jalonnant les diverses phases du développement d'une plante, ne permet guère de réaliser quelle est l'allure générale de son cycle, comment se déroulent et s'affrontent les évolutions ♂, ♀ et embryonnaire et les comparaisons de cycles biologiques d'espèces différentes demeurent alors laborieuses; d'autre part, les dates indiquées habituellement ne précisent pas comment évolue l'ensemble des ovules portés par une même plante.

Pour visualiser de façon précise les cycles de développement, nous proposons ici un mode graphique. Son application à quelques cas particuliers montrera le parti que l'on peut tirer d'une telle analyse pour une meilleure compréhension biologique de ces plantes.

I. - Présentation du schéma de visualisation des cycles ontogénétiques

Le terme »cycle« évoque, par lui-même, une roue qui tourne. Nous expliciterons cette image en situant les diverses phases du développement d'une plante donnée sur une ligne spirale parcourant les périodes de l'année au cours desquelles elles se déroulent (cf. fig. 2-6).

Chacun des mois étant représenté par un angle de 30° (c'est à dire $\frac{360^\circ}{12}$), ceux-ci seront numérotés de 1 à 12 (c'est

¹) C'est à dire comprenant aussi les Pregymnospermes, actuellement représentés par Ginkyo bilobé et les Cycadales, et les Chlamydospermes (Ephedra, Gnetum et Welwitschia).

à dire de Janvier à Décembre) et ordonnés dans le sens des aiguilles d'une montre. En situant le mois de Janvier en bas du schéma, on fait coïncider l'allongement de la durée de l'éclairement journalier et, grossièrement, le réchauffement des saisons, avec l'ascension du tracé arqué de 1 à 6 (Janvier à Juin). Reciproquement, les jours raccourcissent et la température baisse de 7 à 12 (Juillet à Décembre).²⁾ Le début de l'année est marqué par un double trait et des chiffres romains ordonnent les années successives que peut traverser le cycle d'une plante.

Les phases diploïdes (sporogenèse et embryogenèse) sont représentées par des traits pleins, ondulés avant la différenciation des cellules-mères, simplement arqués après cette différenciation. Les phases haploïdes des gamétophytes ♂ et ♀ étant figurées par des traits discontinus, le début de la pollinisation sera marqué par le rapprochement du tracé discontinu externe ♂ par rapport au tracé ♀ interne et la fécondation sera datée par la fusion des deux tracés discontinus en l'unique trait continu symbolisant l'embryogenèse (cf. fig. 1). Le moment où les semences se séparent naturellement de la plante-mère est marqué par un double trait court perpendiculaire au tracé embryonnaire. Des silhouettes de stades cytologiques ou des commentaires, opportunément situés, pourront parachever l'explication du cycle du végétal envisagé.

A vrai dire, nous avons déjà exploité ce genre de figuration de cycles biologiques (FAVRE-DUCHARTRE 1956₁, 1957, 1958₂, 1960) et d'autres chercheurs (en particulier KONAR et SUNDRI RAMCHANDANI, 1958 et VIMLA VASIL, 1959) ont fait de même. Le schéma présente ici constitue un essai de normalisation de ce mode d'expression graphique.

II. - Application du schéma proposé à cinq cas particuliers

Ces exemples portent sur des espèces dioïques parce qu'il se trouve que nos études monographiques les ont concernées: mais il est bien évident que des plantes monoïques pourraient tout aussi bien donner lieu à ce type de figuration.

L'ordre selon lequel ces exemples seront traités est celui du raccourcissement des cycles.

1^o — Cycle biologique d'*Araucaria araucana* (région parisienne, Normandie, Bretagne) fig. 2.

2^o) Pour les plantes vivant dans l'hémisphère austral, on situerait Juin (6) en bas du schéma et Décembre (12) en haut.

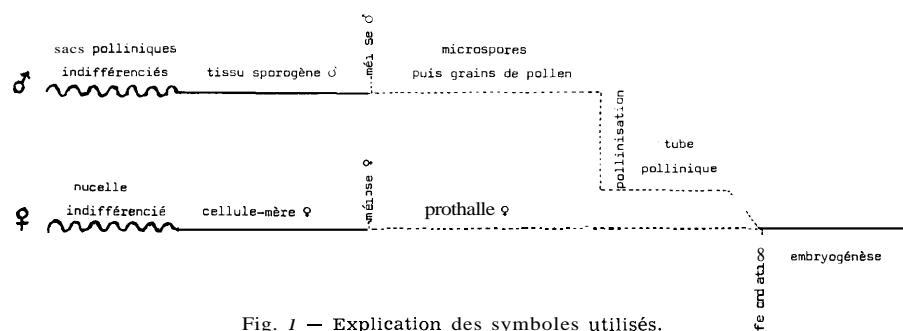


Fig. 1 — Explication des symboles utilisés.

L'examen du graphique montre que:

- les cônes ♀ sont pollinisés quand ils contiennent un tout jeune prothalle;
- les gamétophytes ♂ et ♀ se développent dans l'ovule pendant 12 mois;
- l'embryogénèse s'achève en 5 mois.

Précisons par ailleurs que les prothalles ♀ cénocytiques passent tous à l'état alvéolaire, puis cellulaire, avec une remarquable simultanéité aux premiers jours doux qui succèdent au deuxième hiver que traverse le cycle. Au début de l'embryogénèse, les stades que permet d'observer une seule fixation (le 23/4/1960) sont compris entre celui à deux noyaux libres et celui de proembryon cellulaire à 128

cellules, ce qui montre que cette évolution est relativement étirée dans le temps (cf. FAVRE-DUCHARTRE 1960).

2^o — *Cycle biologique de Cephalotaxus drupacea* (à Paris) fig. 3. En considérant ce graphique, on réalise rapidement que:

- l'ovule est pollinisé 6 mois avant que la cellule-mère ♀ ne soit repérable;
- 10 mois avant que celle-ci subisse la méiose;
- 15 mois avant la fécondation. Par ailleurs, l'ensemble des ovules évolue avec peu de simultanéité, la fécondation s'y échelonnant sur une quinzaine de jours parmi tous les ovules d'un même arbre (cf. FAVRE-DUCHARTRE, 1956₂, 1957, 1958₂).

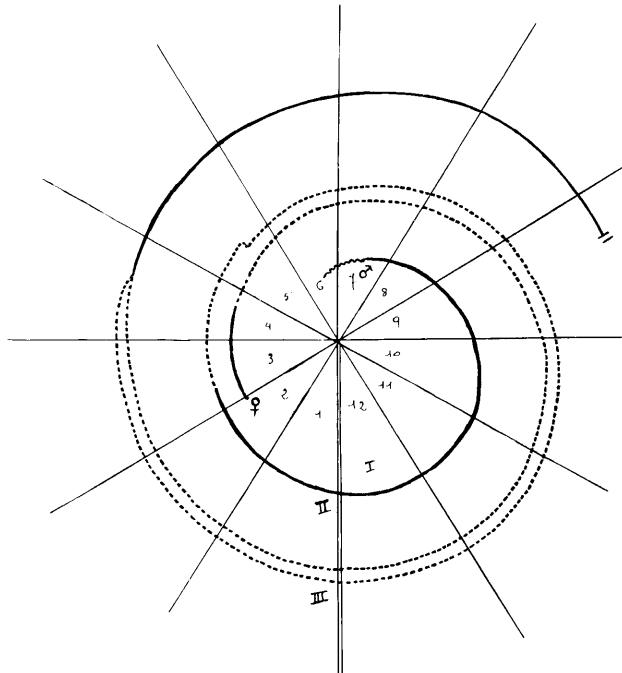


Fig. 2. — Schéma du cycle reproducteur d'*Araucaria araucana*.

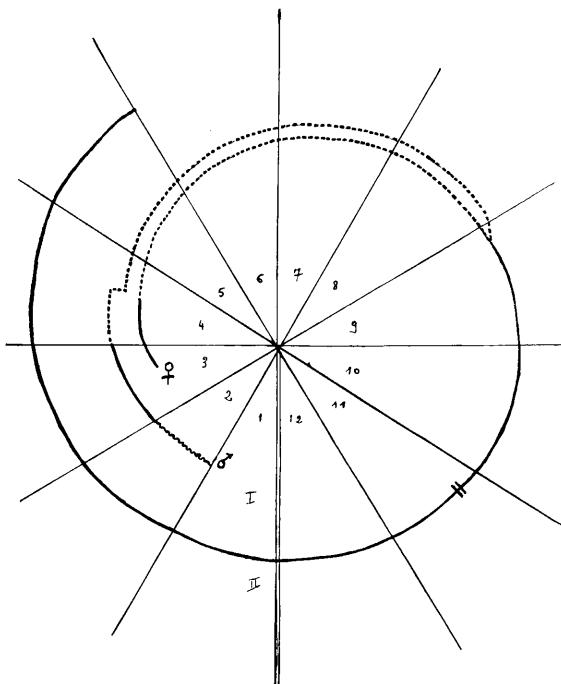


Fig. 4. — Schéma du cycle reproducteur de *Ginkgo biloba*.

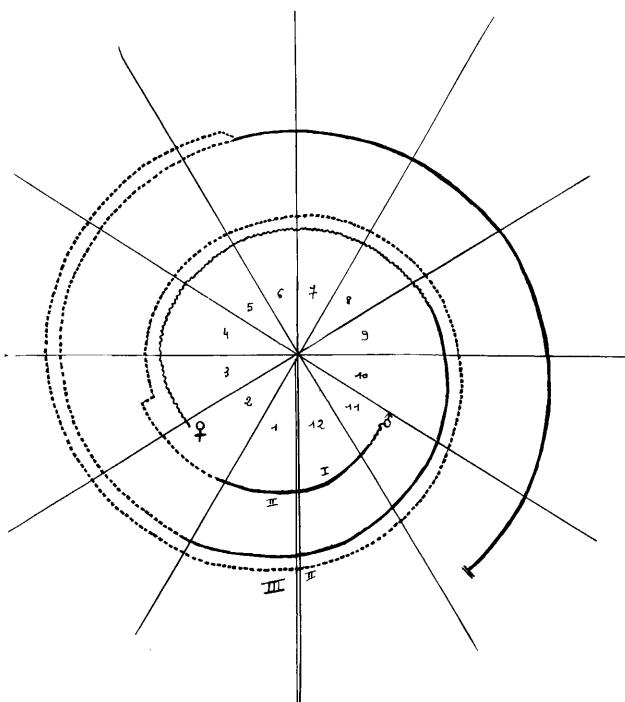


Fig. 3. — Schéma du cycle reproducteur de *Cephalotaxus drupacea*.

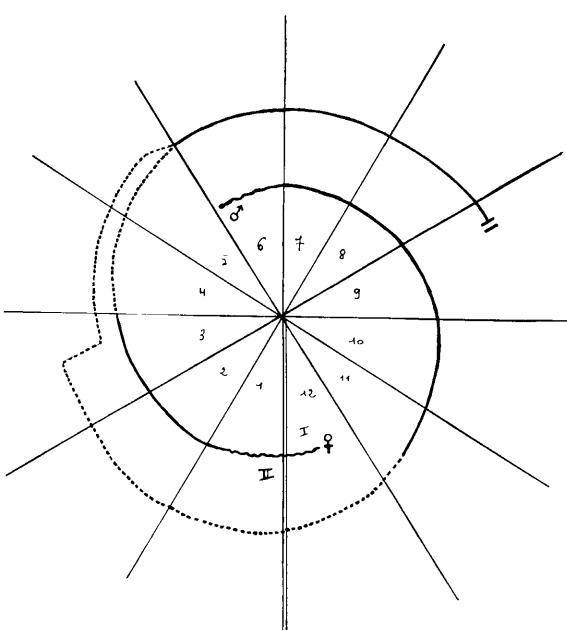


Fig. 5. — Schéma du cycle reproducteur de *Taxus baccata*.

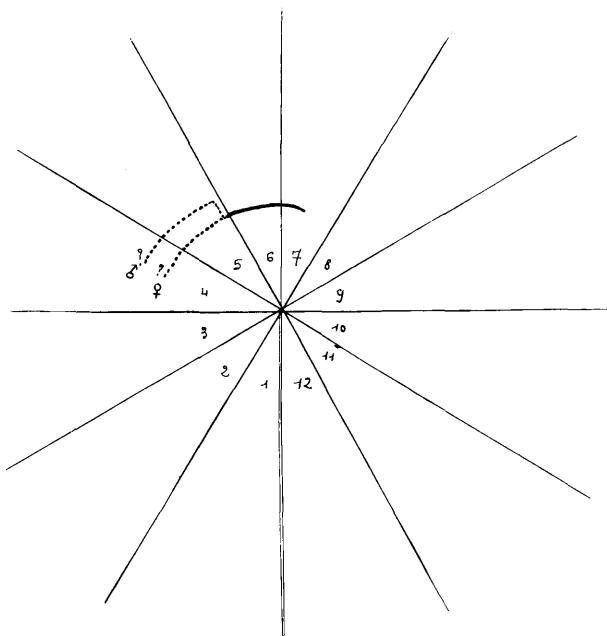


Fig. 6. — Schéma du cycle reproducteur de *Ephedra distachya*.

3^o — Cycle biologique de *Ginkyo biloba* (à Paris) fig. 4. Dans cette espèce:

- a) la méiose ♂ précède la ♀ d'environ 15 jours;
- b) la pollinisation a lieu au stade où l'ovule contient une mégasporre ou un tout jeune prothalle ♀;
- c) les gamétophytes ♂ et ♀ se développent 4 mois et demi dans le même ovule;
- d) l'embryogénèse dure 9 mois, dont les 6 derniers se réalisent habituellement dans des ovules séparés de la plante-mère.

Au sujet des développements d'ensemble sur un même arbre, précisons que les chatons ♂ libèrent leur pollen massivement; les ovules d'un même arbre évoluent avec une grande simultanéité: les diverses cellules centrales d'un même prothalle se divisent synchroniquement et la fécondation se déroule en 5 jours par beau temps, en 8 par mauvais; deux jours après la fécondation, tous les archégonies ayant été fécondées contiennent un proembryon cénocytique à 128 noyaux libres qui reste pendant 12 jours à ce stade. Les dates de la fécondation varient peu selon les climats: nous avons noté une avance de 4 ou 5 jours seulement à Lisbonne par rapport à Paris (cf. FAVRE-DUCHARTRE 1956, 1958₂).

4^o — Cycle biologique de *Taxus baccata* (à Paris) fig. 5.

La figure 5 explicite la chronologie des développements les plus précoce ayant concouru à la formation des graines d'If: ce graphique a été établi d'après des observations faites sur des lots de 10 à 80 fleurs ♂ et ♀, fixées à diverses périodes sur un arbre ♂ et un arbre ♀ du Jardin des plantes de Paris, en 1955 et 1956.

On y constate que:

- a) la méiose ♂ précède la ♀ de 4 mois;
- b) les ovules sont pollinisés au stade de cellule-mère ♀;
- c) la fécondation a lieu 2 mois après la pollinisation;
- d) l'embryogénèse se déroule en 3 mois (cf. FAVRE-DUCHARTRE 1958₁).

Les développements les plus tardifs de fleurs ♂ et d'ovules appartenant aux mêmes lots que ceux qui sont concernés par la figure 4 (lesquels étaient, rappelons le, les plus précoce), manifestent un retard général de 1 mois par rapport à ces derniers et tous les intermédiaires existent

entre ces deux catégories extrêmes de développements précoce et tardifs. L'échelonnement dans le temps de la transformation des ovules d'If en graines se manifeste d'ailleurs macroscopiquement:

- a) la libération du pollen et la présence de gouttes mucilageuses micropylaires, témoignant de la réceptivité des ovules, sont observés pendant une période approximative de 1 mois;
- b) au cours des mois de Juin et de Juillet, la dimension selon l'axe hile-micropyle des divers ovules portés par un même arbre varie entre 2mm et 4mm;
- c) au début du mois de Septembre, les arilles apparaissent, selon les graines, soit vertes et minces, soit rosées, ou bien rouges et charnues.

L'hiver 1957—1958 fut moins rigoureux que celui de 1955—1956: la pollinisation s'est alors effectuée du 16-2-1958 au 25-3-1958³.

Ce décalage de plus de 1 mois du premier jour de l'anthèse selon les années (16-2-1958 et 22-3-1956) montre à quel point le rythme interne de *Taxus baccata* est influençable par les conditions extérieures.

D'après JOHANSEN (1950 p. 76) le cycle biologique de *Taxus baccata* comprendrait une embryogénèse beaucoup plus longue que celle que nous indiquons ici, en raison de la dormance du proembryon, pendant tout l'hiver, à un stade paucicellulaire, sans qu'il dépasse les limites de la cavité archégoniale. Il serait intéressant de savoir si cette variation du comportement de l'embryon tient à l'existence d'écotypes différents ou bien s'il s'agit là d'accommodats à des conditions climatiques particulières.

5^o — Cycle biologique d'*Ephedra distachya* (Finistère et Pyrénées orientales) fig. 6.

On constate qu'en France, dans cette espèce:

- a) les organes reproducteurs ♂ et ♀ se développent dans le courant du mois d'Avril;
- b) un mois plus tard, on observe déjà des proembryons;
- c) (au stade où il est récepteur, l'ovule contient des cellules centrales);
- d) la fécondation suit de très peu la pollinisation;
- e) les embryons ont achevé leur développement intra-séminal avant la fin du mois de Juillet.

Le cycle biologique complet d'*Ephedra distachya* se déroule donc en moins de 4 mois et cependant avec peu de simultanéité parmi les divers ovules d'une même plante (cf. FAVRE-DUCHARTRE 1959).

III. - Discussion

La comparaison des cycles biologiques des cinq Gymnospermes sensu lato que résume le tableau (fig. 7) met en lumière plusieurs caractères, variant indépendamment les uns des autres dans les divers genres et dont certains semblent être adaptatifs.

1) Durée totale du cycle biologique

Comme l'indique le tableau (fig. 7) et l'ordre selon lequel nous avons envisagé les cinq genres, la durée du cycle biologique va se raccourcissant selon la succession *Araucaria*, *Cephalotaxus*, *Ginkyo*, *Taxus* et *Ephedra*.

On réalise l'avantage que présente, pour une plante, le fait de mûrir plus rapidement ses graines: d'une part, la charge que cela représente pour la plante-mère est supportée moins longtemps; d'autre part, du point de vue de la reproduction, la formation des graines est moins longtemps

³ Cette dernière date est un minimum car on observait encore le 25 Mars des sacs polliniques non déhiscent et des ovules munis de gouttes réceptrices micropylaires.

genres	durée totale du cycle	anticipation de n♂ par rapport à n♀	stade ovulaire au moment de la pollinisation	nombre de jours pendant lesquels se réalise la fécondation sur un même arbre
<i>Araucaria</i>	27 mois	1 mois	prothalle ♀ à 4 noyaux avant la différenciation de la cellule-mère ♀	plusieurs jours
<i>Cephalotaxus</i>	25 mois	12 mois	différenciation de la cellule-mère ♀	15 jours
<i>Ginkyo</i>	16 mois	15 jours	mégaspore	5 jours
<i>Taxus</i>	15 mois	4 mois	cellule-mère ♀	30 jours
<i>Ephedra</i>	4 mois	?	cellules centrales	plusieurs jours

Fig. 7. — Tableau récapitulatif. Explications dans le texte.

soumise aux aléas, qui risquent d'entrainer sa dégénérescence.

2) Anticipation de la microsporogénèse par rapport à la macrosporogénèse

Dans les quatre premières espèces envisagées, la microsporogénèse est en avance sur la macrosporogénèse (le cas de l'*Ephedra* reste à préciser). Chez *Araucaria*, ce temps d'anticipation est surtout imputable au lent développement des cellules-mères ♂; tandis que, chez *Taxus*, ce sont les microspores-grains de pollen qui sont formées longtemps à l'avance.

Ces deux évolutions ♂ et ♀, qui se déroulent chacune selon son dynamisme propre, sur des arbres différents chez les espèces dioïques, aboutissent régulièrement à ce que le pollen soit libéré pendant la période précise où les ovules sont récepteurs: ce fait paraît moins étonnant si l'on admet que la diécie de ces plantes fut acquise secondairement.

3) Degré de différenciation ovulaire au moment de la pollinisation

Le stade de différenciation ♀ atteint au moment de la réception du pollen varie largement d'un genre à l'autre (fig. 7). Ce stade est d'autant plus intéressant à considérer qu'il a été prouvé que les ovules de *Cephalotaxus*, *Ginkyo* et *Taxus* avortent quand ils ne reçoivent pas de pollen (cf. FAVRE-DUCHARTRE 1956 p. 183—189).

Par contre, il suffit que certains ovules d'un cône ♀ d'*Araucaria* soient pollinisés pour que les prothalles ♀ de tous les ovules du cône se différencient jusqu'à produire des oosphères.

On comprend aisément que le fait de peu développer les organes reproducteurs ♀ avant qu'ils n'aient reçu le pollen qui doit assurer leur transformation en graine constitue un progrès évolutif: la perte, risquée par l'avortement faute de pollen, sera alors d'autant plus faible que le développement ovulaire sera moindre.

4) Synchronisme du développement des organes reproducteurs sur un même arbre

Les arbres ♀ de l'espèce *Ginkyo biloba* ne gardent, sur leurs rameaux, qu'un petit nombre d'ovules, les années où il fait mauvais temps au moment de la libération massive du pollen. De plus, les années où des conditions atmosphériques défavorables ralentissent les dernières phases de la spermatogénèse de cette espèce, on observe environ 9 graines stériles pour une seule qui soit embryonnée (cf. FAVRE-DUCHARTRE, 1956). Au contraire, la production des graines et leur fertilité sont régulièrement bonnes chez *Cephalotaxus* et *Taxus*, dont les périodes de pollinisation et de fécondation sont nettement plus longues que celles de *Ginkyo*.

Les moments où les cycles reproducteurs risquent le plus d'être interrompus sont, en effet, ceux où doivent se réaliser les rencontres pollen-ovules et spermatozoïdes-oosphères. On conçoit qu'il y aura d'autant plus d'assurances qu'une espèce produise régulièrement des graines fertiles chaque année que seront plus longues les périodes au cours desquelles l'ensemble de ses ovules recevra du pollen et, plus tard, l'ensemble des oosphères des spermatozoïdes... De même a-t-on plus de chances de transporter des œufs sans trop de pertes en ne les mettant pas »tous dans le même panier».

Conclusion

On réalise l'intérêt qu'il y aurait à généraliser cette enquête sur les cycles de développement des gymnospermes, pour permettre de plus riches comparaisons, en particulier entre plantes de la même espèce se développant dans les deux hémisphères.

Résumé

L'auteur propose des conventions graphiques pour visualiser le déroulement dans le temps des cycles reproducteurs des végétaux (fig 1). Les cycles ontogéniques de 5 Gymnospermes (*sensu lato*) ainsi schématisés (fig 2 à 6) illustrent l'intérêt de cette méthode pour faciliter les comparaisons entre les genres (fig. 7).

Summary

Title of the paper: *A mode of figuration of vegetal biological cycles applied to Ginkgo, Araucaria, Taxus, Cephalotaxus and Ephedra.*

The author proposes graphic conventions to visualize time relations of plant reproductive cycles (fig. 1). The ontogenetic cycles of 5 Gymnosperms (*sensu lato*) so schematized (fig. 2 to 6) demonstrate the advantage of that method to make easier comparisons between genera (fig. 7).

Zusammenfassung

Titel der Arbeit: *Eine Darstellungsweise für die Generationswechsel bei Ginkgo, Araucaria, Taxus, Cephalotaxus und Ephedra.*

Der Autor schlägt Vereinbarungen für die graphische Darstellung der Dauer von Reproduktionszyklen bei Pflanzen vor (Fig. 1). Die ontogenetischen Abläufe bei 5 Gymnospermen (*sensu lato*), wie sie in den Fig. 2—6 schematisch dargestellt sind, zeigen den Vorteil dieser Methode für die Erleichterung vergleichender Untersuchungen zwischen den Gattungen (Fig. 7).

Littérature

- FAVRE-DUCHARTRE, M.: Contribution à l'étude de la reproduction chez le *Ginkyo biloba*. Revue de cytologie et de biologie végétales 17, 1—2, p. 1—218 (1956). — FAVRE-DUCHARTRE, M.: Contribution à l'étude de la fécondation chez *Cephalotaxus*. Comptes rendus de l'Académie des Sciences 243, p. 1349—1352 (1956). — FAVRE-DUCHARTRE, M.: Contribution à l'étude de la reproduction chez *Cephalotaxus drupacea*. Revue de cytologie et de biologie végétales 18, 4, p. 305—343 (1957). — FAVRE-DUCHARTRE, M.: Contribution à l'étude de la reproduction sexuée chez *Taxus baccata*. Comptes rendus de l'Acad. des Sciences. 246, p. 979—982 (1958). — FAVRE-DUCHARTRE, M.: *Ginkyo*, an oviparous plant. Phytomorphology 8, 3—4, p. 377—390 (1958). — FAVRE-DUCHARTRE, M.: Contribution à l'étude de la reproduction sexuée chez *Ephedra distachya*. Comptes rendus de l'Acad. des Sciences 249, p. 1551—1553 (1959). — FAVRE-DUCHARTRE, M.: Contribution à l'étude de la reproduction sexuée chez *Araucaria araucana*. Comptes rendus de l'Acad. des Sciences 250, p. 4435—4437 (1960). — JOHANSEN, D. A.: *Plant embryology*. Embryogeny of the spermatophyta. Chronica botanica Cie., edit. Waltham, 1950. — KONAR, R. N., and SUNDRI RAMCHANDANI: The morphology and embryology of *Pinus Wallichiana* JACK. Phytomorphology 8, 3—4, p. 328—346 (1958). — VIMLA, VASIL: Morphology and embryology of *Gnetum ula* BRONGN. Phytomorphology 9, p. 167—215 (1959).