



TRAVAUX
DU
LABORATOIRE DE MICROPALÉONTOLOGIE

N° 6

APPLICATION DU MICROSCOPE ÉLECTRONIQUE A BALAYAGE (M.E.B.)

A LA PALÉONTOLOGIE ET A LA SÉDIMENTOLOGIE

TROISIÈME CONTRIBUTION

1976

**UNIVERSITE
PIERRE-ET-MARIE-CURIE**
(PARIS VI)

U.E.R. 63 SCIENCES DE LA TERRE

4, place Jussieu

Tour 15-25

4^e étage

75230 PARIS CEDEX 05

O. R. S. I. O. M. Fiches Documentaires

N° : 23807

Cote : 13

A PROPOS DE LA STRUCTURE DES SPORES ET POLLENS ET DE LEUR MODE DE
DISPERSION : QUELQUES REFLEXIONS

par M.Th.CERCEAU*, M. HIDEUX*, G. LACHKAR**, E. MASURE**, J. RENAULT-
MISKOWSKY***, F. ROLAND*, J. TAUGOURDEAU-LANTZ** et J. P. YBERT*

Résumé . - Nous avons tenté, dans ce travail, de montrer les relations possibles entre la structure de l'exine des spores et pollens des plantes vasculaires et leur mode de dispersion. Pour le Paléozoïque, nos réflexions sont surtout spéculatives et hypothétiques vu le manque de données précises et suffisamment nombreuses concernant aussi bien les insectes que les plantes entières et leur mode de vie, mis à part quelques remarquables exemples de fossilisation (voir P. Kevan, W. Chaloner et D. Saville 1975, ou B. Renault 1902). Avec le développement des Conifères et l'abondance de leur pollen au Permo-Trias, nos connaissances s'accroissent. Il s'agit de plantes essentiellement anémophiles. De plus quelques végétaux comme les Cycadales actuelles, témoins d'anciennes lignées, nous offrent un champ d'observations. Mais c'est surtout à partir des Angiospermes apparues au Crétacé inférieur, éléments dominants de la flore actuelle, que les observations nombreuses tant des plantes que des pollens nous permettent de présenter des remarques intéressantes : généralement, les pollens anémophiles sont peu ou pas ornementés, alors que les pollens entomophiles sont, soit bien ornementés, soit recouverts d'un enduit cireux. Chez les Phanérogames, les plantes entomophiles sont de loin les plus nombreuses.

INTRODUCTION

L'emploi de la microscopie électronique au cours de ces dernières années a apporté de nombreuses données nouvelles sur l'ontogénèse et la structure des spores et pollens tant pour les formes fossiles que pour les actuelles, en même temps que se confirmait l'importance que revêt cette structure pour la taxinomie et la phylogénie du monde végétal.

* Laboratoire de Palynologie, Muséum d'Histoire Naturelle, Paris

** Laboratoire de Micropaléontologie, Université Pierre et Marie Curie, Paris

*** Laboratoire de Géologie I, Université Pierre et Marie Curie, Paris

Nous allons, dans cet exposé, essayer de présenter quelques-uns de ces apports nouveaux en envisageant plus particulièrement les relations possibles entre la structure de ces organes, leur rôle et leur milieu.

De façon générale et tout à fait schématique, on peut, dans le Règne Végétal, distinguer, du point de vue physiologique, deux cas principaux :

- Dans le premier (isosporie, isoprothallie), l'organe de dissémination est autonome : la spore contient en elle-même, en puissance, la pérennité de l'espèce.

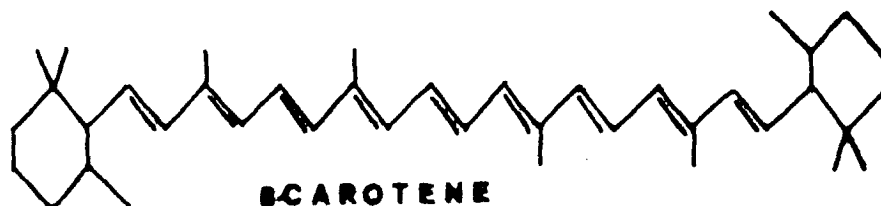
- Dans le second cas (hétérosporie, phanérogamie), la microspore doit germer à proximité d'une mégaspore, le grain de pollen doit aller germer sur l'organe femelle.

Nous voyons la difficulté croissante des problèmes à résoudre par les organes reproducteurs.

La vie autonome de ces organes, la nécessité de se déplacer dans un milieu plus ou moins hostile leur imposent, pour pouvoir assumer leur fonction, d'assurer une protection efficace au patrimoine génétique. Le rôle de la paroi sporopollinique est donc primordial.

Elle doit être d'une très grande résistance aux agents atmosphériques : lumière, rayons U.V., humidité, sécheresse, et aux microorganismes. Elle doit être également d'une grande légèreté pour la dispersion et le transport par l'eau ou le vent avec, éventuellement, une surface adhésive pour s'ancrer au sol ou s'accrocher aux insectes...

La résistance de la spore est assurée par le dépôt de sporopollénine, polymères oxydables de Caroténoïdes et d'esters de Caroténoïdes, sur l'ébauche architecturale de la paroi.



Cette architecture a eu tendance manifestement à se diversifier et à s'alléger au cours des temps géologiques pour résoudre

les problèmes de la pollinisation ou du "service postal" pollinique entre les végétaux, selon l'expression de Corner 1964, 1970.

Les premiers végétaux terrestres poussaient sans doute dans un milieu très marécageux où, dans le transport des éléments reproducteurs, l'eau a dû jouer un grand rôle. De nos jours, ce rôle est probablement moindre mais persiste cependant, chez les Cryptogames Vasculaires par exemple, pour le transport, la germination et la fertilisation des organes femelles.

Les autres agents de dissémination des éléments reproducteurs sont essentiellement le monde animal avec les insectes, les oiseaux, les chauves-souris, ainsi que l'atmosphère traversée par les courants aériens.

Le rôle des insectes Diptères, Coléoptères, Lépidoptères, Hyménoptères- est bien connu pour la pollinisation des plantes actuelles. Ce sont essentiellement des insectes suceurs ou broyeurs qui se nourrissent de nectar ou de pollen et assurent en même temps le transport du pollen d'une plante à une autre.

Dans le monde fossile, ce rôle, celui des arthropodes notamment, a été bien mis en évidence par les travaux de J. Taugourdeau-Lantz (1971), Smart et Hughes (1972), Chaloner, Kevan et Savile (1975) et ce, dès le Silurien.

Les Vertébrés interviennent également. Ainsi, pour la flore actuelle, on sait que les Ibiscus tropicaux sont pollinisés par les oiseaux-mouches et que les fleurs à épanouissement nocturne des Baobabs (*Adansonia*) sont fertilisées par les chauves-souris. Du reste, à l'heure actuelle, une très grande proportion des plantes phanérogames (90 %) a un mode de pollinisation biotique.

L'anémophilie concerne essentiellement les pollens de Gymnospermes et ceux de quelques Angiospermes, notamment parmi les espèces arborescentes des forêts tempérées : chêne, hêtre, noisetier, bouleau, peuplier, châtaignier,...; on l'observe aussi chez les Monocotylédones comme les graminées, cypéracées...

En ce qui concerne les végétaux fossiles, il semblerait naturel de penser que l'anémophilie a, dès l'origine, joué un rôle primordial, mais cette notion peut être débattue.

On doit en tout cas remarquer que le mode de dissémination biotique ou abiotique se répercute sur l'anatomie et le mode de vie de toute la plante.

A l'aide de quelques exemples choisis parmi les végétaux actuels et fossiles, nous allons tenter de voir quelles sont les influences du milieu sur la structure de la paroi des spores (I) et pollens.

DE LA SPORE AU POLLEN

La paroi de la spore doit en premier lieu assurer une bonne conservation de la cellule vivante, tout comme le tégument de la graine. La germination n'intervenant parfois qu'au bout de plusieurs années, comme chez les Lycopodiales, ou bien la spore ne reste que quelque temps à l'état de vie ralentie, cas des Polypodiacées, ou au contraire germe rapidement chez les Isoétales et les Equisétales. Chez les Marsiléacées, le sporocarpe contenant les sporanges assure la fonction de résistance à la sécheresse. Lorsque les conditions deviennent favorables, la spore germe immédiatement. En regard de la protection de la cellule sporale, l'adaptation de la paroi en vue du transport pour une bonne dissémination de l'espèce semble secondaire aujourd'hui, la concurrence des Phanérogames étant écrasante pour les Cryptogames Vasculaires et les reléguant dans des aires précises. Il n'en était pas de même aux temps paléozoïques. La paroi de la spore est relativement épaisse et massive, assez lourde, d : 1,5 environ, puisqu'elle doit tomber sur le sol d'une hauteur plus ou moins importante (Lepidodendracées, Cyclostigmatacées, Pleuroméniacées arborescentes...). Au cours de sa chute, le vent a pu la disperser, les filets d'eau l'entraîner, les arthropodes, insectes surtout, la transporter ou la manger (voir pl. 56 *in* Kevan, Chaloner et Savile 1975 des Arachnides Trigonotarbidés dans un sporange vide

(I) - Dans le texte, le terme spore sera pris au sens de spore mâle, microspore ou isospore, la spore femelle méga- ou macrospore ayant évolué vers la graine.

de *Rhynia major* KIDSTON et LANG). Les faits sont mal connus et parfois rapportés de façon contradictoire. Si pour Corner 1964, les spores de Sélaginelles sont dispersées par le vent, pour Fournier 1946 (Les quatre flores de la France), elles le sont par l'eau de pluie. Un cas particulier où le chemin parcouru est spécialement court est celui de *Selaginella rupestris*. La microspore germe sur la paroi du sporange femelle qui contient des mégaspores (*in* Bonnier 1907, p. 171, d'après F. Lyon 1901) ce qui correspond à un stade proche de celui des Gymnospermes.

Résumons d'après Lugardon 1976, p. 239, l'organisation de la paroi des spores des différents groupes actuels de Ptéridophytes.

Chez les Lycopodiales, elle comporte un massif interne proximal grenu entouré d'une couche lamellaire constituant la plus grande partie de la paroi dont l'ornementation.

Chez les Sélaginellales et les Isoétales, il existe une couche interne lamellaire souvent clivée en plusieurs lames au niveau des zones pluristrates de la face proximale et une couche externe "astructurée" (Pl. 2, fig. 7, texte-fig. 3 et 4)

Chez les Equisétales, il est vraisemblable que la couche interne soit en partie ou plus ou moins entièrement lamellaire et que la couche externe soit "astructurée". (texte-fig. 1)

Chez les Filicinées, sur une infrastructure feuilletée plus ou moins complexe, la couche externe "astructurée" est très développée, comportant l'ornementation (texte-fig. 2)

Chez les Psilotales, on trouve des caractères identiques à ceux des Filicinées avec une infrastructure moyennement complexe.

Nous voyons que ces structures lamellaires ou feuilletées sont concentriques à la cellule sporale et que leurs couches superposées, emprisonnant l'air ou de la matière organique, permettent de maintenir un milieu constant. Chez les spores fossiles, nous retrouvons souvent ces couches externes et internes que nous appelons exoexine et intexine.

Quant à la surface externe de la spore, elle a dû jouer un rôle important. Cette surface offre une ornementation très variée au cours des temps et les premières spores supposées de plantes vasculaires (voir Hoffmeister 1959, Richardson et Lister 1969 et Richardson et Ioannides 1973 et Pl.2, fig. 6) ne sont pas lisses.

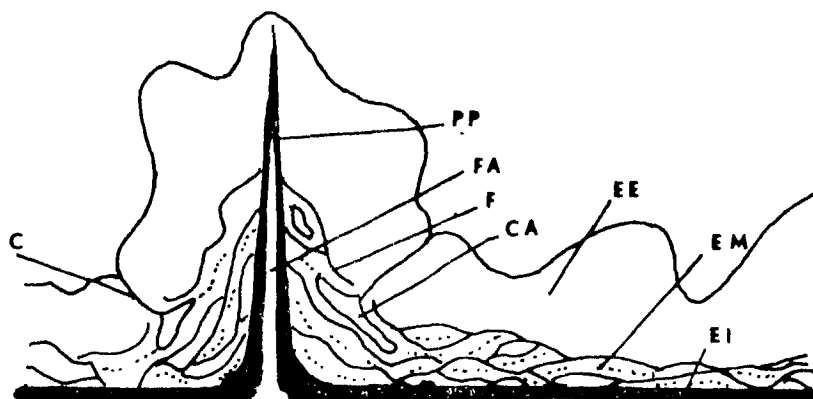


Fig. 2 - d'après B. Lugardon 1972 (Pollen et Spores, vol. XIV, n° 3)
Structure du bourrelet apertural et de l'exospore "hors
aperture" chez *Osmunda regalis* (Filicinée)
PP, pli proximal; FA, fente aperturale; F, feuillets de
l'infrastructure; EE, exospore externe; EM, exospore
moyenne, EI, exospore interne; CA, cavité; C, canal

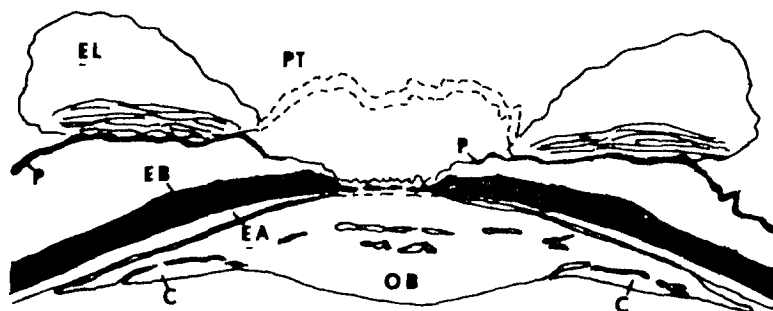


Fig. 1 - d'après B. Lugardon 1969 (Pollen et Spores, vol. XI, n° 3)
Coupe schématique de la zone aperturale, dans un plan per-
pendiculaire au grand axe de l'aperture chez *Equisetum*
maximum.
EL, Elatère; PT, pont reliant les élatères; P, périspore;
EA, couche interne de l'exospore; EB, couche externe de
l'exospore; C, sections de la couronne de l'obturateur
sous-apertural; OB, obturateur sous-apertural

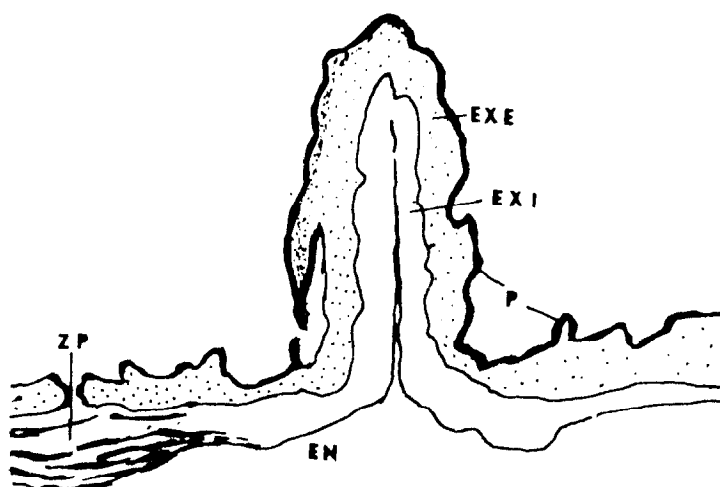


Fig. 3 - d'après clichés au MET de B. Lugardon 1972 (C.R. Acad. Sci. Paris, mars 1972)

Structure du bourrelet apical et zone pluristrate d'une microspore de *Selaginella denticulata*

EN, endospore; EXI, exospore interne; EXE, exospore externe; P, périspore, ZP, "Zone pluristrate"

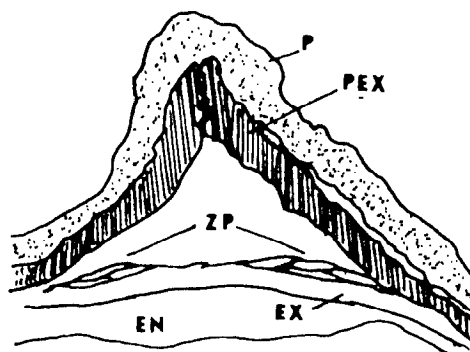


Fig. 4 - d'après clichés au MET de B. Lugardon 1973 (C.R. Acad. Sci. Paris, juin 1973)

Structure de la région proximale d'une microspore de *Isoetes duriei*

P, périspore; PEX, paraexospore; ZP, zones pluristrates; EN, endospore; EX, exospore

Certains types d'ornementation, les stries, les réticulations, les verrues, ont persisté chez les plantes renouvelées jusqu'à nos jours. D'autres sont la marque d'une époque, un exemple souvent cité étant celui des spores à épines anchoriformes du Dévonien. Ce type est connu chez des mégaspores comme le g. *Nikitinsporites* CHALONER 1959 qui ont été trouvées en association avec les microspores monolètes du g. *Archaeoperisaccus* NAOUM. par Nikitin en 1930 dans le *Kryshstofovichia africana* NIKITIN, plante du Dévonien supérieur de Russie, définie sur les seuls méga- et microsporangies. Mc Gregor 1969 a revu un échantillon identique dans le Frasnien du Canada. Il voit une relation parentale possible, parmi les Lycopsides, entre *K. africana* du Frasnien, *Lycostrobus scotti*, *Cyclostrobus* sp. du Trias-Lias, jusqu'aux Pleuroméiacées, voire les Isoétacées et Stylites, d'après l'aspect morphologique et l'association mégaspore épineuse-microspore monolète et "cavate". Mais nombre de microspores des g. *Hystricosporites* et *Ancyrospora* (Pl. I, fig. 1,2) possèdent aussi une ornementation à épines anchoriformes. Ces spores ont pratiquement disparu après le Tournaisien. Quelques lointaines réminiscences s'observent chez certaines spores de Sélaginelles comme *S. kraussiana*. A l'origine, on a interprété ces épines comme favorisant l'ancrage au sol de spores de plantes de marécages. Kevan, Chaloner et Savile 1975, p. 404, se demandent si les épines ne servaient pas à la spore à s'accrocher aux Arthropodes, tout en lui évitant d'être digérée.

On peut également évoquer le rôle du cingulum, épaississement massif du contour équatorial de la paroi, souvent rencontré chez les spores du Dévonien (groupe des *Stenozonotriletes*), mais surtout chez celles du Carbonifère (groupe des *Densosporites*). Est-il la réponse adaptative à des conditions d'aridité, à des saisons très contrastées dues à une continentalité massive (voir le rapprochement des masses continentales formant la Pangée au Paléozoïque supérieur, in Symposium Palynologie et Dérive des Continents, Strasbourg 1973), à la protection pendant la "dormance" de la spore, ou cette débauche de sporopollénine (voir *Lophozonotriletes cristifer* KEDO) correspond-elle à une physiologie différente du sporange?

La spore cingulée nous conduit à envisager la spore zonée,

connue dès la base du Dévonien. La zone, séparation des couches de l'exine dans le plan équatorial, est-elle une périspore, une par-exospore ou la couche externe de l'exospore? Elle tend à diminuer la densité de la spore, augmente sa surface et sa flottabilité.

Cet allègement de la paroi semble avoir été recherché constamment depuis le Dévonien avec des réponses variées, car lorsque la fécondation s'est effectuée sur la plante-mère, le sporophyte, et non plus au sol, la spore a dû s'adapter au transport aérien ou par les insectes, avec le devoir d'atterrir sur le sporange femelle correspondant à son espèce.

Cette évolution s'amorce chez les Progymnospermes, dont les 3 ordres possèdent des spores cavitaires (cavate, camerate) sensu Neves et Owens 1966. Dans la paroi de ces spores, les deux couches de l'exine ne sont accolées qu'au niveau des aires germinatives proximales et le corps central est souvent excentré.

Le tableau I résume nos connaissances sur les spores de ce groupe de plantes (d'après Beck 1957, 1976; Smith 1962; Streel 1964; Leclercq et Bonamo 1971).

ORDRE	GENRE DE PLANTE	GENRE DE SPORAE DISPERSAE
ANEUROPHYTALES	<i>g. Aneurophyton</i> KR. et WEYL. 1923	<i>g. Aneurospora</i> STREEL 1964
	<i>g. Tetraxylopteris</i> BECK 1957	<i>g. Rhabdosporites langi</i> (EISENACK) RICH. 1960
	<i>g. Rellimia</i> LECLERCQ et BONAMO 1971	
PROTOPITYALES	<i>g. Protopitys</i> GOPPERT 1850	<i>g. Remysporites</i> BUTT. et WILL. 1958 ou <i>g. Glomospora</i> BUTT. et WILL 1958
ARCHAEOPTERIDALES	<i>g. Oocampa</i> ANDREWS et al 1975	<i>g. Grandispora</i> HOFFM. ST. et MAL. 1955 ou <i>g. Samarisporites</i> RICH. 1965
	<i>g. Archaeopteris</i> DAWSON 1871	<i>g. Geminospora</i> BALME 1960
	(<i>g. Svalbardia</i> HOEG 1942)	

La structure de la microspore d'*Archeopteris* cf. *jacksoni* DAWSON a été figurée par Pettit 1966. Il l'a décrite comme composée

de 2 couches : sur une couche interne lamellaire (endexine) repose une couche externe spongieuse.

Chez les spores cavitaires, les deux couches de l'exine sont d'épaisseur comparable, ou l'endexine est plus épaisse (g. *Rhabdosporites*, g. *Remysporites*). De l'air ou de la matière organique se trouvaient emprisonnés entre ces couches. Mais ces spores devaient encore germer au sol, et comme le dit Beck 1976, p. 19 "Il n'y a pas d'évidence qu'aucune espèce d'*Archaeopteris* ait produit des graines ou que celles d'aucune Gymnosperme primitive soient dérivées directement des fructifications de l'*Archaeopteris*. Des ressemblances morphologiques de parties de ces fructifications avec les cupules de graines primitives et avec les téguments sont cependant compatibles avec la croyance que quelques progymnospermes puissent avoir été les précurseurs de quelques Gymnospermes".

Avec les Ptéridospermées, une étape importante intervient. La fécondation s'effectue sur la plante même, et la spore est chargée d'y apporter le potentiel génétique mâle. Depuis Renault 1902, on parle de prépollen. En fait, cet auteur a créé le terme "prépollinie" pour le pollen des Cordaïtes, défini p. II7 : "Prépollinies.- Nous avons désigné sous ce nom, ainsi qu'on l'a vu, de gros grains de pollen d'une organisation particulière...". Il semble que l'on entende par prépollen des spores à structure exinique de pollen et ouvertures germinatives proximales encore fonctionnelles ou non, la preuve n'en est pas toujours faite.

Parmi les Ptéridospermées, on peut classer ainsi (tableau 2) la structure de quelques genres de prépollen. Le problème est complexe car, dans un même genre d'organe de fructification, on trouve des pollens différents. Ainsi, *Pachytesta vera* HOSKINS et CROSS 1946 renferme des *Florinites*, tandis que *P. hexangulata* STEWART 1951 contient des *Schopfipollenites*.

La structure du pollen issu des g. *Heterotheca* et *Telangium* est encore peu connue, mais l'ouverture germinative trilète ou monolète reste ptéridophytique.

Les pollens monoailés du g. *Vesicaspora* ou du g. *Florinites* contenus dans les *Cordaianthus* montrent que la structure alvéolaire du ballonnet que l'on retrouve chez les Abiétacées et les Podocar-

Tableau 2

FAMILLE	GENRE D'ORGANE (FRUCTIFICATIONS)	GENRE DE SPORAE DISPERSAE
LYGINOPTERIDACEAE	g. <i>Heterotheca</i> BENSON 1922	sp. Trilète subtri- gulaire
	g. <i>Telangium</i> BENSON 1904	sp. Trilète ou monolète lisse à granuleuse
CALLISTOPHYTACEAE	g. <i>Idanothekion</i> MILLAY et EGGERT 1970	g. <i>Vesicaspora</i> (SCHEMEL) WILSON et VENKAT. 1963 et/ou g. <i>Jugasporites</i> (LESCHIK) MANUM 1960 monoailés
MEDULLOSACEAE	g. <i>Dolerotheca</i> HALLE 1933	g. <i>Schopfipollenites</i>
	g. <i>Aulacotheca</i> HALLE 1933	POT. et KR. 1954
	g. <i>Whittleseya</i> NEWBERRY 1853	de structures variées alvéolaires subsphé- riques
	g. <i>Boulaya</i> (CARPENTIER 1925) ex HELLE 1933	
	g. <i>Goldenbergia</i> HALLE 1933	
	g. <i>Halletheca</i> TAYLOR 1971	
	g. <i>Schopfitheca</i> DELEVORYAS 1964	

pacées (voir Pl. 2, fig. 5 et Pl. I, fig. 6) est acquise dès le Carbonifère inférieur (voir M. Van Campo et J. Sivak 1972). Le ballonnet évoque un flotteur et les pollens qui en sont pourvus sont classés parmi les anémophiles. A la suite d'autres auteurs, nous rappelons que pour Doyle 1945, les ballonnets serviraient à l'orientation du pollen dans le micropyle. A ce propos, notons que le pollen de Cordaïte figuré par Renault 1902, p. IX, fig. I et dont nous avons revu la préparation dans les collections du Laboratoire de Paléobotanique du Muséum National d'Histoire Naturelle grâce à l'obligeance de Mme Blanc, sous-Directeur au Muséum, est engagé dans le canal du micropyle en présentant la face latérale du ballonnet.

En ce qui concerne le g. *Schopfipollenites*, les travaux de Taylor 1973 et Millay et Taylor 1976 ont montré que son architecture ectexinique différait selon la fructification dont il provient. Sur une endexine lamellaire, les prépollens du g.

Halletheca possèdent une couche externe alvéolaire, ceux du g. *Schopfitheca* montrent une couche externe constituée de columelles distribuées dans toutes les directions, anastomosées et formant un feutrage dense, enfin ceux du g. *Dolerotherca* possèdent une couche externe mixte formée de logettes et de columelles anastomosées (voir Pl. I, fig. 9-II).

Dans tous les cas, l'ectexine et l'endexine sont jointives et l'ensemble est encore relativement dense vu la taille du pollen qui peut atteindre 800 μ . La pollinisation par le vent est peu probable et l'on doit penser à une pollinisation entomophile. Cette hypothèse est rendue plausible par nos connaissances sur la structure de l'exine et le mode de pollinisation des Cycadales actuelles que les paléobotanistes considèrent comme proches à l'origine des Medullosacées.

Chez les Cycadales, sur une endexine lamellaire, l'ectexine possède une structure infratectale, fondamentalement constituée de logettes prismatiques plus ou moins hétérogènes suivant les différents genres. Les logettes subsphériques rencontrées chez le g. *Cycas* rappellent celles de *Schopfipollenites* venant du g. *Halletheca*.

Quant à la pollinisation des Cycadales, elle a fait l'objet de controverses. Pour certains auteurs, elle serait entomophile, pour d'autres anémophile. Ainsi Rattray 1913 rapporte qu'attiré par son odeur, le *Curculionides* visite les cônes mâles d'*Encephalartos* et va pondre ses oeufs sur le micropyle des fleurs femelles. Il plante ainsi directement les grains, mais le procédé n'est pas parfait car les grains de pollen ne viennent à maturité que si les oeufs de l'insecte avortent. Schuster 1932 note d'après Regels que certains Coléoptères friands de pollen pénètrent à l'intérieur des cônes mâles d'*Encephalartos* et de *Zamia integrifolia* et qu'une petite abeille collecte le pollen de *Macrozamia*. D'autres auteurs comme K. Faegri et L. van der Pijl 1971 considèrent ces observations comme insuffisantes pour confirmer le rôle des insectes. Mais, chez tous les genres sauf chez *Cycas*, le micropyle est dirigé vers l'intérieur, contre l'axe du cône. D'autre part, les fleurs mâles et femelles sont très rarement matures en même temps et les

ovules ne sont fécondables que durant un ou deux jours par an. Aussi, le hasard d'une pollinisation anémophile semblerait nécessiter une population importante de Cycadales, ce qui est peu fréquent dans la nature. Le problème de la pollinisation des Cycadales reste posé. Comment vérifier si la fécondation est entomophile si les insectes responsables ont disparu? Cela semble être le cas de *Microcycas calacoma* chez lequel on observe très rarement la production de graines. Pour cette espèce, il est admis que c'est la disparition d'un insecte particulier qui en est la cause (Kiem 1972).

D'autres Gymnospermes fossiles auraient été entomophiles. Ainsi un cas si souvent discuté doit être à nouveau évoqué ici, celui du g. *Classopollis* (voir J. Pettit et W. Chaloner 1964; W. Chaloner 1976 et Pl. 2, fig. 1-4). L'endexine lamellaire se sépare nettement de l'ectexine. Cette dernière comporte sur sa face interne une couche d'éléments pleins anastomosés en vermicules (Pl. 2, fig. 2). Ces éléments disparaissent sur les aires proximale et distale (Pl. 2, fig. 3). Pour V. Krassilov 1973, "la présence fréquente de tétrades et de masses cohérentes de grains de *Classopollis* suggère l'entomophilie, et le pseudopore germinatif distal est probablement lié à ce mode de pollinisation". Les restes fossiles montrent que les Chéirolépidiacées, Coniférales dont proviennent ces pollens, poussaient de préférence dans des régions marécageuses en bordure de deltas et nous savons combien ces biotopes attirent les insectes.

Mais bien des cas restent énigmatiques ainsi en est-il des protosaccates (le terme pseudosaccate aurait peut-être été plus juste?) que Scheuring 1974 a mis en évidence dans le Permo-Trias. A ce propos, on peut voir chez un *Triadispora* du Muschelkalk (Pl. I, fig. 4-5) que le ballonnet comporte une structure alvéolaire le remplissant complètement. Il n'est pas rare de rencontrer ces pollens isolés ou en tétrades. Des pollens du même genre ont été rencontrés par Grauvogel-Stamm 1969 dans le cône mâle de *Sertostrobus laxus* du grès à Voltzia des Vosges.

Ainsi, de la spore au pollen, nous voyons se modifier la structure de l'exine dont la couche externe s'allège, la sculp-

ture décroît tandis que l'ultrastructure lamellaire des spores de Ptéridophytes persiste dans l'endexine des Gymnospermes et de certaines Angiospermes. Nous appelons "grains de pollen" des grains dont les noyaux végétatifs et reproducteurs sont transportés par le tube pollinique jusqu'à l'ovule (mais ce tube est très réduit chez les Cycadales et les Ginkgoales) et dont l'ouverture ne s'effectue plus par la cicatrice proximale de la tétrade qui disparaît le plus souvent (mais chez certains pollens, parmi les Palmées, on peut trouver trois sillons en Y). Si chez les Gymnospermes, le grain de pollen peut atteindre directement l'ovule nu, chez les Angiospermes, celui-ci est enclos dans un carpelle et le grain de pollen est déposé sur le stigmate du pistil.

La pollinisation, chez les Angiospermes, peut se faire directement : self-pollinisation; elle peut être abiotique : transport du pollen par le vent (anémophilie), par l'eau; elle peut être biotique : transport du pollen par les insectes (entomophilie), par différentes sortes d'animaux (chauves-souris, oiseaux, etc), par l'homme. L'étude de la pollinisation révèle une remarquable tendance, chez les Angiospermes, à rendre l'autofécondation difficile et à favoriser la fécondation croisée, qu'elle soit biotique ou abiotique, ce qui confère à la descendance vigueur et fertilité, comme le pensait déjà Darwin.

La pollinisation biotique est de loin la plus importante : 90 % des Phanérogames ont des fleurs zoophiles et, dans la plupart des cas, la pollinisation est assurée par les insectes : les Hyménoptères (abeilles, bourdons) recherchent le pollen qui constitue l'aliment protéique de leurs larves. Les butineuses accumulent ce pollen sous forme de pelotes sur leurs pattes postérieures adaptées à cette collecte. De plus, ces mêmes Hyménoptères, mais aussi les Lépidoptères et les Diptères, recherchent le nectar, solution aqueuse et très concentrée de saccharose principalement, exsudant des nectaires (bourrelet réceptaculaire, massifs intrastaminaux ou intracarpellaires, onglet ou éperon de la corolle...). Tous ces nectaires sont situés dans la région centrale de la fleur. L'insecte se dirige vers la fleur attiré par ses pigments, sa forme (stimulant optique), ses parfums (stimulant chimique). Certains

insectes ne fréquentent par les fleurs en raison du pollen ou du nectar, mais pour y pondre leurs oeufs dans l'ovaire où leurs larves se développent en parasites (cas du figuier et du blastophage; cas du yucca et du promuba).

Mis à part les insectes, la pollinisation peut être assurée par certains oiseaux, par les chauves-souris, par l'homme.

La pollinisation abiotique (10 %, seulement des cas chez les Phanérogames), correspond essentiellement à une pollinisation assurée par le vent : fleurs anémophiles. Quelques plantes aquatiques confient leur pollen aux courants d'eau, elles ont des fleurs hydrogames.

Ainsi, au niveau des Phanérogames actuelles, chez les Gymnospermes, comme nous venons de le voir, les Conifères sont le plus souvent anémophiles; les Cycadales ont certaines de leurs espèces pollinisées par des insectes (Encephalartos, Zamia, Macrozamia); les Gnétales sont le plus souvent considérées comme étant pollinisées par le vent, mais certaines espèces d'Ephedra et Welwitschia sont pollinisées par les insectes.

Chez les Angiospermes, les Dicotylédones sont généralement entomophiles, à l'exception de quelques Amentifères (Betula, Corylus, Quercus, Populus) et de certaines Composées (Ambrosia, Artemisia) qui sont anémophiles. Les Monocotylédones sont anémophiles (Graminées, Cypéracées) ou entomophiles (Liliacées et Orchidacées, Amaryllidacées).

A la suite des propositions faites au dernier Symposium APLF (Paris, octobre 1975), on peut schématiser ainsi la structure de la paroi du grain de pollen :

PAROIS		COUCHES	STRATES		COUCHES	PAROIS	
S P O R O D E R M E	E X I N E	S E X I N E	T E C T U M		E C T E X I N E	E X I N E	S P O R O D E R M E
			C O L U M E L L E - G R A N U L E				
		I N F R A T E C T U M					
		N E X I N E	S O L E				
	E N D E X I N E						
	I N T I N E						

Tableau de structure (tableau 3).

CAS DES ANGIOSPERMES

I - DicotylédonesA - Cas des Dicotylédones à pollinisation abiotique

Le groupe des Amentifères se caractérise par sa pollinisation anémogame, ce qui retentit sur l'organisation générale de la fleur et des inflorescences. Ce sont des arbres ou des arbustes tels que le bouleau, le noisetier, le peuplier, le charme, le chêne.. dont les fleurs mâles, séparées des fleurs femelles, dépourvues de périanthe mais accompagnées de bractées, se groupent le long d'un axe pendant et mobile : le chaton. La floraison s'effectue avant la poussée des feuilles, ce qui permet un meilleur cheminement du nuage fertilisant. Chez le noisetier (*Corylus avellana*, Pl. 6, fig. 8), l'axe du chaton s'allonge dès les premiers beaux jours, parfois dès la fin de janvier et, des anthères déhiscentes, le pollen ruisselle sur le dos de la bractée sous-jacente en attendant d'être disséminé par le vent vers les fleurs femelles, groupées par trois, reconnaissables à leurs stigmates rouge-vif. Ce pollen (fig. 8) est d'apparence lisse et tripore.

Il faut remarquer que dans la même famille des Salicacées, les saules aux chatons mâles et femelles dressés sont entomogames, alors que les peupliers aux chatons pendants obéissent à la pollinisation anémogame. Outre les inflorescences dressées, la fleur présente d'autres caractères de pollinisation entomogame : présence de nectaires à la base des bractées axillantes des fleurs, pollen réticulé (Pl. 6, fig. 9).

Cette variation du mode de pollinisation à l'intérieur d'une famille n'est pas exceptionnelle chez les Angiospermes.

B - Cas des Dicotylédones à pollinisation biotique

Les Polycarpiques occupent une place privilégiée dans les systèmes phylogénétiques : d'une part, c'est parmi elles qu'il faut chercher l'origine de la fleur des Angiospermes (comparaison de la fleur des Cycadoïdes et de la fleur des Magnolias); d'autre part, les Polycarpiques constituent un plexus d'où dérivent la plupart des grands groupes d'Angiospermes.

Il a donc paru intéressant de considérer tout d'abord les modes de pollinisation et la structure des pollens de quelques exemples choisis dans ces familles les plus primitives.

Les Polycarpiques sont remarquables par leurs fleurs souvent de grande taille, colorées, habituellement hermaphrodites, à périanthe souvent polyphylle; il y a fréquemment des nectaires floraux et les grains de pollen sont le plus souvent visqueux et gluants, à exine ornementée. On reconnaît là les caractères d'une fleur entomogame. L'insecte qui visite une fleur recherche le nectar, liquide sucré qu'il pourra transformer en miel; les insectes pollinophages y mangent le pollen, riche source alimentaire. Parfois, l'ovaire sert de lieu de ponte.

Les Nymphéacées sont des plantes aquatiques mais qui, au moment de la reproduction, reviennent dans le milieu aérien : les fleurs s'épanouissent au-dessus de la surface des eaux et la pollinisation se fait par l'intermédiaire des insectes, voire de quelques mollusques. Ainsi, le nénuphar jaune (*Nuphar luteum*, Pl. 3, fig. 1) dont le pollen a un seul sillon germinatif, présente une exine à épines bien différenciées. Le cabomba (*Cabomba aquatica*), à feuilles flottantes peltées et feuilles submergées très divisées, donne un pollen dont la paroi se caractérise par une endexine mal définie, surtout visible par fragments sous le sillon (Pl. 3, fig 2).

Les Magnoliacées sont au contraire des arbres ornementaux qui fleurissent dans nos jardins dès le mois d'avril. Le pollen du *Magnolia soulangeana* possède lui-aussi un seul sillon germinatif (ce caractère est considéré comme primitif chez les Dicotylédones); il n'y a pas d'endexine reconnaissable sous l'ectexine où les columelles ont un aspect morcelé sur une sole lamellaire (Pl. 3, fig. 3). Cette structure peut être comparée à la structure grenue de certaines Annonacées.

En France, les Berbéridacées sont représentées par des arbustes ornementaux (*Berberis*, *Mahonia*). Leurs fleurs se caractérisent par la présence de 6 étamines à déhiscence par clapets et irritables : lorsque l'insecte pénètre dans une fleur pour y puiser du nectar, les étamines se rabattent brusquement vers le centre de la fleur et le pollen se disperse sur le dos du butineur. Les pollens sont remarquables par un grand sillon hélicoïdal (Pl. 3, fig. 4) et par leur exine, formée par une ectexine compacte, sans columelles distinctes sur une endexine granuleuse, de nature polysaccharidique comme l'intine (Pl. 3, fig. 5).

Les Renonculacées comptent environ 19 genres tempérés. Ce sont des plantes herbacées, rarement ligneuses. La clématite des

haies (*Clematis vitalba*) est une liane, à petites fleurs blanches, très odorantes. Son pollen a une surface couverte de petites épines et possède trois sillons germinatifs (Pl. 3, fig. 6). La plupart des espèces de cette famille possède une endexine craquelée interrompue de place en place comme l'indique très bien la fracture de clématite vue en M.E.B. (Pl. 3, fig. 7). Une ultracoupe d'aconit (*Aconitum lycoctonum*, Pl. 3, fig. 9) montre l'ectexine à trois strates (tectum épineux, columelles, sole), l'endexine et ses endocracks et l'intine, bordée par le plasmalemme; on voit très bien, en outre, les dépôts huileux à la surface de l'exine, qui pénètrent entre les columelles, et qui permettent aux grains de pollen de s'agglomérer en amas, à la déhiscence, et d'adhérer en particulier au corps de l'insecte. La présence de tryphine est un critère de pollinisation entomogame.

On trouve ce même type pollinique (tricolpé, à exine épineuse) par exemple (Pl. 3, fig. 8) chez le coquelicot (*Papaver rhoeas*, Papavéracées, famille plus évoluée dans les Dicotylédones), les étamines noires font un effet de contraste sur la corolle rouge, contraste attractif pour l'insecte.

Avant de suivre le perfectionnement progressif de l'organisation florale chez les dialypétales, puis chez les gamopétales, un exemple particulièrement intéressant par son mode de pollinisation sera donné ici :

Dans l'ordre des Malvales, le baobab (*Adansonia digitata*) est un des rares genres arborescents, arbre au tronc puissant qui peut atteindre 40 mètres de circonférence. Les fleurs pendantes s'ouvrent le soir : les sépales s'enroulent vers le haut, suivis par les pétales de 12 cm de long, à odeur peu agréable; le tube staminal se termine vers le bas par une infinité d'étamines formant une sphère suspendue à quelques centimètres au-dessous de la corolle; le style rebrousse chemin vers le haut amenant le stigmate au niveau de la sphère staminale. La nuit, d'innombrables chauves-souris s'abattent sur les fleurs pour s'y fixer au moyen de leurs griffes dans les pétales. Elles viennent prendre le nectar sécrété par le calice et collecté dans les pétales recourbés; elles se nourrissent également de pollen comme le prouvent les masses

polliniques trouvées dans leur tube digestif. L'*Eidolon helvum* (espèce déterminée par Th. Monod) en visitant la fleur du baobab, vient éteindre sa soif, apaiser sa faim et assurer la fertilisation de la fleur. Au cours de ces manœuvres, en effet, l'animal se couvre de pollen (entre ses poils, sur ses ailes) et frôlant le stigmate, il en laisse une certaine quantité sur les papilles. Ce phénomène s'explique d'autant mieux que le pollen du baobab (fig. II) est engendré en quantités surabondantes, qu'il est sphérique, de plus de 60 μ de diamètre, à exine finement échinulée. Néanmoins, comme la moindre secousse suffit à faire sortir un véritable nuage pollinique, à défaut de chauve-souris, la fleur devient anémogame.

Dans l'ordre des Rosales, les Rosaceae (nombreux arbres fruitiers (Pl. 4, fig. I) ou herbes) sont caliciflores, à ovaire plus ou moins infère, à nombreuses étamines. Les grains de pollen sont généralement tricolporés, avec une exine striée dont la structure est plus ou moins complexe (Pl. 4, fig. 2 : *Crataegus* sp.).

Les Crassulaceae sont des plantes xérophytes, le nombre de pièces florales n'est pas fixe, la dialycarpie est de règle (les carpelles possèdent des appendices nectarifères). La pollinisation est entomophile, plus ou moins spécialisée suivant que la fleur est très ouverte (*Sedum*) ou très fermée (*Cotyledon*). L'autopollinisation est rare, mais possible par temps humide.

Le pollen des Crassulaceae présente relativement peu de variations ; il est toujours tricolporé avec un système apertural complexe et une exine à couche tectale complète plus ou moins structurée.

Les Saxifragaceae sensu lato se répartissent en 4 familles principales : les Saxifragaceae sensu stricto renfermant des genres herbacés, les Hydrangeaceae, les Escalloniaceae et les Cuno- niaceae renfermant des genres ligneux. La morphologie florale, comme l'ensemble des autres caractères, est extrêmement variable (famille par enchaînement) puisque le passage des plantes dialycarpellées aux plantes gamocarpellées et le passage de l'ovaire supère à l'ovaire infère sont réalisés dans cette famille. Les fleurs sont généralement régulières, petites et disposées en grandes

inflorescences (grappe, racème, panicule, cyme). Des disques nectarifères surmontent souvent l'ovaire. La fécondation croisée est de règle, car les fleurs sont protandres ou protogynes; elle est généralement assurée par les insectes, mais il existe quelques cas de fécondation par les oiseaux chez les Escalloniaceae : l'oiseau à miel (*Cinnyris souimanga* GMEL.) féconde les fleurs de *Brexia madagascariensis* (LAM.) KER-GAWL., les colibris celles d'*Escallonia calcottiae* HOOK. et ARN.

Les caractères de l'exine et des apertures sont très largement variables. Le tectum est le plus souvent perforé (*Brexia madagascariensis*, Pl. 6, fig. 10) ou partiel réticulé (*Philadelphus inodorus*, Pl. 4, fig. 3), ou complet (*Ribes sanguineum* Pl. 4, fig. 6), mais présente une large variété d'autres types dont certains très complexes (stratification d'ordre 2 avec suprastructures, cas de *Saxifraga cymbalaria* ssp *huetiana*, Pl. 4, fig. 4).

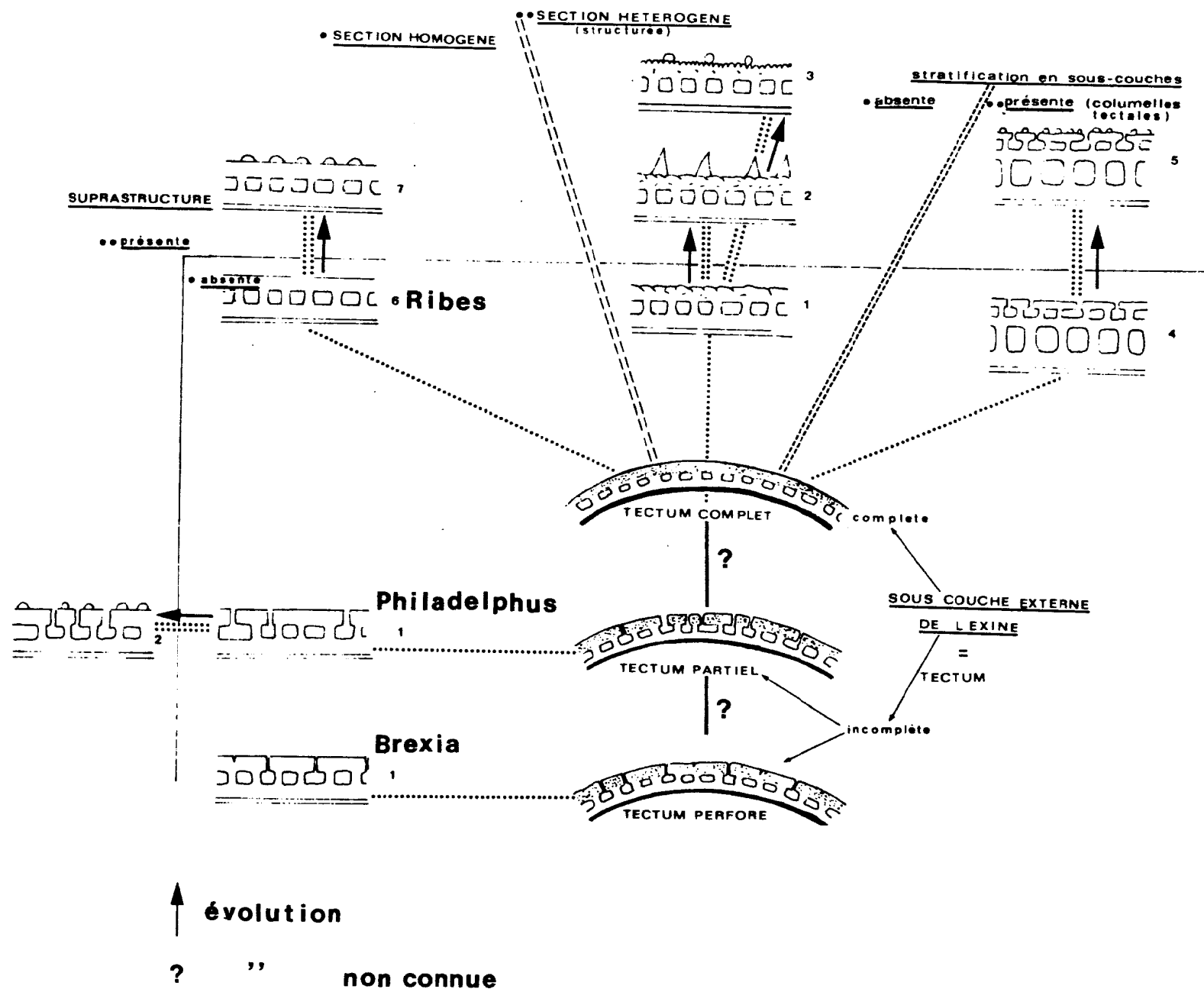
La diversité des structures tectales est récapitulée dans le tableau 4

Dans l'ordre des Ombellales, la famille des Ombellifères est considérée, par son type d'organisation florale, comme l'un des groupes les plus évolués des Dialypétales. Les Ombellifères sont des plantes pour la plupart herbacées, bien représentées dans les régions tempérées du globe, principalement dans l'hémisphère Nord; cette famille a une très grande importance économique étant donné les nombreuses espèces alimentaires et médicinales, etc. qu'elle renferme. Il y aurait 3 000 espèces groupées en 300 genres, toutes considérées comme entomophiles.

Dans cette famille, les inflorescences sont très caractéristiques : ce sont des ombelles simples ou des ombelles composées. Les ombelles peuvent être composées de plusieurs centaines ou même de milliers de fleurs; chaque fleur comprenant 5 étamines, 2 styles, 2 stigmates. A la base des styles sont situés des stylopodes qui constituent les organes d'attraction pour la pollinisation, caractéristiques de la famille (Pl. 5, fig. 7); ils ont une très grande concentration en nectar parfumé. La fleur rouge stérile située au centre de l'ombelle de *Daucus carota*, composée de nombreuses fleurs blanches hermaphrodites, est citée dans la littérature comme attirant les insectes pollinisateurs; il en est de même pour le

EVOLUTION du TECTUM DES SAXIFRAGALES

d'après FERGUSON et HIDEUX 1975



"plumet" violet situé au centre de l'ombelle d'*Artemisia squamata*.

Les pétales extérieurs rayonnants des fleurs de la périphérie des ombellules les plus externes (*Artemisia*, *Daucus*, *Heracleum*) sont considérés également comme attractifs chez les Ombellifères; ...morphologiquement et biologiquement, comme le dit G. Mangenot (1973), l'ombelle tend à devenir un pseudanthème et à s'organiser comme une fleur unique.

Dans le genre *Eryngium* l'inflorescence est une ombelle composée d'ombellules-capitules, pouvant se réduire à une ombellule simple terminale simulant une fleur capitulaire (*Eryngium alpinum* = Reine des Alpes, Panicaud des Alpes).

Des observations ontogéniques ont été faites au niveau des anthères et des grains de pollen en place.

Chez *Artemisia squamata*, Ombellifère du bassin oriental de la Méditerranée, une coupe d'anthère jeune (Pl. 5, fig. 1) montre une forme en papillon caractéristique: chaque loge étant formée de deux sacs qui contiennent les grains de pollen; dans une coupe d'anthère plus âgée (Pl. 5, fig. 2), on ne discerne plus que deux loges, la membrane séparant les sacs dans chaque loge disparaissant (Pl. 5, fig. 2 : restes de paroi qui sépare les deux sacs de la loge droite encore visibles); au niveau des fig. 3 et 4, les pollens reposent sur l'assise la plus interne (assise tapétale), encore recouverte de boules de sporopollénine (corps d'Ubisch). La synthèse de la sporopollénine se ferait sur la face la plus interne des cellules de l'assise tapétale, celle qui est au contact des jeunes grains de pollen (Cerceanu-Roland 1976). Cette assise tapétale est située au-dessus de l'assise mécanique lignifiée. Enfin, dans une anthère mûre, l'assise mécanique se lignifie en U, et il en résulte un mécanisme provoquant l'ouverture des sacs polliniques et la libération des grains de pollen; c'est la déhiscence (Pl. 5, fig. 5-6).

Les grains de pollen transportés sur le stigmate (Pl. 5, fig. 7-8) libèrent un tube pollinique dans lequel les gamètes mâles (engendrés par la division du noyau reproducteur du grain) s'engagent pour aller féconder l'oosphère et le noyau du sac embryonnaire renfermé dans l'ovule : c'est le phénomène de la double fécondation si caractéristique des végétaux supérieurs (Pl. 5, fig. 7-8).

La libération d'un tube pollinique (dont la paroi externe

est de l'intine) se fait au niveau des zones aperturales, par l'endoaperture (absence d'endexine permettant le passage de l'intine et du futur tube pollinique).

De nombreux travaux palynologiques (Cerceanu 1962, 1966, 1971; Cerceanu-Roland 1976; RCP 286, 1974) ont mis en évidence, chez les Ombellifères, cinq grands types polliniques fondamentaux (définis par le contour interne de l'endexine: Cerceanu 1959) présentant des corrélations de caractères, et une série évolutive a été proposée au niveau de la macroévolution de la famille :

- Type subrhomboïdal (Pl. 4, fig. 7), à grain de très petite taille ($15 \leq P < 30 \mu\text{m}$), à valeur de $I \leq P/E < 1,5$, à ectoapertures longues, à endoapertures saillantes, à surface tectale cérébroïde devenant perforée aux pôles (type très primitif).

- Type subcirculaire, très voisin du précédent mais différant néanmoins par le contour interne de l'endexine (type primitif).

- Type ovale (Pl. 4, fig. II), à grain de taille moyenne ($20 \leq P < 50 \mu\text{m}$), à valeur de $I < P/E \leq 1,5$, à ectoapertures longues, à endoapertures très légèrement saillantes, à surface tectale rugulée à striée-rugulée (type moyennement évolué).

- Type subrectangulaire (Pl. 4, fig. 8), à grain d'assez grande taille ($30 \leq P < 50 \mu\text{m}$), à valeur de $1,5 < P/E \leq 2$, à ectoapertures moyennes, à endoapertures saillantes, à surface tectale striée-rugulée à striée (type évolué).

- Type équatorialo-constricté (Pl. 3, fig. 9-12), à grain de très grande taille ($35 \leq P < 70 \mu\text{m}$), à valeur de $P/E > 2$, à ectoapertures courtes, à endoapertures difficilement visibles, à surface tectale perforée d'ordre 2 (présence de columelles tectales d'ordre 2). L'hypertrophie des ailes de l'ectexine dans les zones interaperturales masque le type équatorialo-constricté du pollen, décelable soit par cassure (Pl. 4, fig. 12 : hypertrophie des 3 zones interaperturales due à de très grandes columelles souvent digitées), soit au microscope photonique (type évolué).

A l'intérieur d'un même type pollinique, des exemples d'évolution de l'exine ont été observés (Cerceanu-Roland 1976). Ainsi, le groupe des Trachymènes RUDGE, Ombellifères australes, présentant certains caractères archaïques (Cerceanu 1974), a un pollen de type ovale, donc peu évolué; par contre, l'évolution très poussée de la structure de l'exine, que présentent les espèces australien-

nes de ce groupe, serait due à une adaptation à la sécheresse et à un isolement géographique ancien (les ancêtres probables de ce groupe seraient liés à la géoflore antarctique tertiaire, Cerceau 1974).

Une coupe de l'exine montre de l'intérieur vers l'extérieur:

-d'une part l'endexine, d'autre part l'ectexine formée de la sole qui se différencie très nettement de l'endexine sous-jacente, des columelles et du tectum composé de plusieurs niveaux (présence de tectum interne et de tectum externe : Cerceau-Roland 1976). Les espèces des forêts humides de Nouvelle-Guinée et de Bornéo ont un tectum simple (Cerceau-Derouet 1976) ce qui apporte un argument supplémentaire concernant l'adaptation de l'exine à la sécheresse pour les espèces australiennes.

Dans l'ordre des Synanthérales, les Composées constituent le groupe le plus évolué des Angiospermes gamopétales.

Ce sont des plantes composites, 20 000 espèces regroupées environ dans 1 000 genres. Elles forment 1/7^e de la flore totale des Phanérogames d'Europe et d'Amérique du Nord; en France, il y a 95 genres et 535 espèces. Les Composées montrent une adaptation très remarquable à l'entomophilie et l'autofécondation est peu fréquente.

Elles sont caractérisées par leurs inflorescences contractées en capitule qui fonctionne comme une fleur unique, grâce surtout aux fleurs ligulées ou tubuleuses de la périphérie; cette organisation rappelle celle observée chez certaines Ombellifères où l'ombelle s'agence de façon à simuler également une fleur unique.

La fleur est protandre, les anthères s'ouvrent bien avant que le stigmate ne soit réceptif. A ce stade, le style est plus court que le tube formé par les anthères (=synanthérées), ses deux lobes stigmatiques sont étroitement appliqués l'un contre l'autre et le pollen, sortant des anthères introrsées, ne peut y avoir accès. Quand le style mûrit, il s'allonge et traverse la lumière du tube formé par les anthères pour venir étaler ses lobes stigmatiques plus haut, à l'air. Pendant cette élongation, la couronne de poils qui garnit le style sous le stigmate a balayé, à la manière d'un goupillon, les anthères ouvertes et s'est chargée de pollen. A ce

moment, les insectes interviennent : ils viennent butiner le nectar secrété à la base du style et accumulé dans le fond de la corolle. Les insectes, en venant buter contre le style, se chargent de pollen et vont ensuite le répandre sur les lobes stigmatiques étalés des fleurs ou des capitules voisins. L'interfécondation entre fleurs du même capitule est fréquente.

Chez les Composées, d'après Wodehouse (1935) les espèces pollinisées par les insectes seraient caractérisées par des pollens à épines : *Leontopodium* (Edelweiss) (Pl. 4, fig. 14, 15), *Helicrysum* (Immortelle) (Pl. 4, fig. 13), alors que les pollens plus lisses seraient anémophiles : *Artemisia*, *Ambrosia*. A ce propos, on peut faire remarquer qu'*Ambrosia* possède un capitule homogame (toutes les fleurs composantes sont du même sexe), ce groupe est souvent considéré comme archaïque. De même, les fleurs apétales à pollinisation anémophile des *Artemisia* peuvent être interprétées soit comme des caractères archaïques, soit comme dérivées du type fondamental par surévolution, d'après C. Bernard (1968).

II - Monocotylédones

A - Monocotylédones biotiques

Une famille intéressante est celle des Alismatacées, à la base du phylum des Monocotylédones. Elle rappelle beaucoup la famille des Renonculacées par la trimérie florale, par l'anatomie, par la phyllotaxie, par les réactions sérologiques positives entre les deux familles. Les Alismatacées, et avec elles l'ensemble des Fluviales, sont de toutes les Monocotylédones celles qui sont les plus proches des Polycarpiques et il est reconnu qu'elles dérivent des Renonculacées. Définies par leur habitat aquatique, les Alismatacées ont une pollinisation aérienne; leurs fleurs sont cyclo-spiralées, les carpelles nombreux étant sur une spirale au centre du périanthe, comme dans une renoncule.

Il faut remarquer la convergence de forme qui existe entre un pollen d'*Alisma* ou d'*Echinodorus* et celui d'une clématite, par exemple: même surface épineuse (Pl. 9, fig. II), même structure de l'ectexine à trois strates et tryphine abondante (Pl. 3, fig. IO). Seule l'absence d'endexine les désigne comme des Monocotylédones.

Il faut rappeler que les Monocotylédones fossiles les plus anciennement connues appartiennent toutes à cette famille.

De ces fleurs cyclo-spiralées, proches des Polycarpiques, on passe aux fleurs verticillées, trimères, des Liliales et, en particulier, des Liliacées. Ce sont des plantes herbacées, rarement ligneuses. La fleur est, là encore, typiquement entomophile, colorée, parfumée, nectarienne. En Basse Côte d'Ivoire, une espèce de *Gloriosa* remplit dans les haies le rôle des clématites en France. Son pollen (Pl. 3, fig. 12-13), monocolpé, possède un réseau à larges mailles, il n'y a pas d'endexine (Pl. 3, fig. 14).

Dans le groupe des Monocotylédones, un nouveau perfectionnement est acquis dans la fleur régulière par la position de l'ovaire qui devient infère (Amaryllidacées, Iridacées), puis par la fleur qui devient irrégulière et qui organise un système reproducteur très spécialisé (Scitaminées, Orchidées).

La famille des Orchidées est l'une des plus importantes des Angiospermes; on compte plus de 600 genres et 20 000 espèces. Elles disputent ainsi la place aux Composées. L'organisation florale traduit une remarquable adaptation à la pollinisation par les insectes : réduction de l'androcée à une étamine; concrescence de l'étamine avec le stigmate en un organe spécial, le gynostème; extrême zygomorphie de la fleur. Ces caractères généraux sont très uniformes et offrent un exemple rare d'une variété infinie de formes florales (surtout sous les Tropiques) pour un seul type de plan floral. Au centre de la fleur se trouve le style prolongeant l'ovaire infère et portant à son sommet un stigmate trilobé : 2 de ces lobes sont récepteurs, le troisième forme une partie stérile, le rostellum, qui isole l'étamine des lobes stigmatiques. Dans l'étamine, les grains de pollen peuvent être libres (cas exceptionnel de quelques Cyripèdes), rester agglomérés en tétrades (*Listera caurina*, Pl. 6, fig. 2) ou le plus souvent constituer une pollinie (*Goodyera repens*, Pl. 6, fig. 1). Cette masse pollinique est formée par la cohésion de tous les grains de pollen de la même loge de l'anthère, mais non entourés par une paroi commune; elle se prolonge par un caudicule, petit pédoncule rigide, et une masse visqueuse, le rétinacle, qui s'enfonce dans le rostellum. Les

pollinies, fixées par les caudicules au rostellum et séparées par lui des surfaces réceptrices, ne peuvent facilement les joindre. Lorsqu'un insecte cherche à atteindre le nectar, secrété par la corolle, il ébranle le rostellum et déchausse les rétinacles qui adhèrent sur sa tête; en se retirant, l'insecte est donc coiffé de deux pollinies. Celles-ci d'abord dressées, s'inclinent en avant et deviennent horizontales. Elles heurteront, dès lors, les surfaces réceptrices quand le butineur entrera dans une autre fleur; elles s'y briseront et quelques pollens assureront la fécondation. L'insecte pourra ainsi "ensemencer" plusieurs fleurs. Il faut faire remarquer avec G. Mangenot (1968) que les ovules ne se développent que lorsque les stigmates ont été pollinisés; la fleur est ainsi assurée de disposer d'une quantité de pollen correspondant au nombre de graines en puissance.

B - Monocotylédones abiotiques

Avec la plupart des auteurs, il faut admettre que les Monocotylédones à fleurs nues (Graminées et Cypéracées) représentent un type dégradé, dérivé des Liliales et adapté à la pollinisation anémogame.

La famille des Graminées avec ses 313 genres et 3 500 espèces est la plus importante des Phanérogames, non par le nombre d'espèces, mais par celui des individus qui forment d'énormes associations, sous tous les climats : prairies, savanes, steppes. Leur habitat est essentiellement terrestre. L'importance économique est considérable car c'est la famille des céréales (blé, orge, avoine,...) desfourrages, de la canne à sucre.

La pollinisation est anémogame et toute l'organisation florale concourt à ce résultat : fleurs groupées en grandes inflorescences terminales (épïs ou panicules) à l'extrémité des tiges, étamines à anthères pendantes hors de la fleur, grands stigmates plumeux étalés pour la collecte du pollen flottant dans l'air, absence de tout appareil attractif. Les fleurs réduites à 3 étamines et 1 carpelle, entourées par deux glumelles, sont groupées par 2 à 10 sous deux glumes pour constituer un épillet; pas de couleur vive, pas de parfum odorant. Les pollens sont produits en grande quantité

afin de compenser les aléas inhérents à la pollinisation par le vent : le maïs produit un million de grains par pied pour mille qui arrivent sur les stigmates. A l'anthèse, le pollen est riche en eau (85 %); au contact de l'air, il se déshydrate, son poids et sa densité diminuent, son volume se rétrécit; il devient plus léger et plus apte à constituer un aéroplancton. Les grains les plus volumineux comme celui du *Zea mays* (Pl. 6, fig. 3-4) sont aussi les moins denses. La surface de l'exine est presque lisse et surtout dépourvue des gouttelettes visqueuses signalées pour les pollens entomogames. Tous ces pollens restent pulvérulents, capables d'être facilement emportés par le vent. Sur les pollens d'*Imperata cylindrica* (Pl. 6, fig. 5-6), grande herbe des savanes, de même que sur les pollens du maïs (Pl. 6, fig. 3-4), on remarque nettement le pore germinatif unique, entouré par un épaississement circulaire de l'exine. La coupe de l'exine (Pl. 6, fig. 7) rappelle, en outre, qu'il n'y a pas d'endexine.

La famille des Cypéracées compte 65 genres seulement, mais plus de 3 000 espèces; ce sont des herbes coupantes des endroits humides, des marécages. Comme les Graminées, les inflorescences en épis ou en panicules, sont terminales, les étamines sont pendantes, les stigmates longs et plumeux : autant de critères de pollinisation anémogame.

Les fleurs formées de 3 ou 6 étamines et d'un carpelle (dans le genre *Carex*, les sexes sont séparés) sont axillées par des bractées scarieuses et un périanthe peut exister sous forme d'écailles ou de soies. Les figures I2 et I3 représentent un pollen de *Cyperus schweinfurthianus*, l'exine est scabre, les apertures sont des poroïdes. La formation du pollen est très spéciale : les cellules mères donnent 4 noyaux, sans cloisonnement, puis trois dégénèrent et la cellule mère se transforme en un unique grain de pollen.

On ne peut quitter le phylum des Monocotylédones sans rappeler que dans certaines familles de plantes aquatiques, contrairement à ce qui s'observe chez les *Nymphaea*, les *Cabomba* (Pl. 3), la pollinisation est véritablement hydrogame. Les anthères s'ouvrent dans l'eau, soit marine (*Posidonie*, *Zostère*), soit douce (*Elodée*, *Ceratophylle*). Le pollen produit en grande quantité est

limité par une paroi fine et lisse, non sporopollinique. Chez les Cératophylles, il est ovoïde; chez les Zostères, il a la forme d'éléments filamenteux. Des pertes importantes de pollen ont lieu et il est remarquable que ces plantes ne comportent qu'un seul ovule dans leur unique loge ovarienne, comme c'est le cas aussi dans les plantes anémogames.

CONCLUSIONS

En conclusion, les grands modes de pollinisation sont soit par le vent, soit par les insectes, et bien que de nombreuses exceptions échappent à la règle, on peut trouver néanmoins certains caractères qui semblent différencier le type et la structure des fleurs anémophiles et de leur pollen, de celles qui sont entomophiles et de leur pollen.

Dans le cas des Angiospermes, ces deux grands modes de pollinisation sont liés à un type floral : en principe, les fleurs anémophiles sont peu voyantes, simples avec des stigmates plumeux, des chatons pendants (Amentifères). Actuellement, on penserait que chez les Graminées (Monocotylédones) et chez les Amentifères (Dicotylédones), l'anémophilie serait un caractère acquis secondairement, par disparition de pollinisateurs adaptés. Ces pollens, transportés par le vent, sont émis en très grande quantité (nuages polliniques) car il y a beaucoup de perte; ils sont peu ornementés, peu denses pour qu'ils puissent flotter dans l'air. De plus, ils ne renferment que peu ou pas de tryphine.

Les fleurs entomophiles sont étalées, avec des pétales voyants, colorés. Elles sont souvent parfumées et possèdent des nectaires. La couleur serait plus déterminante pour la visite des insectes, le parfum n'intervenant qu'en second. A ce propos, rappelons que les insectes voient la partie inférieure du spectre de la lumière solaire jusqu'au proche ultraviolet de longueur d'onde 300 mμ, mais que la plupart semble être insensible aux nuances les plus foncées du rouge. Leur vision des fleurs est donc différente de la nôtre.

Ces pollens transportés par les insectes sont émis en moins grande quantité; ils sont en principe assez ou bien ornementés

(présence d'épines chez certaines Composées, Papavéracées) ou peu ornementés (Ombellifères mais, dans ce cas, ils sont souvent agglutinés au moyen d'un enduit cireux et, de ce fait, facilement transportés par les insectes : fourmis, coléoptères, etc.). Ils renferment de la tryphine. Ce dernier mode de pollinisation est de loin le plus fréquent (90 % des Phanérogames), comme nous l'avons dit précédemment. D'après Cronquist (1968) "Depuis l'ascendance de la pensée de l'école de Bessey, la pollinisation par le vent est considérée chez les Angiospermes comme une condition secondaire, associée à la réduction florale; et il est généralement admis que les Angiospermes primitives, apparues dans la période post-permienne, furent pollinisées par les blattes (Coléoptères connus à l'état fossile dès le Permien)". A défaut d'Angiospermes, les Ptéridospermées ont pu être pollinisées de cette façon à cette époque reculée. Mais de nos jours, de nombreuses familles actuelles considérées comme des Angiospermes primitives (Magnoliacées, Nymphéacées) sont plus ou moins entièrement pollinisées de cette façon; elles ont peu ou pas de nectar, mais elles possèdent des tissus succulents dans les pétales et les étamines. L'apparition des Hyménoptères aurait eu lieu dès la fin du Trias avec les abeilles notamment, tandis que les fourmis ne sont connues qu'à partir du Tertiaire, comme les Lépidoptères (papillons) mais, comme ces derniers y sont très diversifiés, leur apparition doit être très antérieure. Les Diptères (mouches, moustiques) sont recueillis depuis le Jurassique.

Comme le dit Cronquist (1968) "avec un peu d'imagination, on peut établir une série de types morphologiques de fleurs qui représentent une adaptation progressive à des pollinisateurs de plus en plus discriminants".

Le point de départ serait des fleurs parfaites hermaphrodites avec de nombreux pétales, rencontrées encore à l'heure actuelle dans la famille des Magnoliacées (les fleurs primitives seraient parfaites à la fois avec des étamines et des pistils). Les fleurs unisexuées seraient dérivées des formes parfaites et de ce fait, les plantes dioïques seraient aussi dérivées d'ancêtres à fleurs parfaites.

Fleurs parfaites hermaphrodites → Fleurs unisexuées

$\sigma^{\nearrow}$ — sur le m individu $\sigma^{\nearrow}$ sur deux individus
 $\varphi^{\nwarrow}$ = plante monoïque $\varphi^{\nwarrow}$ = plante dioïque

Quelle en est la signification adaptative? C'est essentiellement un moyen de restreindre et éventuellement d'empêcher l'autopollinisation. L'unisexualité est l'un des nombreux moyens par lesquels les Angiospermes conservent un haut niveau de fécondation croisée. Mais, au Crétacé inférieur, lorsqu'apparaissent les premières Angiospermes, les plantes vasculaires ont déjà un long passé. Ce que nous savons des Gymnospermes et des Ptéridophytes actuelles et fossiles nous prouve qu'anémophilie et zoophilie ont dû coexister dès le Silurien supérieur.

Presque toutes les Gymnospermes actuelles sont anémophiles. La plupart sont monoïques à fleurs unisexuées, mais le *Ginkgo biloba* est dioïque, ce qui rend obligatoire la fécondation croisée. Chez les formes fossiles de Gymnospermes autres que les Coniférales, chez certaines Ptéridospermées, l'entomophilie a dû être la règle comme chez les Cycadales qui, d'un certain point de vue, représentent des fossiles vivants. Les insectes devaient être attirés par le nectar des plantes. Des substances odorantes existent du reste également chez les fougères. Comme nous l'avons vu pour les Cycadales, la plante à pollinisation biotique est tributaire de l'animal et sa survie peut être menacée par l'extinction du pollinisateur.

Pour conclure, nous ferons remarquer que pour pallier les aléas de la reproduction sexuée, la plante possède des moyens de reproduction asexuée : la reproduction végétative.

BIBLIOGRAPHIE

- BACH D. (1951) : Cours de Botanique générale. t. I - Classification des plantes vasculaires par M. Mascré et G. Deysson. Edit. Sedes, Paris
- BECK C.B. (1957) : *Tetraxylopteris schmidtii* gen. et sp. nov., a probable pteridosperm precursor from the Devonian of New York. *Amer. Journ. Bot.*, vol. 44, p. 350-367
- BECK C.B. (1976) : Current status of the Progymnospermopsida. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, vol. 21, n° 1, p. 5-23
- BERNARD C. (1969) : Composées in *Encyclopedia Universalis*, Edit. à Paris, vol. 4, p. 795-797
- BONNIER G. (1907) : Le Monde végétal. Flammarion Edit., Paris
- CERCEAU-LARRIVAL M. Th. (1959) : Clé de détermination d'Ombellifères de France et d'Afrique du Nord, d'après leurs grains de pollen. *Pollen et Spores*, vol. 1, p. 149-190
- CERCEAU-LARRIVAL M. Th. (1962) : Plantules et Pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique. Thèse, *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sér. B, 14, 166 p., 26 pl., 12 tabl.
- CERCEAU-LARRIVAL M. Th. (1967) : Corrélations de caractères chez les grains de pollen d'Ombellifères. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, vol. 4, p. 311-324
- CERCEAU-LARRIVAL M. Th. (1971) : Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Ombellifères. *Bot. Journ. Linnean Soc.*, in *The Biology and the Chemistry of the Umbelliferae*, V.H. Heywood Edit., 64, p. 109-156
- CERCEAU-LARRIVAL M. Th. (1973) : Le pollen et la microscopie électronique à balayage. *Science et Nature, L'environnement*, n° 117, p. 2-13
- CERCEAU-LARRIVAL M. Th. (1974) : Palynologie et répartition des Ombellifères australes actuelles. Relations avec les géoflores tertiaires. *Sc. Geol. Bull.* 27, vol. 1-2, p. 117-134
- CERCEAU-LARRIVAL M. Th. et ROLAND-HEYDACKER F. (1976a) : The evolutionary significance of the ultrastructure of the exine in Umbelliferous pollen grains. *Linnean Soc. Symp. Ser.* n° 1, in "The evolutionary significance of the exine", I.K. Ferguson et J. Muller Edit., p. 481-498
- CERCEAU-LARRIVAL M. Th. et ROLAND-HEYDACKER F. (1976b) : Ontogénie et ultrastructure de pollens d'Ombellifères. I - Tapis et corps d'Urisch. *C.R. Acad. Sci. Paris*,
- CERCEAU-LARRIVAL M. Th. et DEROUET L. (1976) : Apport de la microscopie électronique à balayage à la connaissance de l'ultrastructure de l'exine des pollens d'Ombellifères. *Bull. Soc. Bot. France*, in *Colloque Palynologie (A.P.L.F.)*, 1975, t. 122
- CHALONER W.G. (1976) : The evolution of adaptive features in fossil exines. *Linnean Soc. Symp.*, Sér. n° 1, in "The evolutionary significance of the exine", I.K. Ferguson et J. Muller Edit., p. 1-13, 1 pl.

- CORNER E.J.H. (1964) : The life of plants. Weidenfeld et Nicolson, Edit. Londres .
- CORNER E.J.H. (1970) : La vie des Plantes. Edit. Rencontre, Lausanne.
- CRONQUIST A. (1968) : The evolution and classification of flowering plants. Edit. W.C. Steere, The New York Botanical Garden et H. Bentley Glass, State Univ. of New York at Stony Brook, U.S.A., p. 396
- DOYLE J.A. (1945) : Developmental lines in pollination mechanisms in the Coniferales. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc.* vol. 24, p. 43-62
- DOYLE J.A., VAN CAMPO M. et LUGARDON B. (1975) : Observations on exine structure of *Eucosmopteridites* and Lower Cretaceous angiosperm pollen. *Pollen et Spores*, vol. XVII, n° 3, p. 429-486.
- ERDTMAN G. (1952) : Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Almquist and Wiksell Edit. Stockholm.
- FAEGRI K. et PIJL L. van der (1971) : The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Braunschweig, p. 291
- FOURNIER P. (1946) : Les quatre flores de la France. Paul Lechevalier Edit. Paris
- FERGUSON I.K. et HIDEUX M.J. (1975) : St éréostructure de l'exine des Saxifragales : problèmes terminologiques. in Structure et terminologie de la paroi sporo-pollinique. A.P.L.F., Documents pour la réunion du Groupe de travail "Morphologie sporo-pollinique et numérisation", 6 et 7 octobre 1975, C.N.R.S.
- HESLOP-HARRISON J. (1971) : Pollen : Development and physiology. Butterworth and Co (Publishers) Ltd, Londres, p. 338
- HIDEUX M.J. et FERGUSON I.K. (1976) : The stereostructure of the exine and its evolutionary significance in Saxifragaceae sensu lato in I.K. Ferguson and J. Muller (Edit.) : The evolutionary significance of the exine, *Linnean Soc. Symp.*, Ser. n° 1, p. 327-377
- JAEGER P. (1959) : La vie étrange des fleurs. Edit. Horizons de France, Paris
- KEVAN P.G., CHALONER W.G. et SAVILE D.B.O. (1975) : Interrelationships of early terrestrial arthropods and plants. *Palaeontology*, vol. 18, pt. 2, p. 391-417, 3 pl.
- KIEM S.C. 1972 . - Fairchild tropical garden, Bulletin vol. 27, n° 2
- KNUTH P. (1906-1909) : Handbook of flower pollination. Transl. J.R. Ainsworth Davis (3 vol., I 1906, II 1906, III 1908), Oxford
- KRASSILOV V.A. (1973) : On the mode of pollination in ancient plants. *Proc. 3e Int. Palyn. Conf.*, p. 9
- LECLERCQ S. et BONAMO P.M. (1971) : A study of the fructification of *Milleria (Protopteridium) thomsonii* LANG from the Middle Devonian of Belgium. *Palaeontographica*, Bd. B, vol. 13, n° 5-6, p. 83-114
- LACHA R G. (1975) : Les Mégaspores du Bassin Houiller sarro-lorrain. *Palaeontographica*, Bd. 150, Abt. B, p. 1-123, pl. 1-15
- LUGARDON B. (1969) : Sur la structure fine des parois sporales d'*Equisetum maximum* LAMK. *Pollen et Spores*, vol. XI, n° 3, p. 449-474

- LUGARDON B. (1972) : Sur la structure fine et la nomenclature des parois microsporales chez *Selaginella denticulata* (L.) LINK et *S. selaginoides* (L.) LINK. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 274, p. 1656-1659
- LUGARDON B. (1972) : La structure fine de l'exospore et de la périspore des Filicinées isoporées. I - Généralités. Eusporangiées et Osmundales. *Pollen et Spores*, vol. XIV, n° 3, p. 227-261
- LUGARDON B. (1974) : La structure fine de l'exospore et de la périspore des Filicinées isoporées. II - Filicales. Commentaires. *Pollen et Spores*, vol. 16, n° 2, p. 161-226
- LUGARDON B. (1976) : Sur la structure fine de l'exospore dans les divers groupes de Ptéridophytes actuelles (microspores et isospores). *Linnean Soc. Symp. Sér. n° 1*, in *The evolutionary significance of the exine*. I.K. Ferguson et J. Muller Edit., p. 230-250, 6 pl.
- McGREGOR D.C. (1969) : Devonian plant fossils of the genera *Krysh-tofoviichia*, *Nikitinsporites* and *Archaeoperisaccus*. *Geol. Surv., Can. Bull.*, n° 182, p. 91-106, pl. 11-12
- MANGENOT G. (1973) : Ombellales, in *"Encyclopedia Universalis"*, édit. à Paris, vol. 12, p. 56-59
- MASURE E. (1976) : Le pollen des Cycadales et Ginkgoales actuelles. Rapport avec les monocarpés fossiles. *Thèse 3ème Cycle*, Univ. P. et M. Curie, Paris
- MILLAY M.A. et EGGERT D.A. (1970) : *Idanothekion* gen. n. a synangiate pollen organ with saccate pollen from the Middle Pennsylvanian of Illinois. *Amer. Journ. Bot.*, vol. 57, p. 50-61
- MILLAY M.A. et TAYLOR T.N. (1970) : Studies of living and fossil saccate pollen grains. *Micropaleontology*, vol. 16, n° , p. 463-470
- MILLAY M.A. et TAYLOR T.N. (1976) : Evolutionary trends in fossil Gymnosperm pollen. *Rev. Paleobot. Palynol.*, vol. 21, n° 1, p. 65-91
- NEVES R. et OWENS B. (1966) : Some namurian camerate miospores from the english Pennines. *Pollen et Spores*, vol. VIII, n° 2, p. 337-360, 3 pl.
- PETTITT J.M. (1965) : Two heterosporous plants from the Upper Devonian of North America. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol.*, vol. 10, n° 3, p. 83-92, 2 pl.
- PETTITT J.M. (1966) : Exine structures in some fossil and recent spores and pollen as revealed by light and electron microscopy. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol.*, vol. 13, n° 4, 21 pl.
- PETTITT J.M. et CHALONER W.G. (1964) : The ultrastructure of the Mesozoic pollen *Classopollis*. *Pollen et Spores*, vol. VI, n° 2, p. 611-620
- PIJL L. van der (1972) : Principles of dispersal in Higher Plants. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 162
- PONS A. (1973) : Palynologie in *"Encyclopedia Universalis"*, édit. à Paris, vol. 12, p. 462-465

- PONS A. (1973) : Pollen in "*Encyclopedia Universalis*", édit. à Paris, vol. 13, p. 247-248
- PORTER C.L. (1967) : Taxonomy of flowering plants. Edit. W.H. Freeman and Co, San Francisco, Londres, p. 472
- POTONIE R. (1962) : Synopsis der Sporae in situ. *Beih. Geol. Jb.*, heft 52, 204 p.
- PROCTOR M. et YEO P. (1975) : The pollination of flowers. *The New Naturalist*, n° 54, Collins Edit., London
- RATTRAY G. (1913) : Notes on the pollination of some South Africa cycads. *Trans. Roy. Soc. S.O. Africa*, vol. 3, p. 259-271
- RENAULT B. (1902) : Note sur quelques micro et macrospores fossiles. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, t. XV, p. 97-118
- ROBERT D. (1971) : Nouvelle contribution à l'étude de l'origine des parois microsporales chez le *Selaginella kraussiana* A. BR. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 272, p. 385-388, 4 pl.
- ROLAND F. (1970) : Contribution à la connaissance de l'ultrastructure des apertures de pollens appartenant au groupe Ranales-Centrospermales. *Thèse Doct. Etat*, C.N.R.S., n° A04353
- SCHEURING B.W. (1974) : "Protosaccate" strukturen, ein weitverbreitetes pollenmerkmal zur frühen und mittleren Gymnospermenzeit. *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, Bd. 4, n° 2, p. 1-30
- SCHUSTER J. (1932) : Cycadaceae in ENGLER A. et DIELS E. *Das pflanzenreich*, vol. VI, n° 1, 168 p., Leipzig
- SMART J. et HUGHES N.F. (1972) : The insect and the plant : progressive palaeoecological integration. Insect/plant relationships. *Symp. Roy. Entomol. Soc. London*, Blackwell Scient. Publ., Oxford
- SMITH P.L. (1962) : Three fructifications from the Scottish Lower Carboniferous. *Palaeontology*, vol. 5, pt. 2, p. 225-237
- STREEL M. (1964) : Une association de spores du Givétien inférieur de la Vesdre, à Goé (Belgique). *Ann. Soc. Geol. Belgique*, t. 87, Bull. n° 7, p. B1-B30, 2 pl.
- TAUGOURDEAU J. (1971) : Les spores du Frasnien d'une région privilégiée, le Boulonnais. *Mém. Soc. Géol. France*, N. Sér., t. L, n° 114
- TAYLOR T.N. (1973) : Combined transmission and scanning electron microscopy of in situ Palaeozoic spores. *Palaeontology*, vol. 16, pt. 4, p. 765-776
- VAN CAMPO M. (1971) : Précisions nouvelles sur les structures comparées de Gymnospermes et d'Angiospermes. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 272, p. 2071-2074
- VAN CAMPO M. et SIVAK J. (1972) : Structure alvéolaire de l'ectexine des pollens à ballonnets des Abiétacées. *Pollen et Spores*, vol. XIV, n° 2, p. 115-141
- WODEHOUSE R.P. (1935) : Pollen grains. Their structure, identification and significance in Science and Medicine, New York and London. Mc Graw-Hill Book Company Inc.

PLANCHE I

- I . *Hystricosporites* cf. *obscurus* WINSLOW x 440
spore à épines anchoriformes du Dévonien terminal
- 2 . Détail de la spore fig. I x 5 000 (voir schéma ci-dessous)
- on distingue 3 couches dans la paroi; la couche externe C.E. qui forme l'épine, la couche moyenne compacte qui peut se subdiviser en une partie externe fissurée C.M. 1, une partie interne massive C.M. 2, enfin une très fine couche interne C.I.
- 3,6,7 . *Schulzospora* sp. du Carbonifère inférieur, pollen monoailé
- 3 : vue d'ensemble montrant l'emplacement de la coupe x 770
6 : montre une section de la structure alvéolaire et le tectum relativement épais x 12 000
7 : montre une autre section de l'exine x 7 700
- 4,5 . *Triadispora* sp. du Trias moyen
- 4 : section dans le ballonnet le montrant rempli d'une structure alvéolaire x 8 500
5 : vue d'ensemble x 1 200
- 8-II . *Schopfipollenites* du Westphalien supérieur
- 8 : vue d'ensemble proximale x 100
9 : détail de la section montrant l'organisation de l'exine x 4 000
10 : détail de l'architecture exinique : les unités de sporopollénine de l'ectexine s'anastomosent dans toutes les directions x 6 000
II : autre détail de l'architecture exinique x 4 000

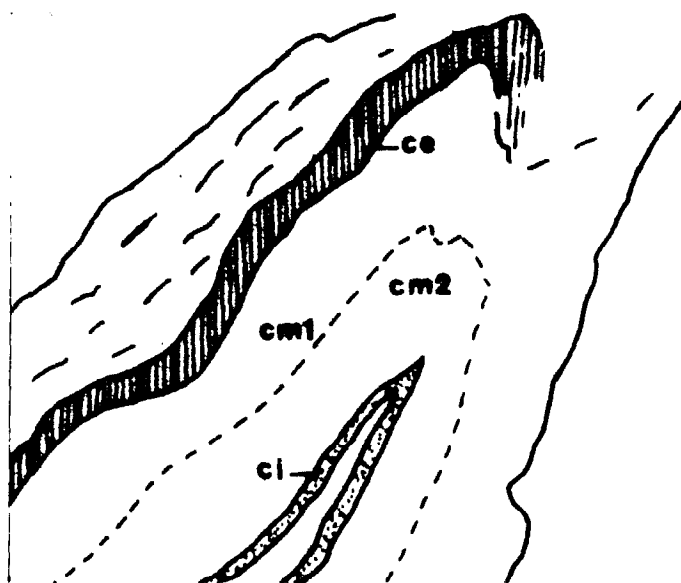


schéma fig. 2

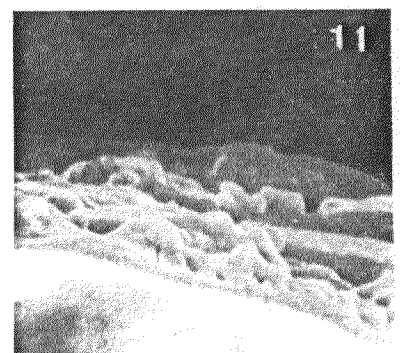
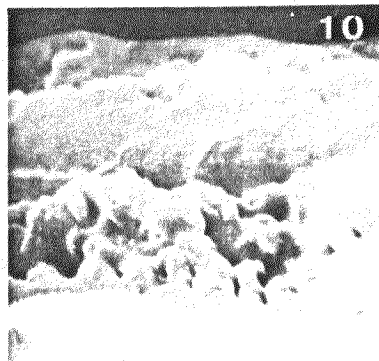
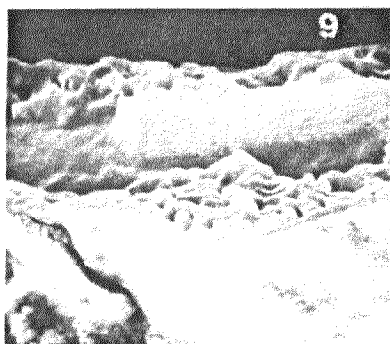
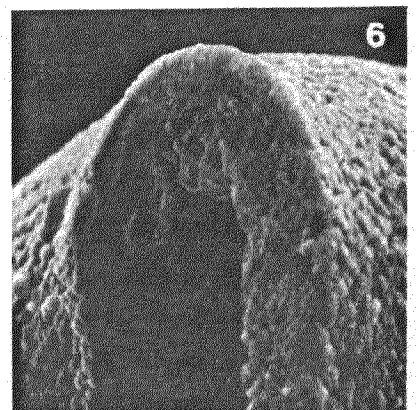
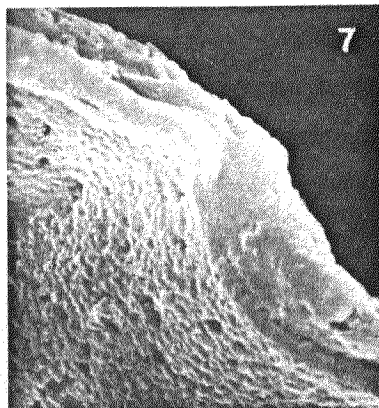
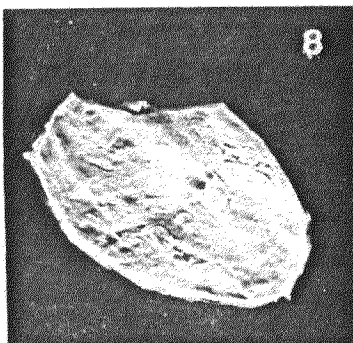
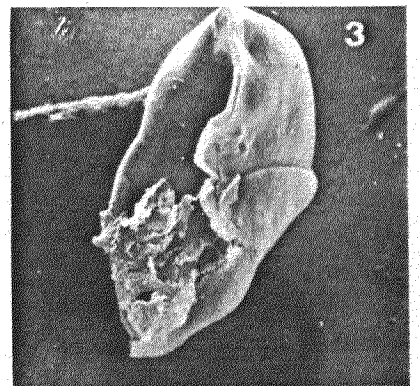
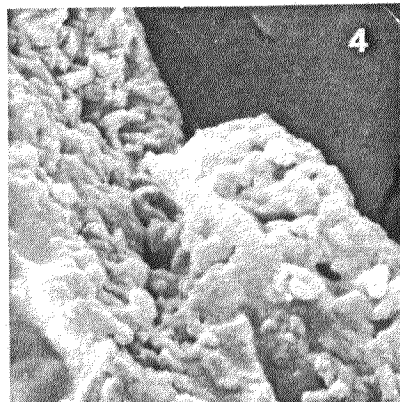
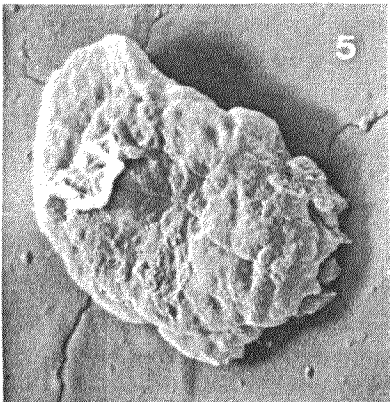
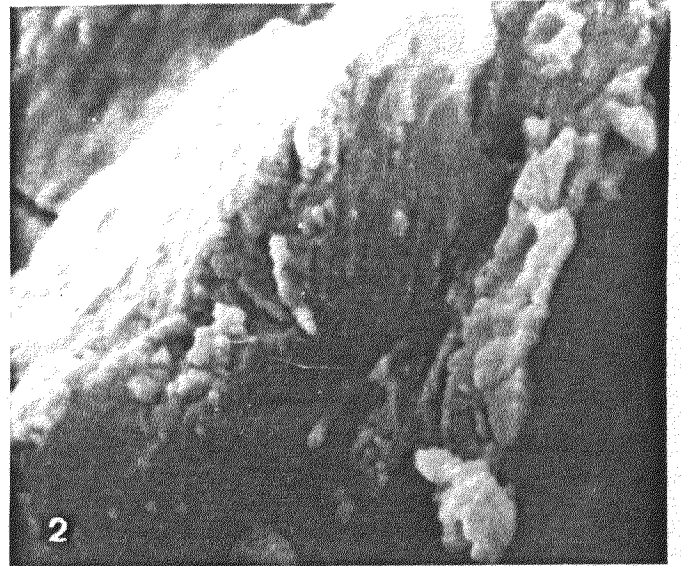
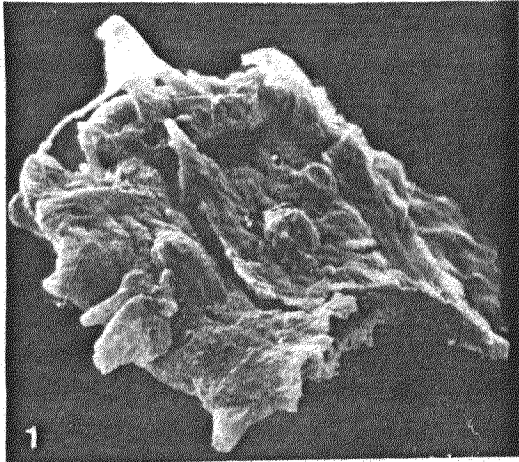


PLANCHE 2

I-4 . *Classopollis* cf. *simplex* REYRE 1970 non DANZE CORSIN et LAVEINE 1963 du Trias supérieur

- I : on voit les "ponts" unissant deux grains d'une tétrade x 3 000
- 2 : détail de la partie interne de l'ectexine Ecn2 de Pettitt et Chaloner 1964, "columelles?" formant un dessin vermiculé x 14 000
- 3 : vue interne de l'ectexine de l'hémisphère proximal. On observe clairement que la couche Ecn2 disparaît pratiquement sur l'aire polaire réduite à quelques gros grains x 4 000
- 4 : section de grain chez lequel on observe la superposition de l'ectexine sur l'endexine (cette dernière dans la partie inférieure de la photographie) et leur indépendance respective x 12 000

5 . Vue interne de l'ectexine du ballonnet de *Pinus nigra* L. montrant sa structure alvéolaire x 1 500

6 . *Synorisporites* cf. *tripapillatus* RICH. et LISTER 1969 du Gothlandien de Libye. 80 μ .
L'ornementation est très prononcée

7 . *Densoisporites velatus* WEYL. et KRIEGER 1953 du Berriasien. 32,5 μ .
Les trois papilles interradiaires correspondent aux zones pluristrates.

Planches I et 2

Photographies prises au Microscope Electronique à Balayage du Laboratoire de Micropaléontologie de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris et à l'Institut de Paléontologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris

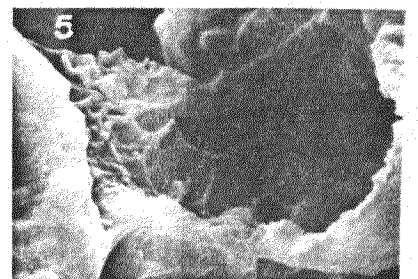
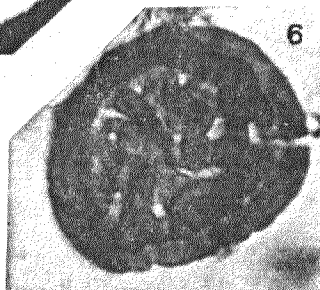
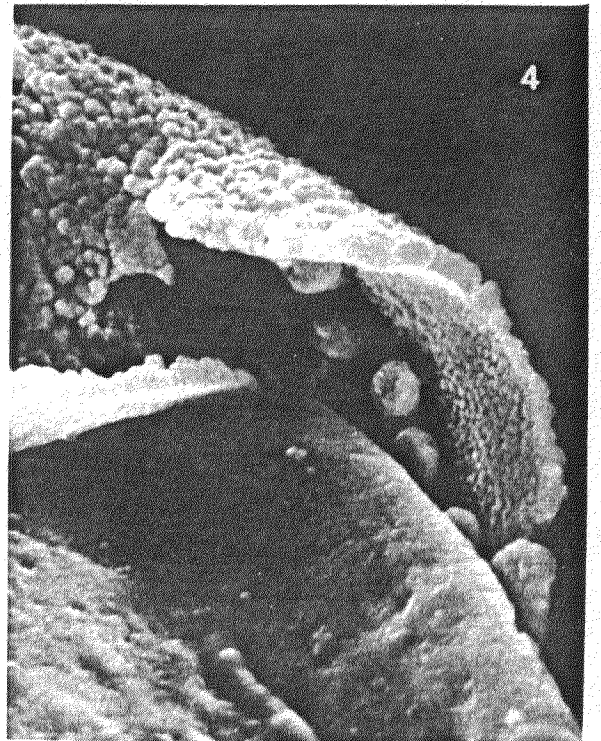
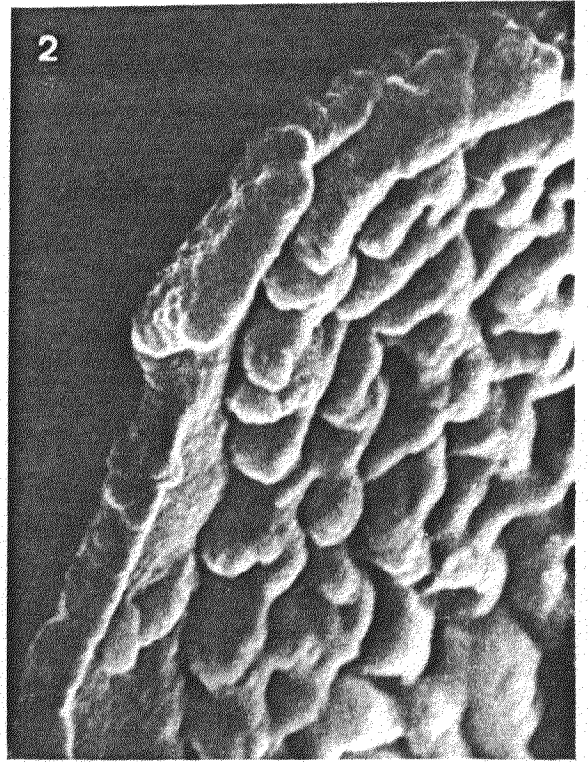
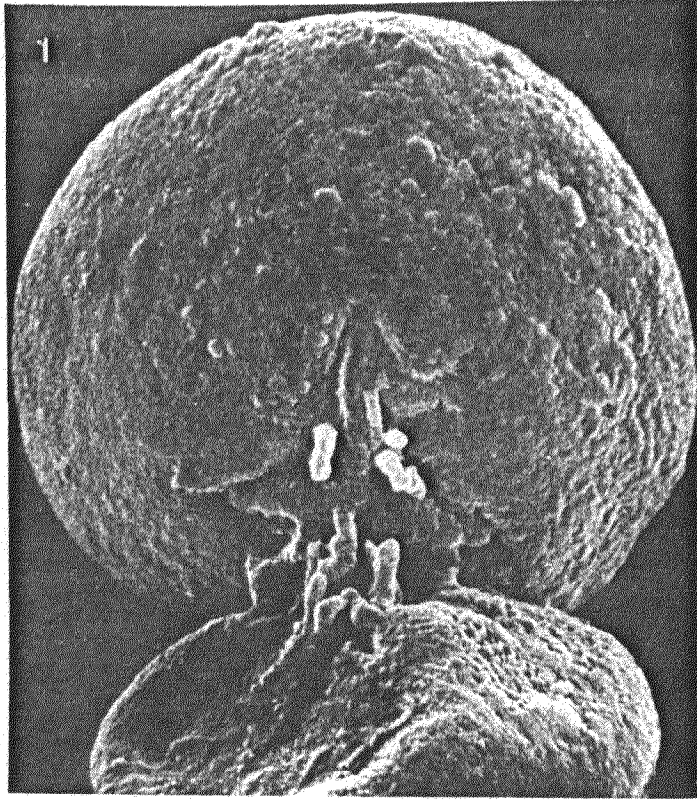


PLANCHE 3

Pollinisation entomophile

I-7, 9-10-II : Matériel F. Roland
8, I2-I4 : Matériel J.-P. Ybert

MEB : -pollens acétolysés; or-palladium : I, 4, 6, II, I2, I3, 8
-fractures par les ultrasons : 7, I4
-clichés : Lab. Ecol. Gén., Mus. Nat. Hist. Nat., Brunoy
Lab. Géol., Mus. Nat. Hist. Nat., Paris

MET : -fixation glutaraldéhyde-osmium; test de Thiery (acide périodique-thiocarbohydrazide-protéinate d'argent) : 3, 5, 9
-fixation MnO_4K : 2, I0

-clichés : Lab. Microsc. Elec. Appl. à la Biol., CNRS, Paris

Abréviations utilisées : A, amidon; C, columelles; EC, ectexine;
EN, endexine; IN, intine; P, pore; pl, plasmalemme; S, sillon;
T, tectum; Tr, tryphine; So, sole

- I . *Nuphar luteum* SIBTH. et SM. (nénuphar jaune), Nymphéacées, pollen à un seul sillon germinatif; exine à épines bien différenciées x I 700
- 2 . *Cabomba aquatica* AUBL., Nymphéacées, pollen dont la paroi est caractérisée par une endexine mal définie, visible par fragments sous le sillon x I0 500
- 3 . *Magnolia soulardiana* HORT. (ex THIEB), Magnoliacées, pollen ne possédant pas d'endexine reconnaissable sous l'ectexine constituée par des columelles reposant sur une sole lamellaire x 30 200
- 4 . *Berberis vulgaris* L. (épine vinette), Berberidacées, pollen remarquable par la présence d'un grand sillon hélicoïdal x I 500
- 5 . *Mahonia aquifolium* NUTT., Berberidacées, pollen à exine à structure tout à fait particulière, formée par une ectexine compacte, sans columelles distinctes, sur une endexine granuleuse x 30 800
- 6-7. *Clematis vitalba* L. (Clématite des haies), Renonculacées;
6 : pollen à surface couverte de petites épines et à 3 sillons germinatifs x I0 000; 7 : ectexine à 3 strates : tectum épineux, columelles, sole x I0 000
- 8 . *Papaver rhoeas* L. (Coquelicot), Papavéracées, pollen tricolpé, à exine épineuse x 3 000
- 9 . *Aconit lycoctomum* L. (Aconit tue-loup), Renonculacées, pollen à ectexine à trois strates : tectum épineux, columelles, sole, et à endexine possédant des endocracks x 25 000
- I0 . *Alisma plantago* L. (plantain d'eau), Alismatacées, pollen à surface épineuse et à ectexine à trois strates : convergence de formes avec les pollens précédents; seule l'absence d'endexine le désigne comme monocotylédone x 26 000
- II . *Echinodorus humilis* BUCHEN, Alismatacées, pollen à surface épineuse, de même structure que les précédents x 2 800
- I2-I4. *Gloriosa superba* L., Liliacées; I2 : pollen monocolpé x I 500;
I3 : surface ectexinale formée d'un réseau à longues mailles x I4 000; I4 : exine formée par l'ectexine (tectum, columelles, sole) et absence d'endexine x 7 500

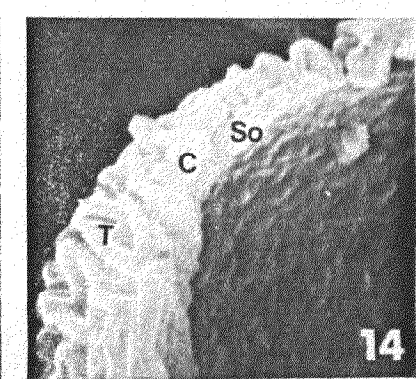
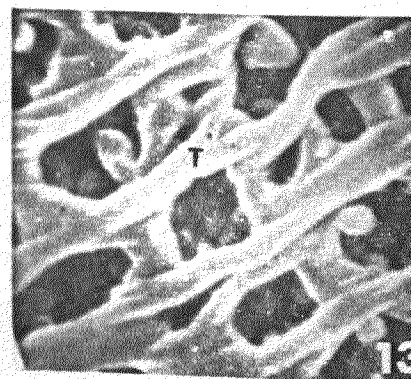
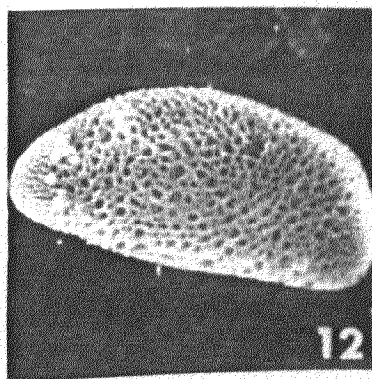
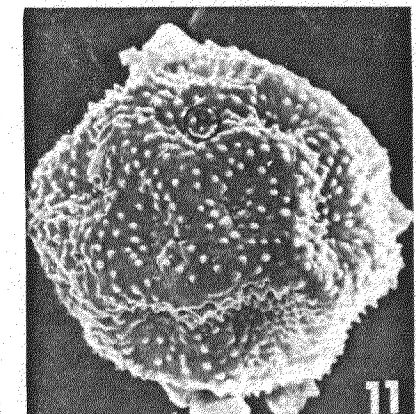
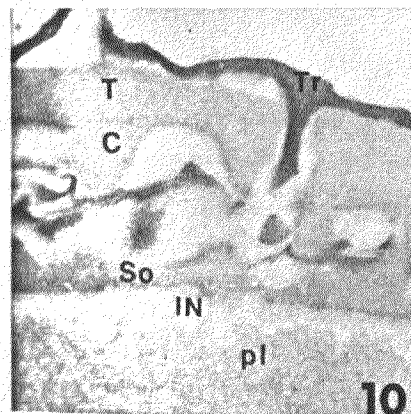
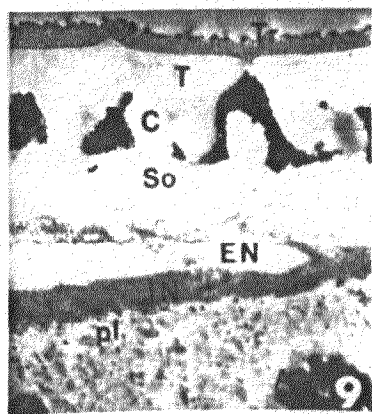
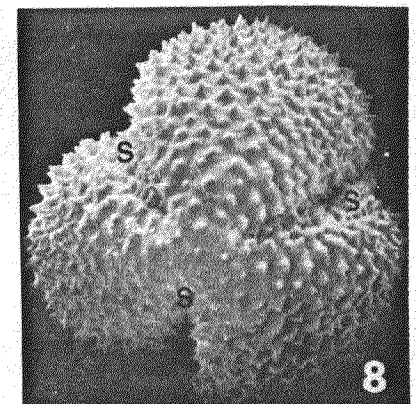
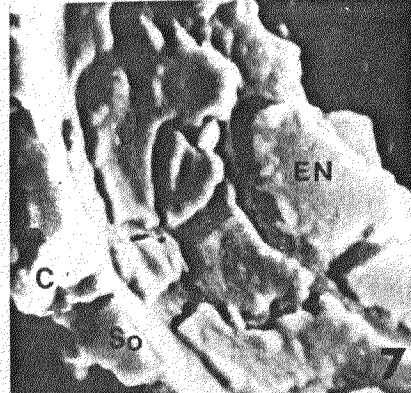
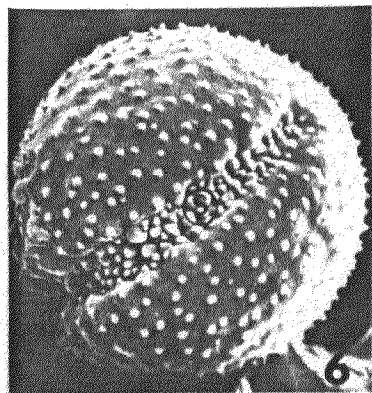
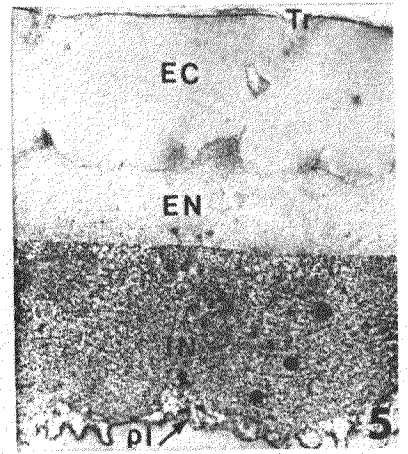
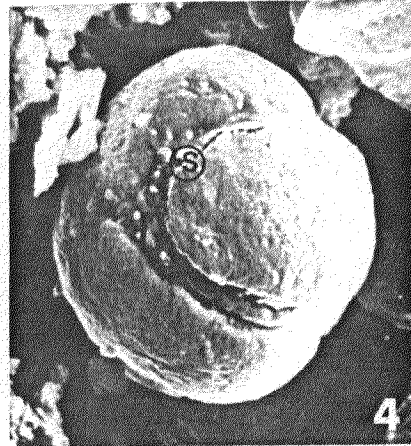
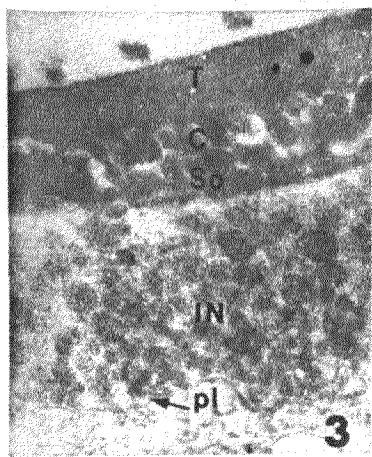
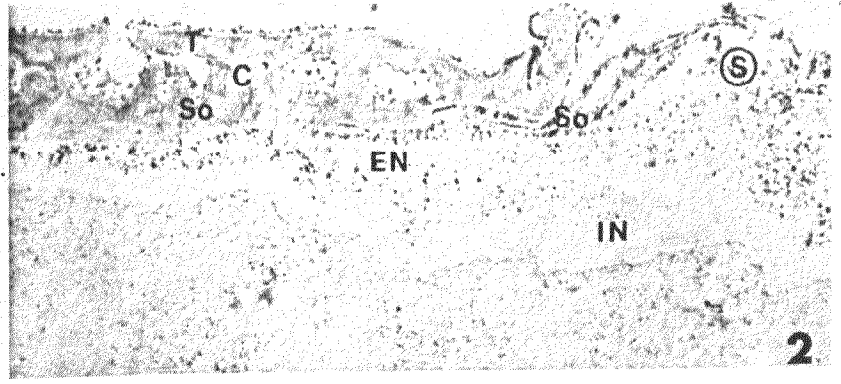
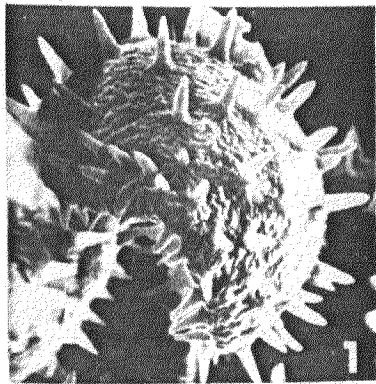


PLANCHE 4

Pollinisation entomophile

I-2 : Matériel J.-P. Ybert; 3-6 : Matériel M. Hideux; 7-12 : Matériel M.-Th. Cerceau; 13 : Matériel L. Derouet; 14-15 : Matériel S. Siljak

MEB : Pollens acétolysés, or-palladium; fractures par les ultrasons: I0, I2
Coupes après inclusion dans la gomme arabique : 5

Clichés : Lab. Ecol. Gén., Mus. Hist. Nat., Brunoy
Lab. Géol., Mus. Nat. Hist. Nat., Paris
Lab. Biol. Végétale Paris XI, Orsay

- I-2 . Rosacées; I : (fruitier indéterminé), pollen tricolporé, à exine striée x 3 100; 2 : *Crataegus* sp. (aubépine), pollen tricolporé, à exine striée x 3 600
- 3 . *Philadelphus inodorus* L. (seringat), Hydrangéacées, pollen tricolporé à exine à tectum partiel dense réticulé x 3 600
- 4-5 . *Saxifraga cymbalaria* L. ssp. *huetiana* (BOISS.) ENGLER et IRMSCHER, Saxifragacées; 4 : pollen tricolporé à exine striée x 2 400; 5 : détail de l'exine. Tectum complexe avec supra-structure granulaire, tectum partiel (stries), columelles et sole d'ordre 2; columelles d'ordre I surface externe de la sole d'ordre I
- 6 . *Ribes sanguineum* PURSH. (groseillier sanguin à fleurs), Grossulariacées, pollen polyporé à tectum complet x 900
- 7 . *Artedia squamata* L., Ombellifères, pollen subrhomboïdal, à ectoapertures longues et endoapertures fortement saillantes, à surface tectale cérébroïde devenant perforée aux pôles x 3 400
- 8 . *Cuminum borszczowii* (REGEL et SCHMALH.), KOSO-POL, Ombellifères, pollen subrectangulaire à ectoapertures moyennes, à endoapertures légèrement saillantes, à surface tectale longuement striée-rugulée aux pôles et dans les zones inter-aperturales x 2 300
- 9, I2 . *Turgenia latifolia* (L.) HOFFM., Ombellifères; 9 : pollen équatorialo-constricté, à ectoapertures courtes, à endoapertures difficilement visibles, à surface tectale perforée d'ordre 2 (présence de columelles tectales, columelles d'ordre 2) x I 600; I2 : cassure due aux ultrasons montrant l'hypertrophie des 3 zones aperturales due à de très grandes columelles souvent digitées x I 500
- I0 . *Trachymene anisocarpa* (TURCZ.) BURTT., Ombellifères; cassure due aux ultrasons montrant, de l'intérieur vers l'extérieur, les différentes couches et strates de l'exine : l'endexine, l'ectexine avec la sole, les columelles, le tectum formé de plusieurs niveaux (tectum interne et tectum externe) x I2 800
- II . *Trachymene pilosa* S.M., Ombellifères, pollen ovale, à ectoapertures longues, à endoapertures légèrement saillantes, à surface tectale largement striée-rugulée x I 360
- I3 . *Helichrysum bracteatum* ANDR. (immortelle des jardins), Composées, pollen à surface tectale ornementée de très grosses épines x 2 6II
- I4 . *Leontopodium alpinum* COLM. ex WILLK. et LANGE (édelweiss), Composées, pollen à surface tectale également ornementée par des épines x 2 400
- I5 . *Leontopodium nivale* (TEN) HUET ex HAND-MAZZ., Composées, épines de la surface tectale x 5 000

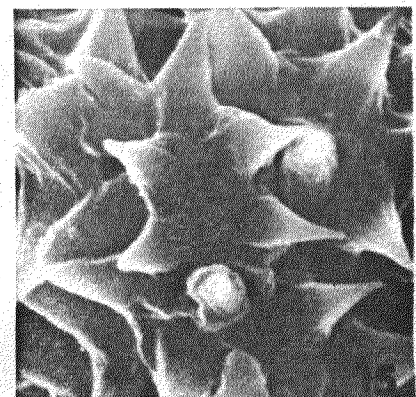
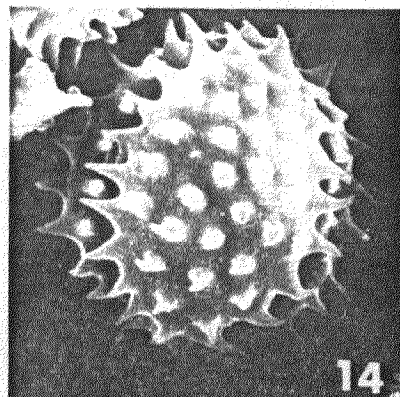
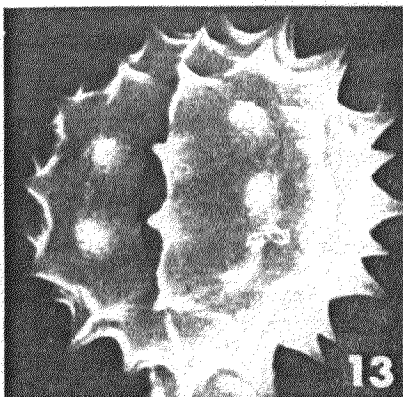
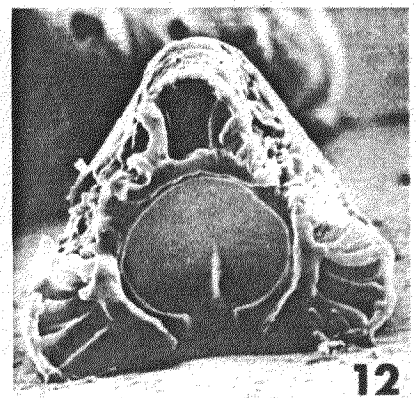
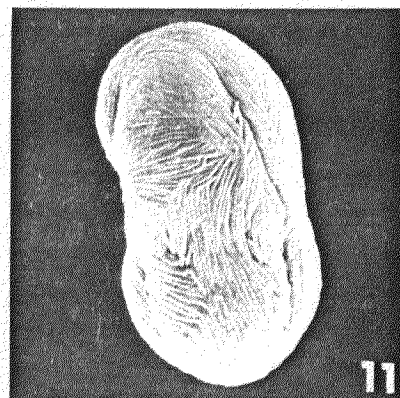
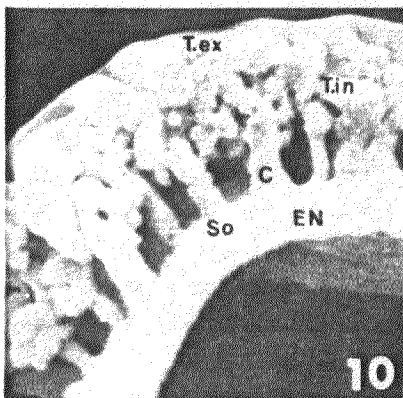
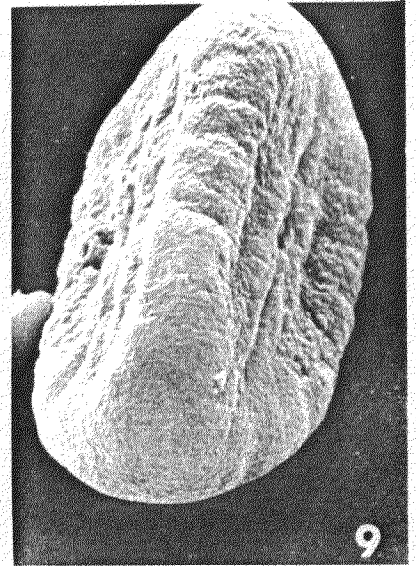
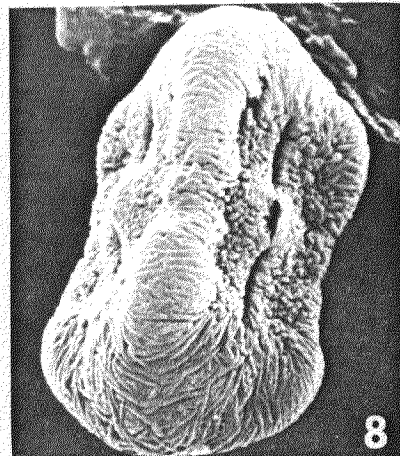
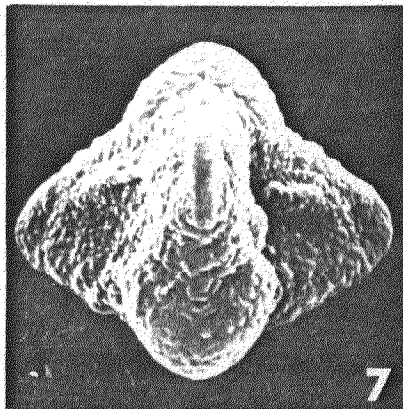
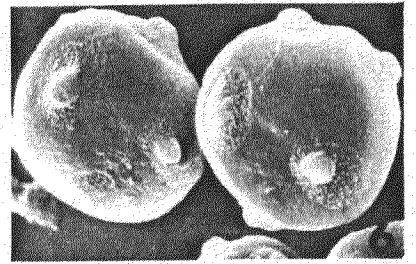
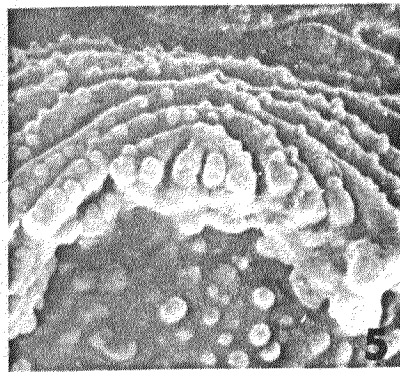
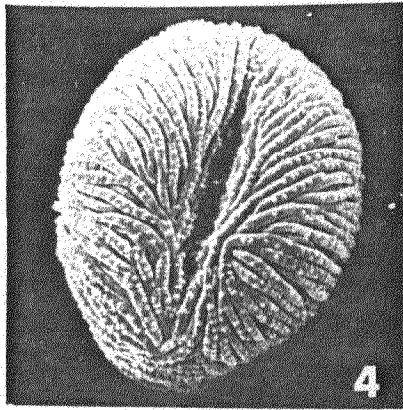
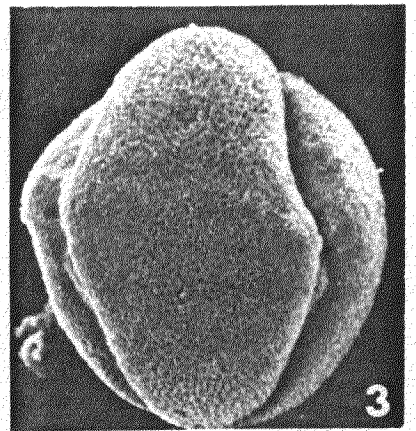
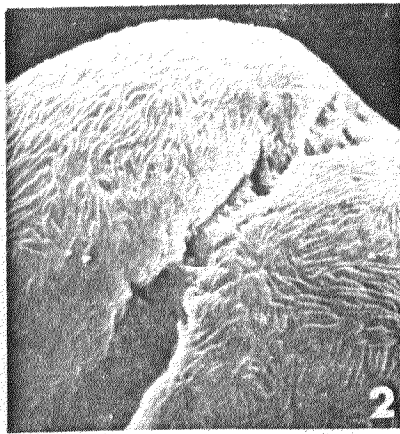
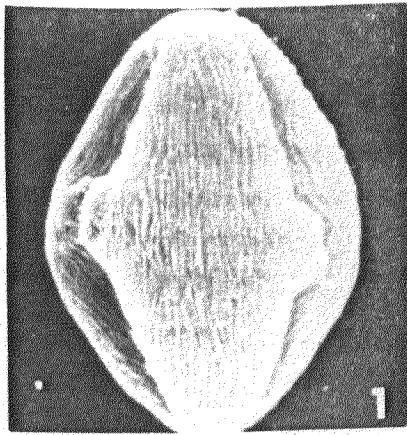


PLANCHE 5

Artedia squamata L., OMBELLIFERES, ENTOMOPHILE

Matériel M. Th. Cerceau

MEB : -coupes au rasoir, or-palladium : I à 4
 -séchage naturel, or-palladium : 5-8
 -clichés : Lab. Ecol. Gén., Mus. Nat. Hist. Nat., Brunoy
 Lab. Géol., Mus. Nat. Hist. Nat., Paris

- I . Anthère jeune, coupe transversale montrant la forme "en papillon" caractéristique : chaque loge pollinique est formée de deux sacs inégaux qui contiennent les grains de pollen x 150
- 2 . Anthère plus âgée, coupe transversale montrant la réunion de deux sacs dans chaque loge (les restes de la paroi qui sépare deux sacs de la loge droite sont visibles) x 200
- 3 . Partie inférieure de la loge droite précédente montrant : les pollens au contact de l'assise la plus interne (assise tapétale), l'assise moyenne qui commence à se lignifier (assise mécanique), et l'assise la plus externe (épiderme) x 1 000
- 4 . Vue polaire d'un pollen reposant sur l'assise tapétale (encore recouverte de boules de sporopollénine = corps d'Urbisch) située au-dessus de l'assise mécanique lignifiée x 2 850
- 5 . Anthère mûre, déhiscente; l'assise mécanique est fortement lignifiée en U, et il en résulte un mécanisme provoquant l'ouverture des sacs polliniques et la libération des grains de pollen : c'est la déhiscence x 220
- 6 . Partie supérieure de l'anthère précédente, montrant l'assise tapétale devenue l'assise la plus externe avec encore quelques grains de pollen (les limites des cellules de l'assise tapétale sont visibles) x 735
- 7 . Stylopoies situés à la base des styles et constituant chez les Ombellifères un organe d'attraction pour la pollinisation (ils ont une très grande concentration de nectar), 2 styles allongés surmontés par les stigmates qui constituent la partie du carpelle réceptrice du pollen x 150
- 8 . Grains de pollen en train de germer, au niveau des papilles stigmatiques et développant le tube pollinique dans lequel les cellules gamétiques mâles vont s'engager pour assurer la fécondation x 1 250

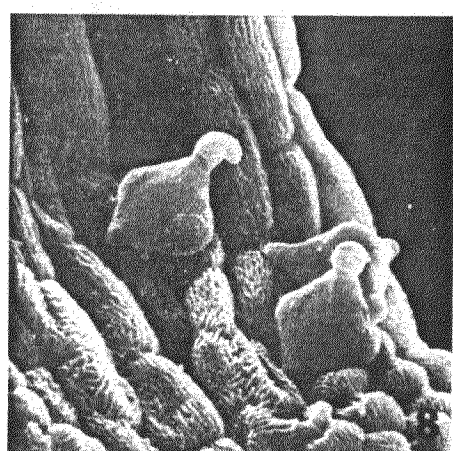
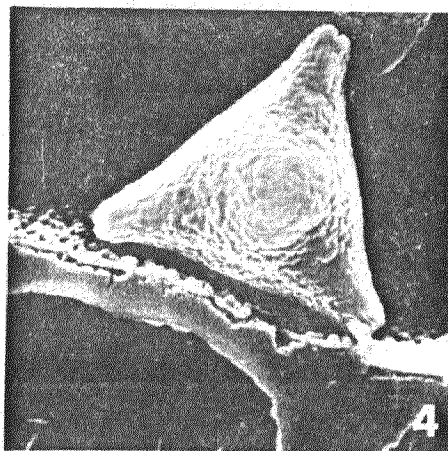
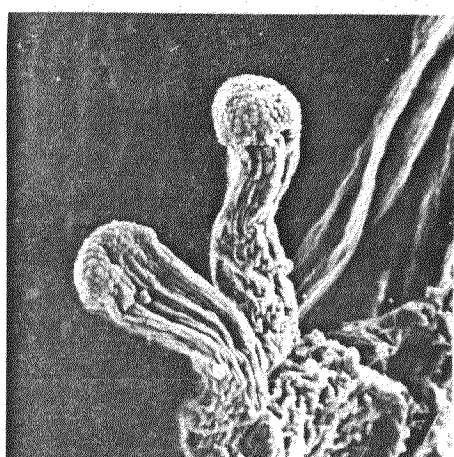
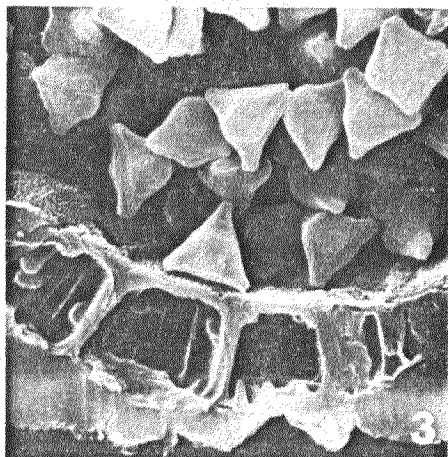
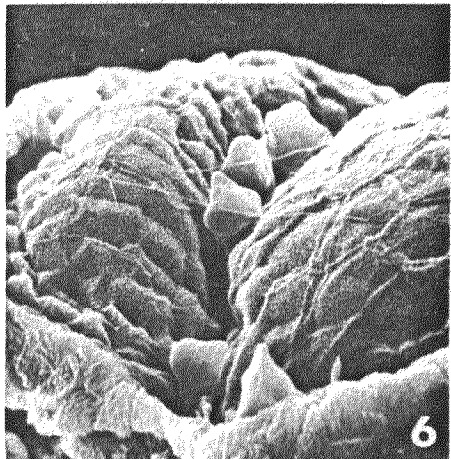
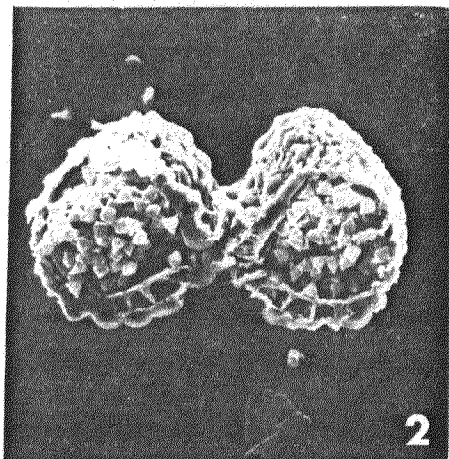
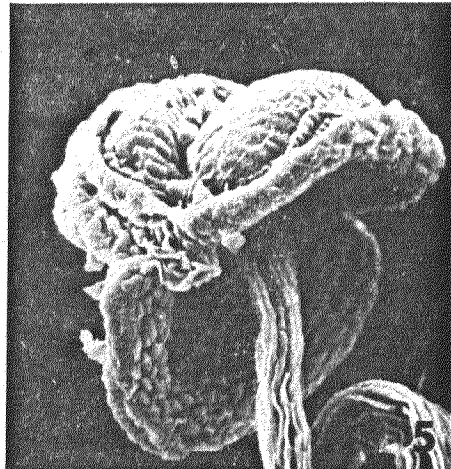
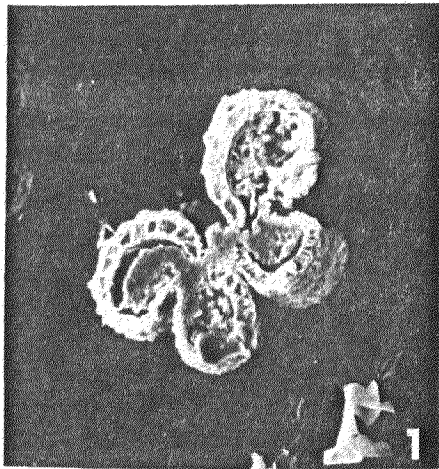
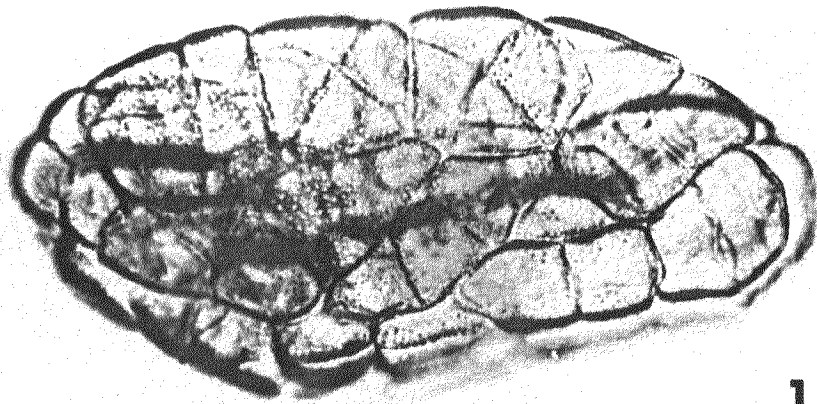


PLANCHE 6

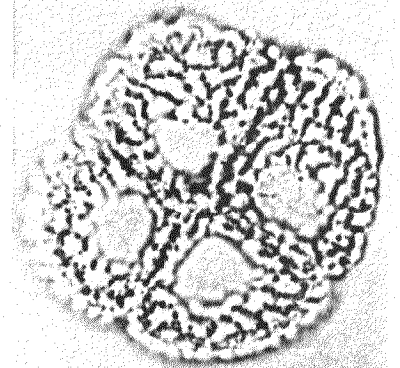
I-2 : Matériel D. Dulieu
 3-7,9,II-13: Matériel J.-P. Ybert
 8 : Matériel L. Derouet
 IO : Matériel M. Hideux

Mph. : pollens acétolysés : I,2 et II-13
 MEB : -pollens acétolysés; or-palladium : 3-IO
 -clichés : Lab. Ecol. Gén., Mus. Nat. Hist. Nat., Brunoy

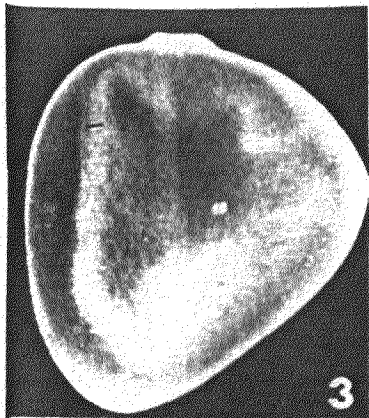
- I . *Goodyeara repens* R. BR., Orchidées, pollinisation entomophile, pollinie formée par la cohésion de tous les grains de pollen de la même loge de l'anthère x 500
- 2 . *Listera caurina* PIPER, Orchidées, pollinisation entomophile, grains de pollen agglomérés en tétrades x 1 000
- 3 . *Zea mays* L. (maïs), Graminées, pollinisation anémophile, pollen de grande taille; surface de l'exine à apparence lisse x 1 500
- 4 . *Zea mays* L., détail montrant le pore unique et une ornementation de la surface de l'exine visible à fort grossissement x 6 000
- 5 . *Imperata cylindrica* BEAUV., Graminées, pollinisation anémophile, pollen voisin du précédent x 1 500
- 6 . *Imperata cylindrica* BEAUV., détail de la surface tectale bosselée, recouverte de petites épines x 7 800
- 7 . *Imperata cylindrica* BEAUV., coupe de la paroi montrant l'ectexine formée de 3 strates; absence d'endexine x 12 000
- 8 . *Corylus avellana* L. (noisetier), Bétulacées, pollinisation anémophile, pollen tripore d'apparence lisse, mais possédant une ornementation très fine, visible à fort grossissement seulement x 2 500
- 9 . *Salix* sp. (saule), Salicacées, pollinisation entomophile, pollen tricolporé, réticulé, à mailles plus resserrées vers les sillons x 3 000
- IO . *Brexia madagascariensis* (LEM.) KER-GAWL., Saxifragacées, pollinisation par un oiseau, *Cynnyris souimanga*, l'oiseau de miel; pollen à surface tectale perforée x 1 400
- II . *Adansonia digitata* L. (baobab), Bombacacées, pollinisation par une chauve-souris *Eidolon helvum*, pollen de grande taille perforé, à exine ornée de granules supratectaux x 1 000
- I2 . *Cyperus schweinfurthianus* BOECK, Cypéracées, pollinisation anémophile, pollen à exine scabre, à apertures mal délimitées (poroïdes) x 1 000
- I3 . *Cyperus schweinfurthianus* BOECK, Cypéracées, coupe optique méridienne



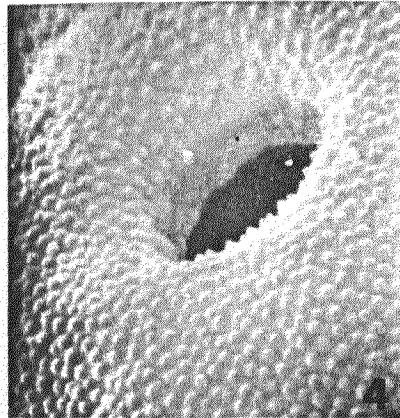
1



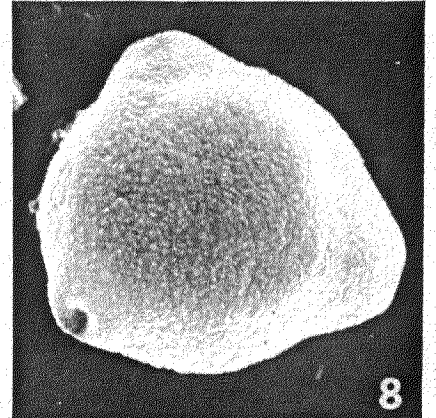
2



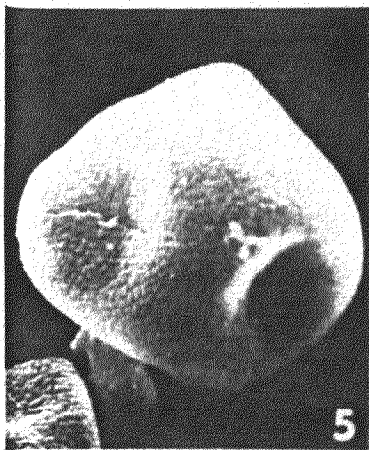
3



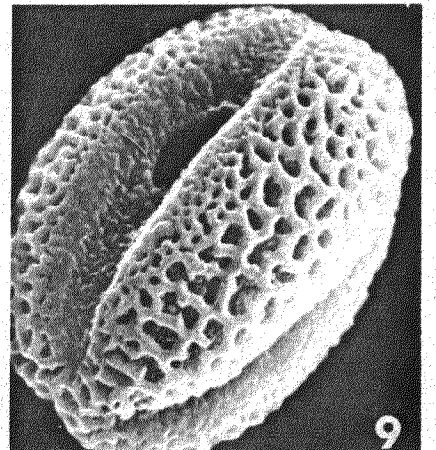
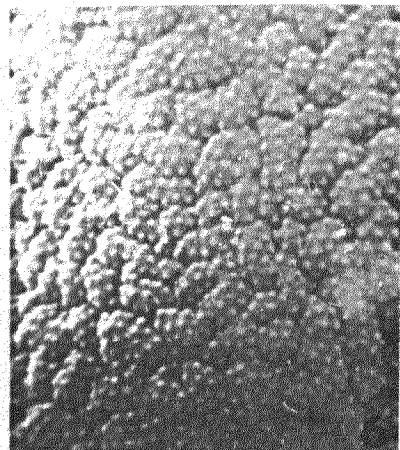
4



8



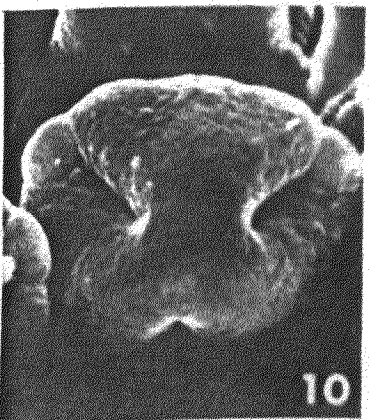
5



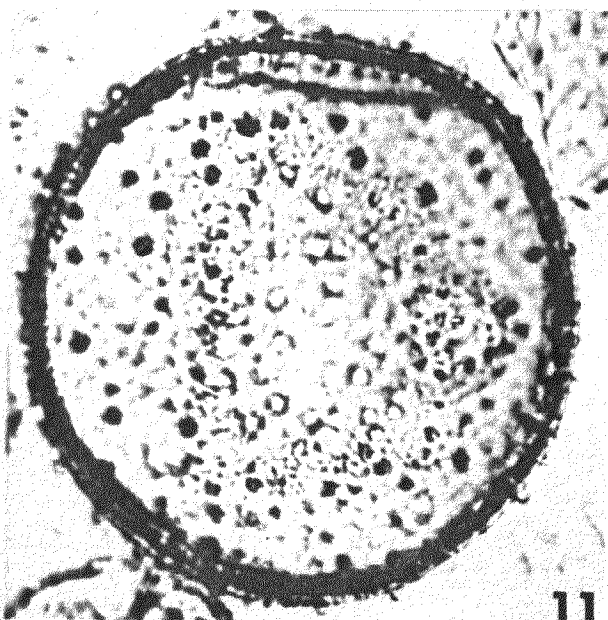
9



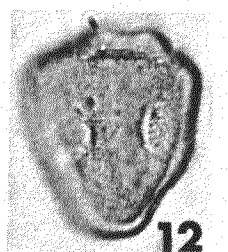
7



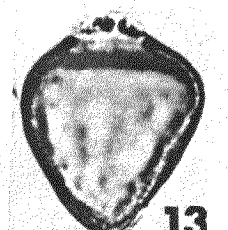
10



11



12



13