

Réflexions sur la parthénocarpie.

P. RIVALS*

INTRODUCTION

Un grand nombre de publications ont été consacrées depuis celle de GAERTNER (1791) et surtout de MOQUIN TANDON (1841) aux diverses anomalies du développement et du fonctionnement de l'appareil reproducteur d'un grand nombre de végétaux supérieurs. Parmi ces désordres, dont il sera dit seulement quelques mots, se place la parthénocarpie qui est le développement de fruits dépourvus de graines ou tout au moins d'embryons fécondés. Comme cette anomalie présente parfois un intérêt pratique chez divers arbres fruitiers, elle a donné lieu, en particulier depuis la dernière guerre, à de nombreuses publications, dont beaucoup sont relatives à son induction par voie chimique.

La présente étude n'a pas pour but de faire le point de nos connaissances sur la parthénocarpie, mais seulement de réfléchir sur un certain nombre de ses aspects, en rappelant quelques travaux plus ou moins oubliés et en exposant un certain nombre de faits d'observations. Aussi conviendra-t-il toujours de se référer aux publications et monographies qui se rapportent plus ou moins directement au sujet. Il s'agit en particulier des travaux de L. BLARINGHEM (1909), de H. WINKLER (1908 et 1920), de A.B. STOUT (1922 et 1929), de F.G. GUSTAVSON (1939 et 1942), d'E. de WILDEMAN (1948), de J.P. NITSCH (1954), de B. VAZART (1955), de M. POLI (1977) (1, 26, 27, 20, 21, 9, 10, 25, 16, 24, 18).

Dans ces pages, il ne sera pas question de l'induction de la parthénocarpie à l'aide de substances de croissance mais seulement de ses manifestations naturelles ou résultant de certaines pratiques horticoles.

L'induction artificielle de la parthénocarpie, quel qu'en

soit le moyen, constitue une voie de recherche très intéressante, mais il faut convenir qu'elle en est encore à des tâtonnements et qu'elle conduit souvent à des interprétations hautement spéculatives. Il ne peut, en effet, en être autrement, tant est varié et mouvant le terrain d'application de ces «régulateurs» de croissance ou de production, en raison notamment de l'extrême variabilité des conditions du milieu tant physique que biologique. Ainsi, dans ce domaine, l'ère des apprentis sorciers n'est pas close et leurs essais demeurent pour l'avenir aussi importants qu'utiles, dans la mesure où leurs circonstances et modalités se trouvent précisées avec soin.

CONSIDERATIONS GENERALES SUR LA PARTHÉNOCARPIE, LA PARTHÉNOGENÈSE, L'APOGAMIE, LA POLYEMBRYONNIE ET LA VIVIPARITE D'ORIGINE FLORALE

La parthénocarpie est la particularité qu'à un végétal de produire des fruits vierges, c'est-à-dire développés sans fécondation.

Ces fruits sont en principe dépourvus de graines ; cependant il arrive que, malgré l'absence de fécondation, quelques rares espèces en produisent. Leur embryon dérive alors normalement des cellules de l'ovaire qui ne subissent pas de réduction chromatique (nucelle). Plus rarement synergides et mêmes antipodes donnent des graines capables de germer ; on dit alors qu'il y a apogamie (26).

De façon tout à fait exceptionnelle, en l'absence de fécondation, l'oosphère d'un sac embryonnaire diploïde, par absence de méiose, est capable de donner naissance à une graine, puis à une plantule qui est alors parthénogénétique (12). La parthénogénèse est très rare chez les végétaux supérieurs.

* - Pierre RIVALS, Professeur d'Agronomie à l'Université Paul Sabatier de Toulouse est décédé en 1979. Une biographie est parue dans Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique appliquée.

Si l'on peut trouver des graines apogamiques dans des fruits parthénocarpiques, il arrive qu'on en trouve dans des fruits ordinaires, c'est-à-dire pourvus de graines fécondées. Elles se juxtaposent alors à ces graines sous un même tégument. Cette coexistence connue sous le nom de polyembryonnie est surtout répandue chez les agrumes et parfois chez le manguiier.

Chez ces espèces, les plantules issues des embryons apogamiques sont souvent plus lentes à se développer que celles issues d'embryons fécondés, sans doute en raison de leur origine anormale, mais vraisemblablement aussi par suite des faibles réserves dont elles disposent. Elles régénèrent végétativement l'individu porteur en l'épurant de certains virus qu'il peut héberger. Telle est la raison pour laquelle ce mode de régénération se trouve utilisé dans la sélection conservatrice de quelques agrumes. Ceci étant, il serait intéressant de savoir si certaines substances de croissance ne pourraient pas, chez d'autres espèces, induire le développement d'embryons apogamiques à côté ou à défaut d'embryons fécondés.

Si l'apogamie et la parthénogenèse ont en commun une absence de fécondation au départ et permettent par la suite, la régénération d'individus identiques à ceux dont ils émanent, on doit reconnaître que l'apogamie, lorsqu'elle est seule à se manifester, témoigne d'une dégradation de la sexualité plus accusée que celle permettant la parthénogenèse. En effet, chez la plante parthénogénétique, le gamète femelle existe encore, morphologiquement bien caractérisé au départ, alors que, dans la stricte apogamie, il a disparu ou n'est plus fonctionnel (12, 23).

La polyembryonnie, par le double système de reproduction qu'elle présente sous un même tégument, pourrait être une forme de passage à la stricte apogamie ; ce mode de reproduction auxiliaire et nouveau pourrait en effet, dans certaines circonstances, supplanter ou inhiber le mode sexuel de reproduction. Quant à l'absence de graines caractérisant la stricte parthénocarpie, elle correspond à une dégénérescence de la sexualité encore plus poussée que l'apogamie puisqu'elle voue à l'extinction les individus qui en sont affectés. Ceux-ci ne pourront en effet survivre que si l'homme trouve quelque intérêt à les multiplier végétativement, ou encore, dans quelques cas, à exploiter par leur pollen leurs anomalies génétiques dans des travaux d'hybridation. C'est ainsi que STOREY (20) fit appel à du pollen des profichi sucrés du Caprifiguiier Croisic pour créer des variétés parthénocarpiques à partir de variétés non parthénocarpiques du groupe Smyrne.

Comme autre altération du fonctionnement de l'appareil reproducteur, la viviparité d'origine florale est à mentionner. Si celle-ci a le plus souvent pour origine le développement très prématuré d'un embryon fécondé, il est admis que des embryons apogamiques puissent se développer de la même manière, tel pourrait être le cas chez certaines liaciées.

Revenant à la parthénocarpie, il est clair que l'arboriculteur propagera seulement les espèces dont la partie comestible des fruits est autre que la graine (mésocarpe des poires, arille des litchis, induvie des muriers, réceptacle ou sycone des figues, endocarpe des agrumes, baie du jamrosat et du jamelong (*Eugenia jambos* L. et *Eugenia jambolana* LAM.) dont le nombre de graines peut être réduit à une seule, par suite de l'avortement de celles de 2 à 3 loges voisines.

Quant aux espèces non parthénocarpiques, dont les graines constituent la seule partie comestible, elles seront surtout propagées lorsque ces graines prennent un développement particulier par suite de l'avortement de celles des loges voisines. C'est ainsi que chez le châtaignier, les châtaignes ordinaires se trouvent cloisonnées par la juxtaposition de deux à quatre graines, alors que les marrons n'en renferment qu'une seule ayant au moins le volume de l'ensemble des autres. C'est le même phénomène qui se produit parfois chez le jamrosat, mais, chez cette espèce, seule sa baie est comestible.

RAPPEL DE QUELQUES DONNEES RELATIVES AUX FACTEURS DU DEVELOPPEMENT DES FRUITS PARTHENOCARPIQUES

Nous rappellerons tout d'abord que ce développement est dit végétatif s'il s'effectue naturellement sans stimulus connu d'origine externe et qu'il est dit stimulatif s'il résulte de certains stimulus venus de l'extérieur, autres qu'un pollen fécondant.

Il ne peut être question de traiter dans ces pages des nombreux facteurs signalés comme ayant un rôle dans ces deux modes de développement. Nous ne pouvons qu'en donner quelques exemples, ainsi que les références des principales publications et mises au point relatives au sujet.

Il est clair que les facteurs de la parthénocarpie stimulative sont nettement plus variés que ceux qui sont à l'origine de la parthénocarpie végétative. Voici quelques exemples de parthénocarpie stimulative relevés dans l'excellente mise au point de B. VAZART (34).

Chez l'olivier « passerine » des brouillards survenant pendant sa floraison provoquent le développement d'olives parthénocarpiques. Les fleurs du grapefruit siamois développées en saison sèche donnent naissance à des fruits sans pépins lorsque l'arbre est irrigué avec certaines eaux.

Si des gelées printanières se produisent pendant la floraison de certains poiriers, ils peuvent donner naissance à des fruits sans pépins. Des températures élevées favorisent le développement de concombres et de tomates sans graines, lorsqu'elles surviennent lors de leur floraison. L'application de pollen mort, de pollen réduit en bouillie, et même de

spores de lycopodes sur les fleurs de diverses cucurbitacées aurait le même effet (18). Des piqûres de thrips pourraient être inductrices de parthénocarpie (20).

On notera enfin que des fruits issus de croisements interspécifiques se montrent assez souvent aspermes.

La parthénocarpie végétative a le plus souvent pour origine des troubles ou anomalies génétiques affectant soit le gamète mâle, soit plus rarement le gamète femelle. Le cas des kakis, fruits à pain, bananes et divers agrumes est bien connu, car leurs fleurs ont le plus souvent perdu leur aptitude à être fécondées. Il ne faut pas croire cependant que cette perte d'aptitude soit toujours de règle. En effet, les figes d'automne « communes », c'est-à-dire celles du groupe Adriatic, lorsqu'elles sont pollinisées, produisent des graines aussi fertiles que celles du groupe Smyrne. En l'absence de pollinisation, elles présentent un développement parthénocarpique, alors que celles du groupe Smyrne avortent. Dans ces conditions chez les figes communes, tout se passe comme si la perte de fertilité de leurs fleurs femelles vieillissantes avait des relations avec l'instauration de leur parthénocarpie. Cette perte de fertilité s'accompagnerait peut-être du développement de substances de croissance. De toute manière la parthénocarpie de ces figes ne peut avoir pour cause des désordres génétiques ou un stimulus d'origine externe.

Pour situer le problème du développement des fruits parthénocarpiques, il convient de penser tout d'abord aux facteurs jouant chez les fruits fécondés. Le pollen, tout d'abord, n'intervient pas seulement par ses éléments fécondateurs mais aussi par son abondance et par l'action des substances de croissance et enzymes qu'il apporte au stigmate et à l'ovaire. Ces substances, qui tout d'abord ont un rôle dans la « tenue » des jeunes fruits, se trouvent très rapidement relayées par d'autres, émanant des jeunes graines qui animent le développement de ces fruits.

Dans le cas où des fruits parthénocarpiques se développent à partir de fleurs pollinisées mais non fécondées, il est vraisemblable que les substances de croissance provenant de leur pollen empêchent l'abscission précoce de ces fruits, mais il est clair que par la suite leur développement devient possible malgré l'absence de graines et ainsi malgré l'absence des substances de croissance qu'elles produisent. Il arrive cependant, en particulier chez les poires et les pommes, que certaines carpelles ne présentent pas de graines, mais seulement leur tégument. Pour des raisons données plus loin il paraît probable que ces téguments se trouvaient pourvus dans leur jeunesse de substances actives sur le développement de fruits ou seulement de certaines de leurs loges.

S'il n'y a pas eu de pollinisation, il est vraisemblable que d'autres substances de croissance, soit synthétisées sur place, soit véhiculées par la sève, interviennent tout d'abord pour empêcher l'abscission précoce de ces jeunes fruits, puis pour

permettre leur développement apparemment normal.

Qu'il s'agisse de parthénocarpie végétative ou stimulative, les conditions du milieu peuvent exercer une action sur leurs manifestations. Certaines conditions climatiques peuvent les troubler si bien qu'il est permis d'imaginer des interactions entre les facteurs de ces deux types de parthénocarpie. CONDIT (4) a ainsi signalé que la variété de figuier Brunswick produit des figes parthénocarpiques sous le climat relativement humide du Texas, tandis que sous le climat sec de la Californie elle ne l'est plus ; ses fruits avortent s'ils ne sont pas fécondés. A Toulouse, la variété parthénocarpique Pastellère et quelques autres ont perdu en 1976, année particulièrement sèche, plus des trois-quarts de leur récolte à la fin de leur floraison femelle, même dans les jardins et vergers irrigués.

En France, la récolte d'automne de la variété bifère Lampeira originaire du Portugal se montre fort peu parthénocarpique. La plus grande partie tombe à l'issue de sa floraison.

SUR LES TYPES DE FRUITS PARTHENOCARPIQUES

Comme l'avait noté EVREINOFF (6) chez les espèces fruitières, il semble bien que la parthénocarpie se rencontre surtout chez celles productrices d'inflorescences ou syncarpes (*sensu lato*), qu'il s'agisse de fruits agrégés (figes, fruits à pain, ananas, anones, mûres des mûriers, ou encore de fruits pluricarpellés ; baies dans le cas des pommes, poires, agrumes, grenades, kakis, raisins, pastèques, melons, concombres ; drupes dans le cas des nèfles, cormes, sapotilles.

En revanche, dans les conditions naturelles, les espèces à fruits uniloculaires et normalement monospermes se montrent peu prédisposés à la parthénocarpie ; drupes dans le cas des pêches, cerises, prunes, abricots, mangues, jujubes, olives, dattes ; baies dans le cas des avocats.

En ce qui concerne l'avocatier ordinaire, STOUT obtint des fruits sans graines chez quelques arbres, dont il avait ensaché les fleurs (19, 20). De tels fruits ne sont pas rares en Israël chez *Persea drymifolia*. Ils rappellent alors de petites et courtes bananes et sont sans intérêt commercial.

Dans le cas de drupes, on signale çà et là des dattes dépourvues de leurs graines à albumen corné. Le dattier le plus remarquable sous ce rapport a dû être celui qui vivait au début de ce siècle à Alger dans le jardin du Hamma et qui est décrit par BOIS (2). Malheureusement il n'émettait pas de rejets et, à l'époque, il ne pouvait être question de le multiplier autrement.

Les cerises et les pêches très précoces, surtout celles qui se développent dans des régions fraîches, sont souvent dépourvues d'amandes, mais elles ont toujours leur endocar-

pe ligneux, c'est-à-dire leur noyau. Dans ces conditions, on peut se demander ce qu'étaient les prunes et cerises sans noyaux du célèbre BURBANK (25, p. 930 et 960) qui ne semblent pas avoir été multipliées.

La grande réduction et la quasi-disparition d'endocarpes normalement ligneux que l'on peut parfois observer n'a rien à voir avec la parthénocarpié et ne l'implique donc pas. Nous en avons la preuve en considérant la coque très mince de quelques variétés d'amandes et de noix, il en est de même pour celle de quelques noix de palmiste du groupe *Pisifera*.

EFFETS DE LA PARTHENOCARPIE SUR LE DEVELOPPEMENT ET LA MATURATION DE QUELQUES FRUITS AGREGES OU PLURICARPELLES

Nous considérerons le cas de quelques-uns de ces fruits, au sein desquels la parthénocarpié occupe couramment une place plus ou moins importante.

Développement.

Lorsque des fruits pluricarpellés, tels que poires, pommes, oranges, présentent des loges dépourvues de graines qui soient attenantes à des loges séminifères, leur forme générale ne s'en trouve guère affectée. Si, au contraire, plusieurs loges attenantes sont dépourvues de graines, une dissymétrie plus ou moins grande peut se manifester. Ceci s'observe surtout chez certaines poires et nèfles du Japon.

En l'absence totale de graines, ces poires redeviennent symétriques par rapport à leur axe, mais leur renflement central est moindre ; elles tendent vers une forme cylindrique, cas fréquent chez la variété Williams. On voit ainsi que les substances de croissance émises par les jeunes graines ont une action sur le développement de la chair des carpelles au sein desquelles elles se trouvent, mais que, dans certains cas, elles sont susceptibles de diffuser plus ou moins vers des carpelles non séminifères voisins.

Au sein de divers fruits, dépourvus de graines, il arrive que l'on trouve des restes plus ou moins développés de leur tégument. Ceci n'est pas rare chez les poires, les figues, les raisins Sultanine, les litchis et parfois aussi chez certains fruits à pain. Si une fécondation incomplète peut parfois être en cause, entraînant un avortement très précoce des jeunes graines, le plus souvent on se trouve en présence de particularités génétiques. Tel est le cas des figues d'automne parthénocarpiques de notre pays, chez lesquelles des ébauches d'akènes se développent après la floraison femelle et en l'absence certaine de toute pollinisation.

Chez les pommes et les poires pourvues seulement de téguments de graines, dont il a été précédemment question, il est remarquable de constater que les carpelles ne renfermant que ces téguments se développent aussi bien que s'ils

étaient vraiment séminifères. Dans ces conditions, il est permis de penser que ces téguments jouent un rôle dans le développement de ces carpelles. A l'appui de cette conception, le cas des litchis à graines avortées est à relever. L'arille qui entoure leur tégument ratatiné se montre plus développé que de coutume.

Dans les fruits pluricarpellés, il est fréquent qu'après avortement d'un certain nombre de graines, celles qui restent deviennent particulièrement volumineuses (jamrosat, casimiroa). Sans doute ont-elles bénéficié d'une alimentation privilégiée, mais on ne peut pas en déduire que durant leur jeunesse, elles aient produit des substances de croissance compensatrices, c'est-à-dire plus abondantes. Les nèfles du Japon monospermes que l'on peut trouver sont en général moins volumineuses et de formes moins régulières que celles pourvues de deux à cinq pépins.

Après avoir considéré le développement parthénocarpique de certains fruits ou parties de fruits, il est bon de dire un mot sur leur maturation.

Maturation.

Chez la pomme mûrissante, les carpelles parthénocarpiques présentent une teneur en amidon nettement supérieure à celle des autres (17). Cette teneur s'explique par une dégradation plus lente de cet élément, ou, peut-être, par un déficit d'amylase entraînant un retard dans la maturation de ces carpelles.

Il ne faut pas croire que les fruits parthénocarpiques soient constamment moins sucrés que les fruits séminifères, comme c'est assez souvent le cas chez les kakis et les pastèques aspermes. C'est ainsi que sous de mêmes conditions thermiques, les figues parthénocarpiques deviennent au moins aussi sucrées que lorsqu'elles sont fécondées, seule la consistance de leur chair demeure moindre.

Chez les litchis, à graines réduites à leur tégument, le grand arille qui les entoure se montre aussi sucré que d'habitude. On est ainsi conduit à l'idée que l'absence d'amandes de graines dans les fruits parthénocarpiques n'a pas de nettes relations avec leur teneur en sucres ou en amidon.

COULURE ET PARTHENOCARPIE

La conséquence ordinaire et la plus directe de la stérilité ou de la non-fécondation d'un très jeune fruit, quelle qu'en ait été la cause, est son abscission qui se produit plus ou moins rapidement après l'anthèse. Ceci provient notamment du temps très variable qui, selon les espèces, s'écoule entre la pollinisation et la fécondation. Cette chute très précoce ne doit pas être confondue avec celle, dite physiologique, qui a pour cause principale des mécanismes endogènes

régulateurs de la production.

On désigne communément sous le nom de coulure les avortements qui affectent des fleurs ou des très jeunes fruits. Ces avortements peuvent avoir trois causes principales : constitutionnelles, physiologiques et météorologiques. Il est clair que ces causes peuvent facilement interférer et qu'il soit souvent difficile de les départager.

C'est à tort que l'on englobe très souvent sous le mot de coulure les avortements de fleurs ou d'inflorescences qui se produisent avant la floraison. Il existe en effet une différence fondamentale entre un accident affectant une fleur arrivée au terme de son développement et en principe fécondable et l'avortement de son ébauche plus ou moins différenciée. Dans ce dernier cas, une insuffisance alimentaire ou une gestation incomplète est le plus souvent en cause.

Il est clair qu'une fleur ne peut parvenir au terme de son développement et devenir en principe fertile, que si elle s'est trouvée normalement alimentée au cours de sa jeunesse. Il s'agit là d'une nécessité non seulement dans le cas où cette fleur produira un fruit fécondé, mais surtout dans celui où elle donnera naissance à un fruit parthénocarpique. Nous reviendrons plus loin sur ce sujet.

Ainsi le développement d'un fruit parthénocarpique qui a échappé à l'abscission, issue normale de la coulure post-florale, a longtemps été attribué à un *lusus naturae*, mot qui pourrait être encore admissible, tant il cache d'ignorances. Cette parthénocarpie, avec «ses fausses promesses de fécondité» (de WILDEMAN) pourrait encore être comparée à une grossesse nerveuse puisqu'elle simule les effets d'une fécondation, mais permet, dans le cas présent, la différenciation et le développement de divers tissus qui normalement portent ou sont portés par les graines (25, p. 945).

On pourrait être tenté de croire que cette simulation se produit surtout dans le cas de fleurs qui, dans la nature, ont en général perdu l'aptitude à être fécondées quelle qu'en soit la raison, rareté ou débilité du pollen, déficience de l'appareil femelle ; c'est le cas des bananiers cultivés (25, p. 153, 211), de l'arbre à pain, mutant du rima, de l'ananas, du wampi et de nombreux kakis.

En fait, la parthénocarpie se rencontre également dans le cas de fleurs pourvues d'ovaires parfaitement fécondables, mais qui ne l'ont pas été quelle qu'en soit la cause. C'est le cas ordinaire chez les figuiers de notre pays dont on a parlé ci-dessus.

Tout se passe dans l'aire actuelle des vrais figuiers, comme si les milieux défavorables à la fécondation de leurs fleurs longistylées par suite de l'absence ou de la rareté des caprifiguiers ou des blastophages, avaient favorisé le développement de la parthénocarpie de leurs réceptacles. La parthénocarpie des figues communes ne paraît pas ainsi avoir de liens avec une altération de la fertilité de leurs ovaires. On peut

dire seulement qu'elle vient se substituer à l'absence de fécondation ou en prend le relais.

SUR QUELQUES VARIATIONS DANS LES MANIFESTATIONS DE LA PARTHENOCARPIE

Si la parthénocarpie a le plus souvent pour origine des désordres génétiques ou des déséquilibres hormonaux, ses manifestations se trouvent fréquemment influencées par des actions du milieu extérieur.

En voici quelques exemples : la proportion de carpelles séminifères des poires Williams, Curé, Passe-Crassane, varie fréquemment selon les lieux et les années. L'hybride de vigne S. 11803 présente certaines années un pollen aggloméré et très peu fécond.

Le pollen de diverses variétés de vignes productrices de raisins de table a le même défaut lorsqu'elles vivent en serre.

Dans le groupe de figuiers San Pedro on voit chaque année naître de nouvelles figues à l'aisselle des feuilles successives des jeunes rameaux. La plupart se développent sans interruption jusqu'à leur floraison femelle, puis avortent si elles ne sont pas fécondées, les autres deviennent latentes lorsqu'elles atteignent le volume d'un grain de poivre. Elles reprennent seulement leur développement au printemps de l'année suivante, pour mûrir au début de l'été, sans avoir alors besoin de fécondation. Ces figues sont appelées figues-fleurs. Ainsi les figuiers San Pedro donnent naissance à partir des noeuds d'un même rameau à des figues d'automne qui ne sont pas parthénocarpiques et à des figues fleurs qui le deviennent. En effet, au moment de leur floraison femelle, les réceptacles des caprifiguiers, appelés mammé, qui ont passé l'hiver, sont normalement dépourvus de pollen pour les féconder. On peut se demander ici quelle est la cause de l'accession de ces figues à la parthénocarpie. On peut penser qu'elle résulte, soit des froids de l'hiver, soit de leur levée de dormance printanière. En réalité, cette conception est difficile à défendre car les figuiers unifères ordinaires qui produisent sans fécondation des figues d'automne, portent, eux aussi, quelques promesses latentes de figues fleurs, qui toutes avortent au printemps suivant, après une reprise de développement de quelques semaines. Tout se passe pour ces réceptacles, comme si l'hiver avait fait perdre leur parthénocarpie, ou tout au moins l'avait empêché de s'exprimer, peut-être à la suite d'une alimentation insuffisante au début du printemps.

SUR LES «DEGRES» DES MANIFESTATIONS DE LA PARTHENOCARPIE

Si l'on considère qu'au départ des causes génétiques ou accidentelles, par la voie de déséquilibres hormonaux, sont

à l'origine de la plupart des cas de parthénocarpie, on est tenté de faire une nette distinction entre espèce à fruits parthénocarpiques et non parthénocarpiques. En réalité, cette distinction est souvent discutable, attendu que les fruits d'un même arbre se montrent fréquemment plus ou moins parthénocarpiques selon les années et les milieux (cas de certains figuiers). On arrive alors à se demander si ceux qualifiés de non-parthénocarpiques le sont fondamentalement ou s'ils présentent un degré de parthénocarpie insuffisant pour que celle-ci puisse s'exprimer, c'est-à-dire manifester ses effets.

Cette manifestation pourrait être comparée au débordement d'un verre ou d'une éponge remplis d'eau. Si, au départ, ce verre ou cette éponge sont pleins d'eau, il suffira d'ajouter une goutte pour avoir un débordement. Si au contraire, ce verre n'est pas plein et cette éponge non saturée, il faudra apporter plus ou moins d'eau pour avoir débordement.

Si nous avons pris l'éponge en exemple, c'est pour évoquer l'idée, qu'en fonction de sa texture, sa capacité et sa durée d'absorption pourront varier. Ainsi en est-il dans la nature pour la faculté d'alimentation de certains organes.

Il convient ici de penser que l'accession d'une jeune fleur à la fertilité, c'est-à-dire à sa possibilité de reproduire des fruits fécondés et bien développés, comporte du seul point de vue trophique au moins les mêmes préalables que pour des fruits parthénocarpiques. En voici deux exemples :

Au printemps, les jeunes pousses de la vigne portent des grappes florales d'aspect aranéen, sans boutons floraux bien distincts. Ces grappes, qui témoignent alors d'une gestation complète au sein des bourgeons d'hiver, avortent le plus souvent, ou dans des cas moins graves, «filent» c'est-à-dire perdent leurs jeunes fleurs et dégénèrent en vrilles.

De tels accidents, ou encore ceux qui résultent de compétitions entre les méristèmes terminaux en croissance très rapide et ces grappes florales, peuvent être évités ou tout au moins réduits par pincement de ces extrémités que les vigneron qualifient parfois de «parasites». Dans tous les cas, ces pincements auront des effets d'autant plus nets, qu'ils seront effectués plus tôt, de manière à assurer une meilleure alimentation et la «tenue» des jeunes fleurs jusqu'à l'anthèse.

Dans le cas d'accession à un développement parthénocarpique, il convient de considérer ce qui a lieu chez les figuiers bifères. Au printemps, dès l'éveil de la végétation, les réceptacles latents qui constituent des promesses de figues fleurs reprennent leur développement. Un mois, à un mois et demi, plus tard, un nombre variable, mais presque toujours la majorité de ces jeunes figues, avortent bien avant leur floraison femelle et l'époque où les nouvelles feuilles deviennent bien vertes, les autres poursuivent leur dévelop-

pement jusqu'à la maturité. Ce développement est toujours parthénocarpique. En effet, nous avons déjà dit qu'au moment de la floraison femelle des figues-fleurs, celles-ci ne peuvent être fécondées faute de pollen dans les mammés des caprifiguiers.

Pour réduire le nombre de ces avortements, les horticulteurs d'Argenteuil ont, il y a trois siècles, retrouvé la pratique des vigneron des vignes coulardes.

Ils pinçaient uniquement le bourgeon terminal des rameaux porteurs des ébauches de ces réceptacles au moment ou, en mars, ils les découvraient de la terre ou de la tourbe qui les protégeait des froids de l'hiver.

Les exemples de ces vignes et de ces figuiers montrent qu'une bonne alimentation des inflorescences, à condition d'être fournie longtemps, ou tout au moins suffisamment tôt avant la floraison, est capable de réduire les avortements préfloraux et de permettre le développement de fleurs, dont les fruits seront ou non parthénocarpiques.

Faisant ici toujours abstraction de l'action de substances de croissance exogènes sur la fécondation ou sur le développement parthénocarpique de divers fruits, il est bon de ne pas perdre de vue certaines données connues de longue date et fort justement rappelées par de WILDEMAN (25, p. 937, 945, 947 et 1155). Traitant des pommiers, il dit que leur perfectionnement au sens utilitaire s'accompagne d'une forte réduction du nombre de leurs semences et ainsi d'une moindre possibilité de reproduction. Leurs plus gros fruits, dit-il, sont à graines relativement rares, si bien qu'on en arrive à imaginer la possibilité d'une opposition entre l'accroissement de la pulpe et la formation de graines.

Il est permis de s'étonner de cette conception qu'il ne saurait être question de généraliser dans les circonstances ordinaires. Il faut tout de même rappeler qu'au sein des pommes partiellement parthénocarpiques, le développement des loges séminifères se trouve avantage. En réalité, si les plus grosses pommes ou les plus grosses poires sont pauvres ou dépourvues de graines, c'est à la faveur d'une suralimentation de leurs fleurs ; cette suralimentation préflorale est en effet capable de favoriser et même d'induire la parthénocarpie, probablement de manière indirecte, en entravant la possibilité de fécondation ou les processus d'abscission. Ceci se produit surtout lorsqu'un arbre jeune et vigoureux ne porte qu'un très petit nombre de fruits.

Opérant sur un caprifiguiers, nous avons, par un pincement très précoce, hâté le développement et suralimenté quelques réceptacles de seconde génération appelés mammi. Ces réceptacles non pollinisés et protégés contre les pontes du blastophage, se développaient complètement et devenaient bien sucrés comme ceux obtenus par NEEMAN et GALIL après fécondation artificielle (5). Normalement ils tombent à l'issue de leur floraison femelle, ce qui prouve

leur absence de parthénocarpie.

SUR LA PLACE PRISE PAR LA PARTHENOCARPIE AU SEIN DES FRUITS PLURICARPELLES

Il existe des espèces dont les fleurs annoncent le développement de fruits pluricarpellés, mais qui, pour des raisons génétiques, ne développent jamais qu'un seul carpelle. Chez les monocotylédones, c'est le cas du cocotier et du dattier. Chez les dicotylédones c'est celui de plusieurs sapindacées fruitières appartenant aux genres *Nephelium* (litchi, longani, ramboutan) et *Melicocca* (pomme kénette). Chez ces espèces, un seul des trois carpelles initiaux se développe, les deux autres avortent régulièrement peu après la floraison, et on n'en trouve que des cicatrices ou des restes momifiés (litchis).

Si la parthénocarpie peut exceptionnellement se manifester chez ces espèces, c'est seulement au sein de l'unique carpelle qu'elles conservent. On trouve ainsi occasionnellement certains litchis dont la graine avorte et se trouve réduite à son tégument.

Au sein des fruits pluricarpellés, chez lesquels la parthénocarpie peut se manifester, trois possibilités peuvent se présenter : ou bien tous leurs carpelles renferment des graines, ou bien quelques-uns seulement, ou bien tous en sont dépourvus. Ceci s'observe fréquemment chez certaines variétés de poires, pommes, kakis, clémentines, caramboles, wampis. La seconde possibilité constitue une anomalie, puisque certains carpelles non séminifères sont capables de se développer. Il existe ainsi, au sein de ces poires, pommes, kakis, clémentines, jamroses, etc., coexistence de deux processus de développement qui aboutissent le plus souvent à des modalités de maturation peu différenciables à nos yeux.

On peut dès lors s'interroger sur la nature de cette coexistence et se demander si ce *modus vivendi* est toujours pacifique ou s'il ne comporterait pas parfois une certaine compétition.

A l'appui de cette conception, on ne saurait oublier que la parthénocarpie constitue une forme de dégénérescence des individus, puisqu'elle affecte leur faculté de régénération sexuelle et dans certains cas peut annoncer leur extinction.

Dans ces conditions, les déséquilibres hormonaux qui caractérisent ordinairement la parthénocarpie ne pourraient-ils pas, tels une maladie et l'humidité dans un mur, s'accroître et progresser au sein de certains arbres au point d'inhiber leur aptitude à la fécondation, en laissant seulement subsister ses effets sur le développement des tissus extérieurs aux jeunes graines.

On en arrive à cette idée, si on considère en particulier les poires de variétés telles que Williams, Passe-crassane,

Curé, qui sont assez souvent entièrement parthénocarpiques. Nous avons dû une fois ouvrir trente poires Curé pour trouver trois pépins ! L'arbre qui les avait produites se trouvait pourtant entouré d'un certain nombre de variétés pollinisatrices.

De WILDEMAN qui s'est longtemps intéressé aux problèmes posés par la stérilité, le vieillissement et la disparition des espèces végétales (25, p. 941) rapporte, d'après M. KRANS (*Journ. of Heredity*, vol. VI, n° 12, p. 549) que la poire Winter Nelis est séminifère lorsqu'elle est pollinisée par un pollen étranger, qu'elle est parthénocarpique par autopollinisation et que ses fruits avortent s'ils ne sont pas pollinisés. Il serait intéressant de savoir, dans ce dernier cas, quel serait le comportement des poires, telles que Passe-crassane ou Williams.

LA PARTHENOCARPIE POURRAIT-ELLE DANS CERTAINS CAS FAVORISER LE DRAGEONNEMENT ?

On sait que d'assez nombreux arbres peuvent donner naissance à des drageons à partir de racines superficielles et que ces drageons sont surtout nombreux lorsque ces arbres vivent dans des conditions difficiles. C'est le cas le plus souvent dans des sols peu profonds, pierreux, où les racines ont du mal à pénétrer en profondeur. Citons ici le robinier, le vernis du Japon ou ailanthe, le merisier et divers pruniers. Dans d'autres cas, l'absence de pollinisation paraît être en cause, c'est le cas par exemple de pieds femelles de *Diospyros lotus*, de *Gymnocladus canadensis*, surtout s'il s'agit d'individus adultes ou dépérissants, comme chez le peuplier blanc.

Dans ces conditions, il est permis de se demander si la parthénocarpie naturelle ou accidentelle ne pourrait pas elle aussi favoriser ce mode auxiliaire de multiplication végétative. En dehors du cas de *Diospyros lotus* qui produit parfois quelques fruits parthénocarpiques, le seul exemple que je puisse donner m'a été fourni par M. Emile HIBON, ancien directeur du Jardin botanique colonial de Saint-Denis de la Réunion. Selon lui, le rima ancêtre séminifère de l'arbre à pain ne produirait pas de drageons, contrairement à ce dernier, que l'on multiplie normalement par ce moyen.

RESUME ET CONCLUSIONS

La parthénocarpie est tout d'abord envisagée dans ses liens avec les autres processus de dégénérescence de la sexualité : parthénogenèse, apogamie, polyembryonnie, viviparité, dont elle doit être considérée comme le terme ultime, puisqu'elle ne comporte aucune possibilité de régénération pour les individus affectés.

Après un rappel des données relatives aux facteurs exogènes et endogènes de la parthénocarpie, les types de fruits et infrutescences chez lesquels elle se rencontre le plus fréquemment se trouvent passés en revue. La parthénocarpie se montre surtout fréquente chez les fruits pluricarpellés, qu'elle affecte tous leurs carpelles ou seulement quelques-uns. Elle a le pouvoir, comme la fécondation, d'assurer la tenue des jeunes fruits qui, malgré l'absence de graines, auront un développement apparemment normal. En effet, à maturité, leur richesse en amidon ou en sucres ne présentent pas de variations significatives par rapport à des fruits fécondés. Des retards de maturation peuvent cependant s'observer en particulier dans le cas de carpelles non séminifères de fruits pluricarpellés.

Il arrive que dans des fruits unis ou pluricarpellés on trouve des téguments vides de graines. Dans ce cas, ces fruits, ou seulement certains de leurs carpelles, qui présentent cette particularité, se développent comme s'il y avait eu fécondation ; ce développement suggère ainsi l'émission par ces téguments de substances de croissances analogues à celles qui proviennent normalement des jeunes graines.

Dans les conditions de la nature, la parthénocarpie peut se manifester sur des fruits dont les fleurs sont aussi bien stériles (bananes, fruits à pain) que fécondables, c'est ainsi que, chez les figues communes non pollinisées, elle prend le relais de la fécondation en empêchant leur abscission, et en permettant leur développement jusqu'à maturité.

La parthénocarpie a une première action certaine qui est d'empêcher l'abscission de jeunes fruits non fécondés. En ce qui concerne leur développement ultérieur, qui se réalise malgré l'absence de graines, on peut se demander s'il découle de la première action ou s'il se trouve animé par une action distincte de la première. Il ne faut pas oublier que la parthénocarpie peut relever de causes endogènes ou exogènes et que ses manifestations peuvent varier selon les milieux et les climats. C'est ainsi qu'un même arbre, selon les époques de l'année, peut produire des fruits parthénocarpiques et d'autres non parthénocarpiques, ce qui est le cas des figues du groupe San Pedro et des grapefruits siamois.

L'accession à la parthénocarpie et les degrés que présentent ses manifestations sont l'objet de développements particuliers, illustrés d'exemples pris chez un certain nombre

d'espèces fruitières de pays tempérés ou tropicaux.

Evoquant les travaux des physiologistes qui cherchent à induire la parthénocarpie à l'aide de substances de croissance, l'auteur attire l'attention sur les faits suivants. L'application tardive de certaines de ces substances, effectuée à la veille de l'anthèse est capable certes, de provoquer une parthénocarpie se substituant à une fécondation en simulant ses effets (cas des figues de Smyrne), mais on ne doit pas oublier que la suralimentation de très jeunes fleurs débutant longtemps avant l'anthèse, qu'elle résulte de pratiques horticoles ou de l'application de substances de croissance, est susceptible d'instaurer la parthénocarpie en inhibant ou altérant leur possibilité de fécondation. Dans la circonstance, elle n'a aucune relation avec la régression ou l'infécondité du pollen. L'auteur a pu ainsi, par des pincements très précoces de jeunes pousses, éviter l'abscission et obtenir le développement de sucres dans des réceptacles de caprifugières non parthénocarpiques dont les ébauches se trouvaient dans les bourgeons d'hiver, ceci en l'absence de blastophage et de toute pollinisation.

La production de fruits sans graines, qu'elle ait pour origines des causes naturelles, ou qu'elle soit chimiquement induite, est intéressante lorsqu'elle a pour effet soit :

- a) d'accroître leur partie comestible (poires, kakis, clémentines, concombres)
- b) de suppléer une fécondation se réalisant mal ou insuffisamment dans la nature ; (cas des figues du groupe Smyrne en Turquie, Grèce, Kabylie, etc)
- c) d'empêcher le développement de graines comestibles mais peu appréciées de certains consommateurs (cas aux USA des figues de Smyrne caprifigières).

Il est clair que la parthénocarpie n'a aucune utilité dans le cas d'espèces dont les graines se trouvent au sein d'un endocarpe ligneux inconsommable (cerises, prunes, pêches, olives). La résorption naturelle de l'endocarpe que l'on constate chez quelques variétés d'amandiers (amande princesse, amandes parcheminées d'Algarve) ou de noyers (noix gourlande du Puy de Dôme, noix sans coque encore appelée noix à mésange ou noix à pie) relève de particularités génétiques qui n'ont en principe aucune relation avec les causes de la parthénocarpie.

BIBLIOGRAPHIE

1. BLARINGHEM (L.).
La parthénogenèse des plantes supérieures.
Bull. scientifique de la France et de la Belgique, XLIII, p. 113-169, 1909.
2. BOIS (D.)
Dattier mâle fructifère et dattes sans noyau.
Rev. hortic., 1910, 82e an. nov. ser. X, p. 568, 1910.
3. CASSAGNES (P.).
Contribution à l'étude de la fructification et de ses répercussions biochimiques chez le pommier.
Thèse Sciences, Toulouse 1974.
4. CONDIT (I.J.).
The fig.
Chrónica botánica, 220 p., 1947.

5. ERNST (A.).
Bastardierung als Ursache der apogamie in pflanzenreich.
Iéna, 1918.
6. EVREINOFF (V.A.).
A propos de la chute des fruits.
Revue de Botanique appliquée, XVII, n° 192-193, p. 664,
août-septembre 1937.
7. GAERTNER (J.).
De fructibus et seminibus plantarum.
vol. 2, ed. 1791.
8. GILL (G.F.), GRIGGS (W.H.) et MARTIN (G.C.).
Gibberellin induced parthenocarpy in «Winter Nelis» pear.
Hort. Sc., 7, p. 559-561, 1972.
9. GUSTAFSON (F.G.).
The cause of natural parthenocarpy.
Amer. Journ. Bot., 26, p. 135-138, 1939.
10. GUSTAFSON (F.G.).
Parthenocarpy natural and artificial.
Bot. Rev., 8, p. 599-654, 1942.
11. JONES (D.I.).
Journ. of Heredity, XVIII, p. 364, 1927.
12. MASSART (J.).
Elements de biologie générale et de botanique.
Paris, vol. 1, p. 164 et vol. 2, p. 178-180, 1920.
13. MESSERI (A.).
Osservazioni morfologiche sulle olive passerine nuovo.
Giorn. Bot. Ital., 54, p. 374-375, 1947.
14. MOQUIN TANDON (A.).
Eléments de tératologie végétale ou histoire abrégée des anomalies
de l'organisation dans les végétaux.
Paris, Loss 1841, 8, XII, 403 p.
15. NEEMAN (G.) et GALIL (J.).
Seed set in the male *Syconia* of the common fig, *Ficus carica*
(caprificus).
New Physiol., sep. 1978.
16. NITSCH (J.P.).
Auxines et croissance des fruits.
Se Congrès internat. Bota. I, Sect. II, p. 1-367, 1954.
17. PECH (J.C.) et FALLOT (J.).
Répartition des pépins et maturation de la pomme Golden delicious.
Fruits, dec. 1968, vol. 23, n° 11.
18. POLI (M.).
Particularités du développement des fruits parthénocarpiques.
La Pomologie française, t. XIX, n° 7-8-9, juil.-Août-Sept. 1977,
p. 105-113.
19. SCHNARF (K.).
Embryologie der Angiospermen - Handbuch der Pflanzen anatomie
herausg v.k. Linsbauer, II, Abs. 2 Theil. Bd X, Berlin 1929
(Répertoire de cas de parthénogenèse chez les angiospermes).
20. STOREY (W.B.).
Figs.
Advance in fruit breeding. J. Janick and J.N. Moore F. DS-EAGR
vol. 38, n° 12, p. 568-589, 1975.
21. STOUT (A.B.).
The flower mechanism of avocados with reference to pollination
and the production of fruits.
Journ. of N. Y. Bot Gard XXV, 1922.
22. STOUT (A.B.).
The development of seedless fruits by breeding.
Journ. New York, Bot. Garden XXX, p. 270, 1929.
23. VANDEL (A.).
La parthénogenèse.
Doin Edit. Paris. Encyclop. scientifique, chap. X, p. 259.
24. VAZART (B.).
La parthénocarpie.
Bull. Soc. Bot. de France, vol. 102, p. 406-443, 1955.
25. WILDEMAN de (E.).
Stérilité ou vieillissement et disparition des espèces végétales.
Mémoires Acad. Roy. de Belgique, classe des Sciences, tome XXII
A et B, 2 volumes, 1402 p., 1948.
26. WINKLER (H.).
Ueber parthenogenesis und apogamie in pflanzenreich .
Progr. rei botanicae II, 1908.
27. WINKLER (H.).
Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis in Pflanzen un
Tierreiche.
Iéna, 1920.
28. YASUDA (S.).
Parthenocarpy induced by simulation of pollination ind ... higher
plants.
Mem. of the Fac. of Sci. and Agric., Tacholu. Imp. Univ. Japan,
XXVII, 1, 1940.

