

## Edification de l'akène et de la graine du tournesol (*Helianthus annuus*)

C. PERCIE DU SERT et G. DURRIEU\*

Laboratoire botanique et forestier (U.A. CNRS 700)  
Université Paul Sabatier

39, allées J. Guesdes - 31062 Toulouse

### RESUME

Les auteurs font un rappel sur la reproduction des angiospermes en décrivant l'appareil reproducteur femelle, les phénomènes de la fécondation et le développement du fruit et de la graine.

Ils s'intéressent au cas du tournesol pour lequel ils réalisent une description précise, photos à l'appui, des principales étapes de différenciation de l'ovaire et de l'ovule puis, à la suite de la fécondation, du développement de l'embryon et de la graine et de la formation de la paroi de l'akène.

L'ovule est du type unitégumenté et tenuinucellé. Malgré sa taille très réduite, ce nucelle, par sa différenciation en tapis tégumentaire, semble jouer un rôle capital dans la nutrition du jeune embryon.

Au cours de la transformation de la paroi de l'ovaire en péricarpe de l'akène on note la différenciation de massifs de tissus sclérifiés et celle d'un cambium qui, par son fonctionnement plus ou moins long, peut modifier l'épaisseur de ce péricarpe.

à retenir les grains de pollen. Ce tissu papilleux se poursuit par un tissu de transmission jusque dans la cavité ovarienne, il permet la pénétration des tubes polliniques.

Dans le cas le plus fréquent, un ovule d'angiosperme (figure 1B) est en disposition anatrophe, c'est-à-dire renversé. L'ouverture des téguments (le micropyle) est placée près du point d'insertion (hile). La partie interne (le nucelle) est entourée de deux téguments qui fusionnent avec le nucelle dans la partie basale: la chalaze. C'est à l'intérieur du nucelle, vers le micropyle, qu'une cellule mère des mégaspores subit une division méiotique d'où résultent quatre mégaspores haploïdes. Une ou plusieurs de ces mégaspores contribuent à l'édification du sac embryonnaire (figure 1C) qui contient typiquement huit cellules à noyau haploïde: les deux synergides et les trois antipodes aux extrémités opposées, le gamète femelle ou oosphère et les deux noyaux polaires.

### I - GENERALITES SUR LA REPRODUCTION DES ANGIOSPERMES

#### 1) L'appareil reproducteur femelle des angiospermes

C'est la pollinisation de la fleur qui conduit à la formation de la graine, à partir de l'ovule fécondé, et à la transformation du pistil en fruit.

Le pistil (figure 1A) se compose d'un ou de plusieurs carpelles. La partie inférieure du carpelle, renflée, constitue l'ovaire qui dans sa cavité renferme un ou plusieurs ovules, rattachés à un support vascularisé: le placenta. Le carpelle se prolonge par un style plus ou moins allongé couronné par le stigmate, surface papilleuse destinée

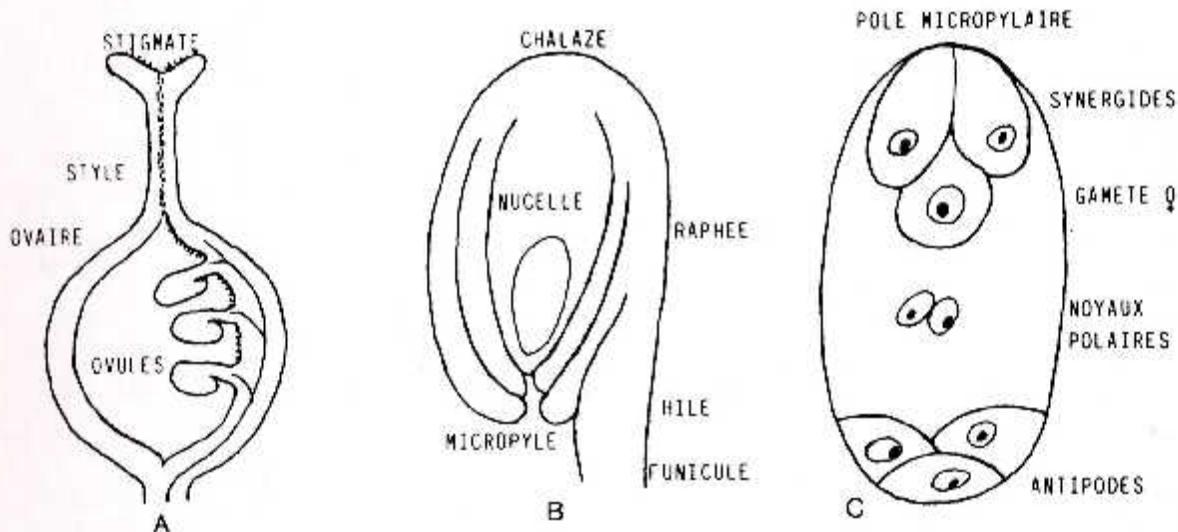
#### 2) Fécondation

Les grains de pollen qui arrivent sur le stigmate germent en donnant le tube pollinique qui s'allonge considérablement pour atteindre la cavité ovarienne. En plus d'un noyau végétatif il contient deux noyaux sexuels, les anthérozoïdes. Il pénètre dans l'ovule par le micropyle et de là dans le sac embryonnaire où il s'ouvre pour libérer les deux anthérozoïdes. L'un d'eux féconde l'oosphère, donnant l'œuf embryon diploïde, à l'origine de la future plante. Le second s'unit aux deux noyaux polaires pour constituer l'œuf albumen, triplôïde, à l'origine du tissu de réserves de la graine.

\* Avec la collaboration technique de Madame D. Dejean.

Figure 1: Schémas théoriques de l'appareil reproducteur femelle d'une angiosperme.  
 A: coupe longitudinale d'un pistil - B: coupe d'un ovule anatrope, crassinucellé à deux téguments  
 C: sac embryonnaire à 8 noyaux

Fig.1: Theoretic schemes of the female reproduction apparatus of an Angiosperma.  
 A: longitudinal section of a pistil - B: section of an anatropous ovule with a thick nucellus and two teguments  
 C: embryo-sac with 8 nuclei



### 3) Développement du fruit et de la graine

La fécondation déclenche toute une série de transformations tant au niveau de l'ovule qu'à celui de l'ovaire.

Les parois de ce dernier augmentent de taille, se modifient considérablement, peuvent devenir charnues, ou au contraire très dures, pour aboutir au fruit ou péricarpe. On distingue généralement un péricarpe, enveloppe externe, un mésocarpe, la "chair" du fruit, mais qui peut être sec, et enfin un endocarpe qui limite la cavité interne où se trouvent les (ou la) graines.

Dans l'ovule, l'œuf embryon donne d'abord une petite masse cellulaire qui se différenciera progressivement en une plantule modèle réduit dans lequel on trouve l'ébauche de la racine principale (radicule), puis un axe très court l'hypocotyle qui porte deux feuilles primordiales, les cotylédons entre lesquels est nichée la gemmule, ébauche de l'axe aérien.

Le devenir de l'œuf albumen est beaucoup moins glorieux. Son rôle, très important cependant, est de constituer un tissu où s'accumulent les réserves nutritives qui permettront à la plantule d'assurer les premières phases de son développement au moment de la germination. Dans beaucoup de graines l'existence de ce tissu est transitoire, car les réserves sont stockées dans les cotylédons qui deviennent alors très renflés, ce sont les graines dites sans albumen.

## II - LE CAS DU TOURNESOL

Par rapport à ce schéma de base, on observe à travers l'ensemble des angiospermes un grand nombre de variations qui affectent plus ou moins profondément les organes que nous venons d'examiner et leurs transformations. Ainsi en est-il du tournesol.

Les fleurs de tournesol, comme chez toutes les plantes de la famille des composées (ou astéracées), sont réunies en grand nombre sur un capitule. Seules les fleurs centrales, à corolle tubulée, sont fertiles et donneront un fruit. Ce fruit est un akène, c'est-à-dire qu'il est sec, indéhiscent et ne contient qu'une seule graine. Donc ce qui est habituellement appelé "graine" de tournesol est en réalité le fruit, dont la "coque" est le péricarpe et l'amande la graine.

L'akène du tournesol dérive d'un ovaire infère. En effet toutes les autres pièces florales sont disposées à son sommet; il est constitué de deux carpelles soudés bord à bord, avec une cavité unique ne contenant qu'un seul ovule. Les deux stigmates recourbés que l'on observe à la floraison sont le témoignage externe de ce pistil bicarpellé.

Examinons de façon détaillée la différenciation de ces structures et leur évolution au cours de la floraison et de la maturation.



Photo 1

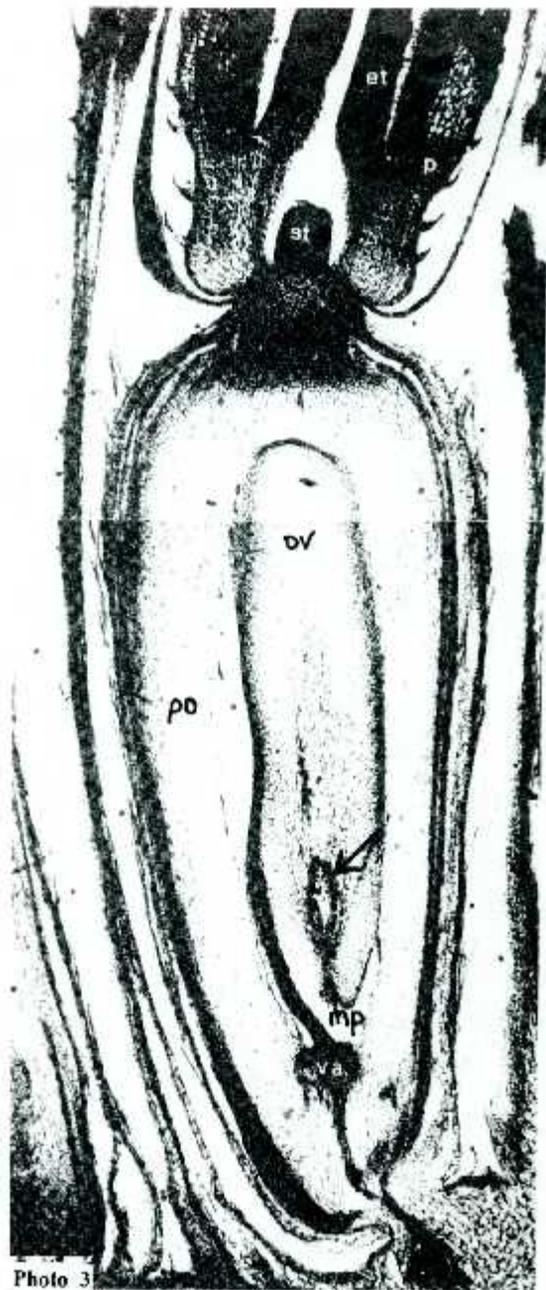


Photo 3

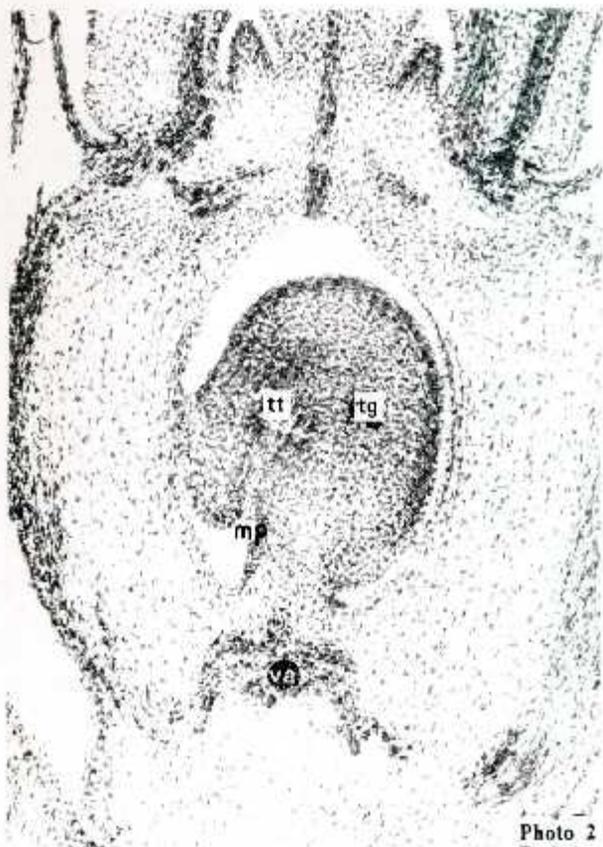


Photo 2



Photo 4

## 1) L'ovaire

Sur des coupes réalisées dans des capitules où les boutons floraux commencent à se différencier (photo 1) l'ovaire apparaît comme une masse globuleuse creusée d'une cavité à la base de laquelle apparaît une excroissance recourbée: l'ovule au début de sa différenciation. La cavité ovarienne se prolonge vers le haut en direction du style par un canal qui se rétrécit, et sera comblé par le tissu papilleux (photo 2). La différenciation des autres pièces florales est déjà très avancée. Sur cette même photo 1, on reconnaît la base du style, flanquée de deux nectaires, les pétales sur lesquels sont soudés les étamines dont les filets ne s'allongeront qu'à l'épanouissement de la fleur, et tout à fait à l'extérieur les écailles du pappus, calice réduit. Mais ensuite la croissance de l'ovaire

s'accélère (photos 2 et 3). Sa forme sphérique devient ovoïde, terminée au sommet par une excroissance qui porte le reste des pièces florales. Après leur chute, il subsistera une cicatrice circulaire bien visible à l'extrémité de l'akène mûr.

La paroi devient proportionnellement plus mince, la cavité s'agrandit considérablement. On observe simultanément une certaine différenciation des tissus. Ils sont encore essentiellement parenchymateux mais l'épiderme porte des soies clairsemées et un système vasculaire s'est structuré à partir du faisceau libéro-ligneux du réceptacle. Une première ramification se produit dès l'entrée dans l'ovule: à partir du tronc central six faisceaux se dirigent vers la partie supérieure par les couches superficielles de la paroi et de là elles irriguent le reste de la fleur. Le tronc central se subdivise à nouveau au niveau du hile, un faisceau continue dans le funicule vers l'ovule, tandis que les branches latérales se recourbent, en dessinant une figure en "palmier" et restent immergées dans le parenchyme de la paroi ovulaire.

### Légendes photos

Photo 1: Coupe longitudinale d'un jeune bouton floral à un stade précoce du développement.

po: parois de l'ovaire; ov: ovule; st: style; n: nectaire;  
p: pétale; et: étamine; ec: écaille du pappus.

Longitudinal section of a floral bud at an early development-stage.

po: ovary-wall; ov: ovule; st: style; n: nectary;  
p: petal; et: stamen; ec: pappus-scale.

Photo 2: Bouton floral à un stade plus avancé que dans la photo 1. On distingue dans l'ovule déjà plus développé le tégument unique (tg) qui constitue l'essentiel de sa masse, le micropyle (mp), le tapis tégumentaire (tt) qui commence à se différencier autour du nucelle très réduit.  
va: tissu vasculaire.

Floral bud at a more advanced stage than previously. In the already more developed ovule, we can see the unique tegument (tg) which makes up most of its mass, the micropyle (mp), the tegument-structure (tt) which begins to differentiate around the reduced nucellus;  
va: vascular tissue.

Photo 3: Coupe longitudinale d'un bouton floral peu avant l'anthèse. Même légende que photos 1 et 2. La masse de l'ovule (tégumentaire) est constituée de trois zones distinctes: le tapis tégumentaire, sombre, (flèche) qui entoure le sac embryonnaire, un tissu peu dense, médian, une zone périphérique plus dense, parcourue en surface par les tissus vasculaires qui n'y pénètrent légèrement qu'à l'opposé du raphée (près de la flèche).

Longitudinal section of the floral bud just before anthesis. Same legend as for 1 and 2. The ovule mass is made up of three different zones: the tegument-structure, which is dark (arrow) and surrounds the embryo-sac, a not very thick tissue in the middle, and a more dense peripheral zone, which is covered on the surface by vascular tissues, penetrating only at the other end of the raphe (near the arrow).

Photo 4: Jeune ovule au même stade que la photo 1. Le nucelle (nu) est réduit à un petit massif cellulaire qui émerge partiellement du tégument (tg) au niveau du futur micropyle.

Young ovule at the same stage as in 1. The nucellus is reduced to a small cell-mass which comes partially out of the tegument (tg) on the level of the future micropyle.

## 2) L'ovule

Les photos 1, 2 et 3 permettent de suivre les phases de développement de l'ovule; il apparaît comme une excroissance des tissus de la base de la cavité ovarienne. Très rapidement cette ébauche se courbe (photo 1) pour se renverser complètement, suivant la position anatropique décrite dans l'introduction (photo 3). Mais cette disposition mise à part, l'ovule d'*Helianthus* présente plusieurs particularités par rapport au schéma général (photo 4):

- il ne possède qu'un seul tégument très épais;

- le nucelle est réduit à un petit massif cellulaire situé juste sous le micropyle.

L'ovule de tournesol est dit unitégumenté et tenuinucellé.

À la formation du sac embryonnaire ces quelques cellules du nucelle paraissent se désintégrer, leur contenu servant sans doute d'aliment pour le sac embryonnaire. Ce dernier a une structure tout à fait classique. Dans l'ovule pleinement développé, il se trouve immédiatement sous le micropyle directement entouré par le tégument ovulaire. Toutefois la couche interne de celui-ci a subi une différenciation particulière. Le contenu cellulaire apparaît densément coloré, indice d'une activité métabolique intense. On a donné à cette zone le nom de "tapis tégumentaire" (photo 5).

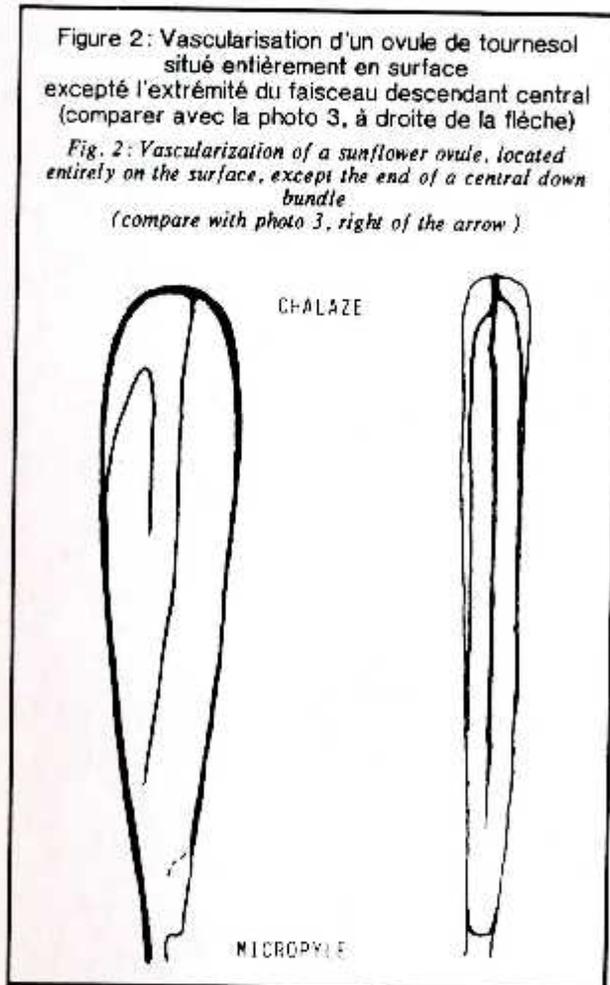
On observe en outre une zone médiane qui englobe partiellement le tapis et s'allonge vers le pôle chalazal constitué de grandes cellules allongées, fortement vacuolisées. Le reste du tégument est constitué de cellules plus petites, plus trapues, celles qui entourent le canal micropylaire ont un contenu

un contenu plus dense. Un faisceau vasculaire pénètre par le funicule à l'opposé du micropyle (figure 2) remonte suivant le raphée jusqu'à la chalaze où il se subdivise en trois, une branche en prolongement direct redescend par la carène opposée jusque dans la région du sac embryonnaire, tandis que les deux branches latérales, disposées sur les faces aplaties redescendent moins loin. Il existe aussi un diverticule réduit sur chaque face latérale se détachant du raphée.

Au moment de la floraison l'ovule remplit presque complètement la cavité ovarienne, il mesure le plus souvent de 0,7 à 0,9 mm de long et est aplati suivant le plan médian passant par le raphée.

Figure 2: Vascularisation d'un ovule de tournesol situé entièrement en surface excepté l'extrémité du faisceau descendant central (comparer avec la photo 3, à droite de la flèche)

Fig. 2: Vascularization of a sunflower ovule, located entirely on the surface, except the end of a central down bundle (compare with photo 3, right of the arrow)



### 3) Pollinisation, fécondation

Les grains de pollens apportés sur les stigmates en grande partie par les insectes (abeilles essentiellement), germent en donnant le tube pollinique. Le tube pollinique s'allonge entre les papilles stigmatiques, pénètre dans le style et, en suivant le tissu de transmission, arrive jusque dans la cavité ovarienne dont il suit la paroi jusque vers la base pour pénétrer dans l'ovule par le micropyle (porogamie) puis dans le sac embryonnaire, où suivant le processus classique chez les

angiospermes l'un des noyaux mâles fusionne avec l'oosphère donnant l'oeuf embryon diploïde; l'autre avec les deux noyaux polaires pour donner l'oeuf albumen triploïde.

### 4) Développement de l'embryon

Nous n'avons pas suivi les toutes premières phases du développement, elles ont été décrites par Newcomb (1973).

C'est le noyau de l'albumen qui entre le premier en activité, les trois premières divisions (stade 8 noyaux) se succèdent sans qu'il y ait formation de parois cellulaires. Ce n'est qu'après ce stade que l'albumen prend progressivement la structure cellulaire, tandis que le proembryon se différencie. A un stade un peu ultérieur, le proembryon se présente comme une masse cellulaire sphérique (photos 6 et 7), prolongée au pôle micropylaire par le suspenseur qui jouerait un rôle nutritionnel important (Newcomb, 1973; Johri, 1984). L'albumen représente à ce moment du développement une masse beaucoup plus importante. L'ensemble est toujours entouré par les tapis tégumentaires, il semble lui aussi avoir un rôle nutritif important en digérant les tissus du tégument qui l'avoisinent.

#### Légendes photos

Photo 5: Sac embryonnaire. Il est entouré d'une assise de cellules prismatiques: le tapis tégumentaire (tt). Il est partagé en deux entre un massif cellulaire antipodal, vers le haut et un deuxième ensemble qui contient synergides, noyaux polaires et oosphère, difficiles à distinguer en raison de la rétraction des cytoplasmes.  
mp: région micropylaire.

Embryo-sac. It is surrounded by a layer of prismatic cells: the tegument-structure (tt). It is divided into two, with an antipodal cell mass in the upper part, and a second unit with Synergidae, polar nuclei and oosphere, which are difficult to see because of cytoplasm-retraction.  
mp: micropylar zone.

Photos 6, 7 et 8: Stade pro-embryon. Le développement de l'oeuf embryon a donné une petite masse sphérique, le proembryon (pe), prolongé vers le micropyle par le suspenseur (su). L'albumen est beaucoup plus développé. Le tout est entouré par le tapis tégumentaire (tt) plus important au pôle chalazial. Son action digestive sur la paroi ovulaire est révélée par la désorganisation des tissus à son contact. Sur la photo 8 le pro-embryon a pris une forme de cœur indiquant le début de la différenciation des cotylédons (co).

Proembryo-stage. The development of the egg-embryo produced a small spherical mass, the proembryo (pe) lengthened by a suspensory (su) towards the micropyle. The albumen is much more developed. The whole set is surrounded by the tegument-structure (tt) which is more important on the chalaza-side. Its digestive action on the ovular wall is emphasized by the tissue-disorganization. On Photo 8, the proembryo is heart-shaped, which indicates the first phase of cotyledon-differentiation (co).

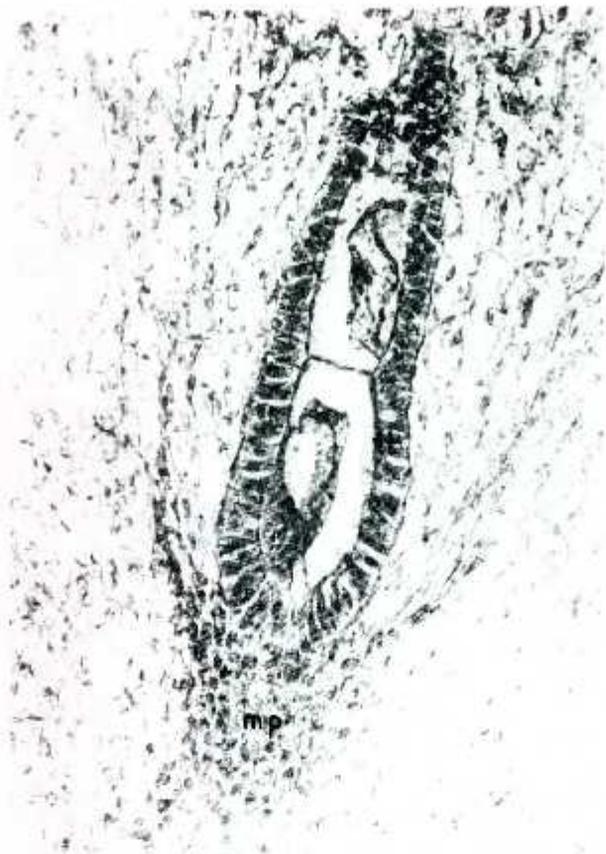


Photo 5

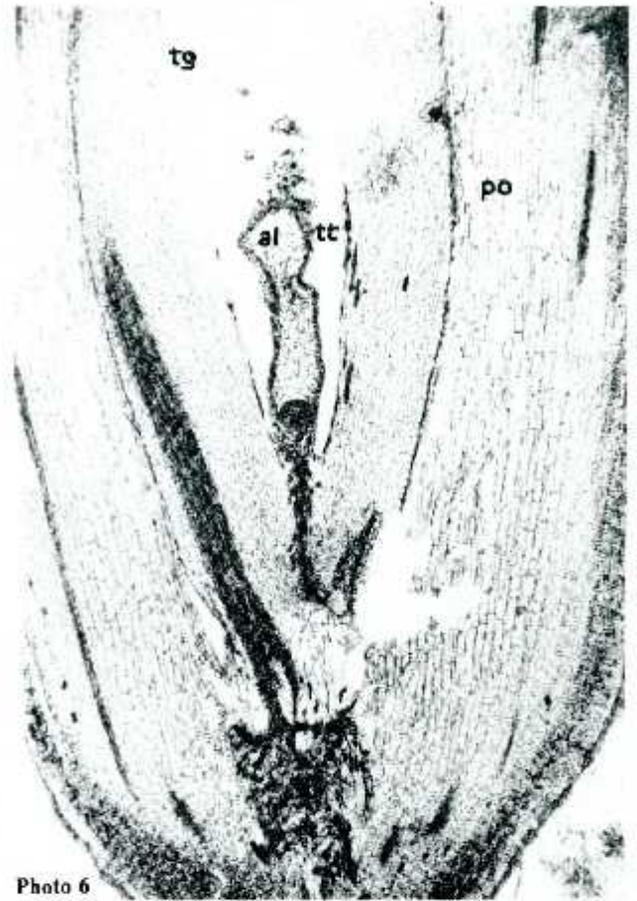


Photo 6



Photo 7

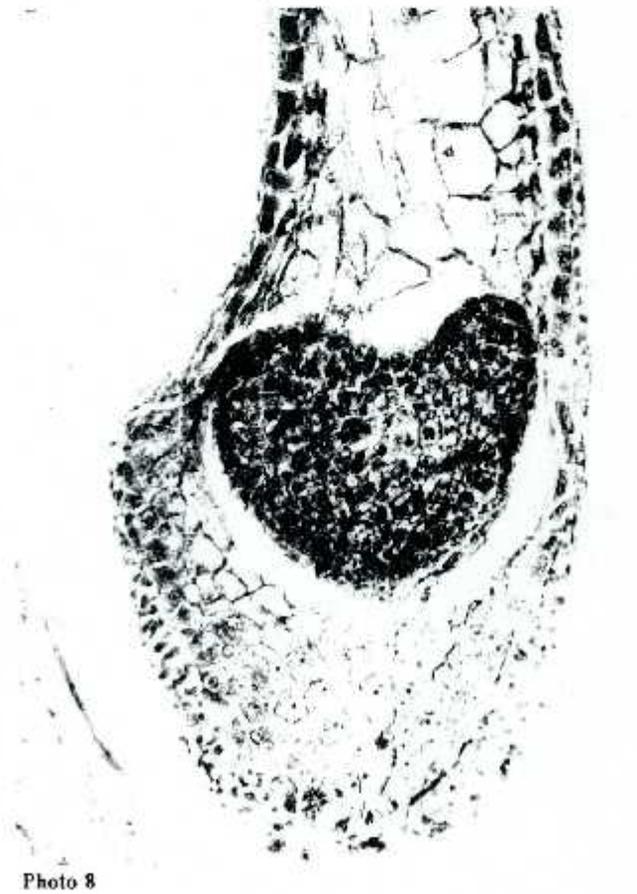


Photo 8

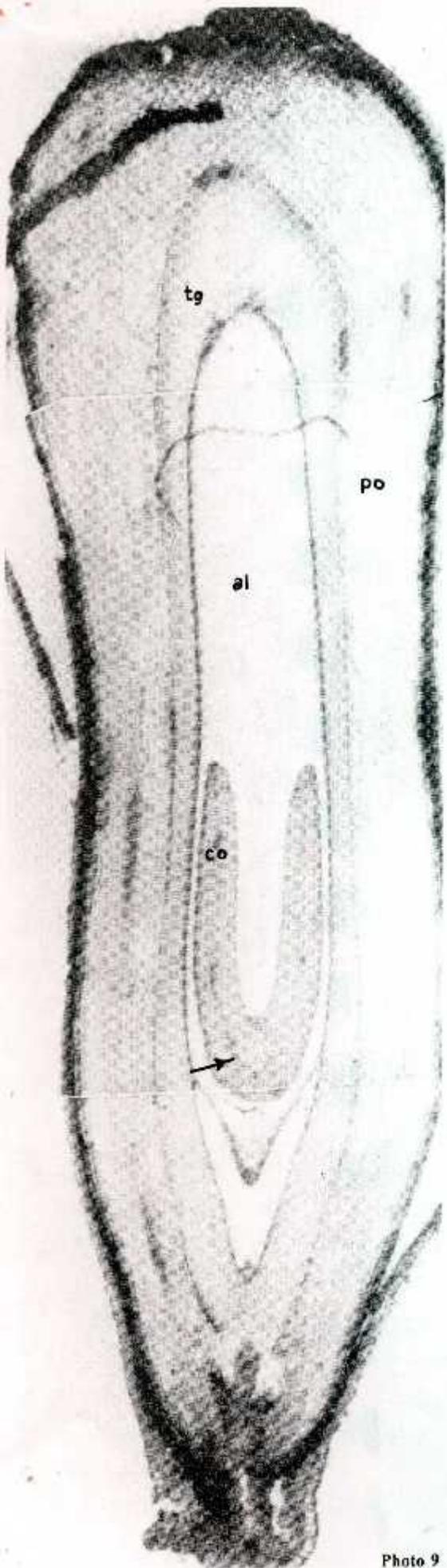


Photo 9

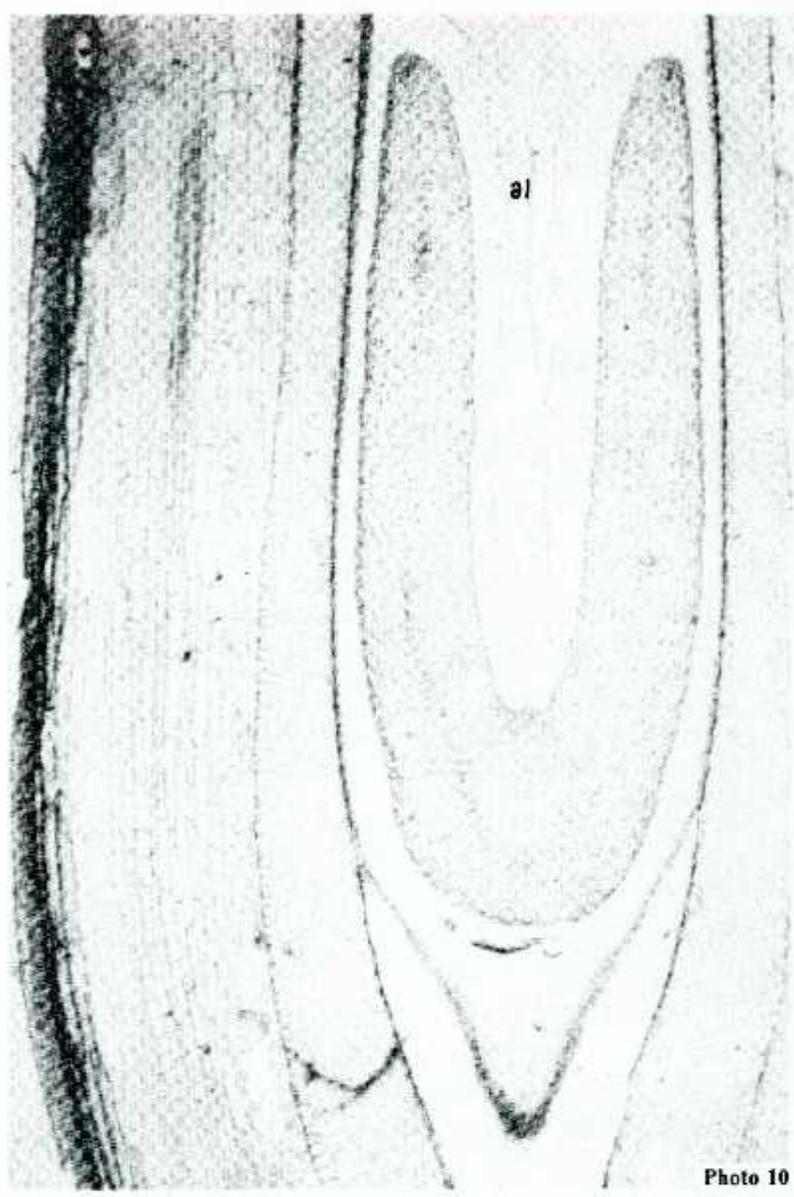


Photo 10

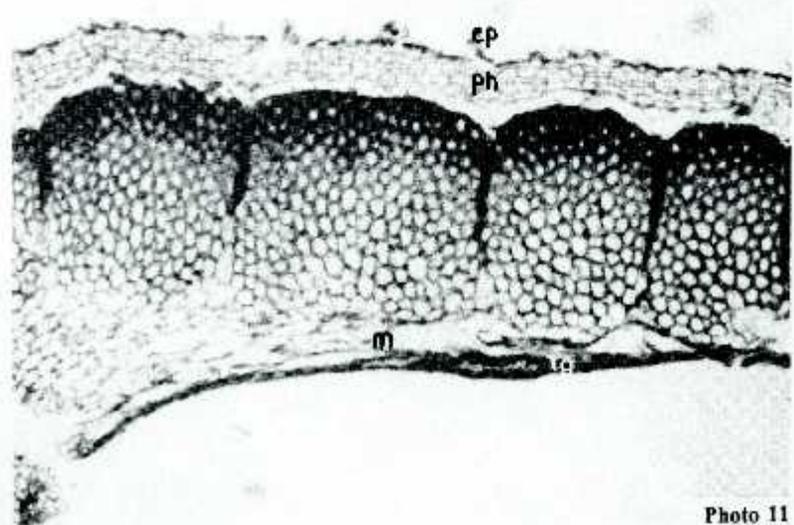


Photo 11

C'est à partir de ce stade proembryon globulaire que commence la différenciation d'un embryon véritable. Les divisions cellulaires se réalisent dans des directions privilégiées, l'embryon prend l'aspect cordi-forme (photo 8). Les élargissements correspondent aux ébauches des cotylédons, elles vont ensuite s'allonger considérablement pour donner à l'embryon une forme ailée à symétrie bilatérale (photos 9 et 10), tandis que le suspenseur disparaît. On note aussi une différenciation tissulaire :

- au niveau du point végétal, un méristème apical, ébauche de la future gemmule;
- vers le bas un méristème subapical, qui produira la radicule;
- le protoderme en surface;
- le procambium à l'origine des tissus vasculaires qui ébauche déjà la stèle de l'hypocotyle et de la tigelle et les traces cotylédonnaires.

A ce stade là, le développement de l'embryon se réalise au détriment de l'albumen, dont les cellules paraissent se vider de leur contenu et même disparaissent complètement au contact direct de l'embryon. Par contre l'activité lytique du tapis tégumentaire paraît s'être arrêtée, il constitue une ligne sombre bien définie au contact direct du reste du tégument de l'ovule qui comprend 7 ou 8 assises de cellules apparemment normales.

#### Légendes photos

Photos 9 et 10: Stade avancé de la différenciation de l'embryon. Les cotylédons (co) sont déjà bien développés. On distingue les ébauches vasculaires de l'embryon (flèche). L'albumen (al) est en voie de résorption. Le tégument de l'ovule (tg) est encore visible tandis que la paroi ovarienne a commencé à s'épaissir.

Advanced stage of embryo-differentiation. Cotyledons (co) are already well-developed. We can see the vascular embryonic anlage (arrow). The albumen is resorbing (al). The ovule-tegument (tg) is still very visible while the ovary-wall is thickening.

Photo 11: Coupe dans la paroi de l'akène. La paroi ovarienne s'est développée et différenciée, c'est le péricarpe de l'akène. On distingue: un épiderme (ep), une couche de tissus secondaires d'allure phellodermique (ph), une série de massifs cellulaires compacts entre des travées écrasées. A l'intérieur une zone de grandes cellules à paroi mince (m) à laquelle est accolé le tégument de la graine (ex-tégument de l'ovule, tg).

Section of the achene-wall. The ovary-wall is both developed and differentiated, that is the achene-pericarp. We distinguish an epidermis (ep), a layer of phellodermic-type secondary tissues (ph) and a series of dense cell masses. Inside, we can see a wall of great thin-walled cells (m), coupled to the seed-tegument (ex-ovule-tegument, tg).

## 5) La graine

Ensuite la croissance des cotylédons est très importante, ils se gorgent de réserves. Ainsi à maturité, l'embryon occupe tout l'espace disponible à l'intérieur du fruit. Le tégument fortement comprimé est réduit à une mince pellicule doublée d'une couche encore plus mince, reste du tapis tégumentaire, adhérent à la surface de l'embryon, et plus ou moins collée à la surface interne du péricarpe. On y reconnaît bien visible les traces vasculaires que l'on avait observées sur le jeune ovule. La masse essentielle est constituée par les deux cotylédons, vers l'extrémité micropylaire l'amincissement correspond à l'hypocotyle et à la radicule très courte.

Le procambium vasculaire s'est bien développé. Il constitue un anneau complet dans la radicule et l'hypocotyle où toutefois on repère six pôles pro-ligneux.

## 6) L'akène

Parallèlement aux transformations qui conduisent l'ovule à la graine, la paroi de l'ovaire subit elle aussi un certain nombre de transformations pour constituer le fruit. Nous rappellerons que ce fruit, chez le tournesol, possède une paroi sèche et relativement dure qui ne s'ouvre pas à maturité. Il contient une seule graine. C'est là la définition même d'un akène.

La transformation la plus visible subie par l'ovaire est évidemment une importante augmentation de taille. De plus, dans l'épaisseur de la paroi, les tissus se diversifient et prennent des aspects différents (photo 11).

La couche épidermique, constituée d'une seule assise de cellules, donne sa couleur à l'akène. Elle reste incolore (akènes blancs) ou au contraire se charge de pigments, toutes (akènes noirs) ou par zones (akènes rayés). Elle se produit au stade 4 (code CETIOM) si le développement de l'embryon se déroule normalement, elle est au contraire plus tardive (stade 5) si la graine avorte, alors que le péricarpe poursuit son développement.

Il apparaît ainsi possible, entre les stades 4 (fin floraison) et les stades 5 (maturité), lorsque les fleurons se détachent facilement des akènes, de dénombrier les akènes avortés qui donneront des graines vides, par une différence de couleur entre les akènes normaux (pigmentation noire) et les akènes vides (retard de pigmentation).

Au dessous de cet épiderme, apparaît au cours de la croissance, une assise cambiale dont le fonctionnement de courte durée donne un tissu aux cellules régulièrement alignées. Dans les gros akènes cette couche est relativement importante: 7 à 8 assises, elle est plus mince chez les petits akènes (types sauvages par exemple). Par sa position elle est comparable à l'assise subéro-phellodermique des tiges à écorce secondaire, mais la paroi des cellules produites ne s'imprègne pas de subérine.

Au-dessous, les cellules de la paroi ovarienne augmentent simplement de taille. Celles situées autour des faisceaux libéroligneux (nerfures) épaississent leur paroi, qui se sclérifie par lignification. On observe ainsi une série de massifs cellulaires compacts, dont les cellules les plus externes ont des parois très épaisses, cette épaisseur diminuant progressivement pour les cellules les plus internes. Entre ces massifs se trouvent des travées cellulaires restées parenchymateuses et qui s'écrassent à la maturation et ne sont plus guère reconnaissables. Ce processus de lignification des parois de l'ovaire, aboutissant à la coque, est dépendant des conditions de température durant cette phase. Ainsi donc, une part

de la variabilité de l'épaisseur des coques (entre lieu et entre année) serait explicable par les conditions climatiques de la fin du cycle de la culture.

Enfin tout à fait à l'intérieur on trouve un tissu de texture très légère, constitué de grandes cellules vides à paroi cellulosique mince, plus ou moins écrasées, suivant les zones, entre la graine et la paroi sclérifiée du péricarpe.

**Remerciements:** nous remercions la Société Interprofessionnelle des Oléagineux (SIDO) et le Centre Technique Interprofessionnel des Oléagineux Métropolitains (CETIOM) pour le soutien qui a permis la réalisation de cette étude.

---

#### BIBLIOGRAPHIE

NEWCOMB W., 1973. - The development of the embryonic sac of Sunflower *Helianthus annuus* after fertilization. - *Can. J. Bot.*, 51, p. 879-890.

JOHRI B.M., 1984. - Embryology of angiosperms. - Springer, Berlin, 830 p.

---

#### SUMMARY

##### Development of the Sunflower Achene and Seed (*Helianthus annuus*)

The authors remind us quickly of the sexual reproduction of Angiospermae, describing the female reproducing apparatus, fecundation-phenomena and development of the fruit and seed.

They deal particularly with sunflower, giving, with photos, a precise description of the main differentiation stages for the ovary and the ovule, and then, following fecundation, of the embryo- and seed-development as well as the formation of the achene-wall.

The ovule has one tegument and is of tenuinucellus-type. In spite of its very reduced size, this nucellus seems to play a major part in young embryo-nutrition with its differentiation in a tegument-structure.

When the ovary-wall turns into the achene pericarp, we note the differentiation of masses of hardened tissues and that of a cambium, which, with a more or less long functioning, can lead to modify the thickness of this pericarp.

---

#### ZUSAMMENFASSUNG

##### Entwicklung der Achäne und Saat bei Sonnenblumen

Die Autoren erinnern uns schnell an die geschlechtliche Fortpflanzung der Angiospermen mit einer Beschreibung des weiblichen Reproduktionsapparats, der Befruchtungerscheinungen und der Entwicklung der Frucht und Saat.

Sie legen den Nachdruck auf die Sonnenblumen mit einer genauen Analyse der Hauptdifferenzierungsperioden des Fruchtknotens und der Samenanlage (durch Fotos gestützt), und nach der Befruchtung, der Keimlings- und Saatentwicklung, und auch der Bildung der Achänenwand.

Die Samenanlage hat eine einzige Samenschale und einen dünnen Nucellus. Trotz seiner sehr kleinen Grösse scheint dieser Nucellus, eine Hauptrolle bei der Ernährung des jungen Embryos zu spielen.

Während der Verwandlung der Fruchtknotenswand in den Fruchtkörper der Achäne können wir die Differenzierung Massen von verhärteten Stoffen, und diese einer Kambiumschicht, die durch ihre mehr oder weniger lange Funktionierenszeit die Dicke dieses Fruchtkörpers verändern kann, beobachten.