©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Phyton (Austria)	Vol. 14	Fasc. 1—2	147—163	16. XII. 1970

Le gynécée de quelques Bignoniacées, avec des précisions sur les notions de carpelle pelté et de gynécée syncarpe

Par

Michel GUÉDÈS*)

Centre national de la Recherche scientifique, Paris

Avec 25 figures

Reçu le 29 août 1970

Introduction

Dans des publications antérieures, nous nous sommes préoccupé de l'interprétation du gynécée des Crucifères (GUÉDÈS 1965a, 1966a) et avons pu confirmer par l'étude de cas tératologiques l'interprétation du réplum conçue par ČELAKOVSKÝ en 1902 et finalement adoptée en partie par PURI 1945 (sans que celui-ci connaisse le travail de ČELAKOVSKÝ). Le gynécée est bicarpellé, à deux carpelles latéraux. Chaque montant antérieur ou postérieur de son réplum correspond simplement au repli vers l'intérieur du gynécée des marges ovulifères de chaque carpelle, de sorte que la portion ovulifère munie d'un faisceau placentaire soit congénitalement unie à la surface interne de la paroi. De cette manière le faisceau placentaire est inversé tandis que le faisceau latéral garde son orientation normale. Le septum, d'origine ontogénique double, est alors produit par la prolifération des faces topographiquement internes mais morphologiquement externes des montants du réplum (fig. 20). Le détail de nos observations tératologiques (GUÉDÈS 1965b) n'a toutefois pas encore été publié et le sera prochainement.

MERXMÜLLER & LEINS 1967 admettent la tétramérie du gynécée en se fondant surtout sur l'étude ontogénique. Mais comme divers auteurs l'ont déja fait remarquer et comme nous le discuterons ailleurs, le fait que les placentas apparaissent les premiers semble être simplement en relation avec leur grand développement par rapport au reste de la paroi ovarienne.

*) MICHEL GUÉDÈS, 11, rue Edgar Quinet, F-37 Tours.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Par ailleurs nous avons souligné qu'une telle structure de la région ovulifère du carpelle n'est pas du tout spéciale aux Crucifères ou aux Rhoeadales (PURI 1945, 1947), mais apparaît comme un phénomène banal, souvent moins évident parce ne se traduisant pas dans la disposition des faisceaux vasculaires (s'il n'y a pas un placentaire et un latéral de part et d'autre de la zone de reploiement), mais bien net chez des Renonculacées, Oxalidacées, Géraniacées (GUÉDÈS 1965c) et même une Convolvulacée au moins (GUÉDÈS 1968).

De CANDOLLE 1821 avait proposé une interprétation bicarpellaire du gynécée des Crucifères. Il admettait que les ovules sont portés par des placentas issus de l'union de deux placentas partiels appartenant à deux marges carpellaires, et que les bords de chaque carpelle se prolongent intérieurement à ce niveau, pour donner naissance au septum. Celui-ci serait donc de nature quadruple (et la tératologie montre qu'effectivement il est formé de l'union des quatre proliférations morphologiquement dorsales auxquelles nous avons fait allusion). De CANDOLLE remarquait alors: „la comparaison des Bignoniacées avec les familles qui les entourent résout assez bien par l'analogie les objections qu'on pourrait élever sur cette manière de considérer le fruit des Crucifères". C'est ce qui nous a engagé à examiner quelques gynécées dans cette famille.

Il est connu en effet que les placentas des Bignoniacées, à la différence de ceux des Solanacées ou des Scrofulariacées par exemple, ne sont pas massifs, mais formés de deux parties séparées par une sorte de septum (BUREAU 1864, LEINFELLNER 1951). Mais ce dernier n'a pas une origine double comme chez les Crucifères, il est continu à tous les stades de l'ontogénie (BUREAU 1864). L'anatomie florale des Bignoniacées, cependant, semble avoir été très peu étudiée (voir toutefois GRÉLOT 1897).

Ces faits posent aussi un problème concernant la signification de ces longs placentas dans le cadre de la notion de carpelle pelté. Classiquement (LEINFELLNER 1951) seule la zone transverse (Querzone) peut porter un tel placenta, au sommet de la zone congénitalement close. Lorsque ce placenta se prolonge le long de la ligne de suture théorique à l'intérieur de la portion congénitalement close, on a pu admettre qu'il s'agit en fait d'un placenta de la zone transverse, mais très proéminent, et congénitalement uni à la surface interne de la zone congénitalement close du carpelle (HARTL 1956). Le fait que tous ses faisceaux se rattachent à la zone transverse serait un argument pour cette interprétation. Nous pouvons le confirmer pour les cas de *Digitalis purpurea* L. et *D. lanata* L., mais comme nous allons le voir le cas des Bignoniacées est sans doute différent. LEINFELLNER 1951 a donné un interprétation voisine que nous avons déjà discutée (GUÉDÈS 1966b).

Toutes ces raisons rendent désirable une étude du gynécée de ces plantes, qui ne peut être ici qu'ébauchée car nous ne possédons pas pour

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

l'instant de matériel tératologique, toujours très important, entre autres pour l'étude des carpelles peltés (GUÉDÈS 1971).

Observations

Dans tous les cas le gynécée est formé de deux carpelles médians (antéro-postérieurs) surmontés d'un style allongé terminé lui-même par un stigmate formé de deux lobes étalés antéro-postérieurs.

Chez *Campsis radicans* (L.) SEEM. [*Tecoma radicans* (L.) JUSS.], les ovules sont très nombreux sur chaque lobe du placenta (BUREAU 1864: pl. 14, fig. 8).

Après le départ des traces vasculaires des pétales et étamines, la stèle forme celles des parois des deux carpelles ainsi qu'un faisceau central comportant de nombreux éléments de bois dans un parenchyme semblant dépourvu de tubes criblés (fig. 1). Les faisceaux médians des carpelles sont relativement très petits. Le faisceau central rassemble rapidement son bois en deux masses latérales tandis qu'apparaissent extérieurement à celles-ci deux zones libériennes (fig. 2), et que se creusent les loges ovariennes. Les faisceaux de la paroi du gynécée, jusque là en forme de grands arcs sont maintenant nombreux et petits par fragmentation de ces arcs. Le médian est séparé d'eux, dans chaque carpelle, par des arcs de tissu à petites cellules et quelques éléments de liber.

Le faisceau central de structure nettement double est le faisceau placentaire commun (Pc).

Rapidement dans les deux loges ovariennes apparaissent les quatre éléments placentaires (deux par loges) qui se garnissent de petits ovules unitegminés (fig. 3). Dès l'extrême base des placentas, des cordons relient le faisceau placentaire commun aux ovules. Ils ne montrent pas de bois dans les ovaires jeunes que nous avons étudiés, mais seulement du tissu libérien.

La structure du placentaire commun se modifie un peu plus haut car la masse de bois y est moins importante, et surtout le liber se fragmente en deux plages situées dos à dos (fig. 4). Le centre du gynécée montre maintenant deux faisceaux placentaires à droite et à gauche. Tout porte à penser qu'ils résultent de l'union de deux placentaires appartenant respectivement au carpelle antérieur et au carpelle postérieur. Nous les nommons pour cela faisceaux symplacentaires. Parmi les faisceaux de la paroi ovarienne paraissent d'autre part nettement les deux faisceaux synlatéraux (déjà présents plus bas, mais difficiles à isoler dans le réseau vasculaire général). Ils correspondent pareillement chacun à l'union de deux latéraux des carpelles antérieur et postérieur.

Les plages libériennes des faisceaux symplacentaires ne se séparent jamais beaucoup, au contraire, au-dessus de la moitié de l'ovaire, elles confluent dorsalement et s'estompent au point de contact, ce qui amène

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

les plages de bois au contact l'une de l'autre (fig. 5). Celles-ci se séparent alors en deux plages antéro-postérieures (fig. 6) qui s'isolent nettement en emportant les plages de liber formées par le processus qui vient d'être décrit (fig. 6). On obtient ainsi deux faisceaux à orientation normale (liber à la périphérie) et situés dans le plan médian des deux carpelles.

Si ces faisceaux étaient inversés, ils auraient tous les caractères de faisceaux ventro-médians des deux carpelles, chacun résultant de l'union de deux faisceaux placentaires (ventraux) d'un même carpelle pelté. Malgré leur orientation spéciale sur laquelle nous reviendrons, nous leur conservons ce nom.

Pendant ces modifications, les faisceaux placentaires continuent à émettre des rameaux vers les placentas (fig. 3—6). D'autre part, la présence des faisceaux ventro-médians montre que l'on se trouve dans la portion à union congénitale des marges des carpelles. Ces deux carpelles sont eux-mêmes unis l'un à l'autre congénitalement, puisque leur paroi montre des faisceaux synlatéraux. On se trouve donc dans la portion synascidiée du gynécée.

Celle-ci est la seule fertile. C'est seulement après la disparition des placentas et des faisceaux ventro-médians que les marges d'un même carpelle se séparent (fig. 7). Cette portion sympliquée du gynécée se trouve à la base du style. Les faisceaux synlatéraux disparaissent, tandis que deux faisceaux médio-latéraux qui se sont individualisés plus bas de part et d'autre du médian dans chaque carpelle (fig. 4—6) se rapprochent de lui et forment ainsi un faisceau complexe qui passe dans le style (fig. 8). La cavité du gynécée est maintenant réduite et unique, ses bords sont garnis de tissu conducteur.

Le niveau du stigmate marque la séparation des deux carpelles (portion apocarpe du gynécée). Les lobes du stigmate sont d'ailleurs subunifaciaux, la surface interne du carpelle ne prenant pas part à l'élargissement qui les produit (Leinfellner 1952). De même que les éléments constitutifs du septum des Crucifères, les lames stigmatiques sont des proliférations de la face morphologiquement dorsale des carpelles.

Chez *Catalpa bignonioides* Walt. la structure générale du gynécée est la même (Bureau 1864: pl. 25), mais les ovules sont moins nombreux: trois ou quatre rangées sur chaque placenta, soit sept ou huit par carpelle.

Chez *Campsis* la stèle florale fournissait un fort faisceau placentaire commun, qui résultait de l'union immédiate de deux masses vasculaires antérieure et postérieure (fig. 1). Ici, ces deux masses restent isolées, et constituent des faisceaux symplacentaires (communs à deux marges carpellaires de carpelles différents). Elles sont d'abord formées de plages ligneuses entourées d'un tissu à petites cellules (fig. 9) puis prennent la forme de faisceaux libéro-ligneux typiques à liber situé vers l'intérieur (fig. 10), comme les faisceaux inversés du réplum des Crucifères. Dans la

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

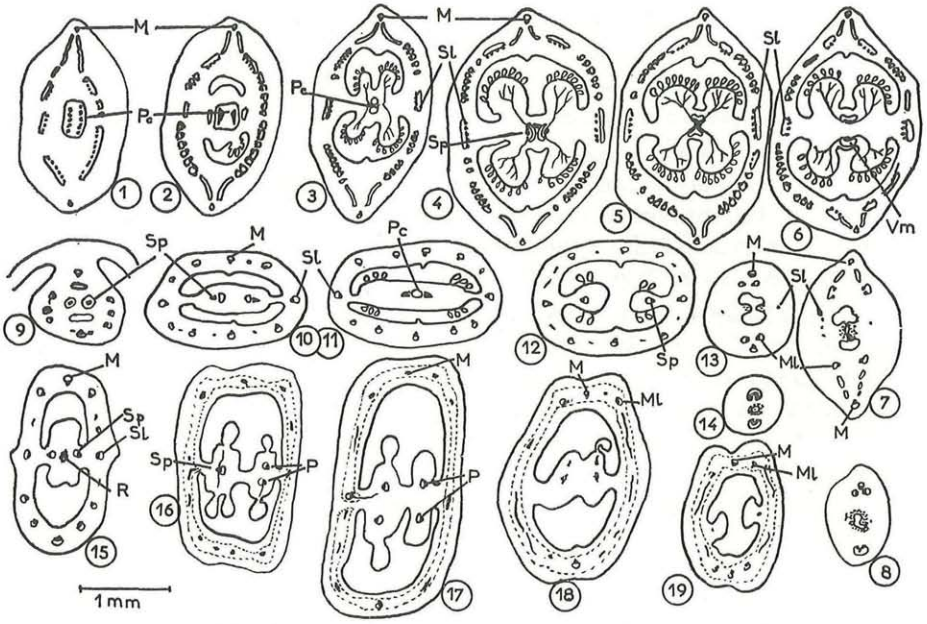

Fig. 1—19

Fig. 1—8. *Campsis radicans*. Coupes transversales dans le gynécée. Fig. 1. En dessous des cavités carpellaires. Zone des très courts pétioles carpellaires. Fig. 2—6. Portion synascidiée fertile. Faisceau placentaire commun en fig. 2—3. Isolement de faisceaux symplacentaires en fig. 4. Formation des faisceaux ventro-médians inverses en fig. 5—6. Fig. 7. Portion sympliquée, base du style. Fig. 8. Style (suite de la portion sympliquée). — Fig. 9—14. *Catalpa bignonioides*. Coupes transversales dans le gynécée. Fig. 9. Base des cavités carpellaires. Fig. 10. Id. un peu plus haut, les symplacentaires sont maintenant typiques et séparés. Fig. 11. Base de la partie fertile de la zone synascidiée. Union des libers des faisceaux symplacentaires. Fig. 12. Région inférieure de la portion sympliquée, encore fertile. Symplacentaires de nouveau séparés. Fig. 13. Base du style (portion sympliquée stérile). Fig. 14. Style (suite de la portion sympliquée stérile). — Fig. 15—19. *Incarvillea delavayi*. Coupes transversales dans le gynécée. Fig. 15. Base de la portion synascidiée, encore stérile. Fig. 16. Portion synascidiée, région inférieure déjà fertile, le symplacentaire de droite est divisé en deux placentaires. Fig. 17. Portion synascidiée. Région moyenne fertile à placentaires isolés. Fig. 18. Portion synascidiée, région supérieure stérile (un ovule extrême peu développé en haut à droite, cependant). Fig. 19. Portion sympliquée (base du style). — **M** faisceau médian., **Ml** faisceau médio-latéral, **P** faisceau placentaire, **Pc** faisceau placentaire commun, **R** tissu résiduel, **Sl** faisceau synlatéral, **Sp** faisceau symplacentaire, **Vm** faisceau ventro-médian inverse.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

paroi ovarienne on trouve dans chaque carpelle un faisceau médian et deux faisceaux médio-latéraux accompagnés de petits faisceaux intermédiaires, et deux faisceaux synlatéraux (union de deux latéraux appartenant à deux marges de carpelles différents) opposés aux faisceaux symplacentaires (fig. 10). Les deux cavités carpellaires sont alors apparues, mais la cloison ne porte pas encore d'ovules.

Lorsque ceux-ci apparaissent et délimitent quatre placentas, les faisceaux symplacentaires se rapprochent au centre et unissent leurs libers (fig. 11). On obtient donc un placentaire commun à plage libérienne centrale et deux plages ligneuses latérales. C'est la structure de la plus grande partie de la région fertile.

Dans la région de la base du style, les marges carpellaires d'un même carpelle se séparent, les deux cavités carpellaires communiquent donc. Nous passons de la région synascidiée à la région sympliquée, et ici la base de celle-ci est encore fertile (fig. 12). Le faisceau placentaire commun se divise alors à nouveau en deux symplacentaires, un pour chaque placenta pariétal (fig. 12).

Mais bientôt ces placentas se réduisent, deviennent stériles, les faisceaux symplacentaires et synlatéraux disparaissent, tandis que la vascularisation de la paroi se réduit aux médians et au médiolatéraux qui pour chaque carpelle se rapprochent en un faisceau mixte (fig. 13—14); la cavité ovarienne se réduit et se garnit de tissu conducteur. Nous sommes arrivés dans le style, terminé par un stigmate comparable à celui de *Campsis*.

Bien que la structure de l'ovaire soit la même que dans ce genre, on voit que chez *Catalpa*, on ne trouve pas de formation d'un faisceau ventro-médian inverse. Les carpelles ne séparent jamais leurs faisceaux placentaires propres de ceux de leur voisin.

Comme chez *Campsis*, les ovules reçoivent des rameaux issus des faisceaux symplacentaires tout le long de ceux-ci et non pas seulement en provenance du niveau de la zone transverse.

Chez *Incarvillea delavayi* Bur. & Franch., la structure générale est encore la même mais il n'y a que deux rangées d'ovules par placenta, soit quatre par carpelle (comme chez *I. sinensis* Lam.: Bureau 1864: pl. 23).

La stèle florale fournit encore les faisceaux de la paroi de l'ovaire: un médian, deux médio-latéraux et quelques faisceaux intermédiaires par carpelle, deux faisceaux synlatéraux rapidement divisés en latéraux peu distincts, ainsi que quatre masses vasculaires situées dans le plan médian. Les deux distales, à droite et à gauche, forment les faisceaux symplacentaires. Les deux masses internes se fusionnent et forment un tissu résiduel (fig. 15) qui se prolonge dans la base de la cloison ovarienne et disparaît. Ceci porte à penser que la région centrale de la cloison est formée de tissu axial, recouvert par les parois ventrales des deux carpelles peltés.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Les faisceaux symplacentaires d'abord formés d'une plage ligneuse enveloppée de tissu à petites cellules, prennent la forme de faisceaux libéro-ligneux typiques, à bois situé vers l'extérieur, comme dans région inférieure de l'ovaire de *Catalpa*. Ici, ils ne se fusionnent pas en placentaire commun, mais au contraire se divisent rapidement chacun en deux faisceaux placentaires propres (un par marge carpellaire) de même orientation (fig. 16—17). Les ovules sont irrigués là encore par des rameaux de ces faisceaux qui en partent tout le long de l'ovaire.

Au-dessus de la région fertile seulement, et tandis que les faisceaux placentaires disparaissent, les marges d'un même carpelle se séparent, on arrive donc au niveau de la zone transverse commune aux deux carpelles peltés au-dessus de laquelle la cavité ovarienne est continue (fig. 19). La aussi le médian et les médio-latéraux s'unissent dans chaque carpelle pour passer dans le style terminé par un stigmate en double lame.

Discussion

Organisation générale du gynécée syncarpe. Dans son maximum de complexité le gynécée syncarpe est constitué de l'union en partie au moins congénitale de carpelles qui eux-mêmes ont une partie de leurs marges unies congénitalement.

Un carpelle de ce type est un carpelle pelté. Nous avons récemment réaffirmé l'intérêt de cette notion (Troll 1932, Leinfellner 1950, 1951, etc.) à propos du carpelle de *Coriaria ruscifolia* L. (Guédès 1971). La région du carpelle dont les marges sont unies ventralement est la région ascidiée, elle est éventuellement prolongée vers le bas par un pétiole carpellaire plein et unifacial. Les marges carpellaires ne sont apparentes que dans la portion qui domine la zone ascidiée, et limitent la fente ventrale. Elles se rejoignent ventralement au-dessus de la ligne de leur union congénitale dans la portion ascidiée: c'est la zone transverse (Querzone, Cross-zone). Ces marges peuvent être cependant unies postgénitalement au-dessus de la zone transverse.

Ces marges portent les ovules ou les placentas. Dans le cas des ovules situés suivant une seule rangée, ceux-ci correspondent suivant nous à des folioles de la lame carpellaire et sont donc strictement marginaux (Guédès 1969, 1970a, b, 1971; voir aussi sur leur caractère marginal: Rohweder 1967b). Nous admettrons que les placentas sont aussi marginaux (Guédès 1964a). Fréquemment un seul ovule se trouve sur la zone transverse, et semble alors appartenir aux marges droite et gauche à la fois, mais il pourrait aussi quelquefois n'appartenir qu'à l'une d'elles (Guédès 1971). Chez les Solanacées et Scrofulariacées, un placenta massif localisé sur cette zone transverse porte tous les ovules du carpelle.

Dans la région supérieure du carpelle, mais sous le style, les marges de la fente ventrale se rapprochent à nouveau, et peuvent s'unir post-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

génitalement, comme chez des *Ribes* (KLOPFER 1969a). Il est probable que dans ce cas, le style qui surmonte cette région est unifacial. C'est en tout cas ce qui se présente chez *Merremia angustifolia* HALL. (GUÉDÈS 1968). Chez cette Convolvulacée, il n'y a pas de zone supérieure à union post-génitale des marges, mais une zone à union congénitale de celle-ci, limitée donc vers le bas par une zone transverse supérieure. Cette portion est en somme une région ascidiée supérieure. La paroi qui la limite ventralement est le septum apical (Apicalseptum) d'HARTL 1962 qui toutefois l'avait interprété différemment. De même que des feuilles végétatives se terminent par une pointe unifaciale (Vorläuferspitze), de même ici le style surmontant cette zone ascidiée supérieure est unifacial, comme le montre la tératologie.

Tous ces faits sont résumés par la figure 23, qui peut donc servir à illustrer le type du carpelle des Angiospermes. Bien entendu dans beaucoup de cas, la structure du carpelle est plus simple, et en particulier les zones ascidiées peuvent être réduites ou manquer.

Chez les Bignoniacées étudiées, en faisant abstraction de l'union des deux carpelles l'un à l'autre (voir plus bas), chacun d'eux apparaît pelté, mais avec un pétiole très court. La zone ascidiée forme toute la zone fertile, c'est-à-dire la zone ovarienne. La zone transverse (inférieure dans le type précédent) qui la termine n'est située qu'à la base du style. Chez *Campsis* et *Incarvillea*, les marges carpellaires ne sont pas fertiles au-dessus de son niveau, tandis qu'elles portent encore des ovules chez *Catalpa*.

Au-dessus de la zone de la fente ventrale, les marges d'un même carpelle ne se soudent ni post-génitalement ni congénitalement, il n'y a pas de septum apical (cette formation doit être assez rare, mais se trouve cependant dans la famille voisine des Scrofulariacées: HARTL 1962). Le style n'est pas ici unifacial, selon toute vraisemblance. La face morphologiquement ventrale de chaque carpelle reste représentée dans le canal stylaire. La figure 25 résume ces caractères, qu'on doit comparer à ceux du type de la figure 23. On y voit de plus que les ovules sont situés sur deux placentas longeant la ligne théorique de suture des marges carpellaires, dans la région ascidiée. On ne peut pas parler de placenta de la zone transverse puisqu'à la différence du cas de *Digitalis* par exemple, les ovules reçoivent des faisceaux qui s'insèrent tout le long du faisceau ventro-médian ou des faisceaux placentaires restés séparés. Cette disposition est liée à une morphologie particulière de cette région et nous la discuterons dans un paragraphe spécial.

La vascularisation du carpelle pelté comporte un faisceau médian (dorsal, ou dorso-médian) et, en plus de petits faisceaux intermédiaires, des faisceaux longitudinaux situés situés de part et d'autre. Il y a au moins deux faisceaux latéraux ou ventraux, qui, situés du côté ventral et dans la partie ascidiée, sont donc inversés. Fréquemment, dans cette zone,

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ils s'unissent au niveau de la ligne théorique d'union des marges en un faisceau ventro-médian également inversé. Celui-ci est en général inséré sur la stèle florale par deux faisceaux, qui soulignent sa nature double, et s'il se poursuit au-dessus de la zone transverse inférieure, il se divise en ses deux constituants dont chacun longe la marge alors libre. Le carpelle de *Coriaria ruscifolia* montre bien cette vascularisation, particulièrement nette grâce aux cas tératologiques (GUÉDÈS 1971, avec indication de la littérature antérieure). Souvent le faisceau ventro-médian passe en entier dans l'ovule inséré sur la zone transverse.

Chez nos Bignoniacées, les faisceaux qui irriguent les ovules ne sont pas les premiers faisceaux importants que l'on rencontre sur les côtés des médians. Ils sont distaux par rapport à deux faisceaux latéraux, qui sont unis avec ceux du carpelle voisin en synlatéraux. Nous avons nommés placentaires ces faisceaux irriguant les ovules. Ils sont toujours unis en symplacentaires entre carpelles voisins à la base, mais se séparent vite chez *Incarvillea*. Au contraire les deux symplacentaires s'unissent en un placentaire commun chez *Campsis* et *Catalpa*. Ce sont les placentaires qui qui forment le ventro-médian inverse de *Campsis* (moitié supérieure de l'ovaire). Ainsi le ventro-médian peut être formé soit par les latéraux (cas usuel) soit par les placentaires.

Dans le carpelle des Crucifères, la région ascidiée n'existe pas, mais les marges montrent aussi un latéral et un placentaire, et cette dualité se retrouve dans divers autres cas (GUÉDÈS 1965c, 1966a, 1968, 1970b).

Dans ce cas, les carpelles ne peuvent être isolés que par la pensée. Il serait très utile de disposer de cas tératologiques ou ils seraient véritablement isolés. On doit cependant examiner le mode d'union des carpelles.

On a remarqué depuis BATSCH & GOETHE que des intermédiaires gradués existent entre gynécées apocarpes et syncarpes. Cette gradation se manifeste dans le sens longitudinal comme dans le sens transversal. Longitudinalement, si l'on se limite à la syncarpie vraie, due à une union congénitale, le processus commence par la base, et les régions ascidiées seulement peuvent être unies dans leur portion basale ou sur toute leur hauteur. Si la région ascidiée est très peu développée, c'est la base de la région de la fente ventrale qui est impliquée (voir par exemple le cas des Renonculacées: ROHWEDER 1967b). L'union des carpelles laisse souvent leurs styles libres, ou seulement leurs stigmates comme chez les Bignoniacées. Dans le sens transversal, il peut arriver que seules les régions juste sous-jacentes aux zones transverses des zones ascidiées des carpelles soient unies en une structure simulant un axe: *Coriaria ruscifolia* (GUÉDÈS 1971). Mais en général si l'union des surfaces latérales des carpelles n'est pas totale, elle est limitée à la région externe, les parois carpellaires restant séparées au centre. Si ceci est le cas dans la région ascidiée on aura une structure hémisynascidiée, si l'union est complète, synascidiée, de même au

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

niveau de la zone des fentes ventrales, s'il y union périphérique seulement: zone hémisympliquée, et en cas d'union totale, zone sympliquée, cette dernière est en général sous-jacente à la zone hémisympliquée, qui n'existe pas chez les Bignoniacées. Enfin la séparation des carpelles annonce la zone asympliquée du gynécée. Tous ces termes sont de LEINFELLNER 1950.

Pour tenir compte des faits introduits ici, il faut ajouter l'existence possible d'une zone synascidiée supérieure qui sera celle du septum apical, et s'opposera à la zone synascidiée inférieure (zone synascidiée de LEINFELLNER). Elle formera le style ovarien si les deux styles carpellaires sont unifaciaux.

En utilisant une modification de la terminologie de TROLL (voir discussion dans KLOPFER 1969b), on nommera la partie synascidiée syncarpe primaire inférieure, et la partie sympliquée dont les marges carpellaires sont unies postgénitalement: syncarpe secondaire inférieure, celle-ci se trouve en dessus de la première. La portion sympliquée normale sera la portion paracarpe, et au-dessus d'elle on pourra trouver une zone syncarpe secondaire supérieure (*Ribes*) puis syncarpe primaire supérieure (zone du septum apical et du style unifacial). La zone asympliquée est la zone apocarpe, et ses éléments peuvent être unifaciaux.

Chez les Bignoniacées, on trouve essentiellement une zone synascidiée ou syncarpe primaire (inférieure), puis une zone sympliquée ou paracarpe, qui s'étend jusqu'en bas du stigmate, et enfin une zone asympliquée ou apocarpe (région du stigmate). Seule la zone synascidiée est fertile. Au passage de celle-ci à la zone sympliquée on peut aussi déceler une courte zone syncarpe secondaire (fig. 7) stérile. Comme les styles carpellaires sont bifaciaux, les zones syncarpe secondaire supérieure et syncarpe primaire supérieure ne peuvent exister.

Ces distinctions très utiles ne sont jamais faites par les auteurs de langue anglaise qui se contentent des termes vagues de placentation axile ou pariétale. La première peut correspondre à une zone synascidiée inférieure ou à une zone sympliquée et syncarpe secondaire. La seconde correspond à une zone sympliquée ou paracarpe. Un gynécée montrant deux de ces zones a évidemment deux types de placentations. Ici, nous avons une variante de la placentation axile (puisque les placentas appartenant à chaque marge carpellaire sont malgré tout séparés), mais *Catalpa* montre une zone à placentation pariétale (fig. 12).

La vascularisation du gynécée syncarpe a été utilisée pour éclaircir les distinctions entre ces deux types de placentation. Pour PURI 1952 les placentas pariétaux qui appartiennent à deux marges carpellaires distinctes ont des faisceaux à orientation normale, tandis que les placentas axiles appartiennent aux marges d'un même carpelle, sont donc opposés à sa région médiane, et ont des faisceaux à orientation inverse. Dans des cas de carpelles à région sympliquée fertile et cependant munis de faisceaux

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

placentaires inversés (Crucifères et familles voisines, 1945, Passifloracées, 1947, Cucurbitacées, 1954) il admet que la placentation pariétale provient phylogénétiquement de la placentation axile par retrait des placentas.

Il est exact (RAO 1968) que les termes axile et pariétal n'ont qu'une valeur topographique. Est axile la placentation d'ovules situés dans les zones syncarpes primaire ou secondaire, est pariétale celle d'ovules situés dans les zones paracarpes (hémisympliquée ou sympliquée). Les rapports de ces termes avec l'orientation des faisceaux placentaires sont délicats et seront discutés plus bas. Un placenta commun à deux marges d'un même carpelle ne peut évidemment se former que dans une zone syncarpe primaire (à union congénitale de celle-ci).

La placentation axile des taxonomistes correspond le plus souvent à des cas de placentas de la zone transverse (Solanacées, Scrofulariacées par exemple). Le cas des Bignoniacées est spécial puisque c'est la ligne de suture théorique des carpelles qui porte les placentas. Il en est de même chez les Balsaminacées (voir GUÉDÈS 1966b).

La mise en commun des faisceaux carpellaires dans les gynécées syncarpes est plus ou moins intime. Les Bignoniacées montrent des latéraux et des placentaires unis ou non de carpelle à carpelle, soit en deux symplacentaires soit en un placentaire commun pour ces derniers. MURRAY 1945 a analysé la progression de cette mise en commun des faisceaux chez les Solanacées.

Vascularisation de la région ovulifère. Des intermédiaires tératologiques entre carpelles et pièces foliacées (sépales ou feuilles) seraient très nécessaires pour bien comprendre la morphologie de cette région. Cependant les cas ou de tels intermédiaires sont disponibles (Crucifères, Renonculacées, ROHWEDER 1959, GUÉDÈS 1965b, 1966a, 1970b) ont montré que la position des faisceaux vasculaires est un critère sûr à l'état normal; on peut donc en déduire des conclusions précises dès maintenant.

La région ascidiée d'un carpelle pelté est limitée ventralement par l'union des deux marges. Celles-ci se libèrent tératologiquement (*Coriaria*, GUÉDÈS 1971). Bien qu'elles soient totalement masquées le plus souvent, on peut penser qu'elles se replient éventuellement vers l'intérieur de la cavité carpellaire et y forment deux rangées d'ovules. Ainsi s'expliquerait la position des ovules d'*Impatiens* (GUÉDÈS 1966b) ou des Caryophyllacées (ROHWEDER 1967a). Si elles portent des placentas multiovulés, on obtient un ou deux placentas (suivant que les deux placentas des deux marges sont unis ou non) situés tout le long de la ligne de suture théorique des marges, comme chez les Bignoniacées. Ceci n'exclut pas que chez les Scrofulariacées un tel placenta résulte de l'union du placenta de la zone transverse avec la région suturale, comme le veut LEINFELLNER. Mais cette façon de voir n'est pas confirmée par la vascularisation dans le cas des Bignoniacées.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

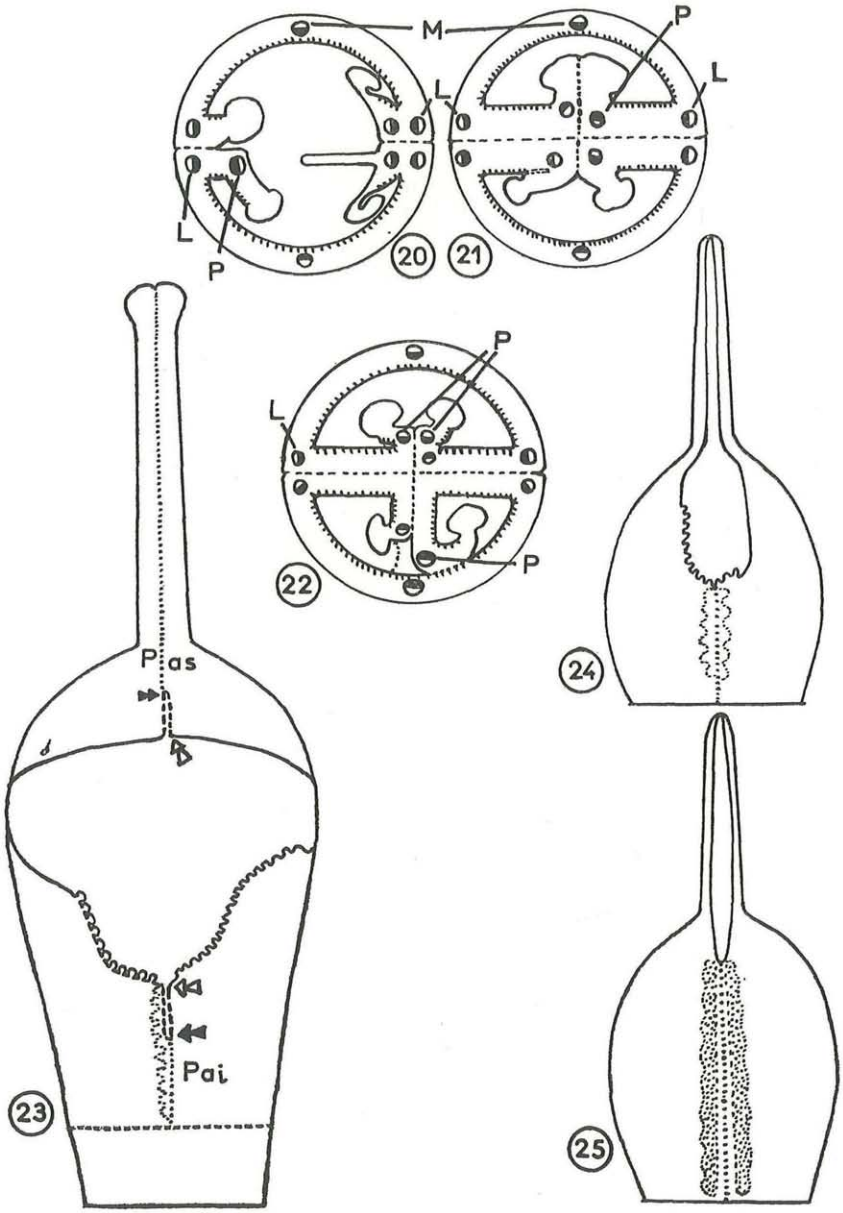

Fig. 20—25. Schémas interprétatifs. — — Fig. 20—22. Carpelles en coupe transversale montrant différents types de marges fertiles, et unis en gynécées dimères. — — Fig. 20. Carpelles à placentation pariétale (zone sympliquée). Carpelle supérieur, marge gauche reployée à 90°, le faisceau latéral reste en place, marge supposée porter un placenta. Marge droite rep-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Dans ces conditions, l'union des régions marginales au niveau ventral se fait le long d'une ligne de la face dorsale (fig. 22), ce que montrent directement les carpelles virescents d'*Aquilegia* (GUÉDÈS 1970b). Ce reploiement des marges carpellaires vers l'intérieur se trouve aussi dans la région de la fente ventrale (GUÉDÈS 1966a, ROHWEDER 1967b). Il s'explique facilement puisque la rangée d'ovule n'est que la continuation

---

loyée à 180°, devenant parallèle à la paroi externe, le phénomène est de plus mis en évidence par la présence d'un faisceau placentaire qui se trouve inversé. La paroi carpellaire se prolonge en un ovule. Cas d'un gynécée de Crucifère dépourvu de septum. Carpelle inférieur, marge gauche, même disposition que le carpelle supérieur à droite, mais marge supposée former un placenta marginal. Marge droite, même disposition que dans le carpelle supérieur à droite, mais formation d'un élément de septum (lame septale: GUÉDÈS 1966a, 1968) par prolifération de la face dorsale du réplum. Cas des Crucifères. — — Fig. 21. Placentation axile (zone synascidiée). Carpelle supérieur, union des deux marges du même carpelle en un placenta, chaque marge est munie d'un placentaire inversé ou plus qu'inversé par rapport au médian, donc (dans ce dernier cas) incliné par rapport au latéral ou à 90° par rapport à lui (voir texte). Carpelle inférieur, id. mais les deux placentas tendent à s'écarter l'un de l'autre car la paroi qui les porte se replie à 180° par rapport à la cloison intercarpellaire. Placentaire à 90° du latéral à droite, donc opposé au médian, placentaire à 90° du médian à gauche, donc opposé au latéral (exagération du phénomène présenté par le carpelle supérieur du même côté, voir texte). — — Fig. 22. Placentation axile. Carpelle supérieur, cas de *Campsis*. On a supposé à droite qu'un faisceau supplémentaire est opposé au placentaire, devenu maintenant parallèle au médian et de même sens. L'union des deux placentaires rend compte du ventro-médian de *Campsis* (voir texte). Carpelle inférieur, cas de *Datura*, à gauche région moyenne. Le pointillé indique la fausse cloison (RAUD 1963, GUÉDÈS 1964a). A droite, région inférieure, union de la paroi carpellaire involutée avec la surface ventrale de la région médiane. — — Fig. 23. Type général du carpelle pelté. Voir texte. Les régions situées entre une flèche noire et une flèche blanche sont les zones de soudure post-génitale des marges. Les flèches noires indiquent les deux zones transverses (inférieure et supérieure). Les pointillés verticaux marquent la ligne d'union congénitale des marges. Le pointillé horizontal limite le pétiole carpellaire (en bas). Des ovules sont formés par les marges libres et l'une des marges unies congénitalement, qui est reployée vers l'intérieur de la cavité ascidiée (à gauche). — — Fig. 24. Schéma d'un carpelle pelté à style bifacial, à fente ventrale fertile, plus longuement à gauche, et à marges reployées vers l'intérieur et fertiles au niveau de la ligne d'union congénitale dans la portion ascidiée. — — Fig. 25. Carpelle pelté de type Bignoniacées. Style bifacial. La fente ventrale n'est presque présente qu'au niveau du style. La portion ascidiée est seule fertile et porte, à l'intérieur, deux placentas séparés par le processus expliqué dans les fig. 21—22. — — Mêmes lettres, et **Pai** portion ascidiée inférieure, **Pas** portion ascidiée supérieure; dans les fig. 20—22, la face morphologiquement ventrale est hachurée.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

de la paroi carpellaire sous forme de folioles peltées de façon complexe (GUÉDÈS 1969, 1970a). En rapport avec cela les faisceaux latéraux ou placentaires situés dans cette région sont souvent munis de liber en V comme si celui-ci suivait la courbure (GUÉDÈS 1966a, ROHWEDER 1967a, b) ou bien s'ils sont situés dans la partie rentrante des marges, et non dans la paroi distale du carpelle, ils sont plus qu'inversés (ROHWEDER 1967b, ici fig. 21, faisceau placentaire supérieur gauche).

L'exagération du processus mène à des faisceaux situés à 90° par rapport au médian (fig. 21, placentaire inférieur gauche), et donc opposés au latéral correspondant. Si cette disposition se rencontre dans un gynécée à vaste fente ventrale (placentation pariétale manifeste) comme c'est le cas des Crucifères (abstraction faite du septum) et des familles voisines, le placentaire situé à 90° du médian, et à bois externe se trouve juste opposé au latéral, situé pareillement mais à bois interne (fig. 20, un seul constituant du septum a été figuré et une des marges est seulement reployée à 90° et n'a pas de placentaire, ce qui est la constitution classique du gynécée à „placentation pariétale").

La disposition à faisceaux placentaires à 90° des médians se trouve ici chez *Campsis* en bas de l'ovaire (fig. 4). Chez *Catalpa* elle se voit en bas également (fig. 10) et dans la région sympliquée (fig. 12). Dans la région fertile les deux placentaires ainsi orientés sont unis liber à liber (fig. 11). La même orientation se voit chez *Incarvillea* ou de plus les placentaires se séparent dans la région supérieure (fig. 15—17).

Mais il reste à expliquer la vascularisation de la région supérieure du gynécée de *Campsis* et l'éloignement important des deux placentas de chaque carpelle chez les deux autres genres.

Supposons (fig. 22) que le retournement de la marge qui constitue le réplum des Crucifères (fig. 20) se fasse à nouveau le long de la ligne de suture de la zone ascidiée d'un carpelle. Les placentaires vont devenir inversés par rapport à leur situation habituelle, donc avoir la même orientation que les médians (fig. 22, carpelle supérieur, on a figuré à droite un placentaire resté en position normale: il joue par rapport au placentaire qui lui est opposé le rôle du latéral des Crucifères par rapport à leur placentaire).

Ainsi nous semble s'expliquer le ventro-médian inverse de *Campsis*. Du même coup (fig. 22) les deux marges carpellaires se trouvent un peu écartées l'une de l'autre, le long de la cloison et on s'explique ainsi la séparation des deux placentas de ces deux marges.

Ce processus n'est pas spécial aux Bignoniacées. Chez *Datura stramonium* L. (RAUD 1963, GUÉDÈS 1964a) la marge carpellaire ainsi reployée se dirige vers la région médiane (fig. 22 carpelle inférieur) et dans la région inférieure atteint cette zone et s'y unit.

Chez *Catalpa* et *Incarvillea*, les placentaires sont seulement situés

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

à 90° des médians, bien que les placentas soient très distants. Il semble que la région située entre eux corresponde chez *Incarvillea* à une sorte de septum comparable à celui des Crucifères (fig. 20, carpelle inférieur, à droite) mais existant congénitalement; il est limité là aussi par les faces carpellaires dorsales, mais les faisceaux sont suffisamment distaux par rapport à lui pour que leur orientation ne soit pas affectée. Chez *Catalpa*, il est probable que les placentaires sont dans la région de la cloison coudée vers l'extérieur (fig. 21, carpelle inférieur, marge gauche, comparer à la fig. 11) et sont aussi soumis de ce fait à une rotation de 90° les rendant opposés aux latéraux.

Il est probable que si des phyllodies de carpelles de Bignoniacées peuvent être étudiées, elles montreront des intermédiaires entre phyllome plan et phyllome ainsi reployé.

Ainsi se vérifie l'indication de CANDOLLE sur la parenté morphologique des gynécées des deux familles: *Incarvillea* montre un septum congénitalement formé. Il en est encore de même chez *Catalpa*, mais le septum est alors occupé par le placentaire commun. Chez *Campsis*, la région qui pourrait être comparée au septum est en fait le siège d'une modification structurale qui à ce niveau est très comparable à celle caractérisant le réplum des Crucifères.

Il faut rappeler qu'un phénomène identique à celui qui permet ici la séparation des deux placentas de chaque carpelle conduit chez les Orobanchacées à la séparation des deux placentas de carpelles différents du gynécée à portion sympliquée fertile. Une „fausse-paroi" limitée extérieurement et intérieurement par la face carpellaire externe s'interpose entre les zones de repli des marges portant les placentas (GUÉDÈS 1964b).

La généralité de ces phénomènes est ainsi démontrée un fois de plus. On voit comme étaient injustifiées les théories qui interprétaient en termes de carpelles multiples les particularités du réplum et du septum des Crucifères. Cet exemple montre aussi l'intérêt des comparaisons typologiques entre groupes bien distincts d'Angiospermes. L'existence de processus très comparables dans des familles si distinctes semble être un argument pour le monophylétisme du groupe.

Résumé

Les gynécées de *Campsis radicans*, *Catalpa bignonioides* et *Incarvillea delavayi* ont une portion synascidiée seule fertile ou à peu près. Les placentas portés par chaque marge carpellaire au niveau de la ligne de suture de cette portion sont séparés, et la suture congénitale a lieu par la face morphologiquement externe du carpelle. La région située entre les placentas est comparable au septum du gynécée des Crucifères. Elle est le siège d'un processus particulier chez *Campsis*, qui mène à la formation d'un faisceau ventro-médian à orientation normale.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

A l'occasion de cette étude un type général de carpelle pelté et de gynécée syncarpe est proposé, tenant compte de l'unifacialité possible du style et de l'existence du septum apical.

Littérature

BUREAU E. 1864. Monographie des Bignoniacées. — Thèse Sc. nat. Paris.

CANDOLLE A. P. de. 1821. Mémoire sur la famille des Crucifères. — Mém. Mus. Hist. nat. Paris 7: 169—252.

ČELAKOVSKÝ L. J. 1902. Über die inversen Placentarbündel der Cruciferen. — Österr. bot. Z. 52: 89—92.

GRÉLOT P. 1897. Recherches sur le système libéro-ligneux floral des Gamopétales bicarpellées. — Ann. Sc. nat. Bot. 8ème sér. 5: 1—153.

GUÉDÈS M. 1964a. Sur l'interprétation morphologique du placenta des Solanacées. — Bull. Soc. bot. Fr. 111: 135—139.

— 1964b. Remarques sur la placentation des Orobanchacées. — Bull. Soc. bot. Fr. 111: 257—261.

— 1965a. Le gynécée des Crucifères. Septum et stigmates. — C. R. Acad. Sc. Paris. 259: 2292—2294.

— 1965b. Le gynécée des Crucifères. Son interprétation d'après les données tératologiques. — Dipl. Et. supér. Paris. Dactylographié.

— 1965c. La notion de réplum et la morphologie du carpelle. — C. R. Acad. Sc. Paris 260: 6671—6674.

— 1966a. Stamen, carpel and ovule. The teratological approach to their interpretation. — Adv. Front. Plant. Sc. (Delhi) 14: 43—108.

— 1966b. Réflexions sur la notion de carpelle pelté. — Beitr. Biol. Pflanzen 42: 393—423.

— 1968. Le carpelle et le gynécée de *Merremia angustifolia* HALL. — Cellule 67: 137—161.

— 1969. Contribution à la morphologie du phyllome. — Cellule 68: 342—365.

— 1970a. Further remarks on the foliolar theory of the ovule. — New Phytol. 69: 1081—1092.

— 1970b. Le carpelle et l'ovule d'*Aquilegia vulgaris* L. — Phytomorphology, sous presse.

— 1971. Carpel peltation and syncarpy in *Coriaria ruscifolia* L. — New Phytol. 70: sous presse.

HARTL D. 1956. Morphologische Studien am Pistill der Scrophulariaceen. — Österr. bot. Z. 103: 185—242.

— 1962. Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apical septums. — Beitr. Biol. Pflanzen 37: 241—330.

KLOPFER K. 1969a. Beiträge zur floralen Morphogenese und Histogenese der *Saxifragaceae*. 2. Die Blütenentwicklung einiger *Ribes*-Arten. — Wiss. Z. pädag. Hochschule Potsdam 13: 187—205.

— 1969b. Zur Ontogenese und Evolution des parakarpen Gynaeceums. — Wiss. Z. pädag. Hochschule Potsdam 13: 207—243.

LEINFELLNER W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynaeceums. — Österr. bot. Z. 97: 403—436.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

— 1951. Die U-förmige Plazenta als der Plazentationstypus der Angiospermen. — Österr. bot. Z. 98: 338—358.
— 1952. Transversale Abflachungen im Spitzenbereich der Karpelle. — Österr. bot. Z. 99: 455—468.
MERXMÜLLER H. & LEINS P. 1967. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Kreuzblütler und Mohngewächse. — Bot. Jb. 86: 113—129.
MURRAY M. A. 1945. Carpellary and placental structures in the *Solanaceae*. — Bot. Gaz. 107: 243—260.
PURI V. 1945. Studies in floral anatomy. III. On the origin and orientation of placental strands. — Proc. nat. Acad. Sc. India B 15: 74—91.
— 1947. Studies in floral anatomy. IV. Vascular anatomy of the flower of certain species of the *Passifloraceae*. — Amer. J. Bot. 34: 562—573.
— 1952. Placentation in Angiosperms. — Bot. Rev. 18: 603—651.
— 1954. Studies in floral anatomy. VII. On placentation in the *Cucurbitaceae*. — Phytomorphology 4: 278—299.
RAO V. S. 1968. Placentation in relation to anatomy. — Bot. Notiser 121: 281—286.
RAUD G. 1963. Organographie de la capsule de *Datura stramonium* L. — Bull. Soc. bot. Fr. 110: 216—237.
ROHWEDER O. 1959. Über verlaubte Blüten von *Barbarea vulgaris* und ihre morphologische Bedeutung. — Flora 148: 255—282.
— 1967a. Centrospermen-Studien. 3. Blütenentwicklung und Blütenbau bei Silenoideen (*Caryophyllaceae*). — Bot. Jb. 86: 130—185.
— 1967b. Karpellbau und Syncarpie bei Ranunculaceen. — Ber. schweiz. bot. Ges. 77: 375—432.
TROLL W. 1932. Morphologie der schildförmigen Blätter. — Planta 17: 153—314.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1970

Band/Volume: 14_1_2

Autor(en)/Author(s): Guedes [Guédès] Michel

Artikel/Article: Le gynécée de quelques Bignoniacées, avec des précisions sur les notions de carpelle pelté et de gynoécée syncarpe. 147-163