Zeitschrift: Archives des sciences [1948-1980]
Herausgeber: Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève
Band: 13 (1960)
Heft: 4

Artikel: La valeur systématique de l'ovule : développements tératologiques
Autor: Bocquet, G. / Bersier, J.D.
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-738515

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 02.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

LA VALEUR SYSTÉMATIQUE DE L'OVULE: DÉVELOPPEMENTS TÉRATOLOGIQUES

PAR

G. BOCQUET et J. D. BERSIER

L'un de nous a récemment proposé une nouvelle terminologie pour la description des ovules (Bocquet 1958 et 1959).

Les caractères tirés de l'ovule sont fréquemment utilisés en systématique, surtout dans la définition des grands groupes, familles, sous-familles et tribus. Il nous a cependant semblé qu'on ne tirait pas de la morphologie de l'ovule tout le parti possible, faute d'une part d'un vocabulaire assez précis, faute d'autre part de pouvoir attribuer, avec le système existant, une valeur phylogénique aux différentes catégories d'ovules.

De nombreux auteurs ont travaillé la cytologie de la mégasporogénèse et de la fécondation ou les débuts du développement embryonnaire. Les renseignements ne manquent pas non plus sur l'histologie des graines ou leur morphologie externe (sculptures et ornements des téguments). Il est beaucoup plus difficile, par contre, d'obtenir des indications sur la morphogénèse et l'anatomie comparée de l'ovule. Nous pouvons citer les travaux de Mirbel (1828 et 1829), qui représentent l'opinion des anciens auteurs; ceux de Warming (1913), qui insiste sur la valeur systématique de l'ovule; ceux de Netoliztky (1926), qui fait le point des connaissances sur l'ovule et la graine dans les différentes familles d'Angiospermes; ceux de Goebel (1933), qui reconsidère les définitions classiques.

Cette littérature parcimonieuse nous a incités à conduire une enquête dans un certain nombre de groupes où la forme de l'ovule est variable: Centrospermées (Bocquet 1959), Légumineuses (Bocquet et Bersier 1960), Renonculacées (Bersier 1960), Rhoeadales (Bersier et Bocquet 1960*a*) et Tropaeolacées (Bersier 1960).

Afin de pouvoir examiner une large sélection d'espèces et pour chaque espèce plusieurs échantillons, nous appliquons les méthodes dites d'éclaircissement (Bersier et Bocquet 1960*b*) [1].

Les types classiques d'ovules chez les Phanérogames.

La nomenclature classique distingue principalement cinq types d'ovules, dont les trois principaux sont:

1° L'ovule *orthotrope*. Il est caractérisé par l'absence de courbure. L'axe du nucelle prolonge en ligne droite l'axe du funicule.

2° L'ovule *anatrope*, où le sommet du funicule se courbe de 180°, en sorte que les axes du funicule et du nucelle deviennent parallèles.

3° L'ovule *campylotrope*, où l'axe du nucelle est courbé, ce qui fait que l'ovule est plus ou moins réniforme. La structure intime des ovules campylotropes varie cependant d'un groupe systématique à l'autre, comme beaucoup d'auteurs l'ont remarqué.

En plus de ces trois catégories toujours reconnues, certains auteurs en distinguent deux autres, elles aussi d'importance générale:

4° L'ovule *hémitrope*, qui est un ovule dont la courbure est inférieure à 180°; il s'ensuit que l'axe du nucelle fait un angle ouvert avec celui du funicule.

5° L'ovule *amphitrope*, qui est apparenté à l'ovule campylotrope.

Pour Mirbel (1829, pp. 45-47), sont amphitropes les ovules qui au cours de leur croissance passent par un stade anatrope, comme le *Pisum*, et ainsi appartiennent successivement à deux types, l'anatrope d'abord (courbure de l'axe du funicule), puis le campylotrope (courbure de l'axe du nucelle); Mirbel *(l. c.)* définit: « La graine du

[1] Eclaircissement au chloral-lactophénol. Dessins à la chambre claire. La dimension réelle de l'objet est indiquée en regard de chaque figure par une échelle, cotée en millimètres. L'âge est donné par les notations: B_0 ou *a* pour les plus jeunes stades, où l'ovule est un mamelon indifférencié; B_1 ou *b* pour le jeune bouton où les sépales dépassent en longueur les pétales; B_2 ou *c* quand les pétales dépassent les sépales; B_3 ou *d* juste avant l'anthèse; A ou *e* anthèse; M ou *f* maturation; G ou *g* graine. Les chiffres 1, 2, et 3 désignent dans les schémas respectivement les courbures anatrope, campylotrope et amphitrope.

Pisum offre donc la combinaison de deux types: c'est une graine amphitrope. » Dans notre système, les ovules amphitropes de Mirbel correspondent aux ovules ana-amphitropes et hémi-amphitropes, que l'on rencontre par exemple chez les Légumineuses et les Rhoeadales (fig. 1); ils ont un raphé bien marqué et une hypostase latérale, qui rappelle leur parenté avec les ovules simplement anatropes. Par contre, ils s'opposent aux ovules ortho-amphitropes de notre système, où l'hypostase est basale, en prolongement du micropyle.

Pour Goebel, l'amphitropie n'est pas la superposition de la courbure campylotrope (courbure du nucelle) à la courbure anatrope (courbure du funicule); c'est un type spécial de courbure du nucelle. La courbure campylotrope affecte en effet la région micropylaire, qui se recourbe vers le funicule; simultanément, ce dernier s'infléchit, de telle sorte que le corps de l'ovule bascule pour devenir plus ou moins perpendiculaire au funicule. La courbure amphitrope affecte au contraire la portion médiane du nucelle. Une prolifération des téguments ou des tissus funiculaires (le corps basal, en noir sur les figures 1 et 2) s'avance dans le nucelle; celui-ci se soulève en dos d'âne. Cette courbure « à deux pentes » est caractéristique de l'amphitropie au sens de Goebel.

Cet auteur insiste, d'autre part, sur la réalisation progressive des différentes courbures et note que l'amphitropie et la campylotropie ne se parfont entièrement qu'au cours de la maturation. Il arrive même qu'elles ne débutent qu'après la fécondation; tel est le cas des Géraniacées, où l'ovule est anatrope à l'anthèse pour devenir campylotrope pendant la maturation. Les courbures responsables de l'organisation de l'ovule paraissent donc liées à son développement physiologique et à celui de l'embryon.

Notons qu'en plus des cinq catégories énumérées ci-dessus, on a décrit d'autres types d'ovules. Toutefois, il s'agit de cas particuliers à un groupe, sans portée générale. Un bon exemple est l'ovule *circinotrope* rencontré chez certaines Cactacées et Plumbaginacées. Nous n'avons pas à nous en préoccuper ici.

Terminologie proposée.

Notre classification des types d'ovules s'inspire de deux hypothèses:

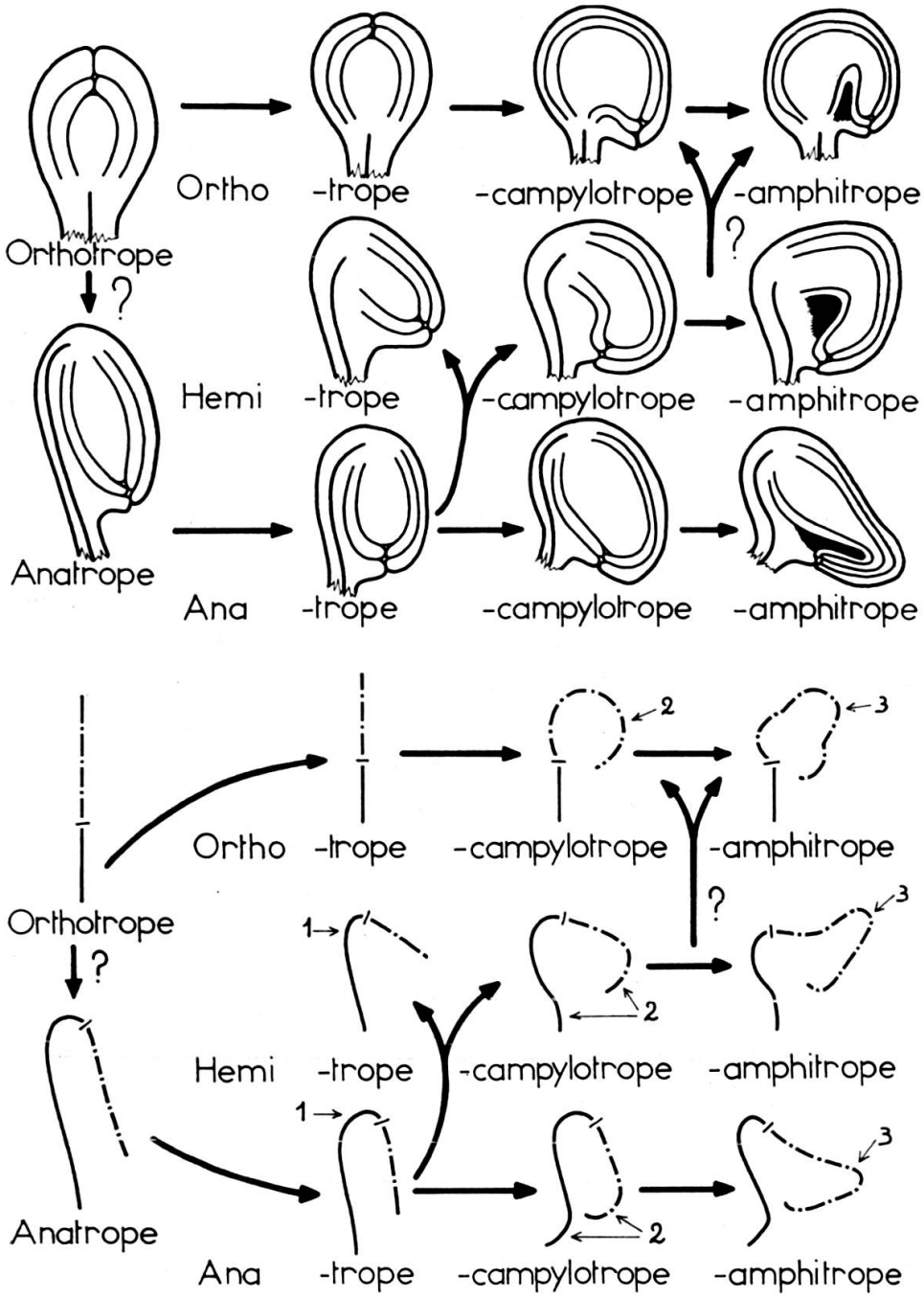

Fig. 1.

Tableau de classification des ovules.

En haut, les deux formes fondamentales, orthotrope et anatrope, et les trois séries qui en dérivent: orthotrope, anatrope et hémitrope. En bas, les mêmes ovules représentés par les axes de leur funicule (trait plein) et de leur nucelle (pointillé); l'hypostase est figurée par un petit trait perpendiculaire. Les flèches noires indiquent les filiations entre les différents types: le passage de l'hémi-amphitropie à l'ortho-amphitropie et à l'orthocampylotropie est hypothétique. Voir le texte pour les explications complémentaires.

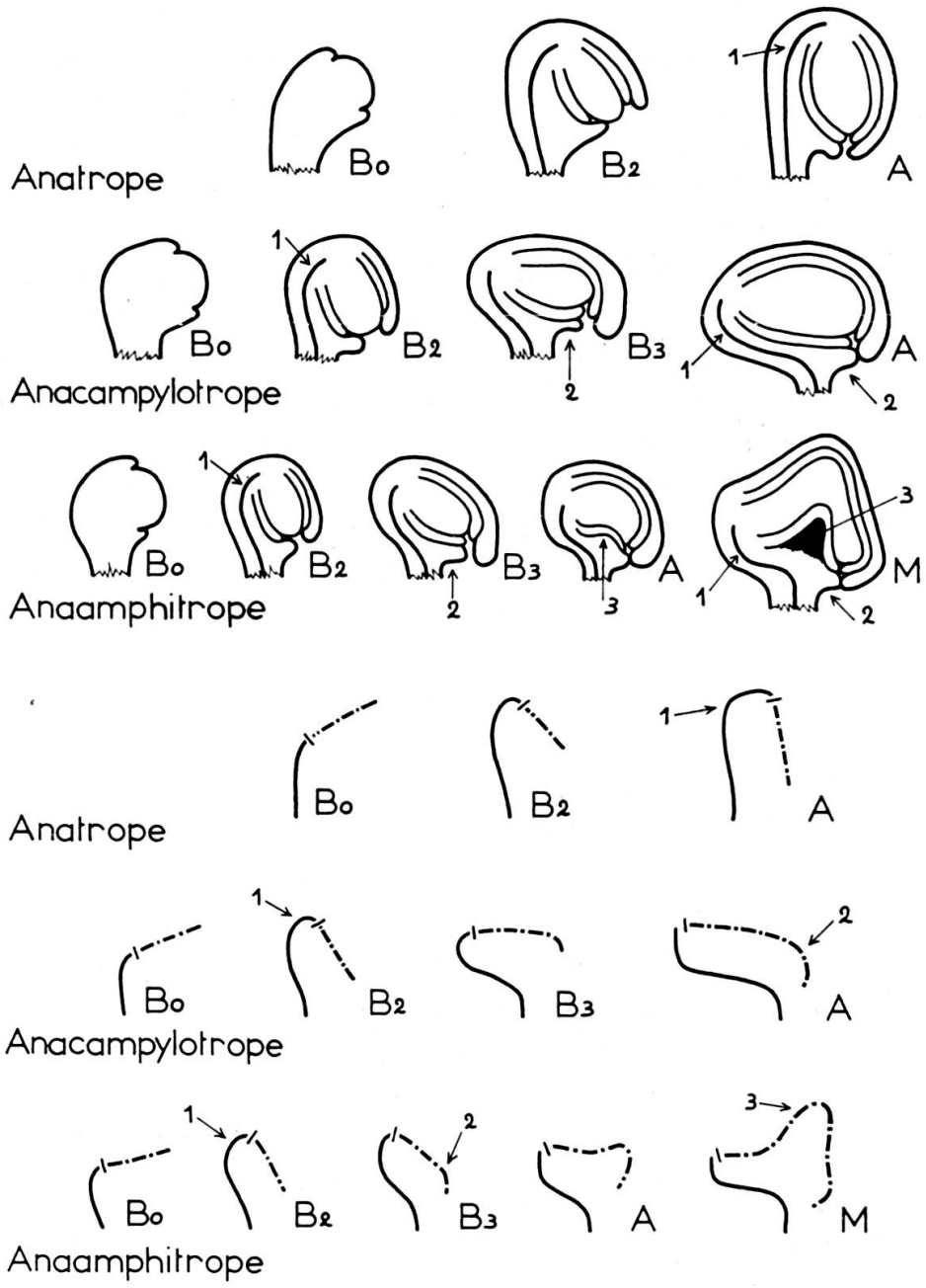

Fig. 2.

Morphogénie de trois ovules de la série anatrope.

En haut, les ovules avec en traits pleins la vascularisation du funicule; en bas, les mêmes ovules réduits aux axes de leur nucelle et de leur funicule Les chiffres 1, 2 et 3 désignent les courbures successives, respectivement l'anatrope, la campylotrope et l'amphitrope. Voir les explications complémentaires dans le texte. B_0, B_2, B_3, A et M désignent des stades successifs dans la morphogénie de l'ovule: voir note [3].

1° Il n'existe que deux formes fondamentales d'ovules, l'orthotrope et l'anatrope. Les autres types d'ovules dérivent de ces formes de base. En conséquence, il est possible de répartir les ovules en deux grandes séries, la série orthotrope et la série anatrope. L'observation montre qu'il faut y ajouter une série hémitrope, dérivée de la série anatrope, et qui se développe parallèlement à cette dernière.

Il est actuellement difficile de dire qui est le plus primitif: l'ovule anatrope ou l'ovule orthotrope. Les données de la paléobotanique de même que l'ontogénèse de l'ovule semblent désigner l'ovule orthotrope comme le plus ancien. En effet, l'ovule anatrope se courbe progressivement à partir d'un mamelon orthotrope ou à peine asymétrique (voir plus bas: vérifications morphogéniques et figure 2). Quant à l'ovule hémitrope, il s'est toujours présenté au cours de nos observations (Rhoeadales, Légumineuses) comme un dérivé de l'ovule anatrope, dérivé qui lui est encore étroitement apparenté.

2° La campylotropie puis éventuellement l'amphitropie viennent se superposer à la forme de base orthotrope, anatrope ou hémitrope. Comme elles apparaissent successivement au cours de l'ontogénèse, il est raisonnable de conclure qu'il s'agit d'acquisitions phylogéniquement plus récentes, l'amphitropie surtout.

Nous n'avons jamais observé d'amphitropie sans une courbure campylotrope préalable. Il peut cependant arriver que la campylotropie soit à peine esquissée, chez les Crucifères, par exemple (Bersier et Bocquet 1960*a*). Goebel signale également le développement de l'ovule de l'*Hydrocleis nymphaeoides* (*l. c.* p. 2005, fig. 2062) chez qui l'amphitropie succède immédiatement à l'anatropie, sans aucune campylotropie.

Ces deux principes nous permettent de dresser un tableau (fig. 1 en haut) comprenant trois séries parallèles: orthotrope, anatrope et hémitrope. Dans chaque série on distingue trois paliers d'un degré de complexité croissant:

1. Les formes de base, soit les ovules:
   a) *orthotrope* (funicule rectiligne), exemple les *Polygonum*;
   b) *anatrope* (funicule courbé de 160 à 180°, en dessous de l'hypostase), exemple les *Ranunculus*;

c) *hémitrope* (funicule incomplètement courbé), exemple les *Caesalpinia*.

2. Les dérivés campylotropes, d'apparence réniforme chez qui l'extrémité du nucelle est recourbée, soit les ovules:
   a) *orthocampylotrope* (funicule droit, micropyle courbé), exemple les *Caryophyllacées*;
   b) *anacampylotrope* (funicule complètement courbé, micropyle courbé), exemple le *Cercis*;
   c) *hémicampylotrope* (funicule partiellement courbé, micropyle courbé), exemple les *Phaseolus*.
3. Les dérivés amphitropes, en général d'apparence sphérique ou pyramidale, chez qui une déformation en dos d'âne du nucelle vient s'ajouter à la campylotropie, soit les ovules:
   a) *ortho-amphitrope* (funicule droit, micropyle courbé, nucelle en dos d'âne), exemple l'*Atriplex*;
   b) *ana-amphitrope* (funicule complètement courbé, micropyle courbé, nucelle en dos d'âne), exemple les *Astragalus*;
   c) *hémi-amphitrope* (funicule incomplètement courbé, micropyle courbé, nucelle en dos d'âne), exemple le *Pisum*.

Nous disposons alors de neuf termes précis pour décrire les ovules. De plus, nous mettons en évidence deux filiations principales, l'orthotrope d'une part, et l'anatrope-hémitrope d'autre part. Une valorisation phylogénique est proposée: l'évolution va de la forme de base à la campylotropie, puis à l'amphitropie.

En apportant une définition plus nuancée de la campylotropie et de l'amphitropie, notre terminologie devient un instrument utile pour le systématicien. Elle permet par exemple de résoudre certaines contradictions apparentes: ainsi l'ovule réniforme du *Phaseolus*, une Légumineuse, semble plus proche de l'ovule également réniforme des Caryophyllacées que de l'ovule sphérique de certaines Légumineuses voisines, comme le *Pisum*. En réalité, les ovules du *Phaseolus* (hémicampylotropes) comme ceux du *Pisum* (hémi-amphitropes) appartiennent à la série anatrope-hémitrope et sont donc apparentés. Au contraire l'ovule des Caryophyllacées (orthocampylotrope) appartient à la série orthotrope: bien que la campylotropie leur donne à tous deux un aspect réniforme, il n'y a aucun lien entre l'ovule des Caryophyllacées et celui du *Pisum*.

La partie inférieure de la figure 1 schématise le tableau de classification des ovules. Ces derniers sont représentés par les axes de leur funicule (trait plein) et de leur nucelle (trait interrompu); une barre transversale figure l'hypostase. La courbure anatrope (au sommet du funicule) est désignée par le chiffre 1; la courbure campylotrope (dans la région micropylaire, avec renversement conjoint du funicule) par 2; l'amphitropie (dans la région médiane du nucelle) par 3.

Valeur phylogénique des catégories d'ovules proposées.

Nous avons vérifié la commodité de la nomenclature proposée par des applications pratiques: dans les groupes que nous avons étudiés, notre terminologie s'est avérée satisfaire toutes les éventualités.

Il importait plus encore d'éprouver la valeur phylogénique de cette classification, qui tient compte du degré de complexité des ovules. Nous avons eu recours à deux sortes de vérifications.

1° *Les vérifications systématiques* (chez les Légumineuses et les Rhoeadales principalement).

Nous avons trouvé des ovules anatropes dans les groupes considérés comme primitifs par les systématiciens: Papavéroïdées et Mimosoïdées, par exemple. A des groupes de niveau évolutif moyen correspondent des ovules hémitropes ou campylotropes, donc des ovules de complication moyenne, par exemple chez les Hypecoïdées, les Césalpinioïdées et les tribus les plus primitives des Lotoïdées (Sophorées, Podalyriées). Enfin, c'est dans les groupes systématiques évolués que l'on rencontre les ovules amphitropes: les tribus des Viciées, des Trifoliées et des Génistées chez les Légumineuses; les Fumarioïdées, les Capparidacées et les Crucifères chez les Rhoeadales.

Nos applications systématiques semblent donc bien montrer que la classification proposée est mieux qu'une nomenclature. Elle permet de tirer des conclusions sur la phylogénie des groupes étudiés: les formes anciennes sont les plus simples; les formes récentes sont plus complexes; l'hypothèse de deux filiations fondamentales, l'une orthotrope, l'autre anatrope-hémitrope, est raisonnable, car on ne trouve jamais dans une même famille à la fois des ovules de la série orthotrope et des ovules de la série anatrope.

2° *Vérifications morphogéniques.*

Les très nombreux développements que nous avons suivis chez les Légumineuses, les Rhoeadales et les Renonculacées, du mamelon primordial à la graine mûre, nous permettent de donner dans la figure 2 (en haut) une représentation schématique de la morphogénèse de trois ovules de la série anatrope (anatrope, anacampylotrope et ana-amphitrope). En bas de la figure 2, les mêmes ovules sont réduits aux axes du nucelle (trait interrompu) et du funicule (trait plein). Les chiffres 1, 2 et 3 représentent respectivement les courbures anatrope, campylotrope et amphitrope.

Ovule anatrope: les téguments apparaissent sur le mamelon primordial en position orthotrope ou, le plus souvent, faiblement asymétrique. La courbure du funicule s'accentue progressivement. Elle est en général terminée avant l'anthèse (au stade B_3) [1].

Ovule campylotrope (plus exactement dans l'exemple de la figure 2: anacampylotrope): les ovules de ce type commencent par devenir anatropes par la courbure du funicule (figure 2, chiffre 1). Cette courbure est en général plus rapidement réalisée que chez l'ovule anatrope simple. Elle est relayée, dès le stade B_2 et souvent avant d'être tout à fait terminée, par la courbure campylotrope (chiffre 2). Le micropyle s'infléchit alors vers le funicule; cette croissance asymétrique s'accompagne d'un renversement de l'ovule par torsion de la base du funicule. A l'anthèse (A) l'ovule campylotrope est réniforme. Il se peut que la campylotropie s'accentue encore au cours de la maturation, suivant le groupe considéré.

Ovule amphitrope (plus exactement dans l'exemple de la figure 2: ana-amphitrope): la morphogénèse est ici encore plus compliquée. Une troisième courbure intervient, l'amphitropie, qui affecte la portion médiane du nucelle (chiffre 3). Aussi les trois phénomènes se télescopent-ils souvent: l'anatropie (fig. 2, chiffre 1) se termine à peine qu'elle est dépassée par la campylotropie (fig. 2, chiffre 2); cette dernière est rapidement masquée par l'amphitropie (fig. 2, chiffre 3). L'amphitropie est rarement complète à l'anthèse. En général, son développement semble lié à celui du sac embryonnaire, puis de l'embryon.

Remarquons à ce propos que l'allure extérieure d'une graine peut parfois différer notablement de l'aspect de l'ovule dont elle provient.

Dans bien des cas, il est nécessaire de suivre au moins en partie le développement de l'ovule pour pouvoir classer la graine. Il arrive, par exemple, qu'il soit difficile de dire à maturité si la graine amphitrope appartient à la série anatrope ou hémitrope, tant elle est déformée. Certaines Crucifères paraissent même avoir des graines mûres ortho-amphitropes, alors que la forme de l'ovule les classe indiscutablement dans la série hémitrope.

On voit que la morphogénèse des ovules vient également confirmer la valeur phylogénique de la classification proposée. L'apparition successive, c'est-à-dire l'indépendance des trois courbures anatrope, campylotrope et amphitrope au cours de l'ontogénèse, est un phénomène réel. Il est alors normal que la campylotropie et surtout l'amphitropie caractérisent des groupes à la fois plus restreints et plus évolués. Leur apparition tardive dans l'ontogénèse les désigne en effet comme des acquisitions récentes.

Les relations phylogéniques entre les différents types d'ovules, telles que nous les concevons actuellement, sont résumées par les flèches de la figure 1. Nos conclusions n'ont été vérifiées en détail que dans la série anatrope-hémitrope. Il est possible que la situation soit plus complexe dans la série orthotrope. Il se pourrait, en effet, que l'orthotropie soit parfois secondaire: les Crucifères, par exemple, sont d'origine hémitrope. Chez certaines espèces cependant (genres *Cardamine* et *Moricandia*, par exemple) l'hémitropie et la campylotropie sont masquées par une amphitropie très forte et précoce: l'ovule paraît à l'anthèse presque ortho-amphitrope. Nous pensons que, par une sorte de surévolution, certains groupes ont peut-être acquis ainsi une apparente orthotropie. L'étude complète des Centrospermées devrait permettre de résoudre cette question (étude en cours).

Cas tératologiques.

Nous avons montré dans la figure 2 comment des examens morphologiques donnent l'impression que les différentes courbures qui se succèdent dans l'ontogénèse de l'ovule sont des phénomènes indépendants entre eux. Il serait important d'apporter la preuve physiologique de cette indépendance en modifiant la croissance de l'ovule.

Reed (1944) a cultivé des plants de *Pisum* dans un milieu carencé en zinc. Les ovules du pois sont hémi-amphitropes, mais Reed a

obtenu dans les plantes carencées des graines qui, en plus d'une déficience de taille, étaient généralement anatropes. Nous expliquons ce résultat ainsi: seule la première des courbures, l'anatrope, s'est réalisée. L'ovule est anatrope parce que les courbures plus récentes, la campylotrope et l'amphitrope, ont été sélectivement supprimées par la carence. On voit bien alors qu'elles se superposent à une anatropie fondamentale.

Nous ne sommes malheureusement pas outillés pour de telles recherches. Toutefois, un certain nombre de cas tératologiques ont apporté des renseignements comparables. Il s'agit de ce type d'anomalies de croissance, qui, comme le souligne Harrison (1952), éclairent les processus normaux. L'un de nous (Bocquet 1959, p. 224, fig. 4) signalait un ovule anormal chez l'*Heliosperma quadridentatum*: à la place d'être orthocampylotrope comme chez toutes les Caryophyllacées, il était orthotrope. Cette malformation naturelle rejoint les expériences de Reed, et montre que dans la série orthotrope également la campylotropie vient se superposer à la forme de base.

Nous avons observé depuis un certain nombre de cas similaires dans la série anatrope-hémitrope. Nous les décrivons ci-dessous.

Observations.

1. *Léguminosae - Mimosoideae.*

Nous avons récolté en serre différentes espèces d'*Acacia* en vue d'étudier leurs ovules. Nous n'avons jamais réussi à trouver des ovules normaux, ni des graines mûres; ce que nous attribuons aux conditions de culture. A titre de comparaison, nous donnons le développement de l'ovule d'*Albizzia julibrissin*, qui fructifie régulièrement au jardin botanique.

Albizzia julibrissin Durazz. (CEBB [2] n° 284: Jardin botanique de Genève), fig. 3A, stades c, e et g [1].

Au *stade c* (= stade B [2] des figures 1 et 2) l'anatropie est déjà presque complètement réalisée, conformément au schéma que nous avons donné plus haut. On distingue les deux téguments qui entourent

[2] CEBB: *Collection d'étude Bocquet et Bersier*. Dans la mesure du possible, un témoin du matériel employé est déposé au Conservatoire de Botanique de la Ville de Genève, en général à l'état sec, avec toutes les indications relatives aux examens effectués.

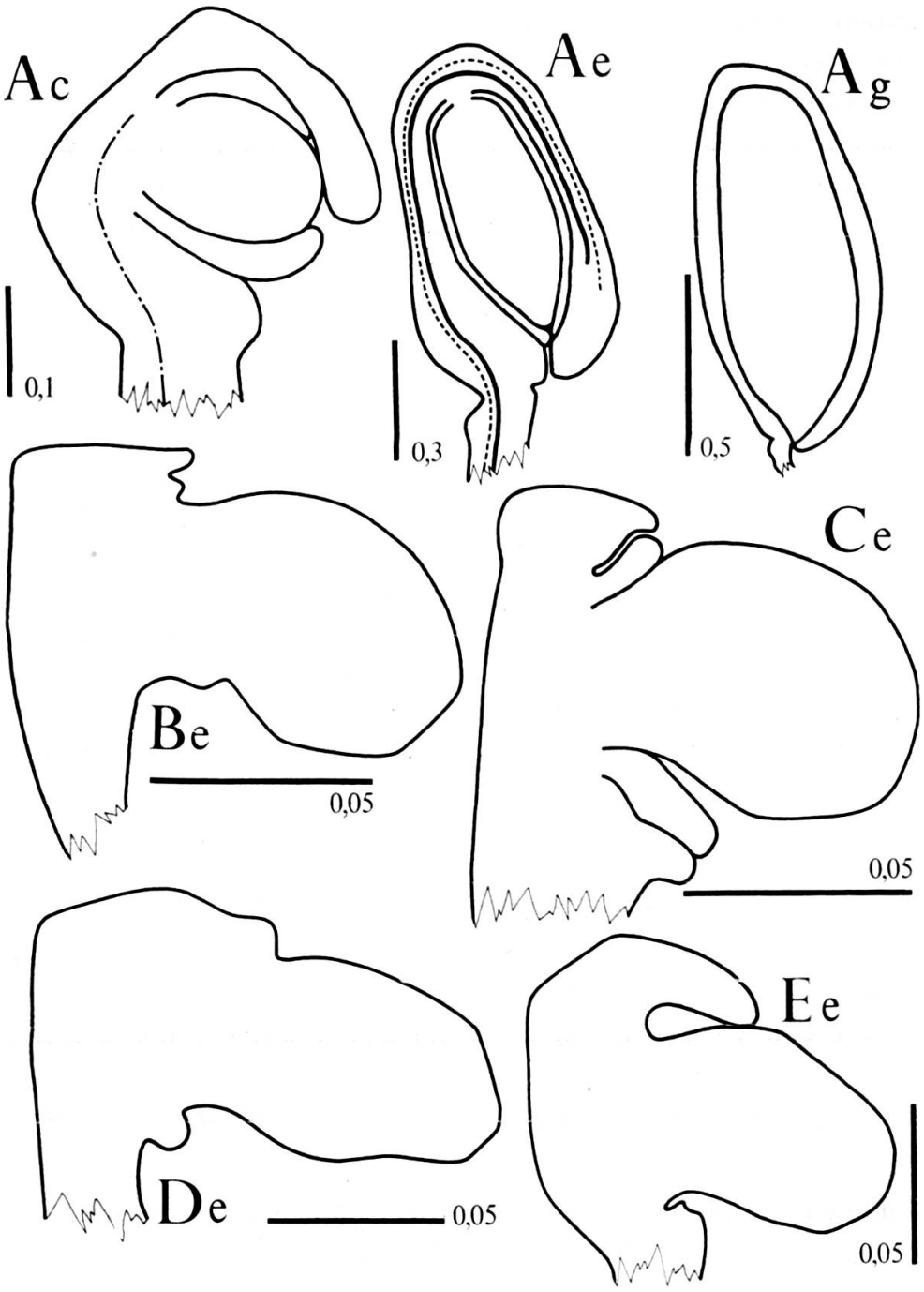

Fig. 3.

A: *Albizzia julibrissin* Durazz., développement normal témoin.
B: *Acacia uncinella* Benth., développement tératologique.
C: *Acacia neriifolia* A. Cunn., id.
D. *Acacia glaucoptera* Benth., id.
E: *Acacia armata* R. Br., id.

Les lettres a, b, c, d, e, f, g désignent des stades successifs de la morphogénie de l'ovule: voir note [1].

déjà le nucelle presque entièrement. Le tissu prévasculaire est en place [3].

Stade e (anthèse): l'anatropie est complète, les téguments contiennent un nucelle de taille normale. La vascularisation (liber et bois [3]) est achevée.

Stade g: la graine a conservé le type anatrope de l'ovule. Il est difficile de distinguer les limites des téguments et la vascularisation, car les tissus sont chargés de matières colorantes.

Acacia uncinella Benth. (CEBB n° 320, jardin botanique d'Edimbourg) , fig. 3A, stade e.

Au *stade e* (anthèse), les téguments sont à peine indiqués par des bourrelets. L'ovule est resté très petit (0,1 mm), mais le nucelle est disproportionné: Reed a obtenu des malformations semblables sur ses *Pisum* carencés en Zinc. Il n'y a aucune vascularisation visible. Enfin, l'anatropie est incomplète, la courbure n'ayant pas dépassé 90°.

Acacia neriifolia A. Cunn. (CEBB n° 312, Jardin botanique de Genève), fig. 3C, stade e.

Acacia glaucoptera Benth. (CEBB n° 349, Wintergarten des Burggartens, Vienne), fig. 3D, stade e.

Acacia armata R. Br. (CEBB n° 348, Wintergarten des Burggartens, Vienne), fig. 3E, stade e.

Ces trois espèces ont montré le même type de malformation que l'*Acacia uncinella.*

2. *Leguminosae - Lotoideae.*

Nous avons trouvé à plusieurs reprises des graines anormales dans les gousses du *Laburnum anagyroides* (fig. 4B). Cette espèce a des ovules hémi-amphitropes, chez qui l'amphitropie se développe essentiellement après l'anthèse. Nous donnons un développement normal à titre de comparaison (fig. 4A).

[3] Le tissu prévasculaire est indiqué par un trait interrompu (fig. 6C). Le tissu ligneux est désigné par un trait plein (fig. 6D). Le tissu libérien par un pointillé (fig. 6E).

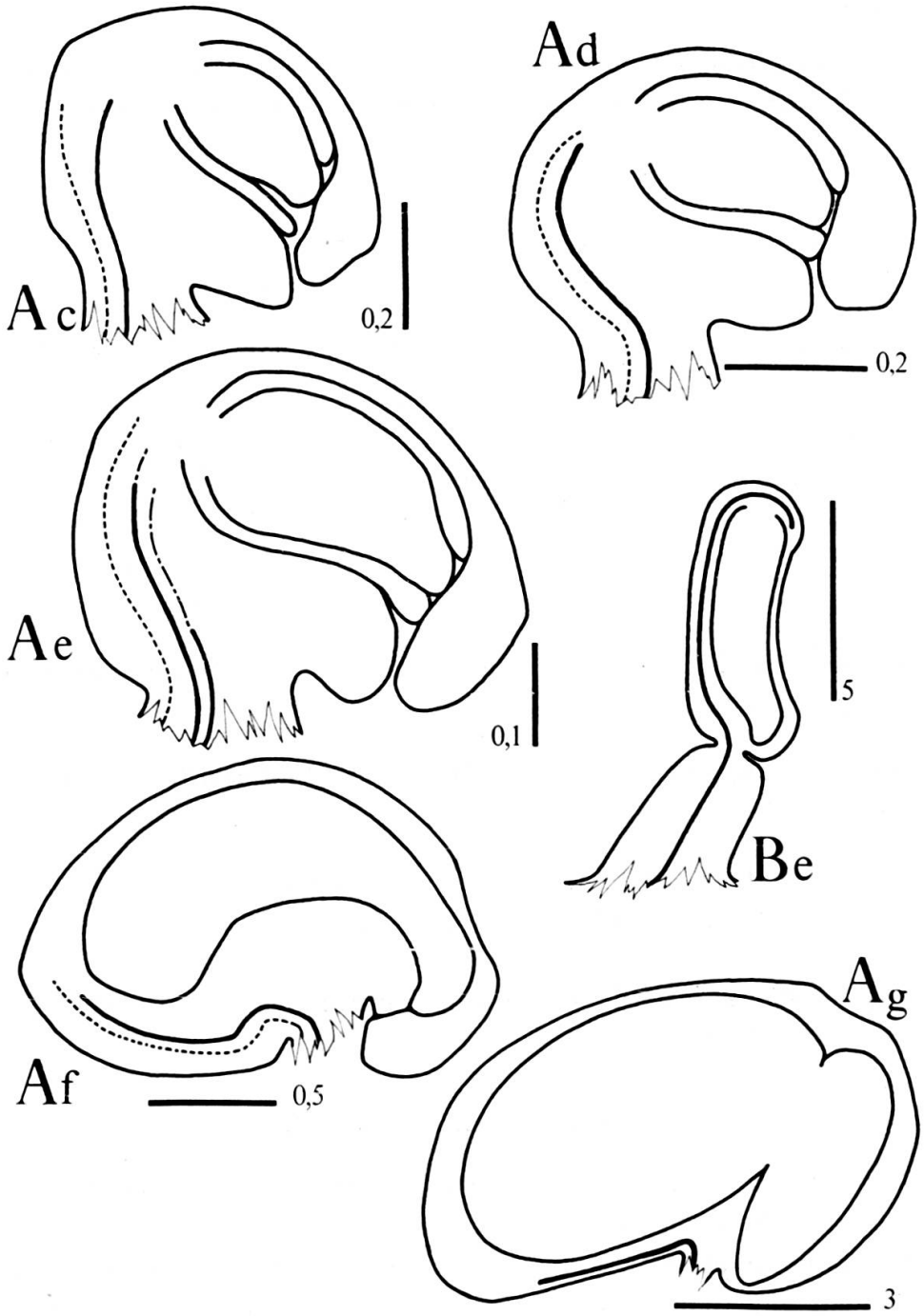

Fig. 4.

Laburnum anagyroides Med.

A: Développement normal, stades c à g^3.
B: Ovule anormal à l'anthèse (stade e); il est anatrope.

Laburnum anagyroides Med. (Syn. *Cytisus laburnum* L., CEBB nº 287, Jardin botanique de Genève), fig. 4A: développement normal.

Figure 4A, *stade c*: dans le développement normal, la courbure anatrope reste toujours imparfaite. Au stade c elle atteint son ouverture minimum; l'ovule est alors hémitrope. Un début de campylotropie se manifeste par l'asymétrie des téguments: la portion distale de la lèvre supérieure est plus forte que la proximale. Le système vasculaire est en place.

Au *stade d*, juste avant l'anthèse, la campylotropie est complète: le micropyle est incurvé vers le funicule; ce dernier a basculé en arrière.

Au *stade e*, à l'anthèse, l'ovule n'a guère changé. Cependant, un léger soulèvement du plancher de l'ovule annonce la formation du corps basal et le début de la courbure amphitrope.

Stade f: pendant la maturation, l'amphitropie soulève le corps de l'ovule en dos d'âne.

Stade g: à maturité, l'amphitropie est forte. Les cotylédons se trouvent dans la branche chalazienne de la cavité embryonnaire, la radicule dans la branche micropylaire.

Figure 4B, *stade e*: chez un ovule anormal, à l'anthèse, seule la courbure anatrope s'est réalisée, mais complètement. A part sa taille réduite, un tel ovule serait normal chez une Mimosoïdée: il est en effet simplement anatrope.

3. *Papaveraceae.*

Chez les Papavéracées, le *Platystemon californicus* (fig. 6A) nous a fourni une anomalie semblable (fig. 6B). Comme nous n'avons qu'un matériel restreint de cette espèce, nous donnons pour comparer un développement d'ovule normal chez *Papaver alpinum* (fig. 5A).

Papaver alpinum L. (CEBB nº 472, Jardin botanique de la Ville de Genève), fig. 5A, stades a à f.

Stade a: les téguments apparaissent en position légèrement asymétrique. Puis la courbure anatrope se réalise. Il est particulièrement évident chez les Papavéracées qu'elle touche le haut du funicule.

Stade b: la courbure anatrope a atteint son ouverture minimum (50°). L'ovule est hémitrope. Mise en place du tissu prévasculaire.

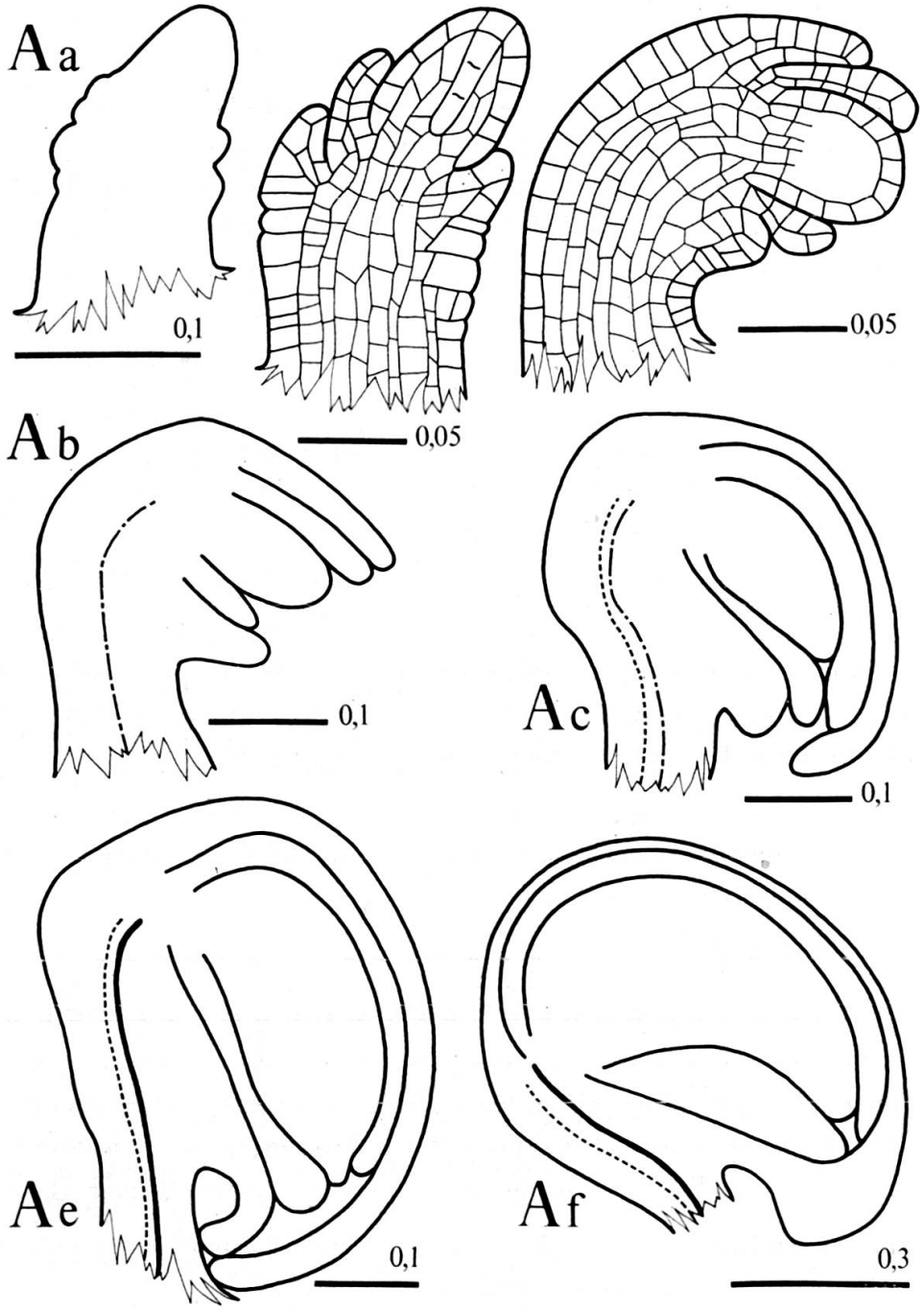

Fig. 5.

A: *Papaver alpinum* L., développement normal d'une Papaveroïdée, stades a à f³. Comparer avec la figure 6.

Stade c: la campylotropie apparaît avec la courbure de la région micropylaire. Cette courbure dissimule l'hémitropie: on pourrait croire l'ovule du Papaver anatrope. Cependant, l'axe de la partie médiane du funicule et l'axe de la base du nucelle font toujours un angle de 50°.

Stade e (anthèse): l'ovule est hémicampylotrope. L'hémitropie est encore plus difficile à déceler à ce stade. Toutefois l'orientation oblique et la position semi-latérale de l'hypostase sont caractéristiques de l'hémitropie. Dans un ovule anacampylotrope l'hypostase est tout à fait latérale et perpendiculaire à l'axe du funicule. Elle est également perpendiculaire, mais en position basale, chez un ovule orthocampylotrope.

Stade f: aucune différence à part la taille.

Platystemon californicus Benth. (CEBB nº 519, Jardin botanique de Copenhague), fig. 6A: développement normal; fig. 6B: anormal.

Figure 6A, *stades e, f et g:* développement normal correspondant en tout point à celui du *Papaver alpinum*: l'ovule est hémicampylotrope.

Figure 6B, *stade e:* l'ovule anormal est un peu plus petit que l'ovule normal. Son développement n'a pas dépassé le stade b du *Papaver alpinum*. Le funicule est en effet courbé selon une hémitropie assez ouverte; les téguments ne montrent aucune trace de campylotropie. Seule donc la première des courbures s'est réalisée.

4. *Cruciferae.*

Nous avons relevé chez *Moricandia arvensis* un cas tout à fait analogue, mais sur un ovule hémi-amphitrope.

Moricandia arvensis DC. (CEBB nº 533, Jardin botanique de Copenhague), fig. 7A: développement normal; 7B: anormal.

Figure 7A, *stade a:* l'hémitropie se met en place. Tissu prévasculaire.

Stade b: une très légère campylotropie se manifeste par une asymétrie des téguments et une flexion de la base du funicule. Tissu prévasculaire et libérien.

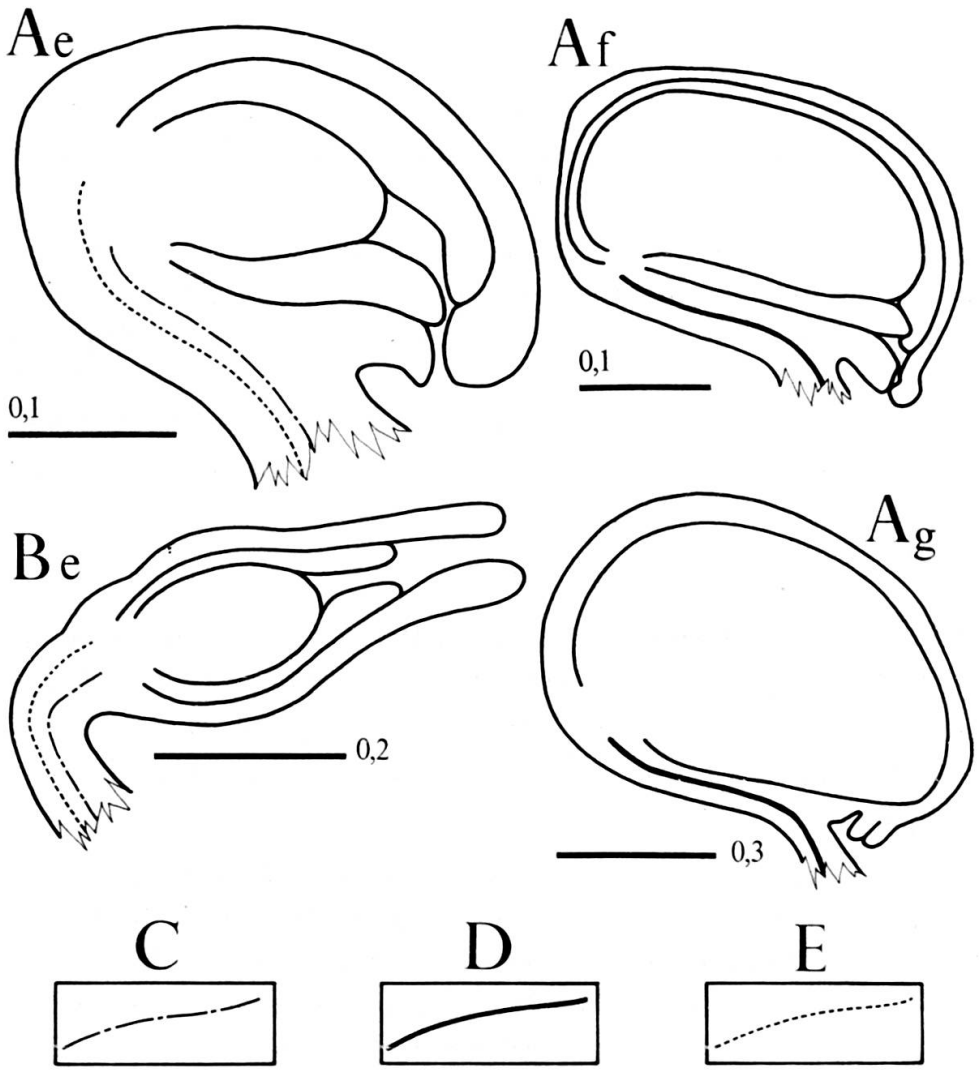

Fig. 6.

A: *Platystemon californicus* Benth., développement normal, stades e, f, g^3.
B: *P. californicus*, ovule anormal, hémitrope, à l'anthèse (stade e). Remarquer la localisation précise de la courbure, qui affecte le sommet du funicule.
C: Tissu prévasculaire.
D: Tissu conducteur du bois.
E: Tissu conducteur du liber.

Stade d: la flexion du funicule est très nette; par contre la courbure du micropyle est peu marquée. La campylotropie est donc ici assez discrète. Elle va s'accentuer jusqu'à l'anthèse, mais une forte et précoce amphitropie la masque. Début de la lignification.

Stade e: l'ovule est hémiamphitrope.

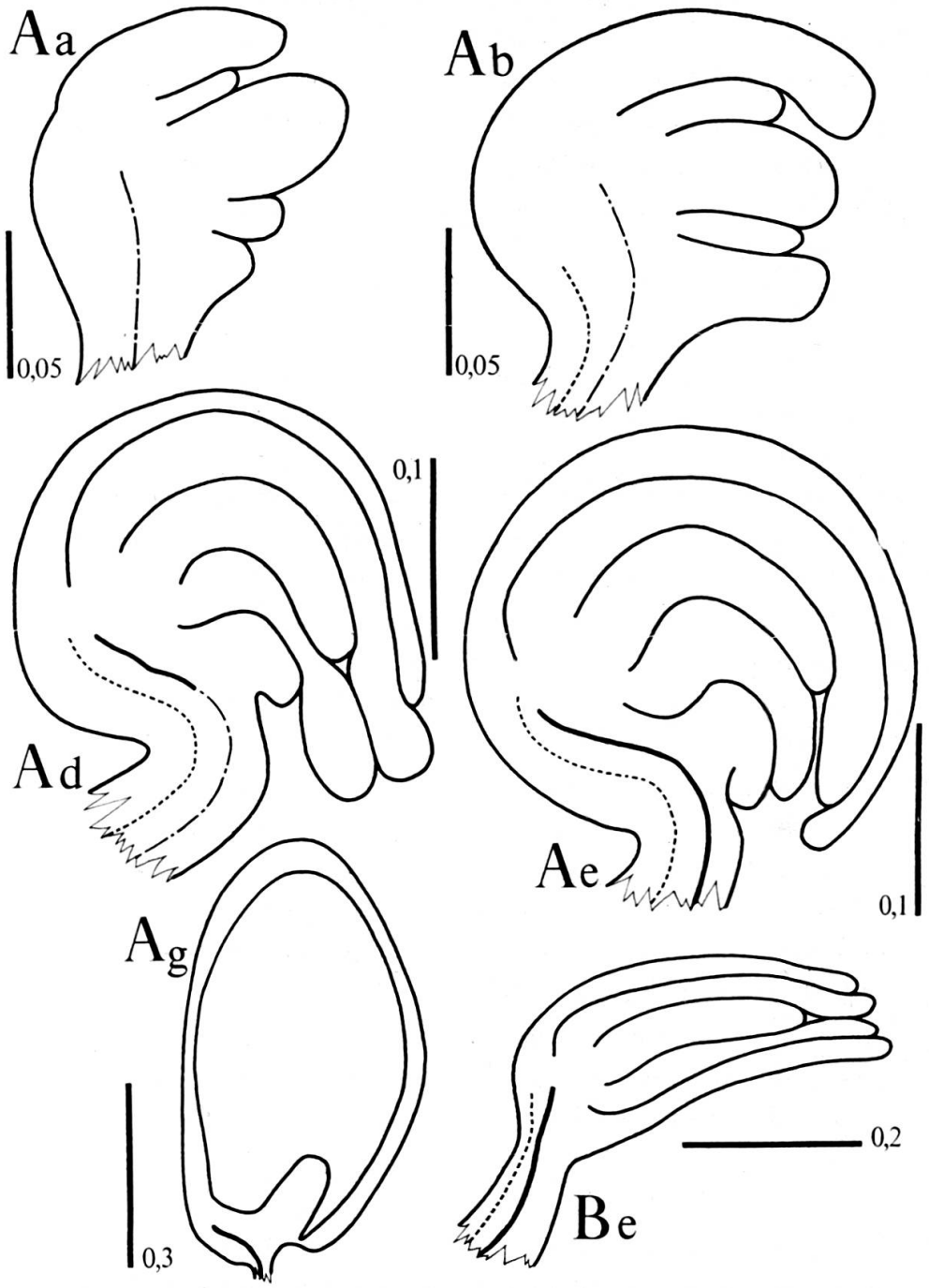

Fig. 7.

A: *Moricandia arvensis* DC., développement normal, stades a à g^3.
B: *Moricandia arvensis*, ovule anormal à l'anthèse (stade e); seule l'hémitropie est en place, un peu plus ouverte que dans l'ovule normal.

Stade g: l'amphitropie s'est accentuée pendant la maturation au point que la graine est pyramidale. Elle pourrait passer pour ortho-amphitrope si l'on ne connaissait pas son développement.

Figure 7B, *stade e:* bien qu'à l'anthèse, l'ovule est plus petit que la normale et n'a pas dépassé le stade b; il est hémitrope, avec des téguments droits. Ni la campylotropie, ni l'amphitropie ne sont intervenues.

Conclusions.

Les différents cas tératologiques décrits ci-dessus sont le résultat d'un désordre de la croissance. Ce désordre est en général localisé et rare: un seul ovule anormal est découvert dans un grand nombre d'examens. Les anomalies observées sont donc exceptionnelles, sauf chez l'*Acacia*, où elles dépendent des conditions de culture et deviennent la règle. Elles n'ont évidemment pas la valeur démonstrative d'expériences contrôlées. Néanmoins, à défaut de telles expériences, il nous a semblé possible de tirer parti des cas tératologiques, en gardant à l'esprit les distinctions pertinentes établies par Harrison (1952). Nous avons tiré les conclusions suivantes:

1° L'anatropie apparaît comme un phénomène nettement indépendant des deux courbures ultérieures, campylotrope et amphitrope: une anomalie de la croissance supprime, en effet, la campylotropie et l'amphitropie, mais l'anatropie n'est pas affectée, ou l'est dans une faible mesure. On peut le comprendre, car l'anatropie se met en place dès les stades les plus jeunes.

2° Dans l'ontogénie de l'ovule, l'anatropie apparaît ainsi comme un processus plus précoce que les deux autres courbures: il est donc raisonnable de lui attribuer une plus grande ancienneté en phylogénie.

3° Cette plus grande ancienneté de l'anatropie justifie son choix comme critère fondamental dans notre classement: il existe trois séries parallèles, l'orthotrope d'une part, l'anatrope et l'hémitrope d'autre part. Les courbures campylotrope et amphitrope permettent de distinguer des paliers évolutifs de niveau équivalent dans chaque série.

4° L'anatropie et l'hémitropie affectent uniquement le sommet du funicule et non les téguments: en effet, la suppression de la cam-

pylotropie (chez le *Platystemon*) ou de l'amphitropie (chez le *Laburnum* ou le *Moricandia*) laisse un ovule dont les téguments sont parfaitement droits. L'anatropie est indépendante de la campylotropie et de l'amphitropie non seulement physiologiquement par son époque d'apparition, mais aussi morphologiquement par sa localisation.

5° Il faut remarquer que chez un ovule anatrope, l'anatropie se réalise plus lentement que chez un ovule anacampylotrope ou anaamphitrope: chez les *Acacia* étudiés (de même que chez l'*Eschscholtzia* cité par Meyen, 1839: 265-266), la courbure anatrope est davantage affectée par une anomalie de la croissance qu'elle ne l'est chez le *Platystemon* ou le *Moricandia*.

6° Il est impossible d'affirmer que l'amphitropie et la campylotropie sont également indépendantes entre elles, puisque les anomalies de la croissance de l'ovule les ont toujours affectées toutes deux simultanément. Cependant, le développement normal d'un ovule amphitrope (chez le *Laburnum* ou le *Moricandia*, par exemple) laisse supposer que l'amphitropie est étroitement liée au développement de l'embryon. Elle se réalise essentiellement après l'anthèse. Tant par son apparition tardive que par sa localisation anatomique, elle paraît donc distincte des deux précédentes courbures, l'anatrope et la campylotrope.

7° Une expérimentation, que nous ne sommes pas à même d'effectuer, permettrait de préciser le degré d'indépendance des trois courbures entre elles. Les relations entre le développement de l'embryon et l'amphitropie pourraient probablement être confirmées. Il faut remarquer que l'embryon prend un grand développement et se courbe dans tous les cas où l'ovule est amphitrope.

Dans des travaux antérieurs, nous avons sommairement posé les principes d'une nouvelle classification des formes d'ovules: cette classification est ici exposée en détail. Par la même occasion, nous justifions les hypothèses de base en regroupant les résultats précédemment publiés et en décrivant un certain nombre de cas tératologiques. Dans une mesure qui n'est pas négligeable, ces cas tératologiques viennent appuyer nos vérifications antérieures, systématiques et morphogéniques. Il nous semble désormais raisonnable de considérer notre terminologie comme un bon instrument de travail. Il est

possible cependant que des modifications doivent être apportées, à mesure que de nouveaux résultats seront obtenus, tout spécialement dans la série orthotrope.

Ce travail a été effectué dans les laboratoires de la Ville de Genève. Nous remercions le Conseil national de la Recherche, qui a fourni les appareils nécessaires. Nos remerciements également à la direction des jardins botaniques de Copenhague et d'Edimbourg, ainsi qu'à la direction du Burggarten de Vienne, pour les plantes que nous avons reçues. Que Mlle Guibentif, qui a bien voulu se charger de la mise au point de nos dessins, trouve ici l'expression de notre reconnaissance.

BIBLIOGRAPHIE

BOCQUET, G. 1958. Structure de l'ovule campylotrope. *Actes Soc. helv. Sci. nat. Glaris* 58: 137.

—— 1959. The campylotropous ovule. *Phytomorphology* 9: 217.

—— et J. D. BERSIER. 1959. Les formes d'ovules chez les Légumineuses. *Actes Soc. helv. Sci. nat. Lausanne* 59: 158.

BERSIER, J. D. 1960. L'ovule anatrope: *Ranunculaceae. Bull. Soc. bot. Suisse* 70: 163.

—— et G. BOCQUET. 1960*a*. L'ovule campylotrope: les Rhoeadales. *Actes Soc. helv. Sci. nat. Aarau* 60: 111.

—— et G. BOCQUET. 1960*b*. Les méthodes d'éclaircissement en vascularisation et en morphogénie comparées. *Archives Sci.* 13: 555.

GOEBEL, K. 1933. *Organographie der Pflanzen. Dritter Teil. Samenpflanzen.* Jena.

HARRISON, J. Heslop. 1952. A reconsideration of plant teratology. *Phyton* 4: 19.

MEYEN, F. J. F. 1839. *Neues System der Pflanzen-Physiologie.* Vol. 3. Ed. Haude und Spenersche, Berlin.

MIRBEL, M. 1828. Nouvelles recherches sur la structure et les développements de l'ovule végétal. *Mém. Acad. Sci. Inst. royal France* 9: 1.

—— 1829. Additions aux nouvelles recherches sur la structure et les développements de l'ovule. *Mém. Acad. Sci. Inst. royal France* 9: 21.

NETOLITZKY, F. 1926. Anatomie der Angiospermen-Samen. *Handbuch der Pflanzenanatomie*, 10. Ed. Borntraeger, Berlin.

REED, S. R. 1944. The growth of ovules of *Pisum* in relation to zinc. *Amer. Journ. Bot.* 31: 193.

WARMING, E. 1913. *Observations sur la valeur systématique de l'ovule.* Copenhagen.

Conservatoire botanique
de la Ville de Genève.

Observations météorologiques faites à l'Observatoire de Genève

Pendant le mois de DÉCEMBRE 1960

Extrema de pression: 713,0 mm le 20 et 734,9 mm le 1er.
Ecart de la température moyenne du mois avec la moyenne normale: + 0°,54.

Jour du mois	Pression Moyenne 3 obs.	Vent 7 h. ½	Vent 13 h. ½	Vent 21 h. ½	V. moy. km h.	Température Moy. 4 obs.	Température Min.	Température Max.	Fract. satur. Moy. 3 obs.	Nébulosité Moy. 3 obs.	Durée d'insolation	Pluie Haut. en 24 h.	Pluie Durée h. min.	Observations
	mm					°	°	°			h.	mm		
1	30.93	S 1	N 1	NE 1	3.0	4.10	-0.7	9.2	74	4	**7.5**	....	....	gelée blanche le matin
2	29.30	N 1	NE 0	S 1	3.7	5.72	2.2	7.6	78	7	0.9	0.2	1.40	.....
3	**32.70**	SE 1	SSW 2	S 1	6.4	7.93	5.6	12.8	73	7	6.1	....	....	.....
4	27.47	NNE 1	S 2	SW 5	16.5	**10.77**	5.8	**14.7**	**46**	9	5.2	0.5	0.30	.....
5	20.70	S 3	SW 1	SW 3	12.2	8.48	7.5	9.7	81	10	0.0	**21.2**	**21.10**	.....
6	16.60	S 3	S 4	NW 1	9.9	6.57	5.4	10.3	82	10	0.1	2.3	1.50	.....
7	15.60	SSE 1	SW 1	WSW 0	4.5	4.30	2.1	8.5	66	4	7.3	....	....	.....
8	16.83	NE 1	NE 1	NE 4	13.0	3.25	0.8	4.0	77	10	0.1	....	....	.....
9	18.57	NE 3	N 1	WSW 1	5.2	3.12	2.5	4.2	75	10	0.0	2.5	6.30	neige dans la nuit: 1 cm.
10	16.00	NE 1	NE 3	NNE 4	16.5	2.00	0.3	3.0	83	10	0.0	....	....	floc. ds la mat. et l'ap.-midi
11	23.50	NE 4	NNE 4	NNE 4	17.1	2.93	1.8	3.5	70	10	0.0	....	....	.....
12	24.27	NNE 5	NNE 5	NNE 4	**20.8**	1.47	0.7	2.5	79	10	0.0	....	....	.....
13	19.60	NNE 4	NE 2	NE 3	12.6	0.20	-0.2	0.5	77	10	0.0	....	....	.....
14	19.20	NE 3	NE 2	NE 3	12.0	0.45	-0.4	1.3	75	10	0.1	....	....	.....
15	25.10	NNE 2	NE 2	ENE 2	7.2	1.02	0.0	1.6	78	10	0.0	....	....	.....
16	31.57	NE 3	NNE 2	NE 2	10.2	1.15	0.0	1.6	85	10	0.0	....	....	.....
17	26.03	NNE 2	E 2	E 1	5.9	0.48	0.0	1.2	91	10	0.0	....	....	.....
18	17.93	S 1	S 1	SW 1	12.3	0.22	-0.2	1.8	88	10	0.0	0.4	1.00	grésil à 8 h. pluie et neige la nuit
19	19.30	N 1	SW 1	NW 1	3.7	2.65	-1.0	4.4	71	10	1.0	....	....	.....
20	**14.17**	S 1	S 2	S 1	8.8	2.38	1.2	3.9	87	7	0.0	7.8	5.40	pluie et neige ds la journée
21	17.60	SE 1	S 1	S 1	13.7	2.20	1.0	4.0	78	10	0.1	0.8	1.30	.....
22	22.57	S 1	SE 1	E 1	3.7	1.35	0.3	2.6	90	10	0.0	1.7	7.30	neige le mat. et ds l'ap.-midi: 2 cm.
23	23.83	SW 1	N 1	N 1	7.0	0.32	-1.0	2.2	75	9	0.0	....	....	.....
24	23.30	E 1	NNW 1	NNE 2	6.2	-1.28	-4.0	0.8	73	8	1.5	....	....	.....
25	27.97	SSE 1	NNE 1	SE 1	3.4	**-1.90**	-3.1	0.4	76	5	5.1	....	....	.....
26	26.53	SW 0	S 1	S 1	6.4	-0.30	**-5.7**	2.8	70	8	4.9	2.7	4.00	brume et gel. bl. le mat. neige 1 cm.
27	21.93	N 1	NE 2	SE 1	3.1	1.05	0.4	1.8	**98**	10	0.0	16.0	16.30	neige mouil. tout le jour: 2cm
28	20.67	S 1	SW 1	S 1	4.3	1.02	-0.5	4.8	88	7	3.9	0.9	2.30	brouillard le mat. neige la nuit 2 cm
29	22.53	E 1	S 1	SE 1	3.7	2.00	-0.5	4.7	81	9	2.1	0.0	....	neige l'après-midi
30	27.67	S 1	NE 1	NW 1	3.4	0.90	0.2	2.1	77	9	0.5	0.1	0.40	.....
31	25.60	N 1	N 1	SE 1	3.0	3.25	0.5	4.5	85	10	0.0	0.1	0.30	.....
Mois	22.76				8.37	2.51	0.68	4.4	78	8.8	46.4	59.7	71.30	chute totale de neige: 8 cm. neige sur le sol le 22 et du 27 au 31