



L'ovule au cours de la vie des fleurs non pollinisées chez les *Orchideæ* et les *Neottieæ* (*Orchidaceæ*)

Y. VEYRET

Résumé : De nouveaux exemples montrent que chez les *Orchideæ* et les *Neottieæ* les primordiums ovulaires sont formés avant la pollinisation ; ils sont rudimentaires dans des espèces des genres *Orchis* L., *Ophrys* L., *Platanthera* Rich., *Cephalanthera* Rich., ou mieux développés avec un sac embryonnaire à plusieurs noyaux dans des espèces des genres *Listera* R. Br. et *Epipactis* Zinn et même complet dans un *Epipactis*.

Summary : New examples of rudimentary ovular primordiums in some species of the genus *Orchis* L., *Ophrys* L., *Platanthera* Rich., *Cephalanthera* Rich., and of ovules provided with embryo sac with several nuclei in some species of the genus *Listera* R. Br. and *Epipactis* Zinn and even 8 in an *Epipactis* before pollination.

Yvonne Veyret, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

En 1954, AFZELIUS signalait que chez *Epipogium aphyllum* Sw. le sac embryonnaire, en l'absence de toute pollinisation, était entièrement constitué, bien qu'avec un nombre réduit, mais normal, de 4 noyaux, et prêt à être fertilisé.

Un état aussi avancé dans le développement des ovules n'avait jamais été mis en évidence antérieurement chez les Orchidacées. On savait seulement que chez quelques espèces de *Cypripediæ* du genre *Cypripedium* L., *Orchideæ* des genres *Orchis* L., *Ophrys* L., *Cymnadenia* Rich. et *Himantoglossum* Sprengel, et *Neottieæ* des genres *Gastrodia* R. Br., *Listera* R. Br. et *Limodorum* Boehmer, les ovules de fleurs non pollinisées présentent déjà un certain développement, quoique le plus souvent d'une façon rudimentaire, contrairement à ce qui se produit chez les *Epidendreæ* en général, où les ovules se trouvent sous une forme méristématique. Ces premières observations sont dues à WARD (1880), GUIGNARD (1886), HEUSSER (1915) et KUSANO (1915).

Des observations semblables étaient ensuite faites sur d'autres espèces d'*Orchideæ* : *Dactylorhiza* (L.) Verm. (HESLOP-HARRISON, 1957), *Cynorkis* Thou. et *Tylostigma tenellum* Schltr. (VEYRET, 1975), et de *Neottieæ* : *Heteria shikokiana* (TOHDA, 1967), *Listera napponica* Makino (ABE, 1972), *Epipactis papillosa* Franch. & Savat. (SATÔ, 1974) et *E. thunbergii* A. Gray, *Sarcoglottis acaulis* (Smith) Schltr.¹ (VEYRET, 1975) ; de plus, les dessins de N. HALLÉ (1977) représentant des coupes d'ovaires d'espèces néo-calédoniennes dans les

Date de publication : 10.10.1981.

1. Espèce qui nous avait été remise sous le nom de *Stenorhynchus* sp., employé dans notre publication de 1975.

Fonds Documentaire

N°

2203 ex 1M

Cot

B

Date : 29 DEC. 1982

2 genres d'*Orchideæ* et 30 de *Neottieæ*, bien que d'après des spécimens d'herbier le plus souvent, laissent supposer qu'il doit y avoir un certain développement des ovules dans la plupart des espèces, en l'absence probable de toute pollinisation.

Chez quelques autres espèces de ces 2 tribus, dont les ovaires ont été examinés à d'autres fins par différents auteurs, il semblerait qu'il en soit de même, mais ce phénomène n'a pas été mentionné ou précisé ; et pourtant il paraît devoir être un caractère dont l'intérêt n'est pas négligeable, en lui-même, et comme indicateur de phylogénie.

Les espèces d'Orchidacées ayant fait l'objet des présentes investigations appartiennent aux genres *Orchis* L., *Ophrys* L. et *Platanthera* Rich. pour les *Orchideæ*, *Listera* R. Br., *Epipactis* Zinn et *Cephalanthera* Rich. pour les *Neottieæ*. Certains de ces genres avaient donc été examinés antérieurement, mais les toutes premières observations manquaient de la précision que nous donnent les techniques modernes de préparations microscopiques, et l'âge de la fleur des espèces étudiées était rarement signalé, l'état de développement de l'ovule pouvant progresser avec le temps.

ORCHIDEÆ

Chez *Orchis simia* Lam., l'ovaire d'une jeune fleur renferme en majorité de très jeunes ovules où, seule, l'archéspore s'est différenciée et le tégument interne est à peine ébauché (Pl. 1, 1). Dans une fleur âgée le développement est à peine meilleur, mais l'ovule commence à se courber vers une position anatrope.

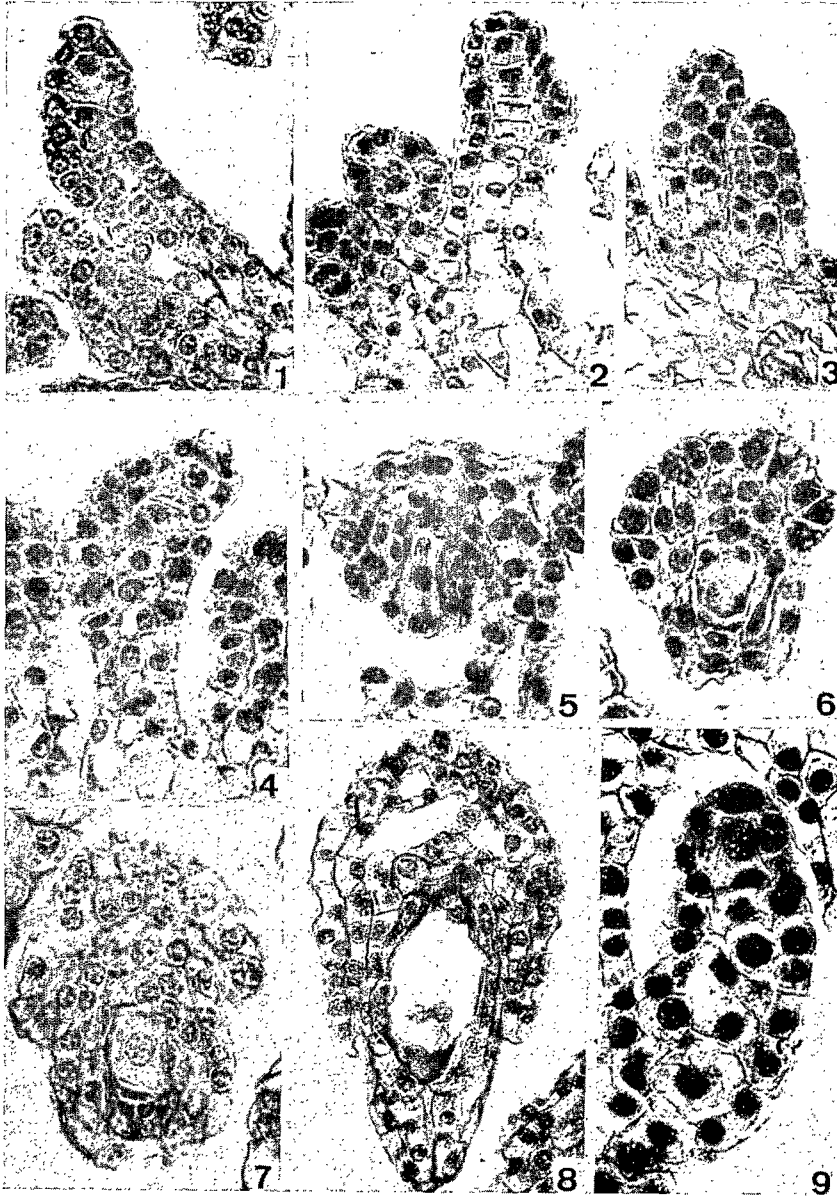
Chez *Orchis purpurea* Hudson, espèce souvent pourvue d'une grappe bien fournie, que les coupes soient faites dans les ovaires des fleurs du sommet, du milieu ou de la base de l'inflorescence, l'état des ovules est le même et à peine meilleur que dans l'espèce précédente (Pl. 1, 2).

L'ovaire conserve sa fraîcheur plus longtemps que le périanthe, et dans des fleurs bien fanées de ces 2 *Orchis*, on peut constater, à l'aide de préparations extemporanées d'ovules entiers, que le tégument interne forme seulement un petit manchon à la base du nucelle. Depuis l'épanouissement de la fleur l'ovule n'aura donc subi qu'un faible développement.

Il en est de même chez *Platanthera chlorantha* (Custer) Reichb. ; pourtant les ovules de cette espèce sont les plus rudimentaires qui soient connus chez les *Orchideæ* ; en effet dans une inflorescence de 8 fleurs, donc d'âges différents, le nucelle ne présente aucune différenciation (Pl. 1, 3), ou à peine la cellule archésporale se devine-t-elle dans quelques ovules de la première fleur apparue.

Chez *Ophrys insectifera* L., dans la très jeune fleur dont le labelle n'est pas encore tout-à-fait déployé, le développement des ovules est un peu meilleur que chez les espèces précédentes ; ils sont pourvus d'une archéspore et d'un tégument interne bien évident et commencent à se courber sur leur funicule (Pl. 1, 4). Ce phénomène se passe dans la quatrième fleur d'une inflorescence alors que dans la première, au même moment, l'ovule a complètement acquis sa position anatrope, l'archéspore s'est agrandie, allongée surtout, et se trouve prête à fonctionner directement comme cellule-mère des macrospores ; le tégument interne arrive au niveau de celle-ci et le tégument externe est déjà presque aussi long que l'interne (Pl. 1, 5). Nous n'avons pas cependant pu observer le stade qui aurait pu être atteint dans des fleurs fanées, les ovules étant trop abîmés dans le matériel dont nous disposions.

Toutes ces *Orchideæ* proviennent de la région de Buno-Bonnevaux (Essonne).



Pl. 1. — *Orchis simia* Lam. : 1, ovule dans une jeune fleur. — *Orchis purpurea* Hudson : 2, ovule dans une fleur âgée. — *Platanthera chlorantha* (Custer) Reichb. : 3, primordiums ovulaires dans une jeune fleur. — *Ophrys insectifera* L. : 4, ovule au moment de l'anthèse ; 5, ovule dans une fleur plus âgée. — *Listera ovata* (L.) R. Br. : 6, ovule dans une jeune fleur. — *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser : 7, ovule d'une fleur d'un jour. — *Epipactis helleborine* (L.) Crantz : 8, ovule quelques jours après l'anthèse. — *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch : 9, ovule dans une jeune fleur. (Tous $\times 400$, sauf fig. 8 $\times 300$).

NEOTTIEÆ

Dans une fleur entr'ouverte de *Listera ovata* (L.) R. Br., les ovules se trouvent à des états différents de leur développement, c'est-à-dire depuis la cellule-mère du sac embryonnaire au sac à 3 noyaux, ce dernier stade étant toutefois assez rare. Peu après, un certain nombre de sacs embryonnaires possèdent 4 noyaux. Ces sacs, s'ils devaient être complets — et apparemment ils ne le sont pas — avec un nombre réduit de noyaux, ne sont toutefois pas encore organisés ; suivant certains auteurs en effet (TUSCHNIAKOWA, 1929 ; HAGERUP, 1947 ; SAVINA, 1978), le sac embryonnaire de cette espèce renferme respectivement 8, 4 et 4 à 6 noyaux ; les nombres chromosomiques sont aussi très divers et il pourrait peut-être y avoir un rapport, dans certains cas, entre ces 2 caractères.

Chez *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser, nos observations montrent qu'entre la première et la dixième fleur épanouie d'une même inflorescence, c'est-à-dire entre des fleurs âgées de 1 à 4 jours environ, les ovules pouvaient passer de l'état à 3 ou 4 spores et même de cellule-mère du sac embryonnaire (Pl. 1, 7) à celui de sac embryonnaire à 2 noyaux.

Chez *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, le développement des ovules est encore meilleur puisque les sacs embryonnaires atteignent généralement le stade à 2 noyaux peu de temps après l'anthèse. Quelques jours après, l'ovule peut se trouver au stade 4 et parfois 8 noyaux (Pl. 1, 8) ; le sac embryonnaire renferme donc son nombre complet de noyaux ; les antipodes et les noyaux polaires sont à leur place, les synergides et la cellule-œuf aussi, mais celles-ci n'ont pas encore acquis leur organisation définitive. A ce stade le tégument interne est bien développé, le tégument externe n'atteint pas tout-à-fait le niveau de la base de l'ovule mais il commence déjà à se séparer du tégument interne dans sa partie supérieure. Ces observations ont été faites au cours de 2 étés (1978 et 1980) aux conditions climatiques très différentes et ont abouti aux mêmes résultats.

Chez *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, l'ovule est le plus rudimentaire qui soit connu, après ceux encore méristématique du *Vanilla planifolia* Andrews (= *V. aromatica* Sw.) et à l'état d'ébauches de primordiums de quelques *Sobraliinae* néotropicales dont la place au sein des *Neottieæ* est parfois contestée. En effet, on peut à peine distinguer l'archéspore au sommet du nucelle au moment de l'anthèse de cette Céphalanthère (Pl. 1, 9) ; cet état demeure stationnaire durant toute la vie de la fleur non pollinisée.

Le *Listera* et les *Epipactis* ont été récoltés dans la région de Buno-Bonnevaux ; la Céphalanthère dans un champ de vignes abandonné au pied du Mt. Fenouillet, La Crau (Var).

La récapitulation de tous les renseignements recensés à cette date chez les *Orchideæ* et les *Neottieæ* permet de conclure que chez les *Orchideæ* d'Europe les primordiums ovulaires sont rudimentaires et n'évoluent que très peu en l'absence du stimulus bien connu que constitue la pollinisation, excepté chez *Himantoglossum hircinum* Sprengel où les téguments des ovules sont relativement assez bien développés mais où l'archéspore a seulement évolué en cellule-mère de macrospores (HEUSSER, 1915). Cependant chez divers *Cynorkis* et le *Tylostigma* malgaches les ovules arrivent à être pourvus d'un sac embryonnaire à plusieurs noyaux.

Par contre chez les *Neottieæ* le développement est généralement meilleur puisque les sacs embryonnaires renferment plusieurs noyaux et sont même complets dans *Epipogium*

aphyllum Sw. (AFZELIUS, 1954), *Epipactis papillosa* Franch. & Savat. (SATÔ, 1974), *E. helleborine* (L.) Crantz. Seuls, parmi les exemples bien connus, *Epipactis thunbergii* A. Gray (SATÔ, 1974) et *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch sont une étonnante exception avec leurs primordiums ovulaires aussi peu développés que ceux de certaines *Orchideæ* d'Europe, mais ils sont toutefois déjà présents, alors que chez les Orchidacées épiphytes « exotiques » les placentas sont totalement dépourvus d'ovules.

On ne peut cependant s'empêcher de remarquer que les ovaires de *Cephalanthera longifolia* sont étroits et tordus comme ceux de certains genres d'*Orchideæ* : *Orchis*, *Platanthera*, dont les primordiums ovulaires sont très rudimentaires, alors que ceux des *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine* et *Listera ovata* sont larges et courts et que les fleurs de ces dernières espèces sont résupinées par torsion du pédicelle, ce qui semble convenir à un meilleur développement de ces ovaires. SATÔ (1974) a pu constater que les ovaires des fleurs d'*Epipactis papillosa* s'accroissaient progressivement avant la pollinisation, mais, qu'il n'en est pas de même pour *E. thunbergii* où les primordiums ovulaires ne semblent pas dépasser le stade archéspore.

Il y a probablement, bien sûr, des exceptions dans tout domaine végétal, mais l'état de meilleur développement des ovaires d'*Orchideæ* et surtout de *Neottieæ*, avant la pollinisation, est manifeste.

La formule qui caractérisait ordinairement l'ovaire des Orchidacées : pas de pollinisation, pas d'ovule, perd donc de plus en plus de sa généralisation. Ce n'est apparemment que dans les espèces les plus évoluées, celles de la tribu des *Epidendreæ*, que « la plante ne consent les dépenses nécessaires à ce développement supplémentaire que si la fécondation est garantie » (MANGENOT, 1958).

REMERCIEMENTS : MM. les Professeurs J.-F. LEROY, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et J. L. GUIGNARD, Directeur du Laboratoire de Botanique de la Faculté de Pharmacie de Châtenay-Malabry nous ont accueillies dans leurs services au sein desquels nous avons pu mener à bien ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- ABE, K., 1972. — Contributions to the embryology of the family Orchidaceæ. VI. Development of the embryo sac in 15 species of Orchids. *Sci. Rep. Tôhoku Univ.* 36 : 135-178.
- ABE, K., 1976. — A reinvestigation of the development of the embryo sac in *Gastrodia elata* Blume (Orchidaceæ). *Ann. Bot.* 40 : 99-102.
- AFZELIUS, K., 1954. — Embryo-sac development in *Epipogium aphyllum*. *Svensk Bot. Tidskr.* 48 : 513-520.
- GUIGNARD, L., 1886. — Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées. *Ann. Sci. Nat.*, 7^e sér., 4 : 202-240.
- HAGERUP, O., 1947. — The spontaneous formation of haploid, polyploid and aneuploid embryos in some Orchids. *Det. Kgl. Dansk. Vidensk. Selskab. Biol. Meddel.* 20 : 1-22.
- HALLÉ, N., 1977. — Orchidacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances* 8, 565 p.
- HESLOP-HARRISON, J., 1957. — The physiology of reproduction in *Dactylorhiza*. I. Auxin and the control of meiosis, ovule formation and ovary growth. *Bot. Not.* 110 : 28-43.
- HEUSSER, K., 1915. — Die Entwicklung der generativen organe von *Himantoglossum hircinum* Spr. (= *Loroglossum hircinum* Rich.). *Beih. Bot. Centralb. Abb.* 12 : 218-277.

- KUSANO, S., 1915. — Experimental studies on the embryonal development in an Angiosperme. *J. Coll. Agric. Univ. Tokyo* 6 : 7-120.
- MANGENOT, G., 1968. — Orchidales. *Encyclopedia universalis* 12.
- MOORE, D. M. & WEBB, D. A., 1976. — Orchidaceæ. *Flora Europææ* 5.
- SATÔ, Y., 1974. — Embryological studies in the Japanese *Epipactis* (Orchidaceæ). *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, ser. 4 (Biol.), 37 : 33-45.
- SAVINA, G. I., 1978. — Certain peculiarities in the embryology of Orchids. *Proc. Indian nat. Sci. Acad.* 44 : 141-145.
- TANAKA, R. & KAMEMOTO, H., 1974. — List of chromosome numbers in species of the Orchidaceæ. In WITHNER : *The Orchids. Scientific studies*.
- TOHDA, H., 1967. — An embryological study of *Heteraria shikokiana*, a saprophytic orchid in Japan. *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, ser. 4 (Biol.), 33 : 83-95.
- TUSCHENJAKOWA, M., 1929. — Embryologische und zytologische Beobachtungen über *Listera ovata* (Orchidaceæ). *Planta* 7 : 29-44.
- VEYRET, Y., 1975. — Sur le développement des ovules avant la pollinisation chez certaines Orchidacées (Orchideæ et Neottieæ). *C. R. Acad. Sci.*, ser. D, 280 : 2761-2763, pl. I.
- VEYRET, Y., 1981. — Quelques aspects du pistil et de son devenir chez quelques Sobraliinae (Orchidaceæ) de Guyane. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, ser. 4, section B, *Adansonia*, 3 (4) : 75-83.
- WARD, H. M., 1880. — On the embryo sac development of *Gymnadenia conopsea*. *Quart. J. Microsc. Soc.* 10 : 1-18.