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

Phyton (Austria)	Vol. 13	Fasc. 1—2	45—52	30. IX. 1968

Les appendices ventraux de l'étendard des *Wisteria* (Papilionacées)

par

Michel GUÉDÈS *)

Centre national de la Recherche scientifique, Paris

Avec 11 figures

Reçu le 28 octobre 1967

Introduction

De nombreux pétales présentent à la limite de l'onglet et du limbe des appendices dits „stipulaires" ou „ligulaires" souvent nectarifères (GLÜCK 1919: 494—505, 526—538). Dans bien des cas, on a pu montrer que ces appendices sont en relation avec l'unifacialité ou la sub-unifacialité de l'onglet, et représentent la lame antérieure, diversement modifiée, d'un phyllome pelté-diplophylle (BAUM 1950; LEINFELLNER 1954 a, b, 1955 a, b, 1958 a, b, 1959, 1964 a, b, 1965, pour les Dicotylédones; 1960, 1963 et travaux cités dans ce dernier article, pour les Monocotylédones). Mais si nous avons confirmé cette façon de voir dans le cas de *Narcissus* (GUÉDÈS 1966), de *Nerium* et de *Billbergia* (GUÉDÈS 1968), nous avons été amené à admettre que dans celui de *Lychnis* ou de *Silene*, les appendices du pétale sont, comme l'admettait ARBER 1939 de simples excroissances, ou éperons creux ou pleins du pétale bifacial (GUÉDÈS 1965). Ils forment une „ligule vraie" accompagnée d'éléments stipulaires latéraux, mais non unis à eux, à la différence de ce qui se voit dans la ligule des Graminées (PHILIPSON 1934; TROLL 1939: 1266—1270; GUÉDÈS 1965) et des Cypéracées (GUÉDÈS 1967) où l'union de la ligule vraie et des stipules forme une „stipule ligulaire" (TROLL).

Un caractère du genre *Wisteria* [1]) est de posséder, dans certaines espèces, des appendices à la limite du limbe et de l'onglet. D'autres

*) Adresse: Michel GUÉDÈS, 11, rue Edgar Quinet, F-37 Tours.

1) Quoique le dédiant à WISTAR, c'est le nom de *Wisteria*, que NUTTALL a créé pour ce genre, et c'est ce nom, plutôt que *Wistaria*, qui doit être employé (BAILEY 1949: 558; HUTCHINSON 1964: 378). *Wisteria* NUTT. est un nom générique accepté comme nomen conservandum.

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

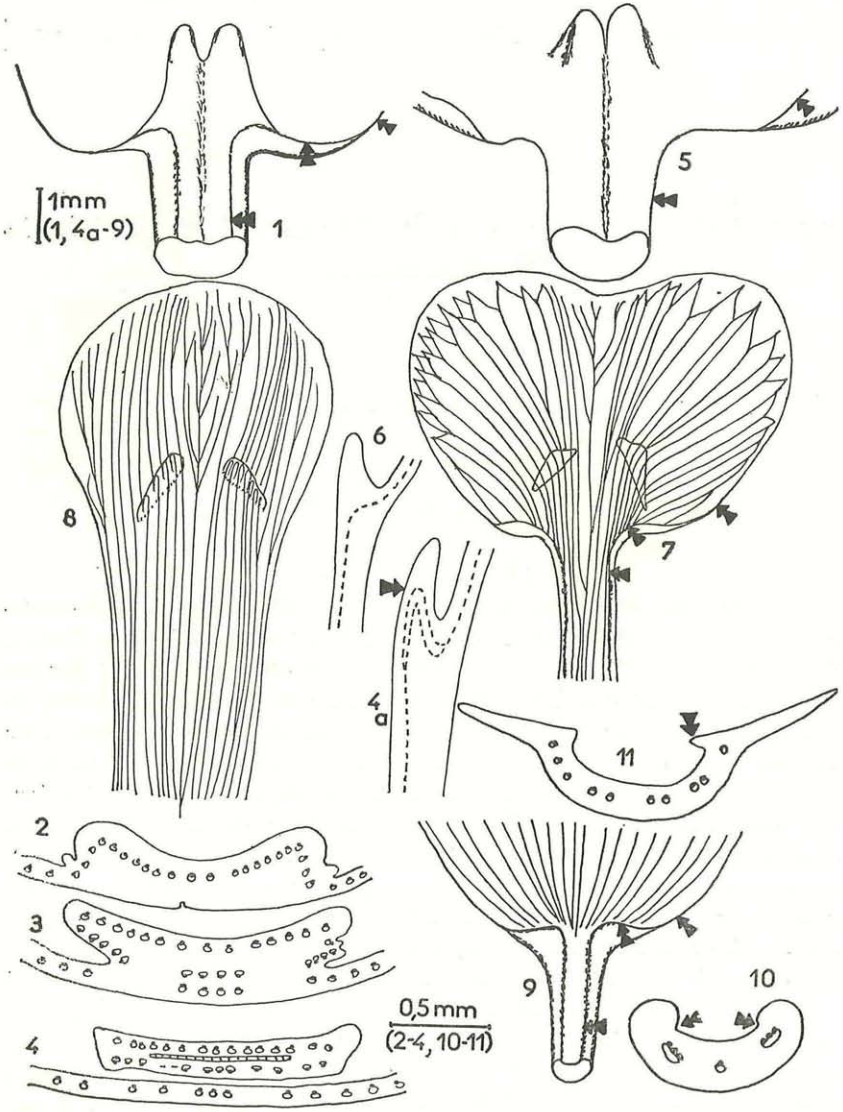


Fig. 1. *Wisteria floribunda.* Onglet et base du limbe de l'étendard. — Fig. 2—4. Coupes transversales au niveau de l'insertion des appendices de l'étendard chez cette espèce. — Fig. 4 a. Coupe longitudinale dans la région médiane de l'étendard, montrant le détour des faisceaux dans les appendices. — Fig. 5. *W. sinensis.* Onglet et base du limbe de l'étendard. — Fig. 6. Coupe longitudinale de l'étendard au niveau de l'insertion des appendices, simple plateau formé par les faisceaux. — Fig. 7. *W. frutescens.* Etendard. Appendices lamelleux. — Fig. 8. *Lathyrus pratensis.* Etendard. Appendices repré-

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

espèces (*W. japonica*) en sont dépourvues, et ce caractère est utilisé en systématique.

LEINFELLNER 1954 a, se fondant sur des illustrations du Botanical Magazine, avait pensé que les étendards des *W. sinensis* var. *multijuga* [2]) et *W. venusta* étaient peut-être des pétales peltés. GLÜCK 1919: 504 pense que les appendices de l'étendard des *W. sinensis* et *brachybotrys* (*W. floribunda*) sont de vraies „ligules" qui correspondent aux stipules latérales de la feuille végétative. Si cela est, elles doivent être portées par la marge du phyllome, qui doit donc former une Querzone en haut de l'onglet, alors unifacial.

Observations

L'étendard de *W. floribunda* (fig. 1) montre deux appendices unis l'un à l'autre sur la ligne médiane. L'onglet est aplati tangentiellement. Les bords du limbe du pétale (flèches) se continuent par deux lignes assez nettes sur la face ventrale de l'onglet, qui est par conséquent bifacial, quoiqu'hypotrophe (sa face abaxiale est plus importante que sa face adaxiale). Les bords latéraux des appendices arrivent toutefois jusqu'au niveau de la marge du phyllome.

Chez *W. sinensis* (fig. 5), l'étendard présente encore deux appendices décalés vers le haut sur le limbe et très brièvement unis l'un à l'autre à leur base. Ces appendices n'ont absolument aucun rapport avec la marge du phyllome (flèches), qui se poursuit par deux lignes le long de l'onglet, dont la bifacialité est très nette.

Dans ces deux espèces, les appendices sont massifs et de forme presque conique. Chez *W. frutescens* au contraire (fig. 7) la base du limbe présente simplement deux languettes distincte l'une de l'autre, et inclinées de façon différente. L'onglet est ici très plat, mais encore un peu hypotrophe, on voit (flèches) que la marge du limbe se continue par deux lignes situées le long de sa surface ventrale. Il est encore plus indiscutable ici que les languettes sont produites par la face ventrale du phyllome.

Chez *W. japonica,* comme l'indiquent les systématiciens, il n'y a pas d'appendices à l'étendard, et les bords du limbe se continuent normalement avec ceux de l'onglet aplati et non hypotrophe.

[2]) Il s'agit en fait d'une variété de *W. floribunda.*

---

sentés par deux éperons creux ventraux dans lesquels les faisceaux font un détour. — Fig. 9. *Lespedeza thunbergii.* Onglet et base du limbe de l'étendard. — Fig. 10—11. Coupes transversales dans l'onglet et la base du limbe de l'étendard.

Les flèches indiquent la marge vraie des phyllomes, sauf en 4 a, où la flèche indique le repli supérieur des faisceaux dans l'appendice ventral.

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

Des coupes longitudinales effectuées dans des étendards de *W. floribunda* montrent (fig. 4 a) que les faisceaux de l'onglet montent dans la partie adaxiale des appendices, descendent dans leur partie abaxiale, puis remontent dans le limbe de l'étendard. Le trajet ainsi effectué est plus long sur les côtés qu'au centre, puisque l'union des deux appendices n'est que légère à leur base, cependant les faisceaux médians sont aussi déplacés. On remarque que le coude supérieur du parcours des faisceaux dans l'appendice „ligulaire" est assez loin d'atteindre la pointe de celui-ci (fig. 4 a, flèche). En coupes transversales (fig. 2—4), les faits sont très nets: les faisceaux de l'onglet se déplacent du côte ventral lorsque l'onglet s'épaissit à la base des appendices (fig. 2). Plus haut (fig. 3) une coupe montre les faisceaux ascendants ventraux à orientation normale, les faisceaux descendants à orientation inverse, et les faisceaux ascendants dorsaux de nouvau normalement orientés. Sur le bref espace où les deux appendices sont libres et unis à leur base (fig. 4), ils forment une structure unifaciale, à face ventrale dirigée vers l'extérieur. Peu au-dessus, cette languette se sépare en deux appendices. En général, on observe une cavité presque virtuelle dans la partie unie des deux appendices (fig. 4). Cette cavité ne communique pas toutefois avec l'extérieur.

Chez *W. sinensis*, une coupe longitudinale montre que les faisceaux ne forment qu'un plateau à la base des appendices (fig. 6) sans subir de déviation „en épingle à cheveux", comme chez *W. floribunda*. Les appendices ne sont donc pas irrigués. Les coupes transversales montrent simplement un bref parcours horizontal des faisceaux au niveau de la base des appendices.

Chez *W. frutescens* (fig. 7), les languettes ne sont par vascularisées, elles sont situées à un endroit où les faisceaux distaux se courbent latéralement vers les côtés de l'étendard, mais ils ne se déplacent pas du tout du côté ventral vers les languettes.

Ces pétales de *Wisteria* montrent donc d'une part une tendance à l'hypotrophie de l'onglet, mais qui est loin de conduire à l'unifacialité, et une formation d'excroissances de la face ventrale du phyllome. Ces deux phénomènes se retrouvent séparément chez d'autres Papilionacées.

Chez *Lespedeza thunbergii* (fig. 9) l'hypotrophie de l'onglet de l'étendard est très nette. Les marges du limbe (flèche) sont continues avec la région interne de deux bourrelets de l'onglet, faciles à voir en coupe transversale (fig. 10, flèches). A la base du limbe les marges vraies sont assez éloignées des marges apparentes, ce qui rend le phénomène très net (fig. 11, la flèche indique la marge vraie).

Plusieurs *Lathyrus* possèdent d'autre part des appendices dans la région moyenne de l'étendard. GLÜCK 1919: 504 n'y voit que des „A u s-

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

stülpungen" du pétales. Ils seraient donc pour lui bien différents des appendices des *Wisteria*.

Chez *Lathyrus pratensis* (fig. 8) l'étendard possède deux petits éperons de part et d'autre du faisceau médian, nettement séparés l'un de l'autre, creux, et dont les cavités communiquent avec l'extérieur par deux orifices situés du côté dorsal du pétale. Les faisceaux latéraux montent dans la face adaxiale de ces deux „doigts de gant", effectuent un coude, redescendent dans la face abaxiale, et se recourbent de nouveau dans le limbe (fig. 8). Ce trajet est identique à celui des faisceaux de l'étendard de *W. floribunda*, mais ici le faisceau médian n'est pas impliqué, puisque les deux éperons sont séparés. Si les deux appendices de *W. floribunda* étaient séparés, leurs cavités plus développées et communiquant avec l'extérieur, on obtiendrait la morphologie des éperons de *Lathyrus pratensis*. Dans cette dernière espèce, l'onglet est peu distinct, large, et non hypotrophe.

Discussion

Le seul phénomène en rapport avec la morphologie peltée diplophylle rencontré ici est l'hypotrophie de l'onglet. Mais celle-ci n'a rien à voir avec la formation des appendices.

Au contraire, ceux-ci correspondent à des protubérances de la face ventrale du pétale ou à de petits éperons formées par celui-ci du côté ventral.

Comme dans le cas des Caryophyllacées Silénoïdées Silénées (GUÉDÈS 1965) on peut penser que si les couches cellulaires ventrales du pétale mises en cause par la prolifération sont très peu profondes, on obtient simplement des languettes non vascularisées (*Wisteria frutescens*), un peu plus profondes, les faisceaux sont légèrement affectés (*W. sinensis*), plus encore, ils sont déplacés par la prolifération de cellules situées plus dorsalement qu'eux (*W. floribunda*). Chez *Lathyrus pratensis* enfin, la prolifération de la lame pétalaire sur toute son épaisseur conduit à la formation d'éperons ventraux.

Le appendices des étendards de *Wisteria* nous semblent donc devoir être interprétés comme les éléments ventraux des pétales de Silénoïdées Silénées. Ce sont des ligules vraies au sens de TROLL 1939: 1267, étroitement apparentées aux éperons. Comme chez les Silénées, la région médiane du pétale est peu ou pas affectée par la prolifération, c'est une différence avec le cas des pétales de Boraginacées (ARBER 1939, SCHAEFER 1942) où l'éperon (Hohlschuppe) se forme dans région exactement médio-ventrale, et où le médian subit une forte déviation „en épingle à cheveux" (il est souvent d'ailleurs le seul faisceau à irriguer l'éperon dans ce cas).

Lorsque la ligule vraie est réduite à une mince membrane (*W. frutescens*), elle rappelle évidemment beaucoup les ligules vraies des Gra-

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

minées, qui tératologiquement peuvent être séparées des éléments stipulaires latéraux et aussi séparées en deux écailles ventrales (ou plus de deux; voir PHILIPSON 1934, GUÉDÈS 1965).

Récemment ROHWEDER 1967 a a fait remarquer que toutes les Silénoïdées Silénées contrairement à ce que nous pensions (GUÉDÈS 1965) ne possèdent pas d'écailles ventrales comme celles des *Lychnis*, puisqu' *Agrostemma githago* a un onglet muni de languettes longitudinales, comme les Dianthées. Cette précision est très juste. Mais ROHWEDER pense que les observations d'ARBER et les nôtres sont pas convaincantes, en ce qui concerne les écailles de *Lychnis* ou *Silene*, et revenant à une ancienne opinion de BAUM 1950, il pense que l'onglet est unifacial ou diplophylle et que les écailles ventrales sont la partie libre de la lame ventrale du phyllome. Comme pour lui les languettes adaxiales des Dianthées seraient les marges de la lame ventrale du pétale diplophylle (alors qu'elles sont les marges vraies d'un onglet subunifacial pour LEINFELLNER 1954 a), les pétales à languettes longitudinales et à écailles ventrales auraient la même structure fondamentale. Pour ROHWEDER, les orifices dorsaux faisant communiquer, chez *Silene alba*, la cavité des écailles avec l'extérieur ne seraient que des phénomènes secondaires dus à la protrusion des nervures à la face dorsale et au reploiement vers l'extérieur du limbe par rapport à l'onglet. Il est exact que ces cavités sont souvent peu nettes (GUÉDÈS 1965), mais inversement elles peuvent être très prononcées (ARBER 1939: fig. 3) et l'interprétation de ROHWEDER ne semble vraiment pas acceptable alors. Ici, nous avons vu que l'interprétation des appendices en termes d'excroissance est incontestable chez *Wisteria*, bien qu'il n'y ait nulle cavité en communication avec l'extérieur.

ROHWEDER pense que le fait que les „Flügelleisten und Krönchen keine Beziehung zueinander haben sollen, bleibt jedenfalls etwas unbefriedigend", pourtant ici, nous voyons que chez *Wisteria* existe une hypotrophie de l'onglet, qui si les marges vraies se développaient, conduirait à des languettes ventrales, comme chez *Saponaria* ou *Dianthus*, et une aptitude à la prolifération de la face ventrale du phyllome comme chez *Silene*. La première disposition existe seule chez *Lespedeza*, la seconde existe seule chez *Lathyrus*. Il n'y a pas d'impossibilité théorique à ce que certaines Carophyllacées, de même, montrent une disposition du premier type, d'autres du second. Nous craignons que l'histogénie ne soit pas une méthode sûre pous savoir laquelle des deux marges celle de l'onglet proprement dit ou celle de lame ventrale est la vraie dans un onglet de Dianthée, ou si les deux marges sont vraies (diplophyllie). En effet s'il est des cas où l'histogénie montre bien qu'une côte est une fausse marge (cas des excroissances placentaires des Renonculacées: ROHWEDER 1967 b, en plein accord avec les interprétations issues des études tératologiques),

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

il est aussi des cas où des carênes dorsales par exemple se développent comme des marges vraies, ce qu'admet ROHWEDER 1967 b.

C'est probablement l'étude de la pétalisation de l'étamine dans des Caryophyllacées qui permettra de résoudre définitivement le problème, car cet organe étant diplophylle, si le pétale l'est aussi, la lame antérieure de l'étamine formera les écailles ventrales (comme la lame antérieure de l'étamine de Narcisse forme les éléments de la paracorolle: GUÉDÈS 1966). Au contraire si les écailles sont des éperons de la lame postérieure, la lame antérieure disparaîtra sans avoir rien à faire avec eux. Nous espérons reprendre cette question en étudiant des fleurs doubles de *Lychnis viscaria*.

Les appendices ventraux des pétales de *Wisteria* en tout cas fournissent un bel exemple de prolifération de la région ventrale du phyllome.

Dans le pétale c'est le sommet du pétiole (onglet) qui est marqué par cette prolifération, alors que dans une feuille de Graminée ou de Cypéracée, c'est le sommet de la gaine (base, Unterblatt). Cependant la lame foliaire a la même signification fondamentale sur toute sa longueur, et l'on peut rapprocher les formations qui se développent de façon comparable à deux niveau différents.

Résumé

Les appendices ventraux des étendards de *Wisteria* sont des proliférations de la surface ventrale du pétale, entraînant éventuellement un détour des faisceaux de celui-ci, comme les Hohlschuppen des Boraginacées. Les appendices de l'étendard de *Lathyrus pratensis*, sont du même type, mais leur nature de simple boursouflure du pétale est plus évidente encore. Toutes ces dispositions n'ont rien à voir avec une éventuelle morphologie peltée-diplophylle de l'etendard. Les onglets des étendards de *Wisteria* et *Lespedeza* sont cependant souvent hypotrophes.

Bibliographie

ARBER A. 1939. Studies in flower structure V. On the interpretation of the petal and „corona" in *Lychnis*. — Ann. Bot. 3: 337—346.

BAILEY L. H. 1949. Manual of cultivated plants ... Nlle éd. — New York (réimpr. 1966).

BAUM H. 1950. Unifaziale und subunifaziale Strukturen im Bereich der Blütenhülle ... — Österr. bot. Z. 97: 1—43.

GLÜCK H. 1919. Blatt- und blütenmorphologische Studien ... — Jena.

GUÉDÈS M. 1965. Les formations „ligulaires" des pétales des Caryophyllacées ... — Bull. Soc. bot. Fr. 112: 164—179.

— 1966. Stamen, tepal and corona in *Narcissus*. — Adv. Front. Pl. Sc. (Delhi) 16: 113—136.

— 1967. Stipules médianes et stipules ligulaires chez quelques Liliacées, Joncacées et Cypéracées. — Beitr. Biol. Pflanzen 43: 59—103.

O.Ö. LANDESMUSEUM
BIBLIOTHEK

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

GUÉDÈS M. 1968. Contribution à la morphologie du phyllome. — Thèse Sc. nat. Poitiers. (Non publié).

HUTCHINSON J. 1964. The genera of flowering plants ... 1. — Oxford.

LEINFELLNER W. 1954 a. Die petaloiden Staubblätter und ihre Beziehungen zu den Kronblättern. — Österr. bot. Z. 101: 373—406.

— 1954 b. Beiträge zur Kronblattmorphologie II. Die Formenmannigfaltigkeit der peltaten und diplophyllen Kronblätter von *Waldsteinia geoides*. — Österr. bot. Z. 101: 558—565.

— 1955 a. Beiträge ... V. Über den homologen Bau der Kronblattspreite und der Staubblattanthere bei *Koelreuteria paniculata*. — Österr. bot. Z. 102: 89—98.

— 1955 b. Beiträge ... VI. Die Nektarblätter von *Berberis*. — Österr. bot. Z. 102: 186—194.

— 1958 a. Beiträge ... VIII. Der peltate Bau der Nektarblätter dargelegt an Hand jener von *Ranunculus pallasii* SCHLECHT. — Österr. bot. Z. 105: 184—192.

— 1958 b. Über die peltaten Kronblätter der Sapindaceen. — Österr. bot. Z. 105: 443—514.

— 1959. Über die röhrenförmige Nektarschuppe an den Nektarblättern verschiedener *Ranunculus*- und *Batrachium*-Arten. — Österr. bot. Z. 106: 88—103.

— 1960. Petaloid verbildete Staubblätter von *Narcissus* ... — Österr. bot. Z. 107: 39—44.

— 1963. Das Perigon der Liliaceen ist staminaler Herkunft ... Österr. bot. Z. 110: 448—467.

— 1964 a. Zur Formenmannigfaltigkeit der Nektarschuppe von *Ranunculus glacialis*. — Österr. bot. Z. 11: 78—83.

— 1964 b. Sind die Kronblätter der Bruniaceen peltat gebaut? — Österr. bot. Z. 111: 500—526.

— 1965. Über die Kronblätter der Frankeniaceen. — Österr. bot. Z. 112: 44—55.

PHILIPSON W. R. 1934. The morphology of the lemma in grasses. — New Phytol. 33: 359—371.

ROHWEDER O. 1967 a. Centrospermen-Studien 3. Blütenentwicklung und Blütenbau bei Silenoideen (*Caryophyllaceae*). — Bot. Jahrb. 86: 130—185.

— 1967 b. Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen. — Ber. schweiz. bot. Gesellsch. 77: 376—432.

SCHAEFER H. 1942. Die Hohlschuppen der Boraginaceen. — Bot. Jahrb. 72: 303—346.

TROLL W. 1939. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen I. Vegetationsorgane 2. — Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1968

Band/Volume: 13_1_2

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

Artikel/Article: Les appendices ventraux de lÂ'étendard des Wisteria (Papilionacées) . 45-52