

# Sur une curiosité tératologique du Ginkgo biloba

Jean VALLADE\*, Jean-Louis DOMMERGUES\*\* & Elisabeth DOMMERGUES\*\*

\* 4 rue Gagnereaux - 21000 DIJON - FRANCE - jean.vallade@orange.fr

\*\* UMR CNRS 5561 Biogéosciences - Centre des Sciences de la Terre  
Université de Bourgogne - 6 Bd Gabriel - 21000 DIJON - FRANCE  
Jean-Louis.Dommergues@u-bourgogne.fr

## Résumé

La récolte d'une feuille de Ginkgo biloba, dont la moitié du limbe est transformée en ovule, est l'occasion de rappeler la structure particulière des ovules de cette espèce et de présenter, à la lumière des travaux les plus récents, l'histoire des Ginkgoales et leur place dans la classification végétale. Une interprétation plausible de cette déviation tératologique, fondée sur une approche à la fois phylogénétique et morphogénétique, est proposée.

Mots-clés : Ginkgoales, feuille-ovule, morphogenèse, phylogenèse, tératologie.

## Abstract

The collecting of a Ginkgo biloba leaf, whose the half of the limb is modified in an ovule, is the opportunity to remind the particular structure of ovules of this species and to expound, in the light of the most recent researchs, the history of Ginkgoales group and their place into the plant classification. A plausible interpretation of this teratological deviation, based on the phylogenetic and morphogenetic approaches, is considered.

Key-words : Ginkgoales, leaf-ovule, morphogenesis, phylogeny, teratology

## Introduction

Une curieuse feuille de Ginkgo biloba<sup>1</sup> Linné, 1771 dont une moitié était transformée en un ovule sub-complet (figure 1), a été récoltée par l'un de nous (E.D.) sur un arbre femelle d'une trentaine d'années planté dans un jardin de Nuits-Saint-Georges (Côte-d'Or). Une telle déviation d'un « programme foliaire » vers un « programme ovulaire » est exceptionnelle chez le Ginkgo mais a déjà fait l'objet de plusieurs descriptions et de rares tentatives d'interprétations. Par exemple, dans son livre sur la structure et l'évolution des Gymnospermes, CHAMBERLAIN (1937, fig. 217, p. 202) reprend les données anciennes de FUJII (1896) et analyse plusieurs structures ovulaires anormales dont des feuilles porteuses d'ovules assez semblables à notre spécimen. De tels objets sont décrits plus récemment par STEWART et ROTHWELL dans leur ouvrage sur la Paléobotanique et l'évolution des plantes (1993, fig. 27.5, p. 389)

Au-delà de la curiosité du phénomène, ces rares déviations tératologiques (auxquelles les Japonais ont attribué le nom d'ohatsuki) soulèvent le problème de leur interprétation qui implique nécessairement une approche à la fois ontogénique et phylogénique. Après un rappel de la structure de l'ovule, nous nous proposons ici de reprendre succinctement les données bibliographiques anciennes et récentes qui traitent de ce problème.

## L'ovule du Ginkgo biloba

L'« arbre aux quarante écus », originaire de la Chine méridionale, peut atteindre 30-40 m de hauteur et dépasser l'âge de 1000 ans<sup>2</sup>. Comme on le sait, cette espèce est dioïque et présente donc des pieds mâles et des pieds femelles séparés. Les feuilles caduques en forme d'éventail, à nervures radiales, souvent bilobées (d'où le nom d'espèce), sont portées par des rameaux longs (uniquement feuillés) et des rameaux courts qui sont à la fois feuillés et porteurs, chez les sujets matures, d'organes reproducteurs : chatons avec des étamines à filet court pour les pieds mâles, ovules souvent par deux au sommet d'un pédoncule chez les arbres femelles. Généralement, un des deux ovules avorte très précocement (figure 2a).

1 On utilisera cette orthographe, la plus courante, bien que la traduction exacte de l'idéogramme chinois conduirait plutôt à adopter Ginkyo, orthographe parfois retenue par certains auteurs (notamment l'Ecole française de Emberger).

2 On dit que le Ginkgo le plus vieux de Chine a environ 3500 ans !

A maturité, l'ovule du Ginkgo se présente comme une petite mirabelle ou une grosse cerise d'environ 2 cm voire 2,5 cm de diamètre. Il se compose d'un tégument épais tripartite comprenant de l'extérieur vers l'intérieur, la sarcotesta (charnue, jaune orangé, à odeur fétide), la sclerotesta (lignifiée) et l'endotesta, couche tégumentaire fine la plus interne (figure 2). Ce tégument entoure un tissu diploïde (cellules à 2n chromosomes), le nucelle dans lequel et aux dépens duquel se développe le gamétophyte femelle ou prothalle haploïde (cellules à n chromosomes). C'est dans la partie supérieure du prothalle que se forment des archégonies (appareils reproducteurs femelles) dont chacun contient le gamète femelle appelé oosphère. Curieusement, le prothalle est chlorophyllien chez le Ginkgo biloba.

Deux remarques s'imposent concernant l'ovule de Ginkgo :

1) L'ovule reste « nu », directement au contact de l'air et non protégé à l'intérieur d'un ovaire comme c'est le cas chez les plantes à fleurs (Angiospermes). Il s'agit donc d'une Gymnosperme au sens large du terme et le Ginkgo, dépourvu d'ovaire, ne produit pas de véritable « fruit ». La ressemblance avec un fruit drupacé, type « cerise », n'est qu'une simple convergence.

2) Cet ovule se développe complètement en totale indépendance du phénomène de fécondation<sup>3</sup>, atteignant sa taille définitive qu'il y ait ou non fécondation par les spermatozoïdes apportés par le pollen des pieds mâles. On a là une caractéristique que l'on ne retrouve ni chez les autres Gymnospermes sensu stricto (e.g., Coniférales) ni chez les Angiospermes chez lesquels le développement de l'ovule est strictement lié à la fécondation. Chez ces groupes, en l'absence de fécondation, l'ovule ne s'accroît pas et dégénère. S'appuyant sur la définition de la graine proposée par MANGENOT (1945), « organe qui s'ébauche et se développe à partir d'un ovule fécondé et consécutivement à cette fécondation », l'Ecole française de EMBERGER (1968, 1971) a introduit la notion de préspermaphytes (rassemblant Cycadales et Ginkgoales chez lesquels il ne se forme pas de véritables graines) s'opposant à celle de spermaphytes, ou « plantes à graines » (rassemblant les Gymnospermes sensu stricto et les Angiospermes). D'après la reconstitution phylogénétique proposée récemment par DE FRANCESCO & VOZENIN-CERRA (2000), le développement consécutif à la fécondation serait apparu, au moins deux fois et indépendamment, chez les Angiospermes et les Gymnospermes sensu stricto. Les spermaphytes ne constituent donc pas un groupe monophylétique mais ils sont clairement polyphylétiques.

En définitive, l'ovule de Ginkgo arrivé à maturité et fécondé, abritant l'embryon à deux cotylédons, première étape d'une nouvelle génération, ne doit être qualifié, botaniquement parlant, que de « prégraine » et/ou de « pseudo-fruit » et ne peut être assimilé à un « fruit drupacé » comme on pourrait le croire à première vue.

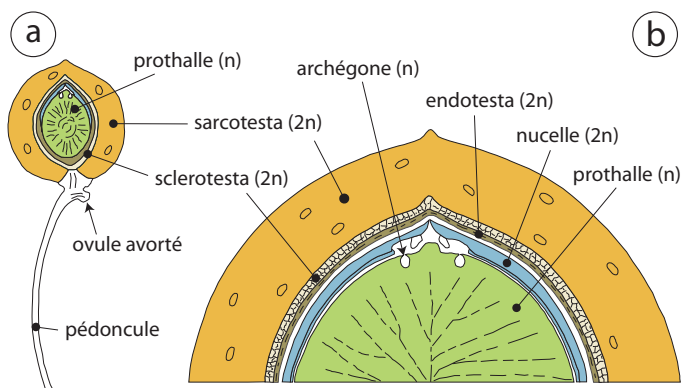


Figure 2. Anatomie d'un ovule de Ginkgo biloba d'après FAVRE-DUCHARTRE 1970. Les tissus diploïdes (2n) et haploïdes (n) sont indiqués.

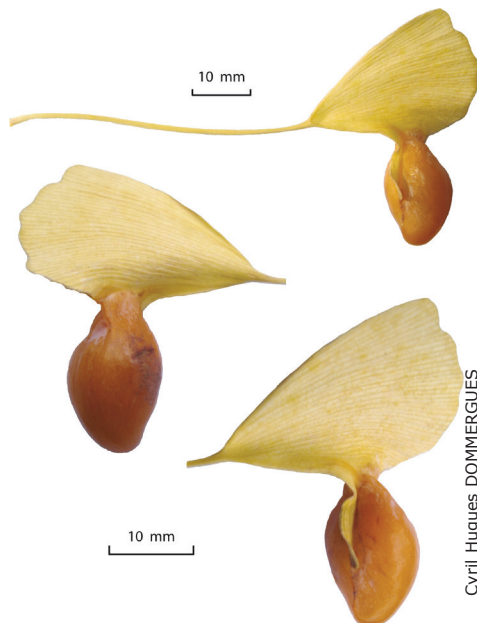


Figure 1. Feuilles-ovule de Ginkgo biloba et détail des faces inférieures et supérieures. Nuits-Saint-Georges (Côte-d'Or), 15 novembre 2007.

Cyril Hugues DOMMERGUES

<sup>3</sup> La fécondation peut se réaliser lorsque les ovules sont portés par l'arbre mais également après qu'ils s'en soient détachés et tombés à terre.

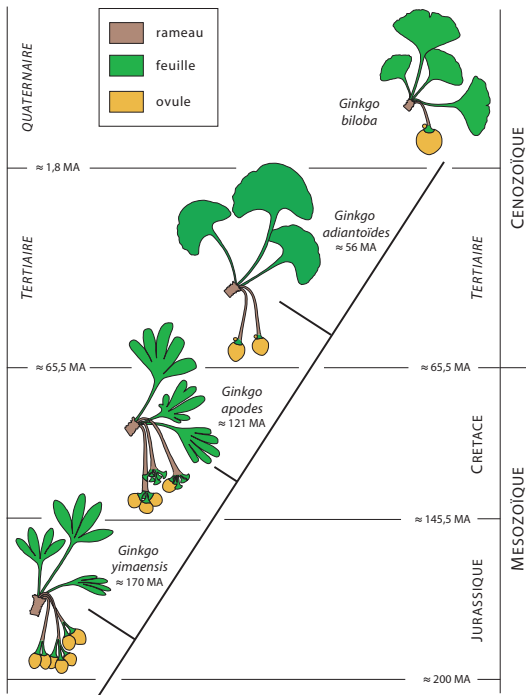


Figure 3. Hypothèse évolutive pour le genre *Ginkgo* au cours des successions fossilifères mésozoïque et cénozoïque d'après ZHOU & ZHENG (2003), modifiée. A titre d'hypothèse, les pédoncules sont interprétés comme étant de nature axiale et les pédicelles de nature foliaire.

## L'histoire des Ginkgoales et leur place dans la classification des plantes

Les premières plantes à ovules apparaissent dès le Dévonien (400 à 360 MA<sup>4</sup>). La souche commune des Ginkgoales et des Coniférales se situe plus tardivement au Carbonifère supérieur (au moins 300MA). Le genre *Ginkgo*, quant à lui, est connu depuis le Jurassique moyen (EMBERGER, 1968) avec notamment *G. yimaensis* ZHOU & ZHANG, 1989 daté à 170 MA (figure 3). De nouvelles étapes dans « l'arbre évolutif » comprenant l'actuel *G. biloba* ont été récemment découvertes en Chine : plusieurs espèces de *Ginkgo* fossiles, parmi lesquels *G. apodes* Zheng & Zhou, 2004 ont été datées du Crétacé inférieur à 121 MA (ZHOU & ZHENG, 2003) et viennent, au moins en partie, combler l'absence de données constatée jusqu'alors entre le Jurassique et l'époque tertiaire (56 MA). Les principales tendances évolutives mises en évidence par l'étude de ces différents fossiles ont été résumées et schématisées par ZHOU & ZHENG (2003) et ZHENG & ZHOU (2004). Elles portent pour l'essentiel sur la forme des feuilles, la taille des ovules et sur la réduction de la longueur puis la disparition des pédicelles. Ceux-ci sont longs et assez nombreux (deux à trois pédicelles par pédoncule) chez *G. yimaensis* au Jurassique, très courts mais plus nombreux (cinq à six pédicelles par pédoncule) chez les *Ginkgo* du Crétacé et ils sont absents chez *G. adiantoides* (Unger, 1845) Heer 1878

du Tertiaire et chez *G. biloba*. Ce schéma évolutif peut aider à la compréhension des cas tératologiques observés et notamment des feuilles ovulifères qui nous préoccupent.

L'approche phylogénétique (DE FRANCESCHI & VOZENIN-SERRA, 2000) basée sur 68 caractères montre que le genre *Ginkgo* se trouve en position intermédiaire entre les Glossoptéridales et le groupe monophylétique constitué par les Dicranophyllales et les Coniférales, dont les Ginkgoales sont le groupe frère. Il s'agit donc de formes assez évoluées qui ne dérivent pas directement des Ptéridospermales du Carbonifère comme on avait pu le croire. L'autre groupe de préspermaphytes encore représenté dans la flore actuelle, les Cycadales, est beaucoup plus primitif que les Ginkgoales.

### Une interprétation des feuilles ovulées

Les études comparatives de structures, considérées comme anormales par NOZERAN (1955) et EMBERGER (1968), permettent de proposer une interprétation de la valeur morphologique des ovules de *Ginkgo biloba* et de l'organe qui les porte. En effet, dans certains cas, à la place de l'appareil biovulé habituel (un pédoncule et deux ovules dont l'un souvent avorté) (figure 2a), on peut trouver des rameaux munis d'un bourgeon terminal et portant des ovules longuement pétiolés (= feuilles-ovules fertiles) et/ou des feuilles-ovules stériles (figure 4a). Ceci montre, selon les auteurs, l'homologie des ovules et des feuilles, proposition classiquement admise dont les Cycadales actuelles nous offrent des exemples convaincants. Selon ces mêmes auteurs, la seconde caractéristique que révèlent ces structures anormales est la diversité de nature du porte-ovules.

Deux possibilités ont été observées :

1) Dans certains cas, les rameaux axillaires ne portent que deux ovules pétiolés (= feuilles-ovules fertiles) (figure 4 b1). Les deux ovules peuvent devenir sessiles par perte de leur pétiole de nature foliaire et l'axe qui les porte ne se prolonge pas au-delà de leur niveau : le porte-ovule est alors un axe portant directement deux ovules (figure 4 b2) ; d'après NOZERAN (1955) ce serait le cas normalement réalisé.

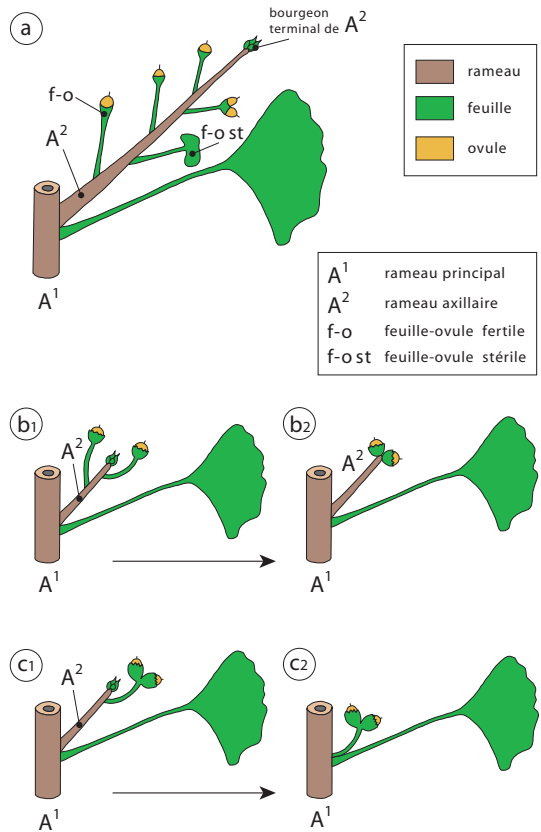
4 Evaluation en millions d'années (MA).

2) Dans d'autres cas, c'est le rameau axillaire qui disparaît totalement ne laissant subsister qu'un ou deux ovules pétiolés: le porte-ovule est ici de nature foliaire (figure 4 c1-c2).

L'anatomie confirme pleinement la diversité de nature des porte-ovules, car tantôt ces organes ont une structure caulinare (avec quatre faisceaux conducteurs) (figure 4 b2) tantôt une structure foliaire (avec deux faisceaux conducteurs) (figure 4 c2). Si l'on interprète les pédoncules des formes fossiles du Jurassique et du Crétacé (figure 3) comme des organes de nature caulinare et les pédicelles comme des pétioles de nature foliaire, la tendance évolutive décrite par (ZHOU & ZHENG, 2003) serait un phénomène homologue à la disparition des pétioles observée chez *G. biloba* et illustré sur la figure 4 b. Cette interprétation de l'histoire évolutive de *Ginkgo* reste toutefois hypothétique car nous ne disposons d'aucun argument direct prouvant la nature caulinare des pédoncules et celle foliaire des pédicelles (= pétioles) chez les espèces fossiles.

Dans le cas tératologique que nous décrivons ici (figure 1), la nature foliaire du porte-ovule ne fait pas de doute puisqu'une moitié seulement du limbe est transformée en ovule, l'autre moitié conservant ses caractéristiques foliaires, et surtout, le pétiole est sans ambiguïté celui d'une feuille. Cette déviation du programme morphogénétique, rarement réalisée actuellement de façon spontanée chez *Ginkgo biloba*, témoigne de l'origine vraisemblablement foliaire de l'ovule au cours de la longue évolution des plantes vasculaires.

Il est intéressant de remarquer que cet ovule s'est développé sur la marge de la feuille et donc à partir d'une cellule située dans une zone de croissance active (figure 1). On peut alors envisager, à titre d'hypothèse, que cette déviation tératologique résulte d'une mutation somatique qui aurait affecté un gène régulateur responsable du développement d'un ovule à partir du tissu foliaire, peut-être une mutation épigénétique avec intervention de petits ARN interférents.



## Références bibliographiques :

- CHAMBERLAIN, C.J. 1937. *Gymnosperms, structure and evolution*. The University of Chicago Press. Chicago, Illinois : 484 p.
- DE FRANCESCHI, D. & C. VOZENIN-SERRA. 2000. Origine du *Ginkgo biloba* L. Approche phylogénétique. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 323 : 583-592.
- EMBERGER, L. 1968. *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants*, 2<sup>e</sup> édit., Masson, Paris : 758 p.
- EMBERGER, L. 1971. *Travaux de Botanique et d'Ecologie (textes choisis)*, Masson, Paris : 520 p.
- FAVRE-DUCHARTRE, M. 1970. *Des ovules aux graines*. Monographie, Masson, Paris : 136 p.
- FUJII, K. 1896. On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of *Ginkgo biloba*. *Botanical Magazine*, 10 : 15-25 ; 104-110, pl. I.
- MANGENOT, G. 1945. A propos de la notion de graine. *Rev. Scient.* 83 : 117-119.
- NOZERAN, R. 1955. Contribution à l'étude de quelques structures florales (essai de morphologie comparée). *Ann. Sci. Nat., Bot.*, 11<sup>e</sup> série, 16 : 1-224.
- STEWART W.N. & G.W. ROTHWELL. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants* (second edition). Cambridge University Press: 521 p.
- ZHENG S. & Z. ZHOU, 2004. A new Mesozoic *Ginkgo* from western Liaoning, China and its evolutionary significance. *Rev. of Palaeobotany and Palynology*, 131 : 91-103.
- ZHOU Z. & S. ZHENG. 2003. The missing link in *Ginkgo* evolution. *Nature*, 423 : 821-822.