

## Contribution à l'étude des graines des *Apocynaceae-Tabernaemontanoideae* : Origine de l'arille et ornementation du tégument séminal

L. ALLORGE

**Résumé** : L'arille des *Apocynaceae-Tabernaemontanoideae* est d'origine funiculaire. Des graines de 18 espèces américaines, africaines, malgaches et océaniques ont été étudiées au moyen du microscope électronique à balayage. Le tégument séminal est diversement orné. Un type d'ornementation est présent dans l'ensemble du monde tropical ; les autres types sont limités à l'Afrique ou à l'Amérique. Cinq types sont décrits.

**Summary** : The aril of *Apocynaceae-Tabernaemontanoideae* is funicular origin. Seeds of 18 species from America, Africa, Madagascar and Oceania are studied using the S.E.M. The seed-coat is variously ornamented. Whereas a single type of ornamentation is present in the whole tropical world, others are restricted to Africa or America. Five types are described.

*Lucile Allorge, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.*

Dans le cadre de nos travaux sur la sous-famille des *Tabernaemontanoideae* (*Apocynaceae*), nous avons été amenée à étudier les graines de cette sous-famille en vue de déterminer, d'une part, l'origine de l'arille qui faisait l'objet de deux hypothèses, et d'autre part, de voir, d'après l'ornementation de leur tégument séminal, s'il était possible de distinguer les divers taxons. Au cours de nos diverses révisions systématiques qui ont porté sur toutes les espèces américaines, néocalédoniennes et malgaches et un grand nombre d'espèces africaines (soit environ 160 espèces) toutes les graines ont été étudiées à la loupe binoculaire et la plupart ont fait l'objet d'une illustration. Nous avons observé une variation dans la sculpture du tégument séminal sans qu'il soit possible de la définir correctement à la loupe binoculaire. Nous avons donc jugé que ce caractère difficile à percevoir par les moyens habituels méritait une étude plus approfondie au M.E.B. Celle-ci a porté sur 18 espèces appartenant chacune à des genres différents, néo ou paléotropicaux. Nous y avons joint un récapitulatif des travaux chimiques menés sur ces graines.

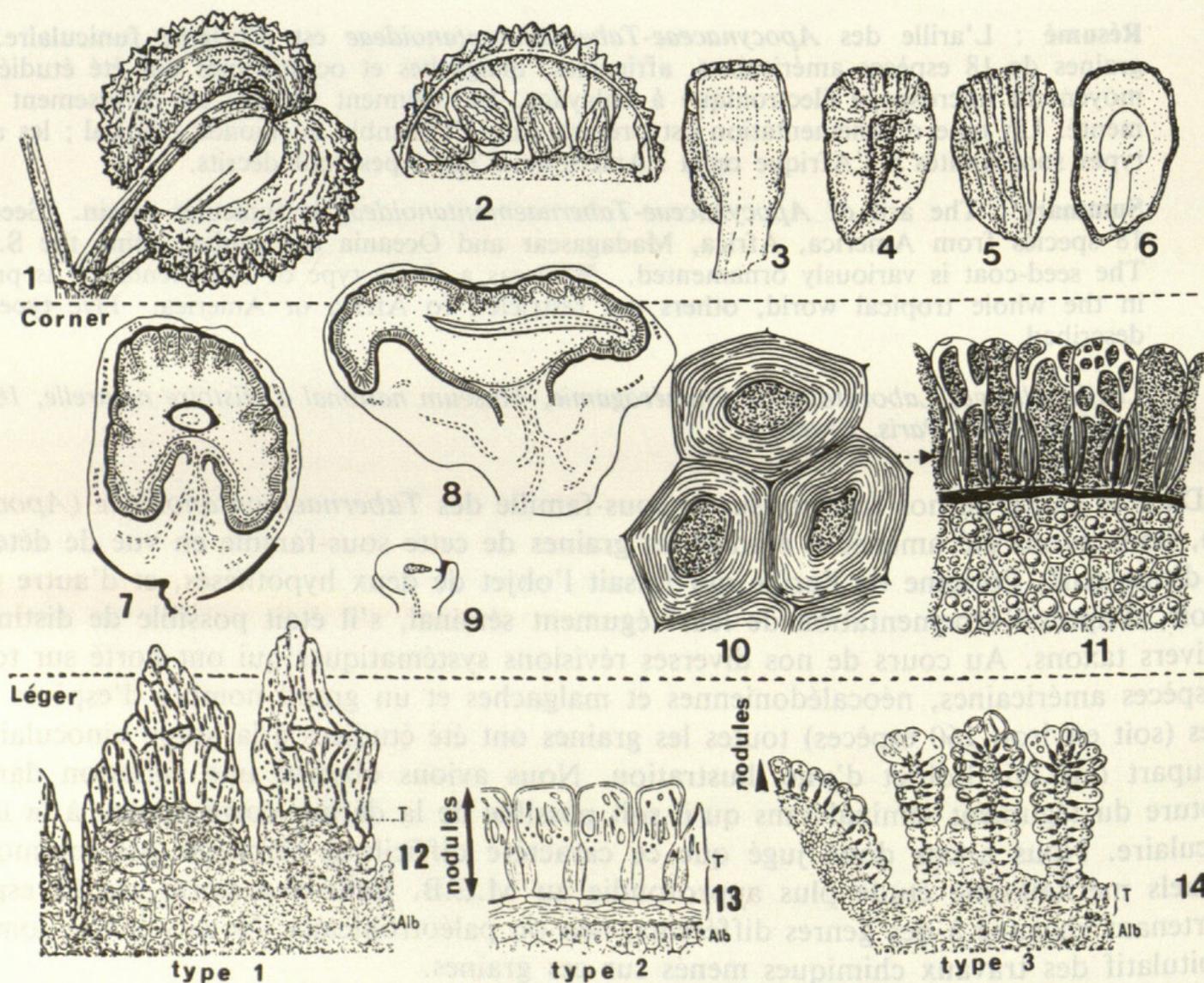
### CARACTÈRES MACROSCOPIQUES

La sous-famille des *Tabernaemontanoideae* se distingue des autres sous-familles par la présence d'un arille. Généralement cet arille entoure complètement la graine, sauf chez les genres américains : *Peschiera*, *Bonafousia* et *Stenosolen* où il est limité à la face ventrale de

la graine, laissant la face dorsale apparente (ALLORGE, 1983) (Pl. 1, 1, 3). L'arille peut être rouge ou blanc, les graines brunes ou noires ; dans les genres à arille incomplet, cela fait un contraste de couleurs qui attire l'attention et joue un rôle dans la dispersion de la graine. De plus, l'arille est souvent sucré et un certain nombre de ces fruits sont, de ce fait, comestibles, par exemple, *Bonafousia columbiensis* dont le nom vernaculaire colombien (Azúcar) est significatif.

La plupart des fruits des *Tabernaemontanoideae* sont déhiscents. Ils s'ouvrent alors par une fente qui n'est autre que la ligne de soudure des carpelles, chaque marge étant chargée de graines. Celles-ci sont quelquefois pendantes, comme le signalait MIERS (1878), la fente de déhiscence étant dirigée vers le sol et le fruit souvent également pendant.

Les graines présentent toutes un arrondi du côté chalazien et une pointe marquant l'emplacement du micropyle de l'ovule. La face dorsale est diversement ornementée et bom-



Pl. 1. — *Peschiera solanifolia* (A. DC.) Miers : 1, fruit ; 2, demi-méricarpe avec la disposition des graines attachées au bord placentaire par leur funicule ; 3, graine avec l'arille produit par son funicule, face ventrale ; 4, *ibid.*, arille enlevé ; 5, graine, face dorsale ; 6, coupe montrant le testa, l'albumen et l'embryon. — *Tabernaemontana* sp. d'après CORNER (1976) = *Ervatamia* : 7, coupe transversale de la graine avec l'arille complet ; 8, coupe longitudinale ; 9, ovule et développement de l'arille ; 10, testa, coupe transversale des nodules au niveau figuré par trois pointillés et une flèche ; 11, coupe longitudinale du testa. — *Callichilia barteri* (Hook. f.) Stapf : 12, type I de LÉGER. — *Tabernaemontana wallichiana* Steud. = *Ervatamia* : 13, type II de LÉGER. — *Tabernaemontana pentastricta* Scheff. = *Rejoua* : 14, type III de LÉGER.

bée, la face ventrale est plate avec une cicatrice funiculaire qui occupe au moins la moitié de la longueur de la graine. La radicule de l'embryon est dirigée vers la pointe de la graine ; les cotylédons, lancéolés ou cordiformes, sont généralement de taille inférieure à celle de la radicule. En coupe transversale, l'albumen est plus ou moins ruminé et le tégument épouse son relief (Pl. 1, 7). Toutes les graines des *Tabernaemontanoideae* présentent des sillons longitudinaux (Pl. 1, 5) exceptés *Macoubea* et *Tabernanthe* (Pl. 8, 9, 10).

## CARACTÈRES CHIMIQUES

Du point de vue chimique, les graines, chez les *Tabernaemontanoideae*, comportent un moins grand nombre d'alcaloïdes indoliques que les feuilles ou les écorces des tiges ou des racines, mais leur teneur est plus élevée.

Ainsi, cas extrême, il n'existe qu'un alcaloïde indolique, la tabersonine, chez *Voacanga africana*, dans une proportion de 2 à 2,5 % du poids sec et c'est pourquoi les graines de cette espèce sont la principale source de ce produit qui sert de base à l'hémisynthèse de la vincamine, utilisée comme oxygénateur cérébral.

Le Tableau 1 montre la répartition des alcaloïdes dans les graines des espèces étudiées jusqu'à présent. Il apparaît que les trois types d'alcaloïdes sont représentés chez les *Tabernaemontanoideae*, avec une prépondérance des alcaloïdes de type III.

Pour le type I, seule est présente la stemmadénine. L'emploi des éléments marqués a montré que la stemmadénine peut donner, de manière plus ou moins réversible, des alcaloïdes de type II ou III. C'est donc un précurseur.

Les alcaloïdes de type II furent considérés comme plus évolués que ceux du type III, mais GOTTLIEB (1982) indique que les degrés de spécialisation et d'oxydation des squelettes de type II sont moins élevés que ceux du type III et démontre que le type ibogane est le plus évolué.

Pour le type II, l'alcaloïde le plus fréquent est la tabersonine, partout présente sauf chez deux espèces. En 1974, LE MEN-OLIVIER et al., dans leur étude sur *Pandaca retusa*, avaient déjà noté : « La présence en abondance de tabersonine, dans cet organe de reproduction et de réserve, comme c'est le cas de beaucoup d'autres graines d'Apocynacées, s'accorde avec le rôle prépondérant reconnu à cet alcaloïde dans la filiation biogénétique pouvant conduire à la fois à des alcaloïdes de type II et III ». Les études ultérieures, portant sur un plus grand nombre d'espèces confirment le rôle précurseur de la tabersonine. La voaphylline a été isolée de quatre espèces. Il est à noter qu'elle est présente dans les deux espèces qui ne comportaient pas de tabersonine. Deux genres ne comportent que des alcaloïdes de type II : *Crioceras* (monospécifique) et *Voacanga*.

Pour le type III, la plus forte présence est celle de la coronaridine. La voacangine, la catharanthine et la pachysiphine n'ont été isolées que d'une ou de deux espèces, alors que la coronaridine est présente chez sept espèces. La teneur de ce dernier n'atteint toutefois pas celle de la tabersonine.

L'extraction industrielle de la tabersonine des graines de *Voacanga africana* laisse une huile résiduelle non négligeable, dont la composition et ses applications en cosmétologie ont été étudiées par RAFIDISON (1984).

TABLEAU 1 : Alcaloïdes trouvés dans les graines de diverses espèces de *Tabernaemontanoideae*.

NOM DES ESPÈCES	Type I (corynane)	Type II (aspidospermane)		Type III (ibogane)		
	stem.	taber.	voaph.	coron.	voac.	cathar. pachy.
Amérique :						
1. <i>Tabernaemontana longipes</i>		+		+		+
2. <i>Stemmadenia donnell-smithii</i>		+		+		
3. <i>S. obovata</i>		+		+		
4. <i>S. tomentosa</i> var. <i>palmeri</i>	+	+		+		
5. <i>Bonafousia undulata</i>			+	+		
Madagascar :						
6. <i>Pandaca retusa</i>		+	+	+	+	+
Afrique :						
7. <i>Tabernanthe iboga</i>			+			+
8. <i>Sarcopharyngia durissima</i>		+		+		
9. <i>Crioceras dipladeniiflorus</i>		+	+			
10. <i>Voacanga africana</i>		+				

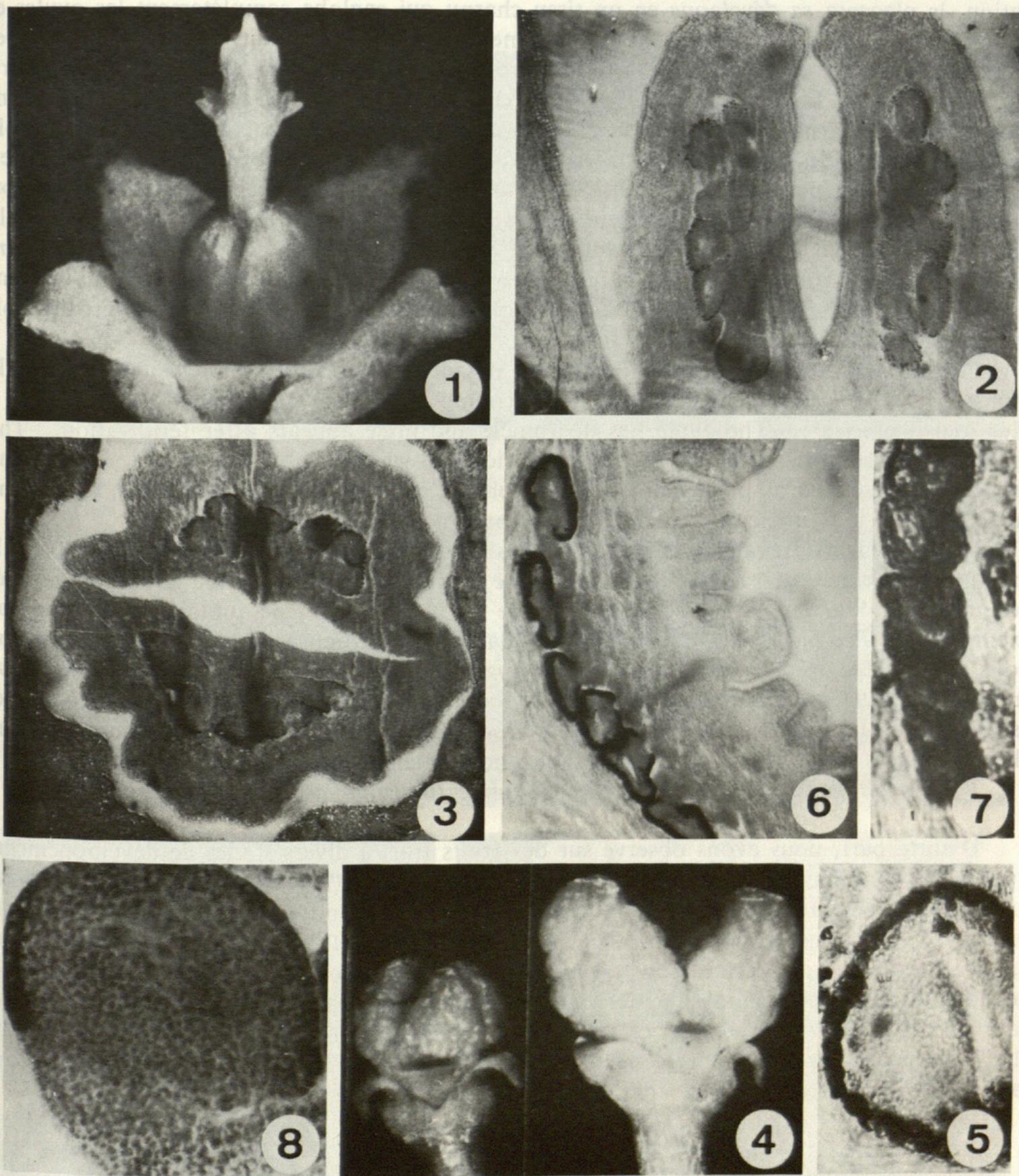
stem. = stemmadenine ; taber. = tabersonine ; voaph. = voaphylline ; coron. = coronaridine ; voac. = voacangine ; cathar. = catharanthine ; pachy. = pachysiphine.

1. CICCIO & JOSE, *Rev. latinoam. Quim.* 10 (4) : 185 (1979).
- 2, 3, 4. COLLERA et al., *Bol. Inst. Quim. Univ. Nacl. Anton. Mex.* 14 : 3-18 (1962).
5. CAVÉ et al., *Pl. Médecin. et Phytot.* 6 (3) : 228 (1972).
6. LE MEN-OLIVIER et al., *Phytochem.* 13 : 280 (1974).
7. GOUTAREL et al., *Ann. Pharm. fr.* 32 : 521 (1974).
8. DAS et al., *C. R. Acad. Sc., Paris* 264 : 1765 (1967).
9. BRUNETON et al., *Phytochem.* 12 : 1475 (1973).
10. KUNESCH et al., *Ann. Pharm. fr.* 26 : 79 (1968).

Rappelons qu'il a été isolé 19 alcaloïdes des feuilles ou écorces de *Voacanga africana* ; il semble donc que la graine sélectionne des alcaloïdes susceptibles de se transformer facilement ultérieurement, lors du développement de la plante.

### ORIGINE DE L'ARILLE

L'origine du tégument charnu qui entoure les graines des *Tabernaemontanoideae* a été controversée. Par définition, l'arille est une enveloppe formée, à la suite de la fécondation, par le *funicule* de la graine (Dictionnaire LAROUSSE). Or, pour GUIGNARD (1917) la pulpe qui entoure les graines a pour origine l'hypertrophie du placenta. Il indique « qu'après la fécon-



Pl. 2. — *Peschiera echinata* (Aublet) A. DC. : 1, gynécée  $\times 10$  ; 2, coupe longitudinale de l'ovaire, le tégument des ovules commence à se pigmenter  $\times 20$  ; 3, *ibid.*, coupe transversale, carpelles asymétriques, l'un comporte deux lobes, l'autre trois, épousant ainsi les cinq lobes de la corolle ; 4, jeunes fruits, développement des aspérités du péricarpe  $\times 6$  ; 5, coupe transversale de la jeune graine  $\times 240$  ; 6, aspérités du péricarpe, jeunes graines, coupe longitudinale avec testa très coloré par la safranine  $\times 40$  ; 7, détail de l'assise cellulaire du testa  $\times 1200$ . — *Stemmadenia grandiflora* (Jacq.) Miers : 8, ovule anatrope et son funicule, tégument coloré par la safranine  $\times 160$ .

dation, le placenta *se développe* en un tissu charnu qui englobe complètement les ovules et remplit toute la cavité ovarienne au fur et à mesure qu'elle s'agrandit. Comme le péricarpe, ce tissu placentaire contient des substances protéiques, mais pas d'amidon ; il est parcouru par de nombreux faisceaux dont les uns se rendent aux graines et les autres se répandent dans la masse charnue ; on n'y remarque pas de laticifères ». Il note plus loin : « son rôle dans la nutrition des graines est manifeste car, pendant leur développement, *il diminue* peu à peu d'épaisseur pour se réduire finalement à une assez mince couche membraniforme ».

VAN DER PIJL (1966) est également de cet avis : il n'y a pas d'arille vrai, alors que la même année, DAVIS observe un véritable arille chez deux espèces : « in *Ervatamia heyneana* an aril develops from a funicular outgrowth which in *Voacanga grandifolia* forms a common fleshy mass around the seeds, and in both species, considerable chalazal growth follows fertilization ».

Par contre, CORNER (1976) (Pl. 1, 9) n'a pas observé de funicule bien qu'il emploie le mot arille : « Aril soon developing after fertilization around the attachment of the ovule » ; plus loin il précise : « The ovule has no funicle and none appears after fertilization. The aril develops from the lobule of the placental ridge on which the ovule is borne. Hence the aril can be described as placental, but these lobules may be vestiges of funicles, and if the funicle is lost it is difficult to see how else the aril could develop ».

Les précédents travaux ont porté sur des *Tabernaemontanoideae* à arille complet. Il existe en Amérique, des *Tabernaemontanoideae* à arille incomplet comme nous l'avons précédemment indiqué. Il est alors manifeste que l'arille est d'origine funiculaire comme par exemple chez *Peschiera* (Pl. 1, 1-6). D'autre part, les nombreuses coupes anatomiques que nous avons effectuées sur des ovaires de *Tabernaemontanoideae* (ALLORGE, 1976 ; ALLORGE & COUDERC, 1983, Pl. 2) indiquent à chaque fois l'existence d'un funicule manifeste auquel est lié l'arille. On observe donc un funicule aussi bien chez les genres à arille incomplet que chez les autres genres où l'arille est complet notamment chez *Stemmadenia* (Pl. 2, 8).

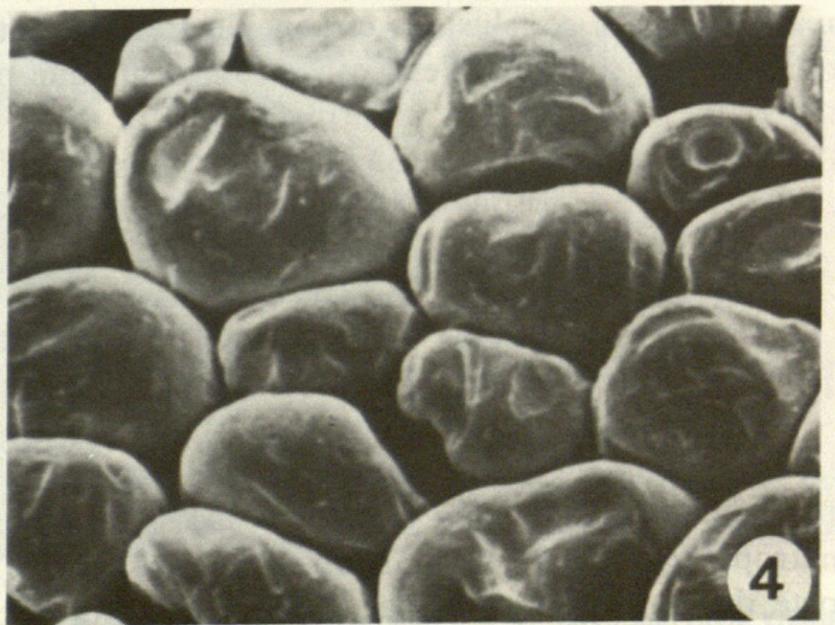
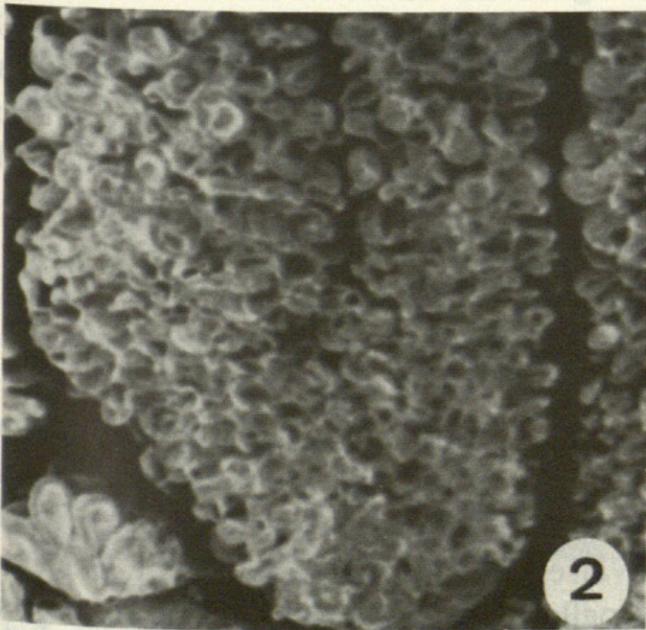
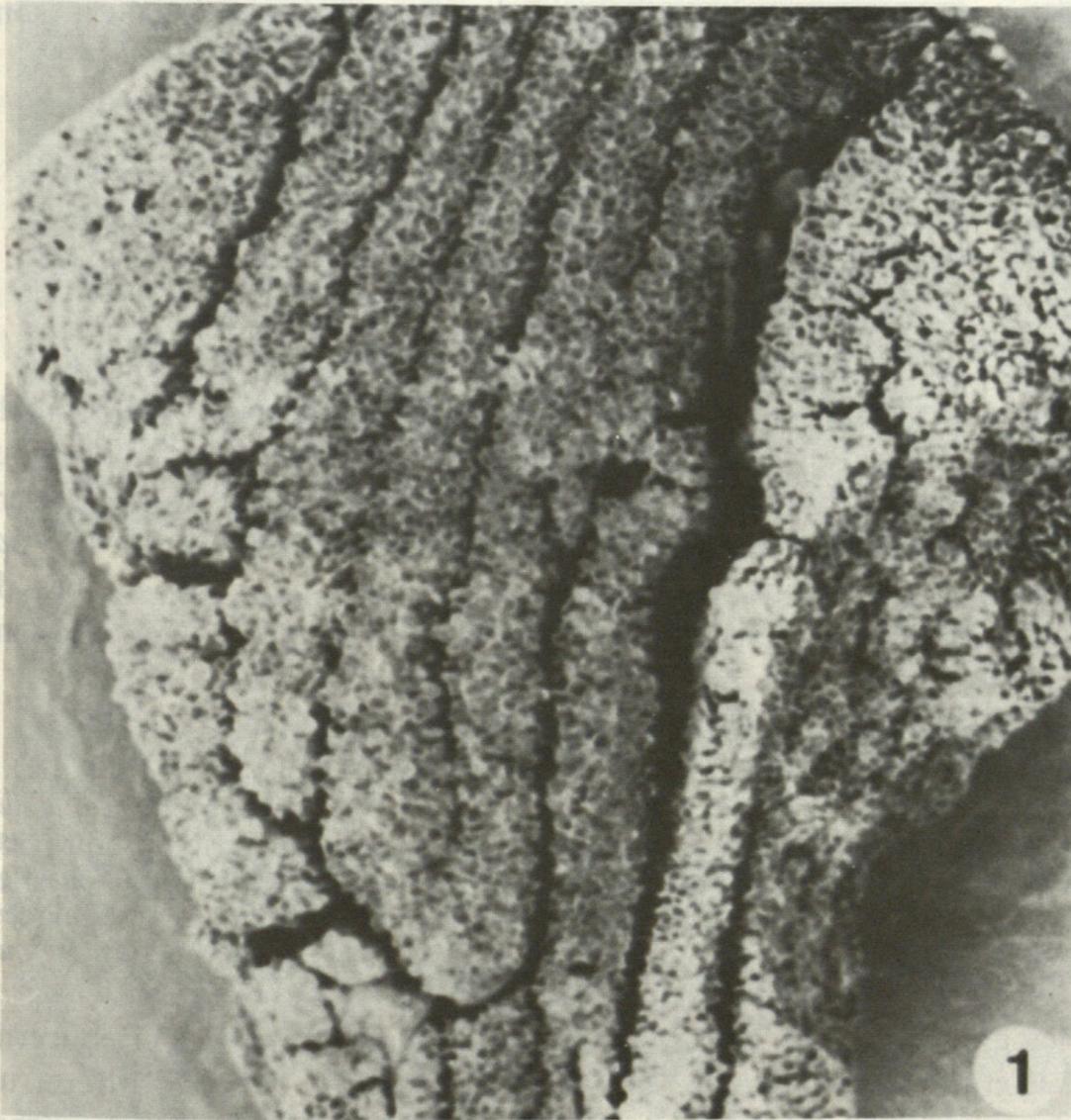
*L'arille est donc un véritable arille, d'origine funiculaire.*

D'autre part, nous avons observé sur des fruits frais à divers stades de développement, que l'arille continue à se développer et reste charnu jusqu'à l'ouverture du fruit, il est donc loin de diminuer et se réduire à une mince couche membraniforme comme l'indique GUIGNARD. Il n'est réduit à cette mince couche qu'une fois sec. Il n'intervient certainement pas dans la nutrition de la graine. Son rôle paraît n'être qu'attractif, en vue de la dissémination des graines. Il est consommé par des oiseaux comme l'indique l'étude des contenus stomacaux de ces oiseaux et la dispersion de *Stemmadenia donnell-smithii* par McDIARMID et al. (1977). Nous avons observé également des insectes et des fourmis chez *Bonafousia*. Certaines espèces sont consommées par les singes et les hommes.

## LE TÉGUMENT SÉMINAL

Les principaux travaux sur le tégument séminal des *Tabernaemontanoideae* ont été menés par LÉGER (1913) et CORNER (1976).

LÉGER décrit le tégument séminal chez 7 espèces. L'une, *Voacanga macrophylla* Blume,



Pl. 3. — *Ervatamia lifuana* Boiteau & L. Allorge : Structure en nodules du testa de la graine, face dorsale :  
1  $\times$  56 ; 2  $\times$  112 ; 3  $\times$  168 ; 4  $\times$  560. (Photos M.E.B. par H. COUDERC, Orsay).

non mentionnée par PICHON (1947) ni à l'index de Kew, est d'attribution générique douteuse. Les six autres espèces, alors incluses dans le genre *Tabernaemontana* sensu lato, sont maintenant rattachées à divers genres. Il s'agit de :

- T. barteri* Hook. = *Callichilia* ; illustré par LÉGER, voir Pl. 1, 12.
- T. fragraeoides* Miq. = *Ervatamia*.
- T. hystrix* Steudel = *Peschiera*.
- T. pentastricta* Scheffer = *Rejoua* ; illustré par LÉGER, voir Pl. 1, 14.
- T. sphaerocarpa* Blume = *Sarcopharyngia*.
- T. wallichiana* Steudel = *Ervatamia* ; illustré par LÉGER, voir Pl. 1, 13.

LÉGER n'a donc étudié aucun véritable *Tabernaemontana* s.s. Il indique : « suivant la disposition et la structure anatomique des cellules de l'assise épidermique, on peut regrouper, sous trois types différents, les six espèces que nous avons étudiées ». Pour la première espèce, il pense que « c'est avec les espèces du groupe du *T. sphaerocarpa* Bl. que le *Voacanga* offre dans l'organisation de sa graine, le plus de similitude ». Les trois types de LÉGER (Pl. 1, 12-14) peuvent être ainsi définis par une clé dichotomique que nous avons établie :

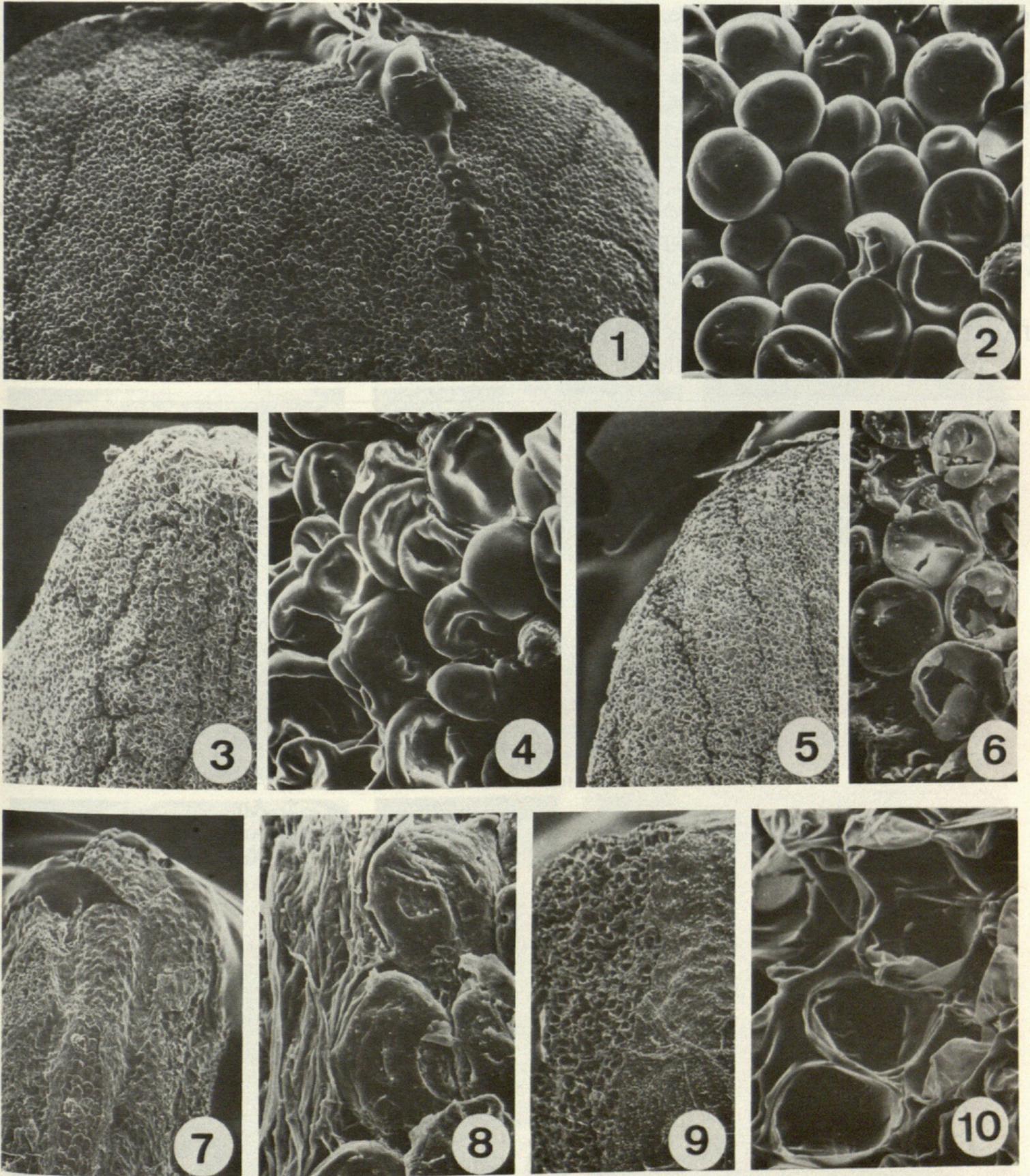
- 1. Albumen ruminé.
  - 2. Crêtes constituées par des cellules épidermiques sur plusieurs rangées, à membrane lignifiée. . . . . **Type I** : *Callichilia*
  - 2'. Pas de crêtes mais une seule assise de cellules (*nodules*) à paroi radiale épaissie en bourrelets lignifiés. . . . . **Type II** : *Sarcopharyngia*, *Ervatamia*, *Peschiera*, *Voacanga*
- 1'. Albumen non ruminé. Tégument séminal à nodules recouvrant des saillies de cellules épidermiques. . . . . **Type III** : *Rejoua*

CORNER (1976) étudie les graines de très nombreuses Dicotylédones. En ce qui concerne les *Tabernaemontanoideae*, il étudie deux espèces, *Voacanga grandifolia* (Miq.) Rolfe et un certain *Tabernaemontana* sp. provenant de Java, il s'agit sans doute de *Ervatamia dichotoma* Roxb. Ses conclusions et son illustration sont tout à fait conformes à celles de LÉGER pour son type II ; nous les avons réunies sur une même planche pour en faciliter la comparaison (Pl. 1, 11, 13). Il montre de plus la structure en anneaux concentriques, lorsqu'on effectue une coupe transversale à la base des nodules, au niveau des bourrelets lignifiés (Pl. 1, 10). Nous en verrons l'intérêt par la suite.

## 1. DÉVELOPPEMENT DU TÉGUMENT SÉMINAL

Des coupes anatomiques ont été effectuées, à partir de boutons et de jeunes fruits conservés en alcool, sur de nombreuses *Tabernaemontanoideae*. Elles montrent que dans l'ovaire de la fleur, il y a de deux à six rangées d'ovules par demi-placenta. Les ovules sont anatropes (Pl. 2, 8) et en coupe transversale de l'ovaire (Pl. 2, 5) chaque demi-placenta porte des ovules opposés par rapport à la suture carpellaire. Les coupes anatomiques ont mis en évidence un épiderme des ovules, fortement coloré par la safranine, révélant sa nature tannante ou sécrétrice. Les ovules présentent un tégument externe formé d'une seule assise de cellules (Pl. 2, 8), huit à dix rangées de cellules internes, un sac embryonnaire et un micropyle. Les données bibliographiques sur le développement embryonnaire ont été

récapitulées par HAVAT (1983). Les cellules internes se résorbent au fur et à mesure du déve-



Pl. 4. — Testa à nodules : 1, 2, *Pandaca debrayi* ; 3, 4, *Stemmadenia galeottiana* ; 5, 6, *Sarcopharyngia crassa* ; 7, 8, *Pagiantha cerifera* ; 9, 10, *Voacanga africana*. 1, 3, 5, 7, 9  $\times$  60 ; 2, 4, 6, 8, 10  $\times$  600. Le matériel, soit frais, soit en alcool, présente un testa à nodules bien conservés alors que le matériel sec est très altéré et son testa peut passer, à l'examen à la loupe binoculaire, pour un testa à alvéoles (voir Pl. 7 et 8). Le testa à nodules se retrouve à Madagascar, en Amérique, en Afrique et en Océanie. (M.E.B., Laboratoire de Géologie, Muséum, Paris).

récapitulées par HAMEL (1983). Les cellules internes se résorbent au fur et à mesure du développement du sac embryonnaire.

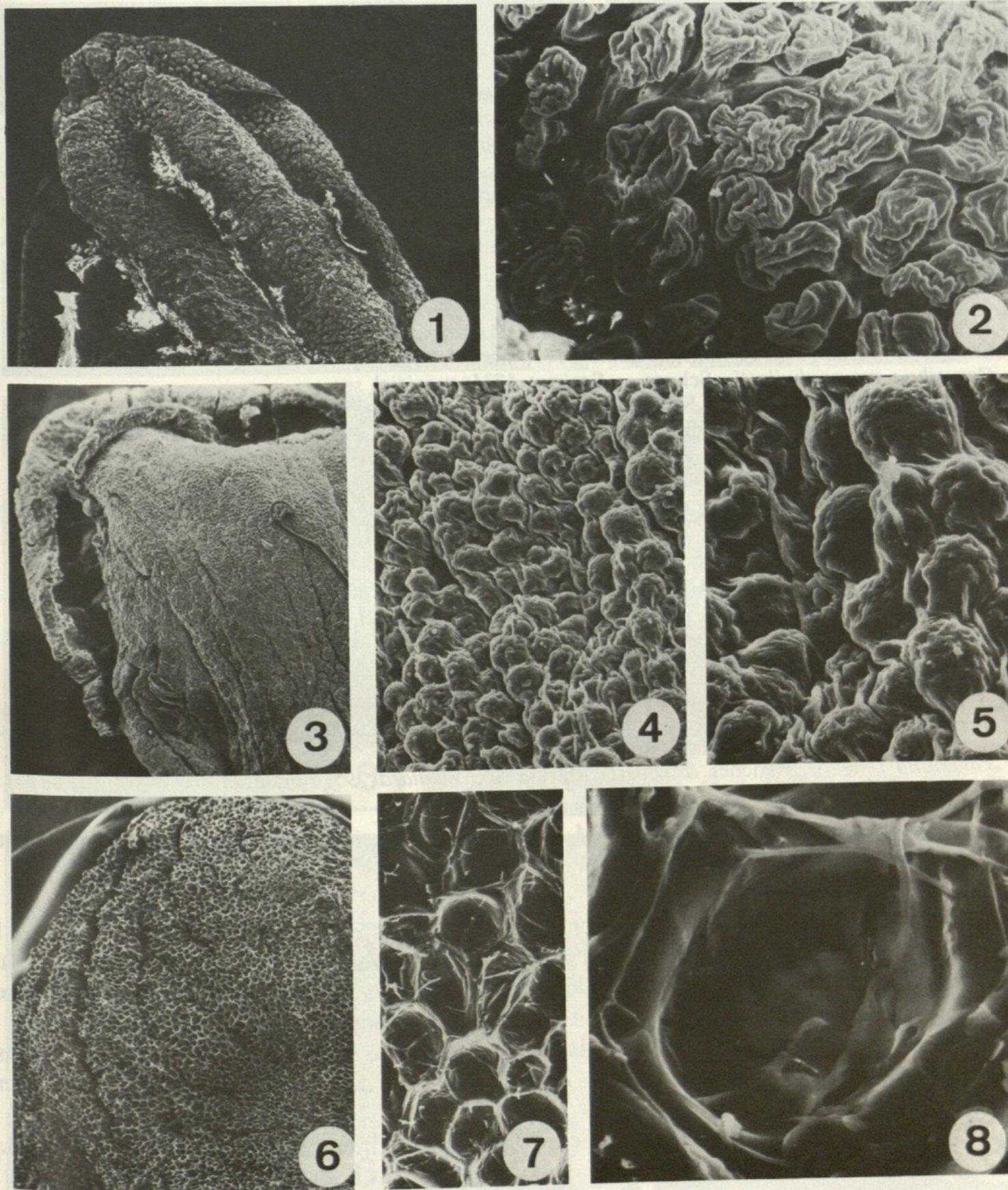
Dans la coupe d'un jeune fruit (long de 0,5 cm) de *Peschiera echinata* (Aublet) A. DC., on constate une accentuation de la coloration par la safranine et un épaissement du tégument séminal (Pl. 2, 4, 6, 7). A ce stade on ne distingue aucune structure différenciée.

## 2. ORNEMENTATION DU TÉGUMENT SÉMINAL

Pour notre étude, nous avons examiné du matériel conservé au Muséum de Paris, en provenance de divers pays et appartenant à diverses tribus et sous-tribus, comme on peut le voir d'après le Tableau 2 et la liste du matériel étudié au M.E.B.

TABLEAU 2 : Classification des *Tabernaemontanoideae* (31 genres), d'après les travaux de MARKGRAF (1938), récapitulés in ALLORGE et al. (1981).

TRIBUS	Macoubeae	<i>Macoubea</i>	2, Am
	Woytkowskieae	<i>Woytkowskia</i>	2, Am
	Voacangeae	<i>Voacanga</i>	12, T, O, M, A
	Tabernaemontaneae		
	SOUS-TRIBUS		
	Ervatamiinae	<i>Pagiantha</i>	6, O
		<i>Rejoua</i>	3, O
		<i>Pandacastrum</i>	1, M
		<i>Ervatamia</i>	95, A, O
		<i>Hazunta</i>	7, M
		<i>Capuronetta</i>	1, M
		<i>Muntafara</i>	1, M
		<i>Pterotaberna</i>	1, T
	Tabernaemontaninae	<i>Peschiera</i>	18, Am
		<i>Stenosolen</i>	5, Am
		<i>Tabernaemontana</i>	15, Am
		<i>Bonafousia</i>	26, Am
		<i>Anartia</i>	6, Am
		<i>Stemmadenia</i>	15, Am
	Sarcopharyngiinae	<i>Leptopharyngia</i>	1, T
		<i>Protogabunia</i>	2, T
		<i>Camerunia</i>	2, T
		<i>Pandaca</i>	26, M
		<i>Schizozygia</i>	1, T
		<i>Tabernanthe</i>	6, T
		<i>Gabunia</i>	7, T
		<i>Sarcopharyngia</i>	16, T
		<i>Domkeocarpa</i>	1, T
		<i>Daturicarpa</i>	3, T
	Callichiinae	<i>Callichilia</i>	8, T
		<i>Crioceras</i>	1, T
		<i>Calocrater</i>	1, T
		<i>Carvalhoa</i>	1, T



Pl. 5. — 1, 2, *Anartia olivacea* : testa à nodules plissés ; 3, 4, 5, *Peschiera vanheurckii* : testa granuleux ; 6, 7, 8, *Schizozygia coffeoides* ; testa à mailles. Les deux premières espèces sont américaines, la dernière africaine. 1, 3, 6  $\times$  60 ; 2, 4, 7  $\times$  600 ; 5  $\times$  1440 ; 8  $\times$  3000. (M.E.B., Laboratoire de Géologie, Muséum, Paris).

ORIGINE DES GRAINES OBSERVÉES AU M.E.B.

AMÉRIQUE

- Tabernaemontana citrifolia* L. : Hahn 122, matériel sec.  
*Stemmadenia galeottiana* (A. Rich.) Miers : Sastre 4838, matériel sec.  
*Anartia olivacea* (Muell. Arg.) Markgraf : Moretti 626, matériel en alcool.  
*Bonafousia sananho* (Ruiz & Pavon) Markgraf : Tournon s.n., matériel en alcool.  
*Peschiera australis* (Muell. Arg.) Miers : Desalbres s.n., matériel en alcool.  
*Peschiera vanheurckii* (Muell. Arg.) L. Allorge : Tournon s.n., matériel en alcool.

AFRIQUE

- Sarcopharyngia crassa* (Benth.) Boiteau : Aké Assi s.n., matériel en alcool.  
*Calocramer preussii* K. Schum. : Klaine 3117, matériel sec.  
*Carvalhoa macrophylla* K. Schum. : Sacleux 1721, matériel sec.  
*Callichilia monopodialis* (K. Schum.) Stapf : Farron 7358, matériel sec.  
*Schizogygia coffeoides* Baillon : Stolz 1966, matériel sec.  
*Tabernanthe iboga* Baillon : Bernardi 8222, matériel sec.  
*Voacanga africana* Stapf : Dubois 24, matériel sec.

MADAGASCAR

- Hazunta membranacea* (A. DC.) Pichon : Service forestier 8062, matériel en alcool.  
*Pandaca debrayi* Markgraf : Service forestier 27690, matériel en alcool.

OCÉANIE

- Ervatamia lifuana* Boiteau & L. Allorge : Sévenet 461, fruit frais obtenu d'une plante issue d'un semis en serres (Gif s/Yvette).  
*Pagiantha cerifera* (Pancher & Sebert) Markgraf : Vieillard 2957, matériel sec.

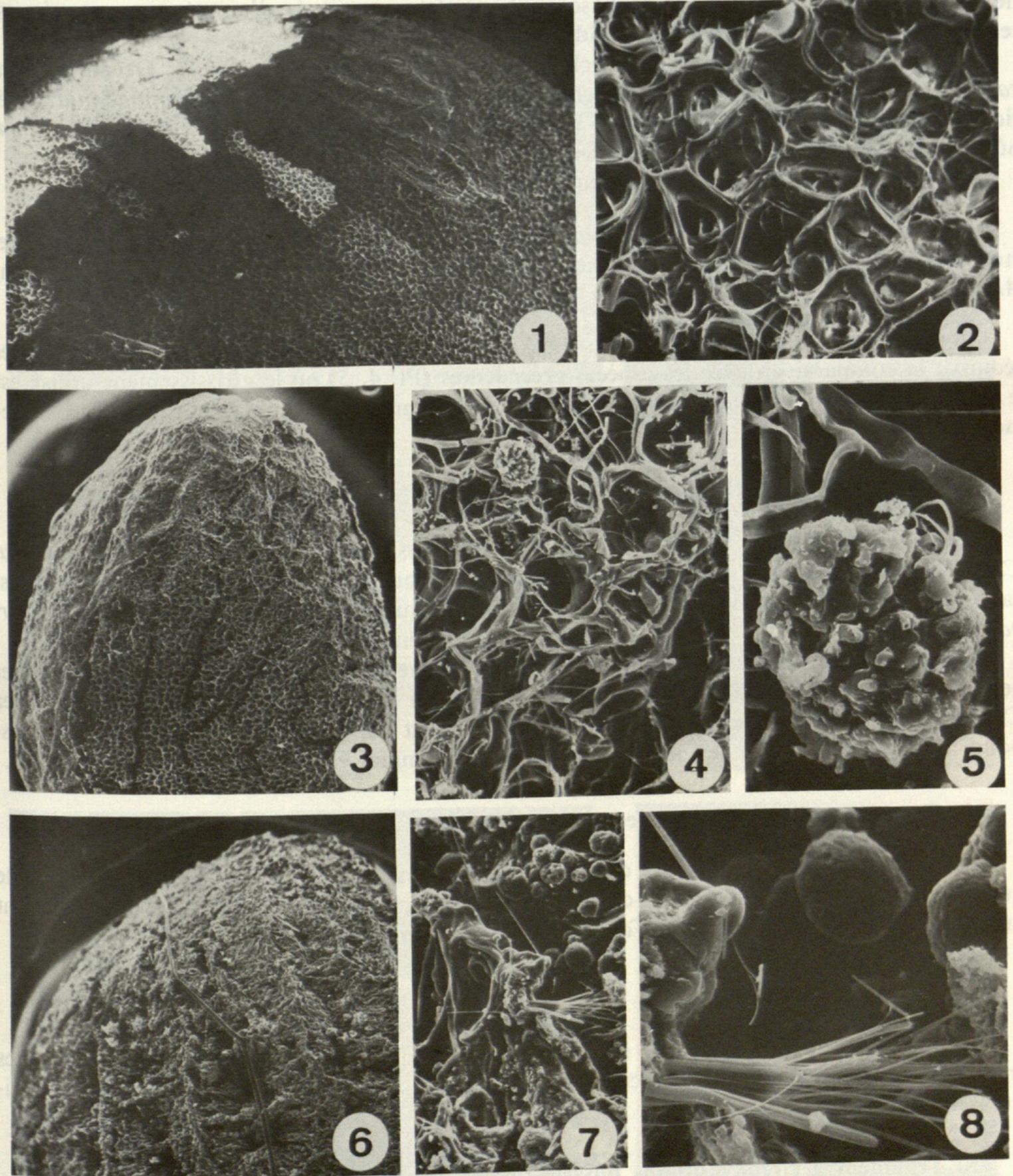
En plus de ce matériel observé au M.E.B., un nombre important d'espèces a été préalablement examiné à la loupe binoculaire.

Lorsque le matériel était conservé en alcool, l'arille s'enlevait aisément. Par contre, le matériel sec a dû être porté à ébullition afin de débarrasser les graines de l'arille, et il fut quelquefois impossible de le retirer totalement. Nous nous sommes limitée alors à dégager une surface suffisante pour l'observation du tégument séminal. De ce fait, l'observation à partir de matériel en alcool est préférable car on ne risque pas de léser les ornements, de plus le séchage modifie les structures, d'où la nécessité de les étudier au M.E.B. qui permet une meilleure définition.

Nous avons pu mettre en évidence cinq types d'ornementation du tégument séminal.

**1) Tégument séminal à nodules**

Nous avons rencontré ce type le plus fréquemment. Il correspond au type II de LÉGER et à celui décrit par CORNER.



Pl. 6. — Testa à mailles : 1, 2, *Hazunta membranacea* ; 3, 4, 5, *Carvalhoa macrophylla* ; 6, 7, 8, *Caloc crater preussii*. 1, 3, 6  $\times$  60 ; 2, 4, 7  $\times$  600 ; 5  $\times$  3000 ; 8  $\times$  2340. (M.E.B., Laboratoire de Géologie, Muséum, Paris).

Chaque nodule est unicellulaire. La membrane n'est pas uniforme ; simple dans sa partie supérieure, elle se lignifie à la base en bourrelets constitués d'anneaux concentriques, rendant cette paroi très épaisse et rigide.

Ce type est pantropical. Il existe chez *Ervatamia* et *Pagiantha* (Asie et Océanie), *Voa-canga* (paléotropical), *Pandaca* (malgache), *Sarcopharyngia* (africain) et *Stemmadenia* (américain). Nous y avons rattaché le type III de LÉGER (*Rejoua*) d'après son dessin (Pl. 1, 14) où le tégument séminal apparaît couvert de nodules.

On peut y rattacher également deux types un peu modifiés, américains :

a) *Tégument séminal à nodules plissés* à la partie supérieure (Pl. 5, 1, 2). Le matériel étudié ayant été conservé en alcool, ces plissements ne peuvent être dus à la dessiccation. *Anartia*.

b) *Tégument séminal granuleux* : Les nodules chez *Peschiera vanheurckii* sont très réduits ; la comparaison avec les espèces précédentes (Pl. 4, 5) où le grossissement utilisé est le même ( $\times 600$ ) montre la différence. On atteint une grandeur semblable avec un grossissement de 1440.

## 2) Tégument séminal à mailles

Ce type de tégument est présent chez quatre genres : *Hazunta* (malgache), *Schizozygia*, *Carvalhoa* et *Calocrater* (africains). Ces mailles sont constituées d'un bourrelet épais qui est facilement observable chez *Schizozygia* (Pl. 5, 8) avec un grossissement de 3000. Chez *Carvalhoa* et *Calocrater*, il s'y ajoute des éléments filamenteux et globuleux.

Les sillons de la graine de *Calocrater* (Pl. 6, 6) ne sont pas arrondis comme ceux des genres précédents mais aigus, formant des crêtes. On retrouve ce caractère accentué chez *Callichilia*, également africain, analysé anatomiquement par LÉGER (Pl. 1, 12) et qui correspond à son type I. Mais cependant leur tégument séminal est très différent (Pl. 8, 7, 8).

## 3) Tégument séminal à alvéoles

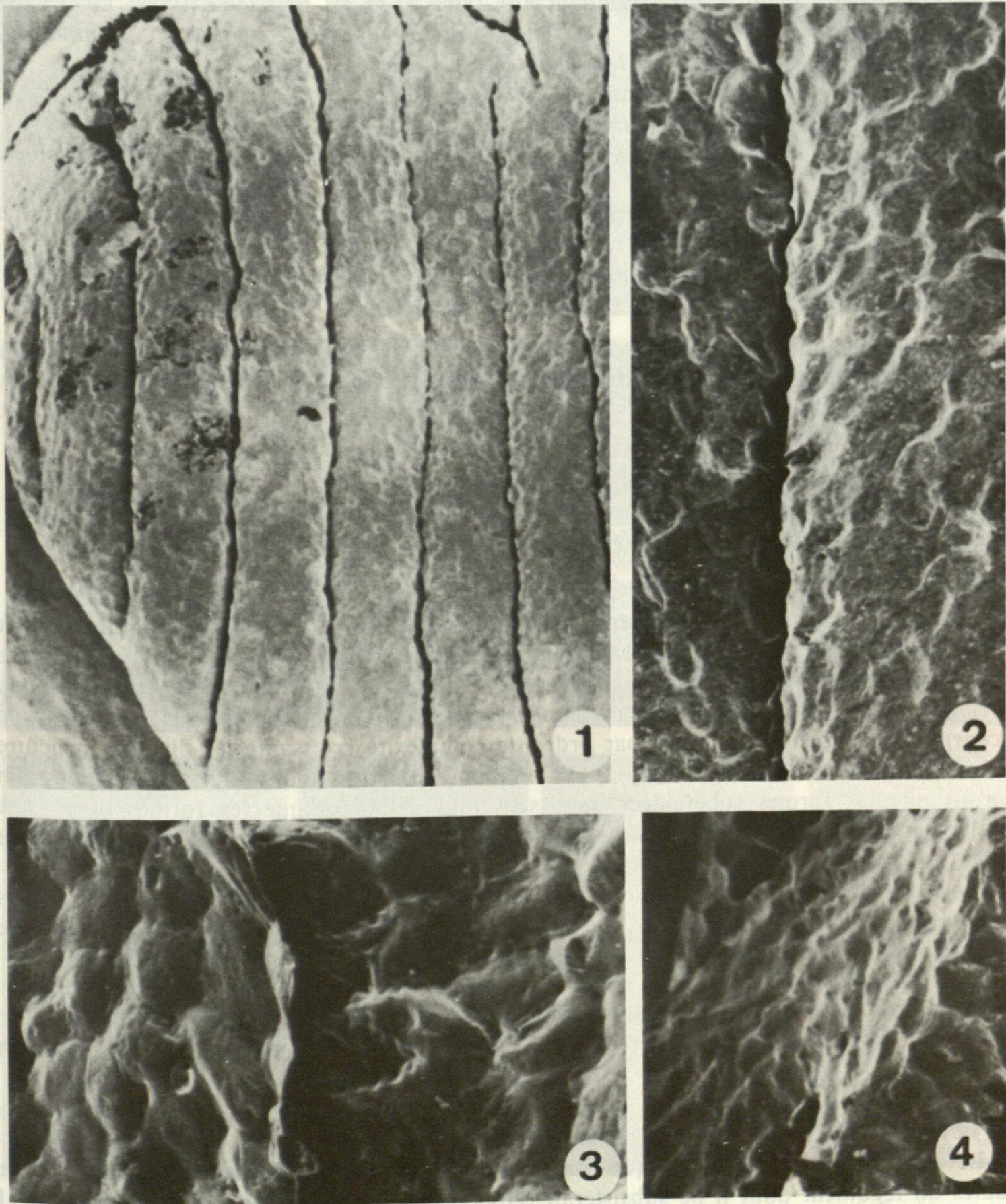
Ce type de tégument présente des alvéoles et est même parfois presque lisse. Il semble que ces alvéoles soient constituées d'un bourrelet très petit (Pl. 7 ; 8, 1-6). Il n'est présent que chez les genres américains : *Tabernaemontana*, *Bonafousia* et *Peschiera*.

## 4) Tégument plissé-ridé

Chez *Callichilia* le tégument séminal est constitué de plis discontinus formant des crêtes. LÉGER a démontré que ces crêtes étaient formées par des cellules à membranes lignifiées en nombre variable.

## 5) Tégument à circonvolutions plissées-ridées

Chez *Tabernanthe* (Pl. 8, 9, 10) on ne trouve ni crêtes ni sillons mais des circonvolutions dont le tégument séminal présente le même type d'ornementation que l'espèce précédente. La différence ne provient donc pas du tégument mais de la forme de l'albumen.



Pl. 7. — Testa à alvéoles : *Bonafousia columbiensis* : 1  $\times$  56 ; 2, 3  $\times$  168 ; 4  $\times$  280. (Photos M.E.B. par H. COUDERC, Orsay).

Ces divers types peuvent être résumés comme suit :

- 1) Tégument à nodules correspondant aux types II et III de LÉGER (Pl. 3 et 4) ; pantropical : *Ervatamia*, *Pagiantha*, *Voacanga*, *Sarcopharyngia*, *Pandaca*, *Stemmadenia*. D'après Léger : *Peschiera* (*pro parte*), *Rejoua*.
  - a) Tégument à nodules plissés : *Anartia*.
  - b) Tégument granuleux : *Peschiera* (*pro parte*).
- 2) Tégument à mailles ; Madagascar, Afrique (Pl. 5, 6) : *Hazunta*, *Carvalhoa*, *Calocra-ter*.
- 3) Tégument à alvéoles ; Amérique (Pl. 7, 8) : *Tabernaemontana*, *Bonafousia*, *Peschiera* (*pro parte*).
- 4) Tégument plissé-ridé correspondant au type I de LÉGER ; Afrique : *Callichilia*.
- 5) Tégument à circonvolutions plissées-ridées ; Afrique : *Tabernanthe*.

A la loupe binoculaire, nous avons déjà noté que si dans leur ensemble chaque genre de *Tabernaemontanoideae* est homogène en ce qui concerne l'ornementation de leur tégument séminal, il existait quelquefois des exceptions ; l'emploi du M.E.B. confirme ce fait pour le genre *Peschiera*.

## REMARQUES GÉNÉRALES ET CONCLUSION

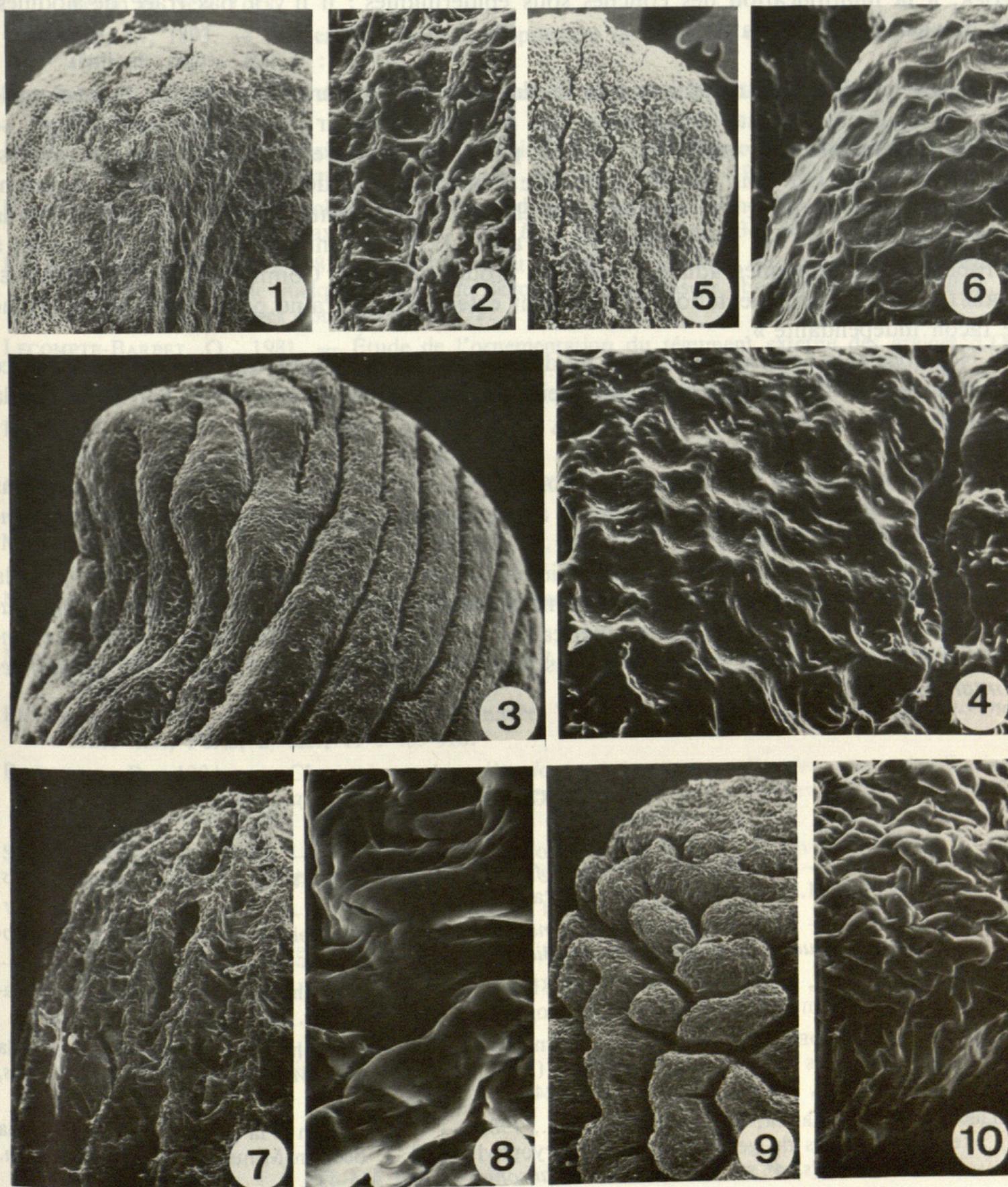
Des études au M.E.B. du tégument séminal ont porté sur différentes familles (SAINT-MARTIN, 1978, sur les *Papilionaceae* ; KAPLAN, 1981, sur les *Saxifragaceae* ; LECOMPTE-BARBET, 1981, sur les *Ononis* (*Papilionaceae*) ; KERAUDREN-AYMONIN, 1983, sur les *Bigno-niaceae* ; ÇELEBIOĞLU et al., 1983, sur les *Caryophyllaceae* ; DICKISON, 1984, sur les *Cuno-niaceae*). Elles présentaient toutes par ordre de complexité croissante les diverses structures rencontrées. Cependant, LECOMPTE-BARBET notait : « par commodité d'expression nous considérons que les formes tuberculées paraissent plus élaborées que les formes lisses. Ceci n'exclut pas l'hypothèse inverse dans laquelle les formes lisses dériveraient des formes ornementées par simplification du tégument ».

Nous avons préféré présenter les types que nous avons distingués non par ordre croissant de complexité, mais selon un schéma évolutif probable construit d'après les données anatomiques et la répartition géographique des divers types.

Le type à nodules est le plus complexe. L'anatomie décrite aussi bien par LÉGER que par CORNER montre que les membranes anticlines des nodules sont épaissies en anneaux concentriques formant des bourrelets lignifiés. Par ailleurs, ce type est le plus répandu et est pantropical.

Le tégument séminal à mailles pourrait résulter du maintien de la partie lignifiée de la base des nodules. Il est présent en Afrique et à Madagascar.

Le tégument à alvéoles, presque lisse, résulterait de la disparition presque totale des nodules du tégument dont il ne subsisterait plus que la base et un bourrelet très atténué. Il n'a été observé que chez certains genres américains. Nous avons montré (ALLORGE, 1983) que le phylum américain, d'après les données de la morphologie florale et de l'architecture de la ramification, était le plus évolué.



Pl. 8. — Testa à alvéoles : 1, 2, *Tabernaemontana citrifolia* ; 3, 4, *Bonafousia sananho* ; 5, 6, *Peschiera australis*. — Testa plissé-ridé : 7, 8, *Callichilia monopodialis*. — Testa à circonvolutions plissées-ridées : 9, 10, *Tabernanthe iboga*. 1, 3, 5, 7, 9  $\times$  60 ; 2, 4, 6, 8, 10  $\times$  600. Les trois premières espèces sont américaines, les deux autres africaines. (Photos M.E.B., Laboratoire de Géologie, Muséum, Paris).

Les derniers types, plissés-ridés et à circonvolutions plissées-ridées sont dus, d'après LÉGER, à la multiplication des couches sous épidermiques ; il n'y a pas trace de nodules. Ces derniers types sont africains.

Cela tendrait à montrer que le type le plus primitif, si notre hypothèse est exacte, est le type de tégument séminal comportant des nodules, à partir duquel les autres types se seraient différenciés. Il y aurait eu, comme pour l'architecture et l'arille, évolution régressive (involution). On doit encore noter que la distribution des divers types de tégument séminal ne correspondent pas toujours à la classification obtenue à partir des données de la morphologie florale. Les précédentes études au M.E.B. ne sont pas davantage parvenues à corroborer les taxonomies admises pour les groupes étudiés. Comme l'indique LECOMPTE-BARBET (1981) « l'ornementation du tégument externe de la graine paraît donc avoir évolué de façon indépendante ».

Nous pensons nécessaire toutefois de donner ces résultats, bien que partiels, ne serait-ce que pour permettre ultérieurement une meilleure analyse des caractères de l'ensemble de la sous-famille des *Tabernaemontanoideae*.

Si l'évolution s'est bien effectuée dans le sens indiqué précédemment les observations présentées ci-dessus donnent un argument à une origine monophylétique des *Tabernaemontanoideae*.

Cette origine monophylétique est indiquée également par la chimiotaxonomie, avec la présence de la tabersonine, précurseur, dans presque toutes les graines des *Tabernaemontanoideae*, aussi bien chez les espèces américaines, africaines et malgaches, que chez les *Stemmadenia* et *Voacanga* qui ne diffèrent pas, dans leur stade juvénile, des autres *Tabernaemontanoideae*.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLORGE, L., 1975. — *Morphologie et biologie florales des Apocynacées. Applications taxonomiques*. Diplôme E.P.H.E., 3<sup>e</sup> section, 114 p., Paris.
- ALLORGE, L., 1983. — *Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines ; Morphologie, Systématique, Chimiotaxonomie et Biogéographie*. Thèse d'État, Poitiers, 681 p., 137 pl.
- ALLORGE, L., HUSSON, H.-P. & SASTRE, C., 1981. — Morphologie et chimiotaxonomie des Apocynacées. Conclusions phylogéniques et biogéographiques. *C. R. Soc. Biogéogr.* 57 : 112-126.
- ALLORGE, L. & COUDERC, H., 1983. — La syncarpie chez Tabernanthe et sa particularité dans la sous-famille des Tabernaemontanoideae (Apocynaceae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 213-240.
- ÇELEBIOĞLU, T., FAVARGER, C. & HUYNH, K. L., 1983. — Contribution à la micromorphologie de la testa des graines du genre *Minuartia* (Caryophyllaceae). I. Section *Minuartia*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., 5, sect. B, *Adansonia*, n° 4 : 415-435.
- CORNER, E.J.H., 1976. — *The seeds of Dicotyledons*, Vol. 1, 311 p., Cambridge University Press.
- DAVIS, G. L., 1966. — *Systematic embryology of the Angiosperms*, Wiley and Son, 528 p., New York, London and Sydney.
- DICKISON, W. C., 1984. — Fruits and seeds of the Cunoniaceae. *J. Arnold Arbor.* 65 (2) : 148-190.

- GOTTLIEB, O. R., 1982. — *Micromolecular evolution, systematics and ecology*, pp. 71-79, Springer, Berlin et New York.
- GUIGNARD, L., 1893. — Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. *Journ. Bot.* 7 : 6.
- GUIGNARD, L., 1917. — L'ovule chez les Apocynacées et les Asclépiadacées. *Mém. Acad. Sc. Inst. Fr.* 55 : 1-34.
- HAMEL, M.-C., 1983. — Contribution bibliographique à la connaissance botanique des Apocynacées. 1. Données morphologiques et biologiques. *Rev. gén. Bot.* 90 : 221-300.
- KAPLAN, K., 1981. — Embryologische, pollen-und samenmorphologische Untersuchungen zur Systematik von *Saxifraga* (Saxifragaceae). *Bibl. Bot. Stuttgart*, heft 134, 56 p., 26 pl., 31 fig.
- KERAUDREN-AYMONIN, M., 1983. — Caractères et intérêt taxinomique de l'ornementation tégumentaire des graines de quelques espèces de *Begonia* de Madagascar observées en M.E.B. *Bull. Soc. bot. Fr.* 130, Lettres bot. 4/5 : 329-338.
- LECOMPTE-BARBET, O., 1981. — Étude de l'ornementation du tégument externe des graines d'*Ononis* L. au M.E.B. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., 3, sect. B, *Adansonia*, n° 1 : 19-36.
- LÉGER, P. V., 1913. — *Recherches sur la structure anatomique du tégument séminal des Apocynacées et des Asclépiadacées*. Thèse Doct. Univ. Pharm., Paris, 51 p., 32 fig.
- LE MEN-OLIVIER, L., RICHARD, B. & LE MEN, J., 1974. — Alcaloïdes des graines de *Pandaca retusa*. *Phytochemistry* 13 : 280-281.
- MAC DIARMID, R. W., RICKLEFS, R. E. & FOSTER, M. S., 1977. — Dispersal of *Stemmadenia donnell-smithii* (Apocynaceae) by birds. *Biotropica* 9 : 9-25.
- MARKGRAF, F., 1938. — Die Amerikanischen *Tabernaemontanoideen*. *Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem* 14 : 151-184.
- MIERS, J., 1878. — *Apocynaceae of South-America*, Willians and Norgate, 291 p., London-Edimburg.
- PICHON, M., 1947. — Classification des Apocynacées VIII. Les *Voacanga* d'Afrique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2<sup>e</sup> sér., 19 : 409-416.
- RAFIDISON, P., 1984. — *Chromatographie d'analogues structuraux d'acides gras. Application à l'Huile de Voacanga africana*. Thèse d'État es-Sciences pharmaceutiques, Université Paris-Sud, 210 p.
- SAINT-MARTIN, M., 1978. — Observations séminologiques au M.E.B. de diverses espèces de *Papilionacées*. *C. R. Acad. Sc., Paris* 287 (10) : 927-930.
- VAN DER PIJL, L., 1966. — Ecological aspects of fruit evolution. *Proc. K. ned. Akad. Wet.* 69 : 597-640.

*Styphelia violaceospicata* (Guillaumin) McPherson, comb. nov.

— *Leucopogon violaceo-spicaus* GUILLAUMIN, Univ. Iowa Stud. Nat. Hist. 20 (7) : 43 (1961)

I share with VIROT (*in litt.*) the opinion that *S. violaceospicata* is most closely related to *S. floribunda* (Brongn. & Gris) Sleumer, the strongest similarities being those concerning their corollas and stamens (see Table I). However, the former is 5-merous while the latter is 4-merous and consequently sometimes placed in *Cynchopax*. If our view of the relationship between *S. violaceospicata* and *S. floribunda* is accepted, then parthenesis alone has little value except at the specific level in this case.



# BHL

## Biodiversity Heritage Library

Allorge, Lucile. 1985. "Contribution à l'étude des graines des Apocynaceae-Tabernaemontanoideae : Origine de l'arille et ornementation du tégument séminal." *Bulletin du Muse*

*um National d'Histoire Naturelle Section B, Adansonia, botanique, phytochimie* 7(4), 433-451.

**View This Item Online:** <https://www.biodiversitylibrary.org/item/49405>

**Permalink:** <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/276328>

### **Holding Institution**

Missouri Botanical Garden, Peter H. Raven Library

### **Sponsored by**

Missouri Botanical Garden

### **Copyright & Reuse**

Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

Rights Holder: Muséum national d'Histoire naturelle

License: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/>

Rights: <https://biodiversitylibrary.org/permissions>

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.