

Zeitschrift: Botanica Helvetica
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 94 (1984)
Heft: 1

Artikel: Les surfaces tégumentaires des graines de *Gentiana* et *Gentianella* vues au microscope électronique à balayage
Autor: Miège, Jacques / Wüest, Jean
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-65863>

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: 02.05.2026

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

Les surfaces tégumentaires des graines de *Gentiana* et *Gentianella* vues au microscope électronique à balayage

Jacques Miège et Jean Wüest

Laboratoire de Botanique systématique et de Biogéographie, Faculté des Sciences, Université de Genève, 1, chemin de l'Impératrice, CH-1292 Chambésy-Genève.

Manuscrit reçu le 5 septembre 1983

Abstract

Miège J. and Wüest J. 1984. Seed-coat surfaces of *Gentiana* and of *Gentianella* as seen with the scanning electron microscope (SEM). Bot. Helv. 94: 41–59.

A SEM study of seed-coat surfaces of 10 species of *Gentiana* and of 22 species of *Gentianella* is presented. *Gentianella* species although coming from different sections offer great similarities. On the other hand they are very different from those of the genus *Gentiana* which present, in addition, important differences between each other and can be attributed to a precise section. Within one section similarities are ordinarily very high. A key is established which is based on seed dimensions and seed-coat characteristics.

Introduction

Le Professeur Cl. Favarger, poète et chantre des flores alpine et jurassienne (1956–1958) dont il a décrit les beautés tout en gardant une grande rigueur scientifique, s'est particulièrement intéressé aux gentianes, parures éclatantes de la montagne auxquelles on ne peut rester insensible. Cl. Favarger ne s'est pas contenté de nous les faire admirer mais il nous a dévoilé un grand nombre de leurs caractères facilitant ainsi une reconnaissance parfois malaisée et la connaissance de leurs liens de parenté.

Ses recherches, surtout cytologiques, l'ont conduit également (1953) à suivre leur germination et à tenter d'en lever les difficultés. Son fin esprit d'observation lui a fait remarquer (1949) qu'entre les graines de *Gentiana clusii*, *G. kochiana*, *G. alpina*, espèces très proches, parfois encore groupées sous le nom collectif de *G. acaulis* (Tutin 1972) existaient des différences caractéristiques notamment de taille.

Pour compléter les données acquises et contribuer à la connaissance systématique du genre, nous nous sommes intéressés aux caractères des graines. Jusqu'ici, peu d'études ont été consacrées à cet aspect taxonomique des gentianes. Parmi les recherches effectuées, citons celles de Guérin (1904) qui dans un travail déjà ancien a eu le mérite de passer en revue et de comparer des espèces de 16 sections – sur les 19 proposées par Kusnezow. Guérin donne d'intéressants renseignements tirés de l'examen des sections transversales des graines et de l'observation de face des cellules de l'enveloppe séminale. Bertsch (1941) a dressé une clé de détermination dans laquelle huit espèces sont

prises en considération. Beijerinck (1976) a figuré plusieurs espèces mais ses dessins assez sommaires comportent peu de détails sur l'ornementation de la testa.

Le microscope électronique à balayage (MEB) ouvre de nouvelles voies d'investigation. Les surfaces tégumentaires peuvent être observées à des grossissements variés ce qui permet de découvrir des détails ornementaux intéressants. Aussi les travaux se sont-ils multipliés au cours de ces dernières années. Pourtant, le genre *Gentiana* s.l. semble à cet égard avoir été assez délaissé. A notre connaissance les publications qui le concernent se limitent à celles de Rauh et al. (1975) qui représentent la surface de la testa du seul *G. asclepiadea* et de Bouman et Schier (1979) qui fournissent des images au MEB de *G. cruciata* et de *G. asclepiadea*. Les plus nombreuses figures et descriptions sont dues à G. Müller (1980) dont la thèse contient des photographies de graines de *G. orbicularis*, *G. brachyphylla*, *G. verna*, *G. tergestina* et des dessins de la testa de *G. bavarica*, *G. rostanii*, *G. schleicheri*, toutes espèces relevant de la section *Cyclostigma*.

Dans les pages suivantes, nous donnons des images (ordinairement à des grossissements de $\times 60-70$ et de $\times 600-900$) et de brèves descriptions des surfaces de graines d'espèces, principalement européennes, relevant de diverses sections des genres *Gentiana* et *Gentianella*. Elles ont été complétées par les figures de quelques espèces américaines et asiatiques très distinctes des européennes.

Les graines examinées ont été récoltées dans la nature principalement par G. Lachard, chef-grainier au Jardin botanique de Genève, et par E. Anchisi, chef du Jardin de Floralp (Fondation J.-M. Aubert) à Champex, secondairement par moi-même ou m'ont été procurées par les Jardins botaniques de Bâle, Bangor, Graz, Halle, Innsbruck, Samoëns (Jaysinia), Lausanne, Lund, Neuchâtel, Paradisia (Valnontey), Turku etc... Un lot important m'a été fourni par le Prof. Monserrat de Jacca (Espagne). Nous sommes reconnaissants à tous nos correspondants de nous avoir adressé ce précieux matériel.

Grâce à ces envois, il se trouve que plus de 50% des espèces sont représentées par plusieurs lots ce qui assure des comparaisons intéressantes et permet de juger de la constance ou non des caractères à l'intérieur des espèces. Des particularités généralement mineures ont été parfois relevées entre populations. Leurs causes sont délicates à préciser. Ces différences, en effet, dépendent-elles de l'origine géographique ou écologique des échantillons reçus ou bien résultent-elles des conditions de développement et de maturation des graines? Un autre problème se pose, celui de l'utilisation d'un vocabulaire adéquat. Une terminologie appropriée ne semble pas avoir encore été proposée et codifiée.

La répartition des espèces dans les sections a été faite d'une part, d'après la classification proposée dans *Flora Europaea* (1972) par Tutin pour le genre *Gentiana*, par Pritchard et Tutin pour le genre *Gentianella*, d'autre part, en tenant compte du récent travail de G. Müller (*l.c.*). La diversité des deux genres est révélée par le nombre élevé de sections qui les divise.

***Gentianella* Moench.**

Dix espèces sur les vingt deux signalées dans *Flora Europaea* ont été examinées. Ce sont:

Sect. Comastoma

G. tenella (Rottb.) Börner. Provenances: Valsoney 2400 m; Valais, 2140 m

Sect. Gentianella

G. amarella (L.) Börner. Prov.: Paradisia, Valnontey, Val d'Aoste.

G. austriaca (A. & J. Kerner) J. Holub. Prov.: Kreuzberg, Autriche.

G. campestris (L.) Börner. Prov.: Valais, 1360, 1500 et 1970 m; Jaysinia Samoëns, France; Gaibergtal, Wettersteingebirge, Autriche.

G. caucasea (Lodd. ex Sim) J. Holub. Prov.: S.E. Europe.

G. engadinensis (Wettst.) J. Holub. Prov.: Engadine; Innsbruck.

G. germanica (Willd.) E.F. Warburg. Prov.: Valais, 2240 m; Alpes de Cogne, 2200 m, Italie. ssp. *rhaetica* (Kerner) Br.-Bl. Valais, 2200 m.

G. lutescens (Velen.) J. Holub. = *G. praecox* Wettst. Prov.: Tatry Skiezka, Reglami, Cracovie (Pologne).

G. ramosa (Hegetschw.) J. Holub. Prov.: Simplon, 2200 m; Grande Dixence, 2370 m, Valais.

Sect. Arctophila

G. aurea (L.) H. Sm. Prov.: Norvège (nature) par l'intermédiaire de l'Université de Turku; Torne Lappmark, Björkliden, Lund, Suède.

Les graines de toutes les espèces observées, à quelque section qu'elles appartiennent, offrent de grandes similitudes qui les font classer sans hésiter dans le genre *Gentianella*. De couleur brune plus ou moins foncée, elles sont minuscules et plus ou moins sub-sphériques. Cependant, selon l'angle sous lequel elles sont considérées (polaire ou équatorial) elles paraissent sphériques, ellipsoïdes ou ovoïdes (fig. 1, 3, 4, 6) avec des pôles aplatis ou même concaves (fig. 5). Quelquefois, elles présentent des dépressions éparses et irrégulières qui semblent provoquées par des conditions défectueuses de maturité. A des grossissements de $\times 50$ à $\times 80$, leur forme, leur surface grumeleuse les font ressembler à de minuscules mandarines (fig. 5). La région du hile est assez fréquemment plus foncée.

A des grossissements de $\times 500$ ou davantage, les surfaces de la testa se présentent (fig. 2) comme des boursouflures irrégulières enserrées dans les mailles d'une sorte de résille ou de filet dont les fils plus ou moins épais forment des noeuds aux points où ils s'entrecroisent. Cette configuration n'est pas sans rappeler les circonvolutions cérébrales avec leur réseau superposé de vaisseaux sanguins courant à leur surface ou a quelque analogie avec un tissu grossièrement matelassé.

Les différences intraspécifiques de taille sont parfois supérieures aux différences interspécifiques ce qui rend l'utilisation de ce caractère plutôt aléatoire (tab. I).

Les graines de *G. germanica* sont moins volumineuses que celles de *G. aurea* qui ont sensiblement les mêmes dimensions que celles de *G. campestris* dont la moyenne des longueurs des trois échantillons s'établit à 0,81 mm. Il serait nécessaire de tester des graines des deux premières espèces provenant de différentes régions pour savoir si elles offrent la même variabilité que *G. campestris*. Dans ce cas s'agit-il de populations génétiquement individualisées ou de l'intervention des conditions écologiques propres à la saison? *G. amarella* se distingue par ses graines de taille moindre (0,70 mm).

Ce qui ressort de l'observation des graines des espèces considérées c'est leur étroite ressemblance. Mais sous cette apparence d'homogénéité des caractères distinctifs sont perceptibles. Par ex. de cet ensemble, *G. austriaca* (fig. 4) se détache par ses téguments apparemment plus lisses.

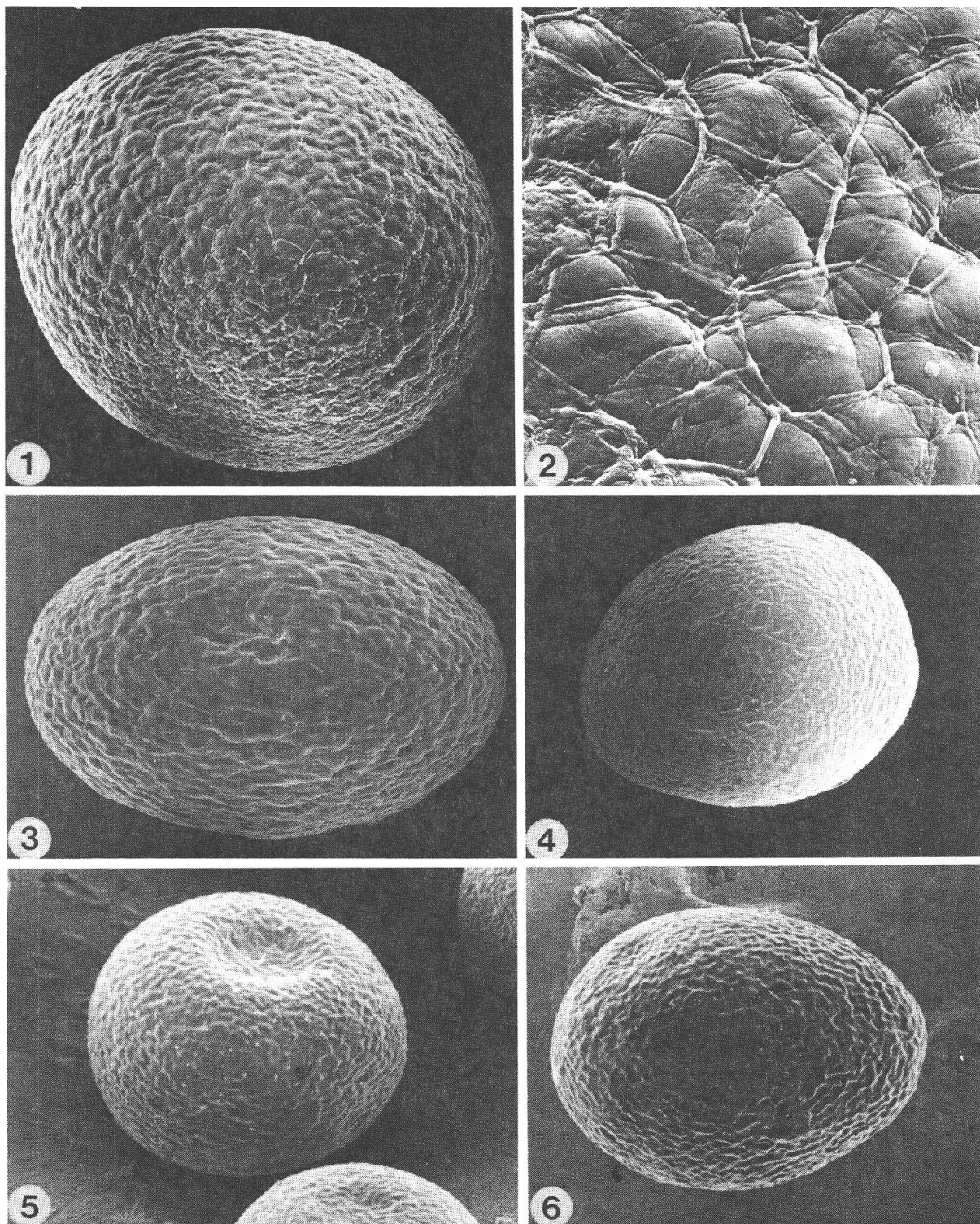


Planche I: Genre *Gentianella*. Fig. 1: *G. engadinensis*, 110 × . Fig. 2: id., 670 × . Fig. 3: *G. tenella*, 65 × . Fig. 4: *G. austriaca*, 55 × . Fig. 5: *G. ramosa*, 55 × . Fig. 6: *G. aurea*, 70 × .

Tab. I. Mesures du plus grand axe de la graine

Classes de longueur en mm	<i>Gentianella campestris</i>			<i>G. aurea</i> Norvège	<i>G. germanica</i> Valais
	Jaysinia Samoëns	Paradisica A. Pianasse	Valais Champex		
0,6	2	10	2	2	6
0,7	9	19	4	8	16
0,8	18	16	10	16	17
0,9	13	5	26	15	10
1,0	7	—	8	8	1
1,1	1	—	—	1	—
nb. graines	50	50	50	50	50
longueur moyenne	0,83	0,73	0,86	0,84	0,77

Gentiana L.

Si les graines des espèces de *Gentianella* sont en général si voisines par leurs formes, leurs dimensions et leurs ornements qu'il est ardu de les distinguer et de les attribuer à une section donnée du genre, il n'en est pas de même de celles du genre *Gentiana* qui offrent une grande diversité. Cette diversité se manifeste essentiellement au niveau des sections. Par contre, à l'intérieur de celles-ci, il est en général plus délicat de reconnaître, d'après les caractères de leurs semences, les espèces et à fortiori les sous-espèces. Ainsi, à l'uniformité d'ensemble du genre *Gentianella* s'opposent les structures plus variées du genre *Gentiana*. D'autre part, aucune confusion n'est possible entre les représentants des deux genres, au moins dans les exemplaires étudiés.

22 espèces ont été examinées; elles font partie de cinq des six sections qui d'après Tutin (l.c.) existent en Europe.

Section Gentiana = Coelanth

Les espèces ci-dessous ont été observées:

G. burseri Lapeyr. Provenances: Jardin botanique de Genève; col de Vars, Hautes Alpes, France; Jacca, Espagne. En outre, des graines de la ssp. *villarsii* (Griseb.) Rouy nous ont été fournies par le Jardin alpin de Champex.

G. lutea L. Prov.: Région du Crozet, 1320 m, Ain; Jaysinia, Samoëns, Hte Savoie; Valais, 1970 m; Nouvelle Consières, Jura suisse; Jacca, deux lots différents. Un échantillon de la ssp. *symphiandra* (Murb.) Hayek a été reçu de Croatie (Sujesnik, 3 km Platak, 800 m).

G. pannonica Scop. Prov.: Graz sans indication de lieu de récolte.

G. punctata L. Prov.: Graubünden, Arosa, Suisse; Valais, région de Champex; Jardin botanique de Genève.

G. purpurea L. Prov.: J.B. Genève; Valais de plusieurs stations; au-dessus d'Anzeindaz, 2060 m, Vaud; Engelberg (Unterwalden), Gerschnialp 1300 m env.; Jaysinia, Samoëns.

Les graines de toutes ces espèces sont les plus grandes du genre (tab. II). Suborbiculaires, elles sont aplaties et ailées.

Les divers lots d'une même espèce présentent des variations sensibles de taille et de forme selon les lieux de récolte donc selon les habitats des plantes. Il ressort, néan-

moins, des mensurations effectuées que *G. lutea* possède les graines les plus volumineuses et *G. purpurea* les plus petites tandis que *G. punctata* se place entre les deux. Les différences sont significatives.

Une hétérogénéité peut se manifester aussi à l'intérieur d'un même lot, par ex. dans l'échantillon Genève nature de *G. lutea* où coexistent deux types. L'un aux graines plus arrondies ($L/l = 0,90$ à $1,15-1,20$), aux ailes régulièrement disposées; l'autre aux semences plus longues que larges ($L/l = 1,30$ à $1,50$), aux ailes dissymétriques. Ce polymorphisme se traduit par l'allure bimodale des courbes de longueur des graines. Il est surtout visible chez *G. lutea*; il se retrouve moins net chez *G. punctata*. Peut-être est-il lié à l'emplacement des graines dans la capsule et à la place qui leur est réservée au cours de son développement.

La structure séminale chez toutes ces espèces est très proche. Les surfaces tégumentaires apparaissent comme des réseaux de mailles allongées, alignées dans le sens de la longueur, comprimées les unes contre les autres dans la région centrale, quadrangulaires ou pentagonales et orientées parallèlement aux marges dans les zones périphériques.

Les parois séparant les alvéoles sont souvent surmontées d'un sillon médian plus ou moins accusé. Des variations micromorphologiques s'observent parfois sur une même graine, plus fréquemment entre échantillons. Trois principaux types se détachent:

1°) parois des mailles larges ($10-12 \mu$ à $16-18 \mu$). Le plancher des alvéoles est parcouru par des rides transversales subparallèles. Ces sortes de crêtes peuvent se ramifier (fig. 10),

2°) les murs séparatifs sont larges mais le fond des alvéoles n'offre ni crêtes ni rides ou alors elles sont rares et atténuées. Parfois côte à côte, se rencontrent les deux types (fig. 8),

3°) les cloisons sont étroites (5 à 10μ), le plancher est habituellement lisse.

Ces catégories de réseaux se remarquent aussi bien chez *G. burseri* (fig. 7 et 8) que chez *G. lutea* (fig. 9 et 10), *G. punctata* (fig. 11), *G. purpurea* (fig. 12) et *G. pannonica*.

Tab. II. Dimensions des graines d'espèces de la sect. *Gentiana*

Espèces et origines	Longueur L	largeur l	rapport L/l	amplitudes L	
<i>G. lutea</i>					
- J.B. Genève (cult.)	4,08	3,15	1,29	3,5 à 4,5	2,5 à 3,7
- J.B. Genève (nature)	3,75	2,96	1,27	3,2 à 4,2	2,5 à 3,3
- Champex	3,89	3,44	1,13	3,4 à 4,5	2,5 à 4,2
- Valais*	3,44	2,96	1,16	3,0 à 3,8	2,5 à 3,5
Moyennes	3,79	3,13	1,21		
<i>G. punctata</i>					
- J.B. Genève (cult.)	3,15	2,99	1,05	2,7 à 3,5	2,5 à 3,4
- Champex	2,75	2,50	1,10	2,1 à 3,0	2,0 à 3,0
Moyennes	2,95	2,75	1,08		
<i>G. purpurea</i>					
- Jaysinia, Samoëns	2,60	2,25	1,16	2,1 à 3,2	2,0 à 2,5
- Genève (nature)	2,54	1,88	1,35	2,0 à 3,0	1,5 à 2,5
- Champex	2,68	2,24	1,20	2,4 à 3,0	2,2 à 2,9
Moyennes	2,61	2,12	1,24		

* Nombreuses graines mal formées, traces de rouille sur les débris foliaires mélangés aux graines.

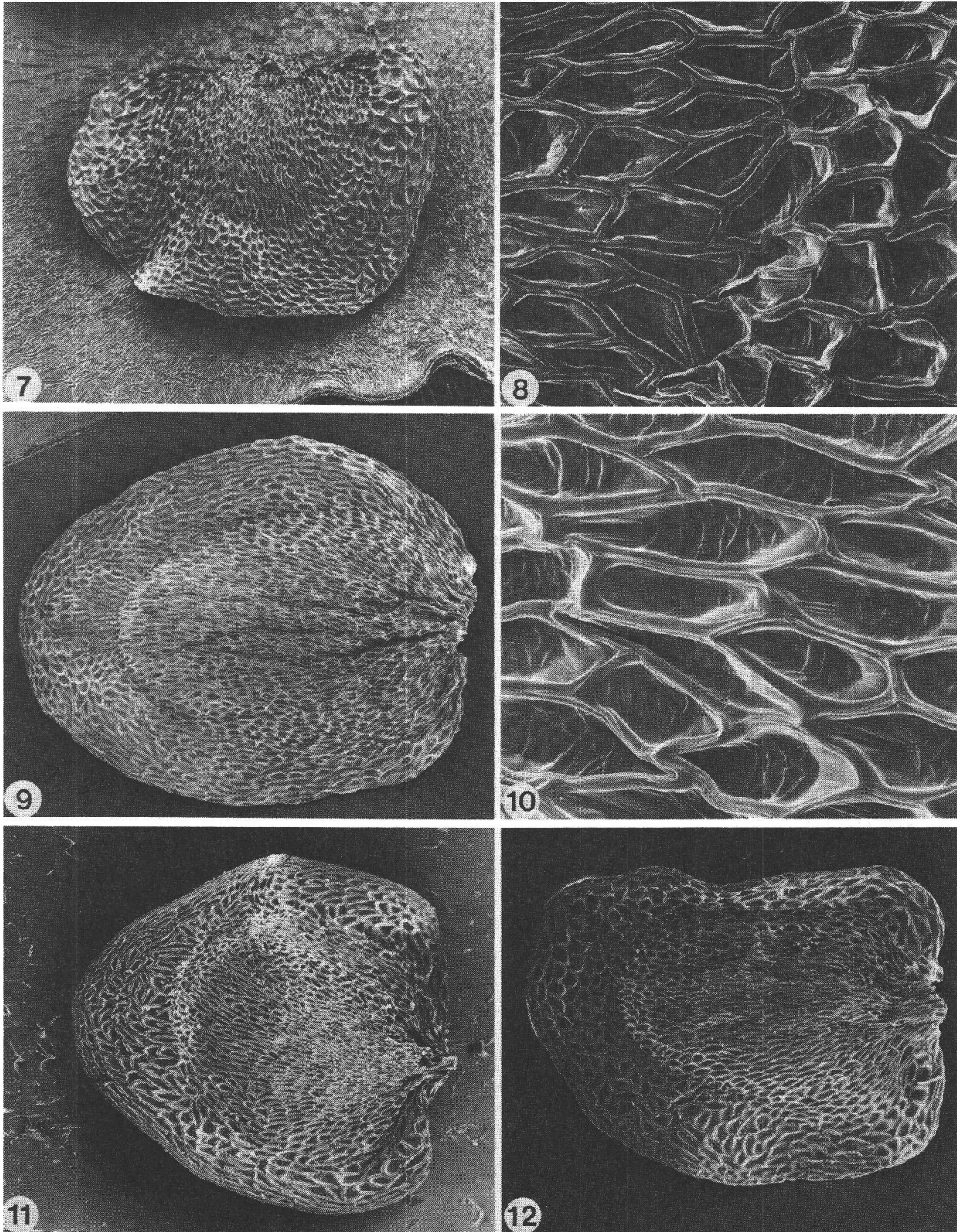


Planche II: Genre *Gentiana*, section *Gentiana*. Fig. 7: *G. burseri*, 12 × . Fig. 8: id. (à droite, région de l'aile), 120 × . Fig. 9: *G. lutea*, 20 × . Fig. 10: id., 350 × . Fig. 11: *G. punctata*, 22 × . Fig. 12: *G. purpurea*, 20 × .

Cette section offre une grande unité. Guérin (l.c.), qui l'a étudié par d'autres méthodes, arrive à des conclusions similaires. Il écrit, en effet, que «les différences que l'on peut signaler chez ces diverses espèces sont de peu d'importance. Elles résident dans un plus ou moins grand développement des cellules du tégument séminal, des bourrelets et des mailles du réseau d'épaississement».

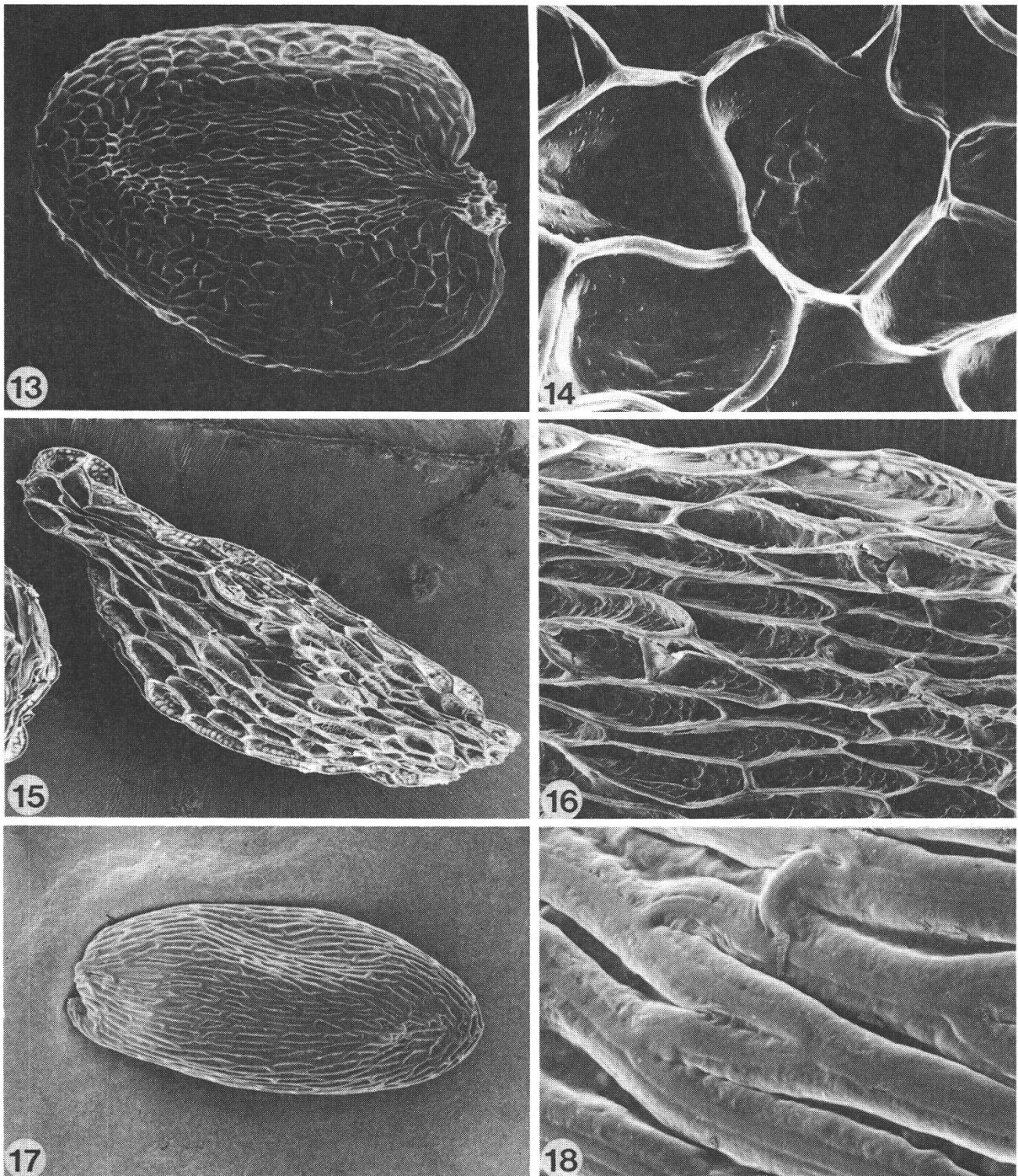


Planche III: Genre *Gentiana*, section *Pneumonanthe*. Fig. 13: *G. asclepiadea*, 45 ×, Fig. 14: id., 600 ×. Fig. 15; *G. pneumonanthe*, 45 ×. Fig. 16: id., 220 ×. – Section *Cruciata*. Fig. 17: *G. cruciata*, 50 ×. Fig. 18: id., 500 ×.

Tab. III. Dimensions des graines de la sect. *Pneumonanthe*

1 ^{er} lot			2 ^e lot			3 ^e lot			moyennes		
L	l	L/l	L	l	L/l	L	l	L/l	L	l	L/l
<i>G. asclepiadea</i>											
1,65	1,28	1,29	1,69	1,36	1,24	1,73	1,31	1,32	1,69	1,32	1,28
<i>G. pneumonanthe</i>											
1,37	0,45	3,01	1,26	0,39	3,23	–	–	–	1,32	0,42	3,14

Section Pneumonanthe

Deux espèces ont été observées:

G. asclepiadea L. Prov.: vallon de Salanfe, 1730 m, Valais; Tessin, env. 1100 m; Karawankan, 1200 m, Autriche; Univ. de Halle, Allemagne.

G. pneumonanthe L. Prov.: Pré de la Dame, 1500 m, Lozère; Champex.

Les graines de ces deux espèces sont très distinctes. Celles de *G. asclepiadea* (fig. 13 et 14) sont ailées et mesurent entre 1,4 et 1,8 mm de long et 1,1 et 1,6 mm de large (tab. III). Le rapport L/l est en moyenne de 1,28. Elles s'apparentent aux représentants de la section *Gentiana* par leur forme, la structure de leur testa et la présence d'une aile. Les mailles du réseau sont allongées et orientées selon la longueur dans la partie médiane, plus larges et presque isodiamétriques dans les zones périphériques correspondant à l'aile. Toutefois, les murs séparant les éléments sont étroits (3 à 4 μ environ), les alvéoles sont relativement profondes et surtout leur plancher est tapissé de fovéoles ou de minuscules nucs.

La seconde espèce, *G. pneumonanthe* (fig. 15 et 16) possède des graines aptères, mesurant 1,2 à 1,5 mm de long sur 0,3 à 0,6 mm de large (tab. III). Trois fois plus longues que larges, elles se rapprochent, par leur forme et leur structure tégumentaire de surface, des semences de la section *Calathianae* (*Cyclostigma*). Le réseau de mailles est constitué d'éléments allongés dont les cloisons sont très étroites (1 à 3 μ) dans leur partie supérieure. Ces parois sont soutenues par des piliers disposés en une ou deux séries superposées, alors en quinconce, avec un assemblage de fovéoles qui tapisse le plancher. Les séparations interpiliers paraissent comme une suite de touches blanches caractéristiques.

Section Crucjata

Deux espèces de cette section ont été examinées:

G. crucjata L. Prov.: Valais, 1220 m; Solalex, Vaud, 1470 m; Cogne, Alpes Graies, 1600 m; Jacca; Universités de Bâle et de Halle sans indications de lieux de récolte.

G. decumbens L. fil. Russie occidentale.

Les graines de *G. crucjata* (fig. 17) de petites dimensions: 0,9 à 1,4 mm de long (moyenne 1,24 mm), sont aisément reconnaissables même à de faibles grossissements. En effet, les bourrelets qui individualisent les mailles fortement allongées sont épais; ils égalent ou plus souvent dépassent la largeur de la lumière des alvéoles, au moins lorsque celles-ci sont situées dans les zones antérieures et médianes des graines (fig. 18). Le mur qui délimite les alvéoles est simple ou plus généralement formé d'un cordon médian lisse reposant sur un bourrelet boudiné plus large et fréquemment ondulé. Le plancher, quand il est visible, est frippé ou granuleux.

G. decumbens a une structure semblable mais les murs séparant les alvéoles sont plus étroits. Un seul lot ayant été analysé, il est délicat de généraliser cette observation.

Section Cyclostigma = Calathianae

Les sept espèces suivantes ont été l'objet d'investigations:

G. bavarica L. Prov.: Chemin des Chevaux, Gd St Bernard, 2720 m; Univ. Lausanne (nature).

G. brachyphylla Vill. Prov.: Blauherd s. Zermatt, 2760 m; Valais, 2740 m; Champex.

G. nivalis L. Plusieurs lots par l'intermédiaire du J.B. de Genève; Mont Cenis, Savoie; Jacca.

G. terglouensis Hacq. ssp. *schleicheri* (Vacc.) H. Kunz. Prov.: Savoie.

G. tergestina G. Beck. Prov.: Velebit, Zagreb, Yougoslavie.

G. utriculosa L. Prov.: au-dessus de Findelen, 2300 m, Zermatt; Valais 2240 m.

G. verna L. Prov.: Genève, différentes stations du Valais; Blauherd s. Zermatt, 2450 m; Lausanne (nature sans indication de lieu); Galway, Kilcogan, Irlande.

Les graines de ces espèces sont petites; elles mesurent ordinairement 1 mm ou moins (tab. IV):

De la lecture de ce tableau se dégage la conclusion que toutes les graines observées sont de dimensions très semblables et qu'il est donc difficile de séparer les espèces uniquement d'après ce caractère, encore que *G. nivalis* et *G. pumila* soient de taille plus exiguë, et que *G. schleicheri*, *G. tergestina*, *G. terglouensis* dépassent souvent le mm. Les autres espèces atteignent en moyenne 0,75 à 0,85 mm de long. La coloration peut permettre de distinguer des espèces les unes des autres.

Tab. IV. Dimensions et couleur des graines de la sect. *Cyclostigma*

Espèces	D'après J. Miège			Longueurs et coloration	
	L	amplit	L/l	d'après G. Müller	
<i>G. bavarica</i> (Genève)	0,86	0,6-1,0	1,81	≤ 1 mm	brun clair à
<i>G. bavarica</i> (Lausanne)	0,83	0,6-1,0			fauve
<i>G. brachyphylla</i> +	0,81	0,7-0,9	1,88	0,7-1 mm	brun foncé
<i>G. nivalis</i>	0,52	0,4-0,6	1,76	0,5	noires
<i>G. orbicularis</i> +	-	-	-	0,8-1,4	brun foncé
<i>G. pumila</i>	-	-	-	0,5	brun clair
<i>G. rostanii</i>	-	-	-	env. 1 mm	brun foncé
<i>G. schleicheri</i>	1,12	0,9-1,4	2,2	1,0-1,5	brun très foncé
<i>G. terglouensis</i>	-	-	-	±1 mm	brun
<i>G. tergestina</i> +	1,11	0,9-1,3	2,0	±1 mm	brun clair
<i>G. utriculosa</i>	0,83	0,7-0,9	1,85	env. 1 mm	noirâtres
<i>G. verna</i> +	0,77	0,5-0,9	1,82	0,6-0,9	brun noir

Plusieurs de ces espèces (celles marquées + dans le tableau IV) ont été passées au MEB par Huynh et ont été décrites par Müller (1980) qui en donne de belles illustrations.

Toutes les espèces de cette section offrent le même type général de testa fortement réticulée. Guérin avait déjà souligné que les graines de ces gentianes avaient la même structure et que, des parois latérales des cellules, «se détachent des piliers d'épaississement qui vont s'épanouir sur la face interne sans la tapisser complètement». Les alvéoles qui constituent le réticulum sont profondes, souvent plus allongées dans la région hilare (*G. utriculosa*, fig. 22; *G. bavarica*, fig. 27) où souvent la graine montre une ébauche de col qui sera beaucoup plus développé dans la section *Megalanthe*.

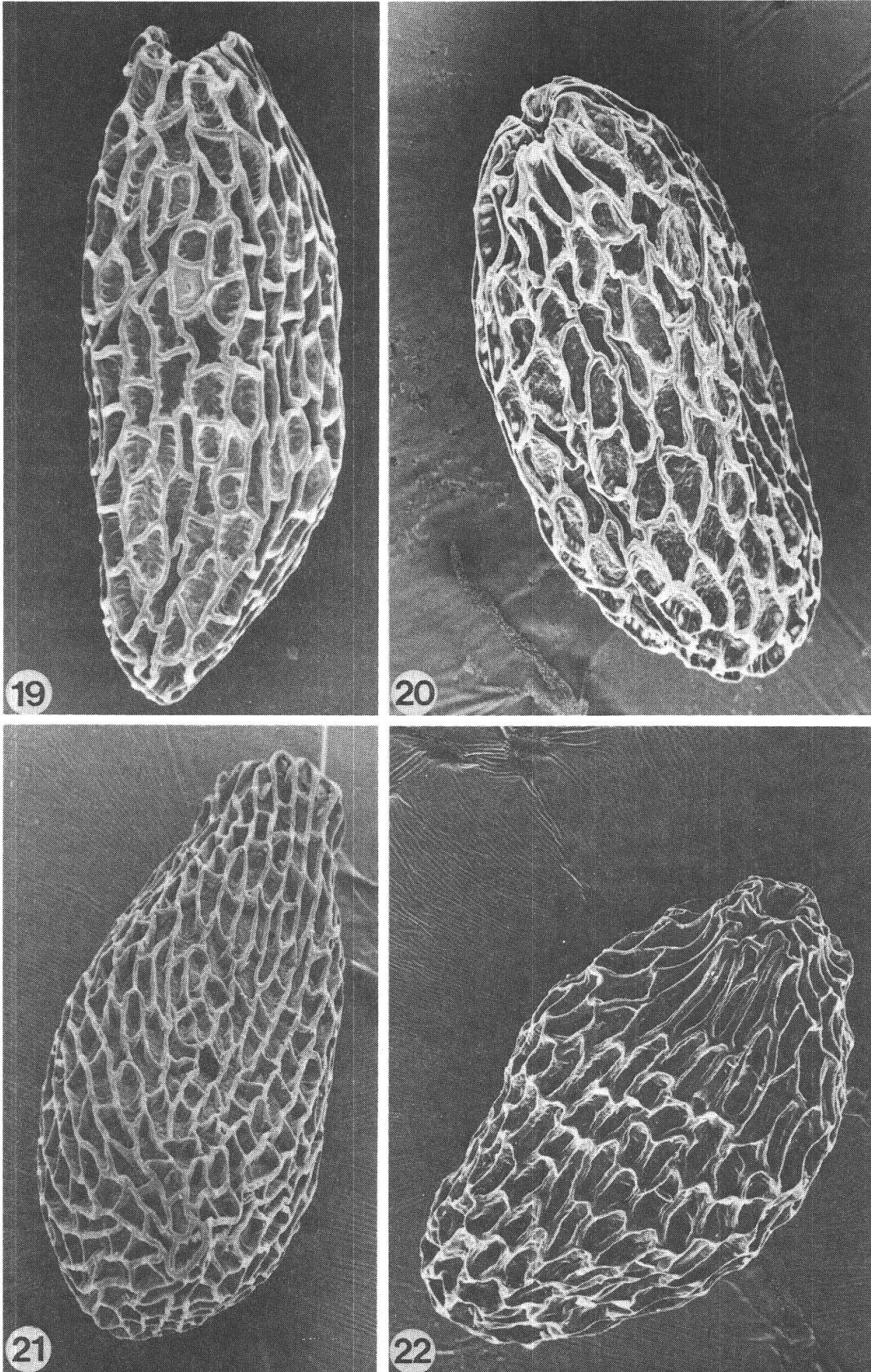


Planche IV: Genre *Gentiana*, section *Calathianae*. Fig. 19: *G. brachyphylla*, 100 \times . Fig. 20: *G. schleicheri* ssp. *terglouensis*, 90 \times . Fig. 21: *G. tergestina*, 75 \times . Fig. 22: *G. utriculosa*, 110 \times .

Les particularités spécifiques tiennent:

- à la dimension des alvéoles qui présentent une gamme de tailles en relation avec leur position, gamme qui varie d'espèce à espèce. Les mailles de *G. orbicularis* dépassent 100 à 120 μ de long tandis que celles de *G. brachyphylla* (fig. 19) mesurent 70 à 80 μ ;
- à l'épaisseur et à la profondeur des murs des alvéoles: d'après Müller, ces murs sont hauts de 2 à 4 μ et larges de 5 à 6 μ chez *G. orbicularis*, de 9 μ de haut et de 5,5 μ d'épaisseur chez *G. brachyphylla*. Leurs bords sont ondulés (*G. verna*, fig. 26) ou subrectilignes (*G. nivalis*, fig. 24);

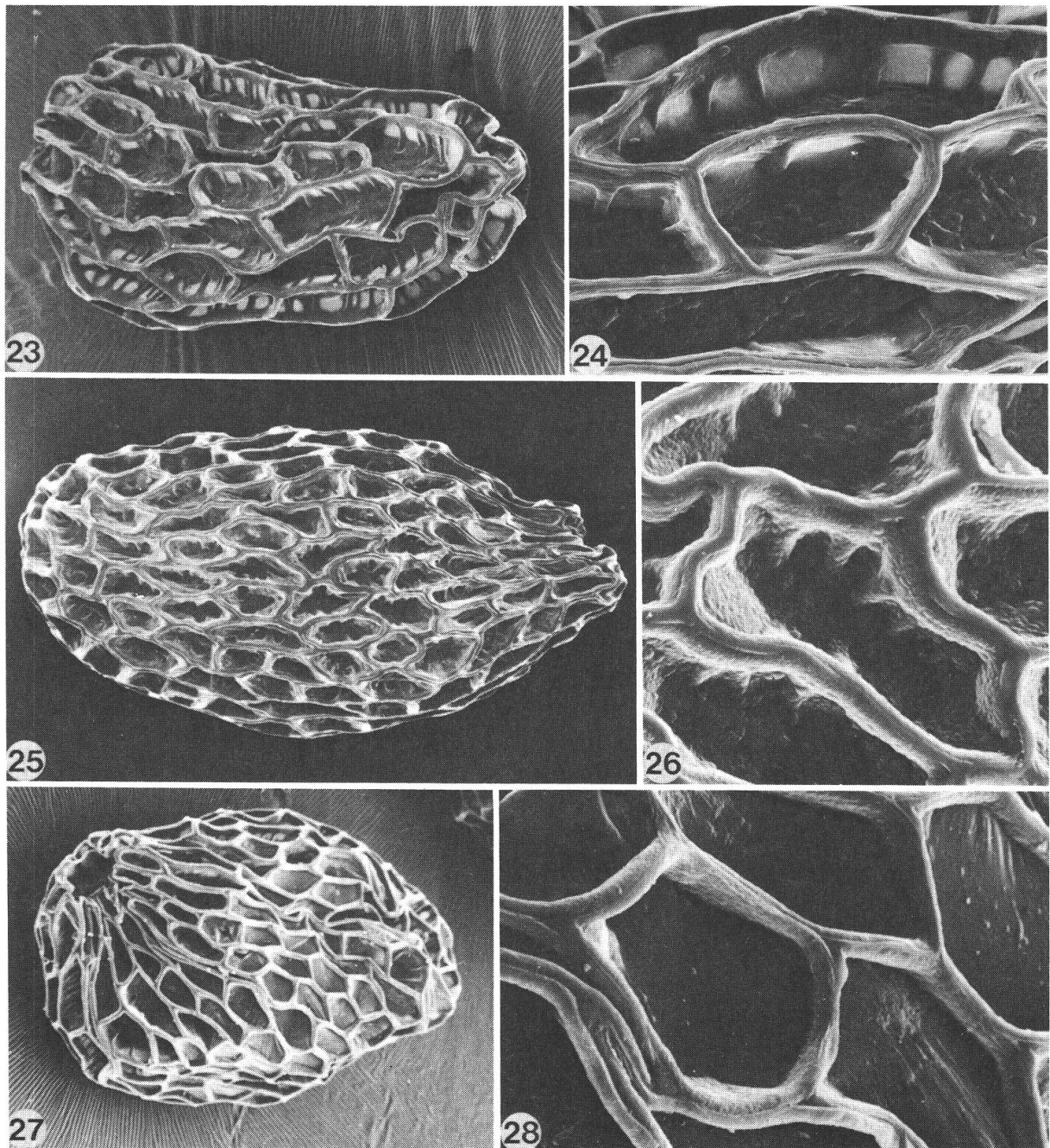


Planche V: Genre *Gentiana*, section *Calathianae*. Fig. 23: *G. nivalis*, 12 \times . Fig. 24: id., 350 \times . Fig. 25: *G. verna*, 80 \times . Fig. 26: id., 500 \times . Fig. 27; *G. bavarica*, 75 \times . Fig. 28: id., 500 \times .

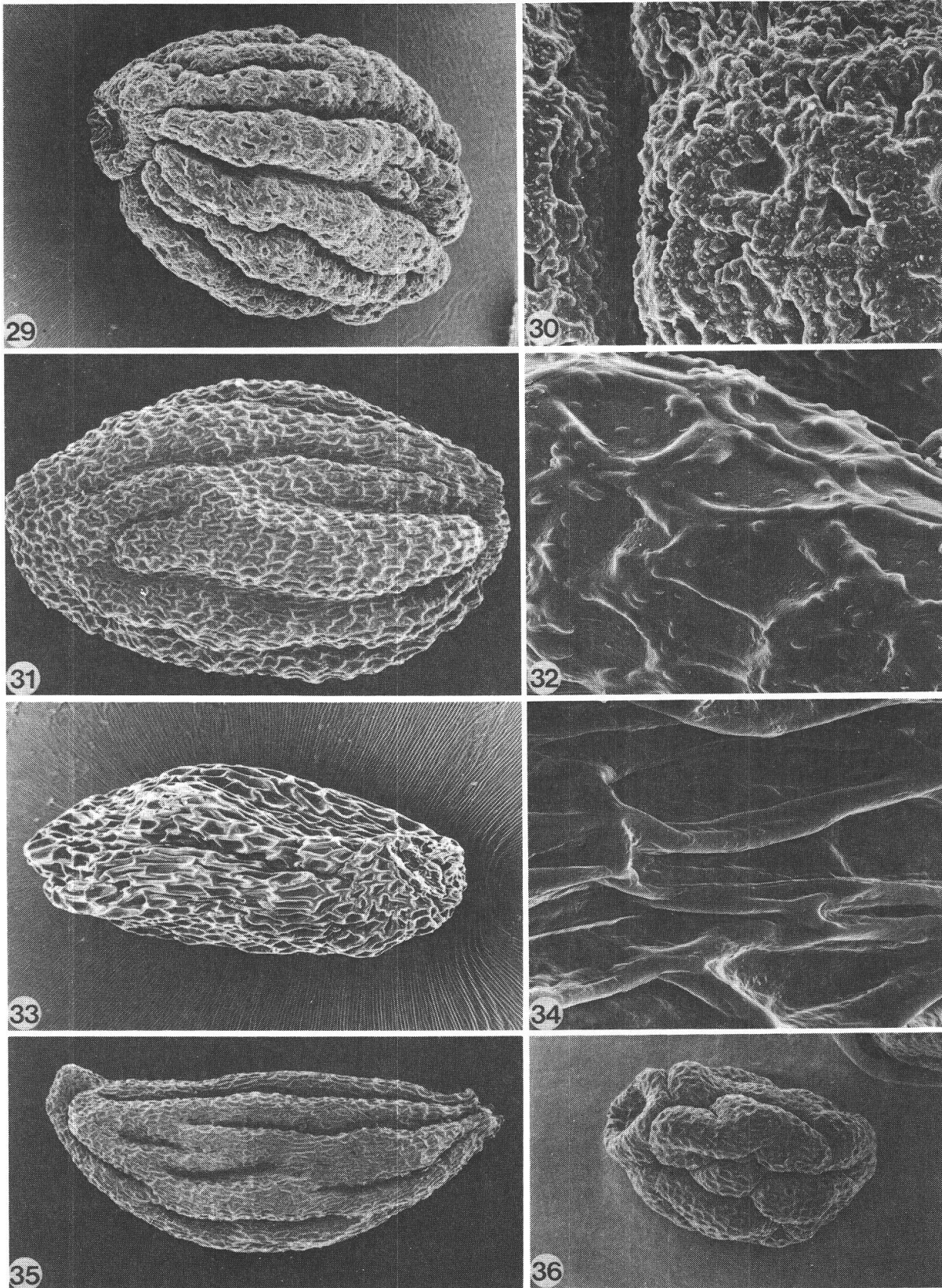


Planche VI: Genre *Gentiana*, section *Megalanthe*. Fig. 29: *G. kochiana*, 12 × . Fig. 30: id., 120 × .
 Fig. 31: id., 55 × . Fig. 32: id., 350 × . Fig. 33: *G. alpina*, 60 × . Fig. 34: id., 600 × . Fig. 35: *G. angustifolia*, 40 × . Fig. 36: *G. clusii*, 35 × .

- aux piliers plus ou moins nombreux, plus ou moins marqués et épars qui soutiennent les alvéoles (*G. nivalis*, fig. 23 et 24, *G. verna*, fig. 25 et 26, *G. brachyphylla*, fig. 19, *G. schleicheri*, fig. 20). Ces ornements sont absentes ou rares chez *G. bavarica* (fig. 27 et 28).
- au nombre d'alvéoles qui se trouvent le long de l'axe reliant les deux extrémités de la graine; de l'ordre de 5 à 7 chez *G. nivalis* (fig. 23), il s'élève à 10 à 12 chez la plupart des espèces et dépasse ce seuil chez *G. tergestina* (fig. 21).

Sect. Megalanthe = Thylacites

Les six espèces ci-dessous ont été étudiées:

G. alpina Vill. Prov.: J.B. Neuchâtel; Alpes de Catogne s/Chatelard 2100–2300 m.

G. angustifolia Vill. Savoie.

G. clusii Perr. et Song. Prov.: Différentes stations du Valais; au-dessus d'Anzeindaz, 2000 m, Vaud; J.B. Genève; Univ. de Halle et de Lausanne.

G. costei Br.-Bl. obtenu du J.B. de Versailles sans indication d'origine.

G. kochiana Perr. et Song. Prov.: Les Toules, Bourg St Pierre, 1850 m, Valais; Champep; Mont Cenis, Savoie; quatre numéros de Jacca; Halle.

G. ligustica R. de Vilmorin et Chopinet. Prov. J.B. Université de Larsen.

Ces espèces, qui relèvent toutes du groupe *acaulis*, sont très proches. Leurs graines présentent les mêmes caractères généraux: absence d'aile, dimensions variant d'un peu moins de 1 mm de long à un peu plus de 1,8 mm, réticulation particulière, sillons profonds qui leur donnent un aspect caractéristique, sorte de «col roulé» qui entoure le hile.

Favarger (l.c.), en comparant les graines de *G. clusii*, *G. alpina*, *G. kochiana*, a remarqué des différences semble-t-il significatives de leurs tailles et de leurs poids.

Il a étudié pour chacune de ces espèces plusieurs populations venant du Jura, des Pyrénées, des Alpes de Suisse, de Styrie, d'Autriche. Il a constaté que les divers spécimens de *G. alpina* offraient de grandes similitudes et que cette espèce se distingue des deux autres par des semences plus petites et plus légères. Les caractères que nous observons au MEB confirment ces vues; les sillons parcourant la graine sont peu accusés, les épaisissements cellulaires sont distribués différemment de ceux des deux autres espèces, ce qui plaide en faveur de la spécificité de *G. alpina* (fig. 33 et 34). Les sillons à peine esquissés et le réticulum aux alvéoles profondes et grandes évoquent l'aspect des graines des espèces de la sect. *Cyclostigma*.

Les différences entre *G. clusii* et *G. kochiana* sont peu évidentes. Les graines de la première espèce sont plus volumineuses et plus pesantes que celles de la seconde. Mais les écarts sont faibles et les courbes de distribution des valeurs se chevauchent assez considérablement.

Au MEB les graines de ces espèces (fig. 29, 31, 36) ainsi que celles de *G. angustifolia* (fig. 35) ont l'aspect de paquets d'écheveaux séparés par de profonds sillons et se terminant du côté du micropyle par une sorte de col. Les alvéoles sont petites, à parois peu franches. Le réseau de mailles chez *G. kochiana* (fig. 29 et 30) est souvent indistinct comme piqué de trous. A fort grossissement la surface paraît verruqueuse ou vermiciforme, parsemée de minuscules proéminences distribuées sans ordre. Sur d'autres images, la structure paraît plus régulière (fig. 31) avec un dessin visible constitué d'un réticulum aux alvéoles superficielles, aux parois molles et parsemé de granules (fig. 32).

La distinction des espèces est malaisée.

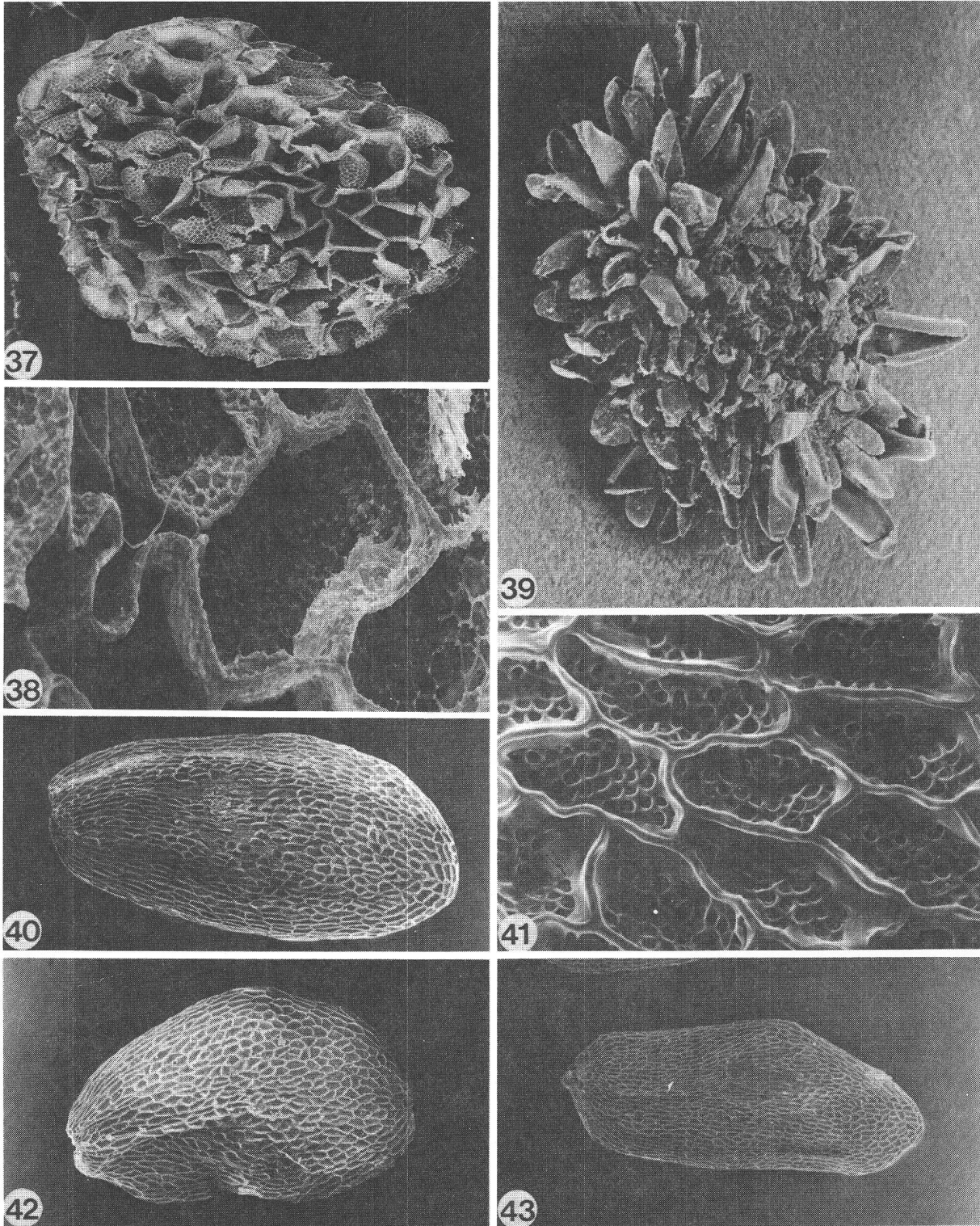


Planche VII: Genre *Gentiana*, sections extraeuropéennes. Fig. 37: *G. prolata*, 60 × . Fig. 38: id., 350 × . Fig. 39: *G. quinquefolia*, 70 × (section *Gentiana*). Fig. 40: *G. flavida*, 25 × (section *Pneumonanthe* américaine). Fig. 41: id., 250 × . Fig. 42: *G. puberula*, 27 × . Fig. 43: *G. andrewsii*, 20 × .

Tab. V. Dimensions des graines d'espèces de la sect. *Megalanthe*

Espèces				Amplitudes		Longueur*	Poids 100 graines* en gr
	L	l	L/l	L	l		
<i>G. alpina</i>	1,12	0,68	1,65	0,8–1,3	0,5–0,8	0,8–1,1–1,3	0,0198
<i>G. kochiana</i>	1,41	0,79	1,78	1,1–1,7	0,6–1,0	1,0–1,3–1,8	0,0345
<i>G. clusii</i>	1,55	0,92	1,67	1,3–2,0	0,6–1,1	1,0–1,5–1,9	0,0424

* D'après Cl. Favarger.

– Chez *G. kochiana* (fig. 29) les sillons subparallèles parcourent pratiquement la longueur de la graine sans se ramifier. Ils peuvent parfois se raccorder vers l'extrémité opposée au hile (fig. 31). *G. ligustica* a un aspect identique.

– Chez *G. clusii* (fig. 36) la graine paraît ballonnée; les sillons s'anastomosent.

– Chez *G. angustifolia* (fig. 35) les sillons ne se rejoignent pas; les uns sont longs, les autres plus courts paraissent inciser la surface de la testa.

G. costei considéré parfois comme une sous-espèce de *G. clusii* possède des graines très semblables mais plus allongées; les secteurs isolés par les sillons sont également moins boudinés.

Espèces non européennes

Nous présentons des photographies de quelques espèces extraeuropéennes dont les surfaces tégumentaires sont curieuses et originales.

Les graines de *G. prolata*, espèce népalaise (fig. 37 et 38), sont élégantes avec les parois de leurs alvéoles qui se prolongent en de minces et délicates membranes. L'ensemble imite une guipure ou une dentelle légère. Les cloisons et le fond des alvéoles est marqueté d'un fin assemblage polygonal dont chaque élément est hérissé sur les bords de pointes bien visibles à des grossissements de $\times 3500$. Ces petits polygones sont eux-mêmes finement ornements.

G. quinquefolia (fig. 39) a des graines couvertes de protubérances en forme de cuillère ou de gouge disposées sans ordre très apparent qui les font ressembler à des fourreaux de phryganes.

G. flavida (fig. 40), *G. puberula* (fig. 42), *G. andrewsii* (fig. 43), qui appartiennent à la section *pneumonanthe americanae*, ont des graines elliptiques à ovoïdes. Le réticulum est régulier, constitué d'éléments aux bords minces et ondulés (fig. 41) dont le plancher est caractéristique. Il est formé de petites alvéoles arrondies régulièrement disposées, semblables à celles qui tapissent les cellules des graines de *G. asclepiadea* et de *G. pneumonanthe*.

Conclusions

Les images prises à divers grossissements au microscope électronique à balayage fournissent des indications intéressantes de valeur taxonomique.

Les espèces du genre *Gentianella*, au moins celles examinées, se différencient facilement de celles du genre *Gentiana* par la forme plus ou moins globuleuse de leurs grai-

nes et par l'aspect caractéristique de leur testa qui semble mal ficelée par un réseau de fils minces. Les graines de gentianes (s.str.) observées n'ont jamais cet aspect.

En règle générale, un type déterminé se retrouve sensiblement identique chez tous les représentants d'une même section. Sur ces thèmes communs se modulent des variations souvent ténues qui rendent difficile l'identification des espèces à l'intérieur de chaque catégorie, les variations infraspécifiques pouvant être relativement importantes.

Le thème de la section *Gentiana (Coelanthé)* c'est la présence d'une aile membraneuse qui entoure la graine proprement dite. Le thème de la section *Cruciata* ce sont des graines elliptiques, aux alvéoles très allongées et à lumen réduit. Celui de la section *Megalanthe (Thylacites)* c'est un aspect «laineux» dû à l'existence de profonds sillons et d'alvéoles petites, superficielles, aux contours mous. Les graines de la section *Calathianae (Cyclostigma)* sont définies par un réseau aux mailles bien chaînées. Les bords des alvéoles sont souvent soutenus par des piliers plus ou moins nombreux qui pénètrent plus ou moins loin à l'intérieur du plancher de la cellule. Ils peuvent parfois manquer. Quand ils existent les intervalles qui les séparent apparaissent souvent comme des séries de touches blanches. Les graines de cette section se terminent au niveau du hile par une ouverture béante alors que chez les *Megalanthe* s'observe une sorte de «col roulé».

La section *Pneumonanthe* paraît faire exception et être hétérogène. Si, en effet, *G. asclepiadea* par la présence d'une aile se rapproche de la section *Coelanthé (Gentiana)* et si *G. pneumonanthe* se raccorde par la structure de sa testa aux *Cyclostigma* il n'empêche pourtant que ces deux espèces ont, comme d'ailleurs les espèces américaines étudiées de la section, le plancher de leurs alvéoles semblable et caractéristique. Il est constitué d'un pavage de petits cercles imbriqués les uns dans les autres ressemblant à des festons.

Ainsi les structures de la testa se montrent variées de section à section. Une classification basée sur la morphologie de la graine paraît valable à ce niveau taxonomique. Il est plus ardu de l'établir au niveau de l'espèce. Sans doute, un examen plus approfondi, appuyé sur une étude biométrique d'un grand nombre de populations et sur des coupes anatomiques permettra-t-il de mieux cerner chaque espèce.

Résumé

L'examen au microscope électronique à balayage des surfaces tégumentaires des graines de 10 espèces du genre *Gentianella* et de 22 espèces du genre *Gentiana* a été effectué. Les espèces observées du genre *Gentianella*, bien qu'appartenant à diverses sections, offrent de grandes similitudes. Par contre, elles se distinguent aisément de celles du genre *Gentiana* qui, de plus, présentent entre elles des différences importantes permettant de les attribuer à une section déterminée. A l'intérieur d'une section, les ressemblances sont ordinairement très grandes. Une clé, basée sur les dimensions des semences et sur les caractères de la testa, a été établie.

Bibliographie

1. Beijerinck W. 1976. Zadenatlas der nederlandsche flora. Backhuys et Maesters. Amsterdam.
2. Bertsch K. 1941. Früchte und Samen, in: Handbücher der praktischen Vorgeschichtsforschung, Band 1. H. Reinerth (ed). Verlag Ferdinand Encke. Stuttgart.

3. Bouman F. et S. Schier 1979. Ovule ontogeny and seed coat development in *Gentiana*. Acta Bot. Neerl. 28: 467–478.
4. Brisson J.D. et R. L. Peterson 1977. The scanning electron microscope and X-ray microanalysis in the study of seeds. A bibliography covering the period of 1967–1976 in Scanning Electronic Microscopy. vol. II.
5. Favarger Cl. 1949. Sur les caractères distinctifs de quelques *Gentiana* de la section *Thylacites*. Bull. Soc. Neuchât. Sci. Nat. 72: 5–13.
6. Favarger Cl. 1953. Sur la germination des gentianes. Phytion (Horn) 4: 275–289.
7. Favarger Cl. et P. A. Robert 1956–1958. Flore et Végétation des Alpes. I Etage alpin, II Etage subalpin. Delachaux et Niestlé. Neuchâtel, Paris.
8. Guérin P. 1904. Recherches sur le développement et la structure anatomique du tégument séminal des Gentianacées. J. Bot. (Morot) 18: 33–52 et 83–88.
9. Müller G. 1980. Contribution à la cytotaxonomie de la section *Cyclostigma* Griseb. du genre *Gentiana* L. (thèse Univ. de Lausanne 229 p. ronéo.).
10. Pritchard N.M. et T. G. Tutin 1972. Genre *Gentianella* in Flora Europaea, 3: 63–67.
11. Rauh W., W. Barthlott et N. Ehler 1975. Morphologie und Funktion der Testa staubförmiger Flugsamen. Bot. Jahrb. Syst. 96: 353–374.
12. Tutin T. G. 1972. Genre *Gentiana* in Flora Europaea, 3: 59–63.

CLÉ

- I. Graines globuleuses, ovoïdes, arrondies à surface grumeleuse sur laquelle semble posée une résille de minces filaments; pas d'alvéoles ***Gentianella***
 1. testa faiblement grumeleuse, sublisse, fils de la résille ténus *austriaca*
 1. testa fortement grumeleuse, fils mieux marqués
 2. graines sphériques ou subsphériques
 3. déprimée à un des pôles *ramosa*
 3. non déprimée *campestris, germanica*
 2. graines ovoïdes, ovoïdes coniques, elliptiques *tenella, engadinensis, aurea*
- I. Graines ni globuleuses ni ovoïdes non enserrées dans une résille semblant juxtaposée; reticulum formé d'alvéoles. ***Gentiana***
 4. graines comprimées pourvues d'une aile membraneuse
 5. Plancher des alvéoles lisse ou plus généralement parcouru par des rides (crêtes) ramifiées ou non, perpendiculaires aux murs limitant les alvéoles (sect. *Gentiana* = *Coelantha*)
 6. gr. supérieures à 4 mm, marge large. *pannonica*
 6. gr. inférieures à 4 mm de long
 7. gr. aussi larges ou plus larges que longues $L/l \leq 1.0$ *burseri*
 7. gr. plus longues que larges. $L/l \geq 1,0$
 8. gr. env. $3,5-4,0 \times 3,0-3,4$. $L/l = 1,15-1,3$ *lutea*
 8. gr. env. $2,9-3,1 \times 2,5-3,0$. $L/l = 1,05-1,1$ *punctata*
 8. gr. env. $2,5-2,7 \times 1,9-2,2$. $L/l = 1,15-1,3$ *purpurea*
 5. Plancher des alvéoles tapissé de lunules formant des festons; gr. env. $1,5-1,8 \times 1,1-1,5$. $L/l = 1,2-1,3$ *asclepiadea*
 4. graines sans aile et non comprimées
 9. gr. elliptiques ou en forme de fuseau, non parcourues sur leur longueur par des sillons
 10. alvéoles très allongées aux bourrelets épais
 11. plus larges que la lumière des alvéoles *cruciata*
 11. env. de la largeur des alvéoles *decumbens*
 10. reticulum aux mailles relativement grandes, alvéoles moins allongées aux murs étroits généralement moins de $6-7 \mu$ de large (sect. *Cyclostigma*)
 12. gr. d'env. $0,4-0,6$ mm de long; nombre de cellules le long du grand axe env. 5 à 7
 13. gr. noirâtres *nivalis*

13. gr. brun clair *pumila*
12. gr. ayant entre 0,7 et 0,9 mm de long; nombre de cellules le long de l'axe égal ou supérieur à 10. $L/l = 1,8$ à $1,9$
14. ornementation des alvéoles peu prononcée ou absente
15. gr. brun clair à fauve *bavarica*
15. gr. brun foncé
16. alvéoles en moy. 60μ de long; murs hauts de 5μ , larges de 7μ ... *verna*
16. alvéoles env. 80μ long; murs 9μ de haut, $5,5 \mu$ de large .. *brachyphylla*
14. ornementation des alvéoles accentuée; gr. noirâtres..... *utriculosa*
12. gr. dépassant en moyenne 1 mm. $L/l \geq 2,0$
17. ornementation peu marquée; gr. brun clair..... *tergestina*
17. ornementation prononcée des alvéoles
18. gr. presque noires; rides en bordure des mailles du réseau, ne traversent pas l'alvéole..... *schleicheri*
18. gr. brun franc; rides intra-alvéolaires simples ou ramifiées traversantes
..... *orbicularis*
9. gr. parcourues par des sillons plus ou moins profonds; région hilaire formant un col (sect. *Megalanthe* = *Thylacites*)
19. sillons peu marqués, superficiels; alvéoles se rapprochant de celles du groupe *Cyclostigma*. $L = 0,8-1,3$; poids de 100 gr = $0,0198$ g..... *alpina*
19. sillons très marqués, profonds; gr. plus grandes; alvéoles à bords doux, peu profondes
20. sillons subparallèles atteignant env. la longueur de la graine. $L = 1,1-1,7$ mm de long; poids de 100 graines = $0,0345$ g *kochiana*
20. sillons contournés se rejoignant et délimitant des zones boudinées. $L = 1,3-2,0$ mm de long; poids de 100 graines = $0,0424$ g..... *clusii*
20. sillons de longueur variable, les uns aussi longs que la graine, les autres courts ressemblant à des incisions..... *angustifolia*