

A propos de la mésoaperture dans le pollen de quelques Boraginaceae tunisiennes

About the mesoaperture in the pollen of some Tunisian Boraginaceae

Semia BEN SAAD - LIMAM*

Abstract : The pollen morphology and exine ultrastructure are described in four species of the Boraginaceae family : *Cynoglossum creticum* var. *pictum* (Soland.) Maire, *Echiochilon fruticosum* Desf., *Solenanthus tubiflorus* Murb. and *Nonnaea phanerantha* Viv. The *Solenanthus tubiflorus* pollen is heteroaperturate, the one of the three other species is colporate. The exine ultrastructure is always well structured with a tectum that presents perforations variable in size, simple collumellae, distinct, continuous and compact foot layer and endexine. The ectoaperture results from the thinning of ectexine, mainly because of the disappearance of collumellae. The endoaperture is characterized by a granulo-lamellar endexine. Some ultrastructural particularities of the apertural exine are observed in the four taxa. These particularities correspond to successive steps that lead to the realisation of a mesoaperture located between the ectoaperture and the endoaperture. We have already described this mesoaperture in two other Boraginaceae species : *Borago officinalis* L. and *Anchusa italica* Retz.

Keywords : Boraginaceae, exine, mesoaperture, ultrastructure.

Résumé : La morphologie du pollen et l'ultrastructure de son exine sont décrites chez quatre espèces de la famille des Boraginaceae : *Cynoglossum creticum* var. *pictum* (Soland.) Maire, *Echiochilon fruticosum* Desf., *Solenanthus tubiflorus* Murb. et *Nonnaea phanerantha* Viv. Le pollen de *Solenanthus tubiflorus* est hétéroaperturé, celui des trois autres espèces est colporé. L'exine interaperturale est toujours bien structurée avec un tectum présentant des perforations de largeur variable, des columelles simples, une foot layer et une endexine distinctes, continues et compactes. L'ectoaperture est toujours marquée par un amincissement de l'ectexine essentiellement dû à la disparition des columelles à laquelle s'ajoute, chez *Cynoglossum*, celle du tectum. L'endoaperture est caractérisée essentiellement par une endexine granulo-lamellaire. En outre, des particularités ultrastructurales de l'exine aperturale sont observées chez les quatre taxons. Ces particularités correspondent à des étapes successives aboutissant à la réalisation d'une mésoaperture localisée entre l'ectoaperture et l'endoaperture, mésoaperture que nous avons décrite auparavant chez deux autres Boraginaceae : *Borago officinalis* L. et *Anchusa italica* Retz.

Mots- clés : Boraginaceae, exine, mésoaperture, ultrastructure.

INTRODUCTION

Le pollen des Boraginaceae a fait l'objet de quelques études ultrastructurales ; nous pouvons ainsi citer les travaux de NOWICKE et RIDGWAY (1973) et de TARODA et GIBBS (1986) sur le genre *Cordia* ; ceux de NOWICKE et SKVARLA (1974), sur les genres *Tournefortia* et *Heliotropium* ; de DIEZ (1983 ; 1994), sur le genre *Anchusa* ; de NOWICKE et MILLER (1990) sur les genres *Cordia*, *Auxemma* et *Patagonula* ; de PEREZ DE PAZ (1994), sur les genres *Echium* et *Lobostemon* ; de RETIEF et VAN WYK (1997), sur les genres *Lobostemon*, *Echiostachys* et *Echium*. Par ailleurs, dans 4 articles précédents, nous nous sommes, nous-même, intéressée aux pollens d'*Arnebia decumbens* et de *Cerinthe major* (BEN SAAD-LIMAM et NABLI, 1982), ceux de *Moltkia ciliata*, *Echium italicum*, *Alkanna tinctoria* et *Arnebia decumbens* (BEN SAAD-LIMAM et NABLI, 1992), celui de *Borago officinalis* (BEN SAAD-LIMAM et NABLI, 1984 et BEN SAAD-LIMAM, NABLI et ROWLEY, 2002) et celui d'*Anchusa italica* (BEN SAAD-LIMAM 2003). Parmi toutes les espèces étudiées, le système apertural du pollen de *Borago officinalis* et d' *Anchusa italica* s'est avéré complexe par l'existence d'une mésoaperture intermédiaire localisée entre l'ectoaperture et l'endoaperture. Nous avons donc cherché à étudier le

*S. Ben Saad-Limam, Faculté des Sciences de Tunis, Laboratoire de Botanique Fondamentale et Appliquée, Campus Universitaire, 1060 Tunis. E mail : Samiabensaad@yahoo.fr

pollen d'autres taxons de la même famille pour voir, d'une part, si un tel système apertural pouvait être retrouvé et d'autre part, pour tenter de mettre en évidence les étapes successives qui auraient conduit à la réalisation de la mésoaperture. Le pollen de quatre espèces est étudié dans le présent travail. A notre connaissance, il n'a jamais fait, auparavant, l'objet d'études ultrastructurales.

MATERIEL ET TECHNIQUES

Le matériel est fixé dans une solution de glutaraldéhyde à 4% tamponnée par le cacodylate de sodium à pH réglé à 7,2 ensuite post-fixé par une solution à 1% de tétroxyde d'osmium tamponnée par le même tampon à pH 7,2. Il subit ensuite une déshydratation progressive par l'acétone et il est enfin inclus dans l'araldite ou une résine de faible viscosité : la solution de SPURR. Pour les coupes, des couteaux de verre et un ultramicrotome Reichert UM 2 ont été utilisés. Quelques coupes ont été contrastées par une solution à 2% de KMnO₄. Les sections, contrastées ou non, ont été examinées par un microscope Philips EM 301.

RESULTATS

Cynoglossum creticum var . *pictum* Maire (Figure 1)

MORPHOLOGIE

Les grains de pollen sont isopolaires, longiaxes et hétérocolpés avec trois colporus (CP) alternant avec trois ectocolpus (EC) longitudinaux; en outre un ectocolpus transversal (ECT) forme une ceinture équatoriale (fig. 1A). Les colporus sont légèrement plus courts que les ectocolpus longitudinaux mais ils ont tous des extrémités pointues et vont en s'évasant vers la région équatoriale où ils confluent avec l'ectocolpus équatorial. Les ectoapertures sont toutes limitées par des granules (G) ce qui donne un aspect irrégulier à leurs bordures. Les colporus présentent un amas de granules au-dessus des pores.

ULTRASTRUCTURE DE L'EXINE

EXINE INTERAPERTURALE

L'exine est structurée et simple (fig. 1C). Une nette discontinuité (D) transparente aux électrons sépare l'ectexine de l'endexine. Le tectum (T), les columelles (C) et la foot layer (F) sont de même épaisseur. Le tectum est lisse, sans perforations visibles. Les columelles sont simples et régulières. La foot layer est compacte et continue. L'endexine (EN) est compacte. Aux pôles, l'endexine est de même épaisseur que le tectum, les columelles et la foot layer (fig. 1B) et elle s'épaissit en direction de l'équateur pour atteindre un maximum d'épaisseur aux bords des endoapertures (ENA).

EXINE APERTURALE

La discontinuité (D) qui sépare l'ectexine de l'endexine interaperturales persiste au niveau des apertures (figs. 1D, E, F). Les ectocolpus, longitudinaux et transversaux, sont dus à des modifications affectant l'ectexine alors que les endoapertures sont dues à des modifications de l'endexine :

L'ectexine:

Les ectocolpus résultent d'une part de la disparition du tectum et des columelles (fig. 1D) et d'autre part de l'amincissement de la foot layer qui se réduit à une mince pellicule constituant la membrane ectocolpale (me). Celle-ci est séparée de l'endexine par la

discontinuité (D). En outre, au dessus de l'endoaperture, la membrane ectocolpale supporte des granules qui sont généralement plus petits que ceux qui bordent les ectoapertures (figs. 1E, F).

L'endexine:

L'endexine, compacte, se divise au niveau des endoapertures (ENA) en deux couches (figs. 1E, F): une couche externe (EN1), mince et compacte, séparée de la foot layer par la discontinuité déjà signalée et une couche interne (EN2), plus épaisse et granulo-lamellaire avec des lamelles (LEN) et des granules (GEN) alignés plus ou moins parallèlement à la discontinuité (fig. 1F).

Solenanthus tubiflorus Murb. (Figure 2)

MORPHOLOGIE

Les grains de pollen sont longiaxes, isopolaires et hétéroaperturés présentant une alternance de trois ectocolpus (EC) et trois pores (P) (fig. 2A). Les ectocolpus sont étroits à bords épais et irréguliers. Les pores sont marginés et constitués par la superposition d'une ectoaperture (ECA) large, à bords également irréguliers et d'une endoaperture (ENA), centrale, de diamètre plus petit et recouverte de grosses granulations (G) (fig. 2B).

ULTRASTRUCTURE DE L'EXINE

EXINE INTERAPERTURALE

L'ectexine est distincte de l'endexine seulement à certains niveaux (fig. 2D). Le tectum (T) est lisse et épais. Les columelles (C) sont simples et courtes. La foot layer (F) est épaisse. L'endexine (EN) est compacte, continue et elle s'épaissit à l'approche des apertures (fig. 2D).

EXINE APERTURALE

Exine ectoaperturale:

L'ectoaperture (ECA), ectocolpus et ectopore, est marquée par un amincissement de l'ectexine suite à la disparition des columelles et du tectum ; l'ectexine se réduit à une mince couche qui constitue la membrane ectoaperturale (me) qui est séparée de l'endexine par une discontinuité (D) et qui supporte des granulations ectexiniques (G) de taille variable (fig. 2C).

Exine porale:

Dans le pollen mûr, l'exine porale est comprimée par l'intine (I) et la compréhension de son ultrastructure devient, de ce fait, difficile à observer. Des modifications affectent à la fois l'ectexine et l'endexine. Au niveau de l'endoaperture (ENA), l'endexine compacte s'interrompt et on observe une mince couche d'endexine granuleuse (GEN) à laquelle se superposent des lamelles (L) supportant les granulations (G) (fig. 2D).

Cependant, dans les stades jeunes, l'endexine porale montre deux zones distinctes (fig. 2E): une zone externe (ZEN1), granulo-lamellaire, où les granulations se déposent sur des lamelles parallèles à la surface aperturale et une zone interne (ZEN2), granuleuse, où la disposition des granulations est anarchique.

Echiochilon fruticosum Desf. (Figure 3)

MORPHOLOGIE

Les grains de pollen sont de forme plus ou moins cubique, isopolaires, équiaxes à légèrement bréviaxes ou légèrement longiaxes et dicolporés (figs. 3A, B). L'endoaperture (ENA) est rectangulaire, de même longueur que l'ectocolpus (fig. 3C) mais plus large que lui (fig. 3B).

ULTRASTRUCTURE DE L'EXINE

EXINE INTERAPERTURALE

Le tectum (T) est lisse et compact aux pôles (fig. 3C) et dans la partie médiane des intercolpiums (fig. 3B). Il est nettement perforé autour des ectocolpus (fig. 3A). Les columelles (C) sont courtes aux pôles (fig. 3C) et dans la partie médiane des intercolpiums (fig. 3B) et elles atteignent leur longueur maximale de chaque côté des ectocolpus (fig. 3B). La foot layer (F) est continue et aussi épaisse que le tectum; elle garde partout la même épaisseur (figs. 3B, C, D). L'endexine (EN) est très épaisse aux pôles (fig. 3C) alors qu'ailleurs elle est très mince et visible seulement à de forts grossissements (fig. 3D, tête de flèche).

EXINE APERTURALE

Ectexine:

Il y a lieu de faire la distinction entre les ectocolpus proprement dits et leurs bords (BEC) (fig. 3E) : les bords des ectocolpus sont caractérisés par une zone d'amincissement de l'ectexine, amincissement qui est dû à la disparition progressive des columelles et à la jonction du tectum et de la foot layer (BEC, fig. 3E). De cette jonction, résulte une couche ectexinique qui supporte vers l'extérieur des corpuscules (co) constitués par un tronc basal surmonté à son extrémité distale par des globules arrondis (fig. 3E). Au niveau des ectocolpus proprement dits, la couche ectexinique s'amincit davantage pour constituer la membrane ectocolpale (me) supportant les mêmes corpuscules (co) (fig. 3E).

Endexine

Au niveau de l'endoaperture, qui est plus large que l'ectoaperture, mise à part une très mince pellicule externe visible aux forts grossissements et qui reste appliquée contre l'ectexine en dehors de l'ectocolpus (fig. 3D, tête de flèche), l'endexine compacte devient granuleuse avec deux zones distinctes visibles (figs. 3C, E):

- une zone externe (ZEN1) finement granuleuse et pouvant présenter, dans sa partie externe, des lamelles endexiniques (LEN) (fig. 3E). Ces lamelles partent de la face interne (fig.3E, tête de flèche) de la membrane aperturale (ma).
- une zone interne (ZEN2) où les granulations (GEN) sont grandes et généralement alignées (fig. E).

Dans les coupes non contrastées, la membrane aperturale montre une structure tripartite avec deux feuillets séparés par une discontinuité transparente aux électrons (fig. 3E). Les lamelles endexiniques partent, dans ce cas, de la face interne du feuillet interne. Cela laisse supposer que le feuillet interne de la membrane aperturale est d'origine endexinique et fait suite à la mince pellicule appliquée contre l'ectexine en dehors de l'ectocolpus (fig. 3D, tête de flèche). Le feuillet externe est ectexinique, constitué par la membrane ectocolpale (me).

Nonnaea phaneranthera Viv. = *Elizaldia violacea* (Desf.) Johnst. Ssp *Calycina* (Roem. et Sch.) Maire (Figure 4)

MORPHOLOGIE

Les grains de pollen sont isopolaires, longiaxes et colporés (fig. 4A). Le nombre des ouvertures est de 12, plus rarement 10. Les ectocolpus sont étroits et courts (EC, fig. 4A) à bords surélevés (figs. 4A, B, G). Les endoouvertures sont allongées et tendent à fusionner entre elles (ENA, figs. 4C, I).

ULTRASTRUCTURE DE L'EXINE

EXINE INTERAPERTURALE

Le tectum (T) est de type rugulé, avec des "muris" larges plus ou moins enchevêtrés ménageant parfois entre eux des perforations (p, fig. 4B). A l'équateur et le long des colpus, le tectum porte des gemmae (g, figs. 4B, I). Les columelles (C) sont simples (figs. 4D, E). La foot layer (F) est mince; elle se distingue de l'endexine à certains niveaux au MET (figs. 4D, I) et au MEB (fig. 4E). L'endexine est compacte et mince aux pôles (figs. 4E, F) ; elle s'épaissit brusquement à l'approche de l'endoouverture (figs. 4F, H).

EXINE APERTURALE

- A l'ectocolpus (EC), l'ectexine s'amincit, en particulier, par la disparition des columelles (fig. 4I).
- Sous les ectocolpus, l'endexine compacte se divise, à l'approche de l'endoouverture, en deux couches (figs. 4H, J): une couche externe EN1, mince et compacte, qui reste plaquée contre l'ectexine et une couche interne EN2 épaisse qui devient granuleuse au niveau de l'endoouverture. Ces deux couches ménagent entre elles un espace (MA) de forme lenticulaire, s'étendant au-delà de l'endoouverture (figs. 4G, H) et rempli par du matériel finement granulaire

DISCUSSION

Dans trois articles précédents, nous avons décrit chez deux espèces de Boraginaceae, *Borago officinalis* (BEN SAAD-LIMAM et NABLI, 1984 ; BEN SAAD-LIMAM, NABLI et ROWLEY, 2002) et *Anchusa italica* (BEN SAAD-LIMAM, 2003), un système apertural complexe comportant, en plus de l'ecto- et de l'endoouverture, une mésoouverture. Chez les deux espèces, la mésoouverture est une cavité allongée dans le sens de l'axe polaire et ménagée, entre l'ectoouverture et l'endoouverture, au sein de l'endexine compacte (deux photographies de l'exine aperturale du *Borago officinalis* sont présentées à titre de rappel dans les figures 5A et 5B). Un tel système apertural est rare. A notre connaissance, il a été décrit seulement chez des Compositae (DIMON, 1971 ; VAZANTHY, 1978 ; EL GHAZALY, 1980 ; BLACKMORE, 1982a et b ; LEONARDIS *et al.* 1984 ; PARDO (1985) ; TORMO-MOLINA et UBERA-JIMENEZ, 1990) et simplement signalé chez 2 espèces de Rubiaceae appartenant aux genres *Gartnera* et *Pagamea* (JANSEN *et al.*, 1996). Chez les Compositae, les travaux sont concordants en ce qui concerne la position intermédiaire de la mésoouverture entre l'ectoouverture et l'endoouverture, mais discordants en ce qui concerne la (ou les) couche(s) affectée(s) par la mésoouverture. C'est ainsi que DIMON (1971), VAZANTHY (1978) et BLACKMORE (1982a et b) l'attribuent à la foot layer ; EL GHAZALY (1980) l'attribue à la surface distale de la foot layer ; LEONARDIS *et al.* (1984) au tectum tandis que TORMO-MOLINA et UBERA-JIMENEZ (1990) l'attribuent à la foot layer et à la couche externe de l'endexine. Chez les Rubiaceae, aucune précision concernant la ou les couches affectées par la mésoouverture n'a été donnée.

En ce qui concerne le pollen des deux espèces de Boraginaceae que nous avons étudiées, *Borago officinalis* (BEN SAAD-LIMAM et NABLI, 1984 et BEN SAAD-LIMAM, NABLI et ROWLEY, 2002) et *Anchusa italica* (BEN SAAD-LIMAM 2003), nous avons démontré ontogéniquement que la mésoaperture se situe au sein de l'endexine compacte avec toutefois une épaisseur de la couche endexinique qui la limite intérieurement plus importante que celle qui la limite extérieurement (Fig. 5B).

L'ultrastructure de l'exine aperturale des quatre taxons étudiés dans le présent travail, correspondrait à certaines des étapes successives ayant abouti à la réalisation de la mésoaperture ; ces étapes sont représentées schématiquement dans la figure 5C. En effet :

- Chez *Cynoglossum*, la mésoaperture est initiée par la division, au niveau de l'endoaperture, de l'endexine compacte en deux couches : une couche interne granuleuse (EN2) et une couche externe (EN1) plus mince et compacte. Celle-ci correspond à la limite externe de la mésoaperture.
- Chez *Solenanthus* (aux stades jeunes) et surtout chez *Echiochilon*, s'ajoute la subdivision de la couche (EN2) en deux zones granuleuses distinctes. La localisation de la zone externe (ZEN1) correspond à celle de la mésoaperture.
- Chez *Nonnaea*, les limites de la mésoaperture se précisent puisque la zone externe d'endexine granuleuse prend une forme lenticulaire et s'étend, au-delà de l'endoaperture, entre les deux couches d'endexine compacte.

La mésoaperture est entièrement réalisée, chez *Anchusa* et *Borago* par la disparition de la couche granuleuse externe qui est remplacée par une cavité.

Ainsi, l'ensemble des travaux que nous avons menés sur le pollen des Boraginaceae a mis en évidence, au sein des espèces de cette famille, une tendance à la réalisation d'une mésoaperture. De telles tendances constituent un des processus évolutifs au sein des Angiospermes. Ainsi, CLARKE *et al.* (1979) suggèrent chez les Cynoglosseae que le pollen à apertures simples est moins évolué que le pollen hétérocolpé, lequel est moins évolué que le pollen hétéroaperturé. KUPRIANOVA (1961) décrit au sein des Anacardiaceae, le passage du type colporé (*Rhus*) au type poré (*Pistacia*). PUNT (1976) décrit, chez les Dichapetalaceae, une tendance vers le raccourcissement des ectocolpus et un passage des endoapertures de type endocolpus vers le type endoporus. D'une façon générale, VAN CAMPO (1966), traitant de la forme du pollen et de la phylogénie chez les bréviaxes, écrit " les pollens colpés sont plus primitifs que les pollens colporés lesquels sont plus primitifs que les pollens porés ". Le même auteur, en 1976, décrit, pour le pollen sphérique, un modèle de variation appelé " successiformie " dans lequel il y a passage du pollen tricolporé au pollen péricolpé et enfin au pollen périporé. THANIKAIMONI (1986) propose de nombreuses tendances chez de nombreuses familles. Chez les Monimiaceae, SAMPSON (1996), décrit le passage de 2 colpus méridionaux à une aperture méridiono-sulquée encerclante dont les parties les plus larges se trouvent aux pôles

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BEN SAAD-LIMAM S., 2003. Etude ultrastructurale et ontogénique du pollen de *Anchusa italica* Retz (Boraginaceae). *Bull. Soc. Sci. Nat. de Tunisie*, 29 : 36-47.
- BEN SAAD-LIMAM, S., NABLI, M.A., 1982. Ultrastructure de l'exine de l'*Arnebia decumbens* (Vent.) Coss. et Kral. Et du *Cerithe major* L. (Boraginaceae). *Pollen et Spores*, 24 (1) : 9-19.
- BEN SAAD-LIMAM, S. et NABLI, M.A., 1984. Ultrastructure of the exine of *Borago officinalis* (Boraginaceae). *Grana*, 23 (1) : 1-10.
- BEN SAAD-LIMAM, S. et NABLI, M.A., 1992. Ultrastructure de l'exine chez quelques Boraginacées Tunisiennes *Alkanna tinctoria* Tausch, *Echium italicum* L., *Moltkia ciliata* (Forsk.) Maire et *Arnebia decumbens* (Vent.) Koss. et Kralik. *Rev. Fac. Sci., Tunis*, sér. D : 153-178.
- BEN SAAD-LIMAM S., NABLI M.A. & ROWLEY J.R., 2002. Ontogeny of the exine in the *Borago officinalis* pollen grain. *Grana*, 41 : 216-226.
- BLACKMORE, S. 1982 a. Palynology of subtribe Scorzonerinae (Compositae: Lactuceae) and its taxonomic significance. *Grana*, 21 : 149-160.

- BLACKMORE, S., 1982 b. The apertures of Lactuceae (Compositae) pollen. *Pollen et Spores*, 24 (3-4) : 453-462.
- CLARKE, G.C.S., CHANDA, S. & SAHAY, S., 1979. Pollen morphology in the genus *Pardoglossum* (Boraginaceae) with some observations on heterocolpate pollen. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 28 : 301-309.
- DIEZ, M.J., 1983. Pollen morphology of genus *Anchusa* L. (Boraginaceae). Its taxonomic interest. *Pollen et Spores*, 25 (3-4) : 367-382.
- DIEZ, M.J., 1994. A general survey of pollen types in *Anchusa* L. (Boraginaceae) in relation to taxonomy. *Acta Bot. Gallica*, 141 (2) : 233-242.
- DIMON, M.T., 1971. Problèmes généraux soulevés par l'étude pollinique de Composées méditerranéennes. *Nat. Monspel., Sér. Bot.*, 22 : 129-144.
- EL GHAZALY, G., 1980. Palynology of Hypochoeridinae and Scolyminae (Compositae). *Opera Botanica*, 58: 1-47.
- JANSEN, S., ROBBRECHT, E. & SMETS, E., 1996. The systematic value of endexine ornamentation in some *Psychotrieae* pollen (Rubiaceae-Rubioideae). *Grana*, 35 (3) : 129-137.
- KUPRIANOVA, L.A., 1961. Palynological data contributing to the Taxonomy of the Genus *Pistacia* L., *Botanical Journal*, 46 (6) : 803-816. (en russe résumé en anglais).
- LEONARDIS, W., PICCIONE, V. and ZIZA, A., 1984. Première contribution à l'étude taxonomique du genre "*Centaurea*" de la Sicile sur la base de données polliniques traitées par l'analyse informatique. *Webbia*, 38 : 185-208.
- NOWICKE, J.W. & MILLER, J.S., 1990. Pollen morphology of the Cordioideae (Boraginaceae) : *Auxemma*, *Cordia* and *Patagonula*. In Morphology, Development and Systematic Relevance of Pollen and spores (edited by M. FESSE and F. EHRENDORFER) *Pl. Syst. Evol.*, (Suppl. 5) : 103-121.
- NOWICKE, J.W. & RIDGWAY, J.E., 1973. Pollen studies in the genus *Cordia* (Boraginaceae). *Amer. J. Bot.*, 60 (6) : 584-591.
- NOWICKE, J.W. & SKVARLA, J.J., 1974. A palynological investigation of the genus *Tournefortia* (Boraginaceae). *Amer. J. Bot.*, 61 (9) : 1021-1036.
- PARDO, C., 1985. Morfologia polinica del género *Leucanthemopsis* (Giroux) Heywood (Asteraceae) en la Peninsula Iberica. *An. Assoc. Palinol. Leng. Esp.*, 2: 157-167.
- PEREZ DE PAZ, J. & PARDO, C., 1994. Affinités palynologiques entre le genre *Echium* L. (sect. *Gigantea*, *Decaisnea*, *Simplicia*, *Auberiana*) et *Lobostemon* Lehm. (Boraginaceae). *Acta Bot. Gallica*, 141 (2): 243-255.
- PUNT, W., 1976. Evolutionary trends in the pollen grains of Dichapetalaceae. In The evolutionary significance of the exine. edited by I.K. FERGUSON and J. MULLER, *Linnean Soc. Symp. Series 1* : 139-146. Academic press London.
- RETIEF, E. & VAN WYK, A.E., 1997. Palynology of Southern African Boraginaceae : the genera *Lobostemon*, *Echiostachys* and *Echium*. *Grana*, 36 (5) : 271-278
- SAMPSON, F.B., 1996. Pollen morphology and ultrastructure of *Laurelia*, *Laureliopsis* and *Dryadodaphne* (Atherospermataceae [Monimiaceae]). *Grana*, 35(5) : 257-265.
- TARODA, N. & GIBBS, P.E. 1986. A revision of the Brazilian species of *Cordia* subgenus *Varronia* (Boraginaceae). *Notes from the Royal Botanical Garden, Edinburgh*, 44 (1) : 105-140.
- THANIKAIMONI, G., 1986. Pollen apertures : form and function. In Pollen and Spores : Form and function edited by S. BLACKMORE and I.K. FERGUSON : 119-136. Academic Press, London.
- TORMO-MOLINA, R. & UBERA-JIMENEZ, J.L., 1990. The Apertural System of Pollen Grains in Anthemideae and Cardueae (Compositae) with Special reference to the Mesoaperture. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 62 : 1-9.
- VAN CAMPO, M., 1966. Pollen et Phylogénie. Les bréviaxes. *Pollen et Spores*, 8 (1) : 57-73.
- VAN CAMPO, M., 1976. Patterns of pollen morphological variations within taxa. In The Evolutionary Significance of the Exine. Edited by I.K. FERGUSON and J. MULLER, *Linnean Soc. Symp. Series 1* : 125-137. Academic press London.
- VAZANTHY, G. 1978. Complexities of apertures, columella and tectum. *Proc. IV Int. Palynol. Conf.*, Lucknow (1976-1977), 1 : 222-227.

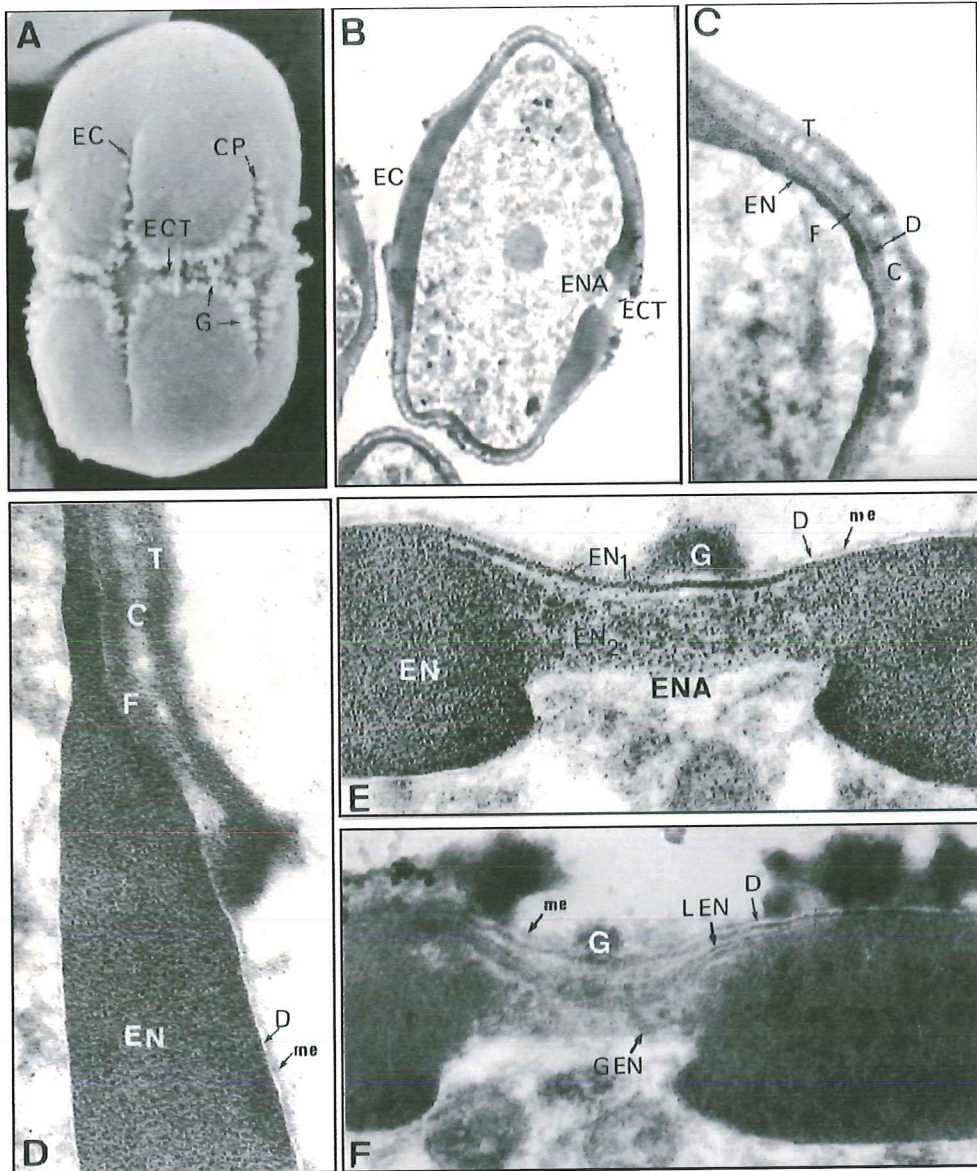


Figure 1: *Cynoglossum pictum*

MEB : A ; MET : B à F ; fixation GAO ; coupes contrastées au KMnO4

A : Grain de pollen entier montrant un colporus (CP), un ectocolpus (EC) et l'ectocolpus transversal (ECT). Les ectocolpus sont bordés de granulations (G). Gr : x 3800.

B : Coupe longitudinale passant par l'extrémité de l'endoaperture (ENA) d'un colporus et par l'ectocolpus longitudinal (EC) opposé; l'ectocolpus transversal (ECT) est visible au-dessus de l'endoaperture. Gr : x 5080

C : Détail de la figure B montrant l'ultrastructure de l'exine interaperturale. Une discontinuité (D) sépare l'ectexine de l'endexine. Le tectum (T), les columelles (C) et la foot layer (F) sont nets. Gr : x 25000

D : Détail montrant le passage de l'exine interaperturale à l'exine ectocolpale; au niveau de l'ectocolpus, l'ectexine se réduit à une membrane ectocolpale (me) mince, séparée de l'endexine (EN) épaissie par une discontinuité (D) transparente aux électrons. Gr : x 38700

E : Ultrastructure de l'exine au niveau du colporus. La membrane ectocolpale (me) séparée de l'endexine par la discontinuité (D) supporte, au-dessus de l'endoaperture (ENA), des granulations (G)(ici, une seule est visible). Au niveau de l'endoaperture, l'endexine (EN) se divise en deux couches: une externe (EN₁), mince et compacte, et une externe (EN₂) plus épaisse et granuleuse. Gr : x 38700

F : Détail de la figure B. Au niveau de l'ectocolpus transversal, la membrane ectocolpale (me) supporte les granulations (Gr). Au niveau de l'endoaperture, l'endexine est constituée par des lamelles (LEN) externes et des granules (GEN) en position interne. Gr : x 37000

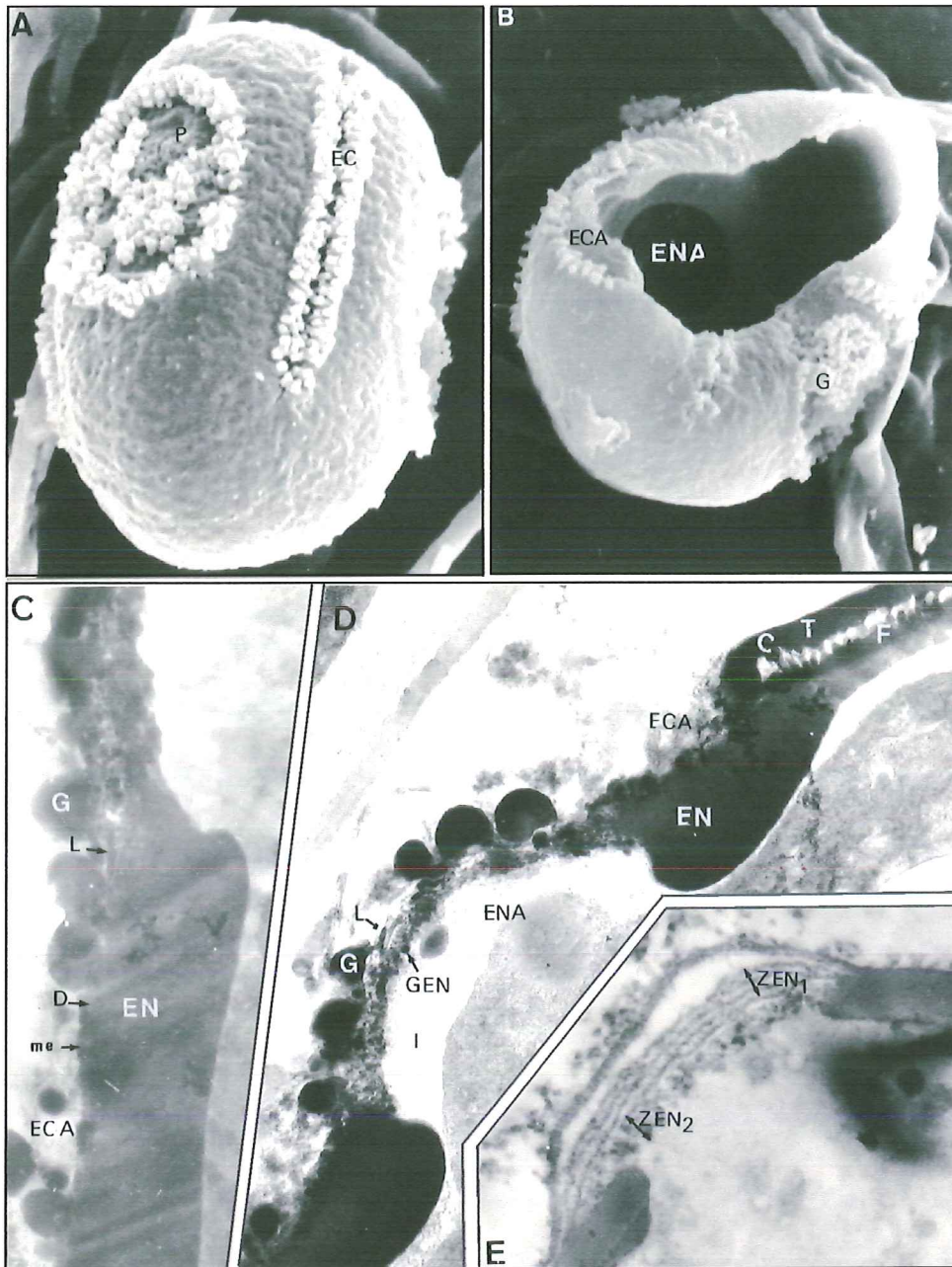


Figure 2: *Solenanthus tubiflorus*

MEB : A, B ; MET : C à E ; fixation GAO ; C et D : coupes contrastées au KMnO_4 ; E : coupe non contrastée

A : Grain entier montrant un ectocolpus (EC) et deux pores (P). Gr: x 5000

B : Grain de pollen coupé montrant une endoaperture (ENA) en vue interne. L'ectoaperture (ECA) est recouverte de granulations (G). Gr: x 3980

C : Détail de l'exine aperturale. Au niveau de l'ectoaperture (ECA), une discontinuité (D) sépare l'ectexine amincie de l'endexine (EN). L'ectexine est réduite à une membrane ectoaperturale (me) qui supporte des granulations (G). A l'approche de l'endoaperture, les granulations sont supportées par des lamelles (L). Gr: x 44800

D : Passage de l'exine interaperturale à l'exine porale. Au niveau interapertural, le tectum (T) est compact, les columelles (C) sont fines, la foot layer (F) est distincte de l'endexine (EN). Au niveau du pore, l'exine est constituée par des lamelles externes (L) qui supportent de grosses granulations (G). Vers l'intérieur, l'endexine est constituée de granulations (GEN) de faible diamètre. Gr: x 16600

E : Ultrastructure de l'exine porale d'une jeune microspore: à l'endoaperture, l'endexine montre deux zones distinctes (ZEN₁ et ZEN₂); la zone externe (ZEN₁) est granulo-lamellaire, les granulations endexiniques étant alignées parallèlement à la surface aperturale. Au niveau de la zone interne (ZEN₂), les granulations sont en disposition anarchique. Gr: x 46300

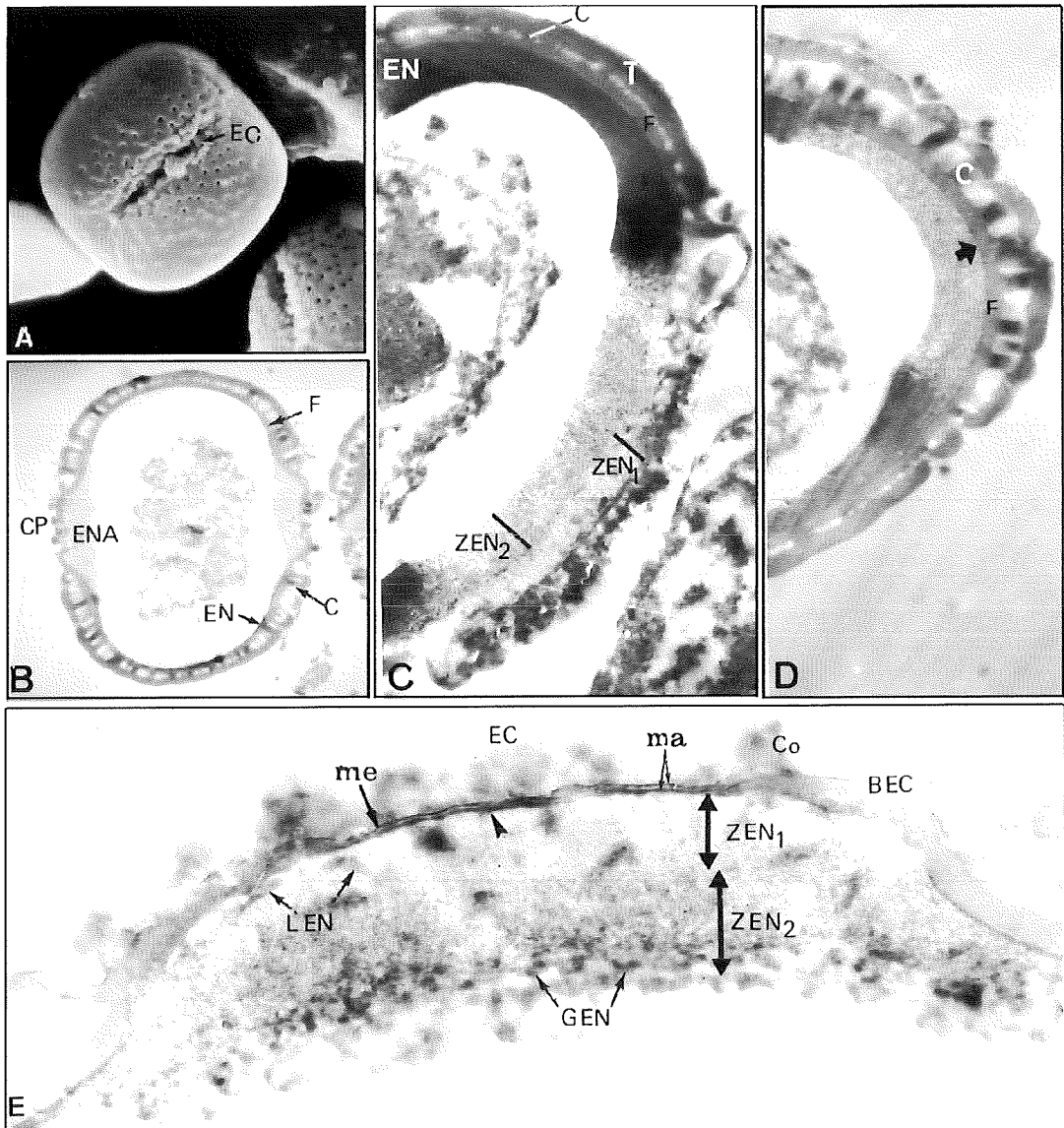


Figure 3: *Echiochilon fruticosum*

MEB : A ; MET : B à E ; fixation GAO ; coupes non contrastées.

A : Grain de pollen entier montrant l'ectocolpus (EC) d'un colporus. Gr: x 5200

B : Coupe équatoriale d'un grain passant par les deux colporus (CP). L'endoaperture (ENA) est plus large que l'ectoaperture. Les columelles (C) sont plus longues à l'approche des ouvertures qu'ailleurs. Aux niveaux interaperturaux, la foot layer est plus épaisse que l'endexine (EN), très mince. Gr: x 4300

C : Moitié d'une coupe longitudinale d'un grain montrant l'ultrastructure de l'exine au niveau du pôle et d'un colporus. Aux pôles, l'endexine (EN) est épaisse, les columelles (C) sont courtes, le tectum (T) et la foot layer (F) sont de même épaisseur. Au niveau de l'endoaperture, l'endexine est granuleuse et présente deux zones distinctes ZEN₁ et ZEN₂; au niveau de cette dernière, les granulations sont plus fines. L'endoaperture et l'ectoaperture sont de même longueur. Gr: x 13700

D : Coupe longitudinale d'une ouverture passant par l'endoaperture, parallèlement à l'ectocolpus. Au niveau de l'endoaperture, une mince pellicule d'endexine compacte (tête de flèche) est visible à l'extérieur de l'endexine granuleuse. Gr: x 12500

E : Détail d'un colporus en coupe transversale. L'ectexine s'amincit aux bords de l'ectocolpus (BEC), essentiellement par la disparition des columelles; à l'ectocolpus (EC), elle se réduit à une membrane aperturale (ma) qui supporte des corpuscules (co) et qui est constituée de deux feuillets séparés par un espace clair; le feuillet externe est ectexinique et l'interne est endexinique. Le feuillet interne donne naissance (tête de flèche) à des lamelles endexiniques (L EN). Au niveau de l'endoaperture, les deux zones distinctes, ZEN₁ et ZEN₂ sont visibles. Gr: x 25800

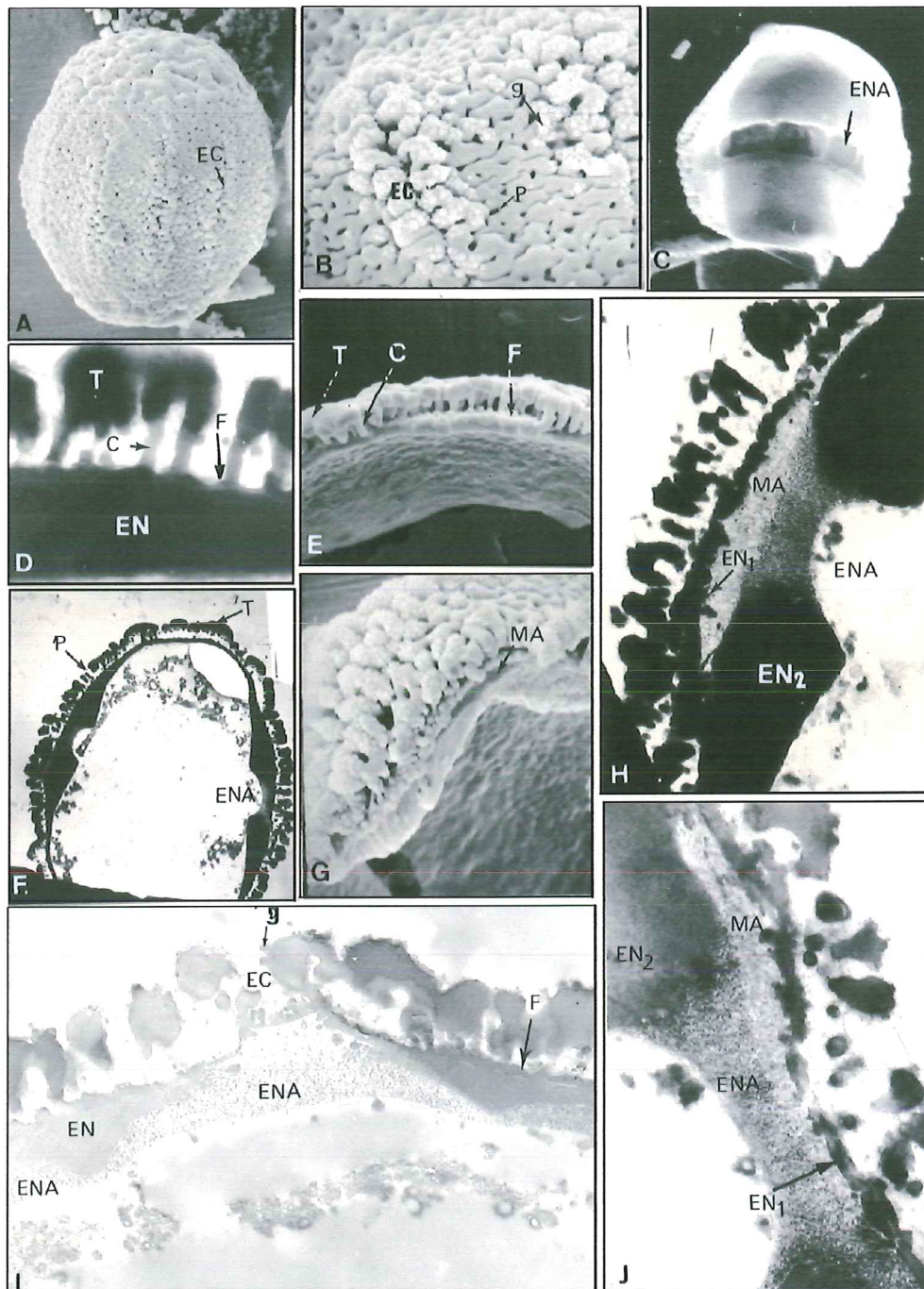


Figure 4: *Nonnaea phanerantha*

MEB : A, B, C, E, G. MET : D, F, H, I, J ; fixation GAO ; coupes contrastées au KMnO₄, sauf I (non contrastée)

A : Grain entier montrant les ectocolpus (EC) étroits et courts. Gr: x 1570

B : Détail de la figure A mettant en évidence le tectum rugulé présentant des perforations (p) et des gemmae (g) recouvrant les bords des colpus et la zone équatoriale. Gr: x 4700

C : Vue interne d'un grain montrant les endoapertures (ENA) allongées qui tendent à fusionner. Gr: x 1600

D : Détail de l'ultrastructure de l'exine à l'approche de l'endoaperture; le tectum (T) est épais, les columelles (C) sont longues, la foot layer (F) est peu distincte de l'endexine (EN). Gr: x 14800

E : Détail de l'exine interaperturale: l'ectexine, de teinte plus claire que l'endexine (EN); est constituée du tectum (T), des columelles (C) et de la foot layer (F). Gr: x 4700

F : Coupe longitudinale passant par deux endoapertures (ENA). Le tectum (T) présente des perforations (p) plus ou moins larges traduisant son type rugulé; l'endexine, mince aux pôles, s'épaissit à l'approche des endoapertures. Gr: x 1890

G : Coupe longitudinale d'une aperture passant en dehors de l'ectocolpus et montrant l'espace lenticulaire (MA). Gr: x 5300

H : Coupe longitudinale d'une aperture passant en dehors de l'ectocolpus et montrant l'espace endexinique (MA) finement granulaire. Gr: x 8300

I : Coupe transversale équatoriale d'un grain montrant les endoapertures (ENA) qui tendent à fusionner.

L'ectexine, épaisse et montrant une foot layer nettement distincte de l'endexine (EN) en dehors de l'ectocolpus (EC), s'amincit brusquement au niveau de ce dernier. Gr: x 11600

J : Coupe longitudinale d'une aperture passant en dehors de l'ectocolpus et montrant l'espace endexinique finement granulaire (MA) ménagé entre les deux couches EN₁ et EN₂ de l'endexine. Gr: x 12750

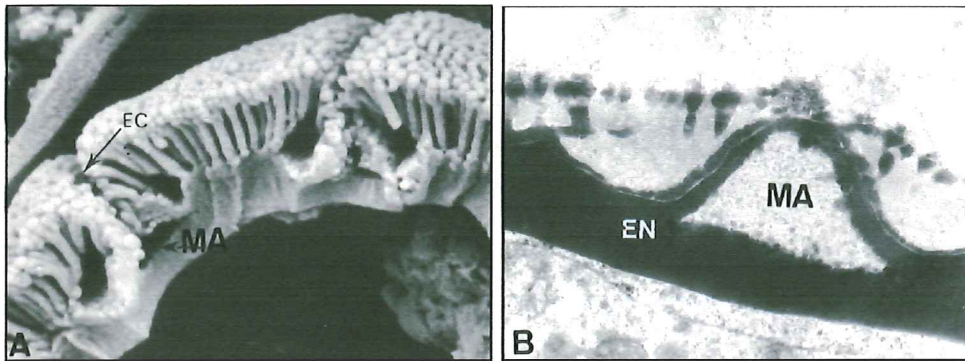


Figure 5, A-B: *Borago officinalis*

MEB : A MET : fixation GAO ; coupe contrastée au KMnO₄

A : Détail de la paroi d'un grain de pollen mûr. Au niveau des ouvertures, la mésoperture (MA) est localisée sous l'ectocolpe (EC). Gr: x 7600

B : Détail de l'exine aperturale d'une jeune microspore. La mésoperture (MA) est ménagée au sein de l'endexine compacte (EN) avec, toutefois, une épaisseur de la couche endexinique qui la limite intérieurement plus importante que celle qui la limite extérieurement. Gr: x 23000

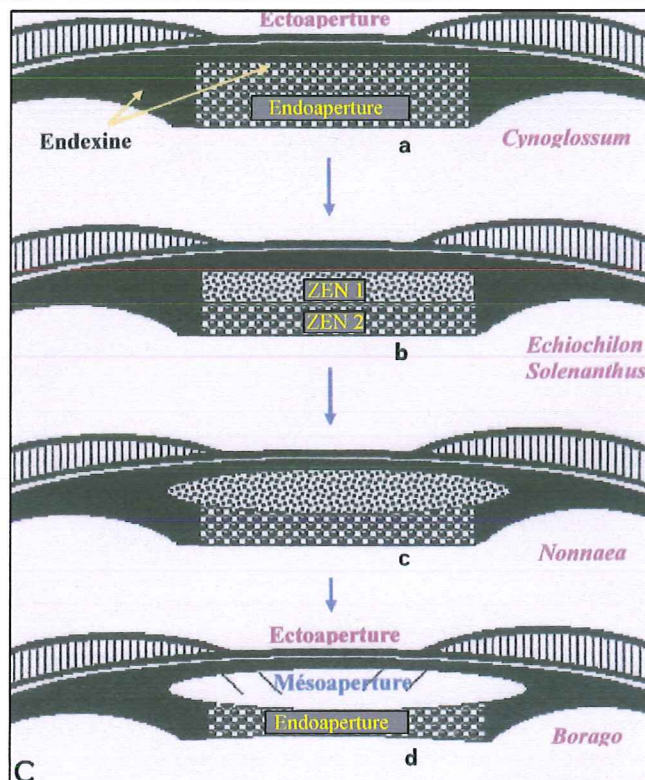


Figure 5 C: représentation schématique de l'ultrastructure de l'exine aperturale chez *Cynoglossum*, *Echiochilon*, *Solenanthus*, *Nonnaea* et *Borago*, illustrant différentes étapes de la réalisation de la mésoperture chez les Boraginaceae.

a: aperture de *Cynoglossum*

L'endexine compacte se divise, au niveau de l'endoaperture, en deux couches: une couche externe (EN₁), mince et compacte, et une couche interne (EN₂), plus épaisse et granuleuse. La couche EN₁ correspond à la limite externe de la mésoperture.

b: aperture de *Solenanthus* et d'*Echiochilon*

La couche EN₂ se subdivise, elle-même, en deux zones distinctes. La zone externe, plus finement granuleuse, correspond à la localisation de la mésoperture.

c: aperture de *Nonnaea*

Extension de la zone granuleuse externe au-delà de l'endoaperture, au sein de l'endexine compacte. Elle occupe alors un espace de forme lenticulaire dont la localisation et les limites correspondent, précisément à celles de la mésoperture.

d: aperture de *Borago*

L'espace lenticulaire n'est plus occupé que par quelques granulations endexiniques alignées ou quelques lamelles qui prennent naissance à partir de la couche EN₁. La mésoperture est réalisée. Elle est localisée au sein de l'endexine, entre l'ectoaperture et l'endoaperture.

