

Variabilité de la taille des graines : de
la caroube au caratLindsay A. Turnbull^{1,*}, Luis Santamaria², Toni
Martorell³, Joan Rallo³ et Andy Hector¹¹Institut des sciences de l'environnement, Université de Zurich,
interthurerstrasse 190, Zürich 8057, Suisse²Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA,
CSIC-UIB), 07071 Palma de Majorque, Espagne³Conselleria d'Agricultura i Pesca, Gobierno Balear, 07190 Esporles,
Majorque, Espagne

* Auteur pour la correspondance (lindsayt@uwinst.unizh.ch).

Les graines de diverses plantes servaient de poids car leur cul est réputé très peu varié. Caroube (*Ceratonia siliqua*), qui a donné son nom au carat, est particulièrement célèbre à cet égard. Mais les graines de caroube ont-elles un poids inhabituellement constant et, sinon, comment est né ce mythe ? La variabilité des graines échantillonnées dans une collection de caroubiers (CVZ23 %) était proche de la moyenne des 63 espèces examinées dans la littérature (CVZ 25 %). Cependant, dans une expérience de perception, les observateurs ont pu distinguer à l'œil nu des différences de poids des graines de caroube d'environ 5 %, démontrant ainsi le potentiel des humains à réduire considérablement les variations naturelles. Il est intéressant de noter que la variabilité des normes de poids en carats avant l'évaluation est également d'environ 5 %, ce qui suggère que la sélection humaine plutôt que naturelle a donné naissance au mythe de la caroube.

Mots clés: taille des graines ; variabilité des traits ;
caroube; *Ceratonia siliqua*; carat; carat

1. INTRODUCTION

Le poids des graines est généralement considéré comme l'un des caractères les moins plastiques des plantes (Harper 1970). La taille optimale des graines est généralement supposée refléter un compromis sous-jacent entre la taille des graines et leur nombre, où la survie des plantules augmente asymptotiquement avec l'augmentation de la taille des graines, mais au prix d'une diminution de la production de graines (Smith et Fretwell 1974). Dans ce modèle, toute variabilité autour de la taille optimale des graines est considérée comme inadaptée. Cependant, la variabilité peut augmenter lorsqu'il existe une compétition entre frères et sœurs pour les ressources maternelles (Banuelos et Obeso 2003) ou lorsque le parent approvisionne différemment sa progéniture en fonction de sa qualité génétique (Bernasconi 2004). En revanche, la variabilité peut être particulièrement faible lorsque les espèces peuvent réguler la taille de la récolte fruitière, par exemple grâce à l'avortement sélectif des graines (Rocha et Stephenson 1991) ou lorsque des pressions de sélection externes supplémentaires telles que la prédation sélective en fonction de la taille opèrent (Taubes et coll. 2003; Gómez 2004). Les espèces sont, là-

par conséquent, ils sont susceptibles de présenter différents degrés de variabilité dans leurs récoltes de semences

C'est populaire ly croyait que le carat, l'unité de nda, poids pour la gemme stoétait dérivé du nom du onia siliqua caroubier (Cer à L., Fabacées, voir photo

Le matériel électronique supplémentaire est disponible à <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2006.0476> ou via <http://www.journals.royalsoc.ac>. Royaume-Uni.

en matériel électronique supplémentaire) via un ancien système de pesée basé sur ses graines. La caroube aurait été sélectionnée à cet égard parce que la masse de ses graines est inhabituellement constante (Tolanski 1962; Harper 1970; Daniel 1972; Janzen 1979). L'idée selon laquelle les espèces historiquement utilisées pour le pesage ont été spécialement sélectionnées parce que le poids de leurs graines ne varie pas semble être crue par les personnes qui utilisaient les graines à cette fin, et peut provenir de celles-ci (Bauer 1969). Dans le cas de la caroube, le mythe s'est largement propagé, malgré les variations apparentes entre les graines d'une même gousse (-figure 1) et diverses affirmations publiées qui sont contradictoires, généralement fondées sur un seul arbre et ne font aucune comparaison avec d'autres espèces (Tolanski 1962; Daniel 1972; Janzen 1979). Nous tentons ici de démêler la relation entre le carat et la caroube et proposons une explication du mythe du poids constant des graines.

Il semble y avoir une longue histoire d'un poids portant un nom associé à la caroube et avec une masse proche de celle d'une seule graine de caroube. Par exemple, les anciens Grecs avaient un petit poids, le keration, tandis que le siliqua (du latin caroube, siliqua Grecque) est la plus petite subdivision (1/1728) de la livre romaine (Forgeron 1870). Par ailleurs, la mesure de la pureté de l'or, également appelée carat (anglais britannique) ou carat (anglais américain), dérive de l'époque de l'empereur Constantin, lorsqu'une nouvelle pièce d'or était frappée à 72 pour la livre romaine, ce qui signifie que chaque pièce pesait 24 siliques. ou carats. Bien que les équivalents modernes exacts des poids anciens soient bien entendu inconnus, diverses méthodes, telles que la pesée des pièces de monnaie anciennes, donnent des valeurs largement acceptées pour le poids. siliqua dans la plage 189-192 mg (Forgeron 1870). Selon le Dictionnaire anglais d'Oxford (OED 1989) le mot carat

- est apparu pour la première fois en 1555 mais son poids variait d'un endroit à l'autre avant sa standardisation à 200 mg en 1907 (Zheng Zhang 1991).

Même s'il semble très probable que le carat soit basé sur la caroube, la question demeure de savoir si la caroube a été choisie pour la raison communément invoquée selon laquelle les graines sont exceptionnellement constantes en poids. Dans le cas contraire, cela suggère que la sélection humaine a joué un rôle dans l'établissement du mythe de la caroube. Nous avons testé la première question en pesant les graines de caroube provenant d'un grand nombre d'arbres collectés autour d'Alorca et en comparant leur variabilité à celle de 63 autres espèces. Nous avons testé la seconde solution en effectuant un test direct de la capacité des individus à déduire visuellement les différences de poids des graines et en comparant la répartition de la taille des graines de caroube avec la répartition des normes de poids en carats dans le monde avant 1907.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour évaluer la variabilité des graines de caroube, nous avons échantillonné 28 arbres d'une collection de la station de recherche agricole de Sa Granja, à Alorca. Les arbres, dont la moitié étaient femelles et l'autre moitié hermaphrodites, différaient par taille et se répartissaient en deux groupes d'âge distincts : les arbres plus âgés datant d'avant la création de Sa Granja dans les années 1930 et les arbres plus jeunes ajoutés depuis les années 1970. La collection de jeunes arbres a été constituée en collectant des branches d'une grande variété d'individus de toute l'île et en les greffant sur un porte-greffe standard. Nous avons pesé toutes les graines de deux gousses sur des branches différentes de chaque arbre (NZ550) mais, conformément à d'autres études, ont exclu 59 graines (10,7 %) qui étaient avortées, antérieures ou gravement déformées. Les poids des graines indiqués dans le texte principal sont des moyennes et leurs erreurs types.

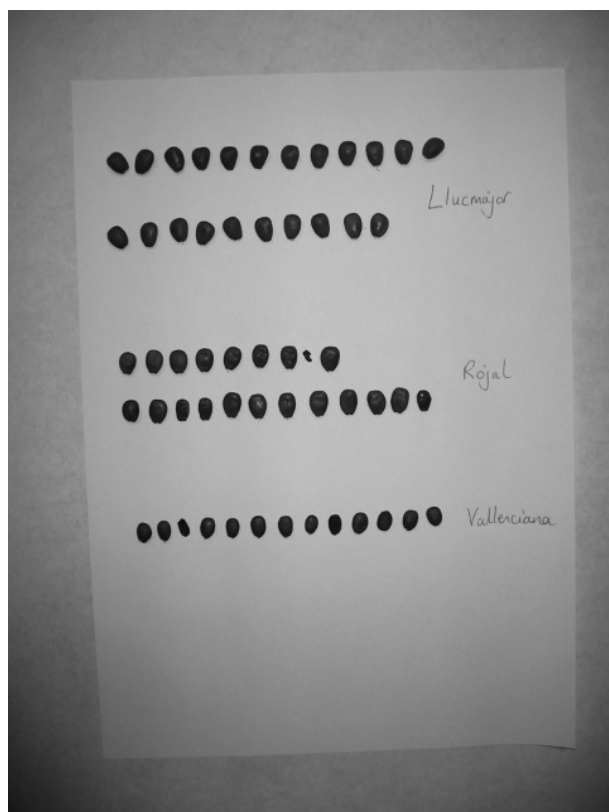


Figure 1. Graines de cinq gousses (rangées) appartenant à trois arbres différents (lieu, origine ou variété indiqués).

Nous avons analysé les différences de poids des graines avec une ANOVA à effets mixtes et une analyse des composantes de la variance en utilisant le maximum de vraisemblance restreint et mis en œuvre avec le logiciel NLME pour R et S-Plus (Pinheiro et Bates 2000). L'âge, le sexe et la taille des arbres (diamètre du tronc) ont été traités comme des effets fixes, et l'arbre et la gousse (à l'intérieur de l'arbre) ont été traités comme des effets aléatoires. Nous avons analysé la variabilité du poids des graines (CV) au sein des arbres et des gousses pour voir si le poids moyen des graines ou le nombre de graines affectait la variabilité. Nous avons également testé si les gousses contenant des graines avortées présentaient une variabilité plus faible que les gousses qui n'en contenaient pas.

L'étude de perception de la taille des graines a été réalisée à l'IMEDEA. Vingt participants ont été invités à sélectionner la plus lourde parmi chacune des 12 paires de graines présentées au hasard. Ils n'étaient pas autorisés à manipuler les graines. Chaque paire de graines avait la même masse moyenne, 200 mg, mais un CV différent (0 à 30 %). Les données sur le poids du carat dans 17 endroits différents dans le monde avant 1907 ont été tirées de Zheng Zhang (1991).

Informations générales sur C. siliquae peut être trouvée dans une revue complète de la littérature par Batlle et Tous (1997).

3. RÉSULTATS

La masse moyenne des graines des arbres femelles (200,5g 2,47 mg) était très proche du carat métrique (200 mg) tandis que les graines des arbres hermaphrodites étaient plus légères (175,8g 7,1 mg), reflétant peut-être le coût de la production de pollen (figure 2un). Cependant, la masse moyenne des graines n'était pas affectée par l'âge ou la taille des arbres (ANOVA à effets mixtes ; âge : $F_{1,26}20,7, pZ0,406$; taille : $F_{1,26}20,1, pZ0,704$). Il y avait cependant des différences significatives entre les arbres individuels et les cabosses.

au sein des arbres (tests du rapport de vraisemblance pour des arbres individuels : $c_211:6, pZ0,0007$; gousses dans les arbres : $c_2119:9, pZ0,0001$). L'analyse des composantes de la variance a montré qu'environ un tiers (30,4 %) de la variation de la masse des graines s'est produite entre les arbres et les deux tiers au sein des arbres (13,4 % entre les gousses au sein des arbres et 56,2 % entre les graines au sein des gousses).

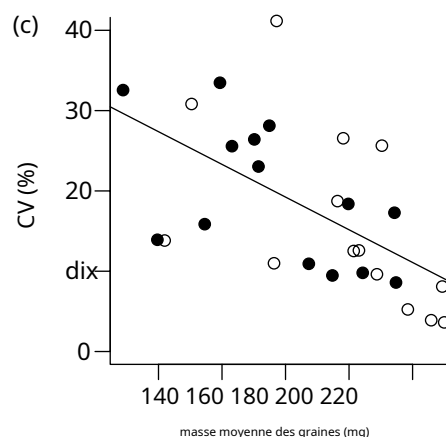
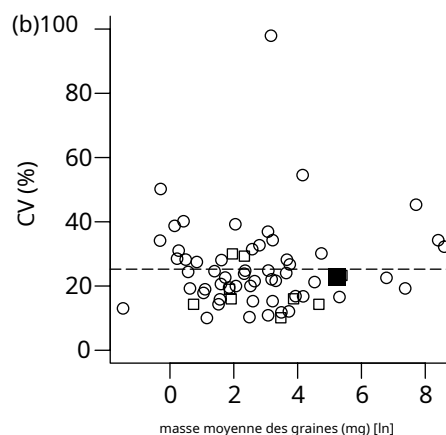
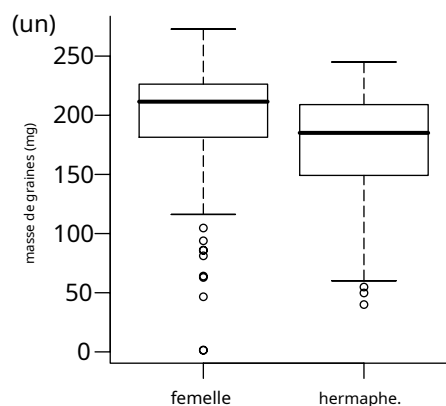


Figure 2. (un) Les graines des caroubes hermaphrodites (hermaph.) sont plus légères que celles des femelles (ANOVA : $F_{1,26}25,5, pZ0,027$) mais ont une variabilité similaire (le diagramme en boîte montre la médiane, 1 et 1,5 fois l'intervalle interquartile et les extrêmes) ; (b) Coefficients de variation pour 63 espèces recueillies dans la littérature avec la moyenne globale (ligne pointillée), carré plein, caroube ; carrés ouverts, autres Fabacées ; cercles ouverts, espèces non Fabaceae ; (c) Les CV des caroubiers individuels diminuent avec la masse moyenne des graines (régression : $F_{1,26}215,9, pZ0,0005, R^2 Z0,34$), -lled, hermaphrodite ; ouverte, femelle.

La caroube ne présentait pas de variabilité inhabituellement faible par rapport à 63 autres espèces, dont neuf autres Fabaceae (voir tableau, matériel électronique supplémentaire ; -figure 2b) : le CV pour la caroube était de 22,7% (femelles 19,3%, hermaphrodites 24,4%), pour les autres Fabacées 19% et pour toutes les espèces 25%. Caroubes produisant des graines plus grosses présentait une variabilité plus faible (-figure 2c) mais malgré cet effet, les arbres ayant une masse moyenne de graines équivalente au carat métrique (200 mg) avaient toujours un CV de 14,7 %. La relation

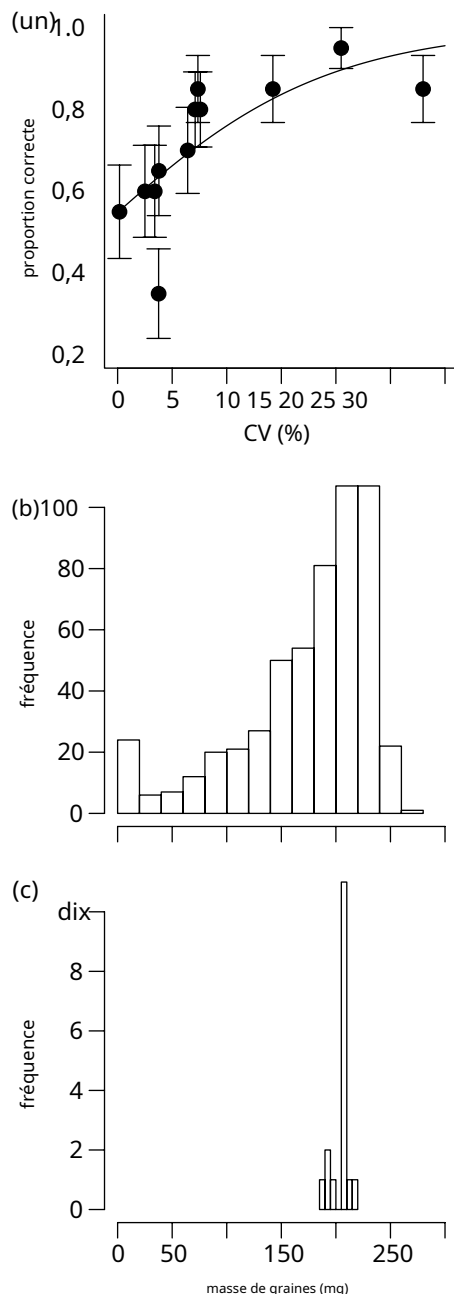


Figure 3. (a) Proportion d'observateurs ayant correctement identifié la plus lourde d'une paire de graines en fonction de leur CV (régression logistique: $\chi^2_{19} = 7, p!0,0001$). (b) La distribution du poids des graines dans l'échantillon total. (c) La distribution des normes de poids en carats dans le monde avant 1907 (date à laquelle le carat métrique a été adopté).

entre le poids moyen des graines et la variabilité était le même pour les femelles et les hermaphrodites ca arbres (sexe : $F_{1,24}Z 0,1, pZ0,83$; sexe!poids moyen des graines : $F_{1,24}Z0,1, pZ0,82$). Les coefficients de variation du poids des graines dans les gousses variaient entre 3 et 51 %. La relation entre le CV des graines dans les gousses et le poids moyen des graines par gousse était également très significative ($F_{1,25}Z27,8325$; $p!0,0001$), de sorte que les gousses contenant de grosses graines étaient moins variables, mais la variabilité n'était pas affectée par le nombre de graines par gousse ($F_{1,25}Z3,0922$; $pZ0,091$) et la présence de graines avortées ($F_{1,25}Z2,1945$; $pZ0,151$).

Lorsqu'on leur a demandé d'identifier la graine la plus lourde d'une paire de graines, les gens ont fait mieux que le hasard pour presque toutes les paires (-figure 3a), par exemple, plus de 70 % des gens pourraient

identifier correctement la graine la plus lourde lorsque le CV n'était que de 10 %. Nous supposons que les gens ont déduit des différences dans la masse de graines de caroube due aux différences de taille depuis la relationShip entre le Carob seed et son volume est $\chi^2_{19} = 7, p!0,0001$ (Zil ngzhen 1991). This a bilingue yt o uccuréloudisrimdams si petit différent ces dansight would Aljaie ca uréf. échantillon de voidSt o hure gréel à bimenrouge tédévariabilité, indubitablement FA! devoir rt hun danar andom échantillon. En effet, le distribuer de carat whuit normes dans le monde p Rior à mtricution en 1907 a un coef-cient de variation de 3. 0% dans. Contrairement à 34% pour nos sam il vous pléituant luding tous les avortés et graines difformes ; -gu concerné 3bv erstic. De façon intéressante, la sélection humaine a pénalisé dimensionnécore inst les deux extrêmes, 44% de nos graines sont de petit leeca noème même gamme de carats poids et 27% sont plus grosses .

4. DISCUSSION

L'étymologie et la masse de descendance ème le at soutient son directe du caroubier romainsilique. beun via l'ancien Cependant, notre caroube n'est pas r unaly ma soeur montre que inhabituellement invariable par rapport à non, je ns besoin de masse quand 63 autres espèces. Le varcapacité de la caroube les graines au sein des gousses individuelles et des arbres diminuent avec l'augmentation de la masse des graines, probablement parce que la variance reste constante, ce qui donne à certaines gousses contenant de grosses graines des CV très faibles. Cette nouvelle observation fournit une explication possible du mythe de la caroube ; cependant, il semble plus probable que le mythe soit né de la considération des collections de graines utilisées pour le pesage, qui avait déjà été soumis à une forte sélection humaine. Notre étude montre que les gens sont remarquablement bon pour sélectionner les graines à l'œil nu et peut distinguer des différences de poids d'environ 5 %. Dans ce cas, la sélection humaine semble, de manière inhabituelle, avoir été stabilisatrice plutôt que directionnelle, conduisant à une répartition des poids en carats autour du poids moyen des graines de caroube plutôt qu'à l'extrémité supérieure de la fourchette. distribution. Cela pourrait refléter les intérêts contradictoires des acheteurs et des vendeurs, dont l'un préférerait toujours des semences plus grosses et l'autre préférerait toujours des semences plus petites. La caroube a peut-être été choisie pour être utilisée comme poids simplement en raison de sa disponibilité immédiate. Elle s'est largement répandue dans toute l'Éditerranée à l'époque classique depuis son centre d'origine dans la Corne de l'Afrique et le sud de l'Arabie (Ramón-Laca & Mabberly 2004) et peut-être en raison de sa taille utile. C'est j'aime outi hapeau, les diamants d'un carat étaient commercialisés dans l'Antiquité fois même en Europe : des marques de foreuses au diamant ont été retrouvées sur des antiquités romaines (Gorelick et Gwinnett, 1988) et même sur des perles du Yémen datées du IVe siècle avant JC (Gwinnett et Gorelick, 1991), évoquant la possibilité d'une association véritablement ancienne entre le diamant et la caroube.

Nous remercions : Joan Tous de nous avoir mis en contact ; Karl Petruso pour ses encouragements ; aja Weilenmann, Gwilym Lewis et le Musée américain d'histoire naturelle pour leur aide en matière de littérature ; Marc Hall, Rowan Hooper, Jasmin Joshi, Petra Lindemann-atthies, Christine üller, Glen Reynolds, Bernhard Schmid, Andy Wilby et deux relecteurs anonymes pour leurs commentaires.

- Banuelos, MJ & Obeso, JR 2003 Approvisionnement maternel, rivalité fraternelle et variabilité de la masse des graines chez l'arbuste dioïque *Rhamnus alpinus*. *Évol. Écol.* 17, 19-31. ([est ce que je:10.1023/A:1022430302689](#))
- Battle, I. et Tous, J. 1997 Caroubier. Cératonie siliquale. Promouvoir la conservation et l'utilisation des cultures sous-utilisées et négligées. 17. Gatersleben, Allemagne et Rome, Italie : Institut de génétique végétale et de recherche sur les plantes cultivées et Institut international des ressources phytogénétiques.
- Bauer, M. 1969 Pierres précieuses. New York, NY : Doubles Publications Inc. cité dans Zhengzhang (1991). Bernasconi, G. 2004 Paternité des graines des plantes à fleurs : une perspective évolutive. *Perspective. Ecol végétale. Évol. Système.* 6, 149-158. ([est ce que je:10.1078/1433-8319-00075](#))
- Daniel, P. 1972 Le carat son origine comme unité de poids pour diamant. *Phys. Éduc.* 7, 454-455. ([est ce que je:10.1088/0031-9120/7/7/317](#))
- Gomez, JM 2004 Plus gros n'est pas toujours mieux : conciliant pressions sélectives sur la taille des graines *Quercus ilex*. *Évolution* 58, 71-80.
- Gorelick, L. & Gwinnett, AJ 1988 Diamants d'Inde à Rome et au-delà. *Suis. J Archéol.* 92, 547-552. Gwinnett, AJ & Gorelick, L. 1991 Fabrication de perles à Hajar Ar-Rayhani. Yémen. *Le Bavière. Archéol.* 54, 186-196.
- Harper, JL 1970 Les formes et tailles des graines. *Ann. Révérend Ecol. Système.* 1, 327-356. ([est ce que je:10.1146/annurev.es.01.110170.001551](#))
- Janzen, DH 1979 Quelle était la précision du carat ? *Nature* 280, dix. ([est ce que je:10.1038/280010a0](#)) (correspondance).
- oles, AT, Warton, DI et Westoby, . 2003 Les espèces à petites graines ont-elles une survie plus élevée grâce à la prédation des graines que les espèces à grosses graines ? *Écologie* 84, 3148-3161.
- OED 1989 Le dictionnaire anglais d'Oxford. Oxford, Royaume-Uni : Presse de l'Université d'Oxford.
- Pinheiro, JC et Bates, DM 2000 Modèles à effets mixtes en S et S-Plus. Statistiques et informatique. Berlin, Allemagne : Springer.
- Ramón-Laca, L. & Mabberly, DJ 2004 L'écologie statut du caroubier (Cératonie siliquale Légumineuses) en Méditerranée. *Bot. J. Linn. Soc.* 144, 431-436. ([est ce que je:10.1111/j.1095-8339.2003.00254.x](#))
- Rocha, OJ & Stephenson, AG 1991 Effets de la non-avortement aléatoire des graines sur les performances de la descendance *Phaseolus coccineus* L. *Évolution* 45, 1198-1208. Smith, W. 1870 Dictionnaire des antiquités grecques et romaines. Boston, MA : Petit et Brown.
- Smith, CC & Fretwell, SD 1974 Équilibre optimal entre la taille et le nombre de descendants. *Suis. Nat.* 108, 499-506. ([est ce que je:10.1086/282929](#))
- Tolanski, S. 1962 L'histoire et l'utilisation du diamant. Londres, Royaume-Uni : Methuen.
- Zhengzhang, T. 1991 Sur l'origine du carat comme unité de poids pour les pierres précieuses. Menton. *J. Géochimie.* dix, 288-294.